

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE AGRONOMIA



APUNTES DE APOYO

MATERIA: BIOLOGIA I

SEMESTRE: PRIMERO

AREA BASICA

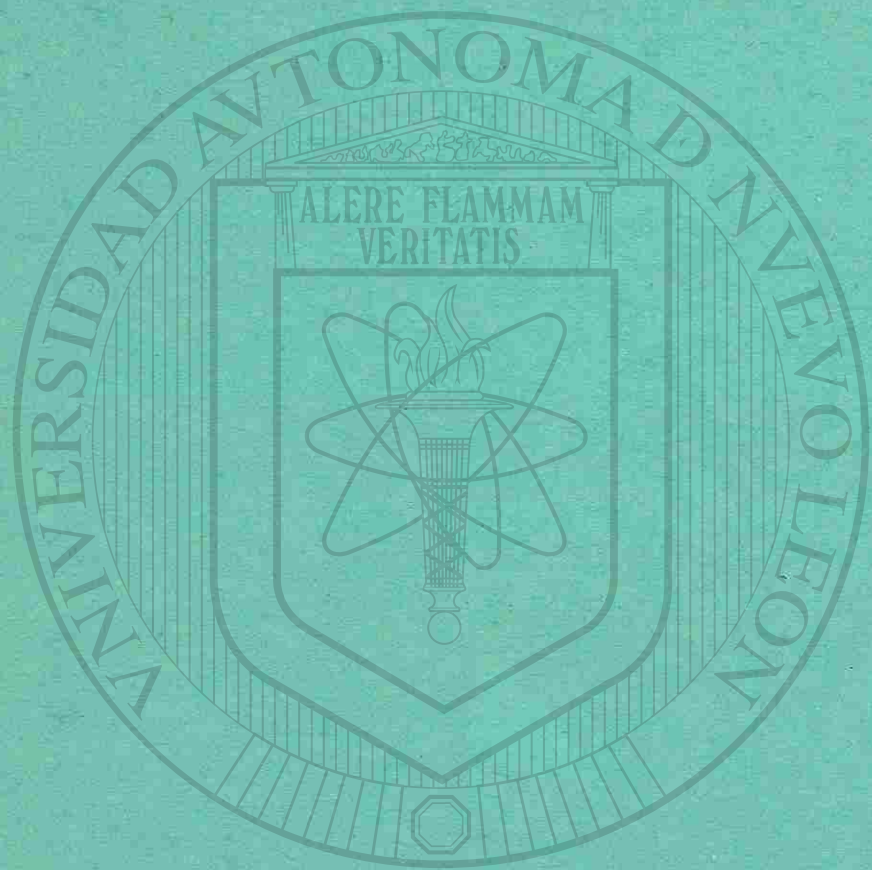
QH319
.B57

999812

QH315
.B57



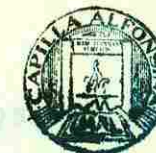
1020111447



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

28-I-06
Mario

C I E N C I A



FONDO UNIVERSITARIO

Introducción:

Mientras los animales inferiores solo están en el mundo, el hombre trata de entenderlo; y, sobre la base de su inteligencia imperfecta pero perfectible del mundo, el hombre intenta enseñorearse de él para hacerlo más confortable. En este proceso, construye un mundo artificial: ese creciente cuerpo de ideas llamado "ciencia" que puede caracterizarse como conocimiento racional, sistemático, exacto, verificable y por consiguiente falible. Por medio de la investigación científica, el hombre ha alcanzado una reconstrucción conceptual del mundo que es cada vez más amplia, profunda y exacta.

Un mundo le es dado al hombre; su gloria no es soportarlo o despreciar este mundo, sino enriquecerlo construyendo otros universos. Amasa y remodela la naturaleza sometiéndola a sus propias necesidades, constuye la sociedad y es a su vez constituido por ella; trata luego de remodelar este ambiente artificial para adaptarlo a sus propias necesidades físicas y espirituales, así como a sus sueños: crea así el mundo de los artefactos y el mundo de la cultura. La ciencia como actividad como investigación pertenece a la vida social; en cuanto se le aplica el mejoramiento de nuestro medio natural y artificial, a la invención y manufactura de bienes materiales y culturales, la ciencia se convierte en tecnología. Sin embargo, la ciencia se nos aparece como la más deslumbrante y asombrosa de las estrellas de la cultura cuando la consideramos como bien por sí mismo, esto es, como un sistema de ideas establecidas provisionalmente (conocimiento científico), y como una actividad productora de nuevas ideas (investigación científica). Tratamos de caracterizar el conocimiento y la investigación científicos tal como se los conoce en la actualidad.

Origen de la Ciencia:

La ciencia se inició en un pasado remoto, mucho antes de que la historia humana comenzase a quedar registrada. Su ma-

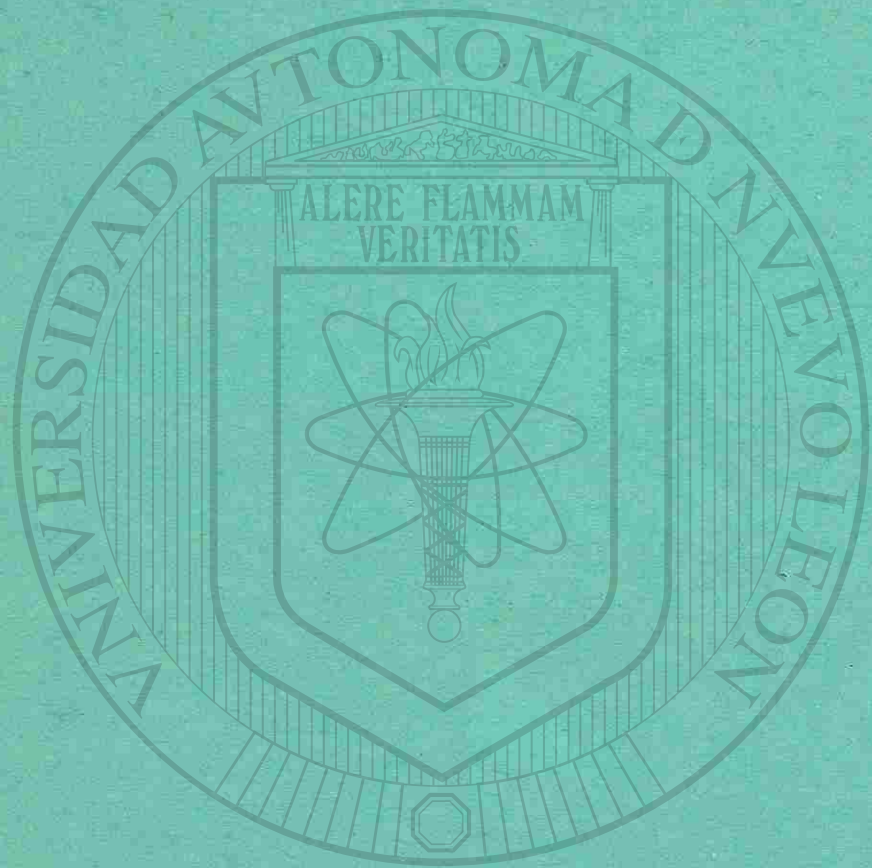
m

999812

QH315
.B57



1020111447



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

28-I-06
Mario

C I E N C I A



FONDO UNIVERSITARIO

Introducción:

Mientras los animales inferiores solo están en el mundo, el hombre trata de entenderlo; y, sobre la base de su inteligencia imperfecta pero perfectible del mundo, el hombre intenta enseñorearse de él para hacerlo más confortable. En este proceso, construye un mundo artificial: ese creciente cuerpo de ideas llamado "ciencia" que puede caracterizarse como conocimiento racional, sistemático, exacto, verificable y por consiguiente falible. Por medio de la investigación científica, el hombre ha alcanzado una reconstrucción conceptual del mundo que es cada vez más amplia, profunda y exacta.

Un mundo le es dado al hombre; su gloria no es soportarlo o despreciar este mundo, sino enriquecerlo construyendo otros universos. Amasa y remodela la naturaleza sometiéndola a sus propias necesidades, constuye la sociedad y es a su vez constituido por ella; trata luego de remodelar este ambiente artificial para adaptarlo a sus propias necesidades físicas y espirituales, así como a sus sueños: crea así el mundo de los artefactos y el mundo de la cultura. La ciencia como actividad como investigación pertenece a la vida social; en cuanto se le aplica el mejoramiento de nuestro medio natural y artificial, a la invención y manufactura de bienes materiales y culturales, la ciencia se convierte en tecnología. Sin embargo, la ciencia se nos aparece como la más deslumbrante y asombrosa de las estrellas de la cultura cuando la consideramos como bien por sí mismo, esto es, como un sistema de ideas establecidas provisionalmente (conocimiento científico), y como una actividad productora de nuevas ideas (investigación científica). Tratamos de caracterizar el conocimiento y la investigación científicos tal como se los conoce en la actualidad.

Origen de la Ciencia:

La ciencia se inició en un pasado remoto, mucho antes de que la historia humana comenzase a quedar registrada. Su ma-

m

dre fue la magia tribal.

Su origen fue el mismo que el de las religiones primitivas y, probablemente incluso anterior al arte. Por consiguiente, hay que considerar a la ciencia, a las religiones primitivas y al arte como hermanos de sangre. Sus métodos difieren, pero su propósito es semejante: comprender e interpretar el universo y su actuación y, partiendo de ello, promover en la medida de lo posible el bienestar material y espiritual del hombre.

Ciencia formal y ciencia factica:

No toda la investigación científica procura el conocimiento objetivo; por lo cual podemos establecer una gran división de las ciencias en: Ciencias Formales (o ideales) y Ciencias facticas (o materiales). Uno de los criterios empleados para dicha clasificación es el objeto ó tema de las respectivas disciplinas, así como también los enunciados, -- mientras los enunciados formales consisten en relaciones entre signos, los enunciados en las ciencias facticas se refieren en su mayoría a sucesos y procesos.

También la división tiene en cuenta el método por el cual se ponen a prueba los enunciados verificables: mientras las ciencias formales se contentan con la lógica para demostrar rigurosamente sus teoremas (los que, sin embargo, pudieron haber sido adivinados por inducción común o de otras maneras), las ciencias facticas necesitan más que la lógica formal, para confirmar sus conjeturas necesitan de la observación y experimentación, en otras palabras, las ciencias facticas tienen que mirar las cosas y, siempre que les sea posible, deben procurar cambiarlas deliberadamente para intentar descubrir en que medida sus hipótesis se adecuan a los hechos.

La lógica y la Matemática, por ocuparse de inventar entes formales y de establecer relaciones entre ellos, se llaman a menudo ciencias formales, precisamente porque sus objetos no son cosas ni procesos, sino formas en las que se puede verter un surtido ilimitado de contenidos, tanto facticos

como empiricos.

En las ciencias fácticas, la situación es diferente; en primer lugar ellas no emplean simbolos vacios, sino tan solo simbolos interpretativos; y en segundo lugar, existe la racionalidad en los enunciados de las ciencias fácticas, pero esta racionalidad debe ser verificable en la experiencia.

Las ciencias formales demuestran o prueban; las ciencias fácticas verifican (confirman o desconfirman) hipótesis que en su mayoría son provisionales. Sin embargo, a pesar de esta división, para generar ciencia y tecnología es necesaria la participación de las dos formas de ciencia.

Las ciencias factuales utilizan la observación y la experimentación; las formales, aspectos racionales, deducciones. Las ciencias factuales estudian hechos, las ciencias formales estudian ideas.

El Pensamiento Cotidiano y el Científico:

Si el comun de las personas no entendiera lo que es el pensar y el pensamiento, de todas maneras pensará continuamente, a lo largo de toda su existencia, aunque con muy marcadas diferencias:

- Un campesino piensa cuando decide no viajar a una ciudad.
- Una secretaria piensa cuando considera aburrido su trabajo.
- Un estudiante piensa cuando compara sus calificaciones con los de otros de sus compañeros.

También se piensa:

- Para hacer una investigación biológica de la célula.
- Para criticar una teoria física.
- Para crear una hipótesis científica.

En una o en otra medida, con mayor o menor extensión -- con desigual profundidad, todos pensamos.

Por pensamiento cotidiano se entiende, en primer térmi-

no, toda aquella actividad intelectual que se da en la mayoría de las personas, de manera habitual, todos los días, y que no pretende llegar a explicaciones profundas.

Por pensamiento científico, conviene entender elementalmente, por ahora, toda actividad intelectual que busca explicaciones profundas de amplio alcance objetivo.

Algunos autores denominan saber vulgar, sentido común, pensamiento ordinario, pensamiento no científico, conocimiento ordinario, etc., a lo que aquí se llama pensamiento cotidiano.

En realidad, no existe una oposición entre el pensamiento cotidiano y el científico; uno y otro se complementan.

La ciencia no arranca de cero; se finca en algo ya existente: en los resultados del conocimiento cotidiano. La diferencia fundamental entre los dos tipos de pensamiento expuestos consiste en el tipo de explicación que cada uno de ellos presenta.

Hay que agregar que el sentido común, cuando ofrece explicaciones, lo hace en la mayoría de los casos sin demostraciones críticas que destaquen la relevancia de la explicación para los hechos que intenta aclarar. El deseo de obtener explicaciones, al mismo tiempo sistemáticas y controlables por la evidencia fáctica, es precisamente el hecho generador de ciencia. Dar una explicación es investigar las causas de por qué es así y no de otra manera, se hace en términos de Leyes y principios.

Las características de las explicaciones del pensamiento cotidiano son las siguientes:

- A) Las basadas en poderes ó seres imaginarios.
- B) Aquellas llamadas "Filosofía popular" "sabiduría popular" ó "Filosofía de los pueblos".

Las explicaciones basadas en poderes ó seres imaginarios se forman en un mundo mágico atrayente por su desbordante

te imaginación, poesía e irresponsabilidad con la realidad.- Un universo poblado de dioses y demonios, espíritus buenos y malignos, poderes mágicos, encantamientos, hechizos y ritos, palabras y números místicos por medio de los cuales podrían dominarse los acontecimientos y las acciones, magia negra y blanca, ritos secretos, tabúes, trucos y pociones para hacerse amar, para lograr la fertilidad, para hacerse temer, para hacer que crezcan las cosechas, para guardarse del mal de ojo; el catálogo de las creencias supersticiosas es tanto largo como vario pinto, pero no ha de interpretarse como síntoma de la ignorancia del hombre, sino de sus intentos para explicar y gobernar la naturaleza.

Las explicaciones llamadas filosofía popular. sabiduría popular ó filosofía del pueblo son dichos populares, refranes, proverbios y adagios. La experiencia del ser humano permite, en muchos casos, refinar ciertas dosis de sabiduría que el sentido artístico aprisiona en frases casi siempre afinadas. Estas expresiones de uso común, arraigadas como creencias, se transmiten de unas generaciones a otras; son un legado cultural sabroso: "A dios rogando y con el palo dando", "Lo del agua al agua y lo de vino al vino", "Mas vale pajarero en mano que ver un ciento volando", "Camaron que se duerme, se lo lleva la corriente", "No por mucho madrugar se amanece mas temprano", "No importa el que llega primero, sino el que llega mas lejos". Cuando han sido bien logrados son didácticos, porque excitan la imaginación, el sentido de humor, y patentizan un saber de aplicación personal y práctico.

Las explicaciones basadas en saberes y técnicas prácticas, son explicaciones no científicas que han cumplido una función histórica, pueden considerarse balbuceos de la ciencia, un querer ordenar la experiencia y ejercer dominio sobre ella. La ciencia ha requerido, como punto de partida de su desarrollo, estas explicaciones no científicas. Y en realidad, no las aporta; las asimila y las supera.

Características del Pensamiento Científico:

Las características que debe guardar el pensamiento científico se enlistan en seguida:

- A) Fático.
- B) Trascendente.
- C) Analítico.
- D) Claro y preciso.
- E) Simbólico.
- F) Comunicable.
- G) Verificable.
- H) Metódico.
- I) Explicativo.
- J) Predicativo.
- K) Abierto.
- L) Util.

Fático: el conocimiento científico parte de los hechos dados en la realidad, los acepta como son, y frecuentemente vuelve a ellos para conformar sus afirmaciones. No toma por objetos de estudio entes que no se hayan generado de alguna forma en la experiencia sensible; la química parte del agua, del calcio y de otros objetos de la realidad fáctica.

Trascendente: aunque la ciencia parte de los hechos no se queda en ellos; si así lo hiciera, su labor sería meramente contemplativa. El científico debe ir más allá de los hechos, de las apariencias. La tierra no debió de considerarse plana por el solo hecho de no poderse observar a simple vista su curvatura.

Analítico: lo analítico del conocimiento científico empieza desde la mera clasificación de las ciencias. Las ciencias analizan sus problemas, los descomponen para estudiarlos mayor, los separa sin dejar de entenderlos como integrantes de un todo.

Claro y Preciso: los conceptos científicos se definen de manera clara y precisa; la vaguedad daría al traste con

cualquier pretensión en el terreno de la ciencia; pero no solamente los conceptos, sino también los problemas deben presentarse en forma clara y precisa. La noción del volumen es clara y precisa, y solo así puede manejarla el químico.

Simbólico: el pensamiento científico no iría muy lejos si dispusiera solamente de lenguaje cotidiano. Necesita crear su propio lenguaje artificial cuyos signos y símbolos adquieren un significado determinado, lo menos variable posible, y se someten a reglas para crear estructuras más complejas.

Comunicable: el pensamiento científico no está destinado a un reducido número de personas: se ofrece a todo aquella cuya cultura le permita entenderlo. El pensamiento científico comunica datos y reflexiones acerca de los hechos.

Verificable: todo lo que produzca el pensamiento científico debe someterse a prueba; no debe de aceptarse nada que no se adecue a la realidad. La verificación se obtiene mediante la observación y la experimentación, aunque hay ciencias, como la astronomía y la economía, que en ciertos aspectos pueden prescindir de la experimentación.

Metódico: el pensamiento científico no procede desorganizadamente, planea lo que persigue y la forma de obtenerlo. Procede obteniendo conclusiones particulares ó generales y disponiendo de procedimientos tales como la deducción, la inducción y la analogía.

Explicativo: el pensamiento científico, a diferencia del cotidiano, no acepta únicamente los hechos tal como se san; investiga sus causas, busca explicaciones de porque son así y no de otra manera. Procura explicar los hechos en términos de leyes y principios. Un físico explica la caída de los objetos físicos en función de la ley de la gravedad.

Predicativo: todo conocimiento científico explica el comportamiento de ciertos hechos; pero no solamente para lo presente, sino también para lo pasado y para lo futuro. La predicción le sirve al científico para poder modificar los acontecimientos en beneficio de la sociedad, una vez que la técnica procura la comodidad del ser humano.

Abierto: los objetivos de la ciencia, sus conceptos, sus métodos y sus técnicas, no son definitivos, se encuentran en constante cambio. El científico contemporáneo prefiere estar al tanto de las últimas innovaciones mediante las revistas científicas, y no en los manuales de tratados, que día a día van separándose de los últimos logros de la ciencia.

Util: nuestro mundo actual, sin la ciencia, retornaría a la época de las cavernas. La técnica es ciencia aplicada. La ingeniería ha hecho posible la construcción de los enormes edificios llamados rascacielos; a la física y a la matemática se deben a que se hayan logrado realizar los viajes espaciales; y la medicina no podría prever ni combatir las enfermedades si no contara con el auxilio de la bioquímica.

Pasos del Método Científico:

Todas las ciencias, en una o en otra medida, siguen los pasos del método científico. Su aplicación se ve condicionada por el tema de estudio y por los conocimientos que se poseen al respecto. Conviene insistir en el reconocimiento de los pasos del método científico que son:

1. Planteamiento del problema.
2. Formulación de hipótesis.
3. Comprobación de hipótesis.
4. Construcción de Leyes, teorías y modelos.

Observación y experimentación:

La observación y la experimentación son los elementos empleados para las ciencias facticas para la verificación de sus hipótesis.

La observación es una percepción orientada al estudio de los fenómenos tal como se nos presentan en la realidad.

Sin embargo, la observación depende, en gran medida, de los sentidos. Es fácil descubrir que nuestros sentidos son limitados. El hombre, para contrarrestar estas desventajas sensoriales, ha creado instrumentos que lo auxilien

en su observación, los cuales pueden llevar a efecto las siguientes funciones con respecto a los sentidos:

- a) Aumentar
- b) Precisar
- c) Reemplazar

El telescopio y el microscopio aumentan la visión. Damos precisión a lo que vemos, como las calculadoras, los cronómetros, las balanzas de precisión, etc., los sentidos pueden ser reemplazados por las cámaras fotográficas, los sismógrafos, las máquinas para tomar radiografías, etc.

La experimentación involucra la modificación deliberada de algunos factores, es decir, la sujeción del objeto de experimentación a estímulos controlados. Pero lo que habitualmente se llama "método experimental" no envuelve necesariamente experimentos en el sentido estricto del término, y puede aplicarse fuera del laboratorio. Así, por ejemplo, la astronomía no experimenta con cuerpos celestes (por el momento) pero es una ciencia empírica porque aplica el método experimental.

En consecuencia, el análisis lógico (tanto sintáctico como semántico) es la primera operación que debería emplearse al comprobar las hipótesis científicas, sean fácticas o no. Esta norma debe considerarse como la primera regla del Método científico. La segunda regla del método científico enuncia lo siguiente: El método científico, aplicado a la comprobación de afirmaciones informativas, se reduce al método experimental. La tercera regla del método científico es: observaciones singulares para la búsqueda de elementos de prueba universal. La cuarta regla del método científico es saber formularse preguntas precisas. La quinta regla del método científico establece que la recolección y el análisis de datos deben hacerse conforme a las reglas de la estadística. Por último la sexta regla del método científico a saber: No existen respuestas definitivas, y ello simplemente porque no existen preguntas finales.

Subdivisiones de la Biología

La Biología es el estudio de todos los seres vivos que habitan el universo. Actualmente se reconoce en nuestro planeta un cuarto de millón de tipos diferentes (o especies, capítulo 11) de plantas y animales. Estos abarcan una infinita variedad en tamaños y formas, desde los microorganismos más pequeños hasta las formas superiores más complejas, tales como el hombre y las plantas con flores. Indudablemente, existen muchos otros organismos sin descubrir, especial-

mente en los mares virtualmente inexplorados, que cubren el 70% de la superficie terrestre. Constantemente se originan nuevas especies de las ya existentes, mientras que otras se extinguen; otras permanecen relativamente estables, sufriendo, o no, pequeños cambios evolutivos en períodos relativamente grandes.

El campo de la biología actualmente confinado al estudio de organismos tanto conocidos como no identificados es indescriptiblemente grande. Esta profusión de formas vivientes, desde la especie más simple a la más compleja, se convierte a su vez en una entidad funcional y estructural sumamente complicada. Debido a esto, la Biología, como otras ciencias, se ha visto en la necesidad de subdividirse en áreas de estudio sumamente especializadas.

Las variadas disciplinas o divisiones pueden separarse en dos grupos íntimamente ligados entre sí. El primero incluye las áreas principales determinadas por los organismos estudiados, y el segundo cubre aquellas áreas consideradas próximas y en relación con el material expuesto. Como ejemplo del primer grupo, tenemos la zoología que estudia los animales, mientras que la botánica se ocupa de los vegetales. Cada una de éstas, a su vez, se subdivide en disciplinas más específicas; así, la zoología comprende la ornitología (estudio de las aves), la mastozoología (estudio de los mamíferos), etc. Como ejemplo del segundo grupo, tenemos la fisiología o estudio de las funciones, la morfología o estudio de la forma y estructura de los seres vivos. La fisiología, a su vez, se subdivide en endocrinología (estudio de las glándulas productoras de hormonas), neurofisiología, etc. Estas, pueden subdividirse más, de acuerdo con el organismo que se estudia; por ejemplo, fisiología vegetal, humana, taxonomía vegetal, y así, sucesivamente. Las principales disciplinas o subdivisiones de la biología se resumen en las tablas 1-1 y 1-2.

Tabla 1-1

Principales subdivisiones de la Biología de acuerdo con el organismo

1. **ZOOLOGIA:** Animales
 - (a) *Protozoología:* animales unicelulares
 - (b) *Entomología:* insectos
 - (c) *Ictiología:* peces
 - (d) *Herpetología:* anfibios y reptiles
 - (e) *Ornitología:* aves
 - (f) *Mastozoología:* mamíferos
 - (g) *Antropología:* características del hombre

Tabla 1-1 (continuación)

2. **BOTANICA:** Plantas
 - (a) *Botánica criptogámica:* plantas sin semillas
 - (1) *Ficología:* algas
 - (2) *Briología:* musgos
 - (3) *Pteridología:* helechos y plantas afines
 - (b) *Botánica fanerogámica:* plantas con semillas
3. **MICROBIOLOGIA:** Microorganismos
 - (a) *Bacteriología:* bacterias
 - (b) *Micología:* hongos
 - (c) *Virología:* virus

Tabla 1-2

Principales subdivisiones de la Biología de acuerdo con su relación o proximidad

1. **GENÉTICA:** variación y herencia
2. **FISIOLOGÍA:** función
3. **TAXONOMÍA:** clasificación
4. **EVOLUCIÓN:** origen y cambios
5. **MORFOLOGÍA:** forma y estructura
 - (a) *Anatomía:* estructura a nivel orgánico
 - (b) *Histología:* estructura de los tejidos
 - (c) *Citología:* estructura celular
6. **BIOQUÍMICA Y BIOFÍSICA:** estructura y función a nivel molecular.
7. **EMBRIOLOGÍA:** formación y desarrollo del embrión
8. **ECOLOGÍA:** relaciones de los organismos con el medio ambiente vivo y no vivo.
9. **PALEONTOLOGÍA:** organismos fósiles
10. **PARASITOLOGÍA:** parásitos

EL UNIVERSO EN EXPANSION. PANORAMA ACTUAL

Introducción

Los problemas del origen de la vida y del Universo han ocupado la mente humana desde tiempos prehistóricos. Los conceptos más antiguos se basaron especialmente en fenómenos sobrenaturales y en "actos de creación". La mayoría de antiguas teorías formuladas afirmaban categóricamente que el Universo fue creado en el mismo estado y condiciones en que actualmente se mantiene y conoce.

Nosotros suponemos que la vida se originó del material inanimado del universo, como resultado de cambios graduales y sucesivos, proceso evolutivo ocurrido a través de millones de años. Estudiando las características actuales de los objetos no vivos y de los seres vivos, así como los cambios probables que han sufrido, se ha logrado una explicación de su origen e historia. Con ello se logró una mejor comprensión de la vida y su relación con el mundo no vivo. Para obtener una perspectiva mucho más general de la naturaleza de los seres vivos que la pueblan, es muy importante estar familiarizado con las teorías modernas acerca del origen y de la constante evolución del universo.

Galaxias

El *Cosmos* o el *Universo*, como lo conocemos actualmente, está constituido de millones de conglomerados de estrellas llamadas *galaxias*. Cada galaxia incluye cientos de millones de estrellas acompañadas de sus planetas y satélites, más grandiosas y espléndidas que lo previstamente imaginado al crearse el universo. Están tan distantes unas de otras que para la mente humana es difícil concebirlo. Con el desarrollo progresivo de telescopios más potentes, el hombre ha sido capaz de penetrar cada vez más en el cosmos. Los objetos más lejanos en el espacio se observaron primeramente como formas difusas o "nebulosas", las cuales fueron acercándose por medio de mejores instrumentos hasta que se identificaron como conjuntos de estrellas organizadas en sistemas de diversos tipos y formas.

Con potentes telescopios, como el del observatorio de Monte Palomar en California, se ha observado aproximadamente mil millones de galaxias. Su espejo de 200 pulgadas permite observar estrellas a una distancia de 5×10^{22} kilómetros (5 seguido de 22 ceros), o sea cinco mil millones de años luz.¹ Esto significa que se tomarían cinco mil millones de años, para que la luz de estas estrellas tan lejanas llegara a nosotros, viajando a una velocidad de 300,000 km por segundo. Las galaxias más lejanas descubiertas por este potente telescopio las observamos igual que como eran hace cinco mil millones de años. Así, no solamente conocemos su lejanía en el espacio sino también en el tiempo.

Una de las propiedades más extraordinarias del universo es la de su continua expansión en el espacio. Las galaxias, distantes unas de otras, se mueven en el espacio a gran velocidad fenómeno descubierto hace treinta años por el eminente astrónomo ya fallecido Edwin Hubble, al estudiar la emisión de luz de las estrellas más lejanas.² El concepto referente a la expansión del Universo ha tenido gran significación en cuanto a su edad y origen.

EL UNIVERSO EN EXPANSION SU ORIGEN Y EVOLUCION

Origen del Universo

¿Qué edad tiene el Universo y cómo se inició? La respuesta realmente se desconoce. Podemos hacer ciertas suposiciones basadas en observaciones muy en boga de fenómenos químicos y físicos. Estudiando las propiedades de la materia, su composición y distribución, podemos hacer numerosas conjeturas acerca del origen de los astros y los planetas, así como de su historia.

Las especulaciones acerca de la edad y origen de la materia y energía que constituyen el Universo han sido causa de grandes controversias. Estas ideas se revisan constantemente, surgen otras, y así, sucesivamente. Por lo general, representan conceptos que no son accesibles a la mayoría de nosotros, siendo, así, difíciles de comprender. ¿Es posible que el Universo no haya tenido principio y no tengan fin? ¿Podemos pensar del espacio y tiempo como algo infinito? Hay dos teorías que consideran el origen del universo: la teoría *evolucionista* y la del *estado invariable*.

Teoría evolucionista del Universo

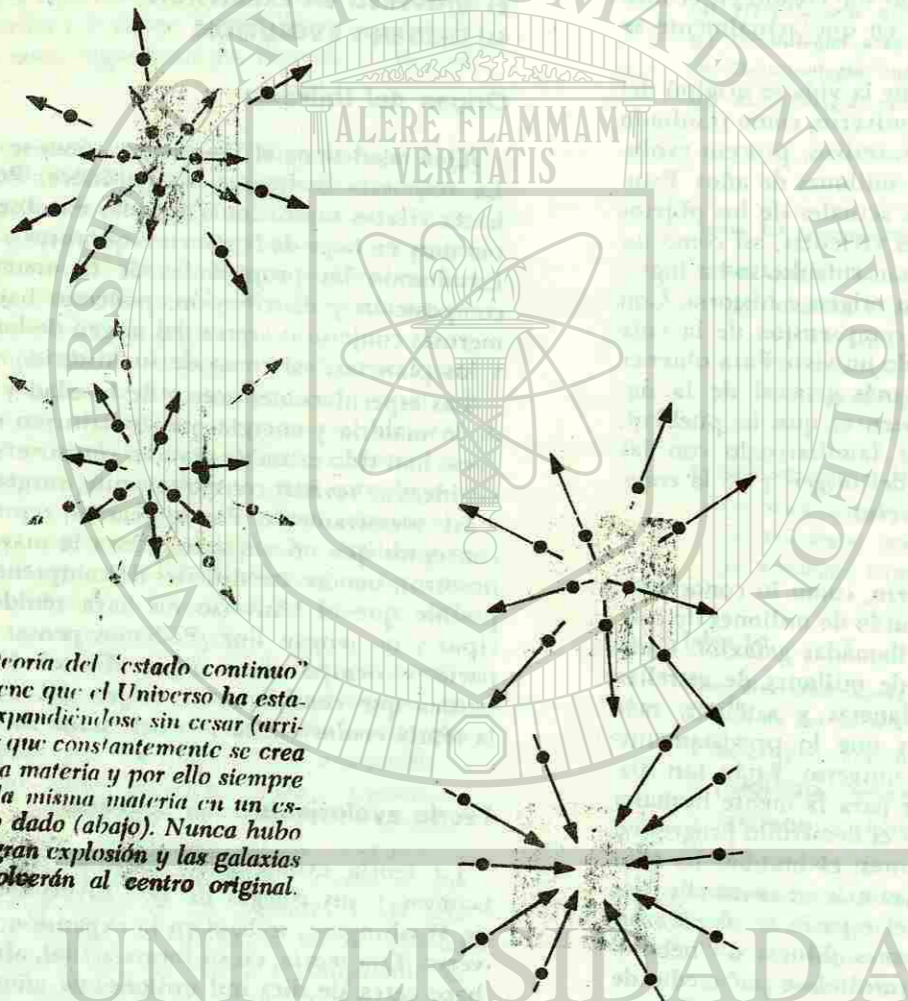
La teoría evolucionista emitida por George Gamow y sus colegas de la Universidad George Washington, se basa en la expansión del Universo. Esta teoría, en su forma actual, afirma que hace cerca de diez mil millones de años, el universo se inició al hacer explosión un núcleo hirviendo de materia prima concentrada, el cual desde entonces continúa expandiéndose. Progresivamente, este material se adelgazó, se enfrió y se fue modelando para formar estrellas, planetas, galaxias y supergalaxias. Para llegar a los diez mil millones de años ha sido necesario extrapolar

¹ Año luz es la distancia que la luz recorre en un año a una velocidad de 300,000 km por segundo, o sea, la distancia que recorre la luz en un año es de 9.462,000.000.000 km.

² La desviación observada de la luz de astros más lejanos, así como de las galaxias hacia la longitud de onda más larga (extremo rojo del espectro), indica que estos cuerpos se están alejando rápidamente de nosotros, o interpretando de manera más amplia, significa que el Universo se está dilatando o expandiendo en el espacio.

LA CREACIÓN: TRES TEORÍAS

La creación del Universo se explica mediante tres teorías que coinciden en un punto esencial: que se expande. Este hecho, visible en la mayoría de las galaxias, y la creencia de que las estrellas tienen diferentes edades figuran en las principales teorías respecto del origen del Universo.



La teoría del "estado continuo" sostiene que el Universo ha estado expandiéndose sin cesar (arriba) y que constantemente se crea nueva materia y por ello siempre hay la misma materia en un espacio dado (abajo). Nunca hubo una gran explosión y las galaxias no volverán al centro original.

La teoría del "Universo pulsante" sostiene que toda materia se está separando de una masa antes comprimida (arriba). Luego disminuirá su velocidad, se detendrá y empezará a contraerse por la fuerza mutua de gravedad (abajo). Finalmente se condensará y entonces estallará de nuevo.

Según la teoría de la "gran explosión", el Universo empezó con un gigantesco estallido (arriba), y las galaxias se alejan del hipotético centro (abajo). Esta teoría sostiene que todos los elementos fueron creados en la primera media hora de la explosión y que no se forma nueva materia.

hacia atrás en el tiempo, hasta el estado primordial hipotético (cuando todas las galaxias estuvieron juntas y comprimidas), usando las distancias y velocidades de las galaxias que se conocen actualmente. La teoría implica que el universo comenzó con la explosión de un estado superdenso, su expansión fue enorme y poco a poco ha ido disminuyendo como resultado de la atracción gravitacional.

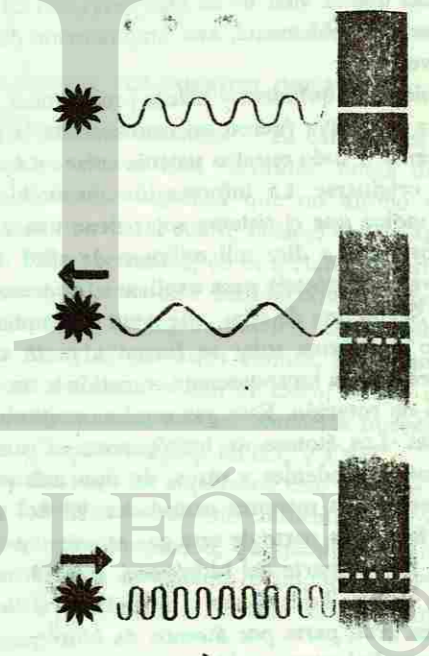
¿Cuál sería la composición de este material primordial hipotético que, de acuerdo con esta teoría, originó el Universo? Gamow afirma que la materia primordial estaba constituida de partículas subatómicas densamente concentradas, siendo en su mayoría neutrones. Como esta masa primordial de neutrones comprimidos comenzó a extenderse y a enfriarse, como posiblemente algunos de éstos se fragmentaron (o transformaron) en protones (núcleo de los átomos de hidrógeno) y electrones. En los minutos que siguieron a la expansión, esta mezcla de partículas fundamentales se cree que se enfrió lo suficiente para formar combinaciones relativamente estables, las cuales contribuyeron al origen de muchos de los diferentes átomos o elementos. La mayoría de los átomos formados probablemente fueron hidrógeno y helio, como lo indica su abundancia actual.

La continua expansión de esta mezcla gaseosa homogénea que constituyó la materia del Universo por, aproximadamente, 250 millones de años, se transformó después por medio de un proceso de condensación en nubes o masas de gas aisladas. La condensación probablemente se inició por el rápido descenso de la temperatura debido a la expansión de la mezcla gaseosa. Las enormes masas gaseosas subsecuentemente originaron grandes conjuntos de estrellas por otras condensaciones y se fueron separando unas de otras debido a la continua expansión del Universo.

Lógicamente, las altas presiones causadas por la contracción rápida de grandes fragmentos gaseosos produjeron temperaturas muy altas (calculadas en millones de grados centígrados), en sus regiones más densas y fueron probablemente las responsables de la formación de las estrellas. Así se iniciarían las reacciones nucleares con liberación de energía. La luz emitida por la mayoría de las estrellas es el resultado de un proceso continuo de fusión nuclear, de átomos de hidrógeno para formar helio, liberándose una cantidad enorme de energía que resulta en la producción de luz y calor. Esta reacción (principal fuente de energía del sol y las estrellas), incluye la conversión de una pequeña cantidad de átomos de hidrógeno a punto de fusión en energía de acuerdo con la famosa teoría de Einstein de la interconversión de materia y energía y que es esencialmente similar al principio de la bomba de hidrógeno.

La teoría de Gamow, como la mayoría de las teorías, no ha tenido aceptación unánime. ¿Cuál fue el origen de las partículas subatómicas que constituyeron el denso núcleo primordial hipotético? Una explicación propone que en el Universo se efectúan interminables contracciones y expansiones, expandiéndose hasta que llega a un límite máximo, contrayéndose nuevamente repitiendo el ciclo *ad infinitum*. Una posible alternativa a este esquema cíclico o de "pulsación" es la proposición de que el Universo estaba originalmente en contracción desde un estado infinitamente delgado hasta formar el núcleo primordial y que actualmente experimenta una expansión indefinida, quizás eterna. La teoría evolucionista de Gamow arguye que nuestro Universo atraviesa por esta última situación y que su expansión está disminuyendo de manera lenta y progresiva y que nunca cesará.

Por consiguiente, la pregunta básica acerca del origen de la materia y la energía radiante que forman el Universo parece incontestable. ¿Puede inferirse que estos dos principios, materia y energía, han existido y existirán por siempre?



A la cambiante longitud de las ondas de luz de una estrella se le llama efecto Doppler. La luz viaja en ondas (arriba) y cuando una estrella se aleja (centro) las ondas parecen extenderse. Como la longitud de la luz roja es mayor que otras, hay un cambio de imagen hacia el extremo rojo del espectro, cuando una estrella se aleja. Las ondas de luz de una estrella que se acerca (abajo) se desvían hacia el extremo azul del espectro. La desviación hacia uno u otro lado indica cuál es la velocidad de la estrella.

Evolución química

LA TIERRA PRIMITIVA

Los seres que viven sobre la superficie terrestre son un producto directo de la Tierra. Existen pocas dudas en la actualidad acerca de que los seres vivos deben su origen a ciertas propiedades químicas y físicas de la Tierra primitiva. Las leyes naturales físicas y químicas, actuando dentro de un ambiente terrestre particularmente adecuado, intervinieron en el origen de dichos seres. Dado un ambiente de esta naturaleza la vida tuvo probablemente que surgir. Dicho de otro modo, una vez que la Tierra se hubo originado en su estado antiguo, con propiedades físicas y químicas particulares, fue entonces virtualmente inevitable que la vida apareciera en ella más pronto o más tarde. Dichas propiedades físicas y químicas de la Tierra permitieron la realización de determinadas reacciones físicas y químicas y como resultado de estas reacciones se originó algo vivo. Podemos inferir, además, que si otros sistemas solares poseen planetas en los que las condiciones físicas y químicas se parecen a la de la Tierra primitiva, la vida se originará también en estos otros planetas. De hecho se cree firmemente en la actualidad que la vida no es algo privativo de la Tierra sino que, probablemente, está ampliamente difundida por el universo.

Las propiedades químicas y físicas productoras de vida de la Tierra primitiva fueron un resultado de la manera cómo la Tierra, y todo nuestro sistema solar en conjunto, llegaron a originarse. La información disponible en la actualidad indica que el sistema solar tiene una antigüedad de unos cinco a diez mil millones de años. Se han propuesto varias hipótesis para explicar el proceso de su formación. Según una de ellas, que goza de amplia aceptación, todo el sistema solar se formó a partir de una masa esférica de gas incandescente sometida a un rápido movimiento de rotación. Este gas estaba constituido por átomos libres. Los átomos de hidrógeno eran probablemente los más abundantes y otros, de tipo más pesado, estaban presentes en menores cantidades. El Sol se formó cuando la mayor parte de este gas atómico, por consiguiente, la mayor parte del hidrógeno, gravitó hacia el centro de la esfera. Todavía en la actualidad el Sol está compuesto en gran parte por átomos de hidrógeno. Por fuera del nuevo Sol permaneció un cinturón de gas cons-

tituyendo una especie de torbellino. En este cinturón se formaron remolinos y, con el tiempo, se separaron, formando unas pocas nubes más pequeñas de gas. Estas esferas giratorias de materia incandescente constituyeron los primitivos planetas.

Probablemente, por tanto, la tierra se inició como una masa resplandeciente de átomos libres, de hidrógeno y de otros tipos, los cuales finalmente se ordenaron según su peso. Los más pesados, tales como el hierro y el níquel, se hundieron hacia el centro de la tierra donde todavía se hallan en la actualidad. Átomos más ligeros como el silicio y el aluminio formaron una capa intermedia. Los más ligeros de todos, como el hidrógeno, el

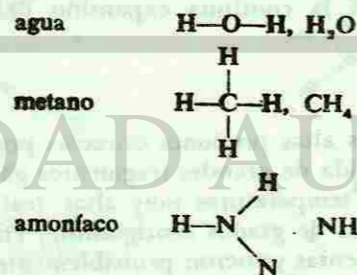
nitrógeno, el oxígeno y el carbono se agruparon constituyendo las capas más externas.

Al comienzo las temperaturas fueron probablemente demasiado altas para la formación de moléculas. El calor excesivo rompe los enlaces entre átomos tan pronto como éstos se constituyen. Pero bajo la influencia del frío del espacio cósmico, la tierra comenzó a enfriarse gradualmente hasta que las temperaturas fueron lo suficientemente bajas para permitir el establecimiento de enlaces atómicos relativamente estables. Entonces aparecieron con profusión las moléculas al paso que desaparecían los átomos libres. Con ello llegamos al conocimiento de la historia química de la Tierra que, de ahora en adelante, acompañará a la historia física. Conocidas o sospechadas, ¿cuáles fueron las reacciones químicas que produjeron la vida?

LAS PRIMERAS MOLÉCULAS

Entre los materiales más ligeros y más abundantes que se hallaban en la superficie gaseosa de la tierra primitiva figuraban átomos de hidrógeno, oxígeno, carbono y nitrógeno. Por tanto, cuando las temperaturas descendieron lo suficiente para permitir la formación de moléculas, los átomos de estos cuatro elementos debieron desempeñar un importante papel. (Y por consiguiente, no es una coincidencia que, incluso actualmente, más o menos el 95 por ciento de los compuestos de todo ser vivo estén formados por estos cuatro elementos.)

¿Qué moléculas sencillas pudieron formarse con los cuatro elementos? Basándonos en las propiedades químicas conocidas y su presunta relativa abundancia en la Tierra primitiva, el H, C, O y N, debieron unirse para formar media docena de combinaciones distintas. Al menos tres de ellas tuvieron considerable significación en los acontecimientos posteriores:



Las temperaturas debieron ser tales que estos tres compuestos persistieron en forma gaseosa, y desde entonces la Tierra dispuso de una atmósfera exterior conteniendo grandes cantidades de estos tres gases.

Tenemos pruebas indirectas de que esos tres gases no solamente estaban en la Tierra primitiva, sino que se encuentran en otros planetas. Por ejemplo, en el frío y distante planeta Júpiter, actualmente se encuentran presentes el agua, el metano y el amoníaco formando densos estratos superficiales sólidos, helados permanentemente. Al menos en apariencia, esos compuestos se han formado allí, como se formaron en nuestra Tierra, pero a esa gran distancia del Sol la superficie del planeta

probablemente se heló mucho antes de que pudieran tener lugar más cambios químicos. Por el contrario, en la tórrida Tierra los primeros compuestos pudieron combinarse y dar lugar a otros con el paso del tiempo.

Entonces, como la esfera gaseosa en que estaba transformada la Tierra se enfriaba progresivamente, las temperaturas descendieron lo suficiente para que algunos gases se licuaran y algunos de los líquidos se solidificaran. Las sustancias pesadas próximas al centro de la Tierra fueron probablemente las primeras en licuarse y solidificarse. Pero el calor de los materiales impidió que éstos se solidificaran por completo y hasta hoy la Tierra conserva calor, con un centro fluido y deformable. Por otra parte, el estrato intermedio de sustancias más ligeras se solidificó, engrosándose gradualmente y formándose una corteza. Al contraerse la corteza por la pérdida de calor, se arrugó formando las primeras cadenas montañosas. Por encima de esta corteza quedó un manto gaseoso, que con las temperaturas que prevalecieron luego se mantuvo en estado gaseoso.

Entonces comenzaron las lluvias. Hasta este momento toda el agua existente en la Tierra se hallaba en la atmósfera formando nubes, probablemente de centenares de kilómetros de espesor. La corteza solidificada situada por debajo estaba al principio lo suficientemente caliente para que toda el agua líquida que entrase en contacto con ella hirviese instantáneamente. Pero finalmente la corteza se enfrió lo suficiente para poder retener el agua en forma líquida, y entonces la lluvia comenzó a caer en aguaceros incesantes que duraron siglos. Las cuencas y partes bajas se llenaron, y de las montañas descendían ríos torrenciales. De este modo se formaron los océanos.

Disueltos en estos mares se encontraban parte del amoníaco y del metano atmosféricos, compuestos que persisten en estado gaseoso a temperaturas en que el agua está líquida. También se acumularon en el océano sales y minerales. Al principio éstos no se hallaban en el agua, pero a medida que los ríos erosionaron y disolvieron las laderas de las montañas, mientras las violentas mareas golpeaban las costas y las reducían a polvo, las sales y los minerales se incorporaron al océano en cantidades crecientes. Además, es probable que con frecuencia hicieran erupción a través de la corteza terrestre grandes masas de lava fundida que incorporaron sus materiales al contenido mineral de las aguas terrestres. Así los océanos adquirieron relativamente pronto su salinidad y la incrementaron algo todavía en las edades subsiguientes.

La formación primero de agua, metano y amoníaco y luego de grandes masas de agua líquida conteniendo metano, amoníaco y muchos otros minerales en disolución, fueron los acontecimientos clave que harían posible más tarde el origen de la vida. El agua fue y sigue siendo todavía el componente más esencial de la sustancia viva. En promedio las dos terceras partes y con frecuencia el 90 por ciento o más de todo ser vivo está constituido por el agua, y la presencia de masas de agua recubriendo las tres cuartas partes de la superficie terrestre tiene actualmente gran importancia para la economía de los seres vivos. El papel fundamental del agua depende principalmente de dos de sus propiedades.

En primer lugar, el agua es el mejor disolvente, el que disuelve mayor número de sustancias que cualquier otro líquido por lo que resulta un medio ideal para las reacciones químicas. Los procesos químicos también tienen lugar en gases y sólidos, pero en los líquidos pueden realizarse muchos más y con mayor rapidez. Puesto que los procesos vitales se basan en procesos químicos, la existencia abundante de agua líquida sobre la superficie terrestre constituyó una circunstancia muy favorable.

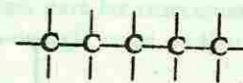
En segundo lugar, el agua fue originariamente la única fuente apropiada de hidrógeno y oxígeno. Ambos elementos tienen propiedades extraordinariamente útiles, y la constitución de un sistema vivo sobre una base química exige virtualmente su disponibilidad. Pero, según se indicó, los átomos libres de hidrógeno y los átomos libres de oxígeno dejaron de ser disponibles poco después del origen de la Tierra pasando entonces las moléculas de agua a ser los principales suministradores. El agua continúa siendo la única fuente de hidrógeno disponible y una de las fuentes más importantes de oxígeno.

Con ello, el agua de los océanos constituyó el escenario para la formación de la sustancia líquida. Los actores que actuaron en él fueron los diversos gases y sustancias minerales disueltos en agua, además de la propia agua. Y el papel principal estuvo desempeñado por el carbono del gas metano.

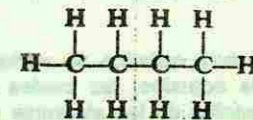
LOS PRIMEROS COMPUESTOS ORGÁNICOS

Propiedades del carbono. El carbono es uno de los elementos químicos más versátiles. Posee una valencia de 4, lo que significa que un átomo de carbono puede constituir hasta cuatro enlaces covalentes con otros átomos. Como se indicó, en el metano el carbono se encuentra unido a cuatro hidrógenos. Algunos o todos estos átomos de hidrógeno pueden ser reemplazados con bastante facilidad por otros átomos. Por ejemplo, en las reacciones del metano con el cloro, o con compuestos que contengan cloro, pueden obtenerse nuevos compuestos como CH_3Cl , CH_2Cl_2 , CHCl_3 y CCl_4 .

Aparte los posibles enlaces de este tipo, los átomos de carbono pueden unirse directamente a otros átomos de carbono; esta propiedad, que facilita la formación de cadenas, es muy interesante e importante. Por adición de un carbono a otro, se forman cadenas, largas o cortas.

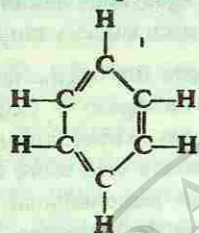


Sin duda, no existen cadenas sencillas con enlaces abiertos de esta forma, sino que forman parte de moléculas complejas en las que los carbonos están unidos a varios átomos o grupos de átomos. Por ejemplo, si unimos los carbonos de dos o más moléculas de metano en una cadena, entonces los átomos de hidrógeno se unen a los carbonos, como por ejemplo en



Alternativamente, pueden unirse a estas cadenas uno o más tipos de átomos diferentes de hidrógeno.

Las cadenas no son la única forma posible de combinarse los carbonos entre sí. Si imaginamos que un extremo de la cadena de carbonos se conecta con el otro extremo, entonces resultará un anillo de carbonos. El benceno es uno de estos compuestos que forman anillo.



Existen muchos tipos adicionales de configuraciones atómicas. Por ejemplo, las cadenas de carbono pueden ser ramificadas, tanto los anillos como las cadenas pueden unirse unos a otros y cualquiera de estos tipos de estructuras pueden extenderse tanto en tres dimensiones como en dos. Estas estructuras de carbono forman "esqueletos" moleculares, como se vio ya, y los demás átomos, unidos a los carbonos, pueden imaginarse como la "carne" que se apoya en el esqueleto.

Ningún otro elemento posee una capacidad para enlazarse consigo mismo como la que presenta el carbono. Evidentemente los enlaces carbono-carbono, introducen la posibilidad de una tremenda complejidad, así como una gran variedad en las estructuras moleculares. En realidad las sustancias que contienen carbono despliegan una mayor complejidad y diversidad que todos los demás elementos químicos juntos.

A la vista de estas propiedades del carbono no son difíciles de entrever los sucesos que habrán tenido lugar en los océanos de la Tierra primitiva. Indudablemente, los compuestos como el metano reaccionaron con gran cantidad de otros compuestos sencillos presentes y die-

ron lugar a una amplia variedad de compuestos distintos que contenían carbono. Entre estas reacciones debieron de haber muchas en las que compuestos como el metano se enlazaron con otro u otros tipos de compuestos de carbono. El resultado debió de representar la aparición de nuevas clases de compuestos que contenían dos o más átomos de carbono unidos.

Este desarrollo fue un acontecimiento crítico en la primitiva historia del protoplasma; los compuestos con carbonos, enlazados por fin, se convirtieron en la materia prima con la que se construyó la mayor parte del protoplasma. Hoy, los enlaces entre carbonos se producen casi exclusivamente dentro del protoplasma o en materiales derivados de la materia viva, o de la que ha sido viva.

De acuerdo con ello, las sustancias químicas complejas derivadas del carbono se llaman *compuestos orgánicos*. Estos se oponen al agua, a las sustancias minerales, a los metales y a los demás *compuestos inorgánicos* que no contienen átomos de carbono unidos entre sí. Como veremos, la materia viva contiene compuestos de ambos tipos, orgánicos e inorgánicos.

¿Cuáles fueron algunos de los primeros compuestos orgánicos?

Compuestos del carbono. Entre las numerosas variedades de materiales orgánicos que indudablemente se formaron en los mares primitivos, cinco variedades particulares tuvieron una especial significación en los acontecimientos posteriores (por lo que puede juzgarse desde el ventajoso punto de vista del presente). Estas cinco variedades son:

1. Azúcares
2. Glicerina
3. Ácidos grasos
4. Aminoácidos.
5. Bases nitrogenadas

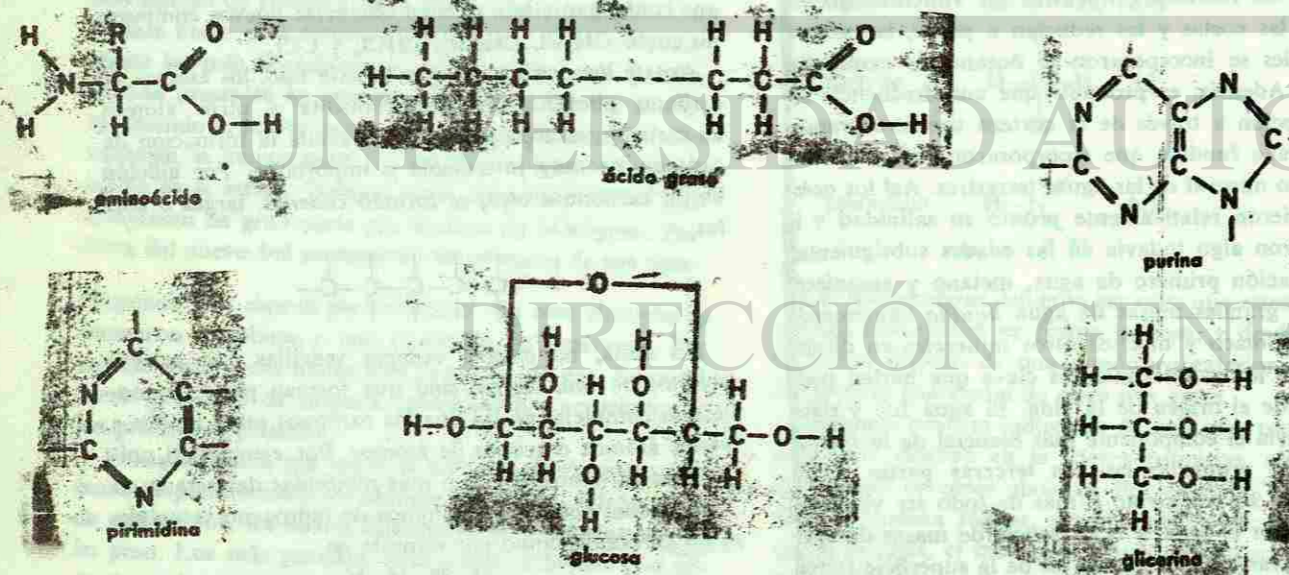


Fig. 2-2 Estructura química de varios tipos de moléculas que forman parte de los temas vivientes actuales, las cuales desempeñaron probablemente papeles importantes durante la formación de los sistemas vivientes. La glucosa es uno de los varios azúcares. Las purinas y las pirimidinas pueden conceptuarse como bases nitrogenadas.

La representación de los conjuntos estructurales de estos compuestos se da en la 2-2. Obsérvese que en cada caso un esqueleto de carbono (se trata de una cadena o de una estructura cíclica) es la base del compuesto y que el resto está formado por diversas agrupaciones de hidrógenos, oxígenos y nitrógenos.

Los azúcares forman parte de una clase más amplia de compuestos orgánicos, que se conocen como *hidratos de carbono*. El esqueleto de los carbonos de un azúcar consiste en una cadena relativamente corta. Las cadenas formadas por cinco y seis átomos de carbono son particularmente frecuentes en el protoplasma. Un importante ejemplo específico de un azúcar C₅ es la *ribosa* (C₅H₁₀O₅), y un ejemplo específico de un azúcar C₆ es la *glucosa* (C₆H₁₂O₆) ampliamente extendida. En los azúcares, como en general en todos los hidratos de carbono, los únicos elementos que están presentes son el H, el C y el O.

Esto también se cumple para la glicerina, la cual está formada por tres átomos de carbono en cadena, así como para los ácidos grasos. En estos últimos, sin embargo, las cadenas de carbonos pueden variar en longitud, desde 2 a 20 o más átomos. Un extremo de una molécula de ácido graso termina siempre en un grupo —COOH, llamado grupo *carboxilo*, que da a la molécula las propiedades ácidas (es decir, que el grupo puede disociarse y soltar iones H⁺).

Los grupos carboxilo también caracterizan a los aminoácidos, que además llevan grupos *amino*, —NH₂, que contienen nitrógeno. En una molécula aminoácida, los grupos carboxilo y amino están unidos a un átomo de carbono. A este átomo está generalmente unido también un esqueleto de carbonos que puede variar considerablemente en su estructura. Por ejemplo, puede consistir en unos pocos o en muchos átomos de carbono y éstos pueden formar tanto cadenas como un anillo o una combinación de cadenas y anillos (simbolizado por —R— en la 2-2).

El nitrógeno también es un componente invariable de las bases nitrogenadas, un grupo de compuestos que comprende dos subgrupos principales, las *pirimidinas* y las *purinas*. En ambos, el esqueleto molecular es siempre una estructura cíclica y en este caso los anillos siempre contienen tanto átomos de carbono como de nitrógeno. Las pirimidinas están formadas por un solo anillo con nitrógeno y átomos de carbono; las purinas tienen un doble anillo.

Sobre la base de estas configuraciones estructurales y dadas las condiciones que se supone prevalecieron en la Tierra primitiva, podemos imaginar cómo pueden haberse originado las cinco categorías de compuestos orgánicos. Los compuestos de cadena sencilla, como azúcares, glicerinas y ácidos grasos pudieron formarse por medio

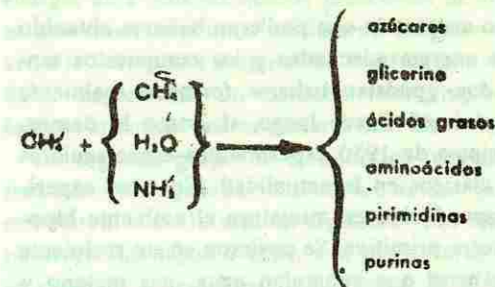


Fig. 2-3 Resumen de las primeras reacciones. La interacción del metano consigo mismo, con el agua y con el amoníaco, determinaría probablemente la formación de los compuestos indicados a la derecha.

de reacciones del metano consigo mismo y con el agua. De manera similar, las interacciones del metano, el agua y el amoníaco pudieron haber dado lugar a ciertos aminoácidos y también puede suponerse que a bases nitrogenadas 2-3.

No obstante, sin fijarnos en cómo son posibles estos hechos en teoría, debemos preguntarnos cómo tuvieron lugar realmente. Por ejemplo, ¿qué fuente pudo suministrar la energía para estas reacciones de síntesis?

Indudablemente, pudieron existir dos fuentes distintas de energía. Una de ellas fue el Sol. Aunque las densas capas de nubes de vapor de agua debieron de impedir al principio que la luz del Sol alcanzara la superficie de la Tierra (lo que debió de dejar a la Tierra en una absoluta oscuridad durante largo tiempo), los rayos ultravioletas, rayos X y otras radiaciones de elevada energía procedentes del Sol, pudieron penetrar a través de las nubes. Algunas de estas radiaciones pudieron proporcionar la energía necesaria para las reacciones entre el metano, el amoníaco y el agua. Se sabe que las radiaciones solares son ciertamente el soporte de varias reacciones químicas actuales.

Además, una segunda fuente de energía debió estar constituida por las poderosas *descargas eléctricas* que en forma de rayos debieron darse casi continuamente en la atmósfera primitiva cargada de nubes y azotada por tormentas. Como las radiaciones solares, los rayos pueden proporcionar energía para las reacciones químicas. Tanto los rayos como la energía solar pudieron haber actuado

directamente sobre las moléculas de los gases atmosféricos, como aún sucede hoy en algunos casos. Los productos químicos volátiles resultantes debieron ser luego arrastrados hacia los mares por las lluvias. Por otra parte, las reacciones pudieron haber tenido lugar directamente en las aguas oceánicas, donde el metano y todos los demás ingredientes necesarios estaban libres.

Pero incluso aceptando que pudieran haberse obtenido las fuentes de energía adecuadas y los compuestos sencillos apropiados, ¿podrían haberse formado realmente materiales orgánicos? Desde luego, sí, como lo demostraron a principios de 1950 experimentos espectaculares y nuevos, ya clásicos en la actualidad. En estos experimentos, fue reproducido en miniatura el ambiente hipotético de la Tierra primitiva. Se pusieron en un recipiente mezclas inorgánicas que contenían agua, gas metano y gas amoniacal, haciéndose pasar descargas eléctricas a través de estas mezclas durante varios días para imitar las descargas de los rayos de la tierra primitiva. Cuando se examinó luego el contenido del recipiente, en él se hallaron presentes muchos aminoácidos, ácidos y otros compuestos sencillos.

Existen, pues, buenas razones para pensar que bajo el impacto de las primitivas fuentes de energía los gases sencillos y los materiales inorgánicos reaccionaron entre sí y dieron lugar a una variedad de sustancias orgánicas que se acumularon en los antiguos mares. Estas sustancias orgánicas no serían todavía muy complicadas, pero contenían las importantes combinaciones de carbono con carbono. Ésta fue la llave que abriría la puerta de la vida, al hacer posible la síntesis de moléculas todavía mayores con esqueletos carbonosos mayores y con muchas propiedades químicas nuevas.

MOLECULAS ORGANICAS SUPERIORES

Una vez iniciada, la unión entre moléculas de carbono seguiría adelante. Entre las sustancias orgánicas ya presentes, algunas debieron reaccionar entre sí y con sustancias inorgánicas, con lo que debieron formarse nuevos tipos de moléculas de elevada complejidad.

Las variedades principales. Específicamente los azúcares se combinaron entre sí. El resultado de ello fue una serie de nuevas moléculas mayores conteniendo cadenas muy largas de carbonos. Estas nuevas moléculas, denominadas polisacáridos, todavía pertenecían a la categoría general de sustancias químicas denominadas hidratos de carbono. Algunos de estos polisacáridos son muy conocidos, entre ellos figuran, por ejemplo, el almidón, la celulosa, y el glucógeno. Cada uno de ellos consta de centenares de moléculas de azúcar unidas. La síntesis primitiva de los polisacáridos fue de gran importancia para el desarrollo de los sistemas vivientes, puesto que, según veremos, los polisacáridos son útiles nutrientes que sirven como combustibles en la respiración y como materias primas para la síntesis. Papeles ambos que todavía desempeñan en la actualidad.

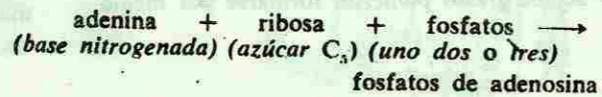
En otras series de reacciones la glicerina se combinó con diversos ácidos grasos, de lo que resultaron las grasas. Éstas demostraron ser muy buenos combustibles respiratorios y, como materias primas en la síntesis, resultaron ser incluso de utilidad más amplia que los polisacáridos.

Pero fueron las proteínas los compuestos nuevos más importantes que se formaron. Éstas constan de aminoácidos unidos entre sí de manera extraordinariamente compleja. Un extraordinario número de moléculas de aminoácidos, del orden de 100.000 o más, pueden combinarse para formar una proteína, y la disposición geométrica de tales uniones puede variar casi hasta el infinito. En consecuencia, las proteínas no sólo figuran entre las moléculas mayores, sino también entre las más variadas estructuralmente.

A causa de su variedad estructural, las proteínas pudieron servir para dos funciones que se hicieron esenciales en la formación de la materia viva. Primero, las proteínas, diferentemente estructuradas, constituyeron materiales de construcción de gran diversidad, utilizables en tareas constructivas muy diferentes. Como acabamos de explicar, los polisacáridos y las grasas servían también como materias primas en la síntesis. Pero las proteínas constituían unidades estructurales de diversidad mucho mayor y en la actualidad sabemos, mirando hacia atrás, que sólo ellas hicieron posible la fabricación de algo tan elaborado que pudiera presentar propiedades vivientes. Aun hoy, las diferencias estructurales entre varios organismos y las diferencias entre las partes de un organismo determinado son principalmente debidas a diferencias en las principales proteínas que sirven para la construcción.

En segundo lugar, además de este papel estructural, las proteínas llegaron a desempeñar un papel funcional crucial; algunas proteínas sirvieron como enzimas y aumentaron de manera extraordinaria la velocidad de las reacciones entre otras moléculas. Observamos que, con la aparición de las primeras proteínas, el tiempo químico se aceleró sustancialmente sobre la Tierra primitiva. Las reacciones que con anterioridad debieron precisar centurias para tener lugar, desde entonces pudieron tener lugar en segundos o minutos. La materia viva, tal y como existe ahora, sólo puede mantenerse gracias a reacciones rápidas, y los enzimas hacen posible la velocidad necesaria. Puesto que la "vida" depende estrechamente de las reacciones enzimáticas aceleradas, podemos llegar a la conclusión de que las proteínas debieron de estar presentes cuando se originó la vida.

A partir de las bases nitrogenadas se formaron en los mares primitivos dos nuevos grupos de compuestos de crucial importancia. Uno de estos grupos comprende los fosfatos de adenosina. Una molécula de fosfato de adenosina está formada por tres partes unidas, a saber: una base nitrogenada llamada adenina, la ribosa (azúcar C₅) y hasta tres grupos fosfato



Como en el presente, los grupos fosfato eran minerales inorgánicos, constituyentes del océano y así habrán podido combinarse fácilmente con las moléculas de ribosa

y adenina ya existentes. Los fosfatos de adenosina resultantes debieron funcionar entonces del mismo modo que lo hacen todavía hoy, como transportadores fundamentales de energía química.

Más específicamente, los fosfatos de adenosina de la materia viva sirven actualmente para retener la energía producida en la respiración. Como se ha señalado en los capítulos precedentes, la respiración supone una descom-

posición química de los alimentos (por ejemplo, polisacáridos o grasas), y estas reacciones son exergónicas, o productoras de energía. Cuando tiene lugar una reacción de descomposición en un tubo de ensayo, cualquier energía producida se disipa sencillamente en el medio ambiente en forma de calor; aparte de elevar la temperatura, la energía se pierde esencialmente y no se utiliza. En la materia viva, sin embargo, la disipación de la energía respiratoria la proporcionan los fosfatos de adenosina. En presencia de estas moléculas, la energía resultante de la descomposición de los nutrientes no es liberada en forma de calor, pero sirve, en cambio, para formar nuevos enlaces químicos dentro de la estructura de los fosfatos de adenosina. Dicho de otro modo, las energías de enlace de los elementos nutritivos en descomposición, son transformados en energías de enlace dentro de las moléculas de fosfato de adenosina. Estas últimas pueden acumular así y conservar energía. Verdaderamente, sirven como almacenes centrales de los que se extrae toda la energía viva; todos los requerimientos de energía en la materia viva, en las síntesis y en todas las demás funciones, se satisfacen directamente de la energía química acumulada en los fosfatos de adenosina. En cierto sentido, éstos sirven en la materia viva como las monedas en la economía, como medio común de intercambio. Toda la energía que se "aprovecha" de la respiración es convertida en fosfatos de adenosina y toda la energía que se gasta en las actividades vitales "se paga" por medio de estas reservas de energía. Es de suponer que los fosfatos de adenosina han tenido que ser de igual significado en los mares primitivos, antes de que existiera la materia viva. Por ejemplo, si estaban presentes compuestos orgánicos sencillos ya sometidos a la descomposición química, la energía que se hubiera hecho aprovechable habría sido retenida por los fosfatos de adenosina. Es-

tos se habrían convertido más tarde en los donadores de energía para muchas nuevas reacciones de síntesis. Puesto que estas reacciones produjeron finalmente la materia viva, la formación original de los fosfatos de adenosina debió representar un peldaño muy importante en el camino químico que condujo a la vida.

Un segundo grupo de compuestos formados en parte por bases nitrogenadas fueron los ácidos nucleicos, que estudiaremos en la sección siguiente. Las reacciones que pudieron dar lugar a éstos y a otros varios compuestos se resumen y describen en la figura 2-4

Ácidos nucleicos. Si alguna entidad singular hubiera podido ser calificada de "secreto de vida", esta entidad habría sido indiscutiblemente los ácidos nucleicos. Sin duda, en vista de lo que hoy podemos hacer en una identificación, realmente no es demasiado correcto hablar de un "secreto". De cualquier modo, antes de que los ácidos nucleicos hubiesen aparecido sobre la Tierra primitiva y sin considerar qué otras sustancias debieron haber estado presentes, no habría sido posible que la vida se hubiese originado. Pero una vez que hubieron aparecido los ácidos nucleicos, el origen de la vida pasó a ser virtualmente seguro.

Las unidades estructurales de los ácidos nucleicos son varias bases nitrogenadas, varios azúcares C₅ y grupos fosfatos. Es decir, los bloques de construcción que formaron los ácidos nucleicos y los que dieron fosfatos de adenosina son bastante similares. Cuando una base nitrogenada particular, un determinado azúcar y un grupo fosfato están enlazados entre sí de determinada manera, el resultado es una unidad llamada nucleótido. Si luego centenares y miles de nucleótidos se unen por medios específicos formando compuestos largos, en cadena, el resultado es una supermolécula extraordinariamente compleja llamada ácido nucleico. Es evidente que las moléculas de ácidos nucleicos pueden ser en total, tanto o incluso más grandes que las proteínas más complejas. En consecuencia, los ácidos nucleicos también existen en número verdaderamente ilimitado de variedades estructurales. Estos compuestos son quizá las sustancias químicas más complejas y más diversas que se conocen.

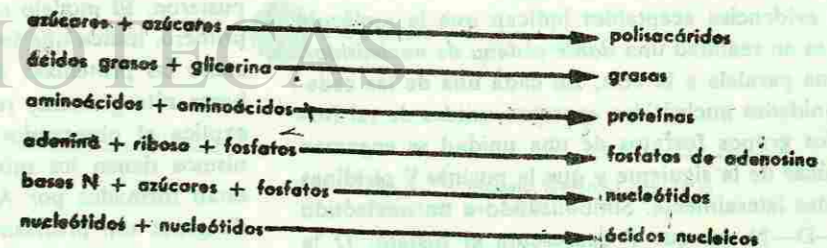


Fig. 2-4 Resumen de la evolución química posterior. Las interacciones indicadas a la izquierda de las flechas probablemente originaron los compuestos que figuran a la derecha.

CAPILLA ALFONSO

Como consecuencia de su complejidad única, las moléculas exhiben tres propiedades muy notables. Esto es lo que convierte a los ácidos nucleicos, más que cualquier otro tipo particular de sustancias químicas, en llaves de la vida. Estos importantes constituyentes celulares están formados por nucleótidos y que un nucleótido es un complejo fosfato-azúcar-base nitrogenada.

La base nitrogenada de un nucleótido puede ser una de las cinco siguientes: *adenina, guanina, citosina, timina* y *uracilo*. Las dos primeras son purinas, las tres últimas pirimidinas (véase fig. 2-2 para su estructura molecular básica). Así, ya que la dependencia de estas purinas o pirimidinas está presente en un determinado nucleótido, se distinguirán cinco tipos diferentes de nucleótidos.

El azúcar de un nucleótido puede ser, o la *ribosa* o la *desoxirribosa*. La diferencia fundamental entre estos dos azúcares de 5-carbonos viene indicada por sus nombres: "desoxi"-ribosa contiene un átomo menos de oxígeno que la ribosa. Por ello, según el tipo de azúcar presente, pueden distinguirse dos tipos de nucleótidos: *ribosa nucleótidos* (también ribonucleótidos) y *desoxirribosa nucleótidos* (también desoxirribonucleótidos).

Clasificando los nucleótidos según las bases nitrogenadas que contienen y los azúcares, obtendremos las ocho variedades de nucleótidos hasta ahora conocidas:

<i>ribonucleótidos</i>	<i>desoxirribonucleótidos</i>
fosfato-ribosa-adenina	fosfato-desoxirribosa-adenina
fosfato-ribosa-guanina	fosfato-desoxirribosa-guanina
fosfato-ribosa-citosina	fosfato-desoxirribosa-citosina
fosfato-ribosa-uracilo	fosfato-desoxirribosa-timina

Obsérvese que tanto la adenina, como la guanina y la citosina, están presentes en ambos grupos de nucleótidos.

En cambio el uracilo sólo se encuentra asociado con la ribosa y la timina sólo con la desoxirribosa.

Centenares de nucleótidos unidos juntos formando una cadena constituyen una molécula de ácido nucleico. En una de tales moléculas, todos los nucleótidos presentes, o son ribonucleótidos, o desoxirribonucleótidos, no existiendo los dos a la vez: sobre esta base, podemos distinguir entre *ácido ribonucleico*, abreviado *ARN*, y *ácido desoxirribonucleico*, abreviado *ADN*. El ADN, específicamente, es el tipo de ácido nucleico que constituye los genes y que probablemente juega un papel clave en el origen de la vida.

Varias evidencias aceptables indican que la molécula de ADN es en realidad una *doble cadena de nucleótidos*, una cadena paralela a la otra. En cada una de las cadenas, las unidades nucleótidas aparecen unidas de tal forma que los grupos fosfatos de una unidad se engarzan con el azúcar de la siguiente y que la purinas y piridinas están unidas lateralmente. Simbolizando a un nucleótido como P-D-N, en que P representa el fosfato, D la desoxirribosa y N la base nitrogenada, al formar una cadena simple tendremos:

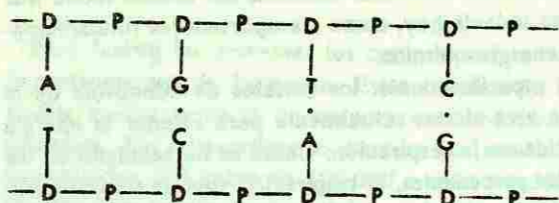
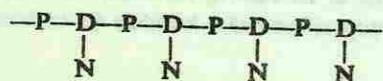
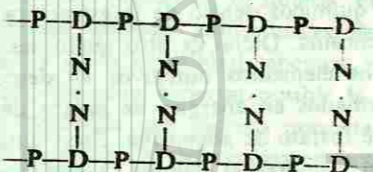


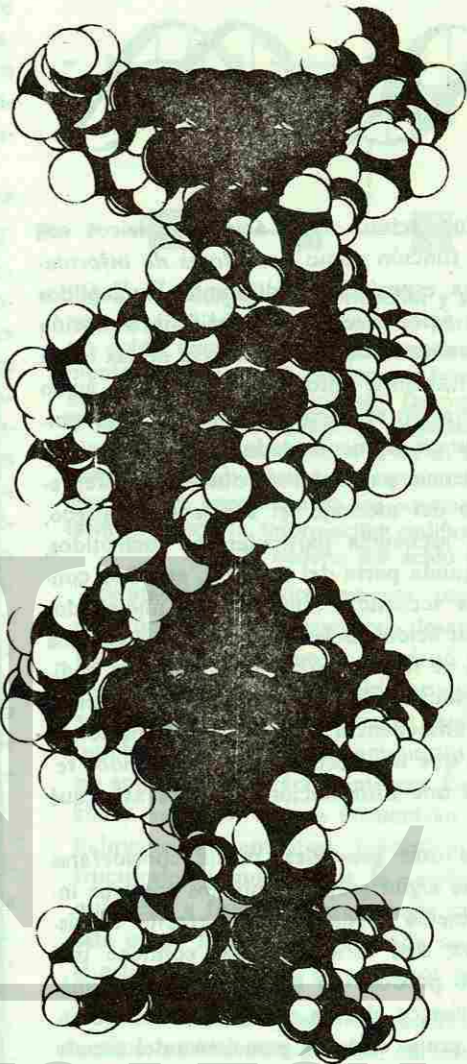
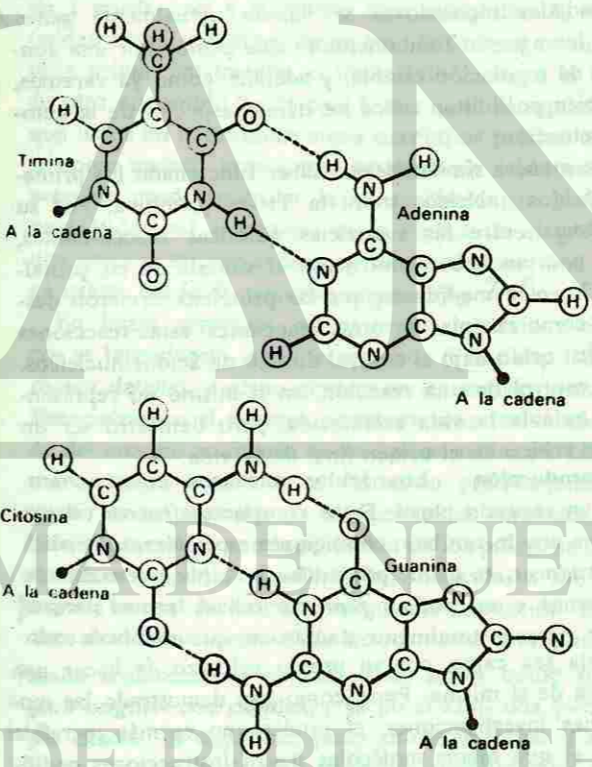
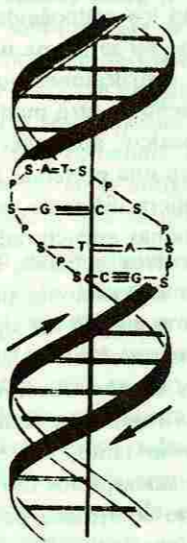
Fig. 2-5 El modelo Watson-Crick de la estructura del ADN. P, fosfato; D, desoxirribosa; A, T, G, C, purinas y pirimidinas. Una unidad P-D-A representa uno de los nucleótidos. En esta cadena doble, -P-D-P-D-, son posibles cuatro clases de parejas de purinas-pirimidinas, es decir, A-T, T-A, G-C y C-G. Cada una de las cuatro parejas puede presentarse muchas veces y la secuencia de las parejas puede variar ilimitadamente.

La anterior evidencia sugiere que dos de tales cadenas aisladas se unen formando una doble cadena determinada por las dos series de Ns, mantenidas unidas por enlaces químicos relativamente débiles:



En la fig. 2-5 se indican cuatro distintas uniones -N N- en un ADN. Obsérvese que la *adenina* va siempre emparejada con la *timina* y la *guanina* siempre con la *citosina*. No hay un límite en el número de veces que pueden presentarse estas cuatro combinaciones en una larga cadena doble. Ni, aparentemente, hay restricciones en su secuencia. Así, A T T A, G C, y C G, pueden considerarse como constituyentes de un alfabeto de cuatro símbolos y las "palabras" lineales pueden construirse utilizando estos símbolos dispuestos en diverso orden. Evidentemente, el número posible de disposiciones distintas de ADNs es prácticamente ilimitado. Esto es una reminiscencia del "alfabeto" de aminoácidos periféricos de que están formadas virtualmente un número ilimitado de diversas proteínas. Una característica estructural del ADN es que la doble cadena no es rectilínea, sino espiralada (fig. 2-6)

La estructura del ADN mencionada se conoce como el *modelo Watson-Crick* por los investigadores que la propusieron. El modelo explica tres importantes cuestiones: primero, indica que los ADNs pueden ser tan *específicos* como las proteínas: diferentes secuencias de parejas de bases nitrogenadas, representan diferentes ADNs. Esto explica al observador el porqué ni siquiera dos organismos tienen los mismos genes, puesto que los genes están formados por ADN. Las variaciones en los tipos de genes son precisamente tan grandes como las variaciones en los tipos de proteínas, como puede esperarse si la función de los ácidos nucleicos es la de regular las síntesis de proteínas. Segundo, el modelo Watson-Crick enseña cómo el ADN puede llevar a cabo la regulación de las síntesis de proteínas, y en tercer lugar el modelo

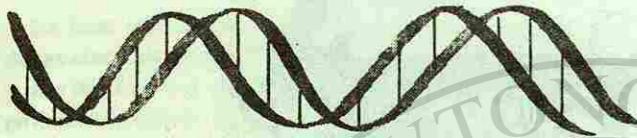


○ H
○ O
● C y N en las bases
● P
● C en fosfato = cadena éster

Fig. 2-6 Modelo Watson-Crick de la estructura del ADN.

Sugiere cómo el ADN puede reproducirse.

Fig. 2-6 Una cadena doble de ADN forma una espiral como indica el esquema. Las dos espirales simbolizan las cadenas P-D-P-D- y las conexiones entre las espirales representan los pares purina-pirimidina.



Códigos de información. Los ácidos nucleicos son conocidos por su función como *portadores de información*. La secuencia específica de diferentes nucleótidos en una cadena de ácido nucleico transmite información del mismo modo como lo hace la secuencia de las letras de una palabra (transmite información). En un ácido nucleico, la información se encuentra en un código químico. Es decir, que un segmento dado de la cadena, que contenga una secuencia particular de nucleótidos, representa un elemento del mensaje; el segmento contiguo, formado por otra secuencia particular de nucleótidos, representa una segunda parte del mensaje, etc. Por consiguiente, según la secuencia específica de nucleótidos que pueda tener un ácido nucleico, el ácido llevará una cantidad específica de información "escrita" en un código químico. Los ácidos nucleicos estructurados diferentemente llevan en consecuencia diferentes informaciones.

¿Cómo sabemos que una secuencia de nucleótidos representa realmente una información? Y si es así, ¿qué dice?

En los términos más generales, puede considerarse justificadamente que algún grupo de objetos contiene información si los objetos pueden llevar a efectos consistentes. Por ejemplo, una serie de letras contiene una información cuando produce de forma consistente imágenes mentales de ciertos objetos o ideas para un observador humano; un grupo dado de posiciones del mando de un motor contiene información cuando de modo regular pone el motor en marcha a una velocidad determinada. En el caso de las letras, la información está escrita en un código visual; en el caso de un mando, la información puede ser mecánica o eléctrica.

De modo parecido, una serie de átomos o grupos de átomos puede concebirse como conteniendo información codificada químicamente, la cual puede determinar que otros átomos entren en vías particulares. En este sentido, una secuencia de nucleótidos puede decirse que contiene información. fig. 2-7

Las investigaciones recientes han demostrado que clase de información transportan en realidad los ácidos nucleicos. Los compuestos contienen grupos de instrucciones sobre cómo construir proteínas. Más concretamente, una secuencia dada de nucleótidos determina qué clase de aminoácidos producirán una determinada proteína y en qué secuencia estos aminoácidos pueden unirse. Imaginemos que cierto segmento de una larga secuencia de nucleótidos está químicamente constituida de tal modo,

que una clase particular de aminoácidos puede llegar a unirse a ella. De manera similar, el segmento contiguo puede tolerar que otra clase de aminoácido (y sólo esa clase) se una. De esta forma, ciertas secuencias de aminoácidos deben tender a unirse a secuencias dadas de nucleótidos y cuando los aminoácidos se unen luego entre sí, la proteína que así se forma habrá sido construida de acuerdo con las instrucciones químicas presentes en el ácido nucleico. Dicho de otro modo un ácido nucleico sirve como un "fotocalco" azul que especifica la secuencia de aminoácidos en una proteína. Los ácidos nucleicos estructurados de manera diferente, controlan, por tanto, la formación de proteínas estructuradas de modo distinto.

En todos los seres vivos actuales, las proteínas se forman de acuerdo con instrucciones para la construcción que llevan los ácidos nucleicos. El significado de esto es crucial, ya que, como se observó, las proteínas son los principales materiales de construcción, así como los enzimas que controlan virtualmente todas las reacciones de la materia viva. Por lo tanto, la verdadera naturaleza de la materia viva en sus aspectos estructural y funcional está en último término controlada por los ácidos nucleicos. Los ácidos nucleicos particulares que sirven en estas actividades reguladoras se llaman actualmente genes. Son los agentes fundamentales que posibilitan una función de regulación estable, y además, como ya veremos, también posibilitan todos los demás aspectos de la auto-perpetuación.

De manera similar deben haber funcionado los primeros ácidos nucleicos sobre la Tierra primitiva. Por su presencia entre las sustancias químicas reaccionantes, bien podrían haber controlado la síntesis de las proteínas y en la medida en que las proteínas sirvieron después como enzimas en otras reacciones, estas reacciones habrían caído bajo el control directo de ácidos nucleicos. Este control de una reacción, en sí mismo no representaba todavía la vida establecida, pero demostró ser un factor crítico en el origen final de la vida.

Reproducción. Los ácidos nucleicos jugaron también un segundo papel. Estos compuestos fueron como todavía hoy lo son bajo condiciones especiales, moléculas *duplicadoras*, es decir, podían hacer réplicas exactas de sí mismas y así podían reproducirse. A primera vista, puede parecer totalmente fantástico que una sola molécula sea capaz por su propio esfuerzo de hacer una copia de sí misma. Pero, como han demostrado las modernas investigaciones, el proceso no es más increíble que el que meras moléculas lleven instrucciones codificadas sobre cómo hacer otras moléculas. Verdaderamente, la reproducción de los ácidos nucleicos es sencillamente otro ejemplo de la construcción de otras moléculas de acuerdo con una información codificada. En este caso, las "otras moléculas" son los propios ácidos nucleicos.

Imaginemos de nuevo una larga secuencia de nucleótidos. Así una secuencia ha elaborado automáticamente en su interior información acerca de su propia estructura química, al igual que una frase formada por palabras ha elaborado en su interior información sobre su estructura gramatical. Si la frase ha de ser reproducida, los grupos

duplicados de palabras, deberán ser alineados en una secuencia, la cual se iguala a la frase original. En un proceso como éste, de duplicación, tiene lugar una transmisión de información. Un hombre o una máquina, pueden ser primero informados sobre la estructura de la frase existente. Luego, sobre la base de esta información, él o ella deben seleccionar apropiadamente palabras duplicadas de un amplio conjunto de palabras posibles y deben ponerse las palabras seleccionadas en una secuencia concreta. La nueva frase contendrá entonces una información también presente en la antigua.

De modo similar, si una secuencia de nucleótidos va a reproducirse, un grupo duplicado de nucleótidos individuales debe unirse en una secuencia que copie exactamente la secuencia original. La propiedad notable y completamente exclusiva de las secuencias de nucleótidos es que pueden llevar a cabo su propia duplicación, sin la intervención de ningún otro agente de control; bajo condiciones apropiadas pueden seleccionar y ordenar nucleótidos, copias de los suyos propios. Se dice así que los ácidos nucleicos son capaces de autoduplicarse. En una secuencia dada de nucleótidos, por ejemplo, el nucleótido 1 puede unirse a sí mismo otro nucleótido 1, si una unidad copia está presente en los alrededores como materia prima; igualmente, el nucleótido 2 tolera la unión de otro nucleótido 2. De esta forma, y en el supuesto de que todos los nucleótidos copia necesarios puedan tomarse como materia prima, una molécula de ácido nucleico presente puede controlar la alineación de un grupo de nucleótidos por el método de la réplica. Si el grupo se une entre sí, en una cadena, se habrá formado una réplica exacta del ácido nucleico original (fig. 2-8)

En líneas generales, así es como los ácidos nucleicos se reproducen, según se cree hoy (véase cap. 16 para mayor detalle), y cómo ocurrió en los mares primitivos. Esencialmente, el proceso representa una forma abreviada del proceso originario de los ácidos nucleicos. Los primeros ácidos nucleicos se formaron posiblemente por medio de uniones al azar de nucleótidos formados también al azar. Pero con la aparición de los primeros ácidos nucleicos se pudieron utilizar las moléculas a modo de copias, lo cual facilitó la subsiguiente formación de muchos ácidos nucleicos. Cada ácido nucleico original formado lentamente y al azar pudo servir como modelo para originar con rapidez, y ya no al azar, una nueva copia exacta. El duplicado pudo entonces actuar a su vez como modelo, y de este modo los descendientes de los primeros ácidos nucleicos se han seguido sucediendo los unos a los otros en una serie ininterrumpida de generaciones moleculares, directamente hasta la actualidad.

Además, cada vez que una generación de ácidos nucleicos dio lugar a la siguiente, le pasó información sobre cómo construir sus proteínas particulares. Con esta información heredada, cada generación de ácidos nucleicos pudo originar de nuevo los tipos de proteínas de sus antepasados y así pudo ejercer el mismo control

sobre las mismas reacciones enzimáticas. Esta recurrencia repetida y controlada de un grupo dado de procesos químicos, generación tras generación, más tarde llegó a ser una característica fundamental de la vida.

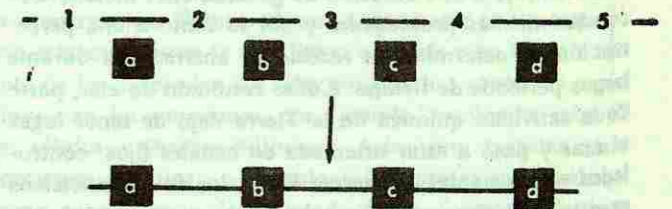


Fig. 2-7 Códigos de información y síntesis de las proteínas. Si 1-2-3-4-5 representan una porción de la cadena de un ácido nucleico, las características químicas del segmento nucleótido 1-2 pueden ser tales, que sólo el aminoácido a puede engarzarse allí. De manera semejante, sólo el aminoácido b es capaz de engarzarse en el segmento nucleótido 2-3, el aminoácido c en el segmento 3-4, etc. Si luego esos aminoácidos se unen entre sí y forman una proteína, la secuencia de los aminoácidos habrá sido determinada por la información codificada contenida dentro de la cadena del ácido nucleico.

Mutación. Indirectamente, por medio de su reproducción, los ácidos nucleicos desarrollaron también una tercera propiedad que se convirtió más tarde en una característica de la vida. Como grupo, los ácidos nucleicos son moléculas muy estables; es decir, que a diferencia de muchas otras clases de compuestos, los ácidos nucleicos no son afectados fácilmente por los diversos riesgos físicos y químicos que se encuentran en la Tierra. Ocasionalmente, sin embargo, pueden producirse cambios estructurales pequeños por la acción de diversos agentes químicos y físicos. Cuando tiene lugar una alteración de esta clase, la molécula alterada de ácido nucleico es en sí estable, y durante su posterior reproducción la com-

posición cambiada se transmite fielmente a la réplica. Estos cambios estables hereditarios, de una generación de ácidos nucleicos a la siguiente, se llaman *mutaciones*. Puesto que "mutación" significa alteración de la estructura de un ácido nucleico, también representa una alteración en la información contenida; una vez que un ácido nucleico ha mutado, en lo sucesivo controlará la producción de un tipo diferente de proteínas.

Podemos inferir, por lo tanto, que la reproducción de los ácidos nucleicos sobre la Tierra primitiva no produjo una sucesión de moléculas idénticas, sino que algunas de las moléculas descendientes se hicieron distintas de los tipos ancestrales por medio de mutaciones ocasionales. Un tipo único original pudo así, en el transcurso del tiempo, originar un conjunto de nuevos y diversos tipos que no habían existido nunca anteriormente. Los nuevos *mutantes* pudieron entonces controlar la formación de tipos nuevos y diversos de proteínas. En consecuencia, nuevos grupos de reacciones que requerían enzimas quedaron bajo el control de los ácidos nucleicos.

Es evidente que la aparición de los ácidos nucleicos introdujeron una dimensión radicalmente nueva en la química de la Tierra. En primer lugar, las moléculas lograron una estructura compleja y estable, capaz de servir como almacén de información que podría determinar la estructura de las proteínas. En segundo lugar, los ácidos nucleicos también llevaban información sobre su propia estructura y podían hacer réplicas de sí mismos. Esto condujo a una sucesión de generaciones moleculares con las mismas propiedades y por lo tanto a una perpetuación de determinadas reacciones enzimáticas durante largos períodos de tiempo. Como resultado de ello, parte de la actividad química de la Tierra dejó de tener lugar al azar y pasó a estar orientada en canales fijos, controlados y persistentes. En tercer lugar, los ácidos nucleicos eran lo bastante complejos como para permanecer intactos como conjuntos estables a pesar de la introducción de errores estructurales ocasionales.

Realmente, con la formación de los ácidos nucleicos se habían reunido todos los ingredientes básicos para la aparición final de un ser vivo. Todo lo sucedido hasta llegar a este punto puede ser descrito colectivamente como *evolución química*: la producción y acumulación gradual, en los mares primitivos, de todos los diversos compuestos que más tarde llegaron a funcionar como componentes de la materia viva. Como hemos visto, los más esenciales de estos compuestos incluían, por lo menos, siete categorías de sustancias, esto es, materiales inorgánicos como el agua, y sustancias minerales disueltas y materiales orgánicos tales como los carbohidratos, grasas, proteínas, fosfatos de adenosina y ácidos nucleicos.

Los acontecimientos que siguieron pueden describirse como *evolución biológica*: la organización de los componentes químicos en las primeras unidades vivas, es decir, las *células*.

La evolución biológica

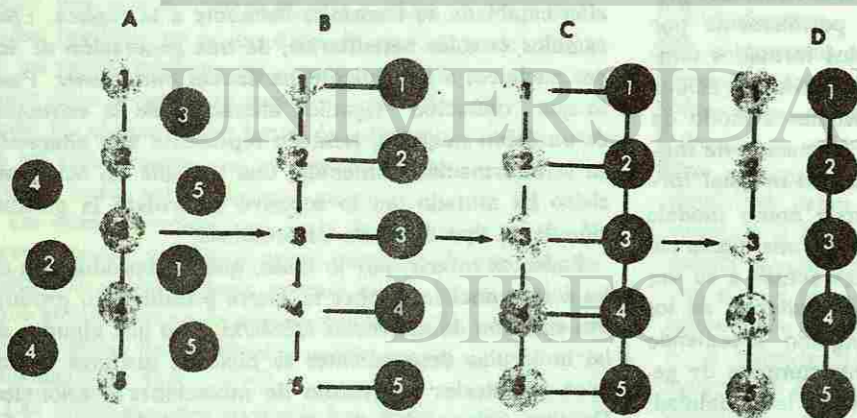
Si afirmamos que la evolución biológica siguió a la evolución química, ello no significa que la evolución química se detuviese simplemente en un punto y que entonces continuase la evolución biológica. Por el contrario la evolución química continuó, y todavía continúa en la actualidad. Lo que quiere significarse es que en un momento dado de la evolución química tuvo lugar un tipo *adicional* de creación: Las moléculas no dieron ya lugar exclusivamente a nuevas moléculas, sino que algunas de las moléculas produjeron algo completamente nuevo, algo hasta entonces completamente inexistente, es decir, células vivas. Estas, a su vez, produjeron entonces mayor número de células mediante los procesos de multiplicación que todavía continúan en la actualidad. De este modo la nueva dimensión de la evolución biológica se *superpuso* a la antigua dimensión de la evolución química que todavía prosigue.

¿Cómo se originaron las primeras células?

EL ORIGEN DE LA VIDA

De modo general, la aparición de la primera célula puede enfocarse como habiendo ocurrido del siguiente modo: de una u otra manera, grupos de todos los compuestos básicos ya presentes en el océano primitivo debieron reunirse juntos y en pequeños espacios, y cada grupo de materiales así acumulados debió permanecer agregado formando una gota. En virtud de las diversas propiedades de los materiales agregados, la gota comenzó a vivir.

Probablemente, la agregación de los compuestos necesarios debió darse en alta mar de una forma distinta. La concentración de compuestos debió ser bastante baja y el agua libre, por lo tanto, debió constituir una disolución demasiado diluida para ofrecer la posibilidad razonable



2-8 Representación esquemática de la reproducción de los ácidos nucleicos. A. Una molécula de ácido nucleico preexistente (sombreado claro) rodeada de materias primas necesarias para la construcción de una réplica de ácido nucleico (sombreado oscuro). B. Una materia prima determinada presenta afinidad para el correspondiente componente de un ácido nucleico, por lo que las materias primas se unen en una secuencia ordenada al ácido nucleico preexistente. C. Las materias primas correctamente ordenadas se unen entre sí. D. La nueva molécula de ácido nucleico así originada se separa del «modelo» original. Modelo y réplica tienen una composición idéntica.

de que se juntasen y permaneciesen unidos precisamente los conjuntos adecuados de materiales. Es más plausible aceptar que esta agregación crítica tuvo lugar a lo largo de las costas marinas. Los compuestos orgánicos que se habían formado en el océano pudieron haber sido arrastrados hacia el litoral, donde el terreno sólido proporcionó superficies en las que algunas de esas moléculas pudieron adherirse. Otras moléculas, de los mismos o de diferentes tipos, pueden o no haberse añadido más tarde. La concentración de las moléculas podría así haberse incrementado lentamente, proceso éste que debió reforzarse por la considerable evaporación del agua en la zona de las mareas.

En realidad, no es necesario aceptar que los ácidos nucleicos, proteínas y grandes moléculas en general, se hayan formado primero en alta mar y luego se fueran a agregar a lo largo de las costas. Por el contrario, es bastante probable que las primeras agregaciones comprendieran solamente a compuestos orgánicos relativamente sencillos; las grandes moléculas pudieron sintetizarse más tarde de un modo directo dentro, y verdaderamente como consecuencia, de las acumulaciones de los productos sencillos. Sabemos que las síntesis de las grandes moléculas requieren la estrecha proximidad de todas las materias primas necesarias. Así, si pudieron acumularse concentraciones suficientemente elevadas de los ingredientes más sencillos en depósitos microscópicos a lo largo del litoral, las moléculas complejas, como los ácidos nucleicos, deben haberse formado primero en esos depósitos. Los propios ácidos nucleicos pudieron entonces haber dirigido las síntesis de las primeras proteínas,

también dentro de las agregaciones ya presentes. Algunas de las proteínas habrían actuado a continuación como enzimas y así habrían facilitado la formación rápida de una rica variedad de nuevos compuestos, por ejemplo polisacáridos a partir de los azúcares primarios.

Además, algunas de las proteínas y también algunas grasas y glúcidos habrían representado a los materiales de construcción. Estos pudieron organizarse en un esqueleto estructural que se ramificará a través y en torno a la gota de los agregados. Se sabe que muchas proteínas precipitan en las soluciones, por ejemplo, formando gránulos sólidos o fibrillas filiformes. Asimismo, mezclas que contienen proteínas o complejos lipoproteicos, pueden, como consecuencia de su estado físico, formar películas membranosas superficiales (por ej., como la «nata» de la leche). Así, las gotas de agregación de los litorales oceánicos podrían haber muy bien desarrollado membranas limitantes externas y en alguna medida su armazón interno. En lo sucesivo se convirtieron en unidades individuales destacadas en el medio acuático del océano y pudieron permanecer individualizadas incluso si absorbieron mucha agua y fueron luego devueltas al medio líquido. Estas unidades habrían sido realmente células primitivas (fig. 2-9).

No es necesario aceptar el que las células fueron formadas exclusivamente por los procesos que acabamos de describir, ni incluso que la visión anterior corresponda en detalle a los hechos ocurridos en el remoto pasado. En este estadio de los conocimientos, la consideración más importante es sobre todo el que *podamos* imaginar series aceptables de sucesos a través de los cuales las células

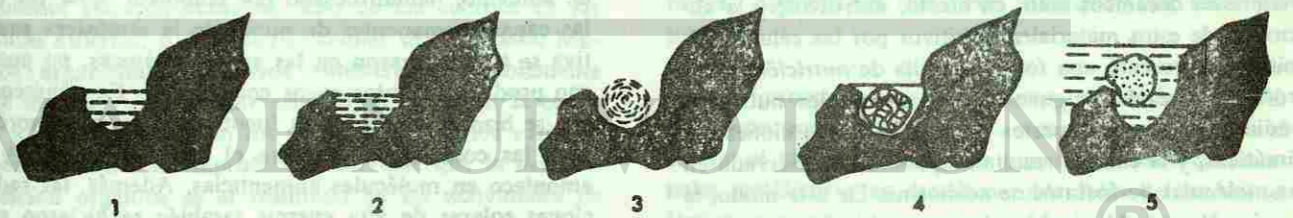


Fig. 2-9 Origen posible de las primeras células. Ingredientes químicos apropiados pueden haberse acumulado en huecos microscópicos a lo largo de la costa (1) y estos ingredientes pueden concentrarse progresivamente (2). Bajo condiciones relativamente secas y con ayuda del ATP, que puede haber estado presente, los ácidos nucleicos y las proteínas pudieron sintetizarse (3). Las proteínas pudieron entonces hacer posible la existencia de reacciones aceleradas enzimáticamente y la formación de membranas estructurales y fibrillas internas (4). Finalmente, las estructuras celulares primitivas pueden haber sido arrastradas hacia el mar (5).

CAPILLA ALFONSO

Es evidente que la aparición de los ácidos nucleicos introdujeron una dimensión radicalmente nueva en la química de la Tierra. En primer lugar, las moléculas lograron una estructura compleja y estable, capaz de servir como almacén de información que podría determinar la estructura de las proteínas. En segundo lugar, los ácidos nucleicos también llevaban información sobre su propia estructura y podían hacer réplicas de sí mismos. Esto condujo a una sucesión de generaciones moleculares con las mismas propiedades y por lo tanto a una perpetuación de determinadas reacciones enzimáticas durante largos períodos de tiempo. Como resultado de ello, parte de la actividad química de la Tierra dejó de tener lugar al azar y pasó a estar orientada en canales fijos, controlados y persistentes. En tercer lugar, los ácidos nucleicos eran lo bastante complejos como para permanecer intactos como conjuntos estables a pesar de la introducción de errores estructurales ocasionales.

Realmente, con la formación de los ácidos nucleicos se habían reunido todos los ingredientes básicos para la aparición final de un ser vivo. Todo lo sucedido hasta llegar a este punto puede ser descrito colectivamente como *evolución química*: la producción y acumulación gradual, en los mares primitivos, de todos los diversos compuestos que más tarde llegaron a funcionar como componentes de la materia viva. Como hemos visto, los más esenciales de estos compuestos incluían, por lo menos, siete categorías de sustancias, esto es, materiales inorgánicos como el agua, y sustancias minerales disueltas y materiales orgánicos tales como los carbohidratos, grasas, proteínas, fosfatos de adenosina y ácidos nucleicos.

Los acontecimientos que siguieron pueden describirse como *evolución biológica*: la organización de los componentes químicos en las primeras unidades vivas, es decir, las *células*.

La evolución biológica

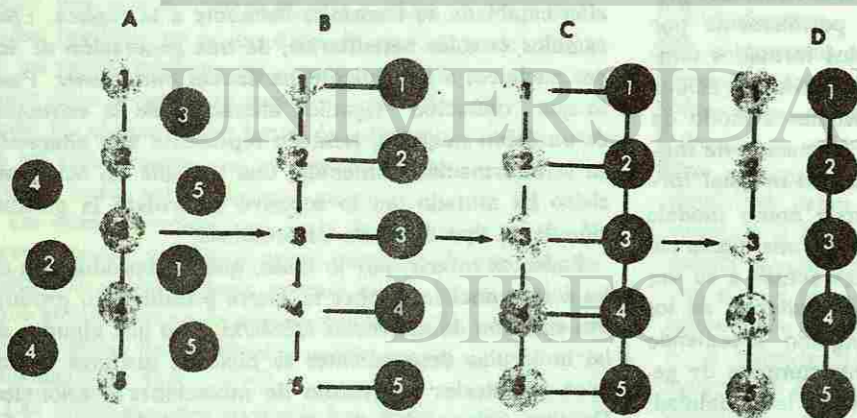
Si afirmamos que la evolución biológica siguió a la evolución química, ello no significa que la evolución química se detuviese simplemente en un punto y que entonces continuase la evolución biológica. Por el contrario la evolución química continuó, y todavía continúa en la actualidad. Lo que quiere significarse es que en un momento dado de la evolución química tuvo lugar un tipo *adicional* de creación: Las moléculas no dieron ya lugar exclusivamente a nuevas moléculas, sino que algunas de las moléculas produjeron algo completamente nuevo, algo hasta entonces completamente inexistente, es decir, células vivas. Estas, a su vez, produjeron entonces mayor número de células mediante los procesos de multiplicación que todavía continúan en la actualidad. De este modo la nueva dimensión de la evolución biológica se *superpuso* a la antigua dimensión de la evolución química que todavía prosigue.

¿Cómo se originaron las primeras células?

EL ORIGEN DE LA VIDA

De modo general, la aparición de la primera célula puede enfocarse como habiendo ocurrido del siguiente modo: de una u otra manera, grupos de todos los compuestos básicos ya presentes en el océano primitivo debieron reunirse juntos y en pequeños espacios, y cada grupo de materiales así acumulados debió permanecer agregado formando una gota. En virtud de las diversas propiedades de los materiales agregados, la gota comenzó a vivir.

Probablemente, la agregación de los compuestos necesarios debió darse en alta mar de una forma distinta. La concentración de compuestos debió ser bastante baja y el agua libre, por lo tanto, debió constituir una disolución demasiado diluida para ofrecer la posibilidad razonable



2-8 Representación esquemática de la reproducción de los ácidos nucleicos. A. Una molécula de ácido nucleico preexistente (sombreado claro) rodeada de materias primas necesarias para la construcción de una réplica de ácido nucleico (sombreado oscuro). B. Una materia prima determinada presenta afinidad para el correspondiente componente de un ácido nucleico, por lo que las materias primas se unen en una secuencia ordenada al ácido nucleico preexistente. C. Las materias primas correctamente ordenadas se unen entre sí. D. La nueva molécula de ácido nucleico así originada se separa del «modelo» original. Modelo y réplica tienen una composición idéntica.

de que se juntasen y permaneciesen unidos precisamente los conjuntos adecuados de materiales. Es más plausible aceptar que esta agregación crítica tuvo lugar a lo largo de las costas marinas. Los compuestos orgánicos que se habían formado en el océano pudieron haber sido arrastrados hacia el litoral, donde el terreno sólido proporcionó superficies en las que algunas de esas moléculas pudieron adherirse. Otras moléculas, de los mismos o de diferentes tipos, pueden o no haberse añadido más tarde. La concentración de las moléculas podría así haberse incrementado lentamente, proceso éste que debió reforzarse por la considerable evaporación del agua en la zona de las mareas.

En realidad, no es necesario aceptar que los ácidos nucleicos, proteínas y grandes moléculas en general, se hayan formado primero en alta mar y luego se fueran a agregar a lo largo de las costas. Por el contrario, es bastante probable que las primeras agregaciones comprendieran solamente a compuestos orgánicos relativamente sencillos; las grandes moléculas pudieron sintetizarse más tarde de un modo directo dentro, y verdaderamente como consecuencia, de las acumulaciones de los productos sencillos. Sabemos que las síntesis de las grandes moléculas requieren la estrecha proximidad de todas las materias primas necesarias. Así, si pudieron acumularse concentraciones suficientemente elevadas de los ingredientes más sencillos en depósitos microscópicos a lo largo del litoral, las moléculas complejas, como los ácidos nucleicos, deben haberse formado primero en esos depósitos. Los propios ácidos nucleicos pudieron entonces haber dirigido las síntesis de las primeras proteínas,

también dentro de las agregaciones ya presentes. Algunas de las proteínas habrían actuado a continuación como enzimas y así habrían facilitado la formación rápida de una rica variedad de nuevos compuestos, por ejemplo polisacáridos a partir de los azúcares primarios.

Además, algunas de las proteínas y también algunas grasas y glúcidos habrían representado a los materiales de construcción. Estos pudieron organizarse en un esqueleto estructural que se ramificará a través y en torno a la gota de los agregados. Se sabe que muchas proteínas precipitan en las soluciones, por ejemplo, formando gránulos sólidos o fibrillas filiformes. Asimismo, mezclas que contienen proteínas o complejos lipoproteicos, pueden, como consecuencia de su estado físico, formar películas membranosas superficiales (por ej., como la «nata» de la leche). Así, las gotas de agregación de los litorales oceánicos podrían haber muy bien desarrollado membranas limitantes externas y en alguna medida su armazón interno. En lo sucesivo se convirtieron en unidades individuales destacadas en el medio acuático del océano y pudieron permanecer individualizadas incluso si absorbieron mucha agua y fueron luego devueltas al medio líquido. Estas unidades habrían sido realmente células primitivas (fig. 2-9).

No es necesario aceptar el que las células fueron formadas exclusivamente por los procesos que acabamos de describir, ni incluso que la visión anterior corresponda en detalle a los hechos ocurridos en el remoto pasado. En este estadio de los conocimientos, la consideración más importante es sobre todo el que *podamos* imaginar series aceptables de sucesos a través de los cuales las células

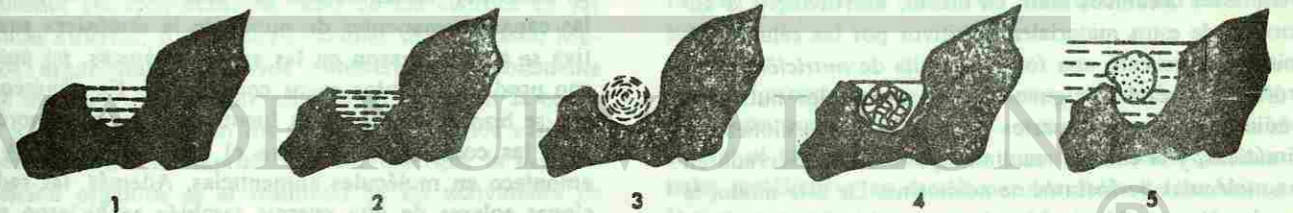


Fig. 2-9 Origen posible de las primeras células. Ingredientes químicos apropiados pueden haberse acumulado en huecos microscópicos a lo largo de la costa (1) y estos ingredientes pueden concentrarse progresivamente (2). Bajo condiciones relativamente secas y con ayuda del ATP, que puede haber estado presente, los ácidos nucleicos y las proteínas pudieron sintetizarse (3). Las proteínas pudieron entonces hacer posible la existencia de reacciones aceleradas enzimáticamente y la formación de membranas estructurales y fibrillas internas (4). Finalmente, las estructuras celulares primitivas pueden haber sido arrastradas hacia el mar (5).

CAPILLA ALFONSO

pueden haberse formado. Cualesquiera que hayan podido ser los hechos realmente acaecidos, la suerte debe haber jugado un papel; probablemente muchas agrupaciones no llegaron jamás a convertirse en células completas y las que lo hicieron debieron su formación a la acumulación afortunada de los ingredientes apropiados. Pero en otro sentido, la formación de células no fue simplemente un "accidente enormemente afortunado", un suceso ocasional raro, de una probabilidad muy remota. Por el contrario, dada la Tierra primitiva constituida de tal forma que pudieron formarse determinados compuestos, y dados estos compuestos y sus propiedades esenciales, entonces la formación de la célula tuvo que tener lugar más pronto o más tarde; repetida e irremisiblemente. El único elemento fortuito allí, fue el tiempo; la incertidumbre no reside en la naturaleza del "si", sino en la naturaleza del "cuándo" y "con qué frecuencia". Los mejores cálculos actuales, estiman que las primeras células aparecieron hace, por lo menos, dos mil millones de años.

Todos los agregados que llegaron a ser células vivas, deben necesariamente haber participado de la misma composición química general. Todos deben haber contenido, por lo menos, agua, varias sustancias minerales, glúcidos, grasas, proteínas, fosfatos de adenosina y ácidos nucleicos. Ahora sabemos que sólo los agregados que poseyeran esas sustancias pudieron haber desplegado la serie de propiedades que denominamos "biológicas". No es una coincidencia el que todos los seres vivos actuales deban poseer, y poseen, las mismas siete categorías de compuestos.

Podemos demostrar fácilmente que estos compuestos químicos formaron las primeras células con las propiedades inherentes a la vida. Como se observó anteriormente, muchas de las reacciones entre los compuestos químicos celulares requieren el uso de materias primas, es decir, compuestos inorgánicos y orgánicos sencillos, presentes en abundancia en el océano primitivo. Estos materiales oceánicos eran, en efecto, nutritivos, y la absorción de estos materiales nutritivos por las células primitivas representó una forma sencilla de nutrición. Dentro de las células, algunos de los materiales nutritivos pudieron ser descompuestos por medio de reacciones enzimáticas, y la energía resultante pudo ser conservada en las moléculas de fosfatos de adenosina. De este modo, la respiración quedó establecida como función continua. Con diversos materiales nutritivos y con la energía tomada de los fosfatos de adenosina se hicieron posibles las reacciones de síntesis. Estas pudieron producir a su vez más compuestos químicos celulares, que no hubieran podido ser obtenidos directamente del océano como elementos nutritivos preexistentes. De esta manera pudieron verificarse reparaciones estructurales, así como el crecimiento de las células. En resumen, las primeras células fueron capaces de realizar operaciones metabólicas.

Además, en virtud de sus ácidos nucleicos, algunos de los cuales eran ya entonces genes, las células pudieron también autopropetarse. Los genes controlan las síntesis de proteínas y, por lo tanto, las síntesis de enzimas, con-

trolando así todas las reacciones enzimáticas, es decir, virtualmente, todas las reacciones químicas de una célula. De hecho los genes se convirtieron en reguladores básicos del estado de equilibrio. Los genes también se reprodujeron y por el control de las reacciones de síntesis regularon el crecimiento de las células. Estas actividades de los genes hicieron finalmente posible la reproducción celular, es decir, la división de una célula en dos vástagos menores. Cada una de estas células hijas poseía aún todas las características de la célula madre, incluyendo un conjunto idéntico de genes. Por último, a causa de la capacidad de mutación de los genes, las células de las generaciones posteriores pudieron hacerse distintas de sus antecesoras. Esta circunstancia constituyó la base de la evolución y de la adaptación en general, como ya veremos.

Resumiendo, en virtud de su modo de ser, las células primitivas pudieron adquirir todas las funciones de la autopropetación, en conjunción con todas las del metabolismo. Con la aparición de las primeras células, por lo tanto, se había atravesado la frontera entre la vida y el mundo inanimado. En lo sucesivo, la Tierra tuvo seres que eran claramente vivos: los organismos unicelulares.

EVOLUCIÓN NUTRICIA

Como las primitivas células vivas se reproducían y multiplicaban, su número debió aumentar rápidamente. Ese crecimiento en número debió acarrear un crecimiento y fuerte consumo de elementos nutritivos libres, presentes en el océano; un aumento constante de células condujo sencillamente a la necesidad de usar más y más moléculas alimenticias.

Pero la cantidad de alimento producido a partir del agua, metano y amoníaco no aumentó proporcionalmente. Por el contrario, esta cantidad disminuyó, llegando finalmente a cero, ya que las condiciones ambientales que originalmente habían hecho posible esa producción de alimento, habían cesado por completo. Una vez que las capas permanentes de nubes de la atmósfera primitiva se transformaron en las aguas oceánicas, no pudieron producirse tantos rayos como antes. En consecuencia, se hizo inutilizable una fuente de energía primordial para las combinaciones entre el agua, el metano y el amoníaco en moléculas alimenticias. Además, las radiaciones solares de alta energía también se hicieron gradualmente inaprovechables en la superficie terrestre, ya que esas radiaciones fueron poco a poco bloqueadas por la formación lenta de una pantalla de radiactividad en la atmósfera. Las actividades vitales, en particular la respiración, contribuyeron grandemente al desarrollo de esta pantalla. Uno de los productos de la respiración fue, y lo es todavía, el dióxido de carbono; como todas las poblaciones crecientes de células desprendían más y más cantidades de este gas, parte del mismo se disolvió en el océano y el resto escapó hacia la atmósfera. De este modo, un gas que previamente no estaba presente en cantidades apreciables, comenzó a acumularse, y es sabido que el dióxido de carbono atmosférico impide la penetración de parte de las radiaciones de alta energía del

espacio. Observemos que las actividades de la materia viva fueron en parte las responsables del cese total del proceso originario de la producción del alimento.

En consecuencia, como las células siguieron retirando moléculas de alimento del océano, fue sólo cuestión de tiempo el que el océano se quedara sin compuestos orgánicos disueltos, hasta el punto en que lo está hoy. En la actualidad, sólo están disueltos en el agua los materiales inorgánicos; además, como empezaron a disminuir los suministros de moléculas orgánicas libres, resultó evidente que la multitud de células existentes encontraría cada vez mayores dificultades para sobrevivir. Pero sabemos que las células primitivas no sucumbieron; por el contrario, gracias a su capacidad de evolución, pudieron evitar la extinción y adaptarse a las cambiantes condiciones del medio. Lo lograron desarrollando un conjunto de nuevos métodos de procurarse el alimento, métodos que no dependían de los materiales orgánicos libres disueltos en el océano.

Heterotrofismo. Una de las primeras respuestas de la evolución a la disminución del suministro alimenticio debió ser el desarrollo del parasitismo. Si los alimentos no podían obtenerse en alta mar, podían obtenerse aún dentro de los cuerpos de las células vivas. Así, una pequeña célula podría resolver su problema de abastecimiento alimenticio si se las arreglaba para penetrar en el interior de una célula mayor y utilizar los alimentos acumulados en su huésped. Los métodos de invasión o infección de huéspedes celulares evolucionaron indudablemente al principio, y hoy numerosos grupos de organismos son todavía infectantes y parásitos.

Para muchos de los organismos primitivos, el parasitismo fue indudablemente un nuevo camino eficaz de vida. Otra vía nueva que requirió una adaptación evolutiva relativamente sencilla, fue el saprofitismo. En este caso, el organismo toma las moléculas alimenticias no del decreciente almacén oceánico, sino de los cuerpos de las células muertas, o de material celular desintegrado. Muchos organismos primitivos adoptaron probablemente este método relativamente sencillo de conseguir la comida y se convirtieron en los predecesores de los variados tipos modernos de saprofitos. Obsérvese que la descomposición orgánica es el resultado de las actividades de obtención de alimentos de los organismos saprofitos. Antes de la evolución del saprofitismo, la descomposición tenía lugar en la tierra; hoy los grupos saprofitos (especialmente las bacterias saprofitas) son tan abundantes, que virtualmente cualquier sustancia empieza a descomponerse casi inmediatamente después de ser expuesta al aire o al agua.

Un tercer proceso nuevo que permitió la supervivencia a pesar de la disminución de las reservas alimenticias fue el holotrofismo, es decir el proceso de comer otras células vivas enteras. Esto se hizo posible gracias a la evolución de bocas celulares u otras estructuras equivalentes de englobamiento, de artificios para extraer moléculas alimenticias utilizables de los organismos tragados, y de métodos de caza de organismos nutritivos. Nótese, de paso, que la diferencia entre comer

células y parasitarlas está claramente definida por el resultado final. En ambos casos, una célula entra dentro de otra, pero en un caso el huésped mayor vive de las células entrantes, y en el otro caso son éstas las que viven del huésped.

Pero los tres nuevos procedimientos de tomar el alimento resultaron en último término autolimitantes. El parasitismo, el saprofitismo y el holotrofismo, conocidas colectivamente como formas heterótrofos de nutrición, y sólo cambiaron la distribución de la materia orgánica ya existente; no añadieron ningún alimento nuevo a las reservas globales. Es decir, si no se hubiesen hecho aprovechables nuevas fuentes de alimentación, la vida hubiese tenido que cesar más pronto o más tarde.

Autotrofismo. Lo que se necesitaba era, fundamentalmente, un nuevo modo de construir sustancias orgánicas, preferentemente dentro de las células. El camino inicial, en el que el Sol y los rayos luminosos formaron compuestos alimenticios a partir de materiales como el metano, el amoníaco y el agua, acabó por hacerse inadecuado, como ya se observó. Pero todavía se hallaba en abundancia y a disposición las materias primas para un nuevo proceso. El agua constituía una reserva inagotable y, además del metano, existía una fuente mejor incluso que el carbón, directamente en el interior de las células: el dióxido de carbono, un producto de la respiración. Dados CO₂ y agua, las moléculas orgánicas podrían ser convertidas en células con tal de que pudieran hallarse nuevas fuentes externas de energía. Los organismos que desarrollaron sistemas para utilizar las fuentes de energía externa en la producción de sus propios compuestos orgánicos se conocen colectivamente como autótrofos. Aparecieron dos tipos principales de seres autótrofos.

Quimiosintetizadores. Algunos organismos primitivos encontraron nuevas fuentes externas de energía en el azufre, el hierro, el nitrógeno y cierto número de materiales metálicos y no metálicos obtenibles del ambiente. Varios grupos de los organismos primitivos debieron evolucionar en el sentido de poder absorber varias moléculas inorgánicas, someténdolas a diversas reacciones químicas exergónicas; de esta forma se hizo aprovechable la energía y esta energía fue luego utilizada dentro de las células para combinar el CO₂ y el agua, dando moléculas nutrientes (especialmente glúcidos). El proceso entero se ha dado en llamar quimiosíntesis (fig. 2-10).

A juzgar por los resultados, unos dos mil millones de años después, la quimiosíntesis primitiva fue aparentemente sólo una limitada solución para el problema de la obtención de alimento y energía. Posiblemente, dependía demasiado de materiales inorgánicos particulares, sólo obtenibles en localidades concretas. La solución generalmente utilizada exigió una fuente de energía externa casi universal y estable. Ésta fue el Sol.

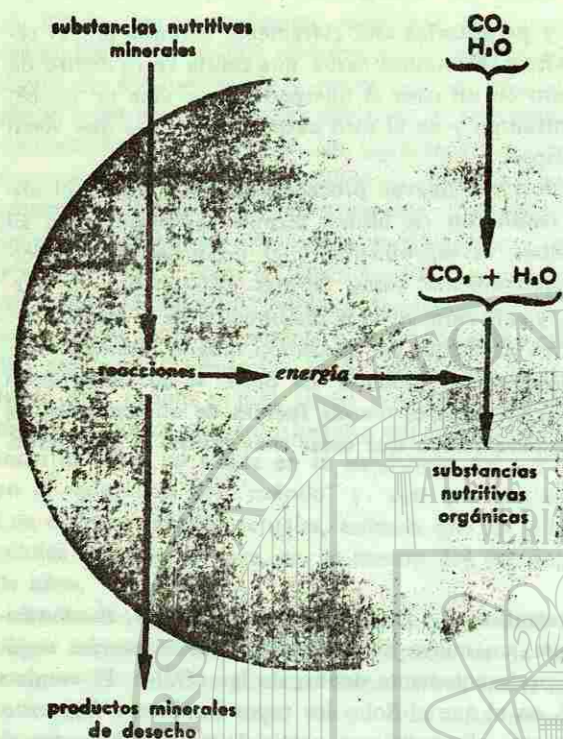


Fig. 2-10. Carta general de la quimiosíntesis. Mediante la energía obtenida de sustancias químicas inorgánicas, el organismo elabora nuevas sustancias nutritivas orgánicas a partir del anhídrido carbónico y del agua.

Fotosintetizadores. Si bien los rayos y las radiaciones solares de alta energía se hicieron inadecuados como fuentes de energía, las radiaciones solares de menor contenido energético, especialmente las de la luz visible, alcanzaban aún la Tierra de forma tan segura y predecible como podría desearse. Si podía utilizarse la luz solar, el problema de la energía, y por consiguiente el problema del alimento, quedaría resuelto. La luz solar se convirtió de hecho en la fuente básica de energía, para la amplia mayoría de los organismos y desde entonces ha seguido desempeñando este papel.

La utilización de la energía luminosa dentro de las células requiere un artificio celular de captación de la luz. Muchas clases de compuestos fotosintéticos son conocidos como capaces de absorber la luz, y retener más o menos energía de la misma. Las células primitivas pueden haber elaborado varios tipos de estos compuestos, entre los numerosos materiales nuevos producidos por la síntesis celular. Una de esas sustancias capaces de aprovechar la luz se ha perpetuado hasta el presente: es verde y la llamamos *clorofila*. Por medio de ella, las células son capaces de retener algo de energía de la luz solar y usar esta energía para transformar el CO₂ y el agua en compuestos orgánicos nutritivos. Este proceso de producción de alimento se llama *fotosíntesis* (fig. 2-11).

Con una nueva fuente de compuestos orgánicos asegurada por la fotosíntesis, dejó de importar el que las moléculas libres de alimento del océano terminarían por desaparecer. Las células fotosintetizadoras pudieron fabricar alimentos por sí mismas; los organismos holotró-

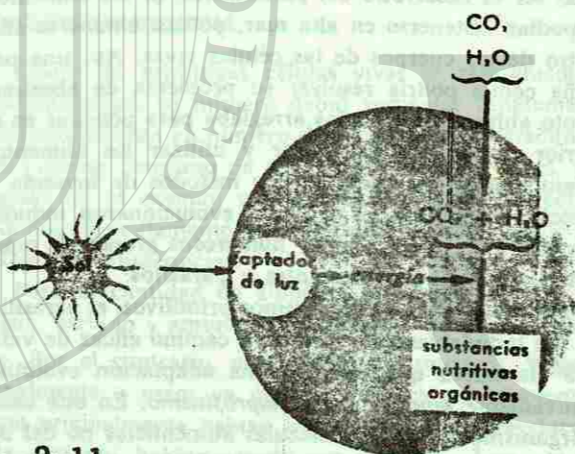


Fig. 2-11. Modelo general de la fotosíntesis. Con la energía obtenida del Sol y por medio de moléculas captadoras de energía como las de la clorofila, el organismo elabora sustancias nutritivas orgánicas a partir del anhídrido carbónico y agua.

LA REVOLUCIÓN DEL OXÍGENO

Como la fotosíntesis tenía lugar en una extensión creciente, provocó cambios de largo alcance en el medio físico de la Tierra primitiva. Como veremos luego, uno de los productos de la fotosíntesis es el oxígeno molecular libre (O₂), un gas altamente activo que se combinó fácilmente con otras sustancias. Por consiguiente, a medida que cantidades cada vez mayores de oxígeno libre escapaban de las células fotosintetizadoras al océano, de allí a la atmósfera, el gas debió de reaccionar rápidamente con todo lo posible. Esto inició probablemente una lenta y profunda "revolución del oxígeno" sobre la Tierra (fig. 2.12).

ficos pudieron comer células como éstas; otras, las parásitas, pudieron invadir a las fotosintetizadoras o a las depredadoras, y los saprofitos pudieron a su vez encontrar alimentos en los cuerpos muertos de cualquiera de ellos. En consecuencia, exceptuando sólo a los quimiosintetizadores, que también elaboran sus propios alimentos, todos los otros organismos fueron salvados de la falta de alimentos por la fotosíntesis. Hoy, la fotosíntesis mantiene a todas las criaturas vivas, excepto a las quimiosintéticas.

Observemos que más pronto o más tarde, después de la aparición de las primeras células, se desarrollaron cinco clases de métodos de captura de alimento: parasitismo, saprofitismo, holotrofismo, quimiosíntesis y fotosíntesis. Sólo las dos últimas añadieron nuevos alimentos a la red global. Hay buenas pruebas de que muchos organismos individuales pudieron obtener alimento por más de uno de estos cinco métodos. Por ejemplo, debió ser bastante común que un organismo unicelular fuera capaz de comer lo mismo que de fotosintetizar. Todavía hoy día existen numerosos descendientes de estos tipo

El oxígeno debió reaccionar probablemente con el metano, produciendo dióxido de carbono:



El oxígeno debió reaccionar también con el amoníaco para formar nitrógeno molecular:



Estos sucesos terminaron por transformar la atmósfera antigua en la que hoy existe, que no contiene ya metano ni amoníaco. En su lugar, está principalmente compuesta por vapor de agua, dióxido de carbono y nitrógeno molecular, además de gran cantidad de moléculas del propio oxígeno libre.

A mayores alturas, bajo el impacto de las radiaciones espaciales de alta energía, las moléculas de oxígeno se combinaron entre sí. Como resultado, se formó una capa de ozono (O₃). Esta capa, situada a varios kilómetros de altura, ha continuado existiendo desde entonces. El ozono constituye una pantalla incluso mejor que la del dióxido de carbono contra la penetración profunda de las radiaciones de alta energía. En consecuencia, los organismos que evolucionaron después del establecimiento de la capa de ozono vivieron en un ambiente más o menos totalmente libre de radiaciones de alta energía. Es por esto que los modernos organismos superiores están relativamente poco adaptados a estas radiaciones y mueren con dosis incluso pequeñas de las mismas. En contraste con ello, los organismos más primitivos evolucionaron antes de la formación de ozono en gran escala y llegaron a adaptarse más o menos bien a las radiaciones procedentes del espacio. Algunos de sus modernos parientes (por ejemplo: las bacterias) todavía presentan esta resistencia a las radiaciones. Pueden incluso resistir exposiciones a rayos X y a radiaciones similares que matarían a un ejército de hombres.

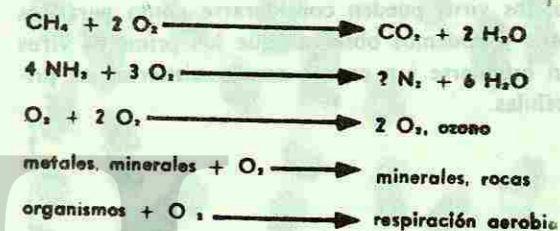
El oxígeno libre reaccionó también con la corteza sólida de la Tierra convirtiendo a la mayoría de los metales puros y otras sustancias minerales en óxidos. Los minerales y rocas que nos son familiares en óxidos, como el oro, resistieron la acción del oxígeno, pero otros muchos no pudieron hacerlo. Y si hoy deseamos obtener hierro o aluminio puros, por ejemplo, tenemos que fundir o aplicar otros procedimientos apropiados a los minerales para separar el oxígeno fuertemente unido.

Además, el oxígeno libre hizo posible una nueva forma de respiración mucho más eficaz. Las células primitivas descomponían a las moléculas alimenticias sin intervención del oxígeno, por un método de liberación de energía llamado *fermentación*, o respiración *anaerobia* (sin aire). Sin embargo, si hay oxígeno disponible, éste puede participar en la respiración. La cantidad de energía obtenida entonces por cantidad unitaria de alimento consumido es mucho mayor que en la fermentación. Cuando el oxígeno libre del medio ambiente empezó a

acumularse en cantidades notables, los organismos evolucionaron nuevamente desarrollando sistemas de utilización de este gas. Una forma *aeróbica* de respiración (con aire) empezó a existir desde entonces, y pronto se inició la forma normal de extraer la energía de los alimentos.

Observemos que estos efectos y actividades de los organismos primitivos alteraron grandemente las características físicas de la Tierra y también las características biológicas de los propios organismos. Así ha sido posible desde entonces, aunque nunca haya vuelto a ser tan espectacular y profundo el efecto: la Tierra primitiva originó y también influyó en el desarrollo de la vida en la Tierra, y la vida influyó luego recíprocamente en el desarrollo de la corteza terrestre.

2-12 La «revolución del oxígeno». El oxígeno producido de la fotosíntesis reaccionó con otros materiales dando lugar a los cambios indicados.



LOS ORGANISMOS PRIMITIVOS

Todo lo anterior implica claramente que, gracias a la evolución nutricia y otras respuestas evolutivas a los cambios ambientales, los organismos que sucedieron a las células primitivas fueron diferenciándose gradualmente de otros. ¿Podemos deducir cómo este desarrollo diferencial acabó produciendo los tipos básicos de organismos que forman actualmente el mundo vivo? Podemos hacerlo en líneas generales, como se verá en las secciones siguientes.

Células y virus. En las células primitivas, las moléculas de ácido nucleico formadoras de genes es probable que estuvieran suspendidas libremente dentro de la sustancia celular o bien que estuvieran agregadas en pequeños grupos. Ocasionalmente debió de ocurrir que tales grupos salieran de la célula hacia el mar abierto, quizá después de una rotura accidental de la membrana celular o después de la muerte de la célula. En este estado libre un grupo de ácido nucleico debió de ser simplemente un agregado químico carente de vida. Pero debió ocurrir con frecuencia que tales agregados inertes entrasen en contacto accidentalmente con otras células primitivas y penetraran en su interior. Dentro de estas nuevas células huésped los agregados inertes pudieron entrar nuevamente en actividad, es decir, la maquinaria viviente del huésped proporcionó de nuevo los medios para las actividades de regulación y reproducción de los ácidos nucleicos.

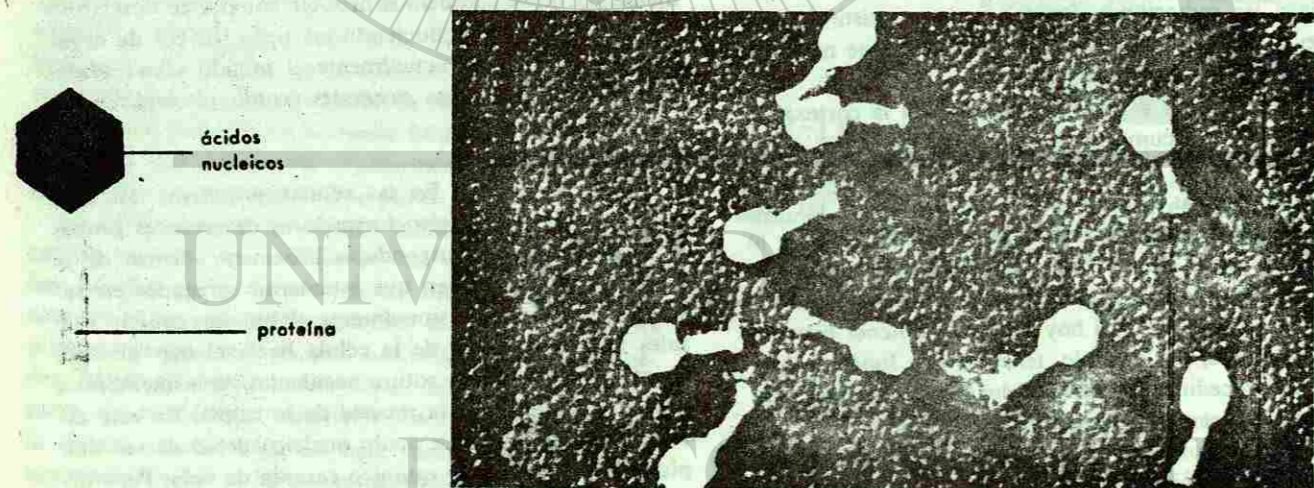
Tales grupos de ácido nucleico, escapados de una célula, existiendo en libertad durante un cierto tiempo

en estado inerte y luego penetrando de nuevo y siendo reactivados por otra célula pudieron ser los antepasados de los modernos virus. Actualmente los virus se comportan exactamente de esta manera. En primer lugar, están formados principalmente por ácidos nucleicos, siendo el otro único compuesto estructural una vaina externa de proteínas 2-13. Obsérvese, por tanto, que los virus no son ni células ni organismos; son mucho menos que células u organismos. En segundo lugar sabemos que por lo menos algunos virus son fragmentos desprendidos de una masa de ácidos nucleicos de una célula. Tales fragmentos estimulan la célula a elaborar mantos proteicos a su alrededor. Los virus así formados escapan de la célula huésped, desintegrándola a menudo en el proceso. Luego subsisten libres en el agua o en el aire. Sabemos, además, que todos los virus modernos son completamente inertes en estado libre y que únicamente se reactivan si penetran en otra célula. En tales infecciones un virus puede utilizar la organización de la célula huésped para la formación continuada de virus. Por lo tanto, los virus pueden considerarse como parásitos infecciosos y podemos observar que los primeros virus pudieron originarse tan pronto como existieron las primeras células.

Tipos de organismos. Entre los organismos unicelulares primitivos, dos tipos estructurales llegaron a tener una particular significación en la evolución ulterior. Como ya se ha mencionado brevemente, las primeras células poseyeron probablemente ácidos nucleicos formadores de genes suspendidos libremente. Con frecuencia estos compuestos se asociaron íntimamente con proteínas, formando complejos que en la actualidad denominamos *nucleoproteínas*. En algunas células descendientes de estas células primitivas, las nucleoproteínas se agregaron entre sí formando grumos sueltos. Luego, en cada célula uno de estos grumos quedó embebido dentro de la sustancia celular y en contacto directo con ella.

El grupo de organismos que presentó tal disposición celular interna puede designarse colectivamente con el nombre de *moneras*. Todavía en la actualidad existen representantes de este grupo; siendo las más conocidas de ellas las *bacterias* 2-14. Se desconoce con exactitud la ascendencia exacta de las modernas bacterias. Pero tanto en la estructura como en la función, las bacterias existentes en la actualidad se aproximan mucho a nuestra idea de cómo pudieron ser las primeras moneras. Puede concebirse fueran los antepasados de las modernas bacterias.

Fig. 2-13 Forma y estructura de los virus actuales. La fotografía corresponde a una micrografía electrónica de virus. Se conocen virus de muy diversas formas. El esquema muestra la composición típica de los virus, con el ácido nucleico en el centro y la envuelta de proteína en el exterior. (Fotografía por cortesía del Dr. R. M. Herriott y del Dr. J. L. Barlow, Johns Hopkins University, y «J. Gen. Physiol.» vol. 36 pág. 17)



Otro grupo actual, probablemente descendiente también de las primeras moneras, son las *algas verdeazules*. Estos organismos primitivos se asemejan en muchos aspectos a las bacterias, incluyendo la manera cómo las nucleoproteínas portadoras de los genes se disponen en su interior. Por consiguiente, podemos afirmar que las primeras células existentes sobre la tierra originarían probablemente un grupo primitivo de moneras el cual, a su vez, estaría constituido por los antepasados de las modernas moneras, representadas actualmente por las bacterias y las algas verdeazules.

A juzgar por estas formas vivas, las moneras desarrollaron cuatro de los cinco métodos de nutrición. Las algas azules son ampliamente fotosintéticas y las bacterias pueden ser fotosintéticas, lo mismo que quimiosintéticas, parásitas o saprofitas. Evidentemente, todos los métodos excepto la alimentación holotrófica, se desarrollaron en el grupo. Podemos también añadir que las moneras continuaron en conjunto siendo básicamente unicelulares. Algunas bacterias y muchas algas azules forman colonias de células, a menudo en forma de filamentos (ver capítulo 8), pero la mayoría basan todavía su éxito actual en las ventajas de la unicelularidad: tamaño microscópico, que permite una rápida reproducción, números enormes de individuos y distribución cosmopolita. Como es bien sabido, muchas clases de bacterias compiten incluso con el hombre con gran éxito.

En un segundo grupo importante de células, descendiente de las células más primitivas, los gránulos de nucleoproteína que contienen a los genes en cada célula se condensaron a su vez formando una masa central. Pero, además, alrededor de esta masa se formó una fina membrana con lo cual la nucleoproteína no estaba ya en contacto directo con el resto de la sustancia celular. Tal agregado de nucleoproteína incluido en una membrana dentro de una célula es lo que se llama actualmente *núcleo celular*. Las células primitivas que de-

sarrollaron un núcleo diferenciado portador de genes pueden considerarse constituyendo colectivamente el grupo de los *protistas* fig. 2-15

Estos organismos están representados hoy por cuatro grupos principales, a saber, las *algas*, los *hongos*, los *mixomicetos* y los *protozoos*. Estos últimos son casi totalmente unicelulares. Pero en los tres primeros grupos, sólo los miembros más antiguos, los primitivos, son unicelulares, mientras que los tipos posteriores son diversamente pluricelulares. Forman colonias sencillas y complejas, y

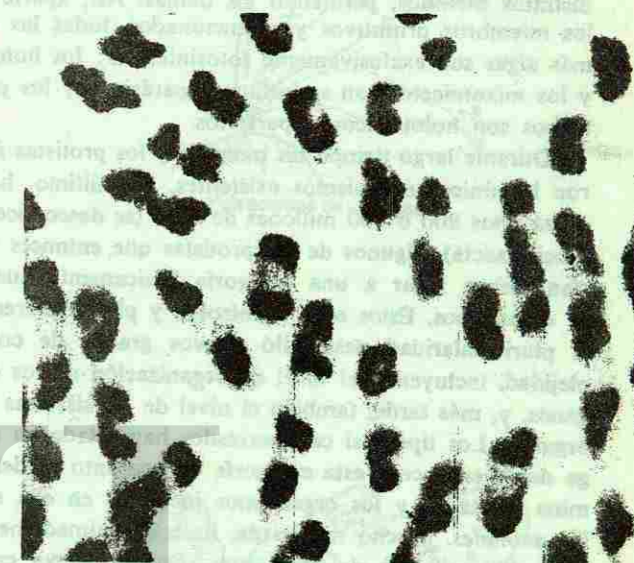
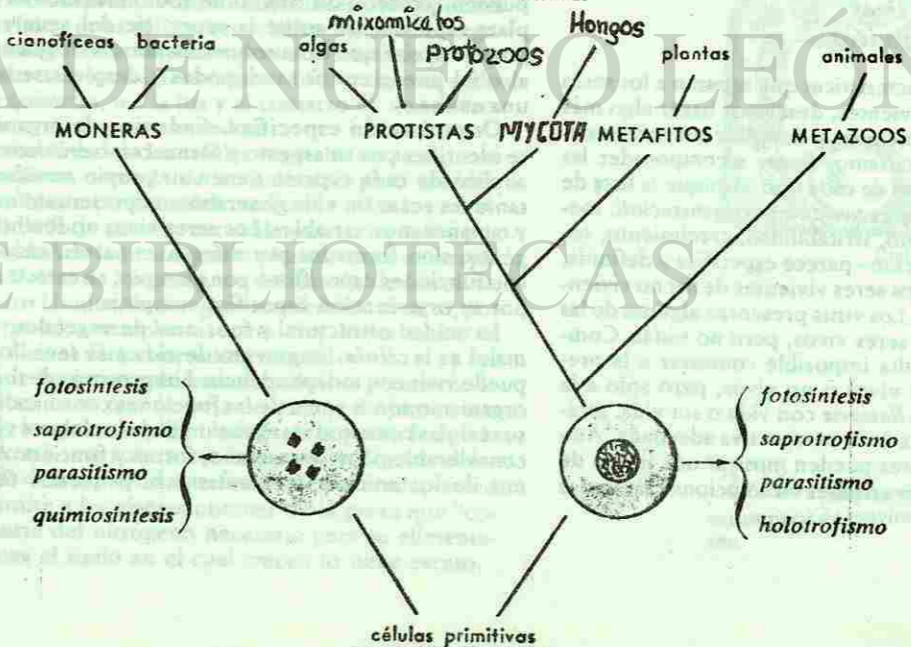


Fig. 2-14 Ácidos nucleicos dispersos en una bacteria. El nombre de la bacteria aquí representada es el de *Escherichia coli*. Algunas de las células se presentan como individuos aislados; otras están unidas formando cadenas. La coloración hace que los ácidos nucleicos aparezcan como formaciones oscuras. Obsérvese la dispersión de estas formaciones en la sustancia celular de una bacteria. (Cortesía de Society of American Bacteriologists, from A. G. Smith, «J. Bacteriol.», vol. 59, 1950.)

2-15 Las categorías principales de organismos y sus probables interrelaciones evolutivas.



en algunos casos altamente avanzados también forman tejidos. En cuanto a la nutrición se presentan cuatro métodos: fotosíntesis, holotrofismo, saprofitismo y parasitismo. La quimiosíntesis al parecer no evolucionó. Algunas de las algas primitivas unicelulares que viven hoy día, pueden obtener alimentos por dos o más de estos procedimientos. Por ejemplo, un individuo determinado puede fotosintetizar, o comer, o subsistir como saprofito. Esta múltiple capacidad puede haber sido bastante corriente entre los protistas primitivos. Muchos de los descendientes, sin embargo, sólo retienen uno o dos de los distintos métodos, perdiendo los demás. Así, aparte de los miembros primitivos ya mencionados, todas las demás algas son exclusivamente fotosintéticas; los hongos y los mixomicetos son saprofitos o parásitos, y los protozoos son holotróficos o parásitos.

Durante largo tiempo las moneras y los protistas fueron los únicos organismos existentes. Por último, hace quizá unos 800 ó 900 millones de años (se desconoce la época exacta), algunos de los protistas que entonces vivían dieron lugar a una categoría básicamente nueva de organismos. Estos eran holótrofos y pluricelulares y la pluricelularidad desarrolló nuevos grados de complejidad, incluyendo el nivel de organización de los órganos, y, más tarde, también el nivel de los sistemas de órganos. Los tipos así caracterizados han estado en auge desde entonces; esta categoría en conjunto se denomina metazoos y los organismos incluidos en ella son los animales. Mucho más tarde, hace aproximadamente unos 400 millones de años, una segunda nueva categoría fundamental evolucionó a partir de los antiguos protistas. Esta categoría es la de las metafitas y com-

prende a las plantas. Una notable cantidad de pruebas indican que los antepasados específicos de las metafitas fueron ciertas algas fotosintéticas pluricelulares. La fotosíntesis siguió siendo una característica de las plantas y la pluricelularidad llegó a ser tan compleja como en los animales; las metafitas poseen en todos los casos órganos y en los más avanzados también sistemas de órganos.

Podemos concluir deduciendo que el mundo viviente es hoy una colección de moneras, protistas, metazoos y metafitas. Como hemos visto, las moneras y los protistas realizaron su evolución independientemente y más o menos directamente desde las primeras células y de diferentes protistas salieron después los animales e, independientemente, en una época posterior, las plantas (véase fig. 2-15

En este capítulo hemos revisado las fases principales de la historia química primero y luego biológica de la Tierra

De hecho, ningún punto de esta historia puede calificarse como de "origen" de la vida. La célula fue el producto más importante de los primeros 3.000 millones de años, pues fue el primer producto capaz de vivir. Pero los compuestos orgánicos más primitivos disueltos en el océano poseían ya las propiedades que finalmente tenían que hacer posible la vida. Estos compuestos, a su vez, debían sus características particulares a las propiedades de varios compuestos más sencillos. El potencial de la vida arranca como mínimo de los átomos individuales originarios, y el origen de la vida a partir de los átomos no fue sino una explotación, paso a paso, de sus propiedades.

CARACTERÍSTICAS DE LOS SERES VIVOS

Características de los seres vivos

Al tratar de las características que separan a los seres vivientes de los no vivientes, deseamos hacer algo más que simplemente mencionar y describir sus características distintivas; deseamos llegar a comprender las bases químicas y físicas de cada uno. Aunque la lista de propiedades de los seres vivientes —organización, metabolismo, movimiento, irritabilidad, crecimiento, reproducción, y adaptación— parece específica y definida, la línea que separa a los seres vivientes de los no vivientes es bastante tenue. Los virus presentan algunas de las características de los seres vivos, pero no todas. Comprendiendo que resulta imposible contestar a la pregunta de si son seres vivos o no vivos, pero sólo a la pregunta de si deben llamarse con vida o sin vida, establecemos el problema en la perspectiva adecuada. Aun los objetos no vivientes pueden mostrar una u otra de estas propiedades. Los cristales en soluciones saturadas

pueden "crecer", un trocito de sodio metálico se desplaza rápidamente sobre la superficie del agua y una gota de aceite que flota sobre una mezcla de glicerol y alcohol puede emitir pseudópodos y desplazarse como una ameba.

Organización específica. Cada tipo de organismo se identifica por su aspecto y forma características. Los adultos de cada especie tienen su propio tamaño, en tanto las cosas sin vida generalmente presentan formas y tamaños muy variables. Los seres vivos no son homogéneos, sino formados por diferentes partes, cada una con funciones específicas; por ejemplo, se caracterizan por su organización específica compleja.

La unidad estructural y funcional de vegetales y animales es la célula, fragmento de vida más sencillo que puede vivir con independencia. Los procesos de todo el organismo son la suma de las funciones coordinadas de sus células constitutivas. Estas unidades celulares varían considerablemente en tamaño, forma y función. Algunos de los animales y plantas más pequeños tienen

cuerpos de una sola célula; el cuerpo de un hombre o un roble, en contraste, está formado por incontables miles de millones de células unidas.

La célula misma tiene organización específica, pues todas tienen tamaño y forma característicos, por los cuales pueden ser reconocidos. La célula posee membrana plasmática que aísla la sustancia viva del medio, y un núcleo, parte especializada de la célula, separada del resto por la membrana nuclear. Como veremos más adelante, el núcleo desempeña papel fundamental en la regulación de las actividades celulares.

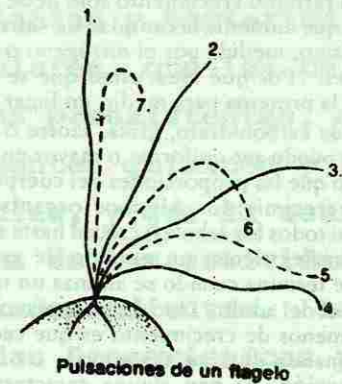
Los cuerpos de vegetales y animales superiores están organizados en formaciones de complejidad creciente; las células se disponen en tejidos, los tejidos en órganos y los órganos en sistemas.

Metabolismo. La suma de las actividades químicas de la célula que permiten su crecimiento, conservación y reparación, recibe el nombre de metabolismo.

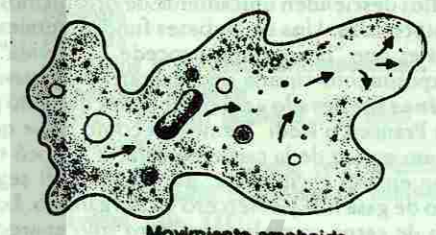
Movimiento. La tercera característica de lo viviente es su posibilidad de desplazarse. El movimiento de muchos animales no requiere comentario —ondulan, reptan, nadan, corren o vuelan. El movimiento de los vegetales es mucho más lento, menos fácil de observar, pero indudablemente existe. Algunos animales (esponjas, corales, ostras, ciertos parásitos) no cambian de lugar, pero están provistos de cilios o flagelos que agitan el ambiente vecino y en esta forma atraen alimentos y otras sustancias necesarias a la vida. El movimiento puede ser resultado de contracción muscular, agitación de proyecciones celulares microscópicas parecidas a pelos llamados cilios o flagelos, o de expansión y retracción lentas de una masa de sustancia celular (movimiento amiboideo) 2-16 El movimiento de flujo de la materia viva en las células de las hojas vegetales se denomina ciclosis.

Irritabilidad. Los seres vivos son irritables, por lo que responden a estímulos y cambios físicos o químicos de su medio inmediato. Los estímulos que pueden producir una respuesta en casi todas las plantas y animales son cambios de color, intensidad o dirección de la luz, variación de temperatura, presión o sonido y cambios de la composición química de la tierra, el agua o el aire a su alrededor. En el hombre y otros animales superiores, algunas células del cuerpo están muy especializadas y responden a ciertos tipos de estímulos: los bastones y conos de la retina responden a la luz, algunas células de la nariz y los botones gustativos de la lengua a estímulos químicos, y las células especiales de la piel a cambios de temperatura o presión. En animales inferiores y plantas pueden faltar estas células especializadas, pero el organismo entero responde entonces a los estímulos. Los unicelulares responden al calor o frío, a algunas sustancias químicas, o a la luz y al contacto de una micro-aguja, acercándose o alejándose.

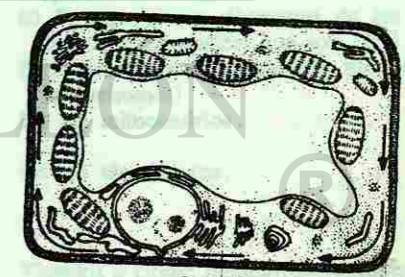
La irritabilidad de las células vegetales no siempre es tan manifiesta como la de los animales, pero también son sensibles a cambios del medio. En ellas los movimientos de flujo pueden ser acelerados o frenados por la intensidad de la luz. Algunas plantas como el atrapamoscas Venus de los pantanos del Estado de Carolina, en Estados Unidos, tienen gran sensibilidad al tacto, por lo que pueden atrapar insectos. Sus hojas están en bisagra a nivel de su nervadura central y los bordes de las hojas cubiertas de pelos; la presencia de un insecto hace que la hoja se cierre, se juntan sus bordes y los pelos impiden la fuga de la presa. Luego la hoja secreta una sustancia que mata y digiere al insecto. El desarrollo de esta facultad es una adaptación que permite a las plantas obtener de la presa que "comen" parte del nitrógeno necesario para su alimentación, pues el suelo en el cual crecen lo tiene escaso.



Pulsaciones de un flagelo



Movimiento amiboide



Ciclosis

2-16. Diagrama ilustrativo de varios tipos de movimientos celulares.

Crecimiento. El crecimiento, que es el aumento de masa celular, puede producirse por el tamaño de las células o su cantidad. El aumento de tamaño de la célula puede deberse a simple ingestión de agua, pero este aumento de volumen no suele considerarse como crecimiento. El término crecimiento sólo debe aplicarse a los casos en que aumenta la cantidad de substancia viva en el organismo, medida por el nitrógeno o las proteínas presentes. ¿Por qué cree usted que se emplea el nitrógeno o la proteína para medir, en lugar de utilizar la cantidad de carbohidrato, grasa, azufre o sodio? El crecimiento puede ser uniforme o mayor en unas partes, de modo que las proporciones del cuerpo cambian durante el crecimiento. Algunos organismos (por ejemplo, casi todos los árboles) crecen hasta su muerte. Muchos animales tienen un periodo de crecimiento definido que termina cuando se alcanza un tamaño característico, el del adulto. Uno de los aspectos notables de los fenómenos de crecimiento es que cada órgano sigue funcionando durante el mismo.

Reproducción. Si hay alguna característica que pueda considerarse *sine qua non* de la vida, es la de reproducirse. Como veremos los virus más simples no tienen metabolismo; no se mueven ni crecen, pero como pueden reproducirse y sufrir mutaciones casi todos los biólogos los consideran como seres vivos. Aunque en una época se pensara que los gusanos nacían de los pelos de caballos en los charcos, que las moscas brotaban de la carne en putrefacción, y las ranas del lodo del Nilo, sabemos ahora que todos ellos descienden únicamente de organismos similares antecesores. Una de las bases fundamentales de la biología es que "la vida sólo procede de la vida".

El experimento clásico que descartó la *generación espontánea* fue llevado a cabo alrededor de 1680 por el italiano Francesco Redi. Demostró como sigue que las moscas no nacían de la carne putrefacta; colocó trozos de carne en tres recipientes, uno abierto, el segundo cubierto de gasa fina y el tercero de pergamino. Los tres pedazos de carne se pudrieron, pero sólo aparecieron larvas en la carne del recipiente abierto. Se encontraron algunas larvas sobre la gasa del segundo recipiente, pero

no sobre la carne; en la carne cubierta de pergamino, no había larvas. En esta forma Redi demostró que las larvas nacían de huevos puestos por moscas atraídas por el olor de dicha carne. Otras observaciones demostraron que las larvas se transformaban en moscas, que a su vez ponían más huevos, Louis Pasteur, unos 200 años más tarde, demostró que las bacterias no nacen por generación espontánea, sino que proceden de bacterias preexistentes. Los virus filtrables submicroscópicos no nacen de material no vírico por generación espontánea; la multiplicación de los virus exige la presencia de otros virus antecedentes.

Más adelante estudiaremos el problema del origen primigenio de la vida; es probable que hace miles de millones de años, cuando las condiciones químicas y físicas de la superficie de la Tierra eran muy distintas a las actuales, los primeros organismos vivos acaso nacieron de substancia inerte.

El fenómeno de la reproducción puede ser muy sencillo, como si un individuo se divide en dos. En muchos animales y vegetales requiere la producción de espermatozoides y óvulos especializados que se unen para formar el huevo fertilizado o cigoto, de donde se desarrolla el nuevo organismo. La reproducción de algunos parásitos comprende formas muy diferentes; cada una da lugar a la siguiente hasta que se completa el ciclo y aparece el adulto.

Adaptación. La propiedad de una planta o animal para adaptarse a su medio es la característica que le permite resistir a los cambios del medio. Cada especie puede adaptarse en un medio que le convenga o modificarse para resistir mejor al medio en que se encuentra. La adaptación puede comprender cambios inmediatos que dependen de la irritabilidad de las células o de las respuestas de los sistemas enzimáticos a inductores o represores, o ser el resultado de fenómenos de selección y mutación a largo plazo. Es evidente que un organismo aislado no puede adaptarse a todos los medios posibles, por lo que habrá lugares donde no pueda sobrevivir. La lista de factores que limitan la distribución de una especie es casi infinita: agua, luz, temperatura, alimento, rapaces, competidores, parásitos y otros muchos.

Células Procarióticas y Eucarióticas:

Uno de los conceptos generales más amplios y fundamentales en la biología es la teoría celular. En la actualidad esta teoría afirma que todo lo vivo, animales, plantas y bacterias, están formados por células y productos celulares, que las células nuevas se forman de la división de células preexistentes, que hay parecido fundamental entre los componentes químicos y las actividades metabólicas de todas las células, y que la actividad de un organismo en conjunto es la suma de las actividades e interacciones de las unidades celulares independientes. Las células pueden ser de dos tipos, las llamadas Procarióticas y las Eucarióticas; las diferencias fundamentales de las mismas se describen en seguida.

Tabla 3.1 Comparación de la célula procariótica y eucariótica

	Procariotas	Eucariotas
Estructura y función nucleares:		
Membrana nuclear	Ausente	Presente
Núcleo	Ausente	Presente
DNA	Molécula simple, no acompañada con histonas	En varios o en muchos cromosomas, acompañada con histonas
División	No hay mitosis	Mitosis; aparato mitótico con huso microtubular
Reproducción sexual	Proceso fragmentario; no hay meiosis; generalmente sólo se reorganizan porciones de la dotación genética (véase cap. 10)	Proceso regular; meiosis; reorganización de la dotación cromosómica completa (véase cap. 11)
Estructura y organización citoplasmáticas:		
Membrana plasmática	Generalmente carece de esteroides	Suelen estar presentes los esteroides
Membranas internas	Relativamente simples; mesosomas	Complejas; retículo endoplasmático; aparato de Golgi
Ribosomas	70 S	80 S, excepto los ribosomas de los mitocondrios y cloroplastos, que son 70 S
Orgánulos membranosos simples	Ausentes	Presentes: vacuolas, lisosomas, microcuerpos (peroxisomas)
Sistema respiratorio	Es parte de la membrana plasmática o del mesosoma; no hay mitocondrios	En los mitocondrios
Aparato fotosintético	En membranas internas o vesículas organizadas; no hay cloroplastos	En los cloroplastos
Formas de motilidad:		
Movimiento flagelar	Flagelos de tamaño microscópico; cada flagelo está compuesto de una fibra de dimensiones moleculares	Flagelos o cilios; tamaño microscópico; compuestos de elementos microtubulares dispuestos según un modelo característico de nueve exteriores dobles y dos centrales simples
Movimiento no flagelar	Motilidad deslizante	Corrientes citoplasmáticas y movimiento ameboide; movilidad deslizante
Microtúbulos	Probablemente ausentes	Extendidos; flagelos, cilios, corpúsculos basales, aparato del huso mitótico, centriolos
Tamaño	Generalmente pequeño, suele ser de < 2 µm de diámetro	Generalmente mayor, 2 µm a >100 µm de diámetro

* La constante de sedimentación es un parámetro físico de una partícula medido con una ultracentrífuga analítica, y es función del tamaño y forma moleculares. Las constantes de sedimentación se expresan habitualmente en unidades llamadas «Svedbergs», abreviado S, denominadas así por el científico sueco que fue pionero de la ultracentrífuga analítica. Si no se especifica otra cosa, la constante de sedimentación se mide en agua a 20 °C.

Estructura y morfología celular (Citología).

Antiguamente se consideraba el citoplasma como un componente celular situado entre el núcleo (límite interno) y la membrana plasmática (límite externo). Se lo describía como formado por una matriz o jugo citoplasmático que bañaba a estructuras tales como organoides y otras diferenciaciones.

Hoy en día ya no se habla de un citoplasma propiamente dicho, sino de tres estructuras bien definidas:

- a) El sistema vacuolar citoplasmático. Sistema de membranas intracelulares que subdividen el citoplasma en numerosos compartimientos y subcompartimientos.
- b) El Hialoplasma ó Matriz citoplasmática. Porción o fase dispersante, coloidal y homogénea.
- c) Los Organoides e Inclusiones citoplasmáticas. Constituyen la fase dispersa en el hialoplasma.

El sistema vacuolar ó conalicular citoplasmático está formado por:

- 1. La membrana plasmática.
- 2. Las Vacuolas
- 3. El sistema reticuloendoplasmático.
- 4. El complejo de Golgi.
- 5. La membrana nuclear.

El concepto de sistema vacuolar, surgió cuando los citólogos sospecharon la existencia de un verdadero citoesqueleto, aun mucho antes de su descubrimiento. Sin embargo, recién cuando se pudo disponer de técnicas adecuadas para la observación de células en vivo al microscopio electrónico, fué posible la confirmación de esa sospecha.

El Hialoplasma es un complejo sistema coloidal acuoso formado por micelas proteicas dispersas en solución. Su viscosidad es siempre superior a la del agua, y varía desde la zona periférica, en donde se le llama ectoplasma ó plasma-gel (de mayor densidad), a la zona interna, en donde es llama-

mado endoplasma o plasma-sol (con una densidad apenas superior a la del agua).

Los organoides constituyen, junto con las inclusiones, la fase del citoplasma dispersa en el hialoplasma. Son componentes citoplasmáticos casi constantes y poseen ciertas caracterizaciones específicas bien diferenciadas. Los organoides citoplasmáticos conocidos hoy en día son:

- 1. Los Plastidos
- 2. El Condrioma ó Mitocondria
- 3. Los Lisosomas
- 4. Los Ribosomas
- 5. El centro celular ó Centrosoma

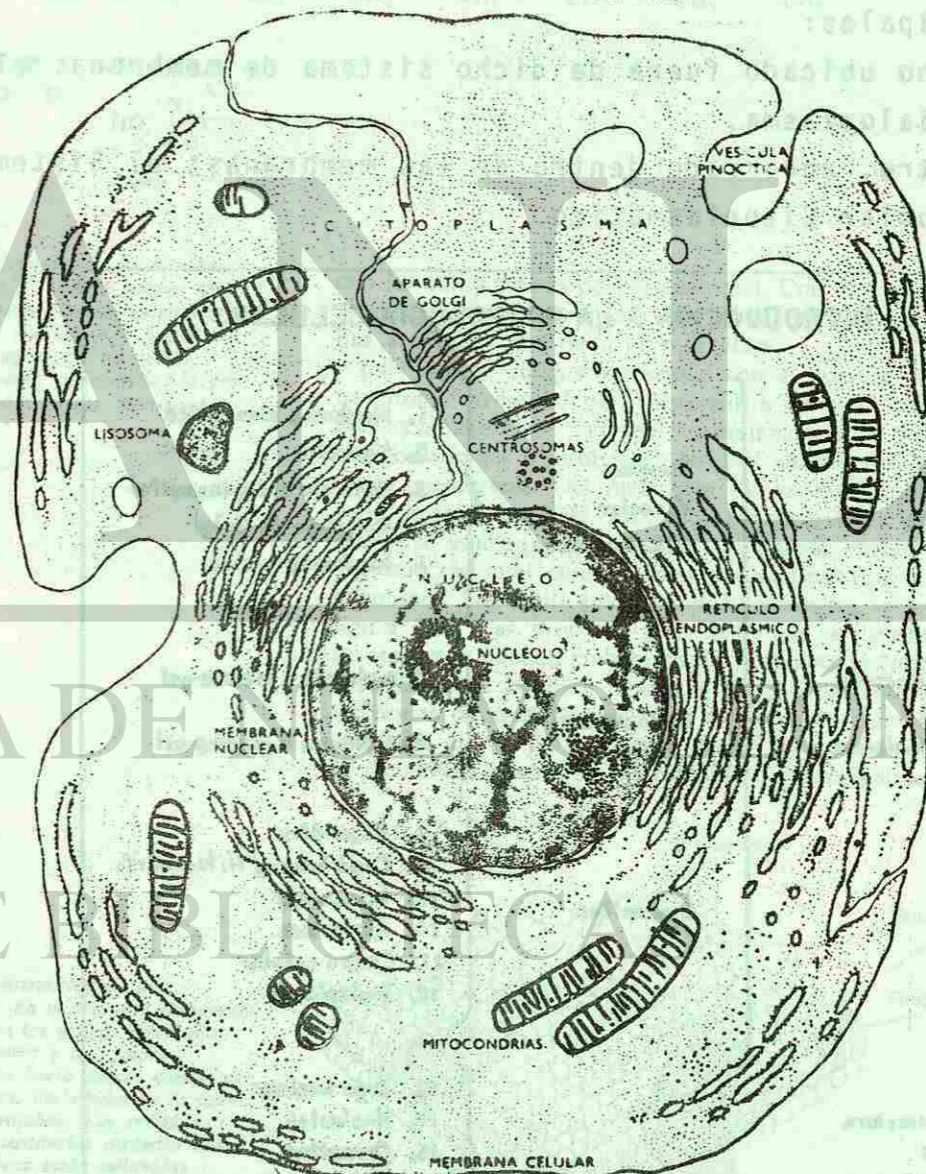
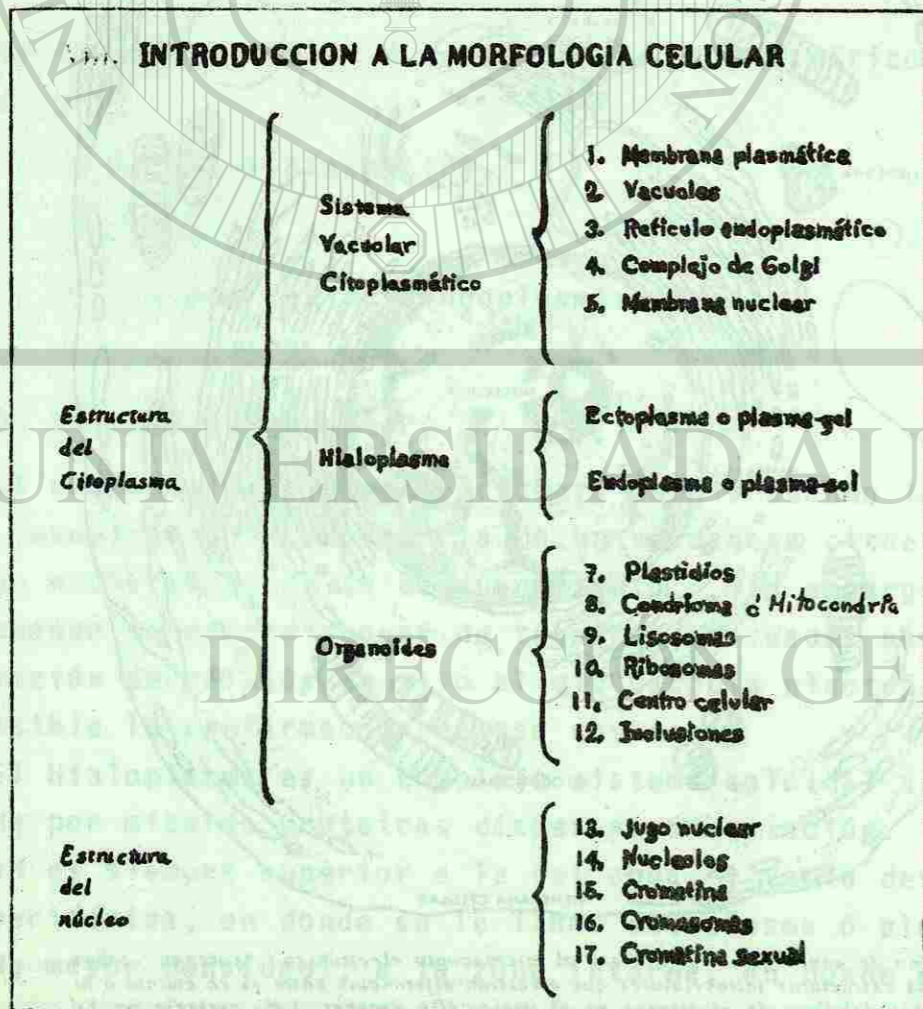


Diagrama de una célula típica vista al microscopio electrónico. Aparecen todas aquellas estructuras intracelulares que muestran diferencias entre sí en cuanto a la absorción del flujo de electrones en el vacío. (De Brachet, J.M. cortesía de Ed.)

El microscopio electrónico a revelado que en el citoplasma no sólo se encuentran vacuolas sino todo un complejo sistema de cavidades que, según su forma, se denominan túbulos, vesículas, cisternas, sacos aplanados, etc. Estos compartimientos y subcompartimientos en que está dividido el citoplasma se encuentra limitado por un sistema de membranas que responden al concepto de Sistema Vacuolar Citoplasmático. El Sistema Vacuolar Citoplasmático es pues todo un conjunto de cavidades que atraviesan el antiguamente llamado citoplasma, que se hallan limitadas por membranas de naturaleza lipoproteica; y que, desde el punto de vista tridimensional subdividen a este citoplasma en dos compartimientos principales:

- a) Uno ubicado fuera de dicho sistema de membrana: el Hialoplasma.
- b) Otro, encerrado dentro de las membranas; el Sistema cuolar Citoplasmático.



Membrana celular

LA MEMBRANA PLASMÁTICA La membrana plasmática, llamada a veces membrana celular, es una delgada estructura que rodea por completo a la célula, lo mismo que la piel de la uva. Esta estructura vital es la barrera crítica que separa el interior de la célula del medio circundante, y si se destruye la membrana se destruye la integridad de la célula y, normalmente, se produce la muerte. Con el microscopio electrónico pueden verse, por lo general, delgadas secciones de la membrana plasmática;

Para preparar la membrana plasmática para su estudio con el microscopio electrónico las células deben ser primeramente tratadas con ácido ósmico o algún otro material que combine

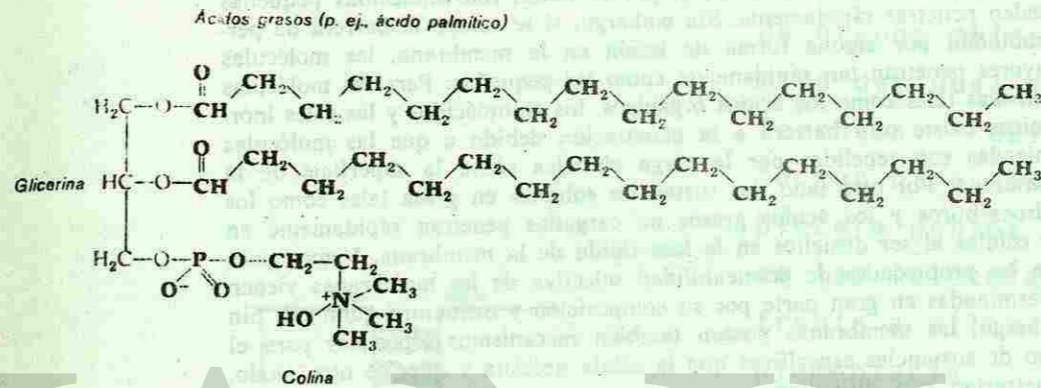


FIGURA 2.15 Estructura de la lecitina, un fosfolípido. Los ácidos grasos (en color) pueden tener diversas estructuras y diversas longitudes de cadena y son no iónicos e hidrófobos (insolubles en el agua). En los demás fosfolípidos la colina es reemplazada por grupos tales como glicerina, etanolamina o glucosa.

con los componentes de la membrana. Con una microscopia electronica de elevada resolución la membrana plasmática aparece como dos líneas delgadas separadas por un área más clara. Esta membrana básica y universal se designa a menudo con el nombre de membrana unitaria o membrana elemental para distinguirla de otras membranas de estructura más compleja. Los principales componentes de la membrana plasmática son fosfolípidos y proteínas; los fosfolípidos forman la estructura básica de la membrana. Las moléculas de los fosfolípidos se dispersan en el agua de tal forma (fig. 2.15) que los grupos insolubles en el agua (hidrófobos) se asocian por un lado y los grupos iónicos (hidrófilos) se asocian por otro, lo cual conduce casi automáticamente a la formación de una membrana biestratificada, u hoja bimolecular, tal como se muestra en la figura 2.16. Las proteínas principales de la membrana son hidrófobas y se asocian y quedan embebidas en la matriz fosfolípida. Las moléculas de proteína están también ligadas a los grupos iónicos del fosfolípido y las moléculas de agua se congregan en una estructura más o menos ordenada alrededor de la parte externa de la hoja bimolecular. La estructura de la membrana plasmática es estabilizada principalmente por enlaces hidró-

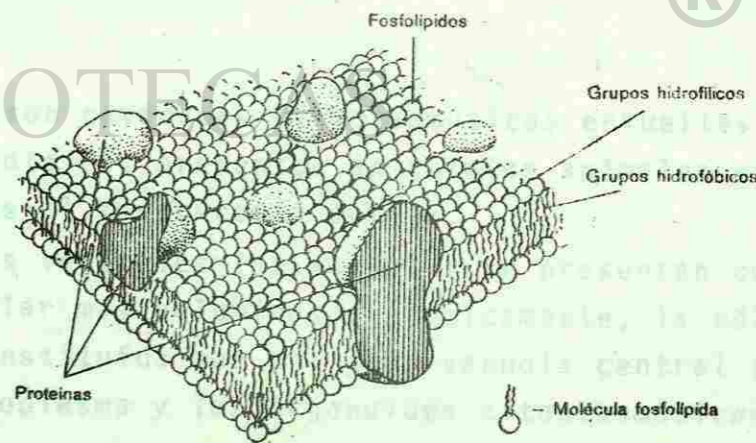


FIGURA 2.16 Esquema de la construcción de una membrana celular. La matriz está compuesta de fosfolípidos, con los grupos hidrófobos dirigidos hacia dentro y los grupos hidrófilos dirigidos hacia fuera, donde se asocian con el agua. Embebidas en la matriz hay proteínas hidrófobas. Las proteínas hidrófilas y otras sustancias cargadas tales como iones metálicos están adheridas a las superficies hidrófilas. (Redibujado de Singer, S. J. y G. L. Nicolson. 1972. Science 175:720-751.)

geno e hidrófobos. No obstante, cationes tales como Mg^{2+} y Ca^{2+} se combinan también con algunas de las cargas negativas de los fosfolípidos y contribuyen a estabilizar la estructura de la membrana.

LA MEMBRANA PLASMÁTICA COMO BARRERA DE PERMEABILIDAD La membrana plasmática tal como acabamos de describirla puede parecer estática. De hecho, los grupos acil-grasos de los fosfolípidos de la membrana están en constante movimiento y posiblemente producen poros en la membrana para abrir y cerrar. Cuando un poro está abierto, el agua y muchas moléculas no cargadas (no electrólitos) disueltas en el agua pueden pasar a través, mientras que cuando el poro está cerrado la penetración de los materiales solubles en el agua es imposible. El tamaño de estos poros es pequeño, unos 0,4 a 0,5 n^* , y, por lo tanto, sólo moléculas pequeñas pueden penetrar rápidamente. Sin embargo, si se rompe la barrera de permeabilidad por alguna forma de lesión en la membrana, las moléculas mayores penetran tan rápidamente como las pequeñas. Para las moléculas ionizadas tales como los ácidos orgánicos, los aminoácidos y las sales inorgánicas existe otra barrera a la penetración debido a que las moléculas ionizadas son repelidas por la carga eléctrica sobre la superficie de la membrana. Por otro lado, las sustancias solubles en grasa tales como los hidrocarburos y los ácidos grasos no cargados penetran rápidamente en las células al ser disueltos en la fase lípida de la membrana. Vemos pues que las propiedades de permeabilidad selectiva de las membranas vienen determinadas en gran parte por su composición y estructura químicas. Sin embargo, las membranas poseen también mecanismos especiales para el paso de sustancias específicas que la célula necesita y que, de otro modo, penetrarían con dificultad. Así pues, la membrana plasmática es a la vez una barrera para la penetración de materiales en general y un agente para el transporte selectivo o la toma de materiales.

El interior de la célula consiste en una solución acuosa de sales, azúcares, aminoácidos, vitaminas, coenzimas y una gran variedad de otros materiales solubles, que se denomina en conjunto el «pool» celular. Cuando se destruye la barrera de permeabilidad de la célula, la mayor parte de estos materiales puede escaparse y sólo son retenidas las sustancias demasiado grandes para pasar a través de los poros de la pared celular. Los componentes entran en el «pool» o bien como nutrientes tomados del medio circundante o bien como materiales sintetizados a partir de otros constituyentes de la célula.

Además de mantener la permeabilidad celular, la membrana celular procariótica desempeña un papel clave en la respiración celular ya que los enzimas asociados con este proceso son parte de la membrana.

* Las dimensiones de este pequeño tamaño se expresan a menudo en unidades llamadas angstroms del nombre de un físico sueco. Un angstrom (Å) es igual a 0,1 nm; 0,4 nm es igual a 4 Å.

es preciso que su configuración especial sea tal que los grupos activos puedan encajarse unos a otros lo más perfectamente posible (ver figura #). Es necesario que su forma sea complementaria; éste es el principio de la complementariedad estérica. La superficie de la membrana celular se debe de representar como erizada de grupos moleculares de tamaño desigual y de formas diferentes. Puesta en contacto con otra superficie establecera puntos de unión cuando las moléculas encuentren frente a ellas una forma complementaria.

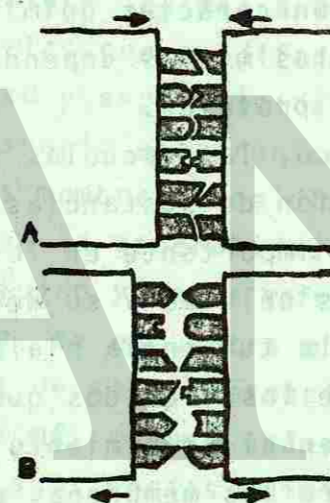


Fig. 35. Adhesividad específica por complementariedad estérica.

A) Cuando las formas de las moléculas de las bandas externas de las células adyacentes son complementarias, las células se adhieren la una a la otra. B) Cuando las formas de las moléculas no son complementarias, las células no pueden adherirse la una a la otra.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Vacuolas.

Las vacuolas son cavidades citoplasmáticas envueltas en una membrana lipoproteica, presentes en células animales y vegetales, y visibles al microscopio óptico.

En las células vegetales las vacuolas se presentan como el componente celular más voluminoso. Típicamente, la célula vegetal está constituida por una gran vacuola central de manera que el hialoplasma y los organoides citoplasmáticos -

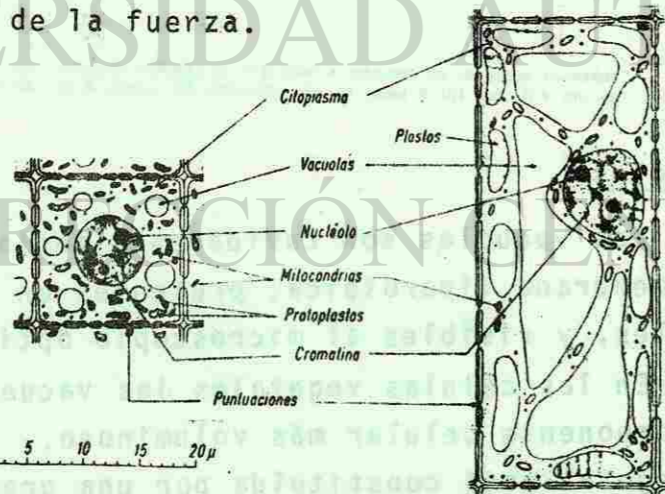


f) **Proteínas y Derivados:** son productos acumulados como reserva aunque también pueden ser el resultado de -- reacciones de degradación bioquímica, este es el caso de algunos alcaloides (estricnina, morfina, atropina, etc.).

En las células animales el contenido vacuolar se caracteriza por la presencia del glucógeno. El glucógeno es considerado el almidón vegetal en el sentido de que constituye la reserva energética de los animales. Pueden existir vacuolas con cierto contenido lipídico e incluso protéico (albúminas, globulinas, etc.) Además, también pueden contener algunas de las sales inorgánicas semejantes a las encontradas en las vacuolas vegetales.

Los colorantes vacuolares tienen un carácter químico de naturaleza básica, y la coloración de las mismas depende --- pues, en último término, de su riqueza protéica.

Desde el punto de vista fisiológico, las vacuolas son -- los lugares preferenciales de acumulación de sustancias en -- las células. Igualmente juegan un rol importante en los intercambios acuosos y gaseosos entre las células y su medio -- ambiente. Actúan como reguladores de la turgencia hialoplas -- mática ya que se aborben continuamente los líquidos que cir -- culan en el hialoplasma. Intervienen en el crecimiento de -- las células vegetales presionando contra las membranas plas -- máticas de las células de los tejidos meristemáticos, lo que obliga a un reacondicionamiento de la forma celular según -- cual sea la dirección de la fuerza.



Esquemas de una célula vegetal meristemática (a la izquierda), y otra adulta (a la derecha), en donde se observa el gran espacio intracelular ocupado por las vacuolas. (De Marín Girón por cortesía de Ed. Alhambra).

quedan desplazados en forma de una fina película contra la -- membrana celular. En las células vegetales jóvenes las vacuo -- las son generalmente pequeñas, pero a medida que la célula -- crece y se desarrolla, las vacuolas se alargan y se unen en -- tre sí, de tal forma que llegada la madurez existe por lo ge -- neral una única vacuola de gran tamaño por célula.

Desde el punto de vista estructural una vacuola se halla constituida por:

- a) La membrana vacuolar
- b) El contenido vacuolar

La membrana vacuolar que rodea a la vacuola es denomina -- da Tonoplasto y evita que el contenido de esta estructura se -- mezcle con el del hialoplasma. Esta membrana es similar, en -- su estructura íntima, a todas las demás membranas citoplasmá -- ticas de las que se diferencia, sin embargo, por su gran se -- lectividad y especificidad. Su espesor varía de 50 a 70 Å y -- al microscopio electrónico aparece trilaminar al igual que -- las demás membranas celulares. El contenido de las vacuolas -- aparece en la generalidad de los casos como ópticamente vacío. Es más fluido y menos refringente que el hialoplasma; y, esen -- cialmente, se encuentra en forma disuelta. Puede contener in -- clusiones de sales, especialmente oxalato de calcio, y en algu -- nos casos más raros, gránulos de lípidos ó proteínas.

Las sustancias químicas más comunmente encontradas en -- las vacuolas de las células vegetales son las siguientes:

- a) Sustancias minerales: cloruros, ioduros, nitratos y -- fosfatos.
- b) Acidos y sales orgánicas: ácido málico, malatos, áci -- do oxálico y oxalatos.
- c) Glucidos: glucosa, fructosa, sacarosa, maltosa e insu -- lina.
- d) Taninos.
- e) Pigmentos: son los que dan color a las flores, los -- frutos y las hojas. Pueden ser antociánicos (que co -- lorean a las vacuolas de rojo, violeta ó azul) u oxi -- flavónicos (que les confieren una coloración amarilla).

3. Retículo endoplasmático

El retículo endoplasmático es un sistema de canaliculos y formaciones vesiculares interrelacionadas cuya morfología varía considerablemente según el estado funcional en que se encuentre la célula.

El nombre de retículo endoplasmático alude al aspecto de red que esta formación presenta al microscopio electrónico, y a su ubicación en la fracción más profunda del hialoplasma: el endoplasma.

Se describe al retículo endoplasmático como formado por un sistema de dobles membranas que encierran una serie de vacuolas continuas y discontinuas. Este sistema de dobles membranas presenta siempre una superficie que limita con el medio extracelular, a la que se denomina cara externa; y otra que limita con el hialoplasma o matriz citoplasmática y que es la cara interna.

El retículo endoplasmático recién fue descubierto como tal luego del advenimiento del microscopio electrónico. Sin embargo, también es posible reconocerlo en exámenes "in vivo" de células de varios mamíferos mediante el microscopio de contraste de fase.

Desde un punto de vista morfológico, el retículo endoplasmático presenta tres estructuras diferenciales que son:

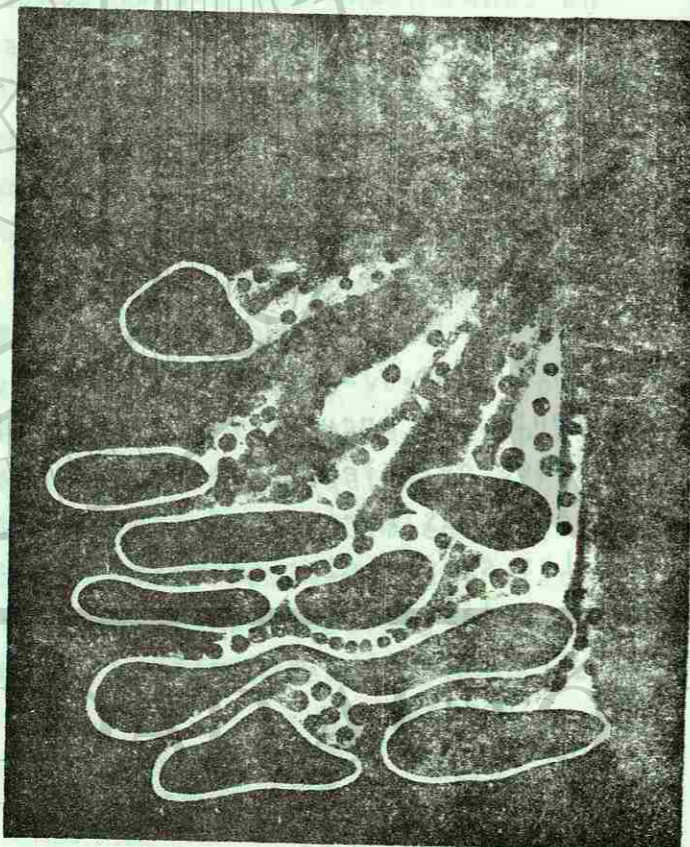
- Las cisternas:** unidades largas y aplanadas ordenadas en forma paralela y que miden de 40 a 50 μ de espesor;
- Las vesículas:** que presentan forma redondeada con un diámetro que varía entre 25 y 500 μ .
- Los túbulos:** que presentan formas muy diversas con diámetros que oscilan entre 50 y 100 μ .

Aparte de las tres estructuras morfológicas antes citadas, existen otras variaciones que puede presentar el retículo endoplasmático. Una de las diferencias más significativas y fáciles de observar entre los elementos que conforman este retículo endoplasmático es que algunos poseen una superficie lisa, en tanto que otros la presentan rugosa. En el primer caso se habla de retículo endoplasmático liso, mientras que en el segundo caso se dice que el retículo endoplasmático es granuloso.

Gracias al microscopio electrónico se descubrió que el retículo endoplasmático granuloso presenta su cara externa tapizada por una infinidad de diminutas partículas llamadas ribosomas, a quienes se debe la apariencia pulverulenta que esta estructura presenta, y de ahí también deriva su denominación.

A fines del siglo pasado, varios citólogos descubrieron que ciertas porciones del citoplasma se tiñan con colorantes básicos (basofilia) de la misma forma que el núcleo. Herdweg llamó a estas porciones citoplasma basófilo o cromidial, y en el año 1887 Garnier lo denominó ergatoplasma (del griego "ergasomai" = elaborar, transformar).

Algunos años más tarde, Capperson, Brachet y otros demostraron que la basofilia del ergatoplasma se debía a su riqueza en ribonucleoproteínas, y el microscopio electrónico reveló finalmente que el mismo consiste en una íntima asociación del retículo endoplasmático de los ribosomas los que, en conjunto, conforman el retículo endoplasmático granular.



El retículo endoplasmático granular, se compone de un vasto sistema de cavidades que presentan siempre una cara interna y otra externa con partículas ribosomiosas adosadas.

4 El complejo de Golgi

El complejo de Golgi está constituido por cisternas, vacuolas y vesículas.

Se denomina así en honor a su descubridor, Camilo Golgi. En el año 1898, este microscopista italiano, utilizando un método de tinción con plata, descubrió elementos hasta entonces desconocidos, en el citoplasma de células nerviosas. El las denominó aparato reticular interno. Luego fueron bautizadas como complejo de Golgi.

El complejo de Golgi tiene un índice de refracción semejante al del hialoplasma por lo que su observación "in vivo" al microscopio óptico es sumamente difícil. No obstante, mediante adecuadas técnicas de tinción (que exigen una previa fijación y un tratamiento posterior con tetróxido de osmio o tetróxido de plata y nitrato de uranio) es posible visualizar esta estructura al microscopio óptico.

Hay que aclarar que desde los comienzos de este siglo y durante muchos años, los citólogos dudaron de la existencia real del complejo de Golgi, argumentando que su observación en células "post mortem" al microscopio óptico era un artificio producido como consecuencia de las técnicas empleadas para demostrar su presencia. Sin embargo, en la década de 1950, el microscopio electrónico dispersó todas las dudas y puso de manifiesto la existencia real del complejo de Golgi en el citoplasma de casi todas las células vivas.

El hecho de que el complejo de Golgi haya sido un organoide muy discutido, explica la gran cantidad de nombres con los que se lo ha tratado de describir. Los sinónimos empleados más frecuentemente son: aparato, sistema o sustancia de Golgi, Golgiosomas, dictiosomas, etc.

Ha sido demostrada ya la presencia constante de estructuras citoplasmáticas, descritas en conjunto como complejo de Golgi, en todas las células animales y vegetales, con excepción de las bacterias, hongos y algas.

Al microscopio óptico el complejo de Golgi se presenta, una vez fijado y coloreado, en forma de retículos, canaliculos anastomosados, bastones, placas o filamentos. Su morfología depende, fundamentalmente, del tipo de células consideradas. Es importante señalar que la forma suele ser constante para cada grupo celular y que varía sólo conforme a la función que dichas células desempeñan.

Se ha comprobado que los ribosomas tienen activa participación en la síntesis de las proteínas, y para explicar la asociación de éstos con el retículo endoplasmático, los citólogos suponen que la misma obedece a un principio de mecánica funcional. Esto es, la localización de los ribosomas en la cara externa del retículo endoplasmático permitiría que las proteínas recién sintetizadas puedan transitar con relativa facilidad hacia otras regiones celulares o bien hacia el medio ambiente extracelular.

A diferencia del retículo endoplasmático granular, el retículo endoplasmático liso o agranular presenta la superficie de su cara externa libre de ribosomas, lo que le da una apariencia lisa y uniforme.

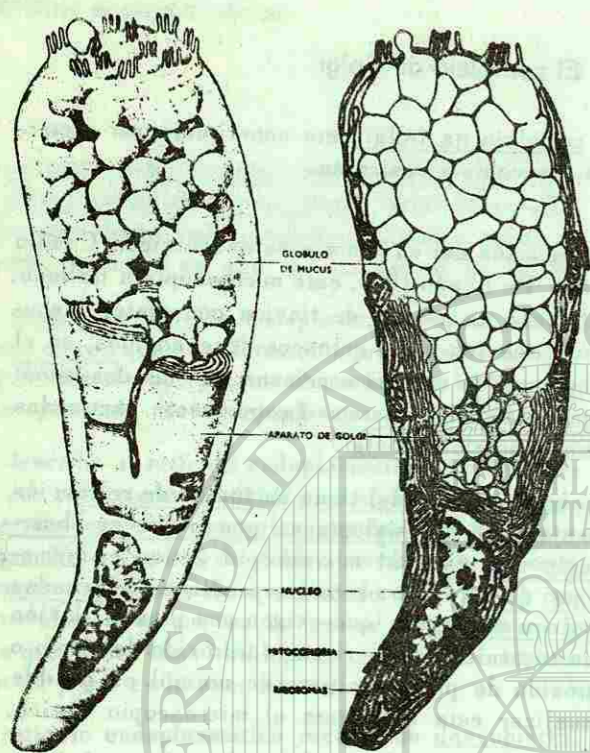
El retículo endoplasmático liso mediante la disposición especial de sus estructuras acumula, almacena y facilita el transporte de materiales, productos del metabolismo intermedio, hacia otras regiones intracelulares o hacia el medio externo en forma de secreción celular.

Apoyan estos conceptos funcionales tanto del retículo endoplasmático liso como del granular:

- La existencia de un retículo endoplasmático granular particularmente desarrollado en células de tejidos fundamentalmente secretores, tales como las células del páncreas.
- La presencia del retículo endoplasmático liso en aquellas células en donde se realizan reacciones de síntesis de compuestos esteroideos y glucógeno, gracias a la intervención activa de complejos enzimáticos especializados.

Existe una relación directa entre las membranas del retículo endoplasmático y otras estructuras celulares. Gracias a numerosas observaciones realizadas al microscopio electrónico durante la mitosis de células vegetales se descubrió que son los elementos del retículo endoplasmático los que, en esencia, originan las membranas nucleares y plasmáticas de las células hijas. De esto se deduce la existencia de una íntima relación entre estas estructuras, a tal punto que algunos citólogos opinan

que el retículo endoplasmático no es más que una prolongación interna o invaginación de la membrana plasmática, de forma tal que la célula adquiriera gracias a él una superficie de contacto muchísimo mayor con el medio externo. Esta teoría está sustentada en parte por la íntima asociación que el retículo endoplasmático presenta con otros orgaoides citoplasmáticos tales como los ribosomas y el complejo de Golgi.



Célula en copa del intestino responsable de la segregación de mucus. En ellas se nota el gran desarrollo adquirido por el complejo de Golgi.

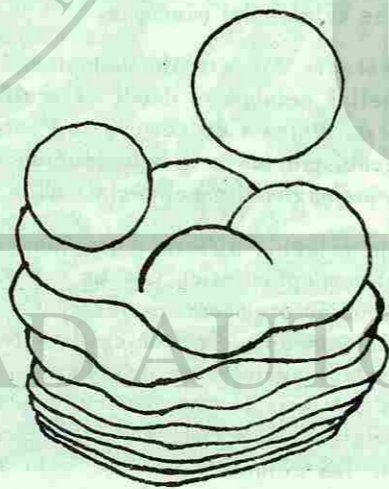
Desde el punto de vista funcional, el complejo de Golgi está íntimamente relacionado con la secreción celular, y aunque se cree que no interviene directamente en actividad de síntesis alguna, tiene importante participación en la acumulación, acondicionamiento y eliminación de los productos de secreción externa.

En febrero de 1969, Marian Neuta y C.P. Leblond, realizaron en los laboratorios de la Universidad de McGill, una serie de experimentos mediante los cuales demostraron la función específica del complejo de Golgi en las células de secreción exocrina del intestino de la rata. Según ellos, en el complejo de Golgi se realiza la adición de los carbohidratos a la molécula de proteína, para formar las glicoproteínas (forma en que las proteínas son secretadas al medio ambiente celular).

El complejo de Golgi se relaciona con otras estructuras. La similitud que presentan ultraestructuralmente las membranas que forman el complejo de Golgi y el retículo endoplásmico, hace suponer que su origen sea común; y de hecho, muchos citólogos consideran al complejo de Golgi como derivado del retículo endoplásmico liso. Por otra parte,

En el año 1952 se realizaron por vez primera los estudios ultraestructurales del complejo de Golgi al microscopio electrónico. Se lo describió como formado por tres constituyentes fundamentales:

- a) Los sáculos, bolsas achatadas dispuestas en forma paralela que al corte aparecen como un sistema de membranas de 60 a 70 Å de espesor.
- b) Las microvesículas, de forma aproximadamente esférica y de alrededor de 600 Å. Estas microestructuras aparentemente se originan por brotación a partir de los sáculos, con los que están íntimamente relacionados.
- c) Las vacuolas, pueden llegar a ser del tamaño de una mitocondria y también se originan a partir de los sáculos aplanados.



En este esquema se demuestra como surgen los glóbulos de mucus a -- partir de los saculos aplanados -- del complejo de Golgi.

en el año 1961, Leblond, Warshawsky y Droz, mediante experimentos con isótopos radioactivos, demostraron la relación de funcionalidad existente entre el retículo endoplásmico granuloso con los ribosomas y el complejo de Golgi. Ellos comprobaron que las proteínas recién sintetizadas en los ribosomas, emigraban poco después al lugar en donde estaba localizado el complejo de Golgi, y que luego se transformaban en productos glicoproteicos de secreción.

5. Membrana nuclear

La membrana nuclear es una diferenciación del sistema vacuolar citoplasmático que separa el nucleoplasma del citoplasma, y que se caracteriza por la presencia de numerosos poros.

Con el advenimiento del microscopio electrónico se descubrió que esta membrana que rodea al núcleo está conectada directamente con elementos del retículo endoplásmico, y que durante la división celular se descompone y vuelve a formarse a partir de las vesículas, túbulos y cisternas de este componente citoplasmático. De ahí que se considera a la misma como un elemento del sistema vacuolar citoplasmático, en lugar de incluirla entre los elementos que conforman el núcleo.

Al microscopio óptico se observa a la membrana nuclear como formada por una línea continua y fina que es visualizada gracias a la acción de colorantes básicos. Esta coloración es posible debido a que se depositan contra la membrana partículas que fijan colorantes básicos. Estas partículas son los ribosomas, en la cara externa, y la cromatina, en la cara interna.

La membrana nuclear sólo está ausente en aquellas células con núcleo difuso o cromidial (bacterias y algas verde-azuladas), siendo un elemento indispensable de todas aquellas células que presentan un núcleo individualizado. No obstante, se la observa sólo durante los períodos de interfase, ya que durante la división celular se descompone y se integra a los elementos del retículo endoplásmico.

Así como muchas otras inclusiones celulares, la membrana nuclear también fue denominada de varias formas con el transcurrir de los años. Sin embargo, sólo dos nombres han perdurado hasta nuestros días, el de membrana nuclear, y el de carioteca. No obstante, es interesante mencionar aquí que actualmente se está tratando de reemplazar estas denominaciones por la de envoltura nuclear, que define con mayor claridad a este elemento celular.

Al microscopio electrónico es posible observar que la membrana nuclear está formada por dos láminas, una interna y otra externa, que encierran un espacio denominado cisterna perinuclear. También es posible observar que dicha membrana nuclear presenta numerosas interrupciones distribuidas regularmente en su superficie que son interpretadas como poros o aberturas de aproximadamente 100 Å de diámetro cada uno, y que en conjunto pueden ocupar hasta el 10 o el 25% de la superficie total del núcleo. Es a través de estos poros que se realiza el activo intercambio nucleocitoplasmático tan importante en la síntesis de las proteínas.

Se han realizado numerosas investigaciones tendientes a demostrar la naturaleza de los poros que atraviesan la membrana nuclear. En 1952, Bretschneider introdujo la idea de los anillos ("annulus") que rodean a los poros formando bordes salientes. Supuso que en el interior de los poros se encontraría un fino diafragma selectivo. En 1965, Feldherr demostró, mediante la inyección de partículas de oro coloidal de 25 a 170 Å de diámetro con polivinilpirrolidona (PVP) en el citoplasma de Amoeba proteus, que los poros de la membrana nuclear son de hecho minúsculas aberturas rodeadas de anillos con bordes salientes. El paso de sustancias a través de los mismos se realiza mediante un complejo mecanismo que condiciona una entrada selectiva (determinada por el tamaño de la partícula) y un transporte a través del canal interno del poro.

Desde un punto de vista químico, la membrana nuclear es igual a todos los demás elementos que conforman el sistema vacuolar citoplasmático, es de naturaleza lipoproteica, con proteínas insolubles y de carga eléctrica positiva, lo que explica su poca afinidad por los iones positivos de Ca⁺⁺, K⁺⁺, Na⁺⁺, etc. y su acción selectiva y semipermeable.

Cuando la membrana nuclear se lesiona, no puede volver a regenerarse y acarrea, por lo tanto, la muerte celular. El problema de la regeneración de la misma parece ser la no afinidad por los iones positivos y el rol fundamental que el proteinato de calcio cumple en este sentido.

El hecho de que las células que han perdido su membrana nuclear mueran, explica a las claras la gran importancia de este elemento dentro de la fisiología celular. La organización de la membrana nuclear:

- a) permite un intercambio núcleo-citoplasmático selectivo.
- b) aísla y garantiza la integridad de las complejas moléculas químicas que condicionan la herencia y la variación.



Representación esquemática de la membrana nuclear en donde se aprecia la distribución uniforme de los poros a través de los cuales se realiza el intercambio nucleocitoplasmático.

X. Hialoplasma

El hialoplasma es un complejo sistema coloidal acuoso formado por micelas proteicas dispersas en solución. Su viscosidad es siempre superior a la del agua y varía desde la zona periférica, en donde se lo llama ectoplasma o plasmagel (de mayor densidad), a la zona interna, en donde es llamado endoplasma o plasma-sol (con una densidad apenas superior a la del agua).

Desde un punto de vista ultraestructural, se cree que el hialoplasma está formado por una red de proteínas fibrilares unidas entre sí por diversos tipos de enlaces químicos, formando una verdadera malla dentro de la cual se encontrarían las moléculas proteicas globulares.

Químicamente, el constituyente fundamental del hialoplasma es el agua que representa por término medio aproximadamente un 85% de su masa. Los compuestos que le siguen, en orden de abundancia, son las proteínas que pueden ser de dos tipos:

- a) Las proteínas estructurales o insolubles (que son las que forman la red fibrilar).
- b) Las proteínas solubles (entre las que figuran todas las enzimas que participan en el metabolismo intermedio).

Además, se han encontrado en el hialoplasma numerosos compuestos bioquímicos tales como moléculas de ácido ribonucleico, azúcares (mono, di, oligo y polisacáridos), aminoácidos varios y un gran y variado número de productos del metabolismo intermedio.

Desde un punto de vista funcional, el hialoplasma puede ser considerado como la porción del citoplasma que sirve de asiento a la mayor parte de las reacciones químicas de síntesis (anabolismo) y degradación (catabolismo). También se lo considera como una especie de bolsa encerrada por las membranas lipoproteicas de la membrana plasmática, del retículo endoplasmático, del complejo de Golgi de la membrana nuclear, en la que se realizan la mayor parte de las reacciones que caracterizan al metabolismo intermedio.

XI. Organoides e inclusiones

7. Los plástidos

Los plástidos son organoides citoplasmáticos que junto con las mitocondrias intervienen en los procesos energéticos que ocurren dentro de las células. La presencia de plástidos constituye una de las características fundamentales exclusivas de las células vegetales autotróficas.

En este sentido, las células vivas se clasifican de acuerdo al mecanismo que utilizan para obtener la energía indispensable para la vida en:

- a) Células heterotróficas, que son aquellas que obtienen energía por medio de la combustión u oxidación de productos complejos, tales como los carbohidratos, las grasas o las proteínas; y
- b) Células autotróficas, que obtienen energía a partir de la luz solar mediante un complejo proceso conocido con el nombre de fotosíntesis, que ocurre en los cloroplastos de la gran mayoría de las células vegetales.

Los cloroplastos son un tipo especial de plástidos caracterizados por la presencia de un pigmento llamado clorofila, responsable del color verde de la gran mayoría de las plantas y a partir del cual se inicia además, el proceso fotosintético.

Químicamente, la clorofila es una molécula caracterizada como una porfirina; es de estructura espacial asimétrica y está formada por cuatro núcleos pirrólicos dispuestos alrededor de un átomo de magnesio. Presenta, además, dos grupos ácidos esterificados y es de naturaleza bipolar con un polo hidrófilo y otro hidrófobo.

En las células de los vegetales superiores y en las de la mayoría de las Brióphytas y Pteridóphytas, los cloroplastos tienen forma de gránulos ovoides, discoidales o lenticulares más o menos aplanados y de aproximadamente 4 a 6µ de diámetro por 1 a 3µ de espesor.

El número de cloroplastos por célula varía considerablemente y se extiende desde uno hasta centenares en las células de los vegetales superiores.

Se ha comprobado recientemente que los cloroplastos son más grandes, más numerosos y más ricos en clorofila en las plantas verdes que crecen bajo la sombra con relación a aquellas que se desarrollan bajo el sol. Esto comprueba una vez más la gran importancia que el factor externo, intensidad de luz, adquiere con relación a estos organoides citoplasmáticos. La intensidad de luz condiciona además la distribución más o menos homogénea de los cloroplastos en el citoplasma celular.

Al microscopio electrónico los cloroplastos se presentan como envueltos por una doble membrana de 80 a 120 Å de espesor, semipermeable y que funciona como límite externo del cloroplasto. La cavidad o matriz interna se denomina estroma.

Dentro de la misma es posible observar una gran cantidad de laminillas o lamelas que pueden presentarse aisladas o asociadas, constituyendo en conjunto los grana, de 0.3 a 1.7 µ de diámetro, muy ricos en clorofila. Dentro del estroma es posible hallar también gránulos de almidón y gotas lipídicas osmiófilas que disminuyen a medida que los cloroplastos envejecen.

En la mayor parte de las algas verdes monocelulares se ha logrado identificar dentro de la cavidad del estroma y además de las estructuras antes citadas, zonas claras de 1 a 2µ de diámetro, envueltas por gránulos de almidón. Dichas esferas se denominan pirenoides.

Estudios recientes realizados con técnicas especiales y mediante el empleo del microscopio electrónico, revelaron que las lamelas que forman los grana parecen estar constituidas por un doble pavimento de partículas de 100 a 200 Å de diámetro, que son las que corresponderían, en última instancia, a las unidades funcionales del cloroplasto. En 1963, Thomas denominó a estas unidades bioquímicas: cuantosomas.

Los cuantosomas son las subunidades que, en conjunto forman las lamelas de los grana de un cloroplasto, y es en ellos en donde se encuentran los pigmentos responsables de la actividad fotosintética de los mismos.

Los cuantosomas, que poseen aproximadamente 200 moléculas de clorofila cada uno, absorben la energía solar irradiada en forma de fonones o cuantos dentro de ciertos límites determinados de longitud de onda. Esta energía absorbida eleva un electrón de un átomo desde su nivel normal hasta un nivel energético superior. Estos átomos excitados son transportados a otras regiones intracelulares (mitocondrias) y cuando vuelven a su nivel normal liberan la energía almacenada que es entonces utilizada por la célula para formar ATP (Adenosin trifosfato) y otras moléculas con enlaces ricos en energía.

Los cromoplastos son plástidos que contienen pigmentos coloreados distintos de la clorofila y que químicamente son derivados del caroteno (C₄₀H₅₆).

En la gran mayoría de los vegetales superiores suelen ser de color rojo o amarillo.

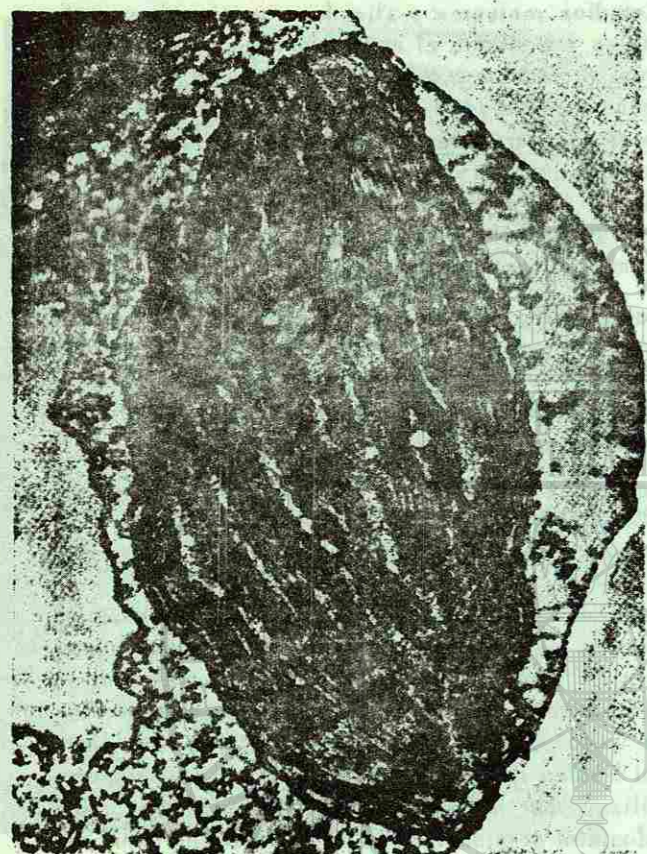
Los cromoplastos de las plantas superiores se localizan normalmente en las hojas viejas, en las flores y en los frutos. Se encuentran generalmente en el periantio y en las brácteas coloreadas de las flores y en el pericarpio y el mesocarpio de los frutos.

En la generalidad de los casos, los cromoplastos se originan a partir de los cloroplastos, por sustitución parcial o total de la clorofila por otros pigmentos no verdes.

En las hojas secas, la destrucción paulatina de la clorofila permite la manifestación de un color amarillo ocasionado por la xantófila u otros pigmentos carotenoides.

El color rojo del tomate y otros frutos maduros se debe a la sustitución de los cloroplastos verdes por cromoplastos con abundancia de licopeno.

CAPILA ALFOVANA



Microfotografía electrónica de un cloroplasto donde puede observarse con notable nitidez la estructura del mismo.

Los leucoplastos son plástidos incoloros y, por lo tanto, carentes de pigmentos. Se hallan ubicados en órganos de los vegetales que se desarrollan en la oscuridad, como así también en ciertos tejidos de las plantas que crecen en lugares poco iluminados.

Los leucoplastos son órganulos filamentosos análogos a los condriocontos o un poco más anchos. Pueden deformarse, emitir prolongaciones temporarias, dilatarse o fragmentarse, presentando en este sentido una gran similitud con las mitocondrias.

Al microscopio electrónico los leucoplastos presentan una doble membrana. La externa es lisa y sirve como límite del plástido, mientras que la membrana interna da origen a vellosidades o crestas muy similares a las que presentan las mitocondrias. El estroma de los leucoplastos suele ser finamente fibrilar o granular.

En 1922, Guillermond sugirió que los leucoplastos podrían originarse a partir de los condriocontos que aparecen en las etapas tempranas de los tejidos meristemáticos. Sin embargo, más tarde se demostró que la filogenia de estos dos tipos de organoides es totalmente independiente. Se concluyó, finalmente, que los leucoplastos se originan, al igual que los cloroplastos, de otros leucoplastos pre-existentes o bien a partir de cierto tipo de plástidos primitivos a los que se denomina: protoplastidos.

8. El condrioma o mitocondria

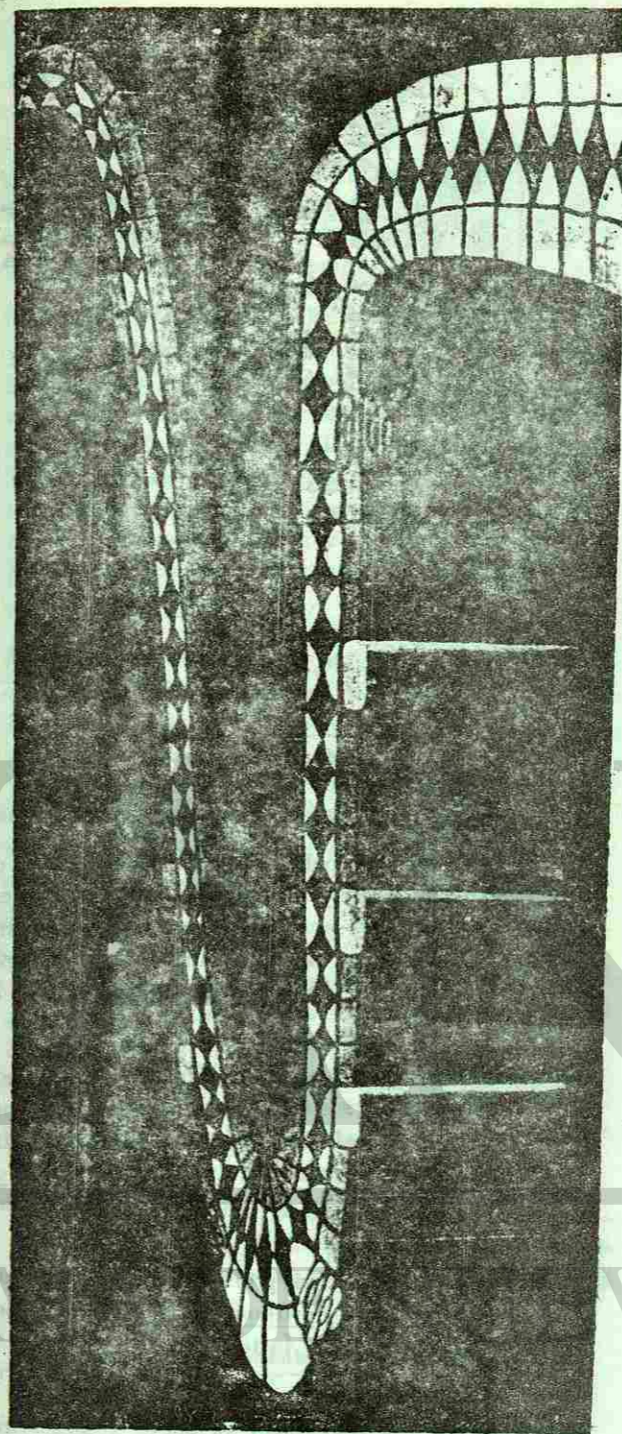
Se da el nombre genérico de condrioma al conjunto de organoides citoplasmáticos involucrados en los fenómenos de liberación de energía necesaria para la realización de la gran mayoría de los procesos vitales.

Estos organoides citoplasmáticos descubiertos por Altmann en 1894, han recibido luego más de 50 nombres diferentes. Entre otros: bioblastos, condriosomas, condriomitos, etc., hasta que en 1897 Benda los denominó mitocondrias (del griego "mitos" = filamento y "condrios" = cartilago), nombre con el que mejor se los conoce en la actualidad.

El número de mitocondrias por célula varía considerablemente en relación con la función específica de la célula y con las diferentes especies. Así, en el hígado de la rata se encuentra un promedio de 1.000 mitocondrias por célula, los huevos del erizo de mar contienen de 14.000 a 150.000 mitocondrias, y en la ameba Chaos-Chaos se ha llegado a contar hasta 500.000 mitocondrias.

El tamaño de las mitocondrias también varía en relación con la especie, con el estado funcional y con el número de mitocondrias por célula, aunque dicha variación es pequeña, ya que oscila entre 0.5 μ de ancho (cantidad relativamente constante) por 0.2 a 2 μ de largo.

Al microscopio electrónico las mitocondrias se presentan constituidas por una pared limitante formada por dos membranas, una interna y otra externa. Dichas membranas se hallan separadas por un espacio denominado cámara externa, de aproximadamente 80 Å que contiene un fluido acuoso. El espacio interno delimitado por la membrana interna se denomina cámara interna o matriz mitocondrial y



Esquema de la estructura interna de una mitocondria donde puede observarse la disposición de las dos membranas externa e interna.

presenta un aspecto homogéneo y opacidad electrónica.

Desde un punto de vista químico, estas membranas son de naturaleza lipoproteica y de aproximadamente 70 Å de ancho cada una. La membrana externa es algo más permeable, principalmente a sustancias liposolubles, y es relativamente más estable. La membrana interna es más selectiva y menos estable.

Las dos membranas mitocondriales presentan aspectos diferentes, a saber: la externa es lisa, sin repliegues, en tanto que la interna se proyecta hacia el interior formando vellosidades que no tocan a la pared de enfrente. Estos repliegues reciben el nombre de crestas. Las crestas se proyectan hacia el interior en forma de túbulos, muy comunes en las células vegetales. En algunos casos dichos túbulos se fragmentan en vesículas que quedan flotando en la matriz mitocondrial.

El microscopio electrónico ha revelado que las superficies de las membranas mitocondriales están revestidas por formaciones denominadas partículas elementales que se fijan a la superficie externa de la membrana externa y a la superficie interna de la

A menudo existen interrelaciones entre las mitocondrias y otras estructuras celulares. A veces se colocan contra la capa externa de la membrana nuclear, etc. El significado de estos hechos aún no está definido y tal vez sean puramente fortuitos.

Finalmente, es importante recalcar que las mitocondrias son consideradas como verdaderas máquinas bioquímicas, por medio de las cuales la energía almacenada en sustancias alimenticias es recuperada por la célula que la emplea en la realización de otras funciones celulares.

A las mitocondrias se las llama también central energética de las células, pero, en realidad, son mucho más que eso ya que realizan otras funciones además de suministrar energía.

102111447

9. Los lisosomas

El lisosoma es un organoide citoplasmático que contiene enzimas hidrolíticas que están implicadas en la digestión de materiales incorporados a la célula y en la remoción de materiales intra y extracelulares.

Su nombre proviene de su función: lisosoma = cuerpo lítico (del griego "lisis" = digestión y "soma" = cuerpo).

La primera pista sobre la existencia de los lisosomas la dió el Dr. Christian deDuve, de la Universidad Católica de Lovaina (Bélgica) en 1949, trabajando con células del hígado de la rana. Sin embargo, la identificación de los mismos al microscopio electrónico se logró recién en el año 1955.

Se ha comprobado ya, definitivamente, que los lisosomas están presentes en todas las células animales y su presencia ha sido confirmada tam-

bién en ciertas células del tejido meristemático de la raíz de algunos vegetales. Sin embargo, aún no se los ha reconocido con uniformidad en la gran mayoría de las células de las plantas vivas.

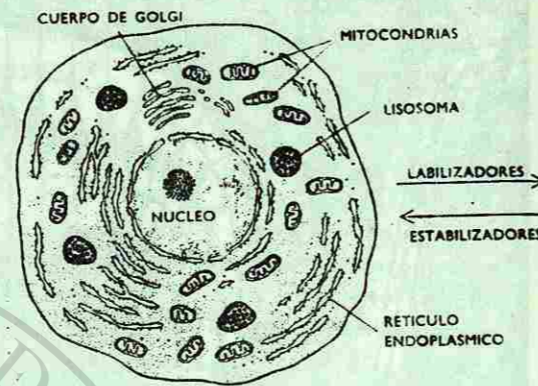
Los lisosomas son particularmente abundantes en aquellas células que desempeñan tareas digestivas especialmente importantes, como por ejemplo: los glóbulos blancos de la sangre y los macrófagos.

Se dedujo la activa participación de los lisosomas en los procesos digestivos extra e intracelulares, correlacionando dos hechos muy significativos:

- La abundancia de lisosomas en células que desempeñan fundamentalmente tareas digestivas, y
- El análisis bioquímico del contenido de los lisosomas, mediante el cual se logró determinar su composición química.

El hecho de que los lisosomas aparezcan en una asombrosa variedad de tamaños y formas, incluso dentro de un mismo tipo de células, dificultó durante mucho tiempo su estudio morfológico.

A pesar del notable polimorfismo que presentan, se ha logrado determinar que los lisosomas están formados fundamentalmente por una membrana envolvente de naturaleza lipoproteica, que rodea y aísla al complejo enzimático responsable de la acción digestora de los mismos. El tamaño de esta partícula varía de 0.2 a 0.8 μ .



Observese los Lisosomas en una célula normal típica.

La autodigestión o autólisis celular se explica así:

En ciertos procesos patológicos, las membranas de los lisosomas pueden romperse y las enzimas entonces liberadas, se activan, y comienzan a digerir al citoplasma y a los demás orgánulos citoplasmáticos, ocasionando finalmente la muerte de la célula.

Trabajando en colaboración, citólogos y fisiólogos de las universidades de Cambridge y del New York University School of Medicine, en los E.E.U.U., comprobaron que el exceso de vitamina A tiene un efecto labilizador de la membrana lisosómica oc-

asionando una alteración profunda de los mismos. Por el contrario, la cortisona y la hidrocortisona actúan estabilizando y fortificando su estructura, lo que explicaría su acción anti-inflamatoria.

El origen de los lisosomas se puede resumir así:

- El contenido enzimático de los lisosomas se origina, aparentemente, en el ergastoplasma, y específicamente, en los ribosomas.
- La estructura lipoproteica de la membrana lisosómica, hace suponer que la misma se origine a partir del complejo de Golgi. Sin embargo, esto no está definitivamente comprobado.

10. Los ribosomas

Los ribosomas son organoides citoplasmáticos que participan en las biosíntesis de proteínas y que son sólo visibles al microscopio electrónico. Son considerados hoy en día componentes obligados de todos los organismos vivos.

George Palade fue el primer citólogo que logró aislar ribosomas, allá por 1953, a los que él llamó partículas o gránulos densos. Más tarde, en 1963, este mismo investigador observó por primera vez ribosomas al microscopio electrónico, que entonces fueron denominados gránulos de Palade. Posteriormente, y después que se demostró el contenido de los ribosomas en ribonucleoproteínas, se los llamó gránulos de ribonucleoproteína (RNP) o simplemente ribosomas.

Desde el punto de vista funcional, los ribosomas son considerados máquinas empleadas por las células en la síntesis o construcción de sus proteínas. Sin embargo, en la actualidad se piensa que las fábricas de proteínas no son los ribosomas trabajando aisladamente, sino agrupaciones de ribosomas que actúan en cadena. A estas agrupaciones se las llama polirribosomas, polisomas o ergosomas.

En los organismos multicelulares y muy especialmente en las células de tejidos secretores (activos en la síntesis de proteínas), los ribosomas se encuentran ubicados en la cara interna del retículo endoplasmático, formando lo que se ha dado en llamar retículo endoplasmático granuloso. Aunque

hay que señalar que, normalmente, también se encuentran ribosomas aislados, uniformemente distribuidos por el citoplasma y ocasionalmente incluso en el núcleo.

Los principales componentes químicos de los ribosomas son:

- Acido ribonucleico ribosómico: 63%
- Proteínas básicas semejante a las histonas: 37%

11. Centro celular

Se da el nombre de centro celular a un organoide citoplasmático de estructura sumamente compleja que se presenta en todas las células animales, con excepción de los ovocitos, y en las células de algunos vegetales inferiores, pero hasta hoy día no ha sido descubierto en el citoplasma de células vegetales superiores.

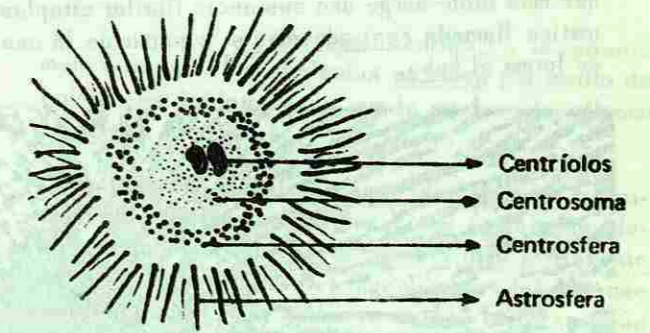


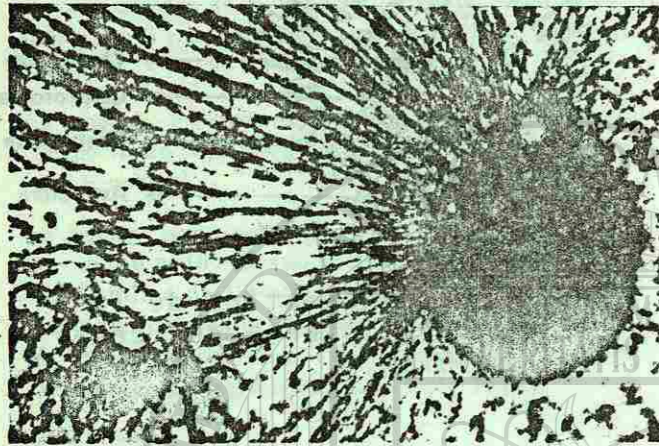
Diagrama esquemático de la estructura interna del centro celular.

La existencia del centro celular fue sugerida ya hace varios años por Van Beneden, Boveri, Wilson y otros. Debido a que su tamaño es apenas superior al límite de resolución del microscopio óptico, su presencia fue confirmada recién en 1956 por Bernhard y De Harven, quienes, con la ayuda del microscopio electrónico, estudiaron exhaustivamente la estructura y función de estos orgánulos citoplasmáticos.

Numerosos estudios comparativos comprobaron, no hace muchos años, que la posición del centro celular en el hialoplasma es, en la gran mayoría de los casos, fija y constante para cada tipo de célula. En algunas células tiende a ocupar el centro geométrico de la misma, tal como ocurre con los leucocitos que presentan un núcleo poco desarrollado y algo desplazado. Sin embargo, normalmente es el núcleo el que ocupa el centro geométrico y entonces es el centro celular el que queda desplazado. En otros casos, algo menos numerosos, el centro celular se ubica periféricamente, tal como sucede en las neuronas, y excepcionalmente puede localizarse intranuclearmente, como acontece en las células del *Ascaris megalocephala univalens*.

Si se estudia la organización interna del centro celular al microscopio óptico, se observa que el mismo aparece constituido por uno o dos gránulos denominados centriolos, que se encuentran rodeados por una zona algo más clara del hialoplasma conocida como centrosoma o microcentro. Sin embargo, cuando la célula entra en división, aparece una nueva estructura mucho más densa que rodea al centrosoma y que se denomina centrosfera. La centrosfera emite luego una formación radial característica conocida como áster o astrosfera, de la

que más tarde surge una sustancia fibrilar citoplasmática llamada centrodesmosis, a partir de la cual se forma el huso.



Sección longitudinal del aparato mitótico de Barbalumypha. La masa oscura a la derecha es un gran centriolo en que irradian las fibras del huso.

12. Inclusiones citoplasmáticas

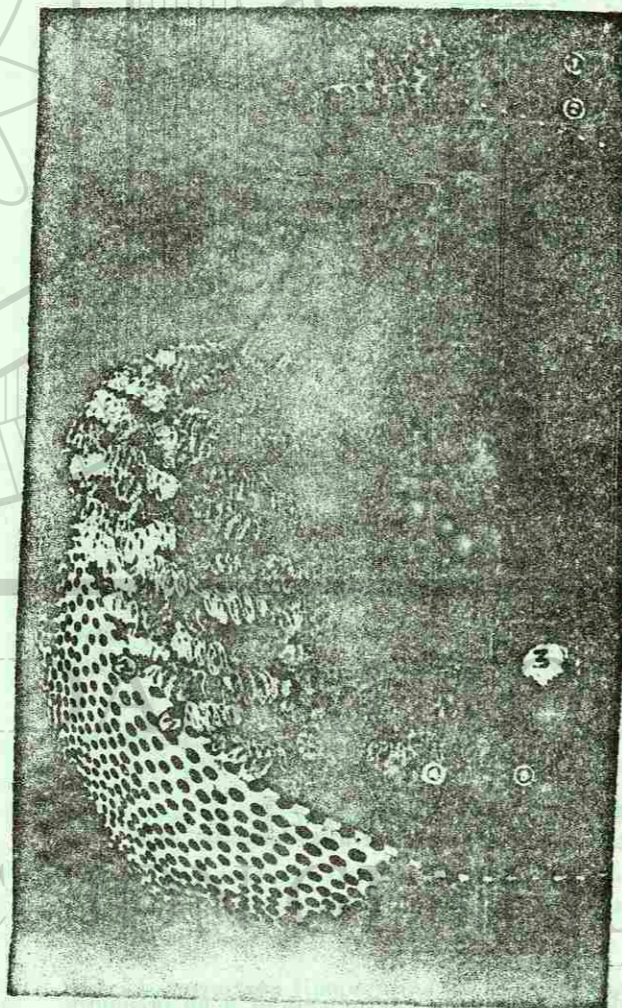
Con el término de inclusiones citoplasmáticas se engloba a una gran variedad de materiales de carácter no esencial para la célula, que normalmente se encuentran suspendidos en el hialoplasma y que carecen de una estructura y composición química determinada.

A las inclusiones citoplasmáticas se las agrupa frecuentemente bajo los nombres de paroplasma o metoplasma, que hacen alusión a la independencia y transitoriedad de estas inclusiones con relación al protoplasma celular.

Las inclusiones citoplasmáticas se presentan siempre aisladas o limitadas por membranas de naturaleza lipoproteica, a pesar de poseer una estructura y una composición química sumamente heterogénea.

La gran variedad de partículas y sustancias englobadas como inclusiones citoplasmáticas, pueden ser clasificadas de acuerdo a su origen en la siguiente forma:

- a) Productos de excreción y secreción = Co-enzimas, pre-hormonas, etc.
- b) Pigmentos resultantes del metabolismo celular: Lipofucsina, melalina, etc.
- c) Sustancias de reserva: Almidón en vegetales, glucógeno en animales y lípidos.
- d) Material fagocitado: corresponde a una forma de los lisosomas llamados fagosomas.
- e) Material incorporado por pinocitosis.
- f) Sustancias varias acumuladas anormalmente.



Esquema figurado de un núcleo típico: 1) Membrana nuclear. 2) Poros de la membrana. 3) Nucleolo. 4) Cromatina. 5) Nucleoplasma

13. Jugo nuclear

Al igual que en el citoplasma, en el núcleo también es posible distinguir dos fases, una dispersante que es la que se conoce con el nombre de jugo nuclear, y otra dispersa: nucleolos, cromatina y cromosomas.

Esta fase nuclear dispersante ha recibido con el tiempo varias denominaciones, a saber: nucleoplasma, carioplasma, cariolina, jugo nuclear, etc., sin que exista preferencia alguna con respecto a las mismas.

Gracias a los numerosos poros que presenta la membrana nuclear o carioteca, el jugo nuclear está en amplia comunicación con el hialoplasma o matriz citoplasmática, y como tal, presenta un aspecto homogéneo, algo viscoso y con escasa o ninguna afinidad por los colorantes. En cuanto a su fluidez, puede variar dentro de un amplio margen que va desde el estado líquido hasta el gel.

Químicamente, el componente principal del jugo nuclear es el agua, además de la cual es posible encontrar sales disueltas de numerosos iones tales como: magnesio, calcio, hierro, cobalto, zinc, etc., proteínas globulares, de cuya concentración depende la mayor o menor fluidez del jugo nuclear, fosfatos y enzimas varias que participan en el metabolismo de nucleótidos y nucleoproteínas.

El rol fisiológico que el jugo nuclear desempeña en la célula aún no ha sido interpretado totalmente. No obstante, como elemento dispersante del núcleo, y siendo que los elementos nucleares dispersos carecen de membranas limitantes, es el jugo nuclear el que sirve de asiento a todas las reacciones químicas que ocurren dentro del núcleo.

Además, recientes experiencias hacen suponer que por lo menos una co-enzima, importante para numerosas actividades citoplasmáticas, el difosfopirid nucleótido, es sintetizada en el núcleo.

14. El nucleolo

La existencia de un corpúsculo esferoidal intranuclear fue mencionada primeramente por Fontana, en 1781, y corroborada más tarde por Wagner, en 1832, quien denominó a dicho corpúsculo: nucleolo.

En este sentido, es importante mencionar que los nucleolos se tiñen por medio de colorantes ácidos, razón por la cual se los llama: nucleolos acidófilos.

Los nucleolos son fácilmente identificados al microscopio óptico, en células vivas no teñidas, debido a que constituyen la porción más refringente de la célula. Dicha refringencia se debe a que contienen muy poca agua, ya que su concentración en materia seca oscila entre 40 y 80%; mientras que toda la célula apenas llega al 15 o 20% de materia seca.

En la mayor parte de las células animales y vegetales existe una estrecha correlación entre el número de nucleolos y el número de cromosomas. Así, se ha llegado a determinar que en la generalidad de los casos existe un nucleolo por cada juego haploide de cromosomas, lo que significa que una célula diploide presenta dos nucleolos. Sin embargo, se conocen numerosas excepciones a esta regla, como por ejemplo: ciertas células que no presentan nucleolos y otras, como los ovocitos de algunos anfibios, en que pueden encontrarse hasta 1.000 nucleolos (aunque algunos citólogos suponen que estos numerosos micronucleolos no son más que fragmentos de un solo nucleolo original).

Desde el punto de vista de la composición química, Casperson y Brachet demostraron ya hace varios años la presencia de ácido ribonucleico (ARN) en los nucleolos. El hecho de que los mismos den reacción negativa con el colorante de Feulgen (específico para ADN), indica que, por lo general, no contienen ácido desoxirribonucleico (ADN). También se han logrado identificar como componentes

del nucleolo a diversos polinucleótidos, fosfoproteínas y enzimas varias.

Utilizando avanzadas técnicas de citología y microscopía para conocer el origen de los nucleolos, se ha logrado determinar la existencia de una íntima asociación entre ciertos cromosomas específicos y los nucleolos. En el punto de unión entre cromosoma y nucleolo se supone la existencia de una zona cromosómica especial denominada organizador nucleolar, a partir del cual se formaría el nucleolo luego de cada división mitótica.

Investigadores que han estudiado la función de los nucleolos, han podido observar un gran desarrollo de los mismos en células de secreción proteica y en tejidos en rápido crecimiento, lo que hace suponer que el nucleolo desempeña un papel importante en la síntesis de proteínas.

Se han realizado varios experimentos tendientes a revelar la función específica que desempeñan los nucleolos en la síntesis de las proteínas. Uno de los más significativos fue el realizado por Sirlin, Jacob y Kano, quienes lograron marcar con isótopos radioactivos un precursor del ácido ribonucleico, la uridina, y luego rastrearlo gracias a un film radioautográfico. Ellos descubrieron al poco tiempo una mayor radioactividad al nivel de los nucleolos, lo que significaría que la uridina (ahora formando parte de la cadena de ácido ribonucleico recién sintetizado) se concentraba en los nucleolos. Luego, poco a poco, el ARN radioactivo disminuía al nivel de los nucleolos para reaparecer y concentrarse nuevamente en los ribosomas citoplasmáticos. Este experimento demostró claramente que el ácido ribonucleico que se sintetiza en el núcleo es concentrado primeramente en los nucleolos para desplazarse luego hacia el citoplasma y específicamente, hacia los ribosomas.

15. Cromatina

El concepto de cromatina se refiere al material Feulgen positivo que es posible observar durante la interfase entre una división celular y la siguiente.

Su nombre proviene del griego "chroma" = color, y alude a la intensa afinidad que este material presenta con algunos colorantes específicos para ácidos nucleicos, tales como el carmín, la hematoxilina, la orceína, etc.

En general, se describe a la cromatina como formada por filamentos y gránulos asociados en un retículo desespiralizado o red de cromatina, que se tiñe desuniformemente, y que se presenta así sólo durante el período de interfase.

Durante la división celular, la red de cromatina se espiraliza acentuadamente y forma la estructura que se conoce con el nombre de cromosomas (del griego "chroma" = color y "soma" = cuerpo).

Los términos cromatina y cromosomas, si bien se refieren a un mismo material, no son sinónimos. Cuando se habla de cromatina se describe a dicho material desespiralizado durante la interfase; mientras que cuando se habla de cromosomas se describe al material cromatinico espiralizado durante la división celular.

Numerosos estudios bioquímicos realizados sobre cromatina aislada han permitido determinar la composición química de este material. Es el mismo que forma los cromosomas, y consiste fundamentalmente en ADN (Acido desoxirribonucleinico), ARN (Acido ribonucleinico), proteínas histónicas y no histónicas.

La observación con el microscopio electrónico de la cromatina, ha constatado que las fibras más delgadas del material cromatinico miden aproximadamente 35 a 60 Å, en tanto que las más gruesas lle-

gan a medir entre 200 y 300 Å de ancho. De esto se deduce que cada fibra delgada de cromatina parece estar constituida por una sola molécula de ADN rodeada por una vaina protectora de proteínas. Las fibras más gruesas podrían estar formadas por dos o más unidades fundamentales.

16. El cromosoma

Según De Robertis, el cromosoma puede ser considerado como un componente nuclear dotado de una organización, individualidad y función especiales. Es capaz de autoduplicarse y de mantener sus propiedades morfológicas y fisiológicas a través de divisiones celulares sucesivas.

Los cromosomas son estructuras persistentes durante toda la vida celular, sin perder su individualidad y organización, pero no son visibles en todo

momento de su ciclo. En general, no son visibles durante la interfase. Son mejor individualizados durante la división celular, y en especial, durante la metafase. Todas las investigaciones acerca de la morfología de los cromosomas se refieren a los cromosomas metafásicos. El estudio de su número normal en una especie determinada se realiza en metafases c-mitóticas debido a que la ausencia del huso acromático impide su aglomeración y permite una mejor visualización. En esta fase alcanza el mayor grado de espiralización y deshidratación.

Se denomina constricción primaria a la zona de estrechamiento donde se angula el cromosoma o donde los brazos de éste se encuentran. Esta zona es acromática, o sea, no es tinguible por los colorantes cromatófilos habituales. En la constricción primaria hay una zona clara esferoidal que se llama centrómero o cinetocoro. El centrómero es una porción indispensable para la persistencia morfológica y funcional de los cromosomas porque es una estructura necesaria para la migración cromosómica durante la división celular. A nivel del centrómero se insertan durante la división celular las fibras del huso acromático. En la división celular de las células de vegetales superiores el centrómero forma el huso acromático, mientras que en las células animales el huso es formado por los centriolos.

En general, el centrómero es único y localizado en una parte del cromosoma, dividiendo al mismo en segmentos o brazos, permitiendo una clasificación morfológica. En casos raros, el cromosoma posee más de un centrómero y es policéntrico, o bien, funcionalmente es difuso (insectos hemípteros y homópteros).

En ocasiones, aparecen cromosomas que tienen más de una constricción. Las constricciones que no poseen centrómero son denominadas constricciones secundarias. Son también zonas estrechas o adelgazadas, pero no se acoda o angula el cromosoma como lo hace con la constricción primaria. Se lo llama también olisterozona por su débil coloración. Un dato interesante es que la constricción secundaria no aparece en todos los cromosomas, pero en aquellos en que se presenta, se encuentra siempre en una misma posición y con idénticas dimensiones y formas. O sea, que constituye un dato más para la clasificación de los cromosomas. Hay que agregar, además, que ciertas constricciones secundarias están relacionadas con la formación de los nucleolos y por eso se las llama organizadores nucleolar.

Cuando la constricción secundaria está localizada cerca de una de las extremidades del cromosoma, limita una porción llamada "satélite".

Se llama satélite a un componente morfológico constituido por una formación esférica que se encuentra unida a un brazo del cromosoma por un delicado filamento cromatinico. Esta zona es también llamada "SAT", y al cromosoma que posee satélites se lo denomina "cromosoma SAT".

Los satélites son constantes en su posición en un determinado cromosoma, lo que constituye otro dato para la clasificación morfológica de los cromosomas.

Los telómeros son las partes distales del cromosoma. Vienen a ser los extremos morfológicos de una cromátida metafásica.

Si se examina un cromosoma al final de la división celular, observamos que su estructura en esta etapa es relativamente simple y permite reconocer algunos elementos constitutivos. Lo primero que llama la atención son unos filamentos internos, espiralizados y paralelos que se denominan cromonemas.

El cromonema viene a ser una subunidad del cromosoma. Pueden existir varios cromonemas (2,4 o más) según el material estudiado, pero los citólogos aclaran que, desde el punto de vista funcional, deben estar por lo menos 2 cromonemas en el cromosoma. Para visualizar el cromonema se debe someter al cromosoma a tratamientos especiales. Hay una diferencia en la constitución del cromonema según el cromosoma esté dividiéndose por mitosis o por meiosis. Si el cromosoma se divide por meiosis, muestra que el cromonema forma dos espirales, una mayor y otra menor, que tiene 20-30 vueltas. En cambio, el cromosoma de la mitosis tiene un cromonema en una sola espiral y es helicoidal. A lo largo del cromonema se disponen unas granulaciones cromófilas, los cromómeros.

Los cromómeros son engrosamientos o abultamientos que se disponen a lo largo del cromonema y

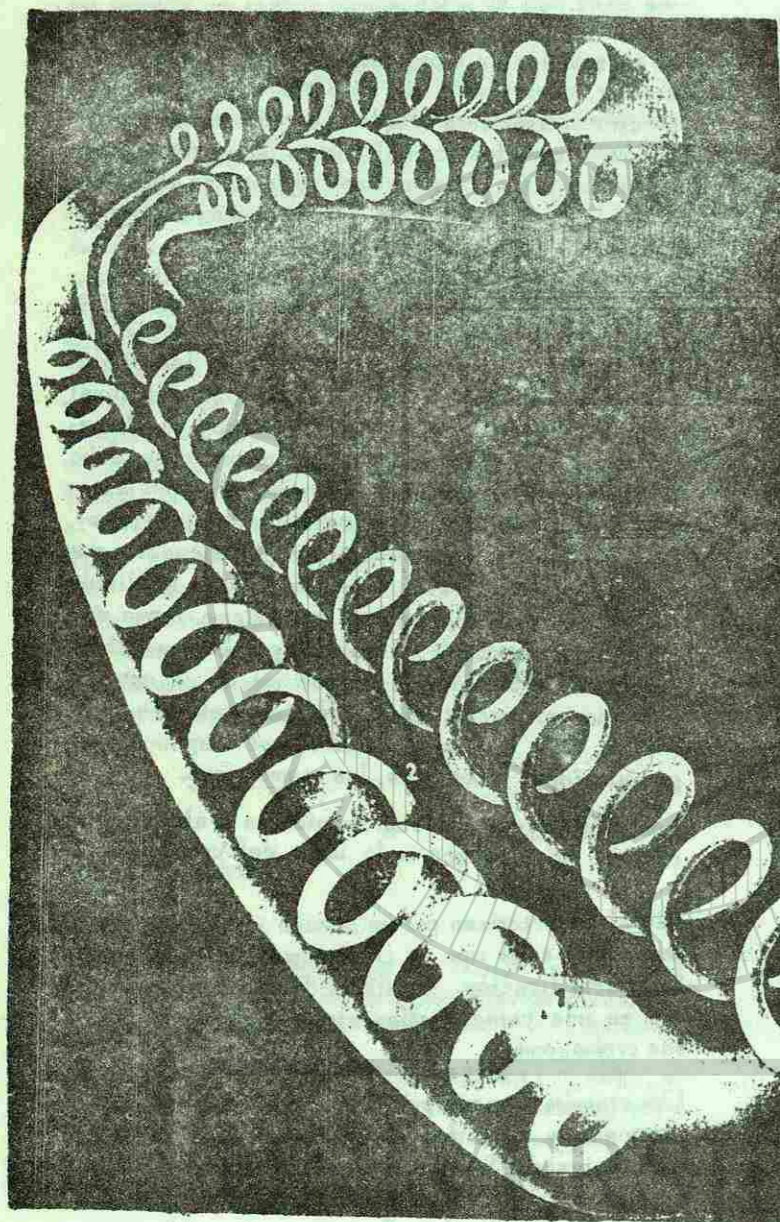
que se caracterizan por su tamaño y posición constante para cada tipo de cromosoma, lo cual permite una identificación. La linealidad de los cromómeros es una característica citológica constante de los cromosomas.

Los cromómeros son principalmente visibles en los cromosomas leptoténicos de la profase meiótica (ver meiosis). Su expresión más detallada se encuentra, en realidad, en las bandas de los cromosomas gigantes salivales. Se supone que estas granulaciones llamadas cromómeros son formaciones de cromonemas más intensamente espiralizados que forman una especie de ovillo.

Existe una confusión entre los términos cromonema y cromátida al observarse un cromosoma al microscopio óptico.

La cromátida es la unidad funcional del cromosoma, visible en la metafase de la mitosis y que representa a los precromosomas hijos. El cromosoma metafásico está formado por dos cromátidas (llamadas hermanas), unidas a nivel del centrómero. En

La anafase de la mitosis, el centrómero al dividirse se rechaza, y las cromátidas dejan de serlo para convertirse en cromosomas hijos.

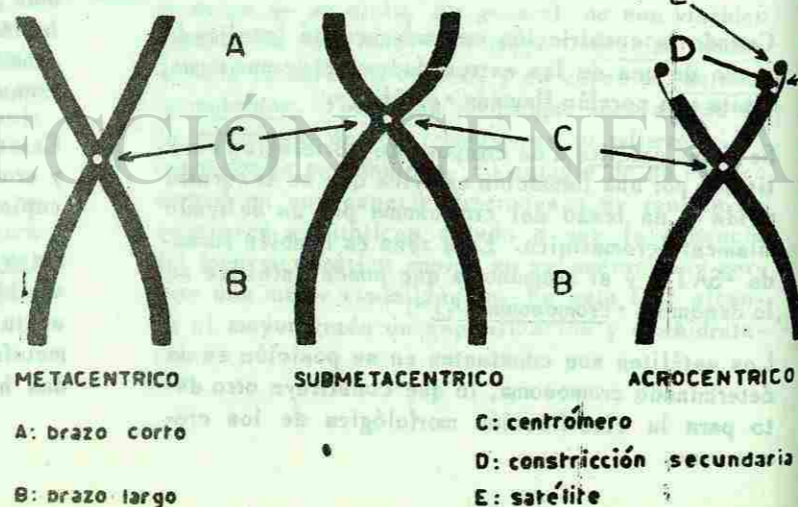


Los cromosomas se clasifican de acuerdo a

- La longitud de los brazos en cromosomas largos, medianos, cortos y muy cortos, siendo esto relativo para cada especie determinada.
- La posición del centrómero que divide a los cromosomas en:
 - metacéntricos:** cuando la constricción primaria, y por ende, el centrómero se encuentra ubicado en la mitad, siendo ambos brazos de igual longitud.
 - submetacéntricos:** cuando un brazo es mayor que el otro, o sea son desiguales.
 - acrocéntricos:** cuando uno de los brazos es muy pequeño, casi puntiforme, apareciendo el cromosoma como un bastón.
 - telocéntrico:** cuando tiene un solo brazo porque no presenta constricción, ya que el centrómero se localiza en uno de los extremos.
- La posición de las constricciones secundarias y satélites (cromosoma SAT)

Clasificación de los cromosomas metafásicos de acuerdo a la posición del centrómero ó cinetocoro.

Esquema de la ultraestructura de un cromosoma metafásico: 1) Cromátidas. 2) Cromosoma. 3) Matriz. 4) Constricción primaria.



En la Salamandra (*triturus viridiscens*) el promedio de longitud de los cromosomas es de 800μ , en tanto que los cromosomas de la especie humana miden entre 4 y 6μ . Esta comparación da una idea de la notable variación que se presenta en relación con el tamaño de los cromosomas metafásicos de diferentes especies.

Una de las características más importantes de cada especie es el número de los cromosomas que presentan todas sus células cuando entran en división. El número de cromosomas constituye una constante que sirve como ayuda para la determinación filogenética y taxonómica de las especies de plantas y animales.

El número de cromosomas varía para cada especie. Así, por ejemplo, la especie que mayor número de cromosomas tiene es un radiario "Australantha Scolymantha" con cerca de 1600 cromosomas. La "especie humana" tiene 46 cromosomas. Como dato interesante se puede agregar que la paloma, la cebolla y la abeja macho tiene el mismo número de cromosomas (16), aunque con diferente morfología y constantes. Otros ejemplos de número de cromosomas por células de algunas especies son: *Drosophila melanogaster* o mosca de la fruta (8); maíz (10); sapo *Bufo Arenarum* (22), pollo o *Gallus domesticus* (78); ratón o *Mus musculus* (40); perro o *Canis familiaris* (78); gato o *Felis domestica* (38), caballo o *Equus caballus* (66), buey o *Bos taurus* (60); gorila, orangután y chimpancé (48).

El estudio del número de cromosomas de una especie está en relación directa con la morfología de los mismos, ya que en cada célula somática se encuentran dos juegos completos de cromosomas, de forma tal que cada cromosoma tiene una pareja de morfología idéntica. Así, se puede decir que una célula presenta dos juegos haploides ($2n$) de cromosomas, llamándose " n " a cada juego haploide.

Número haploide (" n ") es pues, el número simple de cromosomas, tal como se lo encuentra en las células gaméticas. Viene a ser la mitad del número de cromosomas de las células somáticas. Así por ejemplo, en la especie humana, " n ": 23. El óvulo y el espermatozoide (células gaméticas) poseen cada uno un número de cromosomas igual a la mitad del número presente en las células somáticas, y cuando se unen por el proceso de fecundación, en la célula huevo se regenera el número de cromosomas diploide de la especie.

Número diploide (" $2n$ ") es el número doble de cromosomas, tal como se lo encuentra en una célula somática. Estas células tienen los 2 miembros de cada uno de los pares de cromosomas. Los cromosomas que forman un par idéntico se llaman cromosomas homólogos.

Numerosos estudios bioquímicos realizados "in situ" han comprobado que la composición bioquímica de los cromosomas es idéntica a la de la cromatina interfásica. Los cromosomas contienen:

Se llaman cromosomas **homólogos** a aquellos cuyos elementos del par son exactamente iguales. Los cromosomas homólogos son iguales en tamaño y morfología, y son portadores de genes que están situados en posiciones que se corresponden. En la especie humana hay 23 pares de cromosomas homólogos.

Se llaman cromosomas **heterólogos** a aquellos en que los elementos del par son distintos. Así por ejemplo, los gonosomas del hombre están constituidos por el par "XY" en donde el cromosoma "X" es mediano y submetacéntrico; y el "Y" es pequeño y acrocéntrico.

Los **gonosomas** son los cromosomas sexuales. Los **autosomas** son los cromosomas somáticos, y se los llama así teniendo en cuenta la información genética que transportan para la constitución de las diferentes partes del cuerpo. En la especie humana, de los 46 cromosomas, 44 son autosómicos y 2 son gonosomas.

Se conoce con el nombre de **constantes cromosómicas** a las características fijas de los cromosomas en una especie. Se considera para ello:

- el número. Es siempre constante.
- la morfología. Es característica para cada par del complejo cromosómico y para cada especie, y está dado por la posición del centrómero, la presencia de constricción secundaria o satélites, etc.
- las dimensiones. Oscilan entre $0,2$ a 50μ de ancho.
- la estructura. Se considera el grado de espiralización que es una constante.
- el comportamiento de los cromosomas durante la división celular.

El conjunto de constantes cromosómicas convenientemente sistematizado para identificar todos los cromosomas de un tipo celular y de una especie constituye el **cariotipo**.

El **idiograma** es la representación diagramática de un cariotipo, basado en la medición de varias células.

El **genomio** es el menor número de cromosomas que puede haber en una célula.

Numerosos estudios bioquímicos realizados "in situ" han comprobado que la composición bioquímica de los cromosomas es idéntica a la de la cromatina interfásica. Los cromosomas contienen:

ADN (ácido desoxirribonucleico)

ARN (ácido ribonucleico)

- Proteínas: 1. las histónicas que están unidas al ADN formando desoxirribonucleoproteínas
2. las no histónicas o proteínas ácidas (50-70%) que incluyen la cromosomina y la proteína residual de Mirsky.

Calcio, Magnesio y Hierro.

La función específica de los cromosomas es la repartición equitativa de la información hereditaria, que se encuentra almacenada en el código genético del ADN, entre las dos células hijas resultantes de una división celular. Esta teoría se encuentra sustentada en el hecho de que los cromosomas aparecen sólo durante las divisiones celulares sucesivas, y se transforman en cromatina durante la interfase a través del proceso de desespiralización del cromonema.

LA PROTEOGENESIS

La asimilación es una función esencial de la célula: le permite reconstruir su propia sustancia a partir de elementos que se encuentran en el medio extracelular; ellos son absorbidos primero y luego digeridos.

Durante toda su vida, la célula va a realizar la síntesis de productos sumamente diversos. Va a elaborar glúcidos, lípidos, proteínas. Escogeremos como ejemplo de asimilación la proteogénesis.

Esta proteogénesis conduce a la formación:

- de proteínas estructurales: son los materiales con los que se edifica el citoplasma: la célula fabrica, pues, su propio material y participa en el remplazamiento periódico de cada una de sus estructuras: membranas, por ejemplo. Sustituye las proteínas existentes por proteínas nuevas que tienen una estructura idéntica a la de las que remplazan. Existe para cada célula, para cada orgánulo celular, un *turn over* relativamente rápido. Sólo las moléculas de ADN van a ser permanentes desde el nacimiento hasta la muerte de la célula.
- de proteínas enzimáticas, que intervienen en todas las síntesis del organismo.

Estas proteínas son macromoléculas específicas; es decir, características de la especie. De hecho, la especificidad de las proteínas va más lejos, puesto que son específicas no sólo del individuo, sino también de la célula.

Difieren entre ellas por la disposición y ordenación de los aminoácidos.

Para una proteína determinada de un individuo dado el orden de los aminoácidos será siempre el mismo.

¿Cómo se puede explicar este hecho?

La síntesis proteica se efectúa a partir de aminoácidos presentes en el citoplasma de la célula: la síntesis consiste en el ensamblaje de los aminoácidos según un orden determinado.

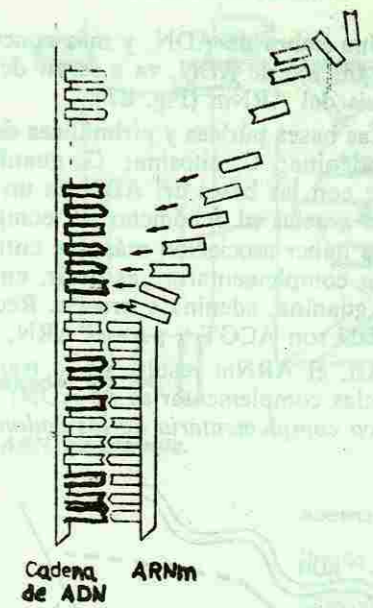
El ADN es el que lleva los órdenes necesarios para esta síntesis, bajo la forma de un código al que se ha dado el nombre de «código genético».

Este código genético está formado por tripletes o codones, grupos de tres bases tomadas entre las cuatro que participan en la composición del ADN (adenina, citosina, timina y guanina). Los tripletes se suceden a lo largo de la hebra de ADN; pueden existir sesenta y cuatro codones diferentes (Fig. 90). El orden de los codones preside el ensamblaje de los aminoácidos en un orden determinado.

Como el ADN reside siempre en el núcleo y la síntesis proteica se desarrolla siempre en el citoplasma, será necesario que un mensajero transporte los órdenes: la primera etapa de la síntesis proteica será, pues, la transcripción del mensaje; esta transcripción se hace gracias a la síntesis de una molécula de ARN mensajero o ARNm. Este ARNm es una réplica del ADN.

En efecto, las bases púricas y pirimídicas, gracias al fenómeno de la complementariedad estérica (véase Duplicación del ADN, parte VI, párr. 1.3.3), se disponen de forma que la secuencia de nucleótidos, para una misma molécula de ADN, será siempre idéntica.

Las informaciones transmitidas por el ARNm se traducen a nivel de los ribosomas, y los tripletes de ARNm van a asegurar la asociación de los aminoácidos en un orden determinado.



Cadena de ADN ARNm

Fig. 87. Síntesis de ARN mensajero a partir de una cadena de ADN.

5.2. ELEMENTOS NECESARIOS PARA LA SINTESIS

La síntesis de proteínas necesita, en el medio donde se efectúa, de la presencia de un cierto número de sustancias. Hace falta:

- ADN, del que depende todo el proceso,
- ATP, que va a suministrar la energía,
- ARN soluble o ARNs, de bajo peso molecular, llamado también ARN de transferencia o ARNt.
- ARN mensajero o ARNm,
- ARN ribosómico o ARNr,
- enzimas.

5.3. PAPEL DEL ADN CROMOSOMICO

El ADN cromosómico va a desempeñar un papel fundamental en la síntesis de las proteínas del organismo, tales como enzimas, proteínas estructurales, hormonas... gracias a los genes.

5.3.1. Los genes

Las regiones del ADN portadoras de los órdenes necesarios (código genético) para la síntesis, son los genes: corresponden a segmentos más o menos largos de la molécula de ADN. El ADN puede compararse a una banda magnética sobre la que se inscriben las señales producidas por el registro de un discurso.

Segmentos de esta banda corresponden a frases enteras, con el comienzo y el fin de la frase. Descomponiendo cuidadosamente la banda es posible aislar cada frase: cada frase es una asociación comprensible de palabras.

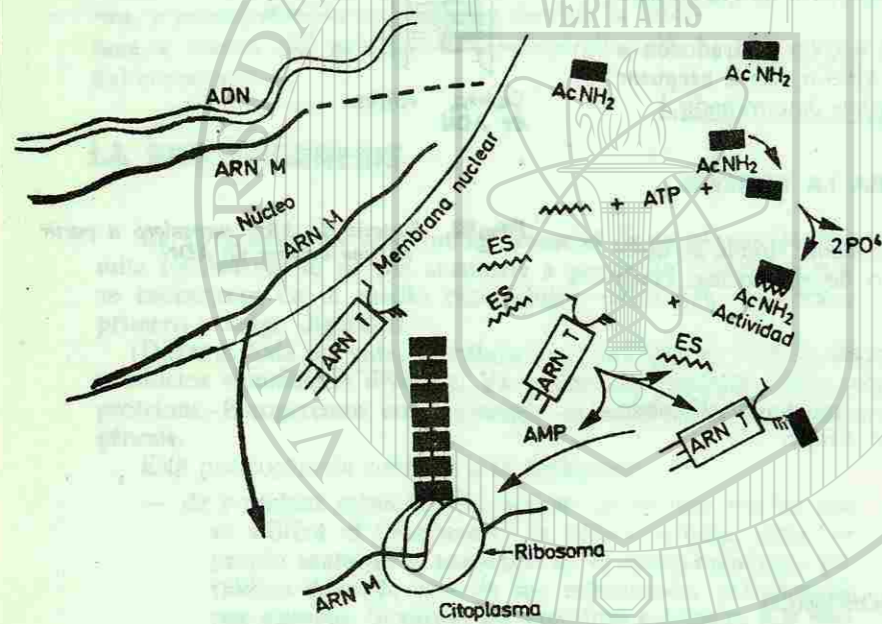
Los genes son, de alguna manera, frases inteligibles, regulando, cada una de ellas, la síntesis de una proteína determinada. Hay genes muy complicados: el responsable de la síntesis de la hemoglobina contiene mil bases.

Síntesis del ARNm

Una hebra de ADN, y más concretamente, un gen, es decir, un segmento de ADN, va a servir de modelo o de molde para la síntesis del ARNm (Fig. 87).

Las bases púricas y pirimídicas destinadas a formar el ARNm (A, adenina; C, citosina; G, guanina; U, uracilo) van a asociarse con las bases del ADN en un orden definido; esto es posible gracias al fenómeno de complementariedad estérica. No puede haber asociación más que entre moléculas que tengan una forma complementaria; es decir, entre timina y adenina, citosina y guanina, adenina y uracilo. Recordemos que las bases para el ADN son ACGT y para el ARN, ACGU.

Así, el ARNm resulta de la transcripción directa de las secuencias complementarias de ADN: los tripletes del ARNm son réplica complementaria de los codones del ADN.



El ARNm formado se separa de la hebra de ADN que ha inducido la síntesis y pasa al citoplasma para alcanzar los ribosomas.

5.4. LOS AMINOACIDOS

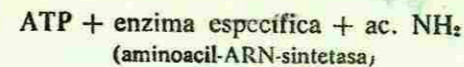
Los aminoácidos, cuya unión va a constituir la futura proteína, son almacenados en el citoplasma bajo una forma inactiva (Fig. 88).

5.4.1. Activación

Los aminoácidos, para participar en la síntesis, deben ser activados. La activación se realiza gracias a una enzima específica para cada aminoácido. Como hay veinte aminoácidos, se encontrarán en la célula veinte enzimas.

La reacción que corresponde a la activación puede representarse así:

Esquema explicativo del conjunto de procesos que intervienen en la síntesis de proteínas. ADN, ácido desoxirribonucleico; ARNm, ácido ribonucleico mensajero; ac. -- NH₂, aminoácidos no activados; enzimas que activa el aminoácido; se liga el aminoácido utilizando la energía suministrada por el ATP; el aminoácido activado se fija sobre el ARN -- transferente; ARNt, ácido ribonucleico -- transferente



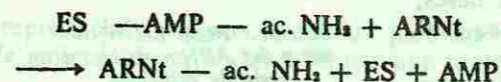
La energía necesaria para esta reacción es suministrada por la liberación de dos fosfatos a partir del ATP.

5.4.2. Papel del ARNt

5.4.2.1. Transferencia específica de los aminoácidos por el ARNt

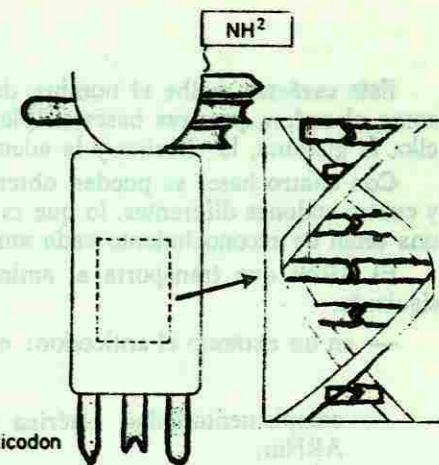
El aminoácido activado reacciona con una molécula de ARNt (p.m., 10 000 a 50 000), específico para cada aminoácido. En efecto, la célula contiene al menos una variedad de ARNt para cada aminoácido (Fig. 89).

La combinación del aminoácido activado con el ARNt puede representarse:



5.4.2.2. Identificación de cada aminoácido

Las células contienen veinte aminoácidos: para que un aminoácido se ordene según el mensaje transmitido por el ARNm, es decir, según el orden de los codones, es necesario que cada ARNt, portador de un aminoácido, posea un carácter que le identifique con seguridad.



- Adenina
- Uracilo
- Citosina
- Guanina

ARN transferente: Posee un anticodon y tiene una forma particular. Hay ARN transferente para cada aminoácido.

		2.ª letra				
		U	C	A	G	
U	UUU	Phe	UCU	UAU	UGU	Cys
	UUC		UCC	UAC	UGC	
	UUA	Leu	UCA	UAA	UGA	Stop
	UUG		UCG	UAG	UGG	
C	CUU	Leu	CCU	CAU	CGU	Arg
	CUC		CCC	CAC	CGC	
	CUA	Pro	CCA	CAA	CGA	GluN
	CUG		CCG	CAG	CGG	
A	AUU	isol	ACU	AAU	AGU	Ser
	AUC		ACC	AAC	AGC	
	AUA	Met depart	ACA	AAA	AGA	Arg
	AUG		ACG	AAG	AGG	
G	GUU	Val	GCU	GAU	GGU	Gly
	GUC		GCC	GAC	GGC	
	GUA	Ala	GCA	GAA	GGA	Asp
	GUG		GCG	GAG	GGG	

FIG. 90.

El código genético es el conjunto de sesenta y cuatro tripletes y sus aminoácidos correspondientes. Se puede apreciar la importancia de las dos primeras letras de cada triplete.

(Phe, fenilalanina; Leu, leucina; Met, metionina, etc.)

Este carácter recibe el nombre de *anticodon*: está formado, como el codon, por tres bases (tripletes) escogidas entre el uracilo, la guanina, la citosina y la adenina.

Con cuatro bases se pueden obtener cuatro tercios o sesenta y cuatro codones diferentes, lo que es suficiente para marcar con una señal de reconocimiento cada aminoácido (Fig. 90).

El ARNt que transporta al aminoácido posee la estructura siguiente:

— en un extremo el anticodon: este anticodon es el que por

complementariedad estérica se adapta al codon del ARNm;

— en el otro extremo se encuentran igualmente tres bases, CCA, que se presentan siempre en este orden, sea cual sea el ARNt considerado;

— el aminoácido transportado está ligado a la adenina por un enlace covalente.

Este ARNt portador de un aminoácido va a dirigirse hacia un ribosoma en cuya hendidura está introducida una molécula de ARNm.

5.5. COLOCACION DEL AMINOACIDO Y ENLACE EN UNA SECUENCIA ESPECIFICA

5.5.1. Es aquí donde interviene el ARNm

Recordemos:

- que hay una clase de ARNm para cada molécula sintetizada;
- que el ARNm tiene una estructura complementaria de la de la cadena de ADN que ha inducido su síntesis;
- que el orden de sus bases y, por tanto, de sus codones ha sido determinado por la molécula de ADN (es decir, por los tripletes de esta molécula).

5.5.2. Relación entre el ARNm y el ribosoma

La subunidad 30 S del ribosoma es la que va a intervenir en las operaciones siguientes y la que permitirá la asociación de los ac. NH₂ en el orden predeterminado (Fig. 91).

El ARNm se coloca en la hendidura que presenta una de las caras del ribosoma: se puede comparar el ARNm con una banda magnética que contenga, bajo la forma de señales, un mensaje, estando el ribosoma a la cabeza de la lectura.

El ribosoma, al comienzo de la lectura del mensaje, se coloca en el origen de la molécula de ARNm.

El ribosoma posee dos lugares específicos para el ARNt (Fig. 92):

- un lugar 1, donde el anticodon del ARNt se liga por complementariedad estérica a tres bases vecinas (tripletes o codones) del ARNm.
- un lugar 2, donde el ARNt se une, por medio del aminoácido que transporta, a otro aminoácido anteriormente colocado.

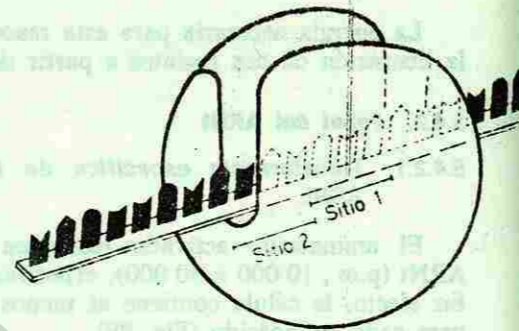


Fig. 91. Papel del ribosoma y del ARNm en la síntesis de proteínas.

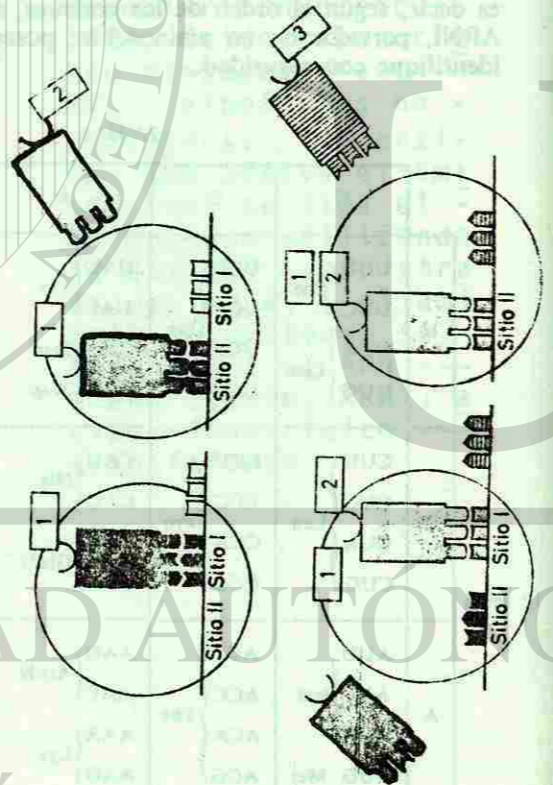


Fig. 92. Mecanismo de la síntesis de proteínas.

Este sistema funcionaría así: el ARNt portador de un aminoácido I va a fijarse por su anticodon sobre el codon del ARNm situado en el fondo de la hendidura, a condición de que el anticodon y el codon tengan una forma complementaria: esto ocurre en el lugar 1.

El ARNm se desplaza luego ligeramente, de tal forma que el aminoácido I fijado sobre el codon venga a situarse en el lugar 2. El ARNt se libera del aminoácido I, que queda colocado, fijado sobre el ribosoma, y es expulsado del lugar 2.

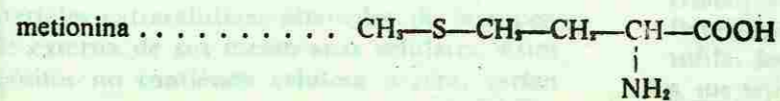
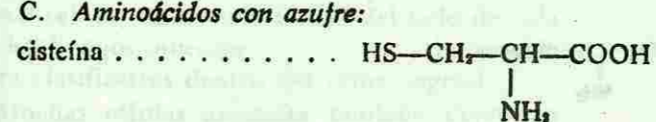
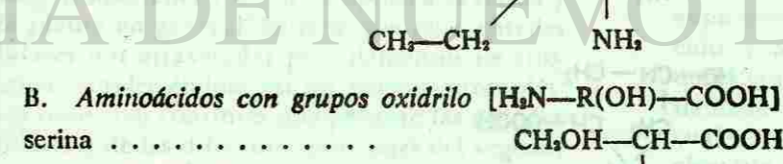
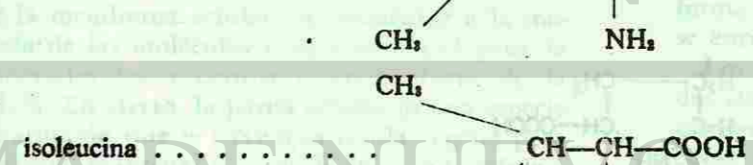
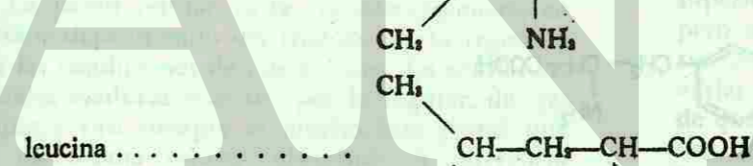
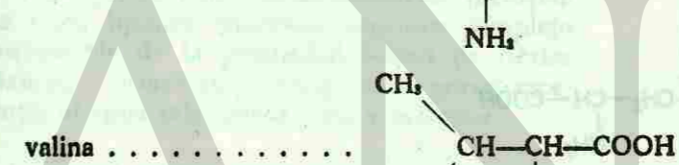
En este momento, otro ARNt portador de un aminoácido II se fija sobre el codon del ARNm situado en el lugar 1; el ARNm se desplaza luego de forma que el aminoácido II fijado sobre su codon viene a situarse en el lugar 2. El ARNt se libera del aminoácido II, que queda colocado fijándose por un enlace peptídico al aminoácido I, mientras que el ARNt es expulsado del lugar 2.

Se reproducirá la misma operación para las decenas o miles de aminoácidos que van a formar una proteína.

2.2.3. Clasificación de los aminoácidos

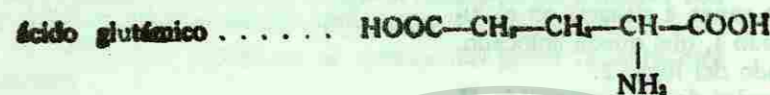
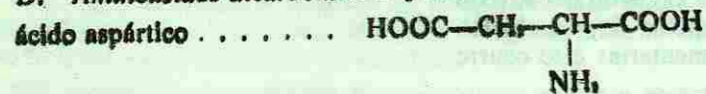
2.2.3.1. Aminoácidos alifáticos

A. Aminoácidos monocarboxílicos (H₂N-R-COOH):



CAPILLA ALFONSO

D. Aminoácidos dicarboxílicos [H₂N-R-(COOH)₂]



E. Diaminoácidos [(H₂N)₂-R-COOH]

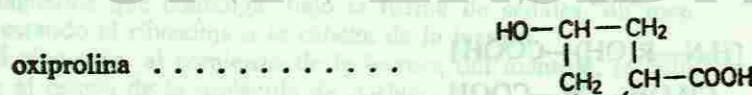


2.2.3.2. Aminoácidos cíclicos

A. Aminoácidos aromáticos:



B. Aminoácidos heterocíclicos:



En total son veinte aminoácidos.

Caracteres exclusivos de la célula vegetal

PARED CELULAR. Esta, es una de las características más sobresalientes de la célula vegetal. Consiste de una envoltura moderadamente rígida de material inerte (colocada por fuera de la membrana celular), que rodea a cada uno de los protoplastos. Aunque es sintetizada y secretada por el citoplasma de la célula vegetal, estrictamente hablando no puede considerarse esta pared celular como un componente de la célula, sino como un depósito extracelular. En la mayoría de las plantas verdes, está compuesta principalmente de un carbohidrato muy complejo llamado *celulosa* y según el tipo de célula vegetal de que se trate, además de la celulosa, puede tener varias sustancias, incluyendo sales, lignina (material orgánico complejo responsable de la propiedad leñosa de ciertas plantas), sustancias parecidas a las grasas repelentes al agua tales como *ceras* y *suberina*.

La pared celular varía considerablemente en grosor dependiendo del tipo de tejido vegetal y de las condiciones de crecimiento. En células vegetales maduras consiste, por lo regular, de tres capas y casi siempre es mucho más gruesa que la membrana celular adyacente. A diferencia de la membrana celular, es permeable a la mayoría de las moléculas y no controla el paso de materiales hacia dentro y hacia afuera de la célula. En efecto, la pared celular es una especie de armazón que le sirve a la célula vegetal para proteger, mantener y servir de apoyo a la célula y a la planta en general. Se cree que estas paredes celulares son atravesadas por filamentos de citoplasma estableciéndose así un sistema protoplásmico conectivo continuo que permite las uniones celulares y de las diferentes porciones del vegetal. La presencia en las bacterias y hongos de esta pared celular, aunque de composición aparentemente diferente a la de las plantas superiores, ha sido utilizada por algunos biólogos como criterio para designar a estos organismos dentro del grupo de los vegetales. Así, la aparición de esta pared celular en un solo estado del ciclo de vida de los hongos mucosos ha servido para clasificarlos dentro del reino vegetal.

Muchas células animales también depositan materiales extracelulares alrededor de la superficie externa de sus membranas celulares. Estos depósitos no contienen celulosa o cera, varían

considerablemente en su composición y se les llama *sustancias intersticiales*. A diferencia de esta pared celulósica, estas sustancias no tienen una organización definida y no dan el efecto de una estructura a manera de una pared. En la mayoría de los tejidos vegetales, la sustancia intersticial actúa como un cemento que mantiene unidas a las células; se extiende al hincharse la célula, ofreciendo poca o ninguna protección contra las rupturas del protoplasto. Cuando la célula pierde agua se adapta a la forma que toma al contraerse. Por el contrario, las membranas celulósicas o paredes celulares de las plantas superiores, bacterias y hongos, mantienen más o menos su forma y tamaño, a pesar de los cambios en volumen del protoplasto debido a los cambios en contenido de agua, evitando así la ruptura del protoplasto.

En los huesos, la sustancia intersticial está constituida en su mayor parte de una matriz amorfa con carbonato de calcio (sales), junto con materiales orgánicos secretados por las células óseas, formando así la masa del tejido. En otros tejidos, tales como el cartilago, la piel de los insectos de los mamíferos y en tejidos de cicatrización, esta sustancia intersticial varía en composición y propiedades. En ciertos animales unicelulares, la matriz secretada toma la forma de una cubierta elástica protectora llamada *pellicula*.

PLASTOS. Son estructuras citoplásmicas únicas que se encuentran en las células de las plantas superiores y en ciertos organismos unicelulares, pero nunca en las células de animales superiores. Aunque su tamaño, forma y color pueden variar de manera considerable, según el tejido de que se trate, del organismo y de las condiciones de desarrollo, a menudo se presentan en forma de cuerpecillos discoidales o esféricos que se encuentran libremente en el citoplasma.

Los plastos están agrupados generalmente en dos clases: los incoloros o *leucoplastos* y los pigmentados o *chromoplastos*. Los primeros se encuentran a menudo en las plantas que no están expuestas a la luz e intervienen en la formación y almacenamiento de gránulos de almidón y gotas de grasa. Los plastos más importantes llamados *cloroplastos*, Fig. 3-10 los cuales contienen el pigmento verde llamado *clorofila* que da el color característico a las plantas. Los cloroplastos, como la mayoría de los otros plastos, son arrastrados por las corrientes celulares del interior de la célula; su tamaño varía de 3 a 7 micras. Varias formas de vegetales inferiores tales como las algas verdes pueden presentar un cloroplasto único y grande en cada una de sus células, mientras que las algas azules primitivas carecen de una estructura dispersa en el protoplasma. Otros tipos de cromoplastos se presentan a menudo en frutos y flores conteniendo pigmentos diferentes a la clorofila, los cuales les dan el color característico a sus tejidos.

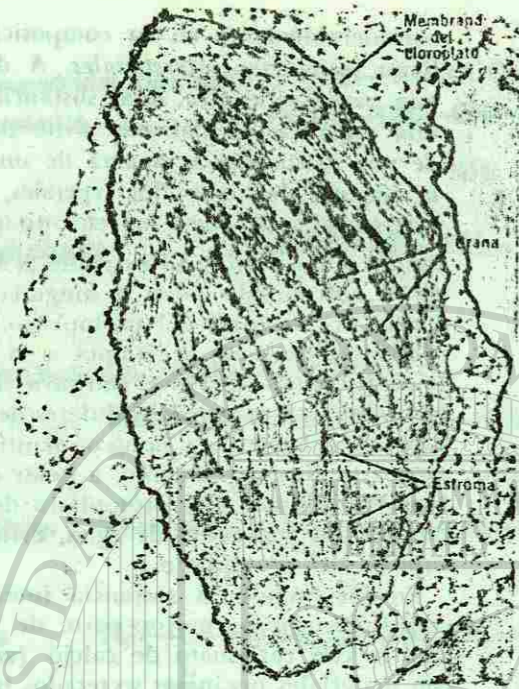


Fig. 3-10 Micrografía electrónica de un cloroplasto en una célula del maíz. Amplificación 40,000X (Cortesía del Dr. A. E. Vatter, Scient. Amer.)

Los diversos tipos de plastos están relacionados unos con otros, desde el momento en que un tipo de ellos puede transformarse en otro. Al exponer a la luz tejidos incoloros de plantas, tales como raíces o las células del tubérculo de la papa, se tornan verdes debido a la formación de clorofila en los leucoplastos, los cuales más tarde se transforman en cloroplastos funcionales. Aunque los cloroplastos y otros tipos de plastos se multiplican por simple división, esto no tiene necesariamente relación con la división celular. La naturaleza del origen de los plastos a partir del citoplasma aún se desconoce. Algunos investigadores consideran a los plastos íntimamente relacionados con las mitocondrias en vista de su relativa similitud en composición química y enzimática. Los cloroplastos se parecen a las mitocondrias por su riqueza proteínica y su composición grasa, en su pequeño, pero definido contenido de DNA y menos por su composición enzimática. La ausencia virtual de ácido ribonucleico en los cloroplastos, contrasta notablemente con la riqueza que presentan las mitocondrias (y ribosomas).

La clorofila se presenta en la mayor parte de las plantas superiores en forma de dos pigmentos verdes ligeramente diferentes en su estructura química y que se designan como clorofila *a* y clorofila *b*.

Se localizan exclusivamente en los cloroplastos (excepto en las algas azules) y es un material necesario para el importantísimo proceso de la fotosíntesis, donde la energía luminosa solar se transforma en energía

almacenada en los enlaces químicos de sustancias orgánicas. Estas sustancias a su vez sirven como la última fuente energética para todas las plantas y animales de nuestro planeta. El microscopio electrónico ha demostrado ser un instrumento indispensable para desentrañar la fina estructura del cloroplasto, de las mitocondrias y del retículo endoplásmico. Los cloroplastos de las plantas superiores, al igual que otros plastos, están rodeados por una membrana con propiedades semipermeables. Cada cloroplasto está constituido internamente de: a) áreas granulares no verdes que reciben el nombre de *estroma* y b) unidades discoidales diminutas llamadas *grana* constituidas de laminillas paralelas empotradas en el estroma. En apariencia, la clorofila, las proteínas y los lípidos, incluyendo los *carotenoides* se colocan en capas precisas para constituir los grana. Los estudios con el microscopio electrónico han revelado recientemente que las laminillas contienen repetidamente una unidad estructural llamada *quantosoma*, la cual se cree representa la unidad fotosintética fisiológica.

VACUOLAS. Son características del citoplasma de las células vegetales maduras y se encuentran menos difundidas en ciertos animales unicelulares. Esencialmente están formadas de una fina cubierta o bolsa citoplásmica llamada *membrana vacuolar*, la cual está llena de un fluido o *jugo celular*. El jugo celular en su mayor parte está formado de agua y de una variedad de sustancias disueltas incluyendo sales, azúcares, ácidos orgánicos y pigmentos. Las vacuolas están ausentes o bien son muy pequeñas en aquellas células en división, metabólicamente activas, así como en las células jóvenes. En la mayoría de las células vegetales maduras la vacuola a menudo ocupa la mayor parte del volumen de la célula, confinando al núcleo y al protoplasma a la periferia celular, junto a la membrana celular. Algunas veces parece como si el núcleo estuviera confinado dentro de la vacuola, impresión errónea, debido al hecho de que el núcleo está suspendido totalmente en la periferia del citoplasma, adentrándose en la membrana vacuolar. Muchos tipos de células animales, especialmente en secciones fijas, muestran pequeñas vacuolas o vesículas que ocupan un volumen muy pequeño de la célula y que tienen una existencia efímera, pues aparecen y desaparecen de manera constante.

Los pigmentos del jugo celular, así como los cromoplastos, son a menudo los determinantes de la coloración de las partes toscas de los vegetales; en las plantas superiores, el rojo, azul y el color púrpura de hojas, flores, frutos y tallos se debe a una clase de pigmento determinado genéticamente, las *antocianinas*, las cuales están disueltas en el fluido vacuolar. Aunque las vacuolas de las plantas mantienen el turgor de la célula y sirven para almacenar diversas sustan-

cias de reserva y de desecho, es posible que desempeñen otra función aún no bien determinada.

En los animales unicelulares, las vacuolas son de tipo diferente a las de plantas superiores, puesto que desempeñan cierto número de funciones muy importantes y totalmente definidas. En *Amoeba*, por ejemplo, hay cuando menos dos tipos de vacuolas funcionales especializadas; las *alimenticias* o *digestivas* y las *contráctiles* que se describirán en el capítulo siguiente.

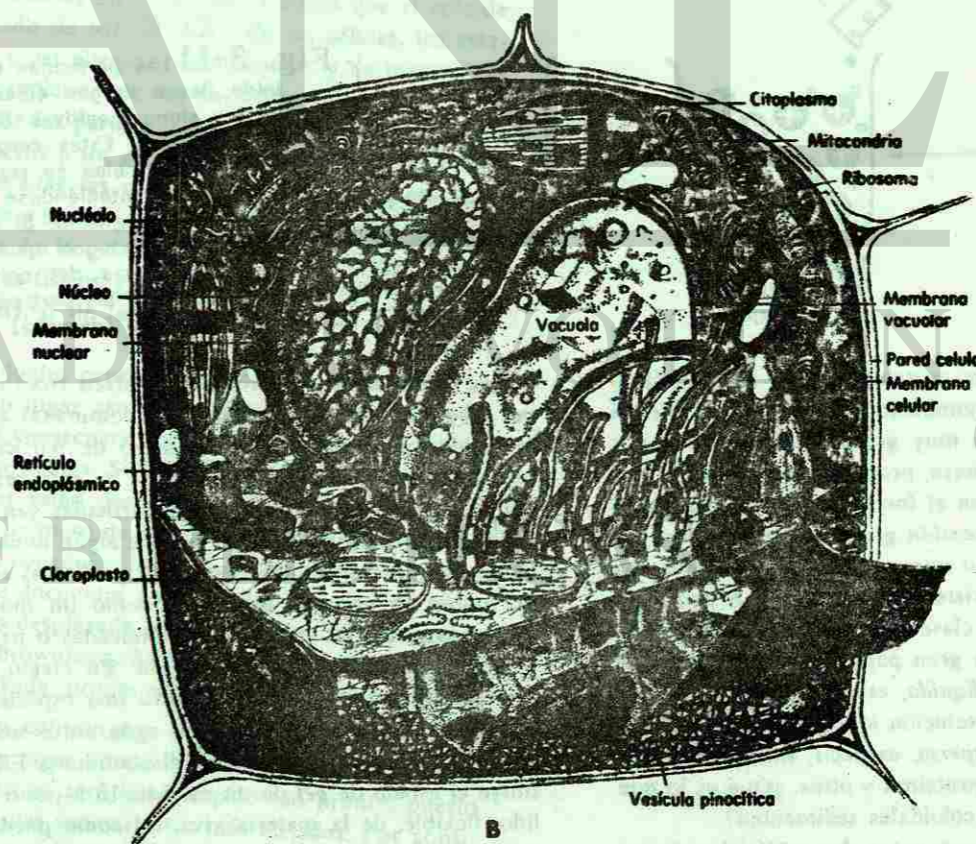
OTRAS INCLUSIONES CITOPLÁSMICAS. Dependiendo de la condición metabólica, edad y especialización de las células vegetales, se pueden acumular en el citoplasma ciertos depósitos, en su mayoría de naturaleza orgánica; por ejemplo: granos de almidón, constituidos por capas concéntricas; algunas veces son tan grandes como un leucoplasto, del cual se originan. Estos granos algunas veces son muy abundantes en las células vegetales, por ejemplo, en el tubérculo de papa.

El citoplasma también puede tener glóbulos de grasa dispersos, cristales de sales orgánicas e inorgánicas, resinas y otras sustancias, incluyendo gránulos de secreción observados en células secretoras; siendo estos últimos muy frecuentes en

tejidos animales glandulares. Las diversas inclusiones citoplásmicas generalmente son productos o subproductos del metabolismo celular. Al acumularse pueden servir como medio de excreción o de reserva y se les considera entonces como un indicio de senectud en ciertas células.

En resumen, las dos características más significativas de la célula vegetal son la presencia de la pared celular y del pigmento fotosintético llamado clorofila, siendo el primer carácter el más básico. Los hongos y las bacterias, por ejemplo, poseen pared celular y en la mayoría de los casos carecen de clorofila. Estos organismos están colocados en la mayoría de los sistemas de clasificación en el reino vegetal; mientras que ciertos organismos unicelulares (por ejemplo, *Euglena*,

los que poseen clorofila y efectúan la fotosíntesis, están clasificados frecuentemente en el reino animal, debido a la carencia de esta pared celular. Un hecho estructural que se asocia comúnmente con los animales es el centrosoma, aunque también está presente en ciertas plantas inferiores. La presencia de pared celular en células vegetales, clorofila y centrosoma en las células animales, constituyen las bases fundamentales para distinguir a las células vegetales de las animales.



B, esquema de una célula vegetal típica.

CARACTERISTICAS FISICAS DE LA CELULA

Sabemos, además, que la materia viva consta de numerosos materiales que no se disuelven en el agua sino que permanecen en suspensión. Entre estos materiales están, por ejemplo, las grasas y gran número de moléculas tales como algunos polisacáridos, proteínas y los ácidos nucleicos. Por constar parcialmente de componentes disueltos y parcialmente de componentes en suspensión, la sustancia viva presenta una organización física particular sobrepuesta y resultante de la organización química. Dirigiremos ahora nuestra atención hacia esas características físicas de la materia viva.

Organización física

COLOIDES

Cualquier sistema líquido en el que se encuentran partículas de otro material puede considerarse como perteneciente a una de tres categorías distintas, dependiendo del tamaño de las partículas sólidas. Si todas estas partículas son muy pequeñas, como, por ejemplo, pequeños iones o moléculas, entonces el sistema es una



Fig. 3-11 Las partículas de un coloide llevan cargas eléctricas del mismo signo, positivas (izquierda) en este caso. Estas cargas hacen que las partículas se repelan mutuamente, manteniéndose de este modo en suspensión. Si se añade electricidad de signo opuesto (centro), las cargas del coloide son neutralizadas y las partículas precipitan (derecha)

solución verdadera. Los cristales pueden formar fácilmente este sistema, denominado por ello *cristaloide*. Si todas las partículas son muy grandes, del tamaño, por ejemplo, de granos de tierra, pronto se sedimentarán por acción de la gravedad en el fondo de un vaso, denominándose el sistema *suspensión* grosera. Pero si todas las partículas son de tamaño intermedio no constituyen una solución, es decir, no cristalizan fácilmente, ni sedimentan. Un sistema de esta clase se denomina *coloide*.

El protoplasma es en gran parte un sistema coloidal constando de una *fase líquida*, es decir, constituida por agua que contiene en disolución iones y pequeñas moléculas, y de una *fase dispersa*, es decir, macromoléculas insolubles como grasas, proteínas y otros. ¿Qué es lo que evita que las partículas coloidales sedimenten?

Según se ha indicado ya antes, las moléculas de un líquido vibran continuamente, tanto más cuanto más elevada sea su temperatura

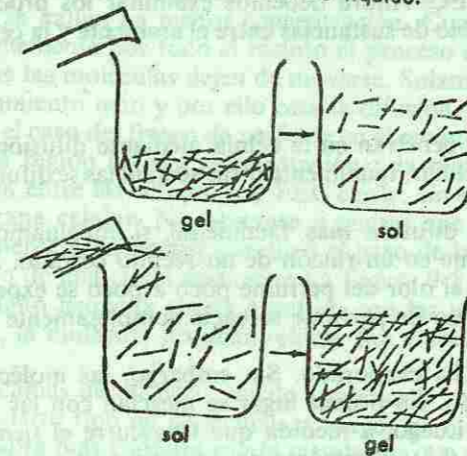
Cuando se con-

gela el líquido, este movimiento molecular se reduce intensamente, mientras que por encima de un punto de ebullición, las moléculas se mueven con tanta rapidez que muchas de ellas se escapan, es decir, el líquido se vaporiza muy rápidamente. Si se hallan presentes en un líquido partículas dispersas estarán sacudidas y bombardeadas constantemente por las moléculas del líquido en movimiento. Las partículas muy grandes no están afectadas por estas débiles fuerzas y caen al fondo del vaso, pero las partículas coloidales, más pequeñas, son empujadas hacia adelante y hacia atrás, hacia arriba y hacia abajo. Debido a ello la fuerza de la gravedad puede ser contrarrestada parcial o totalmente, quedando de este modo las partículas en suspenso. Este movimiento al azar de pequeñas partículas se denomina *movimiento browniano*, siendo fácilmente visible al microscopio.

El movimiento browniano contribuye a evitar la sedimentación de las partículas coloidales, pero éstas no pueden permanecer en suspensión debido únicamente a esta fuerza. Los coloides se mantienen dispersos debido a sus *cargas eléctricas*. Todas las partículas sólidas de un sistema coloidal determinado son electropositivas o electronegativas y, puesto que las cargas del mismo signo se repelen, las partículas permanecen separadas. Si la carga de las partículas es neutralizada por electricidad de signo opuesto entonces las partículas coloidales se precipitan

Los coloidales protoplasmáticos sufren *transformaciones sol-gel* de carácter reversible, denominadas asimismo *inversiones de fase*. Si gran número de partículas son incorporadas a un coloide, o bien se va extrayendo gradualmente el agua del mismo, las partículas van estando cada vez más agrupadas hasta que de algún modo entran finalmente en contacto. Entonces las partículas en forma de bastón se agrupan formando como un montón de pequeños palos; las partículas redondeadas o irregulares se engarzan de manera complicada. En efecto, la fase dispersa originaria constituye ahora una especie de red esponjosa continua que contiene agua entre sus mallas en forma de pequeñas gotitas discontinuas. Ello constituye el estado de *gel* de un coloide. El aspecto casi sólido, flexible, de la materia viva, tal como puede observarse en la piel, o el que generalmente presentan las

Fig. 3-12 Inversiones de fases. Un gel puede transformarse en sol por adición de más líquido (parte superior) o por extracción de partículas sólidas. Un sol puede transformarse en gel por adición de nuevas partículas sólidas (parte inferior) o por extracción de líquido.



proteínas coloidales, como la gelatina, es debida a su condición de gel. Podemos comprender ahora en virtud de ello cómo incluso organismos como las medusas, que contienen hasta un 90 por ciento o más de agua pueden conservar una forma y configuración muy definidas.

Inversamente, la adición de agua a un sistema coloidal, o la extracción de partículas dispersas, determina una mayor fluidez en cuyo caso decimos que el coloide está en estado de *sol*. En las células, los estados de sol y gel alternan normalmente y de manera repetida, dependiendo de las variaciones locales de concentración de las partículas. Un aumento de temperatura puede convertir a un gel en un sol, ya que a temperaturas más elevadas las partículas coloidales del gel están más agitadas y la red gelatinosa se destruye (por ejemplo, licuefacción de la gelatina por calentamiento). Muchos otros factores físicos y químicos, como elevación o descenso del pH, o de la presión, afectan las condiciones de sol-gel.

En los coloides ocurren *movimientos migratorios*, los cuales tienen lugar asimismo en las disoluciones verdaderas, como consecuencia directa del movimiento térmico de las partículas. Si los iones, moléculas, o partículas coloidales están desigualmente distribuidas, tendrán lugar mayor número de colisiones en las regiones donde mayor sea la concentración. Así, por ejemplo, si una partícula que se encuentre en el círculo superpuesto en la *Fig. 3-13* es desplazada por movimiento térmico, o por bombardeo browniano, hacia una región de concentración más elevada, pronto será detenida en su trayectoria por entrar en colisión con otras partículas. Pero si es alejada de un lugar donde la concentración es elevada, su movimiento no será interrumpido tan pronto, puesto que las partículas vecinas están más alejadas. Por consiguiente, por término medio es desplazado un mayor

número de partículas en las regiones más diluidas que en las más concentradas; hasta que con el tiempo, las partículas quedan distribuidas homogéneamente en todo el sistema. Esta homogenización resultante de la emigración de las partículas, recibe el nombre de *difusión*.

La difusión juega un papel importante en la materia viva. Así, por ejemplo, ocurre con frecuencia dentro de una célula que las partículas estén distribuidas heterogéneamente. La difusión tenderá a igualar la distribución. Evidentemente, éste es el único medio por el que los materiales del protoplasma pueden efectuar migraciones.

Una propiedad importante del protoplasma, debida a su constitución coloidal es la de que, como veremos a continuación, tiende a formar *membranas*.

INTERCAMBIO DE MATERIALES

Al comienzo de este capítulo se dijo que el metabolismo incluye el intercambio de materia y energía con el medio y la transformación de la materia y de la energía dentro de la célula. El ambiente de una célula individual es su FEC. Ahora debemos examinar los procesos mediante los cuales se lleva a efecto el intercambio de sustancias entre el ambiente y la célula.

9-3 DIFUSION

Algunos de los materiales disueltos en el FEC penetran en la célula mediante difusión del FEC en el citoplasma a través de la membrana celular. Igualmente otras sustancias se difunden de la célula hacia el FEC.

Quizás podamos entender el proceso de la difusión más fácilmente, si imaginamos lo que ocurre cuando se abre un frasco de perfume en un rincón de un recinto cerrado. Aun estando eliminadas todas las corrientes de aire, el olor del perfume poco a poco se expande por todas partes del recinto. Finalmente el frasco de perfume se vacía completamente y la intensidad del olor es uniforme en el recinto.

¿Qué ha ocurrido? El perfume líquido se ha evaporado. Sin embargo, las moléculas que componían el perfume no han desaparecido. En primer lugar se mezclan con las moléculas del aire en los alrededores del frasco. Luego, a medida que transcurre el tiempo, se expanden por todas partes del recinto (Fig. 9-4). El proceso de difusión continúa hasta que las moléculas se han distribuido uniformemente por todo el recinto. Por consiguiente, podemos definir la difusión como el movimiento neto de las moléculas o iones desde el punto donde están en una concentración mayor hacia un punto o región de concentración inferior.

¿Cuál es la fuerza responsable de este movimiento? Se acepta que todas las moléculas de un gas (por ejemplo, el aire) o de una solución se hallan en movimiento continuo casual

Este movimiento tiene lugar en línea recta y continúa en una dirección determinada hasta cuando una molécula choca con otra y rebota en dirección diferente.

El llamado movimiento browniano proporciona una confirmación visible en favor de esta teoría. Si se examina, con ayuda de un microscopio potente, una suspensión acuosa de partículas pequeñas, por ejemplo bacterias, podrá observarse que las partículas se encuentran en movimiento continuo casual de vibración. Este movimiento ha recibido el nombre de su descubridor el botánico inglés Robert Brown, quien fue el primero en describirlo en 1827. De ningún modo debe confundirse este movimiento con desplazamientos natorios frecuentes en algunos bacterios. Se acepta que el movimiento browniano se debe a los choques continuos entre las moléculas de agua y los bacterios. Por consiguiente, se trata de un proceso puramente físico. Los bacterios muertos presentan el mismo tipo de movimiento browniano que los bacterios vivos. ¿Por qué razón, sin embargo, se supone que los objetos de mayor tamaño no presentan este tipo de movimiento?



Fig. 9-4

Difusión. Aun en ausencia de corrientes de aire, las moléculas de perfume eventualmente se distribuirán por todo el recinto. Ello se debe al movimiento al azar de las moléculas.

Fig. 9-5

Difusión a través de una barrera. Mientras haya una concentración mayor de moléculas hacia la izquierda, mayor número de moléculas pasará de la izquierda a la derecha, que de la derecha a la izquierda.

Se supone que todo objeto que se desplace completamente al azar poco a poco se alejará de su punto de partida. En el caso del frasco de perfume, además, toda molécula que se aleje del frasco viajará más allá que una molécula que se mueva de regreso hacia el frasco. Esto ocurre debido a que hay más moléculas de perfume cerca del frasco y, por tanto, una probabilidad mayor de que se produzcan choques. De ello resulta un movimiento neto de las moléculas desde la región donde se hallan en mayor concentración hacia una región donde se hallan en menor concentración. Cuando finalmente las moléculas se distribuyen uniformemente por todo el recinto el proceso de difusión cesa. Sin embargo, esto no significa que las moléculas dejen de moverse. Solamente se suspende el movimiento de gradiente o movimiento neto y por ello cesa la difusión.

En el caso del frasco de perfume en el recinto no se consideró la existencia de una barrera entre la región de alta concentración y la región de baja concentración. En el caso de la difusión entre las células y su FEC existe, sin embargo, una barrera definida, como lo es la membrana celular. No obstante y puesto que en la membrana celular existen poros suficientemente grandes que permiten el paso de las moléculas de cierto tamaño, puede ocurrir difusión de una cierta sustancia. La Figura 9-5 explica el mecanismo. Cuando una molécula de tamaño pequeña choca o golpea con las macromoléculas que componen la membrana celular, la molécula pequeña rebota. Sin embargo, si tal molécula alcanza la membrana en

las cercanías de un poro, puede atravesarlo y pasar al otro lado. Cuando la concentración de un cierto tipo de moléculas es mayor en uno de los dos lados de la membrana, en este lado habrá más choques con la membrana. Habrá también mayor número de pasos exitosos a través de la membrana en tal dirección. Aunque las moléculas atraviesan las membranas en ambas direcciones, se considera que la difusión tiene lugar únicamente en la dirección de movimiento mayor.

9-4 OSMOSIS

La ósmosis es un caso especial de la difusión. Los químicos definen la ósmosis como la difusión de cualquier solvente a través de una membrana diferencialmente permeable. Las membranas celulares son esencialmente permeables por cuanto poseen poros que permiten el paso de algunas moléculas, pero evitan el paso de otras. El solvente universal en los seres vivos, como ya se mencionó, es el agua. Por consiguiente, para nuestros propósitos, la ósmosis puede definirse como la difusión del agua a través de membranas diferencialmente permeables de una región de alta concentración hacia una región de baja concentración. Téngase en cuenta que la concentración se refiere a la del solvente, es decir, el agua, y no a la concentración de las moléculas de iones que pueden encontrarse disueltos en el agua. El intercambio del agua entre la célula y su ambiente es un factor tan importante en el funcionamiento de la célula que es justificado el nombre especial de ósmosis con el cual se conoce este fenómeno.

Un experimento que muestra la ósmosis, se presenta en la Figura 9-6. La abertura inferior de un tubo de vidrio se cubre con una página de celofán. Esta actúa como una membrana diferencialmente permeable, pues permite el paso rápido de las moléculas de agua, pero obstruye el paso de moléculas de mayor tamaño. El interior del tubo está lleno de miel, es decir, una solución concentrada de azúcar en agua. Todo el aparato se coloca dentro de un vaso de precipitación que contenga agua destilada. ¿En qué dirección tendrá lugar la ósmosis? La concentración del agua en el vaso de precipitación es del 100 por 100. La concentración del agua en el interior del tubo es menor que ésta, ya que un volumen dado de miel contiene menor número de moléculas de agua que el mismo volumen de agua destilada. Por tanto se presenta un movimiento neto de moléculas de agua a través de la membrana de celofán hacia el interior del tubo.

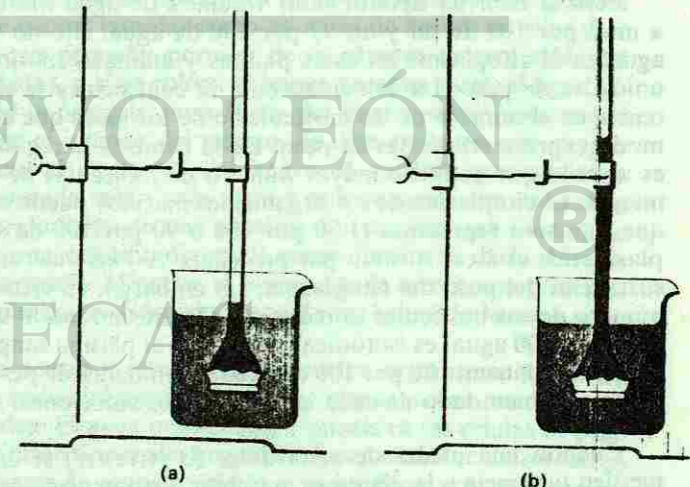


Fig. 9-6

Osmómetro. (a) Al comienzo. (b) Unas pocas horas después. El celofán es una membrana diferencialmente permeable; las moléculas de agua la atraviesan más fácilmente que las moléculas de azúcar.

por ejemplo, ciertos tejidos de las hojas. Cuando se pierde la turgencia se produce el marchitamiento.

Los animales de agua dulce y los protozoos carecen de paredes celulares de celulosa, por lo cual deben resolver el problema de vivir en un ambiente hipotónico de modo diferente. El agua penetra en sus células continuamente por ósmosis, pero en el interior de las células sólo puede desarrollarse turgencia moderada. El problema se resuelve mediante la utilización de energía de algunas estructuras contráctiles que bombeen el exceso de agua hacia afuera. La ameba unicelular lo hace mediante una vacuola contráctil (Fig. 9-9), en la cual se acumula el agua que penetra por ósmosis. Tan pronto se llena la vacuola la ameba la contrae e impulsa el agua hacia afuera por un poro que momentáneamente se forma en la membrana celular. Téngase presente que el agua que ha penetrado en la célula mediante el movimiento casual de las moléculas durante la ósmosis, abandona la célula por medio de una fuerza que se ha originado en ella. La creación de esta fuerza implica consumo de energía por parte de la célula. En el Capítulo 16 examinaremos algunos de los mecanismos por medio de los cuales los animales de agua dulce, por ejemplo los peces, se acomodan a su medio hipotónico.

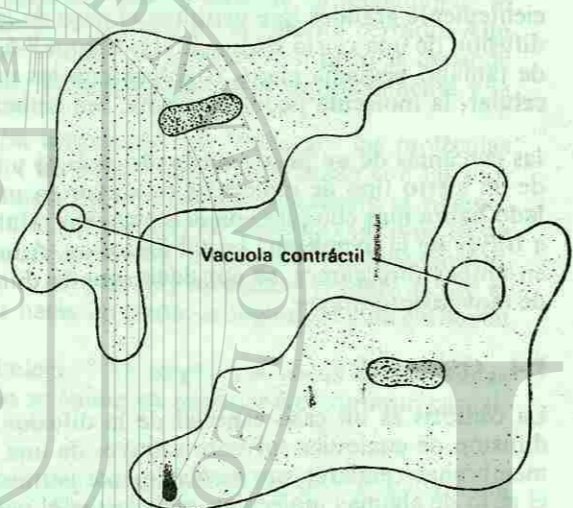


Fig. 9-9

La ameba expulsa el flujo continuo de agua proveniente de su contorno hipotónico, llenando y vaciando su vacuola contráctil. El contenido de la vacuola puede ser descargado en cualquier punto de la superficie de la célula.

La vida en el océano implica condiciones osmóticas diferentes con respecto a la vida en agua dulce. El agua marina contiene alrededor de 3,5 por 100 de iones diversos especialmente Na^+ y Cl^- . Ello determina que la concentración del agua del medio sea aproximadamente la misma del citoplasma de las plantas e invertebrados. Por consiguiente, estos organismos pueden existir en un estado de equilibrio con respecto al agua de su contorno. Ni pierden ni ganan agua mediante ósmosis. Se dice en este caso que el agua marina es isotónica con respecto al citoplasma de estos organismos.

Pero si bien un determinado volumen de agua marina corresponde aproximadamente a un 3 por 100 de sal y un 97 por 100 de agua, ello no significa que la concentración del agua en el citoplasma en estas plantas y animales marinos sea también del 97 por 100 en unidades de peso. La velocidad bajo la cual ocurre la difusión o la ósmosis mide la diferencia en el número de las moléculas o de los iones que en ella tomen parte, pero de ningún modo expresa relaciones de peso. En la ósmosis la región de concentración mayor de agua es aquella que contiene mayor número de moléculas de agua en un volumen dado de una mezcla. El citoplasma de los organismos marinos puede contener tan poca cantidad de agua que ésta sólo representa el 80 por 100 o 90 por 100 de su peso. El resto del material citoplasmático está constituido por proteínas. Así las macromoléculas constituyen una fracción sustancial del peso del citoplasma; sin embargo, su efecto osmótico es reducido, ya que el número de sus moléculas es reducido. Del mismo modo una solución de sal del 0,9 por 100, (99,1 por 100 agua) es isotónica en relación al plasma sanguíneo humano, aunque este último contiene solamente 90 por 100 de agua en unidades de peso. El número de moléculas de agua en un volumen dado de cada una de las dos soluciones, sin embargo, es el mismo.

Cuando una planta de agua dulce (o terrestre) se coloca en agua marina, sus células pierden turgencia y la planta se marchita. Esto ocurre por cuanto un volumen dado de agua marina contiene menor número de moléculas de agua que un volumen dado de citoplasma de estas plantas. En este caso se dice que el agua marina es hipertónica con respecto al citoplasma. A medida que el agua se difunde del citoplasma hacia el agua marina, el protoplasto poco a poco se encoge. Este fenómeno se conoce con el nombre de plasmólisis. Obsérvese, como en la ilustración con la cual se inicia este capítulo, que los protoplastos se separan de la pared celular, la cual mantiene su forma original.

A medida que penetran en el interior del tubo nuevas moléculas de agua el volumen del fluido aumenta. La miel es entonces impelida hacia arriba. La fuerza de empuje proviene de la presión ejercida por la difusión de las moléculas de agua hacia el interior del tubo. Esta presión se denomina presión osmótica.

Cuanto mayor sea la diferencia de concentración de agua en ambos lados de la membrana, mayor será asimismo la tendencia que presente la ósmosis y, por consiguiente, la presión osmótica será también mayor. Cuando la columna de miel deje de subir, se tendrá en ese

momento una medida aproximada de la presión osmótica del sistema. Finalmente, el peso de la columna contrarresta la presión osmótica y la ósmosis cesa. Téngase presente, no obstante, que las concentraciones del agua en uno y otro lado de la membrana de ningún modo son todavía iguales. Pero el incremento de la presión sobre la superficie interna de la membrana, debida al peso de la columna de miel que sobre ella gravita, determina que las moléculas de agua sean forzadas a salir del interior del tubo filtrándose a través de los poros de la membrana. La ósmosis se suspende cuando la velocidad de este proceso de filtración es igual a la velocidad del desplazamiento de las moléculas de agua causado por la diferencia de concentración.

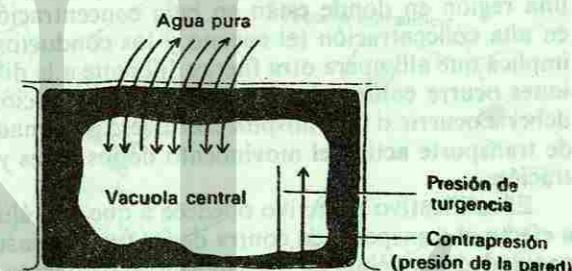
Fig. 9-7

Osmómetro de huevo. Los poros de la membrana de la cáscara dejan difundir las moléculas de agua por el interior del huevo, pero no pueden ser franqueadas por macromoléculas presentes en el interior del huevo. En consecuencia, el volumen de los materiales dentro del huevo aumenta hasta que el incremento de presión rompe la membrana.



Fig. 9-8

Cuando la presión en el interior de la célula por último iguala la presión osmótica, el movimiento del agua hacia adentro y hacia afuera de la célula alcanza el equilibrio.



La Figura 9-7 representa otro experimento demostrativo de los efectos de la ósmosis. La membrana de la cáscara del huevo de gallina es una membrana diferencialmente permeable. Sus poros permiten el paso de las moléculas de agua, pero no son suficientemente grandes para permitir el paso de moléculas de mayor tamaño como aquellas de las grasas y las proteínas. Si se retira cuidadosamente una pequeña porción de la cáscara impermeable del huevo (disolviéndola en un ácido diluido), y si se coloca el huevo en agua pura, el agua penetrará en el huevo. Se ha verificado la ósmosis, pues fuera del huevo existe una mayor concentración de agua (100%) que en el interior del mismo. Se dice entonces que el agua circundante es hipotónica con respecto al contenido del huevo. A medida que avanza la ósmosis en el interior del huevo se acumula más y más agua y esta acumulación progresiva de moléculas de agua conduce al surgimiento de una presión. La presión que ha surgido dentro de una célula (y el huevo es una célula individual) como resultado de la difusión del agua en su interior se denomina turgencia. Mientras la porción de la membrana protegida por la cáscara puede resistir tal presión, la porción no protegida no lo puede hacer y se revienta.

¿Qué podría decirse sobre lo que ocurre a este respecto con los organismos que viven en agua dulce? En efecto la concentración del agua en sus citoplasmas nunca pueden aproximarse a la del agua pura que los rodea. El agua penetra por ósmosis en las células de plantas de agua dulce y pronto en su interior se desarrolla turgencia. Las paredes celulares fuertes de estas células, sin embargo, son capaces de contrarrestar la presión. Muy pronto la presión en el interior de la célula (turgencia) contrarresta la tendencia de las moléculas de agua de penetrar por ósmosis, aunque las dos concentraciones del agua no sean todavía iguales. En este momento la ósmosis se suspende (Fig. 9-8). La turgencia es importante en la vida de muchas plantas; de ella depende la rigidez, en ciertos tejidos no leñosos de las plantas,

El FEC de los peces óseos (*Osteichthyes*) posee una concentración de agua sustancialmente mayor que el agua marina. Viven por tanto en un medio hipertónico. Por eso, mientras los organismos de agua dulce tienen que hacer frente a una penetración continua de agua en su cuerpo, por ósmosis, los peces óseos marinos continuamente pierden agua por el mismo proceso. Pero también aquí la supervivencia depende del consumo de energía necesario para contrarrestar la ósmosis. Los peces beben agua marina y luego consumen energía metabólica para desalinizarla. El exceso de sal retorna al medio por las branquias. Las aves marinas que suelen permanecer durante largos periodos de tiempo alejadas del agua dulce, y las tortugas marinas utilizan un procedimiento similar. También ellas beben agua marina para cubrir sus necesidades hídricas y luego emplean energía metabólica para desalinizarla. La sal es eliminada por dos glándulas situadas en la cabeza, las cuales la expulsan (en una concentración muy elevada) hacia el medio exterior a través de las ventanas nasales (ver Fig. 9-10).



Fig. 9-10 Glándulas de sal de la gaviota. El fluido excretado por estas glándulas es más salado que la sangre.

9-5 TRANSPORTE ACTIVO

La habilidad de los peces óseos marinos y de las aves marinas de transportar los iones desde una región en donde están en baja concentración (el FEC) a otra región en donde están en alta concentración (el océano y los conductos de las glándulas de sal, respectivamente) implica que allí opera otra fuerza diferente a la difusión. En ambos casos el transporte de los iones ocurre contra el gradiente de concentración, es decir, en dirección opuesta a la que debería ocurrir si tal transporte estuviese gobernado por la difusión. Se conoce con el nombre de transporte activo el movimiento de los iones y moléculas contra el gradiente de concentración.

El calificativo de activo obedece a que las células deben gastar energía para poder llevar a efecto el transporte en contra de las fuerzas pasivas de la difusión. Es muy frecuente la capacidad de la célula de transportar activamente iones y moléculas hacia el FEC o desde éste a las células. Los organismos marinos poseen en su citoplasma ciertos iones en concentraciones mil veces o más superiores con respecto al agua marina circundante. El yodo en las algas pardas y el vanadio en ciertos tunicados presentan concentraciones de esa magnitud. Esto indica que las células de estos organismos han podido transportar activamente tales iones del agua marina hacia el citoplasma.

Las células que tapizan el intestino de la rata pueden transportar glucosa activamente del intestino, donde se halla en menor concentración hacia la sangre donde su concentración es mayor. La mayoría de las células transportan activamente iones de sodio hacia fuera de la célula y iones de potasio hacia el interior de la célula. La transmisión de los impulsos

nerviosos (que habrá de discutirse en el Capítulo 28) depende de este fenómeno. El relleno de las vacuolas contráctiles de la ameba implica el transporte activo de las moléculas de agua del citoplasma hacia la cavidad del vacuolo.

El mecanismo que hace posible el transporte activo, aún no ha podido explicarse claramente. Sabemos solamente que la célula debe gastar energía metabólica para llevar a efecto el transporte activo. Cualquier interferencia en la producción de energía implica también interferencia del transporte activo. Probablemente sea necesaria la presencia de enzimas específicas para transportar una cierta molécula o ion de un lado o otro de la membrana celular. De todos modos, la membrana plasmática no puede considerarse simplemente como una barrera pasiva con respecto a la difusión de las moléculas. Puede ejercer influencia decisiva en la selección de la sustancia que la atraviesa.

9-6 FAGOCITOSIS Y PINOCITOSIS

Otro mecanismo mediante el cual las células transportan materiales desde el FEC a su interior, consiste en engolfar dichos materiales en invaginaciones formadas por la membrana celular. El saco resultante se cierra y desconecta de la porción exterior de la membrana, con lo cual se forma un vacuolo dentro del citoplasma. Algunas células pueden atrapar mediante este procedimiento partículas del tamaño de un bacterio o de una diatomea. El proceso se llama fagocitosis, que significa «devoramiento celular». La ameba se alimenta atrapando de este modo microorganismos más pequeños (Fig. 9-11). Las células fagocíticas presentes en la sangre de muchos animales, desempeñan la función importante de atrapar las partículas extrañas, tales como bacterios, que hubieran podido penetrar en el cuerpo del animal. Por fagocitosis puede penetrar en el interior de las células cualquier molécula presente en el medio exterior conjuntamente con las partículas de alimento ingerido, y para las cuales la membrana celular sería de otra manera impermeable.

Pocas clases de células presentan la habilidad de engullir materiales sólidos. No obstante, muchas células pueden efectuar un proceso similar denominado pinocitosis. La pinocitosis («bebida celular») consiste en que la célula engolfa gotas del FEC circundante mediante un mecanismo bastante similar al que se utiliza en la fagocitosis, si bien los sacos formados por la membrana celular son más pequeños. La Figura 9-12 representa una micrografía electrónica de un corte de la pared de un capilar (el tipo de vaso sanguíneo más pequeño que se encuentra en nuestro organismo). Hacia arriba se observa el interior o cavidad del capilar. En medio se observa el tejido que separa la pared del capilar de una célula muscular vecina (al pie). Se observan claramente las pequeñas invaginaciones de la membrana celular. La mayoría de éstas engolfan el FEC del espacio intercelular. Hacia el otro lado de la pared pueden verse también células que engolfan aparentemente fluido del interior del capilar.

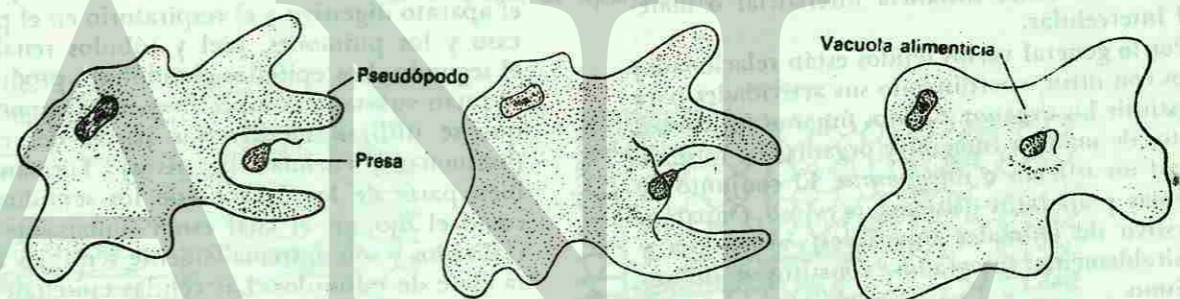


Fig. 9-11 Fagocitosis en la ameba. Aun cuando la presa ha sido totalmente engullida, se halla separada del citoplasma de la ameba por una membrana que rodea la vacuola alimenticia.

La pinocitosis requiere gasto de energía por parte de las células y hace posible la entrada de materiales a la célula aun cuando tales materiales estén presentes en el FEC en una concentración menor con respecto al citoplasma. En este sentido la pinocitosis constituye un caso especial de transporte activo, sin que ello signifique que sea el único mecanismo de transporte activo.

No obstante la diferencia de tamaño de las invaginaciones de la membrana celular en el caso de la fagocitosis y de la pinocitosis, ciertos hechos sugieren que los dos procesos son fundamentalmente semejantes. Existen células, por ejemplo la ameba, en las cuales se presenta tanto fagocitosis como pinocitosis; sin embargo, una actividad inhibe temporalmente a la otra. Se presume que la ameba dispone solamente, en un momento dado, de cierta porción de membrana destinada a la formación de invaginaciones. Así una ameba que esté engolfando diatomeas mediante fagocitosis es incapaz de ejecutar simultáneamente pinocitosis con la misma intensidad normal. Lo inverso puede también ocurrir.

El acto de incluir dentro de una porción de la membrana celular materiales del FEC no significa necesariamente la incorporación de tales materiales en el citoplasma. Tales materiales se depositan dentro de vacuolas, las cuales, aunque estén rodeadas por el citoplasma, están separadas de él mediante una membrana. En la ameba la vacuola que se forma como consecuencia de la fagocitosis permanece intacta hasta que se descarga en la región marginal de la célula. Sin embargo, en el lapso que transcurre entre su formación y su descarga, puede presentarse un cierto intercambio de sustancias entre la vacuola y el citoplasma circundante. A la vacuola penetran enzimas digestivas. Probablemente esto ocurra en el momento en que los lisosomas (ver Sección 8-11) se fusionan a la vacuola. Las moléculas pequeñas producidas por la digestión atraviesan la membrana vacuolar y pasan al citoplasma.

Caracteres generales

A primera vista las células que integran vegetales y animales superiores, presentan una gran diversidad en tamaño, forma y estructura. Un examen más cuidadoso revela que esta diversidad de células, en general son semejantes, pues poseen los caracteres subcelulares básicos tanto estructurales como funcionales, los que ya describimos en el capítulo anterior. La mayoría de estas células está también dotada con características estructurales y funcionales específicas, además de aquéllas que son comunes a todas las células. Están sumamente especializadas en relación con la función que desempeñan en la planta o animal de que forman parte.

En los organismos pluricelulares, las células con estructura y función similares constituyen un *tejido*. Generalmente las células componentes de un tejido no son entidades aisladas, sino que están unidas por cantidades variables de sustancia intersticial para formar así un grupo compacto y organizado. Los glóbulos rojos parecen contradecir este principio, porque el plasma sanguíneo (parte líquida) puede también considerarse como sustancia intersticial o material intercelular.

Por lo general varios tejidos están relacionados unos con otros, coordinando sus actividades para constituir los *órganos*. Ciertos órganos funcionan juntos de manera integral y organizada, formando así un *sistema* o un *aparato*. El conjunto de sistemas y aparatos (sistema nervioso y aparato digestivo de animales superiores) armoniosa y admirablemente integrados, constituyen un organismo.

¿Cómo hace esta diversidad de células para saber cuándo, dónde y en qué cantidades se deben desarrollar y conservar? ¿A qué factores se debe su complicada coordinación estructural y funcional? ¿Cómo dirigen y sincronizan sus diversas actividades para que el organismo funcione normalmente? Esta es una serie de preguntas

básicas en biología. Desde un punto de vista todas forman parte de un mismo problema, es decir, los medios por los cuales las células de un organismo pluricelular intercambian información y tienen acción recíproca. Aunque nuestros conocimientos en este punto son muy pequeños, existen suficientes indicios de que la coordinación está influida en gran parte por sustancias químicas o mensajeros, cuya producción es controlada por los genes. Estos diversos mensajeros químicos son capaces en alguna forma de iniciar, estimular e inhibir varias reacciones celulares, regulando así el metabolismo. Esto será ampliamente discutido en los capítulos del sistema nervioso, hormonas y desarrollo embrionario.

La división del trabajo celular en los organismos pluricelulares contribuye a un funcionamiento más eficiente, sobrepasando a la aparente desventaja que constituye la interdependencia de

las partes del cuerpo. Esto es demostrable, pues las plantas y animales superiores que tienen las células más especializadas, han probado ser, entre todas las formas vivientes, las que han alcanzado más éxito, desde el punto de vista evolutivo.

Células y tejidos animales

Las diversas células y tejidos de un animal complejo como el hombre se pueden clasificar en cinco tipos fundamentales: *epitelial, conectivo, muscular, nervioso y sanguíneo*.

TEJIDOS EPITELIALES. Las células de estos tejidos presentan como características el estar íntimamente unidas con una pequeña cantidad de materia intersticial. Se presentan formando una o más capas celulares que cubren las superficies internas y externas del cuerpo, protegiéndolas contra lesiones, desecación excesiva e invasión por microorganismos. También intervienen en la absorción de materiales del medio externo y excreción de productos de desecho. Por ejemplo, el aparato digestivo y el respiratorio en el primer caso y los pulmones, piel y túbulos renales en el segundo. Los epitelios glandulares producen o secretan sustancias específicas muy importantes que se utilizan en diversas partes del cuerpo (hormonas y enzimas digestivas). Forman también parte de los órganos de los sentidos tales como el ojo, en el cual están sumamente especializados y son extremadamente sensibles a cierta clase de estímulos. Las células epiteliales, por consiguiente, tienen la función de protección, absorción, secreción, excreción y sensación.

Pueden estar formados por una sola capa de células o por varias (*estratificados*) y pueden convenientemente subdividirse en seis clases de acuerdo con su forma y estructuras especializadas **Fig. 4-1**

1. Epitelios *escamosos*. Pueden tener una capa de células o varias. Son delgados, aplanados, como un piso de mosaico. Cubren cavidades tales como la boca, el esófago, la vagina y la superficie interna del oído medio. Este epitelio escamoso estratificado está formando las capas externas de la epidermis.

2. Epitelios de *células cúbicas*. Como su nombre lo indica, sus células son tan anchas como altas. Forman las glándulas incluyendo tiroides y pared interna de los túbulos renales. Constituyen tejidos *epiteliales germinales* productores de óvulos y espermatozoides.

3. Epitelios cilíndricos de *células columnares*. Sus células se presentan en una o más capas; tienen formas cilíndricas, siendo más altas que anchas. Forman, por ejemplo, el tapizado interno del estómago e intestino.

4. Epitelios *ciliados*. Sus células son cilíndricas, pero además poseen en su extremo libre (parte

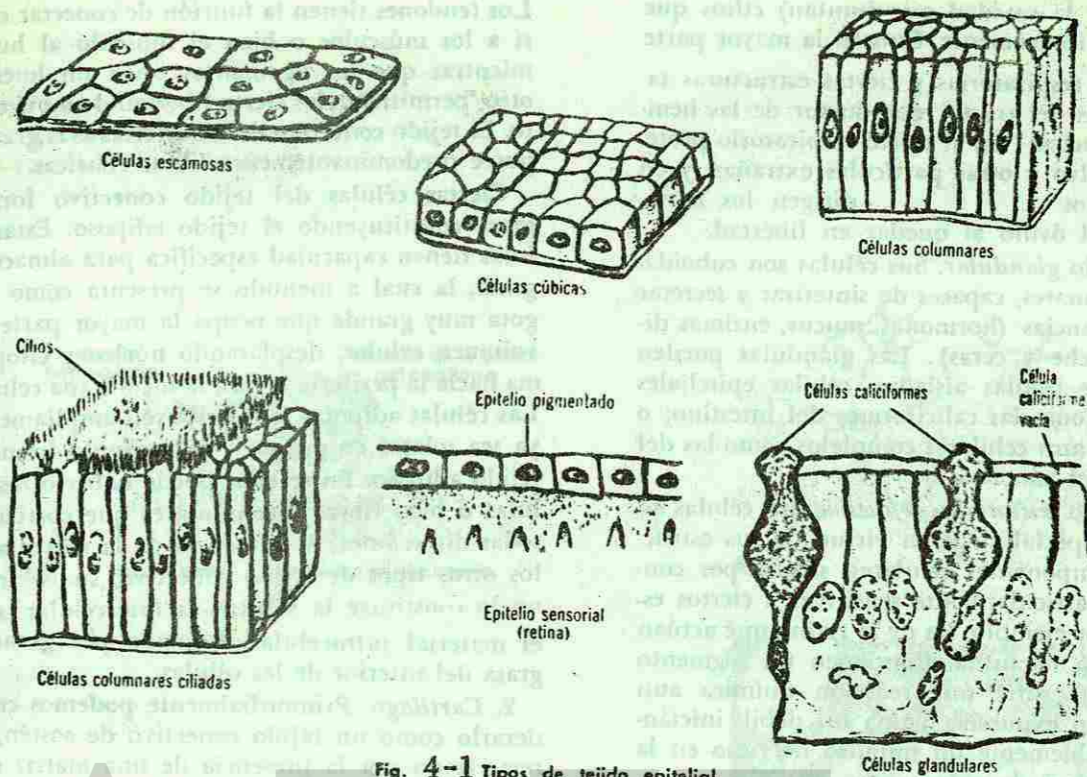


Fig. 4-1 Tipos de tejido epitelial.

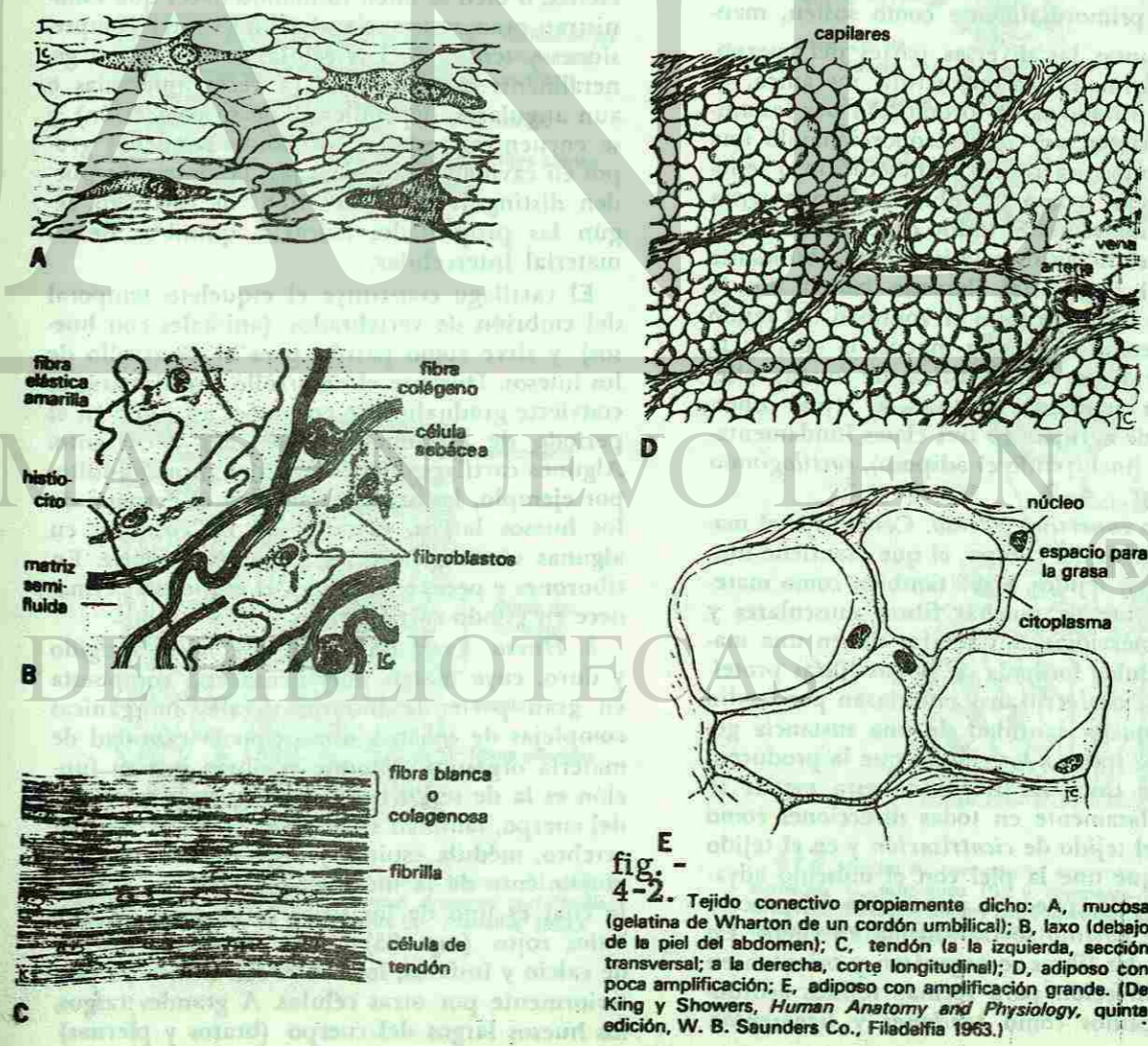


fig. 4-2. Tejido conectivo propiamente dicho: A, mucosa (gelatina de Wharton de un cordón umbilical); B, laxo (debajo de la piel del abdomen); C, tendón (a la izquierda, sección transversal; a la derecha, corte longitudinal); D, adiposo con poca amplificación; E, adiposo con amplificación grande. (De King y Showers, *Human Anatomy and Physiology*, quinta edición, W. B. Saunders Co., Filadelfia 1963.)

expuesta de la cavidad que limitan) cilios que se mueven rítmicamente. Cubren la mayor parte de las vías respiratorias y ciertas estructuras tales como las del tracto reproductor de las hembras (oviductos). En el tracto respiratorio protegen del polvo y otras partículas extrañas, y en los oviductos dirigen los movimientos del óvulo al quedar en libertad.

5. Epitelio glandular. Sus células son cuboidales o columnares, capaces de sintetizar y secretar ciertas sustancias (hormonas, mucus, enzimas digestivas, leche y ceras). Las glándulas pueden consistir de células aisladas, células epiteliales simples o como las caliciformes del intestino; o bien, conjuntos celulares complejos como las del hígado y del páncreas.

6. Epitelio sensorial o sensitivo. Sus células están muy especializadas en virtud de sus estructuras o componentes celulares, siendo por consiguiente particularmente sensitivas a ciertos estímulos. Por ejemplo, las de la retina que actúan en la visión nocturna. Contienen un pigmento especial que sufre una reacción química aun cuando sean expuestas a una luz débil, iniciándose probablemente un impulso nervioso en la célula nerviosa de enlace.

TEJIDO CONECTIVO. Las células de este tejido funcionan primordialmente como sostén, manteniendo juntas las diversas partes del cuerpo. También forman una estructura mecánica, el esqueleto utilizado en la locomoción por los animales superiores, así como proporcionando una cubierta protectora contra la desecación o lesiones mecánicas (como la cubierta dura externa de muchos insectos). El tejido conectivo se caracteriza por el depósito relativamente abundante de material intersticial llamado *matriz*. En la mayoría de los casos todo el volumen del tejido está representado por esta matriz, la cual es la responsable de las características de sostén, relleno y de sus cualidades unitivas. El tejido conectivo se puede agrupar en tres clases fundamentales: *fibroso* (incluyendo el adiposo), *cartilaginoso* y *óseo* fig. 4-2

1. **Tejido conectivo fibroso.** Constituye el material conectivo del cuerpo, el que mantiene unidos órganos y tejidos. Sirve también como material envolvente de muchas fibras musculares y de células nerviosas. Sus células tienen una matriz intercelular formada de largas fibras proteínicas que se entrecruzan y entrelazan por medio de una pequeña cantidad de una sustancia gelatinosa que rodea a las células que la producen. En algunos casos las fibras de esta matriz se extienden lazamente en todas direcciones como sucede en el tejido de cicatrización y en el tejido conectivo que une la piel con el músculo adyacente. El tejido conectivo por medio del proceso químico de *curtido* se transforma en cuero. En otros casos, las fibras se organizan y orientan en una sola dirección para formar tejidos acordados conocidos como *tendones* y *ligamentos*.

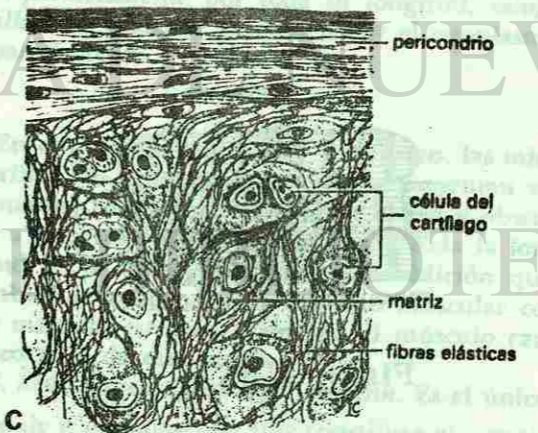
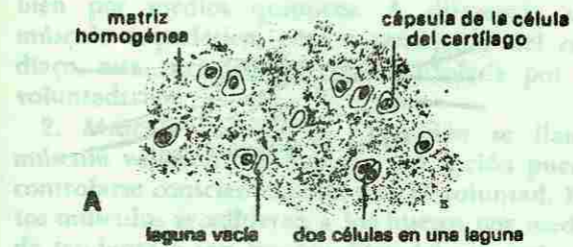
Los tendones tienen la función de conectar entre sí a los músculos o bien el músculo al hueso; mientras que los ligamentos unen un hueso a otro, permitiéndoles cierta libertad de movimiento. El tejido conectivo de las arterias más grandes posee predominantemente fibras elásticas.

Ciertas células del tejido conectivo forman grasa constituyendo el tejido adiposo. Estas células tienen capacidad específica para almacenar grasa, la cual a menudo se presenta como una gota muy grande que ocupa la mayor parte del volumen celular, desplazando núcleo y citoplasma hacia la periferia contra la membrana celular. Las células adiposas se distribuyen ampliamente, ya sea solas o en grupos y su conjunto forma el tejido adiposo. Entre ellas puede haber otras células o bien fibras intercelulares que corren en todas direcciones. A diferencia de la mayoría de los otros tipos de tejido conectivo, su volumen no lo constituye la substancia intercelular sino el material intracelular, formado por gotas de grasa del interior de las células.

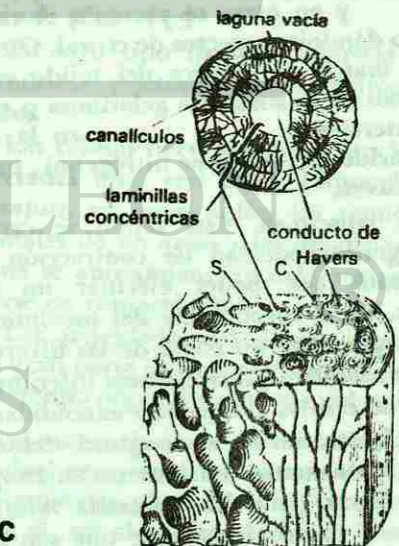
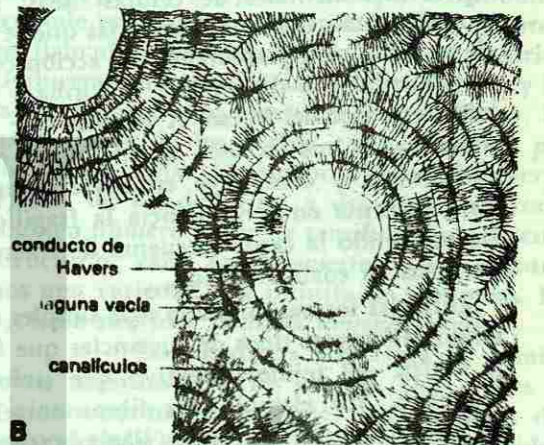
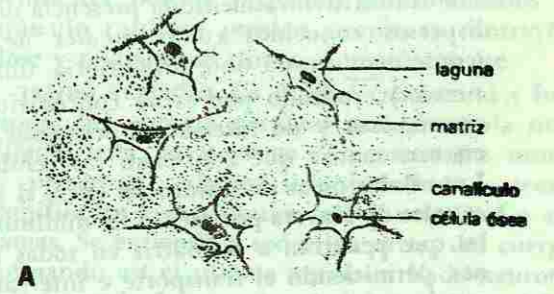
2. **Cartilago.** Primordialmente podemos considerarlo como un tejido conectivo de sostén, caracterizado por la presencia de una matriz elástica y firme. Sus fibras pueden ir en todas direcciones, o bien se unen formando haces que suministran gran resistencia al tejido contra compresiones y tensiones. Las células cartilaginosas generalmente son esféricas (a veces aplanadas o aun angulares, dependiendo de su colocación) y se encuentran solas o formando pequeños grupos en cavidades formadas por la matriz. Se pueden distinguir diferentes tipos de cartilago, según las propiedades físicas y químicas de su material intercelular.

El cartilago constituye el esqueleto temporal del embrión de vertebrados (animales con huesos) y sirve como patrón para el desarrollo de los huesos. Durante el desarrollo embrionario se convierte gradualmente en hueso, así como en el período de crecimiento antes del nacimiento. Algunos cartilagos persisten en el animal adulto, por ejemplo, las articulaciones en el extremo de los huesos largos, extremo de las costillas, en algunas vías respiratorias, en orejas y nariz. En tiburones y peces semejantes, el esqueleto permanece en estado cartilaginoso.

3. **Hueso.** Es el único tejido conectivo rígido y duro, cuya matriz muy densa está compuesta en gran parte de fosfatos y sales inorgánicas complejas de calcio y una pequeña cantidad de materia orgánica. Aunque es obvio que su función es la de servir como un soporte esquelético del cuerpo, también sirve para: a) protección del cerebro, médula espinal y órganos del tórax; b) alojamiento de la médula roja y de los huesos, la cual es uno de los sitios formadores de glóbulos rojos (cap. 25); y c) fuente de reserva de calcio y fosfatos, los cuales son utilizados posteriormente por otras células. A grandes rasgos, los huesos largos del cuerpo (brazos y piernas)



4-2 Cartilago: A, hialino; B, fibroso blanco; C, elástico amarillo. (De King y Showers, *Human Anatomy and Physiology*, quinta edición, W. B. Saunders Co., Filadelfia, 1963.)



4-2 Hueso: A, con mucho aumento; B, con pequeño aumento; C, esponjoso (S) y compacto (C). (De King y Showers, *Human Anatomy and Physiology*, quinta edición, W. B. Saunders Co., Filadelfia, 1963.)

presentan una cavidad central larga o *médula*, ocupada por la *médula amarilla* (grasa en su mayor parte) rodeada por un tubo de hueso compacto. Los extremos de estos huesos, están formados en su mayor parte de hueso esponjoso con espacios intercomunicantes, donde se encuentra alojada la *médula roja* que produce glóbulos rojos y algunos glóbulos blancos.

El examen microscópico del hueso compacto, muestra estructuralmente la presencia de canales dispersos conocidos como *canales de Havers* (conteniendo cada uno, una arteria, una vena y nervios), rodeado por capas concéntricas de la matriz ósea y de hileras de pequeños espacios en esta matriz que contienen las células óseas. Las células óseas se comunican entre sí y con los canales de Havers por medio de diminutos canales que penetran a la matriz en todas direcciones, permitiendo el transporte e intercambio de nutrientes y desechos metabólicos. Existen dos tipos fundamentales de células óseas; aquéllas que depositan la matriz ósea y las que se ocupan de su disolución y absorción. Su acción combinada contribuye a determinar la forma y tamaño característicos del hueso. A medida que la edad aumenta, la matriz ósea se enriquece en sales inorgánicas y disminuye en materia orgánica. Esto aumenta en consecuencia la fragilidad del hueso, siendo la causa frecuente de fracturas en personas de edad avanzada.

Entre las formas animales más simples, se presentan diferentes tipos de sustancias que forman la matriz del tejido conectivo que sirve como esqueleto. Por ejemplo, las fibras entrelazadas de una sustancia proteínica llamada *espongina* constituye el esqueleto de ciertas esponjas y en otras se presenta el carbonato de calcio dándoles aspectos de cristal. Otros ejemplos de matriz esquelética del tejido conectivo lo tenemos en la sustancia gelatinosa o *mesoglea* de celenterados y en la *quitina*, (polisacárido que contiene nitrógeno), propio de los crustáceos.

TEJIDO MUSCULAR. Este tejido se caracteriza por su gran capacidad de contracción y, por consiguiente, por poder efectuar un trabajo mecánico. Es el responsable del movimiento de todo el organismo, así como de las diversas partes de los animales pluricelulares inferiores. Está formado de células alargadas y extendidas, agrupadas en haces; varían en longitud, desde pocos micrones hasta cuatro centímetros. Su citoplasma contiene fibras paralelas llamadas *miofibrillas* las cuales se cree que son los elementos contráctiles. El cuerpo humano como el de la mayoría de los animales superiores, posee tres tipos de músculo, *liso*, *esquelético* o *estriado* y *cardíaco* fig. 4-3



Fig. - 4-3

1. Las *células musculares lisas* se presentan como constituyentes fundamentales de las paredes de órganos internos (tubo digestivo, vías respiratorias, arterias, venas). Tienen forma de huso, con los extremos agudos y un núcleo central. A diferencia de las variedades esqueléticas y cardíaca, ésta se contrae lentamente y de manera prolongada. La contracción y relajamiento de las células musculares lisas, está controlada directamente en parte por el sistema nervioso y también por medios químicos. A diferencia del músculo esquelético, pero a semejanza del cardíaco, esta variedad no está controlada por la voluntad.

2. **Músculo esquelético.** También se llama músculo voluntario o estriado. Su acción puede controlarse conscientemente por la voluntad. Estos músculos se adhieren a los huesos por medio de tendones y son responsables del movimiento del esqueleto y por consiguiente del cuerpo. Los brazos se mueven efectuando trabajo; esto se debe a que sus huesos son movidos por contracción y relajamiento coordinados de músculos voluntarios insertados en el hueso. El músculo esquelético forma el 40% del peso del cuerpo y está completa y directamente controlado por el sistema nervioso. Su contracción y relajamiento se efectúan con más rapidez que en las otras dos variedades. El examen microscópico de una preparación fresca de fibras musculares disociadas, muestra células cilíndricas multinucleadas que reciben el nombre de fibras musculares, las cuales en un estado primitivo del desarrollo son uninucleadas. Cada fibra está rodeada por una fina vaina o envoltura de tejido conectivo fibroso, que se continúa con el tendón, adhiriéndolo por consiguiente al hueso. Los núcleos están colocados en la periferia, bajo la membrana que envaina cada fibra o célula muscular. Dentro de la fibra misma, se encuentran colocadas paralelamente por toda su longitud, *miofibrillas*, las cuales se extienden por el citoplasma separadamente o en haces.

En el músculo esquelético y cardíaco, las miofibrillas son características, pues se presentan alternando, formando así regiones claras y oscuras a intervalos regulares, siguiendo toda la longitud de la fibra; y es por esta condición que también se conoce a esta variedad muscular como *músculo estriado*. También al músculo cardíaco se le da este nombre.

3. **Músculo cardíaco o del corazón.** Es el único tipo de tejido muscular que constituye al corazón y es el único sitio donde se localiza. Se parece al músculo esquelético, pues sus fibras son estriadas y multinucleadas. Los núcleos de las fibras no son periféricos, sino que se distribuyen dentro del

citoplasma. Las fibras musculares cardíacas se arreglan para formar una red con un aspecto ramificado. Se parece al músculo liso en lo que respecta a su acción involuntaria: pero posee un latir básicamente rítmico y propio (contracción y relajamiento). Aunque el latido cardíaco es regulado directamente por el impulso nervioso, su independencia del sistema nervioso se demuestra porque pequeños trozos aislados de músculo cardíaco pueden continuar contrayéndose y relajándose rítmica y regularmente.

TEJIDO NERVIOSO. La unidad estructural y funcional del sistema nervioso es una célula muy diferenciada, la *neurona*. Las neuronas nunca se presentan aisladas, sino formando sistemas ramificados e intrincados, como un árbol y sus ramas. Se extiende a todas las partes del cuerpo formando así el sistema nervioso. Cada neurona está formada de un cuerpo celular con un núcleo rodeado por un citoplasma, el que a menudo se extiende para formar dos tipos de fibras o procesos llamados *dendritas* y *axones*. Las dendritas conducen el impulso hacia el cuerpo celular y los axones lo conducen fuera del cuerpo celular. La mayor parte de los axones están cubiertos por una o más vainas. El tamaño y forma del cuerpo celular, de las dendritas y del axón, así como también número y tipo de ramificaciones de estas estructuras, varía enormemente, pues encontramos una variedad casi infinita de neuromas. En la célula nerviosa llamada *neurona motora*

las dendritas son cortas y ramificadas, mientras que los axones (los cuales se originan normalmente en el lado opuesto del cuerpo celular) son simples, largos, extendidos, o presentan ramificaciones en su porción terminal (Fig. 4-4)

En otro tipo llamado *neurona sensitiva*, las dendritas y axones no se distinguen unas de otros.

Las células nerviosas están funcionalmente conectadas unas con otras, formando la llamada *sinapsis*, en cuya unión las ramificaciones terminales de un axón y las dendritas de otra neurona se aproximan extraordinariamente, sin ponerse en contacto físico.

Las actividades del sistema nervioso influyen en gran parte en la coordinación de funciones de diferentes órganos y sistemas del cuerpo, así como en el mantenimiento de la unidad del organismo a nivel consciente e inconsciente. En la mayoría de animales pluricelulares, representa el principal, si no el único medio de contacto con el medio externo, puesto que el organismo recibe, transmite e interpreta todos los estímulos por medio del sistema nervioso. El sistema nervioso es indudablemente el más complejo y menos entendido de los sistemas del cuerpo.

TEJIDO SANGUÍNEO. La sangre está constituida de diversas clases de células que, en conjunto, reciben el nombre de *células sanguíneas* y de una porción no celular en forma de un líquido acuoso llamada *plasma*, el cual contiene gran variedad de moléculas disueltas y en suspensión. La función general de sangre y *linfa* es mantener la estabilidad del medio interno

Las células de la sangre fig. 4-5 son; a) *glóbulos rojos*, discos bicóncavos anucleados encargados de transportar el oxígeno a diversos tipos de tejidos; b) *glóbulos blancos* células de forma irregular, nucleadas y móviles, de las cuales existen diferentes tipos encargadas de luchar contra las enfermedades; y c) las *plaquetas*, pequeños fragmentos de células especializadas de la médula ósea, que juegan un importante papel en la sangre. En algunas clasificaciones de tejidos, se considera el tejido sanguíneo como una variedad del tejido conectivo, puesto que su origen durante el desarrollo embrionario es de células semejantes a las que forman el tejido conectivo.

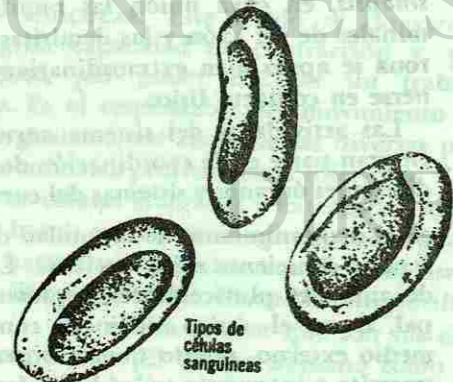


fig. 4-5 Tipos de células sanguíneas.

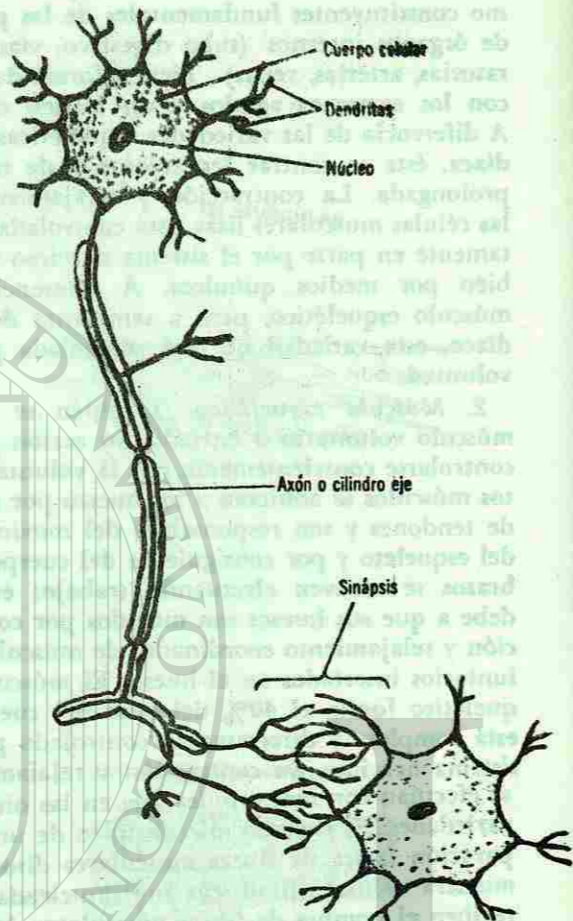
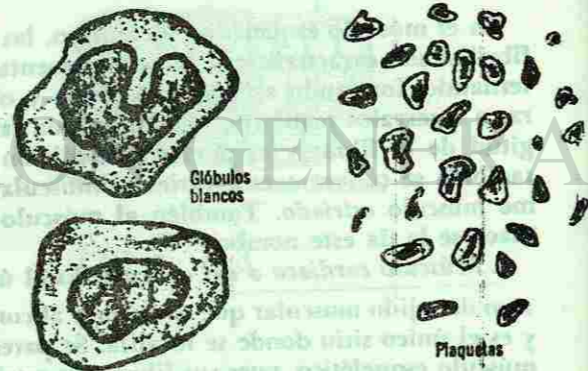


fig. 4-4 Diagrama de una neurona motora.



Transporte y Circulación

14-1 MECANISMOS SIMPLES DE TRANSPORTE

En los protistas y en los animales de organización simple no se requiere un sistema especial de transporte. En estos organismos mediante procesos de difusión y corrientes citoplasmáticas es posible llevar a cualquier región del cuerpo cantidades adecuadas de materiales.

Las vacuolas alimenticias de la ameba (Fig. 9-11), son llevadas por la corriente citoplasmática a través de toda la célula al mismo tiempo que se lleva a cabo la digestión de los contenidos alimenticios. Las moléculas alimenticias digeridas pasan al citoplasma mediante difusión o procesos de transporte activo.

Los animales de organización simple, como la esponja o la hidra, transportan los materiales requeridos de modo similar. Por estar las células dispuestas en capas delgadas de tejido ninguna célula se encuentra demasiado lejos del ambiente. El intercambio gaseoso entre el citoplasma y el ambiente y la eliminación de los residuos metabólicos se lleva a cabo mediante difusión simple. El proceso total de digestión en las esponjas y la parte final del mismo proceso en la hidra se llevan a cabo intracelularmente. Partículas pequeñas de alimento son ingeridas mediante fagocitosis y luego se forman vacuolas alimenticias. Los productos finales de la digestión pueden pasar hacia las células adyacentes no fagocíticas mediante difusión o por transporte activo.

A fin de asegurar que todas las células fagocíticas entren en contacto con partículas alimenticias ingeribles, tanto las esponjas como la hidra poseen una especie de sistema circulatorio externo. En ambos casos las células fagocíticas poseen también flagelos que producen una corriente de agua dentro de la cavidad gastrovascular. (Ver nuevamente las figuras 5-2 y 10-3.) En cierta manera este sistema se parece al sistema circulatorio de los animales superiores. El fluido que baña las células individuales se mantiene en movimiento. Sin embargo, el paralelismo no es tan exacto, pues tanto en las esponjas como en la hidra el fluido forma parte del ambiente externo. En cambio, en los animales que poseen un sistema circulatorio, propiamente dicho, el fluido se mantiene dentro de los tejidos del cuerpo del animal y forma parte del ambiente interno.

Las planarias no poseen un sistema circulatorio, sin embargo, poseen cierta cantidad de fluido, el cual baña los órganos internos del gusano. El movimiento que se comunica al fluido proviene de los movimientos de contracción y expansión del cuerpo. Hemos visto (Sección 13-1) que la forma de la planaria hace innecesario un sistema especial de transporte de oxígeno y de bióxido de carbono. La necesidad de transportar a gran distancia los materiales alimenticios digeridos es eliminada debido a la presencia de una cavidad gastrovascular altamente ramificada. La digestión en las planarias es también intracelular, y ninguna región del cuerpo se halla ubicada a gran distancia de las células fagocíticas que tapizan la cavidad vascular, en donde se lleva a cabo la digestión.

14-2 UN SISTEMA «CERRADO»: LA LOMBRIZ DE TIERRA

La lombriz de tierra es de tamaño relativamente grande y de organización compleja. Posee un sistema circulatorio propiamente dicho, para el transporte de materiales, provisto de todas las características esenciales de un sistema circulatorio eficiente. Estas son: (1) un fluido en el cual se encuentran disueltos los materiales que deben transportarse, (2) un sistema de tubos o canales conductores por los cuales fluye el líquido, (3) una bomba que permite mantener en movimiento el fluido y (4) órganos especializados para llevar a cabo intercambios entre el fluido y el medio externo. Entre tales órganos se cuentan aquellos que contribuyen con materiales al fluido (tales como la piel y el intestino), y aquellos (tales como la piel y los órganos excretorios) que sustraen materiales del fluido y los devuelven al ambiente exterior.

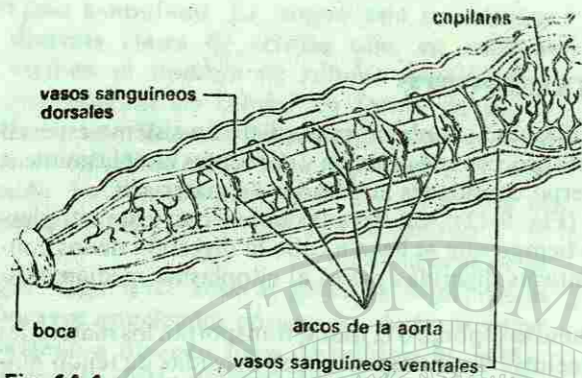


Fig. 14-1

Sistema circulatorio de una lombriz de tierra. La sangre se encuentra permanentemente confinada en el interior de los vasos sanguíneos. La contracción del vaso sanguíneo dorsal y de los cinco pares de arcos de la aorta que mantienen la sangre en movimiento.

capilares. Por cuanto la sangre se halla permanentemente en el interior del sistema de vasos sanguíneos, se dice que la lombriz de tierra posee un sistema «cerrado» de circulación. La bomba que impulsa la sangre hacia los capilares consiste de cinco pares de arcos aórticos (Fig. 14-1). Las contracciones musculares de las paredes de tales arcos impelen la sangre hacia los vasos sanguíneos ventrales. Los vasos ventrales llevan la sangre hacia la parte posterior del cuerpo de la lombriz, en donde se distribuye en un sistema de vasos sanguíneos cada vez más finos. Todos estos vasos terminan en capilares y es allí donde tiene lugar el intercambio entre los órganos y la sangre, y entre ésta y los tejidos. Una vez en los capilares, la sangre es conducida a través de un segundo sistema de vasos, los cuales a la vez la conducen al vaso sanguíneo dorsal. Este se contrae rítmicamente e impulsa la sangre hacia los arcos aórticos y hacia el extremo anterior del cuerpo de la lombriz.

14-3 UN SISTEMA «ABIERTO»: EL SALTAMONTES

El sistema circulatorio de los artrópodos difiere del de los anélidos en un aspecto importante. Solamente durante una parte del circuito de recorrido la sangre está confinada dentro de los vasos sanguíneos. El resto del recorrido tiene lugar en el interior de la cavidad del cuerpo. Este tipo de sistema circulatorio se conoce con el nombre de sistema circulatorio «abierto». El volumen de sangre que se requiere para el funcionamiento del sistema es mantenido dentro de un nivel adecuado mediante la reducción considerable del tamaño de la cavidad del cuerpo. La cavidad del cuerpo, de tamaño reducido, de los artrópodos se denomina hemocele. La eficiencia del flujo sanguíneo y de su distribución se obtiene mediante los compartimientos del hemocele, denominados senos.

En el saltamontes la porción cerrada del sistema circulatorio se limita al corazón de forma tubular alargada y a la aorta que se extiende a lo largo del lado dorsal del insecto (Fig. 14-2).

Fig. 14-2

El sistema circulatorio del saltamontes es «abierto». La sangre se halla confinada en los vasos solamente en una porción pequeña de su recorrido circulatorio a través del cuerpo.



El corazón bombea la sangre hacia los senos del hemocele en donde tiene lugar el intercambio de materiales. Movimientos coordinados de los músculos del cuerpo lentamente hacen volver la sangre hacia el seno que rodea el corazón, el seno dorsal. Entre dos contracciones sucesivas se abren las válvulas diminutas ubicadas en la pared del corazón y permiten la entrada de la sangre al corazón proveniente del seno dorsal, con lo cual se completa el circuito.

En la lombriz de tierra el líquido que circula es la sangre: está compuesto en su mayor parte de agua en la cual se hallan disueltos gases, azúcares, aminoácidos, sales y muchas otras moléculas y iones que intervienen en el metabolismo de la lombriz de tierra. La eficiencia de la sangre de la lombriz de tierra considerada como un medio de transporte de oxígeno, esta incrementada por la presencia del pigmento hemoglobina, capaz de portar oxígeno. Pero la hemoglobina de la lombriz de tierra no está confinada al interior de los glóbulos rojos sanguíneos, como ocurre en los humanos, sino que está disuelta en la sangre.

La sangre de la lombriz de tierra es conducida por un sistema de vasos sanguíneos complejo. Sin embargo, el intercambio de materiales entre la sangre y las células individuales únicamente puede llevarse a efecto en los vasos sanguíneos más delgados, denominados

Podría pensarse que el sistema circulatorio abierto del saltamontes resulte demasado, ineficiente comparado con el sistema cerrado de la lombriz de tierra. Sin embargo, debe tenerse en cuenta que hay una diferencia considerable en las funciones que deben cumplir los dos sistemas. Recuérdese que en el saltamontes el intercambio de oxígeno y de bióxido de carbono se lleva a cabo mediante un sistema traqueal. La sangre no toma parte en este proceso. Por consiguiente, en la sangre del saltamontes no está presente un pigmento portador de oxígeno. Mediante estudios experimentales se ha podido establecer claramente que el transporte de gases es el que impone los requerimientos más exigentes al sistema circulatorio. En ciertos animales, por ejemplo, el saltamontes y otros insectos, en donde el intercambio gaseoso es completamente independiente del sistema circulatorio, los requerimientos de este último son mucho menos severos que en los animales (por ejemplo, la lombriz de tierra) en los cuales las dos funciones se combinan.

En los artrópodos acuáticos, por ejemplo, el cangrejo, el sistema circulatorio sirve también para transportar oxígeno y bióxido de carbono hacia los tejidos y desde ellos. Un pigmento portador de oxígeno (la hemocianina), que se halla disuelta en la sangre, posibilita que un volumen dado de sangre pueda portar mayor cantidad de oxígeno que la que pudiera contener una solución acuosa. Se recordará que son las branquias los órganos de intercambio gaseoso en el cangrejo. Aunque el sistema circulatorio del cangrejo es «abierto» es significativo anotar que la porción «cerrada» del sistema de vasos es mucho más extensa que en el saltamontes.

tados por un solo vaso sanguíneo principal es considerablemente más grande que el área de la sección transversal de ese vaso sanguíneo. Esto podría compararse con lo que ocurre cuando una corriente estrechamente encajonada se extiende sobre una planicie. La fuerza y velocidad del flujo disminuye rápidamente. Lo mismo ocurre en una red de capilares. Téngase en cuenta, asimismo, que el intercambio gaseoso tiene que ocurrir en dos sitios diferentes: las branquias y los tejidos. En uno y otro sitio los intercambios ocurren exclusivamente mientras la sangre atraviesa los capilares. Por consiguiente, cuando la sangre atraviesa las branquias pierde la presión que hace posible su distribución rápida en los tejidos. Por otra parte, cuando la sangre atraviesa los capilares en los tejidos, pierde la presión que la impulsa rápidamente hacia las branquias. El sistema de dos corazones separados del calamar resuelve el problema de modo excelente.

Vale la pena agregar aquí que un sistema circulatorio cerrado con bombas separadas está presente también en las aves y en los mamíferos, sólo que las dos bombas están situadas una junto a otra. Mientras una mitad del corazón de un ave o de un mamífero impulsa la sangre hacia los pulmones, la otra mitad bombea la sangre hacia los tejidos. Pero el desarrollo evolutivo de bombas separadas en estos animales fue completamente independiente del desarrollo de las mismas en el calamar.

14-5 EL PRINCIPIO DE BOMBA SIMPLE: EL PEZ

En realidad los vertebrados primitivos poseen únicamente una bomba simple. Esta característica persiste aun en los peces recientes. La sangre procedente de las distintas regiones del cuerpo del pez penetra a una cámara de paredes delgadas, denominada aurícula. Mediante relajamiento del corazón, la sangre atraviesa una válvula y penetra en el ventrículo, de paredes musculares gruesas. Por medio de una contracción fuerte del ventrículo, la sangre es impulsada hacia la red de capilares de las branquias.

Allí tiene lugar el intercambio gaseoso. De las branquias la sangre pasa hacia las redes capilares numerosas del resto del cuerpo del pez. Allí tienen lugar los intercambios con los tejidos.

En seguida la sangre regresa al corazón. Este sistema circulatorio es «cerrado» por cuanto la sangre permanece, a través de todo el circuito, en el interior de los vasos (Fig. 14-4).

Aunque el sistema circulatorio descrito es adecuado para los peces, no es muy eficiente, en términos generales. Como ya se mencionó la presión sanguínea desciende fuertemente cuando la sangre ha fluído a través de una red de capilares. En los peces, una vez que la sangre ha fluído a través de las branquias, deja de ser impulsada vigorosamente por la pulsación del corazón.

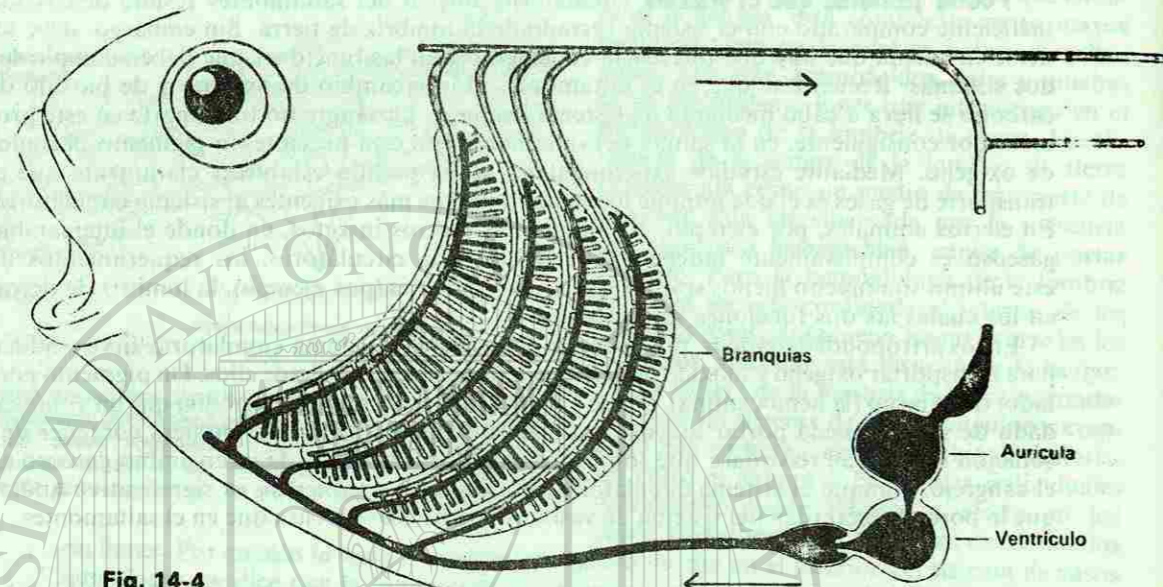


Fig. 14-4

Sistema circulatorio de un pez. La sangre pobre en oxígeno, (negro) es impulsada hacia las branquias. Muy poca presión queda para llevar la sangre rica en oxígeno (incolore) al resto del cuerpo.

14-6 EL SISTEMA DE TRES CÁMARAS: LA RANA Y LA LAGARTIJA

El corazón de los anfibios representa un avance en cierta forma con respecto al de los peces. El corazón de la rana consiste en tres cámaras principales, dos aurículas y un ventrículo. La aurícula derecha recibe sangre pobre en oxígeno procedente de los vasos sanguíneos (venas) que drenan los diferentes tejidos y órganos del cuerpo de la rana. La sangre rica en oxígeno procedente de los pulmones es llevada a la aurícula izquierda. La sangre de las dos aurículas pasa hacia un solo ventrículo (Fig. 14-5). Mediante contracción del ventrículo la sangre es impulsada hacia un vaso que se divide cerca del corazón en una rama izquierda y otra derecha. Cada una de estas ramificaciones se vuelve nuevamente a ramificar en tres arterias principales. Las arterias anteriores llevan la sangre a la cabeza y al cerebro de la rana. Los arcos sistémicos, situados en medio, llevan la sangre a los tejidos y órganos interiores del resto del cuerpo. Las arterias posteriores llevan la sangre a la piel y a los pulmones.

A primera vista podría pensarse que se pierde la ventaja de llevar la sangre pobre en oxígeno a una cámara del corazón y la sangre rica en oxígeno a otra cámara, si la sangre se mezcla en un solo ventrículo. De cierta manera esto es cierto. Sin embargo, el ventrículo está dividido parcialmente en dos cámaras estrechas que tienden a disminuir la mezcla de los dos tipos de sangre. Cuando el ventrículo se contrae, la mayor parte de la sangre pobre en oxígeno es impulsada, sin que haya una mezcla considerable, hacia las dos arterias que conducen a la piel y a los pulmones. Allí se carga de oxígeno fresco.

La sangre rica en oxígeno, proveniente de la aurícula izquierda, es enviada a las arterias que conducen al encéfalo en forma relativamente pura. Únicamente la sangre que atraviesa los

arcos sistémicos que conducen a las regiones restantes del cuerpo de la rana, se mezcla completamente, pero aun así, contiene suficiente oxígeno para abastecer las necesidades de los órganos que irriga.

Nótese que la dificultad ocasionada por el descenso de la presión en los capilares se contrarresta en el sistema circulatorio de la rana. Tanto los órganos de intercambio gaseoso como los tejidos interiores del cuerpo reciben sangre, a presión normal, debido a la contracción del ventrículo.

Los reptiles presentan además otra modificación del corazón. En la lagartija un tabique muscular divide parcialmente el ventrículo (Fig. 14-5). Cuando el ventrículo se contrae, una abertura presente en el tabique se cierra y el ventrículo momentáneamente se divide en dos cámaras completamente separadas. Esto impide la mezcla de los dos tipos de sangre. La mitad izquierda del ventrículo bombea sangre rica en oxígeno (proveniente de la aurícula izquierda) hacia el cuerpo. La mitad derecha del ventrículo impulsa la sangre pobre en oxígeno (proveniente de la aurícula derecha) hacia los pulmones.

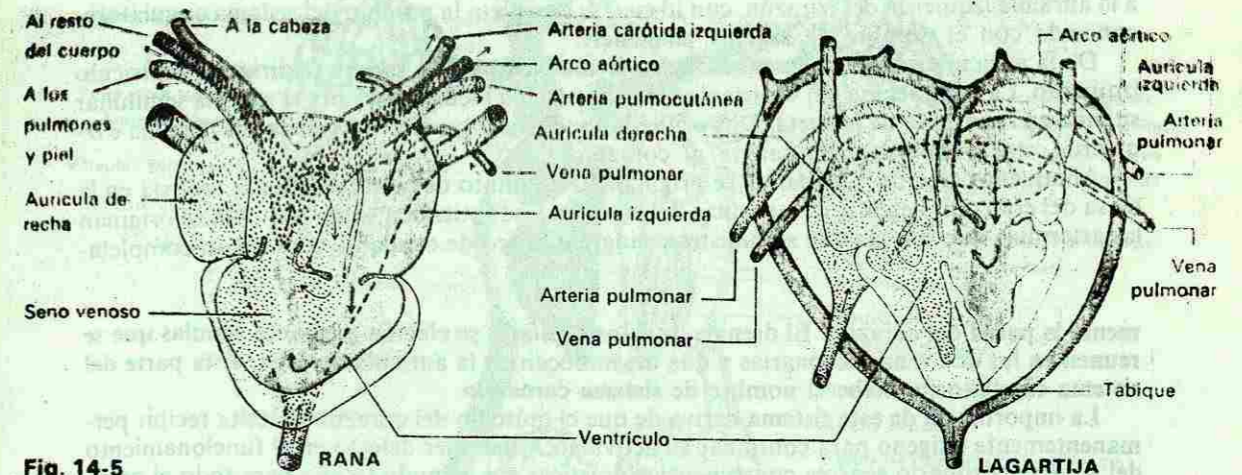


Fig. 14-5

Comparación entre el corazón de un anfibio (izquierda) y el corazón de un reptil (derecha). En el corazón de los reptiles la sangre pobre en oxígeno (punteada) no se mezcla con la sangre rica en oxígeno (gris).

14-7 EL SISTEMA DE CUATRO CÁMARAS: AVES Y MAMÍFEROS

En el corazón de las aves y los mamíferos el tabique es completo. Esto produce la formación de dos bombas completamente separadas. La aurícula derecha recibe sangre pobre en oxígeno (desoxigenada) proveniente del cuerpo. El ventrículo derecho impele esta sangre hacia los pulmones en donde se libera el bióxido de carbono y la sangre se carga de oxígeno puro. La sangre oxigenada regresa a la aurícula izquierda, sigue hacia el ventrículo izquierdo y desde allí es bombeada hacia todos los órganos y tejidos del cuerpo. Probablemente no sea coincidencia que los únicos grupos de animales de sangre caliente (homeotérmicos) sean las aves y los mamíferos provistos de dos sistemas circulatorios separados. Uno de estos sistemas está encargado del intercambio gaseoso con el ambiente, el otro sirve para el intercambio gaseoso con los tejidos. La eficiencia de estos dos sistemas circulatorios separados asegura una rata elevada de respiración celular, de la cual, a la vez, depende su condición homeotérmica.

EL SISTEMA CIRCULATORIO EN EL HOMBRE

14-8 EL CORAZÓN

El corazón está situado aproximadamente en el centro de la cavidad torácica. Está rodeado por una membrana protectora, el pericardio (Fig. 14-6). La sangre desoxigenada proveniente del cuerpo penetra en la aurícula derecha. Cuando la aurícula se contrae la sangre es impulsada a través de la válvula tricúspide y pasa al ventrículo derecho. El nombre tricúspide tiene relación con los tres pliegues de tejido que cierran el orificio que comunica la aurícula derecha y el ventrículo derecho. El cierre de estos pliegues o cúspides se regula por medio de franjas de tejido conjuntivo, los tendones papilares. Estos a su vez son activados por los músculos papilares situados en la pared del ventrículo. Cuando los músculos papilares se contraen, la válvula tricúspide se abre y la sangre pasa de la aurícula al ventrículo; la contracción del ventrículo cierra entonces la válvula tricúspide, simultáneamente, pero la válvula semilunar se abre. Esta válvula está situada en el orificio de entrada de la arteria pulmonar. La sangre penetra en la arteria pulmonar, la cual cerca del corazón se divide en una rama derecha y otra izquierda que conducen al pulmón derecho e izquierdo respectivamente. Estas arterias una vez en los pulmones se ramifican y vuelven a ramificarse para formar arteriolas. Las arte-

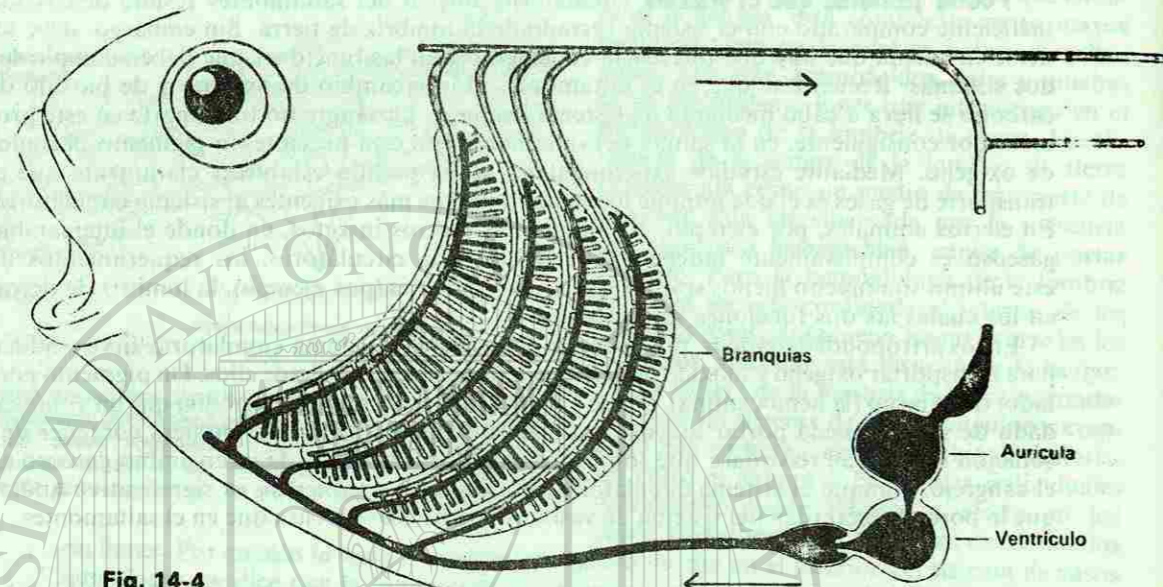


Fig. 14-4

Sistema circulatorio de un pez. La sangre pobre en oxígeno, (negro) es impulsada hacia las branquias. Muy poca presión queda para llevar la sangre rica en oxígeno (incolores) al resto del cuerpo.

14-6 EL SISTEMA DE TRES CÁMARAS: LA RANA Y LA LAGARTIJA

El corazón de los anfibios representa un avance en cierta forma con respecto al de los peces. El corazón de la rana consiste en tres cámaras principales, dos aurículas y un ventrículo. La aurícula derecha recibe sangre pobre en oxígeno procedente de los vasos sanguíneos (venas) que drenan los diferentes tejidos y órganos del cuerpo de la rana. La sangre rica en oxígeno procedente de los pulmones es llevada a la aurícula izquierda. La sangre de las dos aurículas pasa hacia un solo ventrículo (Fig. 14-5). Mediante contracción del ventrículo la sangre es impulsada hacia un vaso que se divide cerca del corazón en una rama izquierda y otra derecha. Cada una de estas ramificaciones se vuelve nuevamente a ramificar en tres arterias principales. Las arterias anteriores llevan la sangre a la cabeza y al cerebro de la rana. Los arcos sistémicos, situados en medio, llevan la sangre a los tejidos y órganos interiores del resto del cuerpo. Las arterias posteriores llevan la sangre a la piel y a los pulmones.

A primera vista podría pensarse que se pierde la ventaja de llevar la sangre pobre en oxígeno a una cámara del corazón y la sangre rica en oxígeno a otra cámara, si la sangre se mezcla en un solo ventrículo. De cierta manera esto es cierto. Sin embargo, el ventrículo está dividido parcialmente en dos cámaras estrechas que tienden a disminuir la mezcla de los dos tipos de sangre. Cuando el ventrículo se contrae, la mayor parte de la sangre pobre en oxígeno es impulsada, sin que haya una mezcla considerable, hacia las dos arterias que conducen a la piel y a los pulmones. Allí se carga de oxígeno fresco.

La sangre rica en oxígeno, proveniente de la aurícula izquierda, es enviada a las arterias que conducen al encéfalo en forma relativamente pura. Únicamente la sangre que atraviesa los

arcos sistémicos que conducen a las regiones restantes del cuerpo de la rana, se mezcla completamente, pero aun así, contiene suficiente oxígeno para abastecer las necesidades de los órganos que irriga.

Nótese que la dificultad ocasionada por el descenso de la presión en los capilares se contrarresta en el sistema circulatorio de la rana. Tanto los órganos de intercambio gaseoso como los tejidos interiores del cuerpo reciben sangre, a presión normal, debido a la contracción del ventrículo.

Los reptiles presentan además otra modificación del corazón. En la lagartija un tabique muscular divide parcialmente el ventrículo (Fig. 14-5). Cuando el ventrículo se contrae, una abertura presente en el tabique se cierra y el ventrículo momentáneamente se divide en dos cámaras completamente separadas. Esto impide la mezcla de los dos tipos de sangre. La mitad izquierda del ventrículo bombea sangre rica en oxígeno (proveniente de la aurícula izquierda) hacia el cuerpo. La mitad derecha del ventrículo impulsa la sangre pobre en oxígeno (proveniente de la aurícula derecha) hacia los pulmones.

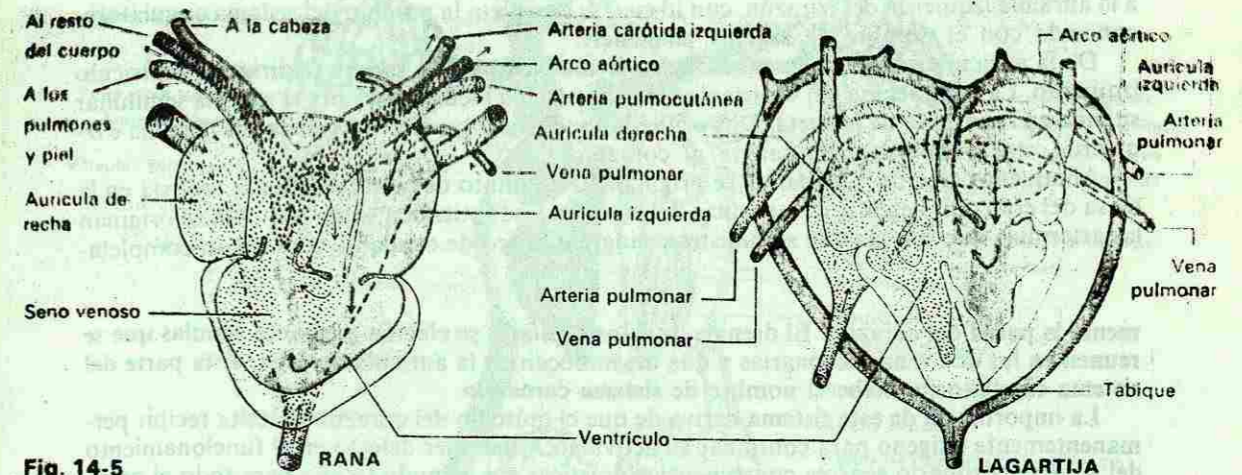


Fig. 14-5

Comparación entre el corazón de un anfibio (izquierda) y el corazón de un reptil (derecha). En el corazón de los reptiles la sangre pobre en oxígeno (punteada) no se mezcla con la sangre rica en oxígeno (gris).

14-7 EL SISTEMA DE CUATRO CÁMARAS: AVES Y MAMÍFEROS

En el corazón de las aves y los mamíferos el tabique es completo. Esto produce la formación de dos bombas completamente separadas. La aurícula derecha recibe sangre pobre en oxígeno (desoxigenada) proveniente del cuerpo. El ventrículo derecho impele esta sangre hacia los pulmones en donde se libera el bióxido de carbono y la sangre se carga de oxígeno puro. La sangre oxigenada regresa a la aurícula izquierda, sigue hacia el ventrículo izquierdo y desde allí es bombeada hacia todos los órganos y tejidos del cuerpo. Probablemente no sea coincidencia que los únicos grupos de animales de sangre caliente (homeotérmicos) sean las aves y los mamíferos provistos de dos sistemas circulatorios separados. Uno de estos sistemas está encargado del intercambio gaseoso con el ambiente, el otro sirve para el intercambio gaseoso con los tejidos. La eficiencia de estos dos sistemas circulatorios separados asegura una rata elevada de respiración celular, de la cual, a la vez, depende su condición homeotérmica.

EL SISTEMA CIRCULATORIO EN EL HOMBRE

14-8 EL CORAZÓN

El corazón está situado aproximadamente en el centro de la cavidad torácica. Está rodeado por una membrana protectora, el pericardio (Fig. 14-6). La sangre desoxigenada proveniente del cuerpo penetra en la aurícula derecha. Cuando la aurícula se contrae la sangre es impulsada a través de la válvula tricúspide y pasa al ventrículo derecho. El nombre tricúspide tiene relación con los tres pliegues de tejido que cierran el orificio que comunica la aurícula derecha y el ventrículo derecho. El cierre de estos pliegues o cúspides se regula por medio de franjas de tejido conjuntivo, los tendones papilares. Estos a su vez son activados por los músculos papilares situados en la pared del ventrículo. Cuando los músculos papilares se contraen, la válvula tricúspide se abre y la sangre pasa de la aurícula al ventrículo; la contracción del ventrículo cierra entonces la válvula tricúspide, simultáneamente, pero la válvula semilunar se abre. Esta válvula está situada en el orificio de entrada de la arteria pulmonar. La sangre penetra en la arteria pulmonar, la cual cerca del corazón se divide en una rama derecha y otra izquierda que conducen al pulmón derecho e izquierdo respectivamente. Estas arterias una vez en los pulmones se ramifican y vuelven a ramificarse para formar arteriolas. Las arte-

riolas llevan la sangre a las redes capilares de los pulmones. Allí la sangre se deshace del bióxido de carbono y se carga de oxígeno fresco. Las redes de capilares de los pulmones son drenados mediante vasos denominados **vénulas**. Estas a la vez son tributarias de las **venas pulmonares**. Mediante cuatro venas pulmonares (dos de cada pulmón) la sangre oxigenada regresa a la aurícula izquierda del corazón, con lo cual se completa la porción del sistema circulatorio conocida con el nombre de **sistema pulmonar**.

De la aurícula izquierda, a través de la **válvula bicúspide**, la sangre se dirige al ventrículo izquierdo. La contracción del ventrículo cierra la válvula bicúspide y abre la válvula semilunar situada en la entrada de la **aorta**. Dos orificios conducen a las **arterias coronarias** derecha e izquierda, que suministran la sangre al corazón.

Aunque las arterias coronarias se originan en un punto de la aorta situada todavía en la masa del corazón, llegan a la superficie del corazón y se extienden sobre ella. Allí se originan las arteriolas que son las que suministran sangre a la red de capilares que irrigan completa-

mente la pared del corazón. El drenaje de estos capilares se efectúa mediante vénulas que se reúnen en las dos venas coronarias y que desembocan en la aurícula derecha. Esta parte del sistema circulatorio recibe el nombre de **sistema coronario**.

La importancia de este sistema deriva de que el músculo del corazón necesita recibir permanentemente oxígeno para continuar su actividad. Cualquier defecto en el funcionamiento del sistema coronario acarrea consecuencias drásticas y a menudo fatales para todo el organismo. Desafortunadamente el sistema coronario es particularmente susceptible de sufrir desperfectos en su funcionamiento. Las arterias coronarias se originan en el punto de mayor presión sanguínea del sistema circulatorio. La alta presión a la cual están sometidas frecuentemente produce desgastes prematuros de las paredes. El desgaste puede manifestarse en una pérdida de elasticidad de las paredes arteriales, lo cual reduce la cantidad de sangre que fluye a través de las arterias coronarias, disminuyendo así la cantidad de oxígeno suministrada al corazón. A menudo se acumulan depósitos de grasas en el interior de la pared de las arterias coronarias que estrechan su diámetro y disminuyen la cantidad de sangre que por ellas puede fluir. En cualquiera de estos casos el oxígeno suministrado al corazón puede resultar inadecuado, sobre todo si el organismo está sometido a esfuerzos. Cuando esto ocurre se presentan los fuertes dolores sintomáticos de la **angina de pecho**.

Los depósitos de grasa en el interior de las arterias coronarias o de las arterias menores pueden también tener por consecuencia la formación de coágulos de sangre. Estas masas sólidas impiden el flujo de la sangre a través del vaso y de la red de capilares. Esto se conoce con el nombre de **oclusión coronaria**, o ataque cardíaco. La región del corazón cuyo suministro de oxígeno se ha suspendido fallece rápidamente debido a la falta de oxígeno. Si el área afectada no es demasiado grande, las regiones restantes del corazón pueden a veces compensar el daño ocasionado; pero, con mucha frecuencia, el área afectada del corazón es tan grande que el corazón deja de funcionar y se produce la muerte. Más del 25 por 100 de los casos de defunción de norteamericanos adultos de sexo masculino se deben a oclusión coronaria.

14-9 LOS VASOS SANGUINEOS SISTEMICOS

El resto del sistema circulatorio del hombre se denomina sistema circulatorio sistémico o corporal. La Fig. 14-7 muestra las ramificaciones principales de este sistema. La sangre de la aorta pasa a diferentes arterias principales, las cuales bañan todas las partes del cuerpo. La sangre se mueve por medio de la presión ejercida por la contracción del ventrículo izquierdo. La oleada de sangre que se produce cada vez que se contrae el ventrículo izquierdo se transmite a través de las paredes musculares elásticas de todo el sistema arterial. Esto se pone en evidencia en el **pulso**. Aun en los períodos de relajamiento del corazón (diástole) subsiste cierta presión en el sistema arterial. Cuando el corazón se contrae (sístole) la presión aumenta.

La medición de la presión sanguínea es una comprobación clínica frecuente. Esta medida se expresa siempre en forma fraccionaria, por ejemplo, 120/80. El numerador de la fracción representa la presión de la sangre arterial durante la sístole. La unidad de medida son milímetros de mercurio; en el ejemplo anterior, la presión medida sería equivalente a la producida por una columna de mercurio de 120 mm de altura. El denominador indica la presión durante la diástole. Aunque la presión arterial de un individuo dado varía considerablemente en diferentes momentos, una presión sanguínea alta puede ser el síntoma de la causa de numerosas dolencias.

Cuando una arteria se rompe, la sangre fluye hacia el exterior a borbotones debido a la presión ejercida por el ventrículo izquierdo. Puede producirse una hemorragia severa. Afortunadamente las arterias yacen en regiones más profundas del cuerpo, con respecto a las venas; por lo tanto, es menos probable que sufran deterioros. Sin embargo, si llegase a ocurrir hemorragia arterial es importante ejercer presión cerca del sitio donde se ha producido la ruptura, pero del lado del corazón.

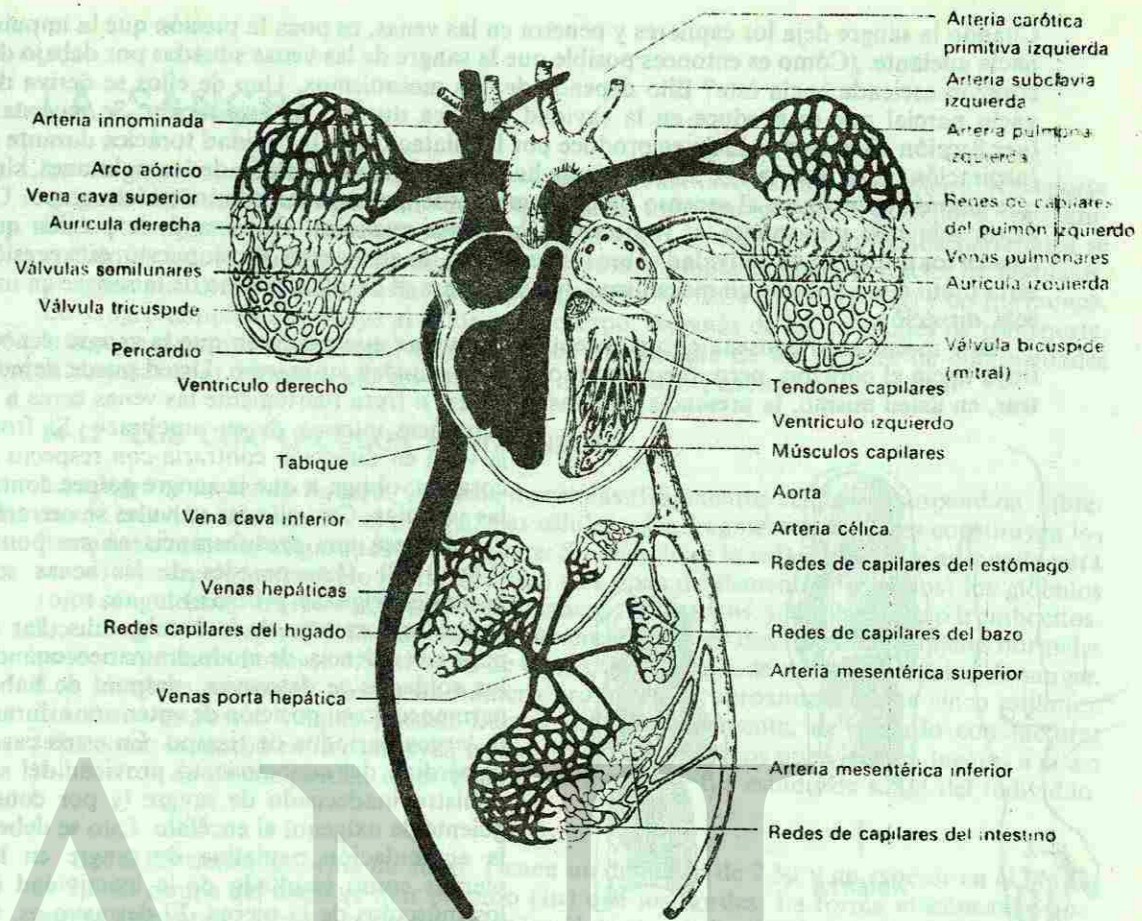


Fig. 14-6

El corazón humano y el esquema del recorrido de la sangre a través de los pulmones y de las vísceras. La sangre oxigenada se representa mediante la sección incolora. La sangre desoxigenada se representa en negro.

14-10 LOS CAPILARES

Como se dijo anteriormente, la presión de la sangre arterial se disipa en gran medida cuando la sangre penetra en los capilares. Los capilares son vasos diminutos cuyo diámetro no es superior al de un glóbulo rojo (8 μ) aproximadamente. Por tanto, estos corpúsculos atraviesan el capilar en una sola fila (Fig. 14-13). Pero aunque el diámetro de un solo capilar es bastante pequeño, el número de capilares que se derivan de una sola arteriola es tan elevado que se produce un incremento del área de la sección transversal total disponible para el flujo de la sangre. Se ha estimado que existen 96.000 km de capilares en un humano adulto.

Las paredes de los capilares consisten de una sola capa de células epiteliales. A través de estas paredes tiene lugar el intercambio entre la sangre y los tejidos. Si bien las redes de los capilares no son tan conspicuas como el corazón y los vasos principales, son ellas las que efectúan las funciones de intercambio del sistema circulatorio. En sentido estricto el corazón

y los vasos sanguíneos principales son las partes accesorias del sistema circulatorio y no las principales como podría pensarse. Su función consiste simplemente en el suministro de sangre y en el transporte de la sangre de la vasta red de capilares.

Se ha calculado que el área de la superficie disponible para intercambios en las redes de capilares es equivalente, aproximadamente, a 0,40 hectáreas (4.007 m²). Aparte de la longitud y área impresionantes, las redes de capilares del cuerpo humano tienen también un volumen considerable. En realidad, su volumen total es mayor que el volumen de la sangre (cinco litros). Esto significa que no todos las redes de capilares pueden funcionar simultáneamente y permanecer abiertas. Como habremos de verlo, en el organismo sano operan varios mecanismos que determinan qué redes (en un determinado momento), pueden estar abiertas y cuáles pueden estar cerradas.

14-11 RETORNO DE LA SANGRE AL CORAZON

Cuando la sangre deja los capilares y penetra en las venas, es poca la presión que la impulsa hacia adelante. ¿Cómo es entonces posible que la sangre de las venas situadas por debajo del corazón ascienda hacia éste? Ello depende de dos mecanismos. Uno de ellos se deriva del vacío parcial que se produce en la cavidad torácica durante la inspiración. Se recordará (ver Sección 13-8) que el vacío se produce por la dilatación de la cavidad torácica durante la inspiración. Esta, por tanto, no solamente hace posible la ventilación de los pulmones, sino que además contribuye al ascenso de la sangre desde las regiones inferiores del cuerpo. Un factor aún más importante, al respecto, es la **bomba muscular**. Consiste en la presión que ejercen los músculos en actividad sobre las venas que los atraviesan. Por supuesto, esta presión sería inútil si no hubiese un mecanismo que asegurara el desplazamiento de la sangre en una sola dirección.

Este mecanismo consiste en un sistema de válvulas que permiten que la sangre venosa fluya hacia el corazón, pero que al mismo tiempo impiden su regreso. Usted puede demostrar, en usted mismo, la presencia de estas válvulas, si frota fuertemente las venas cerca a la

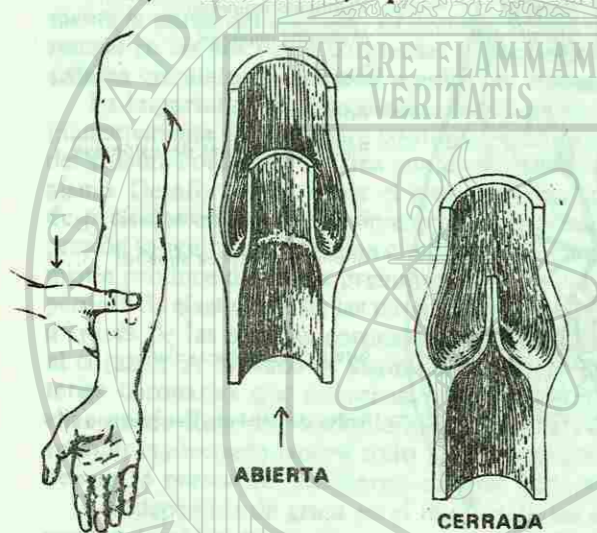


Fig. 14-8

Demostración de la presencia de válvulas en las venas de los brazos. Si se obliga a la sangre a regresar hacia una válvula cerrada, se produce una protuberancia en la vena, en el sitio junto a la válvula.

superficie interior de su antebrazo. Si frota la vena en dirección contraria con respecto al corazón, obliga a que la sangre golpee contra las válvulas. Con ello las válvulas se cerrarán y aparecerá una protuberancia en ese punto (Fig. 14-8). (Las paredes de las venas son bastante delgadas y flojas.)

La importancia de la bomba muscular se pone en evidencia, de modo dramático, cuando los soldados se desmayan, después de haber permanecido en posición de «atención» durante largos periodos de tiempo. En estos casos la pérdida del conocimiento proviene del suministro inadecuado de sangre (y por consiguiente de oxígeno) al encéfalo. Esto se debe a la acumulación paulatina de sangre en las piernas como resultado de la inactividad de los músculos de la pierna. El desmayo es, en cierta forma, un excelente mecanismo de autoprotección en estos casos. Al pasar el cuerpo de la posición vertical a la posición horizontal, el corazón se sitúa al mismo nivel de las piernas, con lo cual la sangre de las piernas ya no necesita recorrer varios pies en contra de la

gravedad: de esta manera pronto se restablece la circulación normal. El desmayo es más frecuente en los reclutas que entre los soldados veteranos. Estos últimos saben que flexionando ligeramente las rodillas y moviendo disimuladamente los músculos de la pantorrilla se evita el desmayo. Estas acciones ayudan a mantener el flujo de la sangre venosa en dirección ascendente.

El desarrollo de los aviones de alta velocidad (incluyendo cápsulas espaciales) ha creado un sinnúmero de problemas de fisiología humana a las cuales se exponen los tripulantes. Uno de éstos es la fuerza de gravedad (o «G») que se produce al elevarse de un vacío o en el momento de abandonar o de reincorporarse a la atmósfera terrestre. Estas fuerzas gravitacionales pueden impedir el regreso de la sangre de las partes inferiores del cuerpo al corazón y producir desmayo o «vértigo» en un momento crucial. Este problema ha podido ser resuelto mediante la confección de trajes de antigravedad. Las paredes de estos trajes se inflan con aire comprimido cuando comienza a aumentar la fuerza de gravedad. La presión que se ejerce sobre el cuerpo (y por consiguiente en las venas, las cuales por lo general están situadas cerca a la superficie) obliga el regreso de la sangre al corazón en contra de las fuerzas «G».

Debido a la escasa magnitud de las fuerzas que intervienen en el retorno de la sangre por las venas, el flujo es bastante uniforme. La sangre fluye en las venas en forma de una corriente continua y suave. Por esta razón y debido a que las venas yacen cerca a la superficie, es relativamente fácil controlar una hemorragia. Ello, sin embargo, debe hacerse mediante aplicación de presión al otro lado del corte y no en el lado más cercano al corazón.

Es un error muy frecuente pensar que las arterias son los vasos sanguíneos que llevan sangre oxigenada (rojo brillante) y que las venas son los vasos que portan sangre desoxigenada (rojo oscuro). Si bien este es el caso más frecuente en los humanos, hay una excepción sorprendente. ¿Podría usted pensar de qué se trata? Las arterias, por consiguiente, deben ser definidas como aquellos vasos que portan sangre del corazón hacia afuera. Las venas son aquellos vasos que portan sangre hacia el corazón.

LA SANGRE

La sangre es el medio de transporte del sistema circulatorio. Esta no solamente transporta oxígeno hacia los tejidos y bióxido de carbono hacia los pulmones desde los tejidos, sino también otros materiales, los cuales distribuye por todo el cuerpo. Entre estos materiales se encuentran moléculas alimenticias solubles (glucosa, aminoácidos), desperdicios metabólicos, por ejemplo, urea, iones de varias sales (por ejemplo Na^+ , Ca^{++} , Cl^- , HCO_3^-) y las hormonas. La sangre también distribuye el calor en el cuerpo. Además de las funciones de transporte, la sangre desempeña un papel importante en el combate de los agentes de enfermedades infecciosas (por ejemplo, ciertos bacterios) que pueden penetrar en el cuerpo.

14-12 LOS CORPUSCULOS SANGUINEOS

La sangre es un tejido líquido. Consiste de células (fragmentos celulares) suspendidas libremente en un medio acuoso, el plasma. Las células y los fragmentos celulares constituyen los llamados elementos «figurados» de la sangre. Su tamaño es lo suficientemente adecuado para ser vistos con el microscopio de luz. Existen tres tipos de elementos figurados: los glóbulos rojos sanguíneos o eritrocitos, los glóbulos blancos o leucocitos, y las plaquetas o trombocitos.

1. Los **glóbulos rojos** (GRS). Superan en número a los otros dos tipos. Las mujeres normales poseen aproximadamente 4.5 millones de estas células por cada milímetro cúbico de sangre. Los hombres normales poseen un número promedio de aproximadamente cinco millones. Sin embargo, estos valores pueden fluctuar considerablemente, de acuerdo con factores tales como la altitud en la cual viven las personas (los peruanos que viven en lugares a cinco mil metros de altura pueden tener unos 8.3 millones) y del estado de salud del individuo.

Los GRS tienen la forma de disco. Tienen un diámetro de 7.5μ y un espesor en el borde de 2μ . El centro del disco es más delgado (1μ) que los bordes. La forma «bicóncava» que resulta aumenta el área de la superficie de la célula, con la cual se hace más rápido el intercambio de gases entre el GRS y el plasma.

En los adultos los GRS se producen en células especiales (Fig. 14-9) localizadas en la médula de los huesos, particularmente de las costillas, del esternón y de las vértebras. Al principio los GRS poseen un núcleo y pocas cantidades de hemoglobina. Sin embargo, a medida que maduran, la cantidad de hemoglobina presente en la célula aumenta hasta que se alcanza la cifra de 280 millones de moléculas, lo cual representa el 90 por 100 del peso seco de las células. Al final de este proceso de síntesis de hemoglobina el núcleo abandona la célula. Probablemente la ausencia de núcleo determina un límite definido en la vida de estas células. La vida de los GRS dura aproximadamente 120 días.

La muerte de un GRS ocurre cuando la membrana celular se rompe en el momento de ocurrirse a través de un capilar. Los fragmentos de la célula rota son ingeridos por células fagocíticas presentes en el hígado en una estructura en forma de saco denominada bazo. La mayor parte del hierro presente en las moléculas de hemoglobina es recuperada; el resto de la molécula se descompone. Algunos de los productos resultantes —los pigmentos biliares— son secretados por el hígado junto con la bilis. Se ha calculado que cada segundo mueren de uno a dos millones de GRS, los cuales son transformados por el hígado y el bazo.

La pérdida continua de GRS normalmente es compensada mediante la acción de la médula de los huesos; en efecto, la médula de los huesos puede producir, si es necesario, glóbulos rojos a una rata cuatro veces, o más, mayor que la rata de destrucción normal. Por ejemplo, después de una hemorragia fuerte (o después de una donación de sangre) la médula de los huesos rápidamente restituye el contenido normal de glóbulos rojos en la sangre.

Bajo ciertas circunstancias la rata de pérdida de GRS es mayor que la rata de formación de GRS. Cuando esto ocurre la concentración de GRS en la sangre disminuye y se dice que ese individuo sufre de **anemia**. Por lo general, las distintas formas de anemia responden satisfactoriamente a tratamiento médico.

2. Los **glóbulos blancos** (GBS) son menos numerosos que los glóbulos rojos. La proporción numérica entre estos dos tipos es aproximadamente de 1 : 700. Existen cinco tipos diferentes

14-11 RETORNO DE LA SANGRE AL CORAZON

Cuando la sangre deja los capilares y penetra en las venas, es poca la presión que la impulsa hacia adelante. ¿Cómo es entonces posible que la sangre de las venas situadas por debajo del corazón ascienda hacia éste? Ello depende de dos mecanismos. Uno de ellos se deriva del vacío parcial que se produce en la cavidad torácica durante la inspiración. Se recordará (ver Sección 13-8) que el vacío se produce por la dilatación de la cavidad torácica durante la inspiración. Esta, por tanto, no solamente hace posible la ventilación de los pulmones, sino que además contribuye al ascenso de la sangre desde las regiones inferiores del cuerpo. Un factor aún más importante, al respecto, es la **bomba muscular**. Consiste en la presión que ejercen los músculos en actividad sobre las venas que los atraviesan. Por supuesto, esta presión sería inútil si no hubiese un mecanismo que asegurara el desplazamiento de la sangre en una sola dirección.

Este mecanismo consiste en un sistema de válvulas que permiten que la sangre venosa fluya hacia el corazón, pero que al mismo tiempo impiden su regreso. Usted puede demostrar, en usted mismo, la presencia de estas válvulas, si frota fuertemente las venas cerca a la

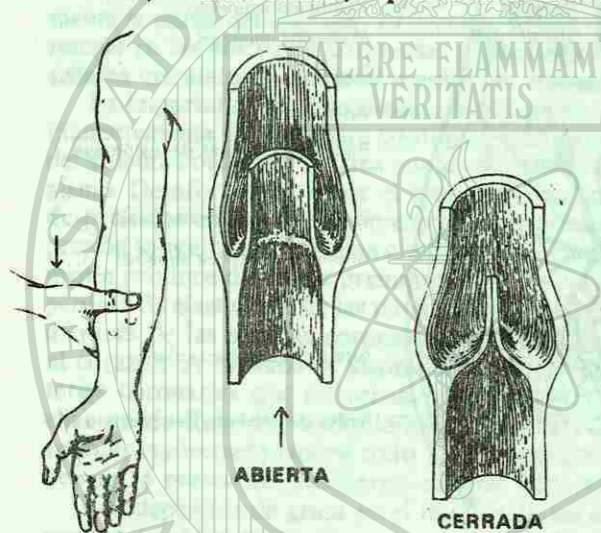


Fig. 14-8

Demostración de la presencia de válvulas en las venas de los brazos. Si se obliga a la sangre a regresar hacia una válvula cerrada, se produce una protuberancia en la vena, en el sitio junto a la válvula.

superficie interior de su antebrazo. Si frota la vena en dirección contraria con respecto al corazón, obliga a que la sangre golpee contra las válvulas. Con ello las válvulas se cerrarán y aparecerá una protuberancia en ese punto (Fig. 14-8). (Las paredes de las venas son bastante delgadas y flojas.)

La importancia de la bomba muscular se pone en evidencia, de modo dramático, cuando los soldados se desmayan, después de haber permanecido en posición de «atención» durante largos periodos de tiempo. En estos casos la pérdida del conocimiento proviene del suministro inadecuado de sangre (y por consiguiente de oxígeno) al encéfalo. Esto se debe a la acumulación paulatina de sangre en las piernas como resultado de la inactividad de los músculos de la pierna. El desmayo es, en cierta forma, un excelente mecanismo de autoprotección en estos casos. Al pasar el cuerpo de la posición vertical a la posición horizontal, el corazón se sitúa al mismo nivel de las piernas, con lo cual la sangre de las piernas ya no necesita recorrer varios pies en contra de la

gravedad: de esta manera pronto se restablece la circulación normal. El desmayo es más frecuente en los reclutas que entre los soldados veteranos. Estos últimos saben que flexionando ligeramente las rodillas y moviendo disimuladamente los músculos de la pantorrilla se evita el desmayo. Estas acciones ayudan a mantener el flujo de la sangre venosa en dirección ascendente.

El desarrollo de los aviones de alta velocidad (incluyendo cápsulas espaciales) ha creado un sinnúmero de problemas de fisiología humana a las cuales se exponen los tripulantes. Uno de éstos es la fuerza de gravedad (o «G») que se produce al elevarse de un vacío o en el momento de abandonar o de reincorporarse a la atmósfera terrestre. Estas fuerzas gravitacionales pueden impedir el regreso de la sangre de las partes inferiores del cuerpo al corazón y producir desmayo o «vértigo» en un momento crucial. Este problema ha podido ser resuelto mediante la confección de trajes de antigravedad. Las paredes de estos trajes se inflan con aire comprimido cuando comienza a aumentar la fuerza de gravedad. La presión que se ejerce sobre el cuerpo (y por consiguiente en las venas, las cuales por lo general están situadas cerca a la superficie) obliga el regreso de la sangre al corazón en contra de las fuerzas «G».

Debido a la escasa magnitud de las fuerzas que intervienen en el retorno de la sangre por las venas, el flujo es bastante uniforme. La sangre fluye en las venas en forma de una corriente continua y suave. Por esta razón y debido a que las venas yacen cerca a la superficie, es relativamente fácil controlar una hemorragia. Ello, sin embargo, debe hacerse mediante aplicación de presión al otro lado del corte y no en el lado más cercano al corazón.

Es un error muy frecuente pensar que las arterias son los vasos sanguíneos que llevan sangre oxigenada (rojo brillante) y que las venas son los vasos que portan sangre desoxigenada (rojo oscuro). Si bien este es el caso más frecuente en los humanos, hay una excepción sorprendente. ¿Podría usted pensar de qué se trata? Las arterias, por consiguiente, deben ser definidas como aquellos vasos que portan sangre del corazón hacia afuera. Las venas son aquellos vasos que portan sangre hacia el corazón.

LA SANGRE

La sangre es el medio de transporte del sistema circulatorio. Esta no solamente transporta oxígeno hacia los tejidos y bióxido de carbono hacia los pulmones desde los tejidos, sino también otros materiales, los cuales distribuye por todo el cuerpo. Entre estos materiales se encuentran moléculas alimenticias solubles (glucosa, aminoácidos), desperdicios metabólicos, por ejemplo, urea, iones de varias sales (por ejemplo Na^+ , Ca^{++} , Cl^- , HCO_3^-) y las hormonas. La sangre también distribuye el calor en el cuerpo. Además de las funciones de transporte, la sangre desempeña un papel importante en el combate de los agentes de enfermedades infecciosas (por ejemplo, ciertos bacterios) que pueden penetrar en el cuerpo.

14-12 LOS CORPUSCULOS SANGUINEOS

La sangre es un tejido líquido. Consiste de células (fragmentos celulares) suspendidas libremente en un medio acuoso, el plasma. Las células y los fragmentos celulares constituyen los llamados elementos «figurados» de la sangre. Su tamaño es lo suficientemente adecuado para ser vistos con el microscopio de luz. Existen tres tipos de elementos figurados: los glóbulos rojos sanguíneos o eritrocitos, los glóbulos blancos o leucocitos, y las plaquetas o trombocitos.

1. Los **glóbulos rojos** (GRS). Superan en número a los otros dos tipos. Las mujeres normales poseen aproximadamente 4.5 millones de estas células por cada milímetro cúbico de sangre. Los hombres normales poseen un número promedio de aproximadamente cinco millones. Sin embargo, estos valores pueden fluctuar considerablemente, de acuerdo con factores tales como la altitud en la cual viven las personas (los peruanos que viven en lugares a cinco mil metros de altura pueden tener unos 8.3 millones) y del estado de salud del individuo.

Los GRS tienen la forma de disco. Tienen un diámetro de 7.5μ y un espesor en el borde de 2μ . El centro del disco es más delgado (1μ) que los bordes. La forma «bicóncava» que resulta aumenta el área de la superficie de la célula, con la cual se hace más rápido el intercambio de gases entre el GRS y el plasma.

En los adultos los GRS se producen en células especiales (Fig. 14-9) localizadas en la médula de los huesos, particularmente de las costillas, del esternón y de las vértebras. Al principio los GRS poseen un núcleo y pocas cantidades de hemoglobina. Sin embargo, a medida que maduran, la cantidad de hemoglobina presente en la célula aumenta hasta que se alcanza la cifra de 280 millones de moléculas, lo cual representa el 90 por 100 del peso seco de las células. Al final de este proceso de síntesis de hemoglobina el núcleo abandona la célula. Probablemente la ausencia de núcleo determina un límite definido en la vida de estas células. La vida de los GRS dura aproximadamente 120 días.

La muerte de un GRS ocurre cuando la membrana celular se rompe en el momento de ocurrirse a través de un capilar. Los fragmentos de la célula rota son ingeridos por células fagocíticas presentes en el hígado en una estructura en forma de saco denominada bazo. La mayor parte del hierro presente en las moléculas de hemoglobina es recuperada; el resto de la molécula se descompone. Algunos de los productos resultantes —los pigmentos biliares— son secretados por el hígado junto con la bilis. Se ha calculado que cada segundo mueren de uno a dos millones de GRS, los cuales son transformados por el hígado y el bazo.

La pérdida continua de GRS normalmente es compensada mediante la acción de la médula de los huesos; en efecto, la médula de los huesos puede producir, si es necesario, glóbulos rojos a una rata cuatro veces, o más, mayor que la rata de destrucción normal. Por ejemplo, después de una hemorragia fuerte (o después de una donación de sangre) la médula de los huesos rápidamente restituye el contenido normal de glóbulos rojos en la sangre.

Bajo ciertas circunstancias la rata de pérdida de GRS es mayor que la rata de formación de GRS. Cuando esto ocurre la concentración de GRS en la sangre disminuye y se dice que ese individuo sufre de **anemia**. Por lo general, las distintas formas de anemia responden satisfactoriamente a tratamiento médico.

2. Los **glóbulos blancos** (GBS) son menos numerosos que los glóbulos rojos. La proporción numérica entre estos dos tipos es aproximadamente de 1 : 700. Existen cinco tipos diferentes

de GBS en la sangre (Fig. 14-9). Todos poseen núcleo. Su tamaño oscila entre aquel de los linfocitos cuyo tamaño no sobrepasa (10μ) al de los glóbulos rojos y el de los monocitos, que pueden ser tres veces más grandes (25μ). La forma de los GBS es bastante variable, especialmente cuando circulan a través de los capilares.

La función general de los GBS consiste en proteger el organismo de infecciones. Los **neutrófilos** y los **monocitos** acometen esta función ingiriendo por fagocitosis partículas extrañas (por ejemplo, bacterias) que penetran en el cuerpo. En presencia de una cierta sustancia química, los leucocitos, en cumplimiento de su función, migran hacia las redes capilares situadas cerca de las áreas donde ocurre la destrucción de los tejidos. Allí se deslizan a través de los poros de las paredes de los capilares y, una vez que se hallan libres en los tejidos, inician la fagocitosis. El bacterio, u otra partícula, es engolfada en una vacuola. Este se une a un lisosoma cuyas enzimas destruyen el bacterio. Los gránulos que abundan en el citoplasma de los neutrófilos son lisosomas. A medida que avanza el proceso de fagocitosis el número de lisosomas decrece rápidamente. Por lo general, la fagocitosis termina con la muerte del GBS. La acumulación de glóbulos blancos muertos y de los productos de descomposición de los tejidos se denomina pus.

Aunque los neutrófilos poseen un núcleo y todas las demás estructuras celulares, su tiempo de vida es relativamente corto. Aun en personas sanas mueren después de pocos días. Usted podría preguntarse, ¿por qué estas células mueren tan pronto, cuando no existe una infección activa por combatir? La respuesta consiste en que los fagocitos están permanentemente comprometidos en el control de los bacterios que residen permanentemente en la boca, en los conductos aéreos, en el intestino grueso (ver Sección 10-11) y en otras partes. Gracias a este control podemos tolerar la presencia de tales bacterios. Sin embargo, y debido a una variedad de circunstancias (ejemplo, contagio, dieta inadecuada, fatiga severa) puede debilitarse la resistencia, y los bacterios pueden invadir nuestros tejidos. Ilustra esta situación de manera dramática la enfermedad denominada *agranulocitosis*. Cuando ocurre esta enfermedad cesa la producción de leucocitos. La exposición intensa a las radiaciones, como aquellas que se producen cuando estalla una bomba atómica, puede ser una de las muchas causas de la enfermedad *agranulocitosis*. Si se ha suspendido la producción de leucocitos cuya reproducción había sido posible controlar comienzan ahora a multiplicarse. Al cabo de dos días se presentan ulceraciones en la boca y en el intestino grueso o también graves infecciones en los pulmones. Pronto la infección se extiende por todo el organismo. A menos que un tratamiento con base en antibióticos se inicie pronto, la muerte se produce en pocos días. La *agranulocitosis* es uno de los tantos riesgos de la era atómica. Ilustra, también, de modo excelente, la importancia de los leucocitos que consiste en mantener una difícil tregua con las diferentes especies de bacterios que se albergan en nuestros cuerpos.

Los **linfocitos**, por lo general, no fagocitan. Sin embargo, combaten las enfermedades mediante su participación en la formación de **anticuerpos**. Los anticuerpos son proteínas que se producen siempre que una macromolécula penetra en el cuerpo. Estas macromoléculas extrañas reciben el nombre de **antígenos**. Pueden actuar como antígenos las proteínas extrañas, los polisacáridos y las moléculas de ácidos nucleicos.

La relación entre antígenos y anticuerpos es bastante específica. Cada antígeno estimula la producción de la molécula de un anticuerpo, por lo general capaz de combinarse directamente con ese antígeno y no con otros. Cuando el antígeno y el anticuerpo se combinan, el complejo resultante presenta propiedades diferentes de aquellas de sus dos componentes. Por ejemplo, el complejo puede precipitarse en una solución o puede ser engolfado más fácilmente mediante fagocitosis.

Un parásito que penetre en el organismo, por ejemplo, un bacterio, un virus, posee en su superficie macromoléculas extrañas para el hospedante, y por consiguiente, antigénicas. Por ello, la capacidad de fabricar anticuerpos contra estos antígenos y así lograr su desactivación constituye definitivamente un arma importante contra las invasiones de organismos que producen enfermedades.

Los linfocitos aparentemente llevan la información requerida para poder fabricar un anticuerpo dado, pero nunca lo hacen mientras circulan en la sangre. El núcleo del linfocito prácticamente llena el espacio celular. El citoplasma es muy reducido y, por consiguiente, el retículo endoplásmico tampoco es extenso. Los anticuerpos son proteínas, y como tales, requieren para su síntesis un retículo endoplásmico.

Existen pruebas, sin embargo, de que cuando los linfocitos son transportados por la sangre hacia una región que contenga las moléculas antigénicas, penetran en el área infectada y se transforman en células plásmicas productoras de anticuerpos (Fig. 14-9). El citoplasma aumenta notablemente de tamaño y se desarrolla un retículo endoplásmico complejo. Se ha demostrado que en el interior de las células plásmicas existen cantidades considerables de anticuerpos dentro del retículo endoplásmico.

El porcentaje de **eosinófilos** y **basófilos** en la sangre es normalmente muy bajo. Su función aún no ha sido comprendida aunque existe evidencia indirecta en el sentido de que cada uno de estos dos tipos de corpúsculos sanguíneos desempeña un papel en el control de las enfermedades. En ciertas enfermedades el número de eosinófilos se eleva notablemente, especialmente en aquellas enfermedades causadas por gusanos parasitarios. El número de basófilos se aumenta también durante las infecciones. Aparentemente aquellos que se encuentran en el área de la infección liberan sustancias que incrementan el flujo sanguíneo en la misma área y, por consiguiente, reducen la tendencia de la sangre a coagularse (Sección 14-22). Si bien resta todavía mucho por aclarar acerca de las funciones de los diversos tipos de glóbulos blancos, está establecido que cada uno de ellos, de modo particular, contribuye a la defensa del cuerpo contra las enfermedades. En el Capítulo 36 se presentarán otras pruebas en apoyo de este punto de vista.

Los linfocitos y los monocitos se forman en el bazo y en los ganglios linfáticos (Sección 14-17), a partir de células del mismo tipo de aquellas que originan los demás leucocitos. El resto se forma en la médula de los huesos. Raras veces las células que fabrican leucocitos se tornan cancerosas. Cuando esto ocurre el número de leucocitos se vuelve mucho más grande que el normal; la enfermedad se conoce con el nombre de **leucemia**. Esta enfermedad está acompañada de una variedad de síntomas perturbadores (incluyendo a menudo anemia severa). Mediante tratamiento médico de ciertas formas de esta enfermedad se puede lograr retardo en el desarrollo de los síntomas y prolongar la vida del paciente por muchos años. Sin embargo, la enfermedad es todavía incurable.

3. Las **plaquetas** son simplemente fragmentos celulares producidos por células de mayor tamaño de la médula de los huesos. Tienen la forma de disco, y son más pequeñas (2μ) que los GRS. Normalmente existen de 150.000 a 400.000 plaquetas por cada milímetro cúbico de sangre. Como habremos de verlo (Sección 14-22), las plaquetas desempeñan un papel muy importante en el proceso de coagulación de la sangre.

14-13 EL PLASMA

El líquido en el cual se encuentran suspendidos todos los elementos «figurados» se llama plasma y es de un color pajizo. La figura 14-10 muestra la composición química del plasma. En gran parte está constituido por agua. El agua es un solvente excelente y gracias a esta propiedad es también un excelente medio de transporte. En el agua del plasma se hallan disueltas variedad de moléculas y de iones. Estos son transportados por la sangre desde un órgano de intercambio (por ejemplo, el intestino) o de reserva (por ejemplo, el hígado, en cuanto se refiere a la glucosa, o los huesos, en cuanto se refiere al Ca^{++}), hacia los tejidos que los requieren.

Además de las pequeñas moléculas y de los iones en solución, el plasma contiene también una cantidad importante (7 por 100) de proteínas. En el plasma existen tres fracciones principales de proteínas.

1. **Seroalbúmina.** La albúmina es fabricada por el hígado, ayuda al mantenimiento del volumen de sangre y, por consiguiente, de la presión sanguínea. La manera como se obtiene este efecto se discute más adelante.

2. **Seroglobulina.** Esta fracción proteica no es homogénea; es decir, hay muchas proteínas específicas en la sangre que reciben el nombre colectivo de globulina. Algunas son enzimas y otras, las globulinas gama, son anticuerpos circulantes. Quizás en alguna ocasión usted haya recibido una inyección de gamaglobulinas para protegerse temporalmente contra el sarampión o la polio.

3. **Fibrinógeno.** Es un componente esencial para el proceso de coagulación. (Sección 14-22). Además de desempeñar funciones especiales todas las proteínas del plasma son sustancias amortiguadoras. Su presencia en el plasma impide cambios bruscos del pH. Las proteínas pueden combinarse tanto con los ácidos como con las bases, y así evitar cambios bruscos en el balance ácido-base del plasma (Sección 9-2, 7).

FUNCIONES DE LA SANGRE

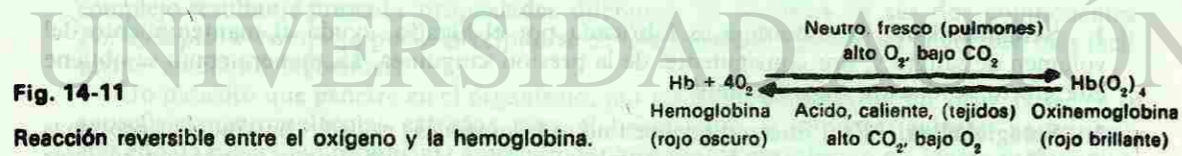
Las dos funciones principales de la sangre son: (1) transporta materiales hacia y desde los tejidos del cuerpo, y (2) defiende el organismo contra las enfermedades infecciosas. La segunda de estas funciones se mencionó cuando se discutió sobre los glóbulos blancos de la sangre y habrá de considerarse nuevamente en el Capítulo 36; ahora trataremos lo concerniente a la primera función. Como ya se mencionó, gracias al gran poder solvente del agua del plasma, la sangre es un medio efectivo de transporte. La glucosa, los aminoácidos, los ácidos grasos de cadena corta, el glicerol, las vitaminas, las hormonas, los desperdicios nitrogenados (ejemplo, urea) y otros muchos iones son transportados disueltos en el plasma sanguíneo. El transporte de gases no puede ser ejecutado únicamente por el plasma. Corresponde a los glóbulos rojos llevar a cabo el transporte del mayor volumen de oxígeno y de bióxido de carbono.

14-14 TRANSPORTE DE OXIGENO

Un 90 por 100 del peso seco de un glóbulo rojo corresponde al pigmento rojo **hemoglobina**. La hemoglobina (Hb) es una proteína que consiste de cuatro cadenas de polipéptidos, a cada una de las cuales está adherido el grupo prostético hematina (Fig. 11-7). En el centro de cada molécula de hematina se halla un átomo de hierro.

La hemoglobina y el oxígeno se combinan fácilmente; una molécula de oxígeno se combina con un grupo hematina. De esta manera, la presencia de Hb en la corriente sanguínea aumenta considerablemente la cantidad de oxígeno que puede ser transportada por la sangre. Sin

embargo, la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno es solamente uno de los factores implicados en el transporte del oxígeno. Muchas otras sustancias se combinan fácilmente con el oxígeno. Pero lo que hace de la hemoglobina una sustancia adecuada para el transporte de oxígeno es la capacidad de la hemoglobina de liberar nuevamente el oxígeno a los tejidos. En otras palabras, la reacción entre la hemoglobina y el oxígeno es espontáneamente reversible (Fig. 14-11). Bajo las condiciones de temperatura, pH, y presión incrementada de oxígeno presentes en los capilares de los pulmones, la reacción se efectúa hacia la derecha. De esta manera la hemoglobina, de color violeta rojizo de la sangre venosa, se convierte en la oxihemoglobina, de color rojo brillante de la sangre arterial. Bajo las condiciones de temperatura, pH y presión reducida de oxígeno presentes en los capilares de los tejidos, se lleva a cabo la reacción inversa en los tejidos. 100 ml de sangre arterial llevan aproximadamente 20 ml de oxígeno (de éstas únicamente 0,3 ml son transportadas disueltas en el plasma; el remanente es transportado completamente en los GRS). En el hombre en estado de reposo solamente un cuarto aproximadamente de esta cantidad de oxígeno (5,3 ml) es liberado hacia los tejidos. Alrededor de 5.000 ml de sangre son bombeadas cada minuto por un humano en estado de reposo y, por consiguiente, son transportadas 275 ml de oxígeno de los pulmones hacia los tejidos en esa unidad de tiempo.



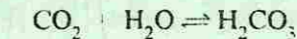
Durante los periodos de ejercicio intenso, 3/4 de la oxihemoglobina presente en los tejidos entrega su oxígeno. Además el corazón de un atleta, debidamente entrenado, puede bombear de siete a ocho veces más sangre durante un periodo de ejercicio que durante un periodo de reposo. De esta manera la cantidad de oxígeno entregada a los tejidos puede incrementarse a 5.775 ml por minuto o veinte veces la cantidad entregada a los tejidos durante el periodo de reposo.

Este rendimiento sería imposible sin la presencia de los glóbulos rojos. Cien ml de plasma pueden portar solamente 0,3 ml de oxígeno. Aproximadamente 0,18 ml de este oxígeno disuelto es liberado en los tejidos. Mediante un cálculo sencillo se puede demostrar que un humano que dependa solamente del plasma en cuanto al transporte de oxígeno, tendría que bombear treinta veces oxígeno, cada minuto, aun en estado de reposo, para satisfacer los requerimientos de los tejidos.

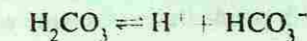
El envenenamiento con monóxido de carbono ilustra dramáticamente la importancia del enlace suelto y reversible entre la hemoglobina y el oxígeno. El monóxido de carbono, como el oxígeno, se combina espontáneamente con la hemoglobina, pero simultáneamente impide que la hemoglobina se combine con el oxígeno. Sin embargo, la hemoglobina no libera fácilmente el monóxido de carbono. De suerte que un individuo expuesto a los gases de monóxido de carbono (por ejemplo, en un garaje cerrado y con el motor de un automóvil encendido) pronto su hemoglobina se tornará inactiva para el transporte de oxígeno. La hemoglobina se combina con el monóxido de carbono 230 veces más fácilmente que con el oxígeno. Por consiguiente, en una atmósfera que contenga oxígeno y monóxido de carbono en una proporción 1/230, el monóxido de carbono competirá en iguales condiciones con el oxígeno. La mitad de la hemoglobina presente en la corriente sanguínea se inactivará para el transporte de oxígeno. La piel de una víctima de envenenamiento con monóxido de carbono, se torna de color rojo cereza, debido a que éste es precisamente el color que adopta la hemoglobina cuando se combina con el monóxido de carbono. Si se aleja la víctima del aire contaminado y se le aplica oxígeno puede salvarse la vida.

14-15 TRANSPORTE DEL BIOXIDO DE CARBONO

El bióxido de carbono es mucho más soluble en el agua que el oxígeno. Una de las razones para que esto ocurra es que el bióxido de carbono se combina químicamente con el agua y forma ácido carbónico.



Este se disocia en iones de hidrógeno (H⁺) y en un ion bicarbonato



Si el bióxido de carbono que circula en nuestra sangre fuese transportado simplemente disuelto en el plasma en esta forma, el pH de la sangre descendería de su nivel normal, pH 7,41 a pH 4,5, lo cual implicaría la muerte instantánea del organismo. Pero sucede que solamente de 5 a 10 por 100 del bióxido de carbono producido en los tejidos es transportado de esta misma manera. Los glóbulos rojos llevan a cabo el transporte de la cantidad restante. Del 40 al 45 por 100 del bióxido de carbono se combina con la hemoglobina de los glóbulos rojos, con la cual forma carbominohemoglobina. Probablemente la molécula de bióxido de carbono no se une a la hemoglobina en el mismo punto en el que ésta se une a la molécula de oxígeno: lo cierto es que cuando la molécula de hemoglobina desprende oxígeno se incrementa en alguna manera su capacidad de transportar bióxido de carbono. Lo mismo ocurre en los pulmones, en donde el enlace del oxígeno con la hemoglobina promueve el desprendimiento de bióxido de carbono, a partir de la misma hemoglobina.

Los glóbulos rojos contribuyen al transporte del bióxido de carbono también de otra manera. Cuando el bióxido de carbono penetra en los glóbulos rojos, parte de éste se combina con el agua presente en el interior de las células, con lo cual se forma ácido carbónico. Esta reacción es acelerada fuertemente por una enzima, la anhidrasa carbónica, que se halla dentro de los glóbulos rojos (afortunadamente este enzima no está presente en el plasma de modo que, como ya lo hemos visto, el plasma no lleva mayores cantidades de ácido carbónico). Los iones de hidrógeno liberados por el ácido carbónico se combinan con la porción proteica de la hemoglobina. De este modo los iones de hidrógeno no producen un descenso del pH. La mayor parte de los iones bicarbonato remanentes se difunden hacia el plasma. Cuando los GRS llegan a los pulmones se operan estas mismas reacciones en el sentido inverso, por lo cual el bióxido de carbono se desprende hacia el aire contenido en los alvéolos. El 50 por 100 del bióxido de carbono de la sangre es transportado de esta manera. Gracias a estos dos importantes mecanismos de transporte, los glóbulos rojos sanguíneos están en capacidad de transportar el bióxido de carbono en forma rápida y segura de los tejidos a los pulmones.

14-17 EL SISTEMA LINFATICO

De uno a dos tercios del plasma que penetra a un capilar pasa al espacio tisular. La mayor parte del plasma regresa al capilar por su extremo venoso, pero una parte no retorna.

La pequeña cantidad de linfa que permanece fuera del capilar, es particularmente rica en seroglobulinas filtradas a través de las paredes del capilar, durante el proceso de formación de la linfa. Estas proteínas no regresan por difusión al capilar. Afortunadamente, la sangre no se deshace de este fluido y de estas proteínas por mucho tiempo. Los excesos de linfa en los espacios tisulares son recogidos por vasos diminutos, denominados capilares linfáticos. Estos están provistos de numerosos poros y fácilmente recogen las proteínas presentes en la linfa (en el Capítulo 10 se estudiaron los capilares linfáticos presentes en las vellosidades del intestino, los lacteales). Los capilares linfáticos conducen hacia vasos aún más grandes, los cuales forman el sistema linfático. El flujo de la linfa de los vasos del sistema linfático es muy lento. Se lleva a efecto por medio de un mecanismo similar al que impulsa la sangre venosa. La actividad muscular comprime los vasos linfáticos y per-

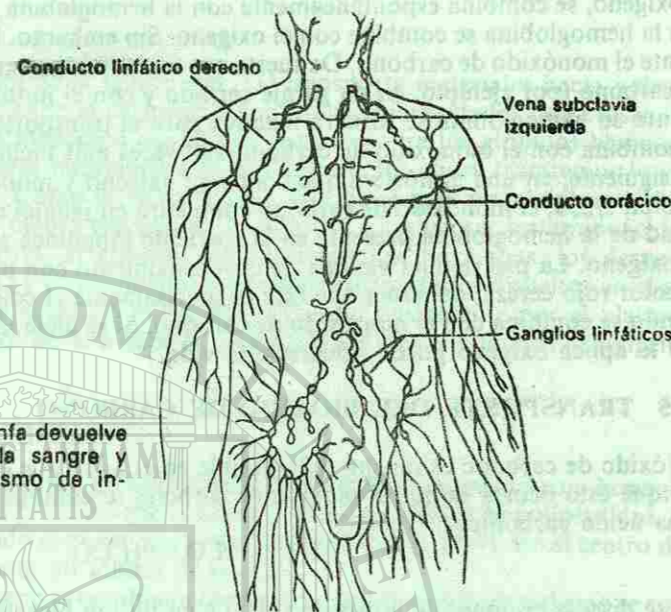


Fig. 14-14

El sistema linfático del hombre. La linfa devuelve proteínas plásmicas valiosas para la sangre y contribuye a la defensa del organismo de infecciones.

mite el escurrimiento de la linfa. La linfa puede fluir solamente en una sola dirección debido a las numerosas válvulas presentes.

Toda la linfa colectada en el lado izquierdo del cuerpo, más la linfa colectada en el canal digestivo y la proveniente de la parte inferior del lado derecho del cuerpo fluye por un vaso linfático principal, denominado el **conducto torácico**. Este conducto lleva aproximadamente 100 ml de linfa cada hora a la vena subclavia izquierda (Fig. 14-14). La linfa que se produce en el lado derecho de la cabeza, el cuello, y en el pecho, es recogida por el conducto linfático derecho, el cual desemboca en la vena subclavia derecha. De esta manera, la linfa con su contenido de proteínas regresa a la corriente sanguínea.

Muchos factores intervienen en la producción del flujo normal de la linfa. Un aumento en la presión sanguínea en los capilares o una disminución de las proteínas del plasma (como puede ocurrir durante períodos prolongados de nutrición deficiente) pueden producir cantidades excesivas de linfa (¿por qué?). El sistema linfático es incapaz de movilizar la producción excesiva de linfa y esta comienza a acumularse en los tejidos, los cuales se tornan laxos. Esta condición se conoce con el nombre de **edema**. También puede causar edema el bloqueo de los vasos linfáticos. En los trópicos esta situación puede producirse debido a la infección de un gusano parásito, la lombriz filaria. Debido al edema las porciones infectadas del cuerpo tales como las piernas, o los brazos, aumentan enormemente de volumen, afección que recibe el nombre de **elefantiasis** (Fig. 14-15).

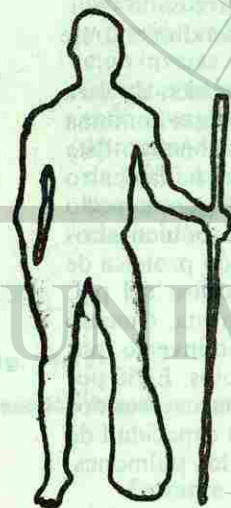


Fig. 14-15

Elefantiasis. La infección severa producida por el nemátodo filaria, ha deteriorado de tal manera los vasos linfáticos de la pierna, que el drenaje de la linfa ya no puede ocurrir. El edema crónico y el engrosamiento de la piel resultante causan una deformidad cada vez mayor. Los gusanos son transmitidos de una a otra persona por medio de mosquitos.

Dispersos en varios sitios del sistema linfático (especialmente en la ingle, en las axilas de los brazos, en el abdomen y en el cuello) se encuentran varios cientos de ganglios linfáticos (Fig. 14-14). Estos contienen cavidades o senos hacia los cuales fluye la linfa. Las paredes de los senos están tapizadas por células fagocíticas que engloban cualquier partícula extraña que pueda estar presente en la linfa. Este mecanismo protege la corriente sanguínea de invasiones de bacterias. Es una de las defensas más importantes del cuerpo contra las enfermedades infecciosas. Cuando deben combatir una infección aguda, los ganglios linfáticos pueden llegar a dilatarse, lo cual produce la «inflamación glandular». Los ganglios linfáticos fabrican también linfocitos y monocitos, los cuales penetran en la corriente sanguínea a través de las venas subclavias.

14-22 COAGULACION DE LA SANGRE

Otro mecanismo protectorio del sistema circulatorio consiste en la coagulación de la sangre. Cuando los vasos sanguíneos experimentan un corte o se rompen, es crucial que la pérdida de sangre del sistema se suspenda antes de que sobrevenga un colapso o la muerte. La solidificación o coagulación de la sangre hace esto posible, aunque no en los vasos sanguíneos principales. A medida que la sangre fluye de un vaso roto, las plaquetas se adhieren a la superficie interior de la pared del vaso. Tanto las plaquetas como las células que han sufrido daño, desprenden un material grasoso, el cual es activado por proteínas de la sangre para formar un complejo de sustancias conocido con el nombre de «tromboplastina». Parece que se requieren unos seis o diez de estos «factores» de la coagulación para formar tromboplastina activa. Algunos de ellos actúan catalíticamente, mientras otros en efecto se consumen durante el proceso. En presencia de iones de calcio (Ca^{+2}) la tromboplastina cataliza la transformación de protrombina (una seroglobulina fabricada permanentemente por el hígado) en **trombina**. La trombina es una enzima que cataliza la conversión de la proteína fibrinógena, soluble en el plasma, en la proteína insoluble **fibrina**. La fibrina forma paulatinamente una malla en la cual son encerrados los glóbulos sanguíneos. Pronto se forma una barrera (el coágulo), la cual impide la salida de la sangre del vaso afectado.

Los distintos pasos que intervienen en el proceso de coagulación no han sido todavía completamente comprendidos. La Fig. 14-18, no da sino una visión panorámica del proceso.

La ausencia de cualquiera de los componentes que intervienen en el proceso, por ejemplo,

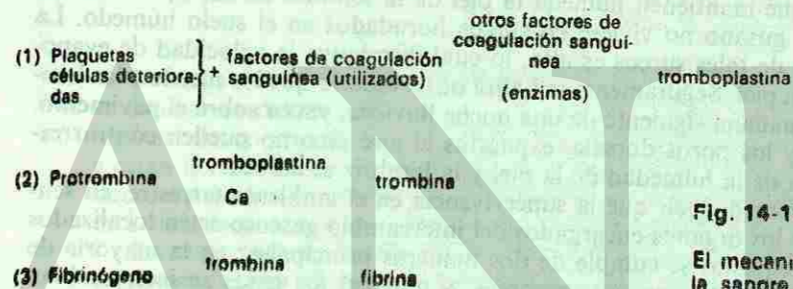


Fig. 14-18

El mecanismo de la coagulación de la sangre.

las plaquetas, un factor de coagulación plásmico, o la protrombina, puede conducir a una hemorragia severa externa o interna, aun por leves heridas como sería una ligera cortadura o la ruptura de pequeños vasos sanguíneos por un cepillo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCION GENERAL DE BIBLIOTECAS

INTERCAMBIO GASEOSO EN LOS ANIMALES TERRESTRES

Los animales terrestres solucionan el problema de intercambio gaseoso con el aire de manera análoga a la utilizada por las plantas verdes. El órgano de intercambio gaseoso está localizado dentro de la cavidad del cuerpo, protegido del deterioro mecánico y, lo que es aún más importante, del desecamiento excesivo por el aire. Frecuentemente el órgano de intercambio gaseoso está dotado de numerosas glándulas que reemplazan el agua que se pierde inevitablemente por evaporación.

La lombriz de tierra, en cierta forma, constituye una excepción a este patrón de intercambio gaseoso, puesto que para ello utiliza la piel. La piel, por supuesto, debe mantenerse húmeda en todo momento, lo cual se logra por medio de (1) glándulas que segregan mucus y (2) mediante poros pequeños localizados en el lado dorsal y entre los segmentos, que exudan fluido proveniente de la cavidad del cuerpo del gusano. El oxígeno del aire se disuelve en esta humedad y se difunde en las células de la piel. La piel está irrigada por numerosos vasos sanguíneos. La sangre posee un pigmento (hemoglobina) disuelto en ella, el cual se combina con el oxígeno y de esta manera el oxígeno puede ser transportado a todos los tejidos interiores del cuerpo. La sangre colecta también el bióxido de carbono en los tejidos y lo transporta a la piel. Desde allí se difunde hacia el aire.

Los dos dispositivos que mantienen húmeda la piel de la lombriz de tierra, resultarían insuficientes si además el gusano no viviese en surcos horadados en el suelo húmedo. La humedad relativa del aire de tales surcos es alta, lo cual disminuye la velocidad de evaporación de la humedad de la piel. Seguramente se habrá observado lo que les sucede a las lombrices de tierra, que a la mañana siguiente de una noche lluviosa, yacen sobre el pavimento. Las glándulas de mucus y los poros dorsales expuestos al aire seco no pueden contrarrestar la rata de evaporación de la humedad de la piel y la lombriz se sofoca.

De lo expuesto, podemos deducir que la supervivencia en el ambiente terrestre, en sentido estricto, requiere que los órganos encargados del intercambio gaseoso estén localizados dentro del cuerpo. Este requisito se cumple de dos maneras principales: en la mayoría de los artrópodos terrestres (insectos, arañas, ciempiés, y milpiés) los gases se intercambian entre los tejidos y el aire, por medio de una red complicada de tubos, denominados tráqueas. En los vertebrados que respiran aire las estructuras que llevan a cabo el intercambio de gases son los pulmones.

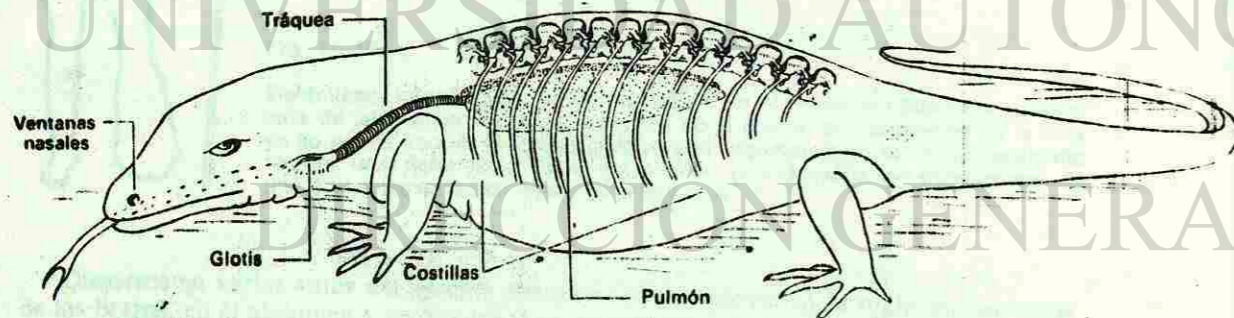


Fig. 13-13

Pulmones del lagarto. Se inflan ampliando la cavidad torácica.

13-6 RESPIRACION TRAQUEAL

La respiración traqueal del saltamontes es típica del vasto número de tipos de insectos (Fig. 13-8). Las tráqueas se comunican con el exterior a través de pequeños orificios en el exoesqueleto, denominados espiráculos. El primer y tercer segmento del tórax posee dos espiráculos, uno en cada lado. Otros ocho pares de espiráculos se encuentran ordenados en una hilera a ambos lados del abdomen. Los espiráculos están protegidos por medio de cerdas que ayudan a filtrar el polvo y otros materiales extraños del aire, antes de que éste penetre en las tráqueas. Los espiráculos están protegidos además por válvulas. Estas están reguladas por músculos y permiten que el saltamontes pueda regular la apertura y el cierre de los espiráculos.

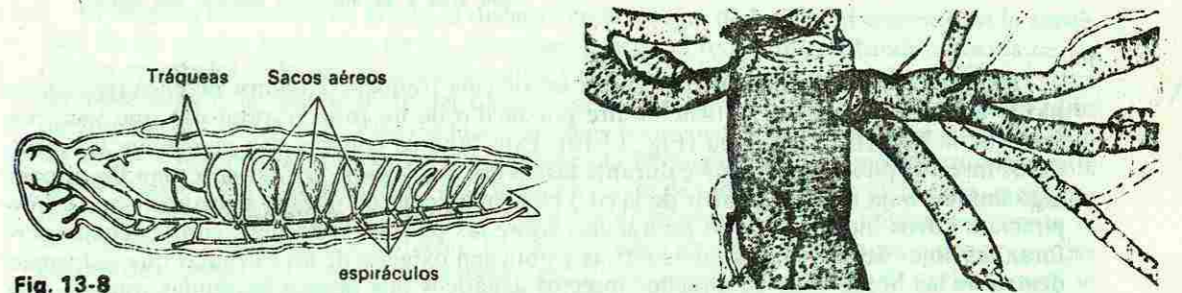


Fig. 13-8

Izquierda: sistema traqueal del saltamontes. Derecha: fotomicrografía de tubos traqueales. (Cortesía de General Biological Supply House, Inc.)

Los espiráculos se comunican con los tubos traqueales principales, los cuales a la vez se dividen en ramificaciones cada vez más finas. Estas ramificaciones penetran a todas las regiones del cuerpo del insecto. Sus extremos pueden tener solamente una micra de diámetro y están llenos de líquido. El oxígeno que se difunde a través del sistema se disuelve en este líquido y desde allí penetra en las células vecinas. Quizás toda célula del cuerpo de un insecto está situada por lo menos junto a uno de estos tubos diminutos.

La estructura de la tráquea es muy interesante. Las paredes son rígidas para evitar ser comprimidas por el peso de los tejidos adyacentes. Esta rigidez se logra mediante cintas de quitina de forma espiralada que fortalecen las paredes de la tráquea (Fig. 13-8). Sin embargo, este tipo de reforzamiento de las paredes permite resistir las presiones hasta cierto límite, sin que se produzca una deformación de las paredes o el cierre del conducto aéreo. Quizás sea esta una de las razones por las cuales el tamaño de los insectos es relativamente pequeño. El incremento del peso de los tejidos de un animal, por ejemplo, del tamaño de un conejo, produciría el colapso de un sistema de tubos que contenga solamente aire.

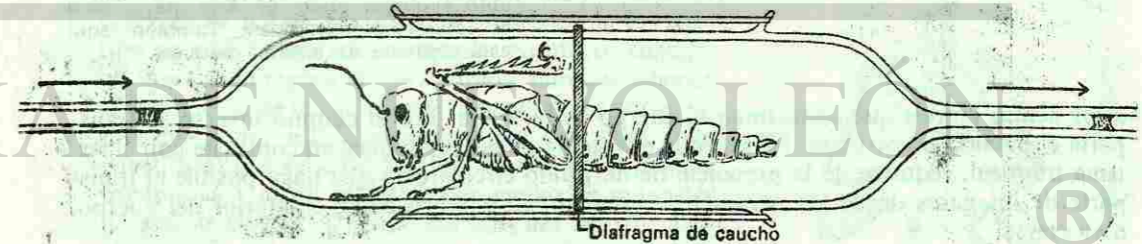


Fig. 13-9

Experimento de Fraenkel que muestra el flujo del aire en una sola dirección a través de un saltamontes. Los obturadores líquidos de los tubos se desplazan hacia la derecha, a medida que el aire penetra a los primeros cuatro pares de espiráculos y es descargado a través de los últimos seis pares. El diafragma de caucho hace que el aire fluya únicamente a través del saltamontes.

En los insectos pequeños, o en aquellos que presentan menor actividad, el paso del oxígeno por el sistema traqueal se efectúa simplemente por medio de difusión. Por el contrario, los insectos de mayor tamaño o de gran actividad, como el saltamontes, ventilan sus tráqueas activamente. Contracciones musculares del abdomen comprimen los órganos internos y obligan el aire a abandonar las tráqueas. Cuando los músculos se relajan, el abdomen recobra su volumen normal y el aire es impulsado hacia el sistema traqueal. Sacos aéreos de gran tamaño unidos a los tubos traqueales principales, elevan la eficiencia de este mecanismo de fuelle. Un experimento semejante al que se ilustra en la Fig. 13-9 (desarrollado por primera vez por el fisiólogo Gottfried Fraenkel), puede mostrar que esta acción se coordina de modo que se produce el flujo del aire en un solo sentido.

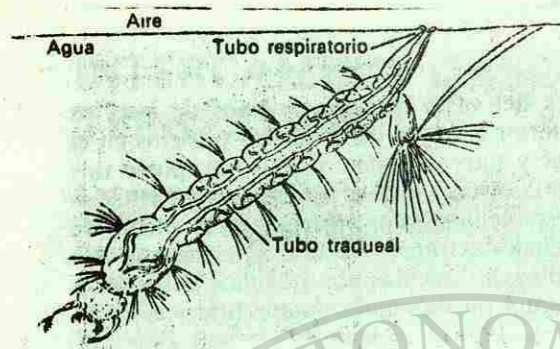


Fig. 13-10

La «larva» de mosquito respira aire a pesar de que vive y se alimenta debajo del agua.

También los insectos acuáticos poseen un sistema traqueal. Algunos de ellos (por ejemplo, la larva de mosquito) obtiene el aire por medio de un tubo respiratorio que saca por fuera de la superficie del agua (Fig. 13-10). Este tubo se conecta con el sistema traqueal. Otros insectos pueden sumergirse durante largos períodos, para lo cual necesitan llevar consigo una burbuja de aire a partir de la cual pueden obtener el oxígeno necesario para la respiración. Otros inclusive llevan espiráculos sobre las puntas de espinas, con las cuales perforan las hojas de las plantas subacuáticas y obtienen oxígeno de las burbujas que se forman dentro de las hojas. Aun en aquellos insectos acuáticos que poseen branquias, una vez que el oxígeno se ha difundido del agua hacia las branquias pasa luego hacia el sistema traqueal para ser llevado a los tejidos del cuerpo.

Muchas arañas también respiran por medio de tráqueas. En algunas este sistema está complementado por medio de un par de pulmones librillo. Cada uno de éstos consiste en una pequeña cámara que se abre al exterior por un orificio angosto. Dentro de la cámara se distribuyen varias cintas de tejido, a manera de las páginas de un libro parcialmente abierto (Fig. 13-11). El oxígeno presente en el aire encerrado dentro de la cámara se difunde hacia el líquido que circula en el interior de la misma estructura. Este fluido lleva el oxígeno

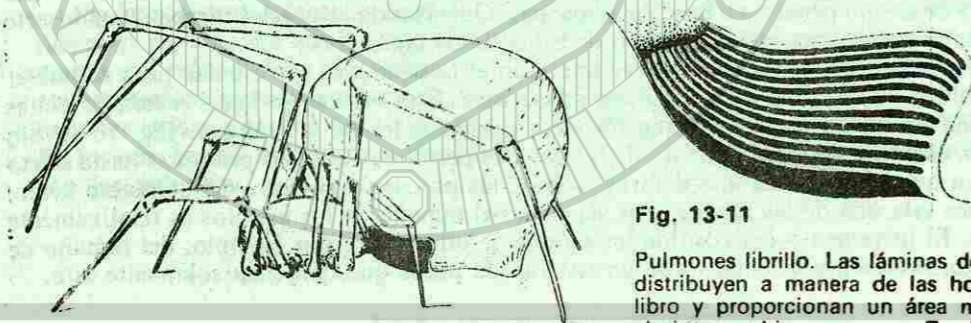


Fig. 13-11

Pulmones librillo. Las láminas de tejido se distribuyen a manera de las hojas de un libro y proporcionan un área mayor para el intercambio gaseoso. También aquí está presente un sistema traqueal.

a los demás tejidos que conforman el cuerpo de la araña. Por el camino inverso se transporta el bióxido de carbono. Nótese que el sistema de las branquias, en contraste con el sistema traqueal, requiere de la presencia de un fluido circulatorio que haga posible el transporte de los gases desde los órganos de intercambio gaseoso hacia el interior del cuerpo, o viceversa.

13-7 RESPIRACION PULMONAR

En los vertebrados terrestres (anfibios, reptiles, aves y mamíferos), los dos pulmones son los órganos de intercambio gaseoso. En la rana los pulmones son sacos de paredes tenues, suspendidos en la cavidad del cuerpo y unidos con la cavidad bucal mediante un orificio denominado glotis (Fig. 13-12). La superficie de los pulmones se amplifica mediante un sistema de compartimentos internos irrigados con abundantes vasos capilares sanguíneos. Para henchir los pulmones la rana debe, en primer lugar, llenar la boca de aire, mediante la apertura de sus dos ventanas nasales y luego haciendo descender el piso de la boca. (A veces con esta sola acción puede la rana satisfacer sus necesidades de oxígeno. Las paredes de la cavidad bucal están también irrigadas con abundantes capilares sanguíneos y puede servir como órgano de intercambio gaseoso.) Luego la rana cierra los orificios internos que conducen hacia las ventanas nasales, abre su glotis, y eleva el piso de la cavidad bucal. Esta acción impele el aire de la boca hacia los pulmones, los que entonces se inflan. La rana

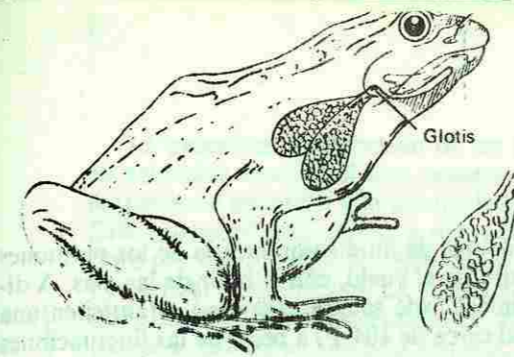


Fig. 13-12

Pulmones de la rana. Los pulmones se inflan impulsando el aire hacia abajo, a través de la glotis. También se utilizan como órganos de intercambio gaseoso la piel y el revestimiento de las paredes bucales.

puede impulsar hacia los pulmones tal cantidad de aire que estos llenan completamente la cavidad del cuerpo.

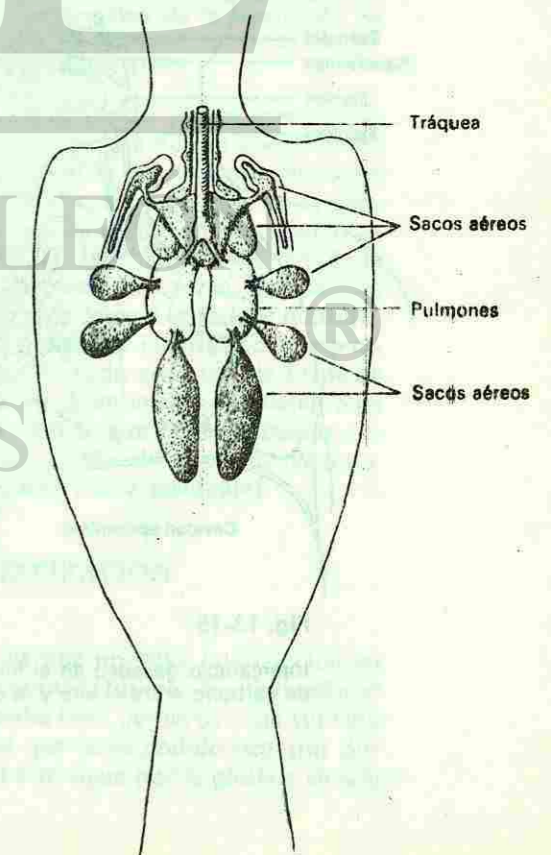
El oxígeno contenido en el aire se disuelve en la lámina de humedad presente en la superficie de las células epiteliales de los pulmones. Luego el oxígeno se difunde a través de las células epiteliales y de allí en los diminutos vasos sanguíneos denominados capilares. Una vez en la sangre, la mayor parte del oxígeno se incorpora a los millares de glóbulos rojos sanguíneos de forma oval. Estas células flotantes contienen el pigmento hemoglobina. Bajo las condiciones predominantes en los pulmones la hemoglobina se combina químicamente con el oxígeno. El oxígeno es luego distribuido a través de todo el cuerpo de la rana, mediante la circulación de la sangre. La sangre lleva a los diferentes órganos y tejidos del cuerpo la hemoglobina y ésta libera el oxígeno. El oxígeno libre abandona la sangre y penetra en las células del cuerpo, las cuales lo consumen en la respiración. El bióxido de carbono, que se produce en la respiración celular, penetra a la sangre que irriga los tejidos y es llevado a los pulmones y a la piel, desde donde sale a la atmósfera.

En la mayoría de los anfibios la piel sirve de órgano suplementario de intercambio gaseoso. Está irrigada con abundantes vasos sanguíneos y es permeable tanto al agua como a los gases. Pero sólo puede funcionar como órgano de intercambio gaseoso siempre y cuando se mantenga húmeda. Las células secretoras de mucus de la piel contribuyen a llenar esta condición, pero no son suficientemente adecuadas para contrarrestar el efecto desecante del aire, cuando la humedad es baja. Por ello la mayoría de los anfibios están confinados a vivir en lugares húmedos, tales como estanques, pantanos, suelos húmedos, etc. Esta es también una de las razones por las cuales no pueden considerarse organismos terrestres en sentido estricto.

Los reptiles poseen una piel escamosa seca. Es más bien impermeable al agua, de modo que es poca la humedad que pierden estos animales a través de la piel. Debido a ello los reptiles no están confinados a localidades húmedas; no obstante, muchos de ellos viven en tales lugares. Tanto los lagartos como las serpientes abundan en los desiertos, es decir, en los habitats más secos que existen. Si bien la piel escamosa es una adaptación que permite la exposición segura al aire seco, por otro lado inhabilita la piel para que pueda desempeñar la función de órgano de intercambio gaseoso. Esta función en los reptiles depende de los pulmones. Los pulmones de los reptiles no sólo tienen relativamente una mayor superficie que los pulmones de los anfibios, sino que además la ventilación de los pulmones es mucho más eficiente. Los pulmones están rodeados por una caja ósea constituida por las costillas (Fig. 13-13). Estas pueden expandirse y luego retraerse por medio de músculos de acción inversa. Cuando las costillas se expanden el volumen del tórax aumenta. Esta expansión produce un vacío parcial dentro de los pulmones, el cual es ocupado inmediatamente por una corriente de aire. El aire fresco, naturalmente, lleva oxígeno fresco a los tejidos húmedos del pulmón. La retracción de las costillas impulsa el aire de los pulmones hacia afuera. El aire exhalado es pobre en oxígeno, pero contiene bióxido de carbono liberado en los pulmones. Cuando han sido perturbadas algunas serpientes exhalan con gran fuerza. El ruido sibilante que ello produce puede espantar al intruso.

Fig. 13-14

Sacos aéreos de la paloma. Los sacos aéreos no intervienen en el intercambio gaseoso, pero están distribuidos de tal manera que el aire fresco pasa a través de los pulmones, tanto durante la exhalación como durante la inhalación.



La ventilación de los pulmones de las aves ocurre de modo similar a la de los pulmones de los reptiles, pero esta acción se intensifica durante el vuelo, con el batir de las alas. A diferencia de los reptiles, las aves son homeotérmicas («de sangre caliente»). Mantienen una temperatura constante del cuerpo (por lo general cerca de 104° F) a pesar de las fluctuaciones amplias de la temperatura del medio externo. Las aves logran mantener constante la temperatura de su cuerpo, principalmente debido al calor que produce su actividad muscular. La actividad muscular, a la vez, depende de la energía que se libera durante la respiración celular. No es entonces sorprendente que la demanda de oxígeno de un ave de pequeño tamaño sea muy grande. Las aves satisfacen la mayor demanda de oxígeno mediante ensanchamientos de los pulmones, denominados sacos aéreos (Fig. 13-14). Si bien en los sacos aéreos no ocurre intercambio gaseoso, su distribución anatómica permite incrementar la eficiencia de la ventilación pulmonar, por cuanto el aire fresco pasa a través de los pulmones tanto durante la inhalación como durante la exhalación. Los sacos aéreos también contribuyen a reducir el peso del cuerpo; el aire que contienen reemplaza en muchas regiones del cuerpo los tejidos o los líquidos. Por ejemplo, algunos de los huesos de las aves son huecos y contienen sacos aéreos.

13-8 MECANISMO DE LA RESPIRACION EN EL HOMBRE

Entre los mamíferos la eficiencia de la ventilación pulmonar se supera aún más debido a la presencia del diafragma. Este es un tabique muscular, en forma de domo, que divide la cavidad del cuerpo en dos compartimentos: la cavidad abdominal (que contiene las vísceras, estómago, intestinos, etc.) y la cavidad torácica (que contiene el corazón y los pulmones) (Fig. 13-15). La superficie interior de la cavidad torácica y la superficie exterior de los pulmones están tapizadas con membranas delgadas denominadas membranas pleurales. Una película de humedad que se extiende entre estas membranas permite a las pleuras pulmonares adherirse fuertemente a las pleuras de la cavidad torácica.

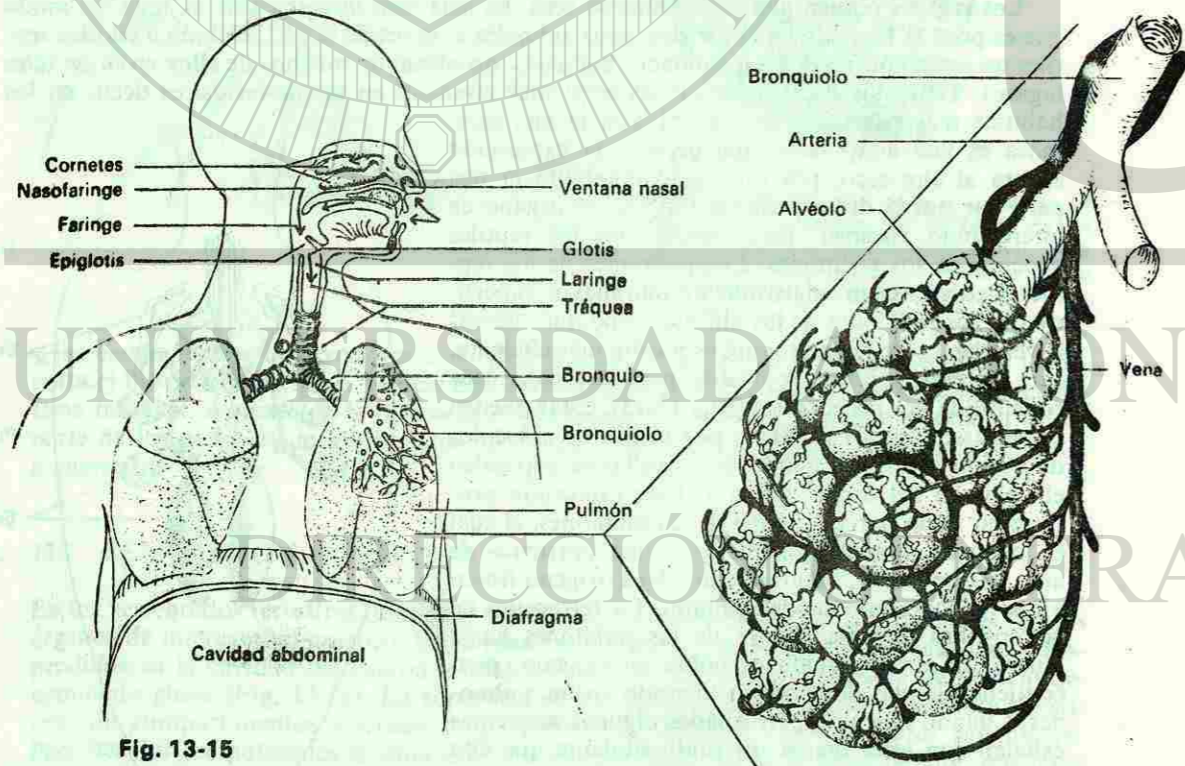


Fig. 13-15

Intercambio gaseoso en el hombre. En los alvéolos ocurre la transferencia del oxígeno y del bióxido de carbono entre el aire y la sangre.

La necesidad de adhesión de los pulmones y las paredes de la cavidad torácica se pone en evidencia cuando el aire penetra entre las membranas pleurales. En este caso se vence la fuerza de adhesión y la elasticidad natural del pulmón obliga a que éste sufra un colapso. Este procedimiento se usa a menudo deliberadamente cuando el pulmón ha sufrido deterioro por enfermedad, por ejemplo la tuberculosis. Este colapso artificial le permite descansar y cicatrizar rápidamente. La reinflación del pulmón no es difícil por cuanto el aire contenido entre las membranas pleurales es absorbido paulatinamente por los tejidos y el pulmón vuelve a asumir su tamaño normal.

Toda acción que incrementa el volumen de la cavidad torácica incrementa también el volumen de los pulmones, por estar éstos adheridos a las paredes de la cavidad. La dilatación de la caja torácica cumple esta función, como ocurre en los reptiles y en las aves;

pero en los mamíferos (incluyendo el hombre) la acción se complementa mediante contracciones del diafragma, lo cual conlleva un aumento en el volumen de la cavidad torácica. Esto a la vez dilata los pulmones y el aire puede penetrar en ellos. Cuando el diafragma se relaja vuelve a adoptar su posición anterior, lo cual permite a los pulmones reasumir su tamaño anterior. Al mismo tiempo el aire es impulsado hacia afuera.

Los movimientos del diafragma en la respiración complementan, pero de ningún modo sustituyen, la acción de la caja torácica. El movimiento de las costillas es regulado por medio de los músculos intercostales externos e internos. Durante la inspiración (inhalación) los músculos intercostales externos se contraen elevando las costillas y desplazándolas hacia fuera (Fig. 13-16). Este movimiento produce un aumento del volumen de la cavidad torácica, lo cual permite que el aire penetre en los pulmones. Durante la expiración (exhalación) los músculos intercostales externos se relajan. Esto y la elasticidad natural de los pulmones hacen que la cavidad torácica vuelva a adoptar su tamaño normal. El ciclo de inspiración y expiración se repite de 15 a 18 veces por minuto, en un adulto en estado de reposo. Durante cada ciclo se inhalan y exhalan unos 500 ml. de aire.

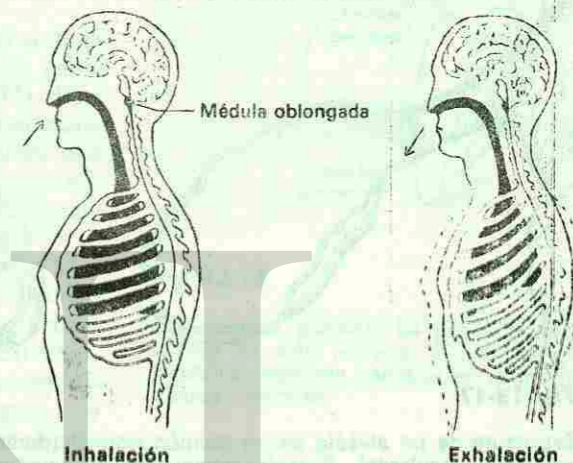


Fig. 13-16

Durante la inspiración (inhalación), las costillas se levantan y expanden hacia fuera; el diafragma desciende, la frecuencia y la profundidad de la respiración es controlada por medio de impulsos nerviosos que se originan en la médula oblongada.

La frecuencia de la respiración puede, naturalmente, intensificarse ya sea conscientemente o durante periodos de ejercicio intenso. La inspiración vigorosa ocurre simplemente como resultado de una contracción más vigorosa del diafragma y de los músculos intercostales externos. La expiración vigorosa depende en mayor medida, sin embargo, de la contracción elástica de tales músculos y de los pulmones. Los músculos intercostales internos impulsan las costillas hacia abajo y hacia arriba, reduciendo así, aún más, el volumen de la cavidad torácica. Al mismo tiempo la pared muscular del abdomen se contrae, impulsando el estómago, el hígado, etc., hacia arriba contra el diafragma, con lo cual se reduce también, en la misma dirección, el volumen de la cavidad torácica. Mediante inspiración y expiración vigorosa un hombre adulto promedio puede movilizar en cada ciclo cuatro litros de aire. Esto se conoce con el nombre de capacidad vital de los pulmones. Los atletas bien entrenados poseen una capacidad vital considerablemente mayor que la de personas corrientes. Pero aún después de que la inhalación de aire haya alcanzado el punto máximo, queda en el pulmón un remanente de cerca de 1200 ml. de aire («aire residual»).

13-9 EL RECORRIDO DEL AIRE DURANTE LA RESPIRACION EN EL HOMBRE

La ventilación de los pulmones depende, como es obvio, de que no haya interrupción en los conductos que comunican los pulmones con el aire exterior. Durante la inhalación el aire entra en las ventanas nasales, atraviesa las cavidades nasales (una detrás de cada ventana nasal), pasa a la nasofaringe y luego (uniéndose con el aire que haya podido penetrar por la boca) a la faringe oral (Fig. 13-15). De la faringe oral, el aire sigue por la glotis y va a la

larínge (aparato de la voz) y de allí sigue hacia el conducto principal del aire, la **tráquea**. Las paredes de la tráquea están reforzadas mediante bandas de cartilago en forma de herradura. Estas bandas impiden que la tráquea se cierre como resultado de la compresión que pudieran ejercer los tejidos adyacentes. La tráquea se ramifica y da origen a los **bronquios**, derecho e izquierdo, los cuales van al pulmón derecho y al pulmón izquierdo, respectivamente. Los bronquios se ramifican en numerosos **bronquiolos**. También las paredes de los bronquios y de los bronquiolos principales están reforzadas con cartilagos. Cada bronquiolo termina en un conglomerado de pequeños sacos en forma de un racimo de uvas, que reciben el nombre de **alvéolos**. En los alvéolos tiene lugar finalmente el intercambio gaseoso. Se ha calculado que el área total disponible para el intercambio gaseoso proporcionada por 300 millones de alvéolos, en los dos pulmones adultos, fluctúa entre 400 y 800 pies cuadrados. Compárese esta cifra notable con el área de la piel de un hombre de 68 kilos de peso y 1,78 metros de estatura, equivalente a 1,85 m².

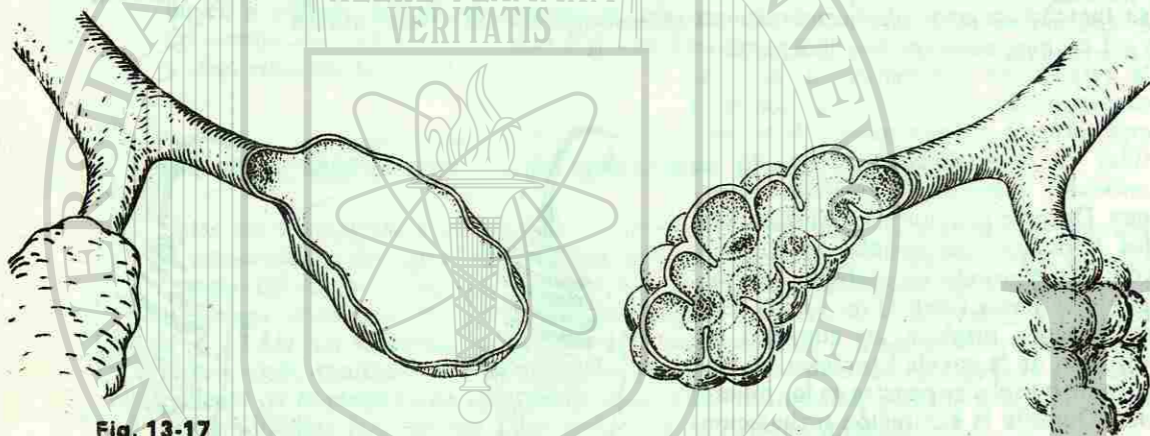


Fig. 13-17

Estructura de un alvéolo en un pulmón normal (derecha) y de un pulmón que ha sido víctima de enfisema (izquierda). El replegamiento de las paredes alveolares reduce el área disponible para el intercambio gaseoso.

El área considerable de los alvéolos es suficiente para suplir la demanda de intercambio gaseoso del cuerpo, tanto en estado de reposo como de actividad. Bajo ciertas condiciones, sin embargo, el área de los pulmones disponible para el intercambio gaseoso puede reducirse considerablemente. Por ejemplo, las infecciones bacterianas o virales de los alvéolos producen la **neumonía**. Cuando ocurre esta enfermedad, se acumulan linfa y mucus en los alvéolos y en los bronquiolos, con lo cual se reduce el área expuesta al aire. En casos críticos el paciente se torna de color azul debido a la escasez de oxígeno. Si se coloca el paciente bajo una cámara de oxígeno, donde respira oxígeno puro, puede salvarse la vida. La mayor concentración de oxígeno inhalado hace más efectiva la utilización del área todavía disponible para el intercambio gaseoso.

Otra enfermedad de los pulmones que conlleva la reducción del área de intercambio gaseoso, es el **enfisema**. En esta enfermedad muchas de las paredes que separan los alvéolos se irritan y repliegan hacia adentro. Ello reduce el área disponible para el intercambio gaseoso (Fig. 13-17). A diferencia de la neumonía, esta condición se desarrolla lentamente y raras veces ocasiona directamente la muerte. Sin embargo, la disminución gradual del área disponible para el intercambio gaseoso obliga al corazón a bombear mayores cantidades de sangre a los pulmones para satisfacer las demandas de intercambio gaseoso del cuerpo. El mayor esfuerzo desarrollado por el corazón puede conducir a su colapso.

Los funcionarios de salud pública han desarrollado varios estudios sobre el enfisema y han podido comprobar que la respiración de aire contaminado por polución determina que la enfermedad revista caracteres de mayor gravedad. Ello comprende tanto el aire contaminado por los desperdicios industriales, escapes de los vehículos y el aire contaminado dentro de cada individuo por el humo del cigarrillo. Algunos funcionarios de salud opinan que en muchos casos la contaminación del aire puede inclusive ser la causa de la enfermedad.

Mientras el aire se inhala del exterior hacia los alvéolos, es «condicionado». En la cavidad nasal el aire fresco se calienta, humedece y filtra. Estas operaciones son aceleradas por medio de los **cornetes** (Fig. 13-15), que proporcionan superficie adicional de contacto entre el aire y las membranas húmedas de las cavidades nasales. El mucus secretado por células especiales eleva la humedad del aire inhalado. El mucus también funciona a manera de una trampa pegante ya que a él se adhieren las partículas de polvo que hubieran podido penetrar con el aire inhalado. Células ciliadas limpian el mucus y las partículas extrañas acumuladas, las cuales van hacia la faringe, donde pueden ser expectoradas o tragadas. Debe aquí anotarse que el aire que penetra por la boca no está tan bien acondicionado como el aire que penetra a través de las ventanas nasales.

Pero sea que el aire provenga de la boca o de la nariz, pasa por la faringe, se dirige hacia la glotis y hacia la apertura del esófago (Fig. 13-15). Una banda de tejido ubicada sobre la glotis, denominada **epiglotis**, contribuye a evitar que se produzca una interferencia de funciones. Cuando se traga el alimento la epiglotis automáticamente se proyecta sobre la glotis, para evitar que porciones del alimento penetren en la laringe y en la tráquea. En ciertas ocasiones cuando el alimento o el agua se extravían y siguen por «el camino viejo», un violento acceso de tos expulsa rápidamente las partículas extrañas.

La **laringe**, u órgano de la voz, es una amplificación de una porción de la tráquea; al igual que las demás porciones de la tráquea está fortalecida por el cartilago. A medida que la voz de los adolescentes se hace más profunda, la laringe aumenta de tamaño. Como resultado de ello el cartilago que la cubre se pronuncia sobre la superficie de la garganta y forma la llamada «manzana de Adán».

A lo ancho de la laringe se extienden dos bandas de tejidos denominadas **cuerdas bucales** (Fig. 13-18). Estas pueden ponerse en tensión a diferentes grados, por medio de un sistema de palancas musculares y cartilagosas. Cuando el aire (por lo general, cuando es exhalado) pasa por las cuerdas bucales tensas, las hace vibrar. Esta vibración simultáneamente hace vibrar armoniosamente el aire de la laringe, la faringe y la boca. Las vibraciones del aire producen los sonidos que emitimos cuando hablamos y cantamos. Si se modifica la tensión de las cuerdas bucales se altera también el tono del sonido. Mediante movimientos de la lengua y de otras partes de la boca el sonido se fracciona en las distintas unidades fonéticas que conforman el lenguaje hablado. A veces las cuerdas bucales pueden infectarse e inflamarse. Esto produce la voz ronca o aun la pérdida total de la voz, como ocurre cuando se presenta la afección denominada **laringitis**.

Las paredes internas de la tráquea, los bronquios y bronquiolos están cubiertas por un epitelio constituido por células ciliadas que secretan mucus. Aquellas partículas que no pudieron ser filtradas por la nariz son atrapadas en este mucus. Los cilios limpian este material y lo llevan hacia la tráquea. Cuando se aproxima el mucus a la glotis, se produce la exhalación violenta compulsiva de la tos que lleva el mucus a la boca. Este material denominado **esputo** puede ser tragado o expulsado mediante expectoración.

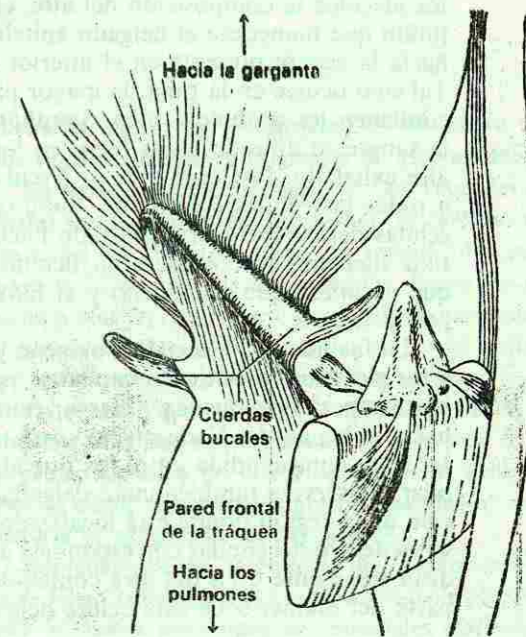


Fig. 13-18

Las cuerdas bucales. La pared posterior de la laringe ha sido retirada. El tono de la voz se modifica mediante cambios en la tensión de las cuerdas bucales.

El intercambio de gases propiamente dicho se lleva a efecto sólo en los alvéolos. Un examen retrospectivo de la Fig. 13-19 mostrará la transformación que experimenta en los alvéolos la composición del aire, en un caso típico. Parte del oxígeno se disuelve en el fluido que humedece el delgado epitelio de los alvéolos. Desde allí, el oxígeno se difunde hacia la sangre presente en el interior de los numerosos capilares que irrigan los alvéolos. Tal cual ocurre en la rana, la mayor parte del oxígeno se combina con la hemoglobina que contienen los glóbulos rojos. Simultáneamente parte del bióxido de carbono presente en la sangre se difunde hacia fuera en los alvéolos, desde donde puede ser expulsado con el aire exhalado. Por medio de la circulación de la sangre el oxígeno es luego transportado a todas las células del cuerpo. Simultáneamente el bióxido de carbono es recogido en las células del cuerpo y transportado hacia los capilares, que rodean los alvéolos. En el capítulo siguiente se considerarán detalles complementarios sobre los mecanismos químicos que permiten que el oxígeno y el bióxido de carbono sean transportados adecuadamente por la sangre.

La facilidad con la cual el oxígeno y el bióxido de carbono pasan del aire de los alvéolos a los glóbulos rojos de los capilares, puede apreciarse con ayuda de la Figura 13-20. En la parte superior se pueden observar porciones de dos alvéolos, uno hacia la derecha y otro hacia la izquierda. Cada alvéolo está tapizado por células epiteliales alargadas y delgadas. La zona comprendida entre los dos alvéolos está ocupada casi completamente por un capilar. Obsérvese también cuán delgada es la célula que forma la pared capilar, con excepción de la región donde está localizado el núcleo. El objeto de color gris oscuro que se observa dentro del capilar corresponde a un glóbulo rojo. En el punto más cercano su superficie dista solamente $0,7\mu$ del aire contenido en el alvéolo, es decir, ¡menos aún que la décima parte del diámetro de esta célula delgada!

Digestión

Los nutrientes

Hemos visto en el capítulo precedente que una célula vegetal puede sobrevivir si dispone de agua y sustancias minerales y se le proporciona carbono orgánico, o bien si ella es capaz de sintetizarlo. Partiendo de estos tres grupos de sustancias nutritivas, toda célula vegetal puede construir todos los demás componentes de su protoplasma. En cambio, si a una célula animal se le proporcionan únicamente estos tres tipos de sustancias nutritivas, muere pronto. Ello se debe a que necesita tres tipos adicionales de sustancias nutritivas, las cuales, a diferencia de la célula vegetal, no puede fabricar por sí misma.

En primer lugar, el agua, los minerales y el carbono orgánico fotosintetizado no proporcionan nitrógeno orgánico utilizable, necesario, por ejemplo, para la construcción de proteínas y ácidos nucleicos. El nitrógeno orgánico puede presentarse en forma de grupos amino $-NH_2$, y las plantas pueden producir $-NH_2$ a partir de nitratos minerales (cap. 7). Pero los animales no pueden hacerlo. Por lo tanto, sus células deben ser abastecidas con $-NH_2$ prefabricado o con otras formas de nitrógeno orgánico disponible. La fuente de suministro deben ser los vegetales o bien animales que hayan comido vegetales.

En segundo lugar, las plantas pueden convertir el aldehído fósforo-glicérico (ALPG) o la glucosa, u otras formas de carbono orgánico, en todas las vitaminas que necesitan. Los animales no. La mayoría de éstos fabrican alguna de las vitaminas, pero en muchos casos sólo en cantidades inadecuadas. Las posibilidades específicas varían aquí según las especies, pero ninguna es tan auto-suficiente en este aspecto como una planta verde. Por consiguiente, las vitaminas que faltan deben ser sumi-

nistradas en forma prefabricada, y de nuevo son aquí los vegetales la fuente originaria de este suministro.

En tercer lugar, a diferencia de los vegetales, los animales son incapaces de transformar el carbono orgánico en todas las clases de aminoácidos necesarios para la fabricación de las proteínas. Según las especies, ocho o diez de estas clases, los denominados aminoácidos "esenciales", deben suministrarse en forma prefabricada y también son las plantas la fuente última.

En cuarto lugar, también a diferencia de las plantas, muchos animales son incapaces de convertir el carbono orgánico en todas las clases necesarias de ácidos grasos. Por lo tanto, varios ácidos grasos "esenciales" deben obtenerse ya preparados de las plantas.

Por consiguiente, el mínimo de sustancias nutritivas que deben suministrarse a una célula animal comprende por lo menos siete tipos de materiales distintos: agua, sustancias minerales, carbono orgánico, nitrógeno orgánico, vitaminas, aminoácidos esenciales y ácidos grasos esenciales. Evidentemente los animales no pueden vivir sin las plantas, las cuales les proporcionan estos siete tipos de sustancias (fig. 12.1).

Si un animal pudiese obtener todas las sustancias nutritivas que precisa en forma de moléculas puras inmediatamente utilizables, no precisaría de un sistema digestivo. Le bastaría entonces absorber simplemente tales moléculas del ambiente a través de las superficies celulares. Éste es, efectivamente, el tipo de nutrición que utilizan diferentes tipos de seres heterótrofos, por ejemplo, los saprofitos y muchos parásitos. Pero, además del agua y de los minerales en ella disueltos, los animales comedores no disponen fácilmente de moléculas nutritivas directamente utilizables. Dichos animales disponen del protoplasma vegetal o animal, vivo o muerto, y debe

PLANTAS VERDES:	ANIMAL:
agua	agua
minerales (Incluido el NO_3^-)	minerales
carbono orgánico (vía fotosíntesis)	carbono orgánico
	N utilizable ($-NH_2$)
	vitaminas
	aminoácidos esenciales
	ácidos grasos esenciales

} precedentes de los vegetales

Fig. 12.1. Comparación de las mínimas exigencias alimenticias de los vegetales y animales.

El intercambio de gases propiamente dicho se lleva a efecto sólo en los alvéolos. Un examen retrospectivo de la Fig. 13-19 mostrará la transformación que experimenta en los alvéolos la composición del aire, en un caso típico. Parte del oxígeno se disuelve en el fluido que humedece el delgado epitelio de los alvéolos. Desde allí, el oxígeno se difunde hacia la sangre presente en el interior de los numerosos capilares que irrigan los alvéolos. Tal cual ocurre en la rana, la mayor parte del oxígeno se combina con la hemoglobina que contienen los glóbulos rojos. Simultáneamente parte del bióxido de carbono presente en la sangre se difunde hacia fuera en los alvéolos, desde donde puede ser expulsado con el aire exhalado. Por medio de la circulación de la sangre el oxígeno es luego transportado a todas las células del cuerpo. Simultáneamente el bióxido de carbono es recogido en las células del cuerpo y transportado hacia los capilares, que rodean los alvéolos. En el capítulo siguiente se considerarán detalles complementarios sobre los mecanismos químicos que permiten que el oxígeno y el bióxido de carbono sean transportados adecuadamente por la sangre.

La facilidad con la cual el oxígeno y el bióxido de carbono pasan del aire de los alvéolos a los glóbulos rojos de los capilares, puede apreciarse con ayuda de la Figura 13-20. En la parte superior se pueden observar porciones de dos alvéolos, uno hacia la derecha y otro hacia la izquierda. Cada alvéolo está tapizado por células epiteliales alargadas y delgadas. La zona comprendida entre los dos alvéolos está ocupada casi completamente por un capilar. Obsérvese también cuán delgada es la célula que forma la pared capilar, con excepción de la región donde está localizado el núcleo. El objeto de color gris oscuro que se observa dentro del capilar corresponde a un glóbulo rojo. En el punto más cercano su superficie dista solamente $0,7\mu$ del aire contenido en el alvéolo, es decir, ¡menos aún que la décima parte del diámetro de esta célula delgada!

Digestión

Los nutrientes

Hemos visto en el capítulo precedente que una célula vegetal puede sobrevivir si dispone de agua y sustancias minerales y se le proporciona carbono orgánico, o bien si ella es capaz de sintetizarlo. Partiendo de estos tres grupos de sustancias nutritivas, toda célula vegetal puede construir todos los demás componentes de su protoplasma. En cambio, si a una célula animal se le proporcionan únicamente estos tres tipos de sustancias nutritivas, muere pronto. Ello se debe a que necesita tres tipos adicionales de sustancias nutritivas, las cuales, a diferencia de la célula vegetal, no puede fabricar por sí misma.

En primer lugar, el agua, los minerales y el carbono orgánico fotosintetizado no proporcionan nitrógeno orgánico utilizable, necesario, por ejemplo, para la construcción de proteínas y ácidos nucleicos. El nitrógeno orgánico puede presentarse en forma de grupos amino $-NH_2$, y las plantas pueden producir $-NH_2$ a partir de nitratos minerales (cap. 7). Pero los animales no pueden hacerlo. Por lo tanto, sus células deben ser abastecidas con $-NH_2$ prefabricado o con otras formas de nitrógeno orgánico disponible. La fuente de suministro deben ser los vegetales o bien animales que hayan comido vegetales.

En segundo lugar, las plantas pueden convertir el aldehído fósforo-glicérico (ALPG) o la glucosa, u otras formas de carbono orgánico, en todas las vitaminas que necesitan. Los animales no. La mayoría de éstos fabrican alguna de las vitaminas, pero en muchos casos sólo en cantidades inadecuadas. Las posibilidades específicas varían aquí según las especies, pero ninguna es tan autosuficiente en este aspecto como una planta verde. Por consiguiente, las vitaminas que faltan deben ser sumi-

nistradas en forma prefabricada, y de nuevo son aquí los vegetales la fuente originaria de este suministro.

En tercer lugar, a diferencia de los vegetales, los animales son incapaces de transformar el carbono orgánico en todas las clases de aminoácidos necesarios para la fabricación de las proteínas. Según las especies, ocho o diez de estas clases, los denominados aminoácidos "esenciales", deben suministrarse en forma prefabricada y también son las plantas la fuente última.

En cuarto lugar, también a diferencia de las plantas, muchos animales son incapaces de convertir el carbono orgánico en todas las clases necesarias de ácidos grasos. Por lo tanto, varios ácidos grasos "esenciales" deben obtenerse ya preparados de las plantas.

Por consiguiente, el mínimo de sustancias nutritivas que deben suministrarse a una célula animal comprende por lo menos siete tipos de materiales distintos: agua, sustancias minerales, carbono orgánico, nitrógeno orgánico, vitaminas, aminoácidos esenciales y ácidos grasos esenciales. Evidentemente los animales no pueden vivir sin las plantas, las cuales les proporcionan estos siete tipos de sustancias (fig. 12.1).

Si un animal pudiese obtener todas las sustancias nutritivas que precisa en forma de moléculas puras inmediatamente utilizables, no precisaría de un sistema digestivo. Le bastaría entonces absorber simplemente tales moléculas del ambiente a través de las superficies celulares. Éste es, efectivamente, el tipo de nutrición que utilizan diferentes tipos de seres heterótrofos, por ejemplo, los saprofitos y muchos parásitos. Pero, además del agua y de los minerales en ella disueltos, los animales comedores no disponen fácilmente de moléculas nutritivas directamente utilizables. Dichos animales disponen del protoplasma vegetal o animal, vivo o muerto, y debe

PLANTAS VERDES:	ANIMAL:
agua	agua
minerales (Incluido el NO_3^-)	minerales
carbono orgánico (vía fotosíntesis)	carbono orgánico
	N utilizable ($-NH_2$)
	vitaminas
	aminoácidos esenciales
	ácidos grasos esenciales

} precedentes de los vegetales

Fig. 12.1. Comparación de las mínimas exigencias alimenticias de los vegetales y animales.

indicarse aquí que la principal función del sistema digestivo es obtener, en primer lugar, estas masas de alimentos mediante la *ingestión* y, en segundo, desintegrar estos alimentos en moléculas nutritivas separadas, utilizables directamente por las células.

Esta segunda función se realiza mediante la *digestión*. En primer lugar, se realiza la *digestión mecánica*, que va dividiendo a los materiales en finas partículas suspendidas en el agua, y luego actúa la *digestión química*, que reduce estas partículas a dimensiones moleculares. En el transcurso de este proceso, las moléculas utilizables son separadas y las moléculas más complejas van siendo desintegradas en otras menores y asimilables. En esta disolución química de la masa alimenticia, los *enzimas digestivos* segregados por las *glándulas digestivas* juegan un importante papel.

A consecuencia de la digestión se origina una masa de alimentos disueltos en la que pueden encontrarse tres grupos de sustancias. En primer lugar, las sustancias nutritivas que las células animales necesitan pero que no pueden fabricar por sí mismas, entre las que se encuentra el agua, los minerales y las cuatro categorías de sustancias de origen vegetal enumeradas anteriormente. En segundo lugar, las moléculas nutritivas que pueden ser fabricadas por las células animales pero que, puesto que se encuentran generalmente en los alimentos, no necesitan ser fabricadas. Así, por ejemplo, las células animales pueden elaborar ácidos grasos partiendo del carbono orgánico, pero no tienen necesidad de ello si estos ácidos grasos se encuentran ya en los alimentos ingeridos. Y, en tercer lugar, la disolución de sustancias alimenticias comprende generalmente materiales indigeribles o no utilizables; así, por ejemplo, la celulosa vegetal es un componente indigerible de los alimentos vegetales. Las sustancias que componen esta última categoría son eliminadas mediante la *egestión* (fig. 12.2).

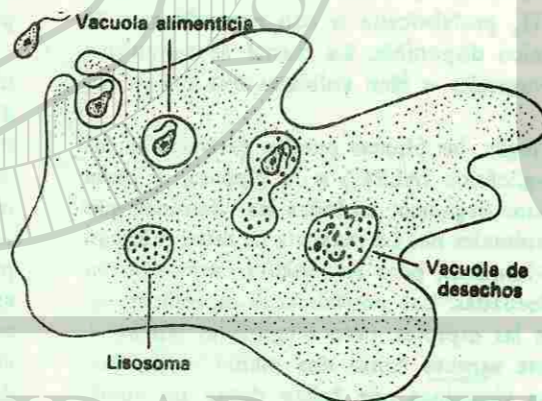


Fig. 10-1

Digestión intracelular en la ameba. Las enzimas digestivas almacenadas dentro de los lisosomas hidrolizan las moléculas alimenticias de la presa y las convierten en pequeñas moléculas que pueden ser absorbidas, por el citoplasma, a través de la membrana vacuolar.

10-2 DIGESTION INTRACELULAR

Los materiales sólidos deben convertirse en una solución de moléculas orgánicas solubles relativamente pequeñas, antes de que puedan ser utilizados por el organismo heterótrofo. Este proceso de descomposición química se denomina *digestión*. En algunos protistas y animales la digestión es intracelular, es decir, ocurre únicamente después de que el material sólido ha sido engolfado por la célula.

El protisto ameba engolfa las partículas sólidas, tales como diatomeas o pequeños protozoos mediante fagocitosis (ver Sección 9-6). La presa es incorporada con una pequeña cantidad del FEC en una *vacuola alimenticia* situada en el citoplasma de la ameba. De inmediato tiene lugar la digestión por medio de enzimas que son secretadas en la vacuola por lisosomas que se unen a ella (Fig. 10-1). Las moléculas alimenticias solubles atraviesan luego la membrana vacuolar y se incorporan al resto de la célula. Las partes no digeribles, tales como la concha de sílice de las diatomeas, son desechadas.

Aunque la digestión de la ameba puede considerarse como intracelular, debemos tener

en mente la membrana definida que persiste entre la diatomea, dentro de la vacuola de reserva, y el resto del citoplasma.

Como es obvio, la fagocitosis sólo puede presentarse cuando las partículas de los materiales alimenticios disponibles son más pequeñas que las células fagocíticas. Por tanto, no es sorprendente que este sistema de alimentación se restrinja a aquellos animales adaptados a obtener materiales alimenticios más pequeños con respecto a sí mismos. Como hemos visto en la esponja (Sección 5-1), esto se lleva a cabo mediante filtración de organismos microscópicos desde el agua circundante. Las planarias ingieren trozos más grandes de alimento, pero pueden romperlos mecánicamente hasta que alcancen el tamaño suficiente para poder ser engolfados por las células fagocíticas que tapizan la cavidad gastrovascular (Fig. 5-5).

10-3 DIGESTION EXTRACELULAR

Otra solución al problema de digerir los alimentos consiste en que las células segregan las enzimas digestivas y la digestión del alimento tiene lugar fuera de la célula, es decir, extracelularmente. Una vez que se ha completado la digestión del alimento, las moléculas solubles pequeñas que se han producido (por ejemplo, azúcares, aminoácidos) pueden, por difusión por transporte activo, atravesar la membrana celular y penetrar en la célula.

Pero quizás la modalidad más simple de la digestión extracelular es aquella que utilizan los *saprófitos*. Estos organismos obtienen su alimento de materia orgánica no viviente, por ejemplo cadáveres de plantas y animales, productos alimenticios, excrementos, etc. El modo de nutrirse del moho común del pan *Rhizopus nigricans* es típico de este grupo. Prospera sobre un substrato de pan húmedo que esté en un sitio oscuro (Fig. 10-2). El pan, producto elaborado por el hombre a partir de la planta de trigo, suministra todos los requerimientos dietéticos del moho. Las moléculas de almidón del pan, sin embargo, son demasiado grandes para atravesar la membrana que rodea el contenido citoplasmático de las hifas. Para convertir las moléculas de almidón insolubles y de gran tamaño en pequeñas moléculas solubles, capaces de penetrar en las hifas del micelio, se necesita una enzima que digiera el almidón o *amilasa*. El *Rhizopus* secreta esta enzima sobre el pan y así la digestión resulta extracelular. Las moléculas de azúcar producidas son absorbidas por el micelio.

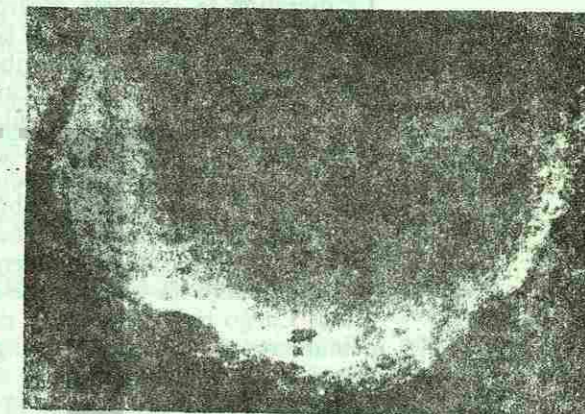


Fig. 10-2

El moho común del pan *Rhizopus nigricans* crece sobre un pedazo de pan. Este saprófito obtiene sus alimentos mediante la secreción de enzimas digestivas sobre el pan y absorbiendo los productos de la digestión que se opera sobre el substrato.

La digestión de los alimentos en el mismo substrato es la modalidad típica de digestión extracelular común a todos los hongos y a la mayoría de los bacterios. Los hongos bola que crecen sobre los muñones de los árboles muertos y los hongos de paraguas que aparecen sobre el suelo del bosque rico en humus, son también ejemplos de este tipo de nutrición (Figura 3-11).

La mayoría de los animales también digieren su alimento extracelularmente. Raras veces, sin embargo, viven rodeados por un substrato de materia orgánica. Por el contrario, deben utilizar uno u otro medio para obtener su alimento, el cual aparece sólo de vez en cuando en su contorno. Llevan el alimento a un saco o tubo del interior de su cuerpo, proceso que recibe el nombre de *ingestión*. Luego secretan en ese tubo o saco sus enzimas y

tiene lugar el proceso de digestión. De modo que las enzimas se localizan directamente sobre el alimento en lugar de segregarse libremente en los contornos.

La *hidra*, cnidario de agua dulce, paraliza y captura presas vivas, tales como crustáceos microscópicos, que nadan hacia sus tentáculos cargados de nematocistos. La boca de la hidra se abre y la presa es ingerida hacia la cavidad gastrovascular (Fig. 10-3). W. F. Loomis descubrió que esta secuencia de acciones se desata por concentraciones bajas del tripeptido glutacico (compuesto por tres aminoácidos). Aparentemente cuando la presa hace contacto con un tentáculo, la perforación de su cuerpo por un nematocisto promueve la secreción de glutacico, lo cual a la vez desata la acción digestiva subsiguiente. Pequeñas cantidades de glutacico obtenibles en un Centro de Suministro de materiales de laboratorio y unas pocas hidras, proporcionan varias horas de observación y experimentación interesante.

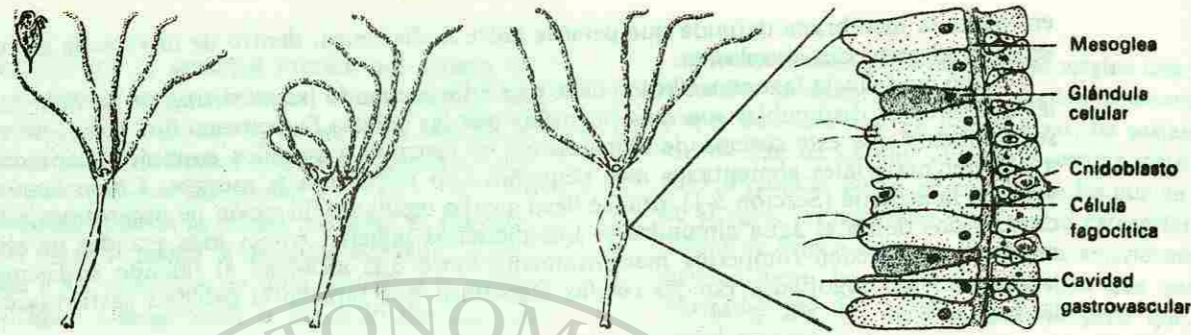


Fig. 10-3

Serie de acciones de la hidra en busca de alimento. La digestión preliminar se efectúa en la cavidad gastrovascular, mediante enzimas secretadas por las células glandulares. La digestión final es intracelular y seguida por fagocitosis.

Entre las células que tapizan la cavidad gastrovascular se encuentran células glandulares que segregan enzimas digestivas en el fluido de la cavidad gastrovascular. Allí tiene lugar la digestión inicial de la presa. Las partículas pequeñas pero aún sólidas a las cuales ha sido reducida la presa, son engolfadas por otras células fagocíticas que tapizan la cavidad. La digestión se completa dentro de las vacuolas alimenticias tal cual ocurre en la ameba. De todo ello deducimos que en la hidra ocurre tanto digestión extracelular como intracelular.

Aunque a menudo se describe la ingestión como el acto de incorporar materiales sólidos que contengan alimento, únicamente podemos hablar de incorporación de alimentos en un sentido superficial. La cavidad o tubo que recibe los materiales alimenticios sólidos en realidad no es otra cosa que una porción exterior del organismo que se ha replegado hacia adentro. Una bola de cristal que se llegara a tragar un bebé nunca penetra a una célula ni participa en actividad metabólica alguna. Uno o dos días después abandona el tubo digestivo del bebé sin haberse modificado. Los hábitos alimenticios de la estrella de mar ilustran este principio adecuadamente. La estrella de mar, que se alimenta de moluscos, bivalvos, tales como las ostras, debe atacar primero con sus patas tubulares las dos valvas de su presa. Luego tira fuertemente de ellas y eventualmente las valvas se separan dejando así descubierta la parte blanda y digerible de la ostra. En este momento la estrella de mar extrae por la boca una porción de su estómago. Por supuesto, el estómago muestra hacia afuera la superficie interior. Cuando la superficie interior del estómago hace contacto con las partes blandas del cuerpo de la ostra, segrega las enzimas digestivas y se inicia el proceso de la digestión. Una vez que se ha verificado este proceso parcialmente, la estrella de mar vuelve a introducir su estómago conjuntamente con los restos de la ostra. Luego se completa

la digestión, pero todavía por fuera de las células epiteliales que sirven a modo de barrera entre los órganos y los tejidos de la estrella de mar y el medio exterior. Aquí no ocurre fagocitosis y, por consiguiente, tampoco digestión intracelular.

El aparato digestivo de la estrella de mar consiste de un tubo (canal alimenticio) con una entrada (la boca) y una salida separada (el ano). Este sistema representa, en realidad, un adelanto con respecto al sistema en forma de saco de los cnidarios y de los gusanos planos ya que permite el flujo de los materiales alimenticios en una sola dirección y por consiguiente mayor eficiencia en la manipulación. El alimento nuevo no se mezcla necesariamente con el alimento que ya ha sido digerido casi por completo o con los desechos. Las distintas etapas de la digestión química pueden entonces sucederse en cadena. Cada región del canal alimenticio puede modificarse adecuadamente para ejecutar una actividad especial del proceso o algunas de ellas. Conjuntamente con el aumento en la eficiencia que permite alcanzar un canal alimenticio tubular, hallamos que en animales más complejos ciertas porciones del canal forman estructuras accesorias, por ejemplo, las glándulas digestivas. Estas producen las enzimas digestivas y otras sustancias importantes que fluyen a través de conductos hacia el canal digestivo principal. Allí los alimentos son digeridos completamente y convertidos en una solución de moléculas, que es absorbida por las células que tapizan el canal digestivo.

10-4 ALIMENTACION POR SISTEMAS DE FILTROS: LA ALMEJA

Algunos animales de agua dulce y muchos animales marinos se alimentan mediante la filtración de una corriente de agua y extrayendo de ella los pequeños organismos que puedan estar presentes. Estos son ingeridos y llevados al canal digestivo en donde se cumple finalmente la digestión y absorción. Los cirrópodos (crustáceos) y la almeja (un molusco) son ejemplos de animales que se alimentan mediante el sistema de filtración. En el caso de la almeja la superficie de las branquias está cubierta por cilios. Mediante el batir rítmico de los cilios el agua dulce penetra por una abertura denominada sifón incurrente (Fig. 10-4).

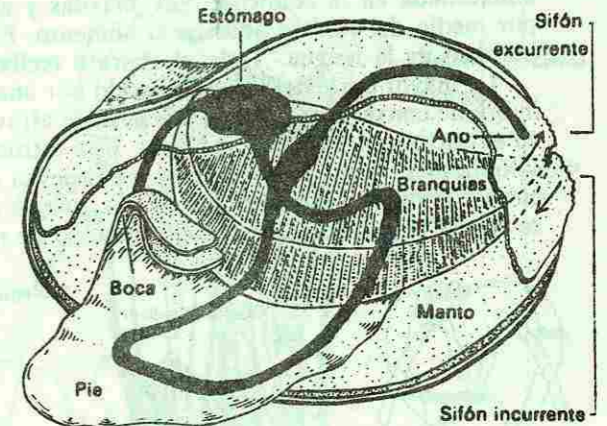


Fig. 10-4

El aparato digestivo de la almeja. Las partículas alimenticias contenidas en el agua absorbida a través del sifón branquial, son filtradas por las branquias.

El agua pasa luego a través de los poros de las agallas y allí entrega el oxígeno necesario para la respiración de la almeja. Las branquias están cubiertas con un mucus pegajoso y cualquier partícula sólida presente en el agua, incluyendo diatomeas, bacterias, etc., puede ser atrapada por el mucus. Las partículas de mayor tamaño y aquellas no digeribles se desprenden de las agallas y son expulsadas hacia fuera a través del sifón excurrente, mediante los cilios que tapizan el manto. El mucus y su carga de partículas cuidadosamente tamizadas son impulsadas hacia adelante en dirección hacia la boca, mientras el agua filtrada sale por el sifón excurrente. El mucus cargado de partículas es entonces ingerido. El material sobrante de la digestión (las heces) es expelido por el ano con el agua que fluye por el sifón excurrente.

10-5 BUSQUEDA ACTIVA DE ALIMENTOS: EL SALTAMONTES Y LA ABEJA

La mayoría de los insectos y de los vertebrados pueden moverse rápidamente y por tanto son capaces de buscar activamente su alimento. El saltamontes se desplaza de una planta a la otra caminando, saltando y volando. Apéndices especializados alrededor de la boca del saltamontes lo capacitan para consumir grandes cantidades de hojas de plantas rápida y eficazmente (Fig. 10-5). El material vegetal pasa de la boca al tubo alimenticio en donde se lleva a cabo la digestión y la absorción. Primero atraviesa el esófago y se deposita en un órgano de almacenamiento temporal, el buche (Fig. 10-5). De allí pasa a la molleja. La molleja está tapizada con placas quitinosas, encargadas de moler mediante la acción muscular el material alimenticio, el cual se convierte así en partículas más pequeñas. De este modo, la desintegración mecánica eficiente del alimento es otra ventaja proporcionada por el canal alimenticio tubular. El alimento se dirige luego al estómago en donde tiene lugar la digestión química. Allí son secretadas las enzimas digestivas que se producen en seis glándulas gástricas (ciegos). Algunos alimentos pueden penetrar a los ciegos gástricos durante el proceso.

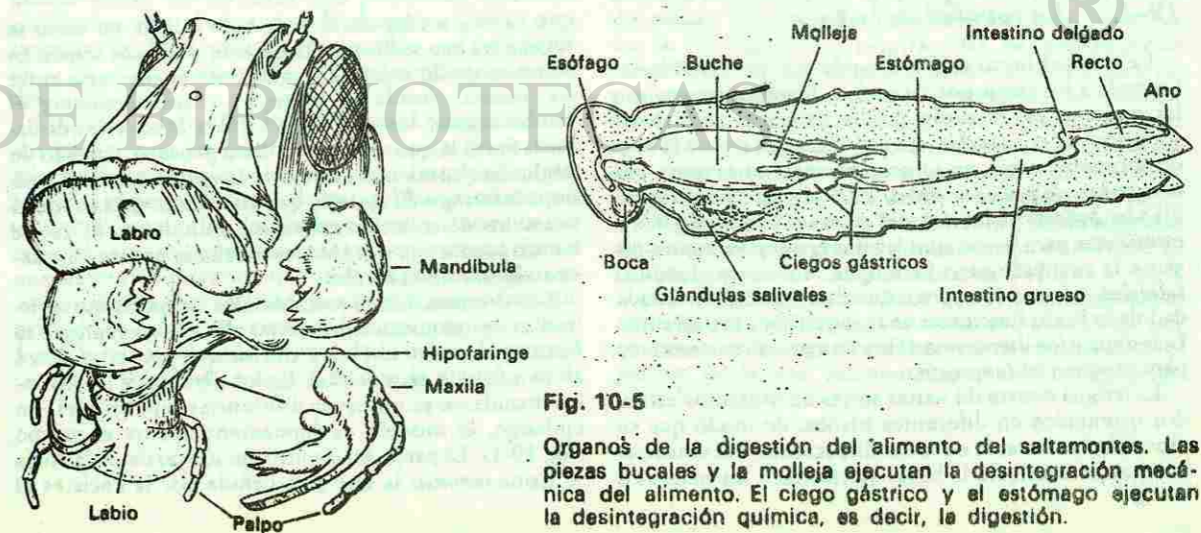


Fig. 10-5

Organos de la digestión del alimento del saltamontes. Las piezas bucales y la molleja ejecutan la desintegración mecánica del alimento. El ciego gástrico y el estómago ejecutan la desintegración química, es decir, la digestión.

Tanto el alimento digerido como una cantidad suficiente de agua son absorbidos por el intestino. Las heces se almacenan temporalmente en el recto antes de ser expulsadas relativamente secas por el ano. Este último proceso se denomina egestión.

Las piezas bucales de otros insectos, aunque son homólogas a las del saltamontes, pueden ser de forma radicalmente distinta y apropiadas para la manipulación de un tipo diferente de alimento. La abeja adulta se alimenta de líquidos, como el néctar de las flores o la miel almacenada en la colmena. Sus maxilas y el labio están modificados y forman un tubo por medio del cual se absorbe el alimento. Este asciende a la boca mediante la acción de bombeo de la lengua. Todo el aparato recibe el nombre de proboscis (Fig. 10-6).

La mayor parte del néctar ingerido por una abeja es transportado a la colmena en donde habrá de convertirse en miel. Después de atravesar el esófago, delgado y largo, se almacena en el estómago de miel (Fig. 10-6). Esta estructura es homóloga al buche y a la molleja del saltamontes, pero, puesto que ya no necesita desintegrar partículas sólidas, no posee músculos fuertes ni las placas de quitina que se encuentran en el saltamontes. Normalmente se regula el paso del néctar del estómago de miel al estómago propiamente dicho por me-

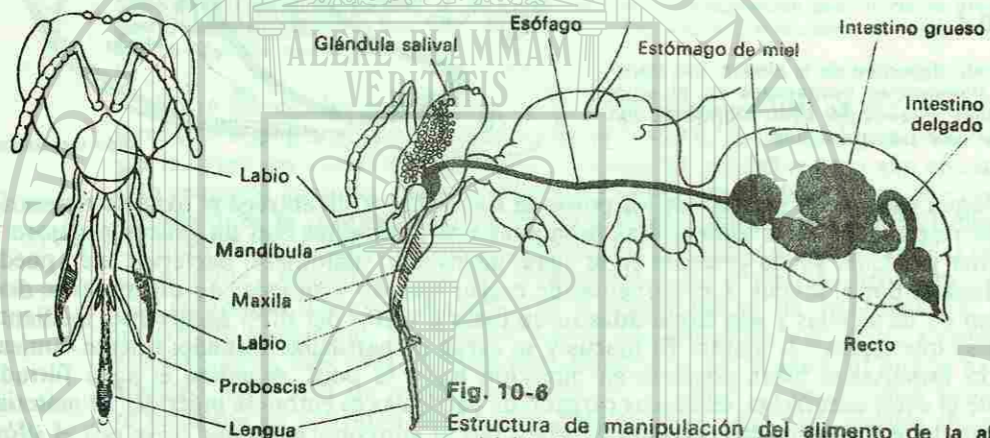


Fig. 10-6

Estructura de manipulación del alimento de la abeja. Las maxilas y el labio forman una proboscis, con ayuda de la cual la abeja succiona los alimentos líquidos, tales como el néctar. En el estómago de miel se almacena el alimento mientras es transportado a la colmena.

dio de una válvula localizada entre los dos. Cuando la obrera regresa a la colmena regurgita el néctar y comienza el proceso de transformación del néctar en miel.

La abeja también utiliza su boca para manipular sustancias sólidas, tales como la cera con la cual construye su colmena. En este proceso la abeja utiliza las mandíbulas, por lo cual no debemos sorprendernos que sean de forma similar a las mandíbulas del saltamontes.

Los vertebrados son también animales con poder de locomoción, por tanto, pueden buscar activamente su alimento. Las mandíbulas fuertes del pez lucio, la lengua modificada de la rana, las garras y el pico recurvado del águila, los caninos largos del tigre, los molares planos del caballo (herbívoro), son ejemplos de las muchas modificaciones estructurales por medio de las cuales los vertebrados logran obtener su alimento.

EL SISTEMA DIGESTIVO DEL HOMBRE

19-1 La cavidad de la boca

La cavidad bucal está sostenida por las mandíbulas, limitada a los lados por las piezas dentales, las encías y las mejillas, en el suelo por la lengua y en la parte superior por el **paladar**. Este último, que separa la boca de la cavidad nasal, en su porción anterior es óseo, con el nombre de **paladar duro**, y en su parte posterior es blando: **paladar blando**, que en el acto de la deglución interviene para evitar que las materias alimenticias pasen a la cavidad nasal. La lengua, dientes y glándulas salivales, con sus conductos que desembocan en la cavidad de la boca, funcionan en la ingestión y la digestión. La lengua y los dientes en el ser humano sirven también para efectuar el **lenguaje**.

La lengua consta de varias series de músculos estriados orientados en diferentes planos, de modo que su movilidad es notable en todas direcciones. Para mostrar la lengua (sacarla de la boca) se contraen los músculos

que van de arriba abajo y de lado a lado, en tanto se relajan los que se dirigen de delante atrás. Los alimentos vienen impelidos por la lengua hasta encontrarse entre las muelas, donde se mastican y sucesivamente el mismo órgano los conforma en una masa esférica llamada **bolo**, la que se engulle. Este proceso, llamado de deglución, comienza cuando la lengua empuja el bolo hacia la faringe. El epitelio que cubre la lengua contiene acúmulos de células sensoriales, reunidas en lo que se llaman **papilas gustativas**, estimuladas por las sustancias sápidas en solución.

Los dientes. Las piezas dentales de todos los vertebrados desmenuzan las materias alimenticias aunque su forma y tamaño son muy distintos según el régimen alimenticio de cada animal. En los dientes de los distintos mamíferos se observan diferencias superficiales; sin embargo, el modelo es fundamentalmente el mismo (fig. 19-1). La parte del diente que sobresale de la encía se llama **corona**; la que está ceñida por la encía es el

ORGANIZACION DEL CUERPO

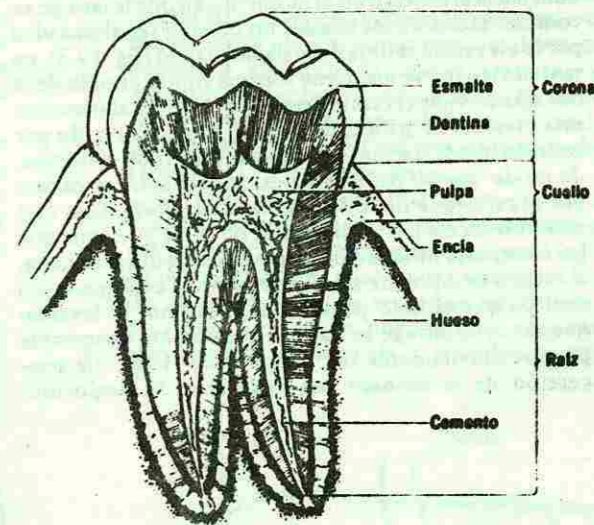


Fig. 19-1. Corte esquemático a través de un molar humano.

cuello, y la porción por debajo del cuello, enterrada en el alveolo del maxilar, es la **raíz**. Todo diente está compuesto de varias capas, la más dura externa, el **esmalte**, una interna de **marfil** o **dentina** que no es tan dura y una cavidad central, llena de tejidos blandos, vasos y nervios, que es la **pulpa**. El esmalte cubre sólo la corona y porción superior del cuello. La pieza dental está sujeta al hueso por un material llamado **cemento**. La dentina, similar al hueso en composición y dureza, se compone de materia inorgánica en un 72 por 100 (especialmente fosfato cálcico) y el resto de materia orgánica. El esmalte, la materia más dura del organismo, es inorgánico casi en el 97 por 100.

Al contrario de las piezas dentales de peces, anfibios y reptiles, apéndices cónicos sencillos, las de los mamíferos se distinguen por funciones especializadas: las ocho frontales, talladas en bisel, llevan el nombre de **incisivos**, usados para cortar el bocado, de buen tamaño en los roedores, como ratas, ardillas y castores. Los cuatro **caninos**, de forma cónica, uno después de los dientes a cada lado, arriba y abajo, tienen el empleo de **desgarrar** los alimentos; por este motivo alcanzan gran fuerza y tamaño en los carnívoros, como vólpidos y felinos (en cuyas especies es más común llamar colmillos a esas piezas, pero se conserva el nombre de caninos porque también son considerables en los perros). En el ser humano, a cada lado y en las dos mandíbulas, después de los caninos se alinean dos **premolares** y tres **molares**, cuya superficie aplanada tiene la misión de triturar y moler los alimentos. En los animales carnívoros los molares tienen bordes más cortantes con el fin de desgarrar los trozos de tejido carnoso; los animales herbívoros como equinos y vacunos, por el contrario, presentan molares de gran superficie plana para los alimentos que necesitan ser reducidos a pulpa, con incisivos cortantes para desmochar la hierba. En los rumiantes no se desarrollan los incisivos superiores; estos animales tronchan el vegetal con la lengua y el labio superior contra el borde agudo de los incisivos inferiores.

Los antepasados del hombre fueron omnívoros durante millones de años, así que las piezas dentales del hombre actual no están especializadas para unos alimentos fijos. El último molar, o muela del juicio, con frecuencia es de erupción irregular, atravesado en la encía y en general inútil. Este hecho señala la tendencia evolutiva del hombre moderno hacia un acortamiento de los maxilares, con el resultado de que las piezas aparecen apiñadas y no dejan espacio adecuado para el último molar. En las razas más primitivas, como los aborígenes australianos, este fenómeno no se ha presentado aún. Es completamente posible que en un centenar de miles de años más el hombre no tenga muela del juicio.

Glándulas salivales. Para facilitar el progreso de los alimentos hacia las fauces, así como para prepararlos para su desintegración química, tres pares de glándulas salivales secretan dos tipos de saliva. Uno de estos tipos es acuoso, con el fin de disolver ciertos alimentos, en tanto el otro contiene moco, una mucoproteína viscosa que facilita la adherencia mutua de las partículas alimenticias hasta formar un bolo para deglución; además lubrica dicho bolo en su camino descendente por el esófago. La saliva limpia la mucosa de la boca y la protege contra la sequedad; a la vez facilita la emisión de la

palabra, pues humedece la lengua y evita que se pegue al paladar. Los tres pares de glándulas secretan aproximadamente 1.5 litros de saliva al día. La **glándula parótida** (fig. 19-2), situada en la mejilla, delante del conducto auditivo, produce únicamente saliva acuosa; la **glándula submaxilar**, delante del ángulo de la mandíbula, emite una mezcla de las dos, lo mismo que la **glándula sublingual**, situada en el suelo de la boca, debajo de la lengua. Cada cuerpo glandular pesa alrededor de unos 30 g, y comunica con la cavidad de la boca por un conducto.

La **amilasa salival** hidroliza el almidón y lo convierte en maltosa, y la **maltasa salival**, la cual desintegra la maltosa en glucosa. En condiciones normales, la saliva es ligeramente ácida, con pH entre 6.5 y 6.8, acidez en la cual la amilasa es más activa. En el medio hiperácido del estómago, la amilasa se desnaturaliza y pierde la actividad, pero como los alimentos se ingieren en masas, la amilasa la conserva hasta que el ácido penetra en las mismas.

19-2 Faringe

Los alimentos, después de abandonar la cavidad de la boca, se introducen en la **faringe**, otra cavidad detrás del paladar blando, lugar complejo donde se entrecruzan las vías digestivas y respiratorias. Se cuentan por lo menos siete conductos que coinciden en este punto: las dos coanas o ventanas nasales posteriores, la conexión con la boca, la glotis que se abre en la tráquea, el esófago que lleva al estómago y las dos trompas de Eustaquio que conectan con el oído medio con el fin de equilibrar las presiones a cada lado del tímpano (véase p. 465).

Deglución. El paso de los alimentos, desde la boca al estómago, se logra gracias a una sucesión de reflejos. El primer tiempo del acto es voluntario; la lengua se aplica al cielo de la boca, lo que hace que el bolo alimenticio, entre las dos superficies, sea rechazado a la faringe por un movimiento lingual ondulatorio. Al comenzar la deglución se detiene momentáneamente la respiración

Tanto el alimento digerido como una cantidad suficiente de agua son absorbidos por el intestino. Las heces se almacenan temporalmente en el recto antes de ser expulsadas relativamente secas por el ano. Este último proceso se denomina egestión.

Las piezas bucales de otros insectos, aunque son homólogas a las del saltamontes, pueden ser de forma radicalmente distinta y apropiadas para la manipulación de un tipo diferente de alimento. La abeja adulta se alimenta de líquidos, como el néctar de las flores o la miel almacenada en la colmena. Sus maxilas y el labio están modificados y forman un tubo por medio del cual se absorbe el alimento. Este asciende a la boca mediante la acción de bombeo de la lengua. Todo el aparato recibe el nombre de proboscis (Fig. 10-6).

La mayor parte del néctar ingerido por una abeja es transportado a la colmena en donde habrá de convertirse en miel. Después de atravesar el esófago, delgado y largo, se almacena en el estómago de miel (Fig. 10-6). Esta estructura es homóloga al buche y a la molleja del saltamontes, pero, puesto que ya no necesita desintegrar partículas sólidas, no posee músculos fuertes ni las placas de quitina que se encuentran en el saltamontes. Normalmente se regula el paso del néctar del estómago de miel al estómago propiamente dicho por me-

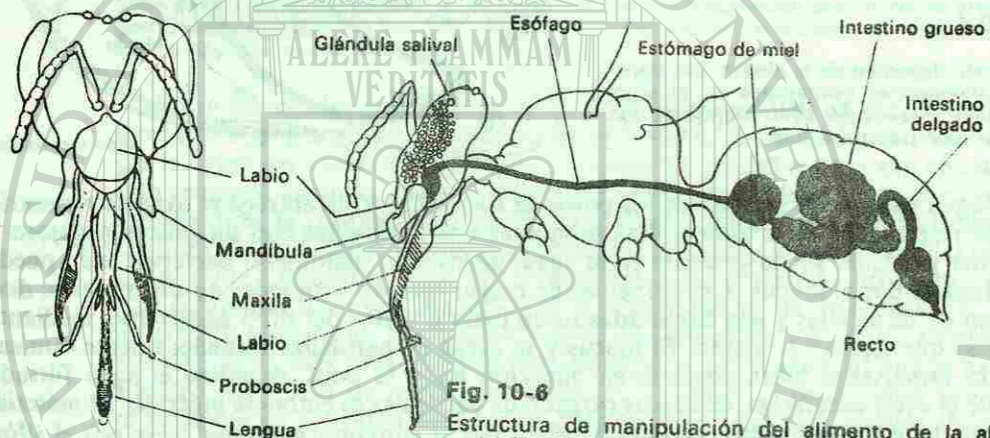


Fig. 10-6

Estructura de manipulación del alimento de la abeja. Las maxilas y el labio forman una proboscis, con ayuda de la cual la abeja succiona los alimentos líquidos, tales como el néctar. En el estómago de miel se almacena el alimento mientras es transportado a la colmena.

dio de una válvula localizada entre los dos. Cuando la obrera regresa a la colmena regurgita el néctar y comienza el proceso de transformación del néctar en miel.

La abeja también utiliza su boca para manipular sustancias sólidas, tales como la cera con la cual construye su colmena. En este proceso la abeja utiliza las mandíbulas, por lo cual no debemos sorprendernos que sean de forma similar a las mandíbulas del saltamontes.

Los vertebrados son también animales con poder de locomoción, por tanto, pueden buscar activamente su alimento. Las mandíbulas fuertes del pez lucio, la lengua modificada de la rana, las garras y el pico recurvado del águila, los caninos largos del tigre, los molares planos del caballo (herbívoro), son ejemplos de las muchas modificaciones estructurales por medio de las cuales los vertebrados logran obtener su alimento.

EL SISTEMA DIGESTIVO DEL HOMBRE

19-1 La cavidad de la boca

La cavidad bucal está sostenida por las mandíbulas, limitada a los lados por las piezas dentales, las encías y las mejillas, en el suelo por la lengua y en la parte superior por el paladar. Este último, que separa la boca de la cavidad nasal, en su porción anterior es óseo, con el nombre de paladar duro, y en su parte posterior es blando: paladar blando, que en el acto de la deglución interviene para evitar que las materias alimenticias pasen a la cavidad nasal. La lengua, dientes y glándulas salivales, con sus conductos que desembocan en la cavidad de la boca, funcionan en la ingestión y la digestión. La lengua y los dientes en el ser humano sirven también para efectuar el lenguaje.

La lengua consta de varias series de músculos estriados orientados en diferentes planos, de modo que su movilidad es notable en todas direcciones. Para mostrar la lengua (sacarla de la boca) se contraen los músculos

que van de arriba abajo y de lado a lado, en tanto se relajan los que se dirigen de delante atrás. Los alimentos vienen impelidos por la lengua hasta encontrarse entre las muelas, donde se mastican y sucesivamente el mismo órgano los conforma en una masa esférica llamada bolo, la que se engulle. Este proceso, llamado de deglución, comienza cuando la lengua empuja el bolo hacia la faringe. El epitelio que cubre la lengua contiene acúmulos de células sensoriales, reunidas en lo que se llaman papilas gustativas, estimuladas por las sustancias sápidas en solución.

Los dientes. Las piezas dentales de todos los vertebrados desmenuzan las materias alimenticias aunque su forma y tamaño son muy distintos según el régimen alimenticio de cada animal. En los dientes de los distintos mamíferos se observan diferencias superficiales; sin embargo, el modelo es fundamentalmente el mismo (fig. 19-1). La parte del diente que sobresale de la encía se llama corona; la que está ceñida por la encía es el

ORGANIZACION DEL CUERPO

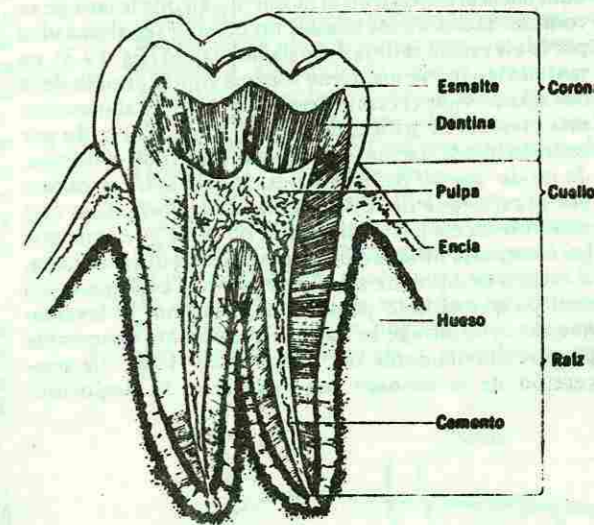


Fig. 19-1. Corte esquemático a través de un molar humano.

cuello, y la porción por debajo del cuello, enterrada en el alveolo del maxilar, es la raíz. Todo diente está compuesto de varias capas, la más dura externa, el esmalte, una interna de marfil o dentina que no es tan dura y una cavidad central, llena de tejidos blandos, vasos y nervios, que es la pulpa. El esmalte cubre sólo la corona y porción superior del cuello. La pieza dental está sujeta al hueso por un material llamado cemento. La dentina, similar al hueso en composición y dureza, se compone de materia inorgánica en un 72 por 100 (especialmente fosfato cálcico) y el resto de materia orgánica. El esmalte, la materia más dura del organismo, es inorgánico casi en el 97 por 100.

Al contrario de las piezas dentales de peces, anfibios y reptiles, apéndices cónicos sencillos, las de los mamíferos se distinguen por funciones especializadas: las ocho frontales, talladas en bisel, llevan el nombre de incisivos, usados para cortar el bocado, de buen tamaño en los roedores, como ratas, ardillas y castores. Los cuatro caninos, de forma cónica, uno después de los dientes a cada lado, arriba y abajo, tienen el empleo de desgarrar los alimentos; por este motivo alcanzan gran fuerza y tamaño en los carnívoros, como vólpidos y felinos (en cuyas especies es más común llamar colmillos a esas piezas, pero se conserva el nombre de caninos porque también son considerables en los perros). En el ser humano, a cada lado y en las dos mandíbulas, después de los caninos se alinean dos premolares y tres molares, cuya superficie aplanada tiene la misión de triturar y moler los alimentos. En los animales carnívoros los molares tienen bordes más cortantes con el fin de desgarrar los trozos de tejido carnoso; los animales herbívoros como equinos y vacunos, por el contrario, presentan molares de gran superficie plana para los alimentos que necesitan ser reducidos a pulpa, con incisivos cortantes para desmochar la hierba. En los rumiantes no se desarrollan los incisivos superiores; estos animales tronchan el vegetal con la lengua y el labio superior contra el borde agudo de los incisivos inferiores.

Los antepasados del hombre fueron omnívoros durante millones de años, así que las piezas dentales del hombre actual no están especializadas para unos alimentos fijos. El último molar, o muela del juicio, con frecuencia es de erupción irregular, atravesado en la encía y en general inútil. Este hecho señala la tendencia evolutiva del hombre moderno hacia un acortamiento de los maxilares, con el resultado de que las piezas aparecen apiñadas y no dejan espacio adecuado para el último molar. En las razas más primitivas, como los aborígenes australianos, este fenómeno no se ha presentado aún. Es completamente posible que en un centenar de miles de años más el hombre no tenga muela del juicio.

Glándulas salivales. Para facilitar el progreso de los alimentos hacia las fauces, así como para prepararlos para su desintegración química, tres pares de glándulas salivales secretan dos tipos de saliva. Uno de estos tipos es acuoso, con el fin de disolver ciertos alimentos, en tanto el otro contiene moco, una mucoproteína viscosa que facilita la adherencia mutua de las partículas alimenticias hasta formar un bolo para deglución; además lubrica dicho bolo en su camino descendente por el esófago. La saliva limpia la mucosa de la boca y la protege contra la sequedad; a la vez facilita la emisión de la

palabra, pues humedece la lengua y evita que se pegue al paladar. Los tres pares de glándulas secretan aproximadamente 1.5 litros de saliva al día. La glándula parótida (fig. 19-2), situada en la mejilla, delante del conducto auditivo, produce únicamente saliva acuosa; la glándula submaxilar, delante del ángulo de la mandíbula, emite una mezcla de las dos, lo mismo que la glándula sublingual, situada en el suelo de la boca, debajo de la lengua. Cada cuerpo glandular pesa alrededor de unos 30 g, y comunica con la cavidad de la boca por un conducto.

La amilasa salival hidroliza el almidón y lo convierte en maltosa, y la maltasa salival, la cual desintegra la maltosa en glucosa. En condiciones normales, la saliva es ligeramente ácida, con pH entre 6.5 y 6.8, acidez en la cual la amilasa es más activa. En el medio hiperácido del estómago, la amilasa se desnaturaliza y pierde la actividad, pero como los alimentos se ingieren en masas, la amilasa la conserva hasta que el ácido penetra en las mismas.

19-2 Faringe

Los alimentos, después de abandonar la cavidad de la boca, se introducen en la faringe, otra cavidad detrás del paladar blando, lugar complejo donde se entrecruzan las vías digestivas y respiratorias. Se cuentan por lo menos siete conductos que coinciden en este punto: las dos coanas o ventanas nasales posteriores, la conexión con la boca, la glotis que se abre en la tráquea, el esófago que lleva al estómago y las dos trompas de Eustaquio que conectan con el oído medio con el fin de equilibrar las presiones a cada lado del tímpano (véase p. 465).

Deglución. El paso de los alimentos, desde la boca al estómago, se logra gracias a una sucesión de reflejos. El primer tiempo del acto es voluntario; la lengua se aplica al cielo de la boca, lo que hace que el bolo alimenticio, entre las dos superficies, sea rechazado a la faringe por un movimiento lingual ondulatorio. Al comenzar la deglución se detiene momentáneamente la respiración

por un mecanismo reflejo que evita el paso irregular de los alimentos a la laringe y tráquea. Una vez los alimentos en la faringe, se les ofrecen cuatro vías de salida, sólo una de las cuales es la conveniente. En condiciones normales, el reflejo que cierra las otras tres impulsa el bolo hacia el esófago en el momento en que la faringe se contrae. Los orificios nasales no pueden ser alcanzados por la elevación refleja del paladar blando (fig. 19-3), en tanto la lengua se mantiene todavía contra el cielo de la boca para evitar el camino retrógrado de los alimentos a esta cavidad. El orificio de la laringe queda cerrado por contracción de los músculos que elevan todo el órgano, de modo que su orificio superior, la *glotis*, se obtura por el repliegue de tejido llamado *epiglotis*. Con esta acción se cierra por completo la vía aérea y se evita que los materiales sólidos o líquidos desciendan a la tráquea, al mismo tiempo que se dilata el orificio esofágico para facilitar que el bolo penetre en el mismo. El levantamiento de la laringe se hace perfectamente observable por los movimientos del "bocado de Adán" (la proyección de la laringe) con cada acto de deglución.

19-3 Paredes del conducto digestivo

Todos los sectores del aparato digestivo, desde el esófago hasta el recto, son de estructura parecida, formados por las mismas tres capas: en la parte interna, la *mucosa*; en la media, la muscular, y en la externa, el tejido conectivo (fig. 19-4). El revestimiento interno de la mucosa, inmediato a la cavidad, se compone de células epiteliales, generalmente cilíndricas, algunas de las cuales secretan un moco viscoso lubricante. Las mucosas de estómago e intestino forman muchos pliegues, para aumentar la superficie secretante y absorbente del tubo. Las glándulas del aparato digestivo aparecen como evaginaciones de la mucosa.

La capa muscular está formada por fibras lisas, excepto en el tercio superior del esófago, donde son estriadas. En la mayor parte del trayecto del tubo digestivo se superponen dos capas distintas de músculo: una interna de fibras circulares y una externa de fibras longitudinales. Por contracción alternada o al unisono de

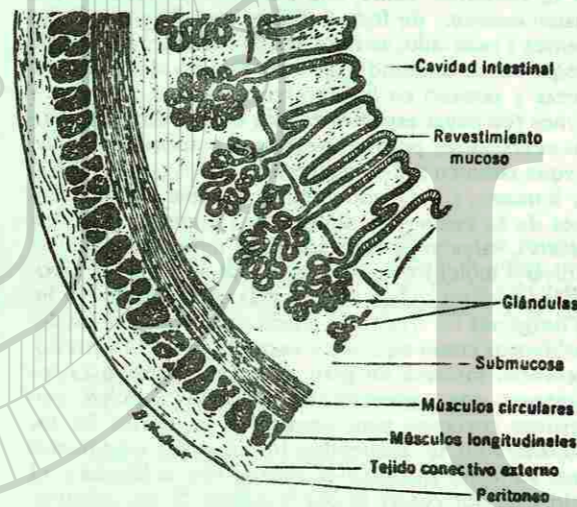


Fig. 19-4. Corte esquemático del intestino humano.

estas dos capas, los órganos digestivos pueden ejecutar gran variedad de movimientos para revolver las sustancias alimenticias y hacerlas avanzar.

La capa más externa del tubo digestivo se compone de tejido conectivo elástico, resistente, cubierto de una lámina fina y lisa de *peritoneo*. Este peritoneo secreta un líquido que lubrica las superficies externas de estómago e intestino, con reducción de la fricción de estos órganos entre sí y contra la pared abdominal. El esófago, muy protegido por los músculos del cuello y tórax, no tiene envoltura peritoneal.

Las paredes del tubo digestivo están bien inervadas para que se puedan coordinar las acciones de sus diferentes partes; el riego con sangre y linfa es muy abundante para la nutrición de las células del mismo lugar, para drenar los desechos y, especialmente, para llevar los alimentos absorbidos a los puntos donde se almacenan.

19-4 Esófago

El esófago es un conducto musculoso, dirigido directamente hacia abajo, desde la faringe hasta el estómago con paso entre los pulmones, detrás del corazón y por un orificio que le está destinado en el diafragma. La contracción de los músculos de la pared de la faringe y la presencia del bolo en la porción superior del esófago provocan una onda contráctil, única, rítmica y potente, de las paredes del esófago, llamada *onda peristáltica* que impulsa el bolo hacia el estómago. Esta onda va precedida de un estado de relajación que dilata el tubo haciendo lugar para los alimentos. Puede decirse que estas ondas peristálticas se producen a todo lo largo del tubo digestivo, pero en el esófago son rápidas, de modo que bastan seis segundos para que el alimento sólido alcance el estómago.

19-5 Estómago

El estómago es un órgano sacular de paredes musculares gruesas, situado a la izquierda del abdomen, debajo de las últimas costillas y dividido en tres regiones una superior, que por su vecindad con el corazón se llama *región del cardias*; una voluminosa en la parte media, llamada *fondo*, y otra que se extiende hasta la abertura del intestino delgado llamada *región pilórica* (fig. 19-5). Las capas musculares de la pared gástrica son excepcionalmente gruesas, con fibras diagonales además de las circulares y longitudinales que se encuentran ordinariamente en otros puntos del tubo digestivo. La mucosa del estómago contiene millones de *glándulas gástricas* microscópicas, las cuales secretan moco y jugo gástrico con gran contenido de enzimas y ácido

clorhídrico. El *jugo gástrico* puro es extremadamente ácido, con un pH próximo a 1 pero el contenido del estómago donde el jugo gástrico se mezcla con los alimentos es, desde luego, menos ácido con un pH alrededor de 3.

19-6 Intestino delgado

El primer segmento del intestino, de unos 25 cm de longitud, se llama *duodeno*. Ocupa una posición fija en la cavidad abdominal, sostenido en su lugar por ligamentos que lo aseguran al hígado y estómago, así como también a la pared interna de los lomos. El resto del intestino delgado (y la mayor parte del trayecto del intestino grueso), se sujeta a esa porción posterior del tronco por una membrana fina y transparente llamada *mesenterio*, de modo que sus movimientos pueden ser muy amplios. Los nervios y vasos sanguíneos pasan de la pared del cuerpo al intestino sostenidos por el mesenterio. Al duodeno penetran dos importantes jugos digestivos, la bilis desde el hígado y el jugo pancreático desde el páncreas. Además, las paredes intestinales contienen millones de diminutas *glándulas intestinales*, las cuales secretan el jugo intestinal con su contenido de muchas enzimas. Estos tres jugos se mezclan en el intestino delgado, donde completan el proceso digestivo que empezó en la boca y prosiguió en el estómago.

Movimientos intestinales. Después de una comida, la actividad peristáltica del intestino delgado aumenta considerablemente por acción del *reflejo gastroentérico*. La distensión del estómago por el alimento desencadena impulsos nerviosos que pasan a las paredes del intestino delgado aumentando su excitabilidad; la consecuencia es un aumento de la motilidad, y de la secreción de jugos intestinales.

Se reconocen dos tipos de movimientos intestinales: las *contracciones peristálticas*, que hacen avanzar el quimo, y los *movimientos rítmicos de contracción* que simplemente revuelven el contenido intestinal (figura

19-7 Hígado y páncreas

El hígado y el páncreas son grandes masas glandulares que vierten en el intestino delgado. El hígado, uno de

Vómito. Por excepción entran materias en el estómago que deben ser rechazadas al exterior. Para que esta maniobra sea posible, muchos mamíferos (con excepción de los roedores) tienen el *reflejo vomitorio*. El vómito puede ser provocado por irritación mecánica de la faringe (la introducción de un dedo en la garganta se emplea para inducir el vómito después de haber tragado una sustancia venenosa); también el vómito ocurre por trastornos de los conductos semicirculares, como en el mareo. La regulación de todo el mecanismo vomitorio asienta en un centro del mesencéfalo, el cual coordina la contracción del estómago y de los músculos de la pared abdominal, el cierre del esfínter pilórico, la abertura del cardias y el cierre de la glotis.

Úlceras. Se produce una úlcera péptica cuando la mucosa gástrica es lesionada por las enzimas proteolíticas y el ácido clorhídrico que contiene el jugo gástrico. La úlcera se origina cuando hay una secreción excesiva de jugo gástrico o una secreción insuficiente de moco protector. Las úlceras pueden estar causadas por tensión psíquica prolongada y ansiedad, quizá a conse-

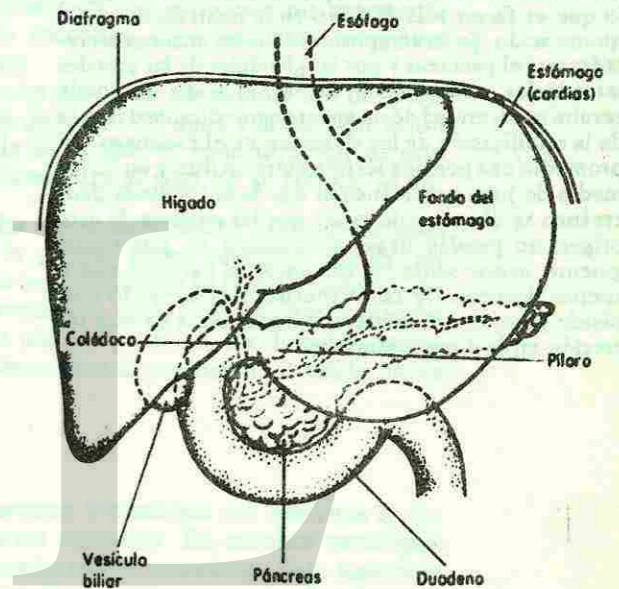


Fig. 19-5. Diagrama de las relaciones entre estómago, hígado, páncreas y duodeno.

La bilis no contiene enzimas digestivas, pero es alcalina y ayuda a la digestión neutralizando el quimo ácido procedente del estómago. Las enzimas secretadas por el páncreas y las glándulas intestinales tienen pH óptimos en la escala neutra o ligeramente alcalina. Las sales de la bilis actúan como detergentes, emulsifican las grasas en el intestino y aumentan la superficie de las gotitas de grasa, favoreciendo la acción de la *lipasa*. Además, las sales biliares se combinan con los lípidos y facilitan su absorción a través de la mucosa del intestino. Cuando se obstruye el conducto biliar y las sales biliares están ausentes del intestino, se dificulta la digestión y absorción de las grasas y gran parte de la grasa ingerida es excretada en las heces. Las sales biliares son cuidadosamente conservadas por el cuerpo; son resorbidas en la parte inferior del intestino y transportadas de nuevo al hígado por el torrente sanguíneo para ser secretadas de nuevo. Otro constituyente de la bilis, el *colesterol*, es muy poco soluble en agua. La eliminación de agua de la bilis en la vesícula puede concentrar el colesterol hasta el punto en que precipita, produciendo duras bolitas llamadas *piedras biliares*, que pueden obstruir el conducto biliar y detener la circulación de la bilis.

El **páncreas** es una masa difusa e irregular de tejidos situada entre el estómago y el duodeno (fig. 19-5). Su secreción, el jugo pancreático, contiene enzimas que hidrolizan proteínas, grasas, ácidos nucleicos y carbohi-

dratos. Entra en el duodeno por el conducto pancreático. Además unas determinadas células del páncreas, las cuales forman los *islotos de Langerhans*, secretan las hormonas *insulina* y *glucagon* (p. 476) que vierten en la corriente sanguínea. Estas dos secreciones no tienen entre sí relación alguna y son por completo independientes, pero en el hombre, lo mismo que en la mayoría de los vertebrados, estos dos tipos de células concurren en el mismo órgano; en algunos peces, sin embargo, están separadas y forman dos glándulas físicamente diferentes.

El jugo pancreático es un líquido claro y acuoso, decididamente alcalino, con pH aproximado de 8.5, por lo que es factor más decisivo en la neutralización del quimo ácido. Se ha comprobado que las enzimas secretadas por el páncreas y por las glándulas de las paredes intestinales no son activas en medio ácido, de donde resulta la necesidad de un agente neutralizante después de la acidificación de los alimentos en el estómago. En promedio una persona secreta entre un litro y un litro y medio de jugo pancreático al día. Si el conducto pancreático se obstruye de modo que las enzimas de este origen no puedan llegar al intestino ni, por consiguiente, actuar sobre los alimentos, el paciente siente apetito devorador y come mucho, a pesar de lo cual pierde peso, lo que subraya la importancia de esta secreción en la digestión normal.

19-9 Intestino grueso y recto

El resto de las materias, una vez absorbidos los nutrientes, pasan del intestino delgado al grueso, o *colon*, dispuesto en el abdomen en forma de U invertida, de mayor diámetro y paredes más gruesas que los segmentos precedentes. El intestino delgado desemboca de lado en el colon, a poca distancia de su terminación, de modo que deja un fondo de saco llamado *ciego*, de cuyo extremo todavía sobresale una proyección, del tamaño del dedo meñique, conocida como *apéndice*. Ciego y apéndice probablemente fueron mayores en nuestros remotos antepasados, con función digestiva asignada para las materias vegetales, pues los herbívoros como conejos y cobayos poseen un ciego funcional y voluminoso. Desde la unión de los dos segmentos de intestino, delgado y grueso, el colon ascendente, como su nombre indica, se extiende en dirección vertical por el lado derecho del abdomen hasta llegar a nivel del hígado, donde cambia de dirección en ángulo recto y, con el nombre de colon transversal, cruza la cavidad abdominal por debajo del hígado y estómago (fig. 19-2). Ya a la izquierda del abdomen, vuelve a doblarse en ángulo recto y a tomar dirección descendente (colon descendente) hasta llegar al recto.

Si hay irritación de la mucosa del colon, como ocurre en ciertas infecciones disintéricas, el peristaltismo aumenta, el tránsito de materias es rápido y sólo hay tiempo de que se elimine una pequeña cantidad de agua. Este trastorno denominado *diarrea* origina evacuaciones frecuentes de consistencia líquida. El estado opuesto, o sea el *estreñimiento*, se debe a que el tránsito es demasiado lento, con extracción de mucha agua y residuo fecal en extremo duro y seco. El uso repetido de purgantes, por su acción irritante sobre el colon, provoca un estado que podría llamarse "estreñimiento de los purgantes", en el cual los músculos del colon permanecen en contracción y no dan lugar a sus movimientos peristálticos. El estreñimiento se evita mejor con un régimen alimenticio en el que figuren abundantes materias residuales para que el contenido del colon adquiera el mayor volumen.

Excreción

16-1 EXCRECIÓN EN LAS PLANTAS

La excreción en las plantas no plantea problemas de solución difícil. Para ello puede señalarse varias razones. En primer lugar, la tasa del catabolismo en las plantas es por lo general mucho más baja que en animales de idéntico peso. En consecuencia, los desechos metabólicos se acumulan más despacio. En segundo lugar, las plantas verdes utilizan gran parte de los productos de desecho del catabolismo en sus procesos anabólicos. El agua y el bióxido de carbono producidos en la respiración se utilizan en la fotosíntesis. Los compuestos nitrogenados de desecho, cuya excreción es tan indispensable en los animales, pueden ser utilizados por las plantas verdes en las síntesis de nuevas proteínas. Esto reduce sus necesidades de excreción puesto que los productos finales del metabolismo de los carbohidratos no son tan venenosos como los productos nitrogenados de desecho, producidos por el metabolismo de las proteínas. Por supuesto, las plantas también sintetizan proteínas y de ellas están formadas diversas estructuras celulares importantes, asimismo, todas las enzimas vegetales son proteínas. Empero, el metabolismo de las proteínas no representa un papel tan importante en las plantas como en los animales, cuya estructura corpórea general se fundamenta en gran medida en las proteínas.

En las plantas acuáticas los desechos metabólicos se difunden libremente del citoplasma al agua circundante. Ninguna célula se halla a gran distancia del agua y la concentración de las sustancias de desecho en el interior de la célula sobrepasa la concentración de esta sustancia en el agua. El único producto del metabolismo para el cual no se cumple lo an-

En las plantas terrestres los productos de desecho del metabolismo, tales como sales de ácidos orgánicos, se almacenan simplemente en la planta. Estos desechos pueden ser almacenados en forma de cristales o pueden disolverse en el fluido de la vacuola central. En las especies herbáceas, los productos de desecho permanecen en las células hasta que las partes aéreas de la planta mueren en el otoño. En las plantas perennes los desechos se depositan en la duramen no viviente y/o son también eliminados al producirse la caída de las hojas.

16-2 EXCRECIÓN EN LOS PROTOZOOS

La mayoría de los protozoos viven en un ambiente acuoso y eliminan sus desechos metabólicos mediante difusión tal como lo hacen las plantas acuáticas. En muchos protozoos el producto final principal del metabolismo de las proteínas es el amoníaco. Esta sustancia (en la forma de ion NH_4^+) se difunde rápidamente fuera de la célula, antes de alcanzar una concentración peligrosa.

Los protozoos de agua dulce, al igual que las plantas de agua dulce, no pueden, sin embargo, expulsar el exceso de agua en esta forma puesto que carecen de una pared celular rígida. Tampoco pueden evitar que se produzca un flujo hacia adentro del agua, mediante el desarrollo de turgencia. Como hemos visto (Sección 9-4), la vacuola contráctil soluciona este problema.

En este caso se utiliza energía para extraer el agua de la célula y expulsarla hacia el medio circundante. La vacuola contráctil probablemente no desempeña un papel significativo en la excreción de otra sustancia. Los protozoos que viven en un ambiente isotónico (formas marinas y parasitarias) no poseen una vacuola contráctil. Si se colocan estos organismos en un ambiente isotónico, sin embargo, desarrollan una vacuola contráctil. Este hecho sugiere que la vacuola contráctil sirve únicamente para regular el equilibrio acuoso en el interior del organismo.

La llamada vacuola de desecho de los protozoos, por ejemplo, de la ameba y del *Paramecium*, en realidad no toma parte en la excreción. Sus contenidos (por ejemplo, conchas de diatomea) nunca participan en la actividad química de la célula, y por consiguiente, no pueden considerarse como desechos metabólicos. Con propiedad se denomina *egestión* el proceso de su alimentación.

16-3 EXCRECION EN LOS INVERTEBRADOS

Entre los animales de organización más simple, la difusión proporciona el mecanismo aún adecuado para eliminar los desechos metabólicos. Por ejemplo, en la hidra casi toda célula tiene por lo menos parte de su superficie expuesta al agua —ya sea que se trate de agua circundante o de agua en el interior de la cavidad gastrovascular. De esta manera los desechos celulares pueden difundirse directamente en el agua. Los movimientos del cuerpo al azar mantienen un intercambio permanente de agua entre la cavidad gastrovascular y el agua circundante. Así se evita una acumulación muy grande de desechos dentro de la cavidad gastrovascular.

La hidra es un animal de agua dulce, y como tal, tiene que vivir en un ambiente hipotónico. Se presume que haya un flujo continuo de agua hacia el interior de la célula. Pero todavía no sabemos de qué manera la hidra soluciona este problema. No se han observado vacuolas contráctiles en el interior de sus células. (En este aspecto es importante tener en cuenta que la eliminación del agua de la cavidad gastrovascular no tiene nada que ver con este problema. Los contenidos de la cavidad gastrovascular se hallan fuera de la hidra, en el sentido de que no necesitan atravesar una membrana celular para penetrar a la cavidad o salir hacia el ambiente.)

La planaria presenta una estructura más compleja que la hidra. Posee sistemas digestivo, nervioso y reproductivo, complejos. Se considera también que la planaria posee un sistema excretor. Este consiste de canales excretores cuyos extremos ciegos terminan en una célula de forma curiosa, denominada célula flamífera (Fig. 16-1). El agua penetra a la cavidad en el interior de la célula flamífera. No se conoce aún de qué manera se lleva a cabo este proceso, pero es de suponer que el agua se mueve en dirección contraria al gradiente osmótico. Una vez el agua alcanza el interior de las células flamíferas fluye hacia los canales excretores. A este proceso contribuye el movimiento de los cilios presentes en el interior de las células flamíferas. Cuando se observan los cilios bajo el microscopio, producen un efecto flameante, por lo cual a estas células se las denomina células flamíferas. De los canales excretores el agua pasa al exterior a través de una serie de poros.

Aunque se ha descrito este sistema en términos de un sistema excretor, su función real consiste simplemente en mantener el equilibrio hídrico. Drena el organismo, al igual que la vacuola contráctil de la ameba y el paramecio. Los desechos nitrogenados y otros desechos son excretados en la cavidad gastrovascular, desde donde son expulsados hacia el exterior a través de la boca. La ramificación extensiva de la cavidad gastrovascular permite que todas las porciones del cuerpo del animal puedan deshacerse de sus desechos sin que haya necesidad de un sistema circulatorio.

La lombriz de tierra, en cambio, posee un sistema de excreción propiamente dicho. Es particularmente interesante por cuanto su estructura y función se parecen a las del aparato excretor de muchos otros animales tanto invertebrados como vertebrados. Sin embargo, esto no significa necesariamente que todos estos animales hayan heredado tal estructura a partir de un antepasado común. Es probable que un mecanismo de tal eficiencia haya surgido varias veces independientemente a lo largo del curso de la evolución animal, es decir, que se trata de estructuras análogas y no de estructuras homólogas.

Las estructuras excretoras de la lombriz de tierra y de otros muchos vertebrados, se denominan nefridios (Fig. 16-2). En cada segmento de la lombriz (excepto en los tres primeros y en el último), está presente un par de nefridios. Cada nefridio consiste de un embudo cilindrico denominado nefrostomio, el cual está colocado sobre el septo, es decir la membrana que separa los segmentos. Este se continúa posteriormente en un túbulo largo que atraviesa el septo y en el segmento inmediatamente posterior del cuerpo del animal desarrolla varias vueltas. El extremo distal del túbulo se amplifica a manera de un órgano temporal de almacenamiento que se denomina vejiga. La vejiga se comunica con el exterior por medio de un poro denominado nefridiópodo, situado en la superficie ventral de la lombriz.

El nefrostomio se abre en la cavidad del cuerpo. La cavidad está llena de un fluido que consiste principalmente de linfa filtrada a partir del sistema circulatorio cerrado. Este fluido es el FEC de las células del cuerpo de la lombriz de tierra; contiene materiales alimenticios (por ejemplo, glucosa) y materiales inútiles o dañinos (por ejemplo, desechos nitrogenados). El fluido penetra por el nefrostomio y atraviesa luego el túbulo. A medida que el fluido se desplaza los materiales alimenticios son retenidos por las células que tapizan el túbulo. El túbulo está irrigado por abundantes vasos sanguíneos de modo que los materiales útiles se incorporan rápidamente en la circulación. Los materiales de desecho, o inútiles, no son retenidos por las células y finalmente abandonan el cuerpo del gusano a través de los nefridiópodos. Más tarde habremos de ver cómo muchos otros animales solucionan el problema de la excreción de modo similar. Todos los componentes del FEC son seleccionados; los materiales útiles son incorporados mientras que los demás son expulsados.

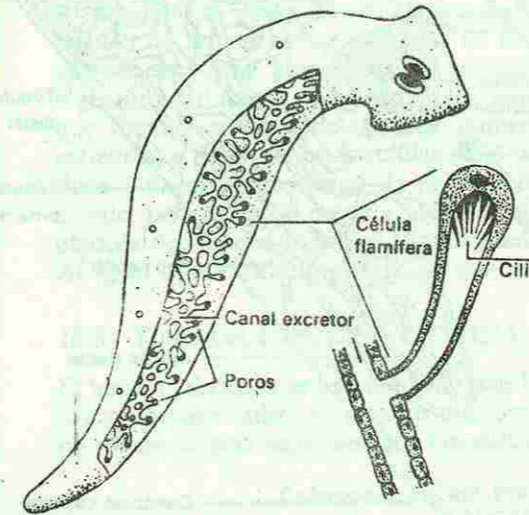


Fig. 16-1 Sistema excretor de una planaria. Su función principal consiste en contrarrestar el flujo continuo de agua hacia adentro a partir del ambiente hipotónico del gusano.

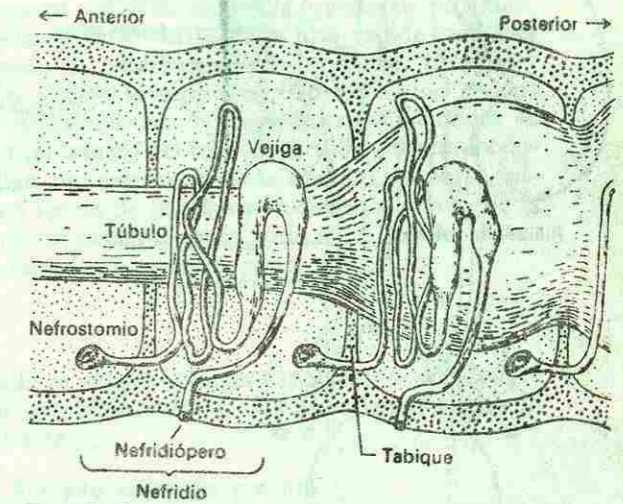


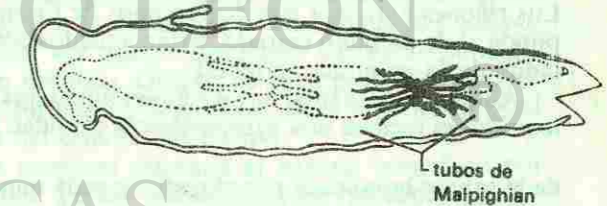
Fig. 16-2 Sistema excretor de la lombriz de tierra. En cada segmento está presente un segundo nefridio. Los nefridios recogen el fluido que contienen tanto los desechos como los materiales utilizados, los cuales son retenidos a medida que el fluido avanza a través del túbulo excretor.

Además de este tipo de actividad excretora indirecta, los nefridios pueden también funcionar directamente como aparato de excreción. Las células excretoras presentes en los túbulos, probablemente, pueden transferir los desechos provenientes de los capilares sanguíneos directamente en la cavidad del túbulo. Este tipo de excreción recibe el nombre de excreción tubular.

Los animales de agua dulce disponen de suficientes cantidades de agua para expulsar los desperdicios nitrogenados tóxicos, a medida que se acumulan. Probablemente el problema principal de estos animales consiste en eliminar el exceso de agua que penetra al interior de sus cuerpos desde el ambiente hipotónico. En los animales terrestres la situación es completamente diferente. En éstos, el mayor problema consiste en conservar el agua. Una primera visión de los problemas de la excreción en un ambiente seco la obtendremos estudiando los artrópodos, por ejemplo, los insectos. Para solucionar el problema el saltamontes se vale de modificaciones estructurales y modificaciones bioquímicas. Los desechos nitrogenados del saltamontes (y de otros insectos) es el ácido úrico. Esta adaptación bioquímica es de extrema importancia, puesto que en el ácido úrico se combina un alto contenido de nitrógeno con una baja toxicidad. La baja toxicidad se debe en parte a la baja solubilidad. Tan pronto como la concentración del ácido úrico comienza a incrementarse apreciablemente, se precipita de la solución en forma sólida. En este estado no ejerce ningún efecto bioquímico y se puede además lavar con poca cantidad de agua.

Fig. 16-3

Los desechos excretorios (principalmente ácido úrico) del saltamontes se depositan en el intestino, en donde se reabsorbe casi toda la humedad. De esta manera el saltamontes puede excretar sus desechos metabólicos sin que pierda prácticamente agua.



Desde el punto de vista estructural el sistema excretor de los insectos consiste de túbulos de Malpighi. Estos están ubicados en el hemocelo y los baña la sangre (Fig. 16-3). Aunque no existe un orificio que comunique directamente la sangre con los túbulos, las células de éstos extraen las sustancias solubles de la sangre y las traspasan a la cavidad de los túbulos. Allí se reabsorben los materiales utilizables, incluyendo el agua. A medida que la concentración del agua en el interior del túbulo decrece, se precipita el ácido úrico. Los túbulos

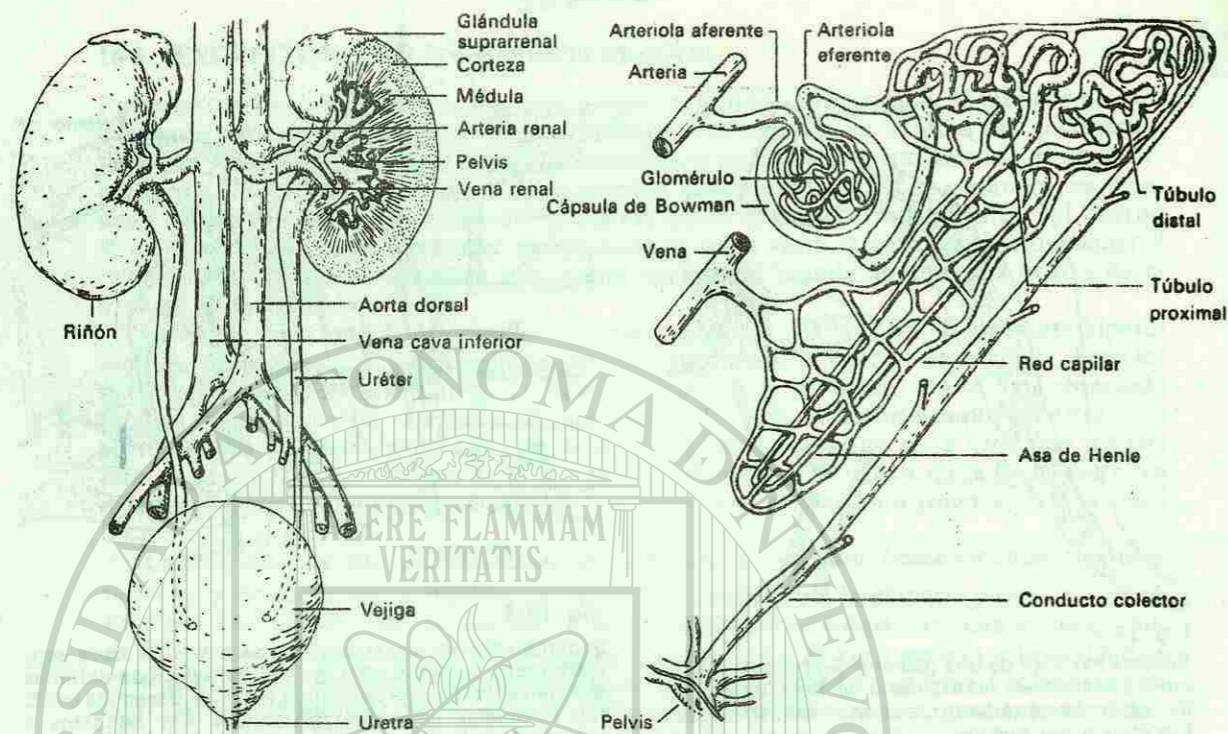


Fig. 16-4
Sistema excretor humano. Izquierda: anatomía. Derecha: dibujo (ampliado) de un solo nefrón. Hay aproximadamente un millón de nefrones en cada riñón.

de Malpighi no se abren directamente en el exterior, sino en el intestino, en donde se reabsorben de nuevo mayores cantidades de agua. El ácido úrico pasa al exterior conjuntamente con las heces. Estas son bastante secas. De este modo el saltamontes puede deshacerse de sus desechos nitrogenados sin perder el agua utilizada durante el proceso.

EXCRECIÓN EN EL HOMBRE

Los órganos de excreción principales de los vertebrados son los riñones. Puesto que se sabe más sobre el funcionamiento de los riñones de los mamíferos que de cualquier otro tipo de animal, los estudiaremos, en primer lugar, tomando como ejemplo el riñón humano. Al finalizar el capítulo se examinarán algunas otras modificaciones estructurales y funcionales que se hallan en los riñones de otros vertebrados.

16-4 ESTRUCTURA DEL RIÑÓN HUMANO

Los riñones humanos son dos órganos de forma de frijol cuyo tamaño aproximado corresponde al de un puño cerrado. Están situados contra la pared dorsal del cuerpo hacia ambos lados de la columna vertebral.

Aunque el peso total de los riñones representa solamente el 0,5 por 100 del peso del cuerpo, los riñones reciben una extraordinaria cantidad de sangre. Aproximadamente el 20 por 100

de la sangre bombeada por el corazón cada minuto fluye a través de ellos. Esta sangre llega a los riñones a través de las arterias renales derecha e izquierda y sale de los riñones por medio de las venas renales derecha e izquierda (Fig. 16-4).

La sección trasversal del riñón muestra que está compuesto de tres regiones diferentes. La región más exterior se denomina corteza. Por debajo de ésta se encuentra la médula. Esta presenta una cámara hueca que se denomina la pelvis renal.

La corteza y la médula de cada riñón están constituidas aproximadamente por un millón de nefrones. El nefrón es la unidad estructural y funcional de los riñones. Para comprender la fisiología del riñón en conjunto, se requiere comprender la fisiología de un solo nefrón.

El nefrón consiste en un túbulo largo enrollado, cerrado en un extremo y abierto en el otro (Fig. 16-4). En el extremo cerrado del túbulo que da a la corteza, la pared del nefrón se expande y se pliega en una cámara de doble pared que se denomina la cápsula de Bowman. Dentro de las porciones plegadas de la cápsula de Bowman se halla una red de capilares que se denomina glomérulos. El túbulo consiste en tres segmentos diferentes. El primer segmento, el túbulo proximal, está enrollado cerca a la cápsula de Bowman. Las células que forman sus paredes poseen numerosos mitocondrios. Muchas microvelocidades se extienden a partir de estas células en el interior (el lumen) del túbulo. El tubo proximal conduce a un segmento largo de paredes delgadas, denominado asa de Henle. Esta parte desciende, penetra en la médula, da una vuelta en forma de gancho y vuelve a la región de la cápsula de Bowman. Allí el túbulo nuevamente se expande para formar el túbulo distal. Al igual que el túbulo proximal, este túbulo también está fuertemente enrollado.

16-5 FORMACION DE LA ORINA

El nefrón fabrica la orina. Esto lo hace filtrando la sangre y luego devolviendo a la sangre los materiales útiles. El residuo conforma los materiales inútiles que abandonan el nefrón en forma de una solución, que constituye la orina.

Composición del plasma, filtrado nefrítico y orina
gm/100 ml de fluido

Componente	Plasma	Filtrado nefrítico	Orina	Concentración
Urea	0,03	0,03	2,0	60X
Acido úrico	0,004	0,004	0,05	12X
Glucosa	0,10	0,10	ninguno	—
Aminoácidos	0,05	0,05	ninguno	—
Total de sales inórganicas	0,72	0,72	1,50	2X
Proteínas y otros coloides	8,00	ninguno	ninguno	—

Fig. 16-5

Cada glomérulo recibe sangre de una arteriola aferente y descarga su sangre en una arteriola eferente. La sangre que se halla dentro del glomérulo, al igual que la sangre que se halla en el extremo de la arteriola, de cualquier capilar, se halla bajo la presión proveniente de la contracción del ventrículo izquierdo. Esta presión hace que el agua y las moléculas solubles presentes en la sangre se filtren a través de las paredes de los capilares. El fluido producido se denomina filtrado nefrítico. El examen de la Fig. 16-5 mostrará que el filtrado nefrítico no es otra cosa que plasma sanguíneo, menos casi todas las proteínas sanguíneas. Por consiguiente, tampoco se diferencia de modo esencial de la linfa (ver Sección 14-16).

El filtrado nefrítico se deposita en el interior de la cápsula de Bowman y pasa luego al túbulo proximal. Allí tiene lugar la reabsorción de la glucosa, de los aminoácidos, vitaminas,

hormonas y una gran cantidad de iones minerales (Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Cl^- , HCO_3^- , PO_4^- , SO_4^-). Esta reabsorción se lleva a efecto por transporte activo. Los detalles de cómo ocurre en realidad este proceso no se conocen todavía, pero se sabe que para ello son necesarias enzimas y ATP. Como ya se mencionó, las células del túbulo proximal están provistas de numerosos mitocondrios. Su tasa de metabolismo es igual a la de cualquier otra célula del cuerpo, incluyendo células musculares activas. Además sus microvelocidades aumentan considerablemente el área en contacto con el filtrado nefrítico. Gracias en gran parte a las microvelocidades el área total que participa en la formación de la orina en el hombre es igual a más de 5,57 m². es decir, tres veces el área del exterior del cuerpo.

Los materiales reabsorbidos por el túbulo proximal retornan al sistema sanguíneo por medio de una red capilar que rodea los túbulos. En los mamíferos, esta red capilar recibe toda la sangre que la baña de la arteriola eferente del glomérulo. El drenaje de la red capilar se lleva a efecto por vénulas que conducen a la vena renal.

Mientras que las diferentes sustancias disueltas son sustraídas del filtrado nefrítico y retornan a la sangre, simultáneamente se reincorpora a la sangre gran cantidad de agua. Esta reabsorción del agua se lleva a efecto por el proceso pasivo de la ósmosis. La transferencia de sustancias disueltas del filtrado nefrítico a la sangre aumenta la concentración del agua del filtrado nefrítico. El agua pasa entonces por ósmosis a la sangre y restablece el equilibrio osmótico.

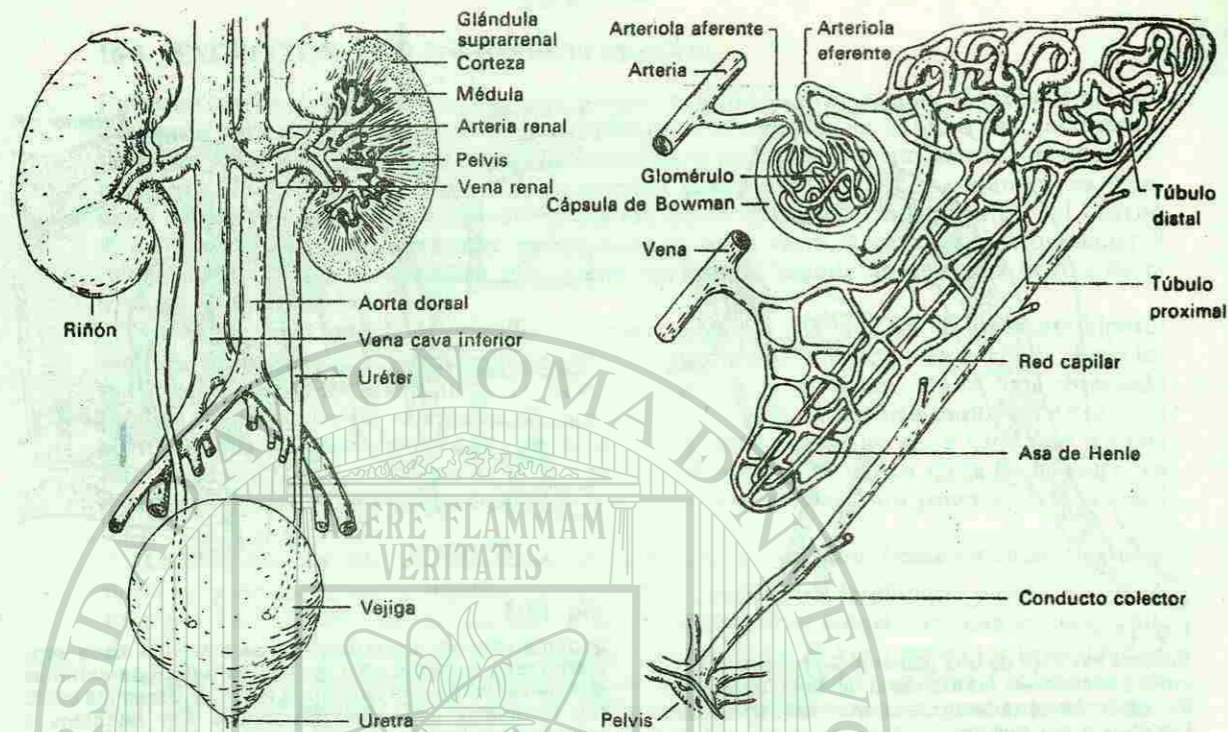


Fig. 16-4
Sistema excretor humano. Izquierda: anatomía. Derecha: dibujo (ampliado) de un solo nefrón. Hay aproximadamente un millón de nefrones en cada riñón.

de Malpighi no se abren directamente en el exterior, sino en el intestino, en donde se reabsorben de nuevo mayores cantidades de agua. El ácido úrico pasa al exterior conjuntamente con las heces. Estas son bastante secas. De este modo el saltamontes puede deshacerse de sus desechos nitrogenados sin perder el agua utilizada durante el proceso.

EXCRECIÓN EN EL HOMBRE

Los órganos de excreción principales de los vertebrados son los riñones. Puesto que se sabe más sobre el funcionamiento de los riñones de los mamíferos que de cualquier otro tipo de animal, los estudiaremos, en primer lugar, tomando como ejemplo el riñón humano. Al finalizar el capítulo se examinarán algunas otras modificaciones estructurales y funcionales que se hallan en los riñones de otros vertebrados.

16-4 ESTRUCTURA DEL RIÑÓN HUMANO

Los riñones humanos son dos órganos de forma de frijol cuyo tamaño aproximado corresponde al de un puño cerrado. Están situados contra la pared dorsal del cuerpo hacia ambos lados de la columna vertebral.

Aunque el peso total de los riñones representa solamente el 0,5 por 100 del peso del cuerpo, los riñones reciben una extraordinaria cantidad de sangre. Aproximadamente el 20 por 100

de la sangre bombeada por el corazón cada minuto fluye a través de ellos. Esta sangre llega a los riñones a través de las arterias renales derecha e izquierda y sale de los riñones por medio de las venas renales derecha e izquierda (Fig. 16-4).

La sección trasversal del riñón muestra que está compuesto de tres regiones diferentes. La región más exterior se denomina corteza. Por debajo de ésta se encuentra la médula. Esta presenta una cámara hueca que se denomina la pelvis renal.

La corteza y la médula de cada riñón están constituidas aproximadamente por un millón de nefrones. El nefrón es la unidad estructural y funcional de los riñones. Para comprender la fisiología del riñón en conjunto, se requiere comprender la fisiología de un solo nefrón.

El nefrón consiste en un tubo largo enrollado, cerrado en un extremo y abierto en el otro (Fig. 16-4). En el extremo cerrado del tubo que da a la corteza, la pared del nefrón se expande y se pliega en una cámara de doble pared que se denomina la cápsula de Bowman. Dentro de las porciones plegadas de la cápsula de Bowman se halla una red de capilares que se denomina glomérulos. El tubo consiste en tres segmentos diferentes. El primer segmento, el tubo proximal, está enrollado cerca a la cápsula de Bowman. Las células que forman sus paredes poseen numerosos mitocondrios. Muchas microvelocidades se extienden a partir de estas células en el interior (el lumen) del tubo. El tubo proximal conduce a un segmento largo de paredes delgadas, denominado asa de Henle. Esta parte desciende, penetra en la médula, da una vuelta en forma de gancho y vuelve a la región de la cápsula de Bowman. Allí el tubo nuevamente se expande para formar el tubo distal. Al igual que el tubo proximal, este tubo también está fuertemente enrollado.

16-5 FORMACION DE LA ORINA

El nefrón fabrica la orina. Esto lo hace filtrando la sangre y luego devolviendo a la sangre los materiales útiles. El residuo conforma los materiales inútiles que abandonan el nefrón en forma de una solución, que constituye la orina.

Composición del plasma, filtrado nefrítico y orina
gm/100 ml de fluido

Componente	Plasma	Filtrado nefrítico	Orina	Concentración
Urea	0,03	0,03	2,0	60X
Acido úrico	0,004	0,004	0,05	12X
Glucosa	0,10	0,10	ninguno	—
Aminoácidos	0,05	0,05	ninguno	—
Total de sales inórganicas	0,72	0,72	1,50	2X
Proteínas y otros coloides	8,00	ninguno	ninguno	—

Fig. 16-5

Cada glomérulo recibe sangre de una arteriola aferente y descarga su sangre en una arteriola eferente. La sangre que se halla dentro del glomérulo, al igual que la sangre que se halla en el extremo de la arteriola, de cualquier capilar, se halla bajo la presión proveniente de la contracción del ventrículo izquierdo. Esta presión hace que el agua y las moléculas solubles presentes en la sangre se filtren a través de las paredes de los capilares. El fluido producido se denomina filtrado nefrítico. El examen de la Fig. 16-5 mostrará que el filtrado nefrítico no es otra cosa que plasma sanguíneo, menos casi todas las proteínas sanguíneas. Por consiguiente, tampoco se diferencia de modo esencial de la linfa (ver Sección 14-16).

El filtrado nefrítico se deposita en el interior de la cápsula de Bowman y pasa luego al tubo proximal. Allí tiene lugar la reabsorción de la glucosa, de los aminoácidos, vitaminas,

hormonas y una gran cantidad de iones minerales (Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Cl^- , HCO_3^- , PO_4^- , SO_4^-). Esta reabsorción se lleva a efecto por transporte activo. Los detalles de cómo ocurre en realidad este proceso no se conocen todavía, pero se sabe que para ello son necesarias enzimas y ATP. Como ya se mencionó, las células del tubo proximal están provistas de numerosos mitocondrios. Su tasa de metabolismo es igual a la de cualquier otra célula del cuerpo, incluyendo células musculares activas. Además sus microvelocidades aumentan considerablemente el área en contacto con el filtrado nefrítico. Gracias en gran parte a las microvelocidades el área total que participa en la formación de la orina en el hombre es igual a más de $5,57 \text{ m}^2$, es decir, tres veces el área del exterior del cuerpo.

Los materiales reabsorbidos por el tubo proximal retornan al sistema sanguíneo por medio de una red capilar que rodea los tubos. En los mamíferos, esta red capilar recibe toda la sangre que la baña de la arteriola eferente del glomérulo. El drenaje de la red capilar se lleva a efecto por vénulas que conducen a la vena renal.

Mientras que las diferentes sustancias disueltas son sustraídas del filtrado nefrítico y retornan a la sangre, simultáneamente se reincorpora a la sangre gran cantidad de agua. Esta reabsorción del agua se lleva a efecto por el proceso pasivo de la ósmosis. La transferencia de sustancias disueltas del filtrado nefrítico a la sangre aumenta la concentración del agua del filtrado nefrítico. El agua pasa entonces por ósmosis a la sangre y restablece el equilibrio osmótico.

La cantidad de filtrado nefrítico producido por un solo nefrón no es grande, pero si se considera la cantidad producida por dos millones de ellos, resulta una cantidad ciertamente impresionante. En los riñones se producen aproximadamente 170,28 litros de filtrado nefrítico, cada día. Este volumen puede representar más de dos veces el peso del individuo. Aproximadamente el 80 por 100 del agua presente en el filtrado nefrítico es reabsorbida, por los tubitos proximales. Junto con el agua se reabsorben también 453 gramos de bicarbonato de sodio, y 1,133 kg de cloruro de sodio, y 151 gramos de glucosa y cantidades menores de otros materiales útiles. Se puede fácilmente comprender que la vida no podría sostenerse durante mucho tiempo si estas cantidades materiales tuvieran que salir del cuerpo.

Pero no todas las sustancias disueltas presentes en el filtrado nefrítico son retenidas por el túbulo proximal. La mayor parte de la urea, desecho nitrogenado, queda atrás. Asimismo permanecen en el interior del túbulo cantidades de sales disueltas en el fluido.

A medida que este fluido pasa hacia el asa de Henle, se vuelve casi isotónico con respecto a la sangre. Las sustancias disueltas y el agua son absorbidas en proporciones equivalentes por los tubos proximales. Esta situación cambia en el túbulo distal. Allí tiene lugar una reabsorción más selectiva de los materiales regulada con precisión. Además, pueden absorberse cantidades adicionales de sales y de agua. Por otra parte, la cantidad exacta de cada sustancia retenida en el túbulo distal es directamente proporcional al nivel en el cual se encuentra dicha sustancia en el torrente circulatorio. Si el contenido de agua de la sangre es más bajo que el normal, cantidades adicionales de agua son absorbidas desde el túbulo distal hasta que la concentración del agua en la sangre recupera su valor normal. Lo mismo sucede con los iones salinos. La reabsorción de los iones de Na^+ en el túbulo distal resulta particularmente interesante, pues pueden ser canjeados con los iones de H^+ . En otras palabras, el túbulo distal contribuye a mantener constante el pH de la sangre mediante el intercambio de iones H^+ por iones Na^+ , cuando la acidez de la sangre tiende a elevarse. A veces la sangre se torna demasiado alcalina. Cuando esto ocurre, el túbulo distal contribuye a corregir esta situación. En consecuencia, para mantener el pH de la sangre dentro de los límites normales de 7,3 a 7,4, el riñón debe producir orina cuyo pH descienda hasta 4,5 o se eleve hasta 8,5.

Aunque la formación de la orina en el hombre ocurre fundamentalmente de acuerdo con el mecanismo descrito de filtración y reabsorción, también incluye un mecanismo auxiliar. Este consiste en la excreción tubular. Las células de los túbulos sustraen ciertas sustancias de la sangre presente en los capilares adyacentes. Estas sustancias son luego excretadas directamente en el interior de los túbulos y sumadas a la orina.

16-7 MECANISMOS DE ELIMINACION

El proceso de formación de orina prosigue incesantemente. Cuando la orina abandona el túbulo distal se dirige hacia un conducto colector que atraviesa la médula. El tubo colector drena la orina proveniente de varios nefrones y la lleva hacia la pelvis del riñón (Fig. 16-4). Luego la orina desciende del riñón a la vejiga por medio de un conducto, denominado **uréter**. La vejiga es un órgano de paredes musculosas, hueco que se dilata a medida que la orina fluye en su interior, procedente de los riñones. Cuando la vejiga se llena de orina, el esfínter muscular que guarda su salida se relaja y permite la salida de la orina a través de la uretra. En los niños la relajación del esfínter ocurre de manera automática. En las personas adultas el esfínter se halla, por lo general, bajo control consciente.

Los dos uréteres penetran a la vejiga de tal manera que sus salidas se cierran cuando comienza a desarrollarse presión en el interior de la vejiga (Fig. 16-6). Si la expulsión de la orina es retardada por algún tiempo, la orina comienza a acumularse en el interior de los uréteres y aun en las pelvis de los riñones. Cuando la vejiga finalmente se vacía, esta acumulación puede descender. Por este motivo, después de una expulsión demorada de la orina se presenta inmediatamente la necesidad de una segunda expulsión.

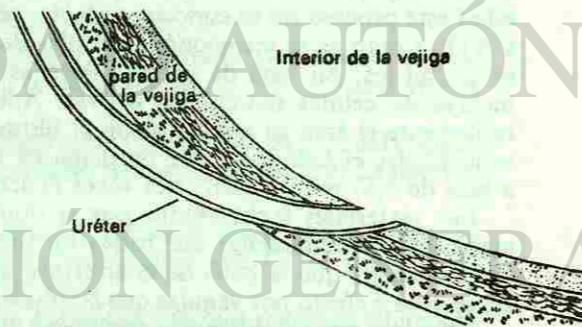


Fig. 16-6

La presión en el interior de la vejiga cierra los extremos de los uréteres por lo cual la orina se acumula en ellos.

16-8 OTROS ORGANOS DE EXCRECION EN EL HOMBRE

En cumplimiento del proceso de mantener constante la composición química del medio interno, los riñones eliminan muchos productos de desecho del metabolismo. En esta función los riñones son auxiliados por otros cuatro órganos.

(1) La **piel**. Debido a la acción de las glándulas sudoríparas, la piel actúa como un órgano de excreción. Estas glándulas extraen el agua, la urea y algunas sales de la sangre, las que liberan en la superficie de la piel. La excreción del agua por las glándulas sudoríparas forma parte del mecanismo de regulación de la temperatura del cuerpo. El sudor se produce cuando ejercicios musculares vigorosos, temperaturas externas altas, o ambos factores tienden a elevar la temperatura de la sangre. La evaporación del sudor refresca la piel y ayuda al cuerpo a mantener una temperatura interna constante. Los detalles de este mecanismo homeostático se considerará en el Capítulo 29.

La excreción de la urea y de las sales por medio de las glándulas sudoríparas es de importancia secundaria con respecto a la excreción del agua. En efecto la eliminación de sal por este método puede socavar seriamente las reservas del cuerpo. Se recomienda por ello

a las personas cuyo trabajo les obliga a sudar profusamente ingerir cantidades adicionales de sal en su dieta.

(2) Los **pulmones**. Son también órganos de excreción en cuanto eliminan el bióxido de carbono y el agua. Esto último puede ser fácilmente demostrado si se respira frente al vidrio de una ventana. Sin embargo, al igual de la piel, la eliminación de agua es consecuencia inevitable de otro proceso. Los alvéolos de los pulmones deben permanecer húmedos para poder funcionar como órganos de intercambio gaseoso. Sin embargo, el flujo constante de aire seco produce una pérdida constante de la humedad. Para los animales que viven en ambientes desérticos la pérdida de agua del cuerpo por los pulmones puede ser un factor crítico de su supervivencia.

(3) El **intestino**. Ciertas sales (por ejemplo, las de hierro y calcio) son excretadas directamente en la cavidad del intestino por las células epiteliales que lo tapizan. Estas sales abandonan el cuerpo con los excrementos. Por supuesto, los materiales alimenticios no digeridos (y los bacterios) que conforman la mayor parte de los excrementos no son de modo alguno producto de excreción. El alimento no digerido es material que nunca participó en el metabolismo de nuestras células. El término correcto para designar la eliminación de este material es el de **egestión**, no excreción.

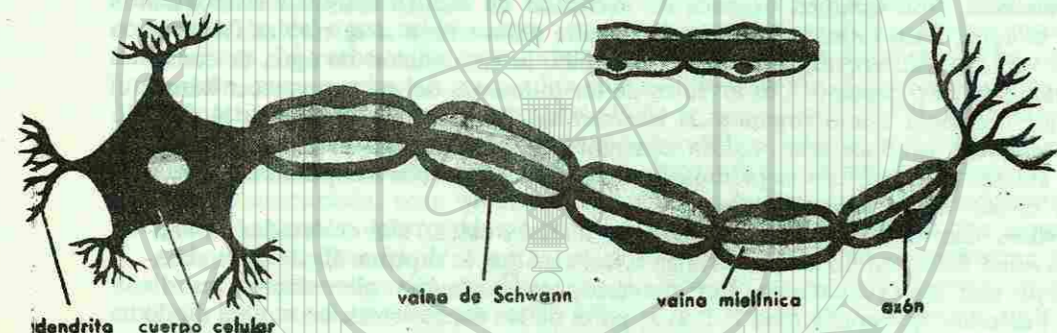
(4) El **higado** es también un órgano de excreción. Este fabrica los pigmentos biliares durante el proceso de descomposición de la hemoglobina a partir de los restos de los glóbulos rojos. Los pigmentos biliares penetran en el intestino mediante los conductos biliares comunes. Junto con las sales metálicas mencionadas son los únicos componentes de los excrementos que pueden ser considerados desechos metabólicos propiamente dichos.

El sistema nervioso

Las vías nerviosas

El sistema nervioso de los mamíferos consta de dos partes, el *sistema nervioso central (s.n.c.)* y el *sistema nervioso autónomo (s.n.a.)*. El encéfalo y la médula espinal albergan los centros nerviosos de ambos sistemas. El sistema nervioso central regula principalmente las actividades voluntarias y conscientes y el sistema nervioso autónomo, las inconscientes e involuntarias. Pero ambos sistemas están en estrecha interdependencia y, según veremos, forman un complejo funcional unificado, íntimamente coordinado.

Independientemente de que la actividad reflejada se realice en uno u otro de ambos sistemas, el material a cuyo cargo corre el trabajo interno de todo sistema nervioso es siempre el mismo: células nerviosas que produ-



celular reciben el nombre de *axones*. Una neurona posee característicamente un solo axón pero, en cambio, puede tener una o varias dendritas. En general, las neuronas son células relativamente grandes. Las dendritas y los axones pueden llegar a medir hasta un metro o más, pudiendo también ser relativamente cortas.

Las fibras nerviosas largas, sin sus centros celulares, están envueltas por una o dos vainas. La mayoría de las fibras largas del sistema nervioso central están rodeadas directamente por una capa de sustancia grasa denominada *vaina de mielina*. Esta vaina está a su vez envuelta por la denominada *vaina de Schwann* constituida por una sola capa de células delgadas y planas. En muchas fibras nerviosas del sistema nervioso autónomo, únicamente una vaina de Schwann rodea al axón, mientras que las vainas de mielina están ausentes.

Las vainas de mielina incrementan probablemente la velocidad de transmisión del impulso nervioso. Puede demostrarse cómo las fibras miélicas del sistema nervioso central son capaces de conducir estímulos a velocidades de unos cien metros por segundo, mientras que las fibras amielínicas del sistema nervioso autónomo los conducen, cuando más, aproximadamente a unos veinticinco metros por segundo. Se ha sugerido que el efecto acelerador de la capa miélica grasa depende de una acción aislante; la envuelta miélica sería respecto a la fibra

cen y transmiten impulsos nerviosos. A ellas dedicaremos primeramente nuestra atención.

CÉLULAS NERVIOSAS

Una célula nerviosa, o *neurona*, consta típicamente de un cuerpo celular en forma de estrella, que contiene núcleo, y una o más prolongaciones filamentosas, denominadas *fibras nerviosas*, que se alejan del cuerpo celular (fig. 19.1). Los impulsos nerviosos se originan normalmente en el extremo de una de las fibras, viajan a través del cuerpo celular atravesándolo y salen después del cuerpo celular a través de una de sus fibras. Las fibras nerviosas por las cuales viajan los impulsos hacia el cuerpo celular, se denominan *dendritas*; mientras que las que conducen los impulsos que se alejan del cuerpo

nerviosa lo que la envoltura de caucho es para un alambre metálico conductor de la electricidad.

Las neuronas individuales están dispuestas unas a continuación de otras formando varios trayectos nerviosos. El axón de una neurona conecta funcionalmente con una dendrita de la neurona siguiente, pero nunca existe entre ellas una conexión estructural. Las fibras terminales están muy próximas unas a otras, pero permanecen separadas por una distancia microscópica, denominada *sinapsis*. Pronto veremos cómo los impulsos nerviosos circulan a través de dichas sinapsis.

27-1 LOS TRES COMPONENTES DE LA COORDINACION NERVIOSA

La capacidad de un organismo de responder a los cambios que ocurren en el ambiente requiere la presencia de tres componentes diferentes. En primer lugar debe haber un receptor del estímulo. Esto es, una estructura capaz de captar un cierto tipo de cambio en el ambiente y de dar origen a una señal, o impulso nervioso, en la célula nerviosa a la cual se halla unido. Nuestros órganos de los sentidos son receptores de estímulos. Ellos nos capacitan para captar estímulos tales como la luz (el ojo), sonido (los oídos), sustancias químicas (los receptores del olor en la nariz).

El segundo componente de la irritabilidad y coordinación nerviosa consiste de los conductores del impulso, es decir, los nervios propiamente dichos. Los nervios están compuestos de haces de fibras conductoras, de la misma manera como el cable de un teléfono está hecho de haces de hilos de alambre. Estas fibras son prolongaciones considerables de células especiales que reciben el nombre de neuronas. Las fibras de dos clases de neuronas conforman la mayoría de los nervios. Las neuronas sensoriales transmiten impulsos desde el receptor del estímulo hacia el sistema nervioso central, es decir, el encéfalo y la médula espinal. Las neuronas motoras transmiten los impulsos del sistema nervioso central hacia la parte del cuerpo que habrá de entrar en acción.

En unos pocos casos las neuronas sensoriales pueden transmitir sus impulsos directamente a las neuronas motoras. La conjunción ocurre en el sistema nervioso central. La mayoría de las veces, sin embargo, el impulso procedente de las neuronas sensoriales atraviesa una o muchas neuronas asociativas antes de alcanzar la neurona motora. El sistema nervioso central se compone de millones de estas neuronas asociativas interconectadas. Su ordenación compleja proporciona un número virtualmente ilimitado de rutas por las cuales pueden ir los impulsos nerviosos a través del sistema nervioso central. Esto, a la vez, posibilita una gran variedad de acciones complejas, las cuales pueden ser ejecutadas de manera apropiadamente coordinada. Si se nos permite comparar los nervios con los cables del servicio telefónico, el sistema nervioso central podría compararse con los tableros conmutadores para intercambio de líneas.

El tercer componente de la coordinación nerviosa son los efectores; es decir, las estructuras que llevan a efecto alguna acción en respuesta a impulsos que les llegan a través de las neuronas motoras. Los efectores más importantes en los humanos son los músculos y las glándulas (tanto exocrinas como endocrinas).

En este capítulo examinaremos los distintos tipos de receptores de estímulos. Algunos de ellos captan estímulos que se originan dentro del cuerpo. A menudo, aunque no siempre, los impulsos nerviosos generados en los receptores por estos estímulos no son percibidos por el encéfalo y convertidos en sensaciones conscientes. Otros receptores captan estímulos en el ambiente externo. Por lo general, estos estímulos dan origen a sensaciones conscientes. Es importante notar que las sensaciones existen solamente en el encéfalo y no en el órgano que capta el estímulo. Bajo condiciones de anestesia general no existen sensaciones. No obstante, los estímulos siguen siendo captados y los impulsos nerviosos siguen siendo enviados al sistema nervioso central. Pero el encéfalo es incapaz de asignar una interpretación a esos impulsos; por consiguiente, no ocurren sensaciones. Por otra parte, una persona cuya pierna ha sido amputada, todavía puede sentir dolor («dolor fantasma») en la pierna faltante. En este caso restos de las neuronas sensoriales del muñón continúan enviando impulsos al encéfalo. Únicamente el encéfalo puede interpretar esos impulsos y darles el significado de dolor en la estructura ahora faltante.

La mayoría de los animales poseen receptores de energía radiante (*fotorreceptores*), de fuerzas mecánicas (*mecanorreceptores*) y de sustancias químicas (*quimiorreceptores*).

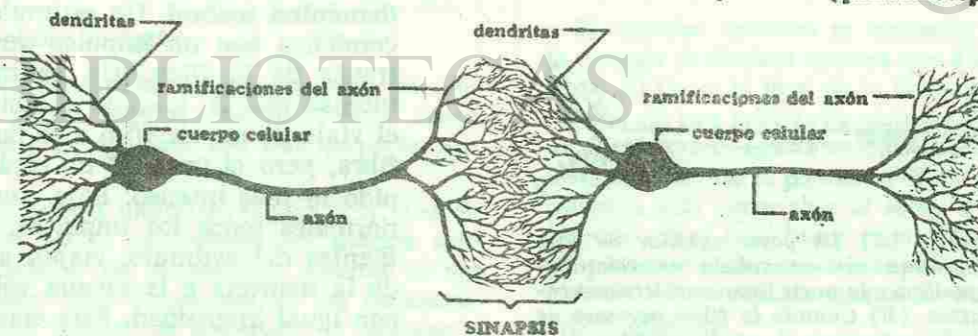


FIG. 23-10. Parte superior: Trace la vía de un impulso a través de la sinapsis. ¿En qué

¿Cómo viaja el impulso nervioso a través de la célula nerviosa?

Hermann, un fisiólogo alemán, sugirió hace aproximadamente 90 años, que un impulso nervioso viaja a lo largo de un nervio en una serie de etapas. Muchos experimentos con la fibra nerviosa aislada han demostrado que estas etapas son de naturaleza eléctrica y química. Un estímulo en el extremo de una fibra nerviosa inicia un proceso de cambios químicos y eléctricos que viajan como una onda a lo largo de la fibra. Esta onda de cambios se denomina *impulso nervioso*. Las reacciones químicas del impulso nervioso en cualquier segmento dado de una fibra consumen oxígeno y requieren energía. Además, las reacciones producen bióxido de carbono y un aumento en temperatura, ya que en las células nerviosas se está realizando respiración celular.

Los cambios eléctricos acompañan a los cambios químicos. La actividad eléctrica que acompaña al impulso nervioso a lo largo de una fibra ha sido ampliamente estudiada. Los experimentos han demostrado que la parte exterior de una fibra nerviosa no estimulada es eléctricamente positiva, mientras que la parte interior es negativa. (Ver la Fig. 23-11 A.) La diferencia en carga eléctrica proviene del transporte activo de iones cargados por la membrana de la célula nerviosa.

Cuando se estimulan las dendritas de una neurona, los cambios eléctricos indican el comienzo de un impulso nervioso. (Ver la Fig. 23-11 B). La parte interior del extremo estimulado se hace positiva y la parte exterior se hace negativa. Entonces el mismo impulso nervioso inicia un cambio similar en el próximo segmento pequeño. Cada segmento a lo largo de la fibra es estimulado por un impulso que viaja desde el segmento anterior. El impulso se mueve a todo lo largo de la fibra nerviosa como una onda de cambios químicos y eléctricos locales. Las fibras nerviosas necesitan tiempo para "recobrase" antes que puedan recibir un nuevo estímulo. Después que el impulso ha pasado a través de un segmento de fibra nerviosa, el segmento debe volver a su estado original. (Ver la Fig. 23-11 C.) Si se da un segundo estímulo inmediatamente después del primero, la fibra nerviosa no responderá. Sin embargo, ciertas fibras nerviosas se recuperan en un periodo corto de tiempo. Por ejemplo, algunas fibras se recobran en una milésima de segundo. Después que la fibra se ha recobrado está lista para conducir un nuevo impulso. (Ver la Fig. 23-11 D.)

Una fibra nerviosa no transmitirá un impulso a menos que el estímulo aplicado a ella sea por lo menos de un mínimo de intensidad. Este mínimo se denomina umbral. Un estímulo umbral comienza con un impulso que viaja a través de la fibra. Un estímulo más intenso que el umbral también causa el viaje de un impulso a lo largo de la fibra, pero el impulso no será más rápido ni más intenso. Bajo condiciones normales todos los impulsos, independientes del estímulo, viajan a lo largo de la neurona a la misma velocidad y con igual intensidad. Esta clase de respuesta se conoce como "respuesta del todo o nada". Así, para un estímulo cualquiera la fibra transmite el impulso completo o no transmite nada. Todos

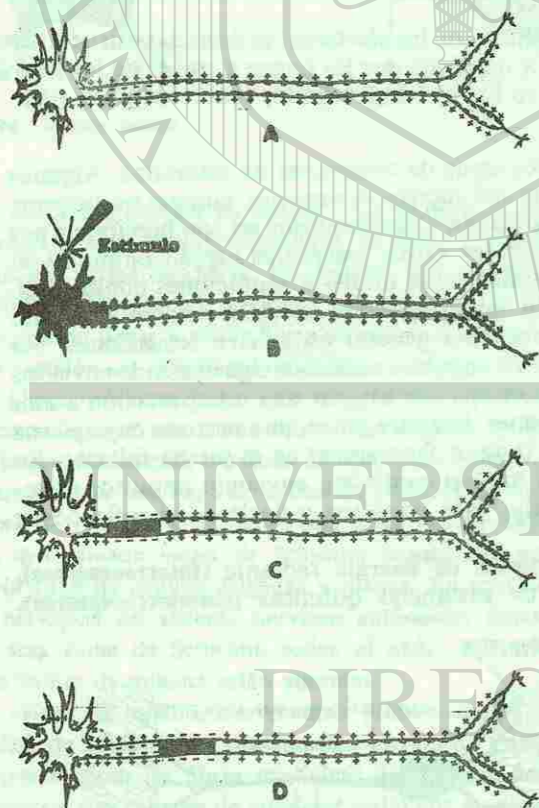


FIG. 23-11. (A) La parte exterior de una fibra nerviosa no estimulada es eléctricamente positiva y la parte interior eléctricamente negativa. (B) Cuando la fibra nerviosa es estimulada se invierte el estado eléctrico. (C) El impulso se mueve como una onda de cambios de cargas. (D) Después que ha pasado el impulso, el segmento estimulado vuelve a su estado original.

Si todos los impulsos viajan a la misma velocidad y son de igual intensidad, ¿cómo distingue el cuerpo los estímulos de intensidades variadas? Seguramente usted puede diferenciar entre un puñetazo y un golpecito. Las fibras nerviosas reaccionan a estímulos más intensos transmitiendo más impulsos en vez de transmitir impulsos más intensos. Generalmente, una vez que un impulso pasa por una sinapsis otro impulso que lo sigue puede pasar con mayor facilidad.

Por lo tanto, cuando se incrementa la intensidad del estímulo, aumenta el número de impulsos que cruzan la si-

napsis y no la intensidad en sí del impulso. El número de impulsos transmitidos por una fibra nerviosa es afectado por varios factores: (1) La frecuencia con que se repite el estímulo, (2) la intensidad del estímulo, y (3) la duración del estímulo. La diferencia entre un golpecito y un puñetazo es afectada también por el número de neuronas estimuladas y por la disposición y conexiones entre las neuronas. Una sola neurona puede transmitir sus impulsos a otra neurona o a muchas otras neuronas. Esto depende de cuántos impulsos transmitió y cuántas neuronas estaban conectadas con ella.

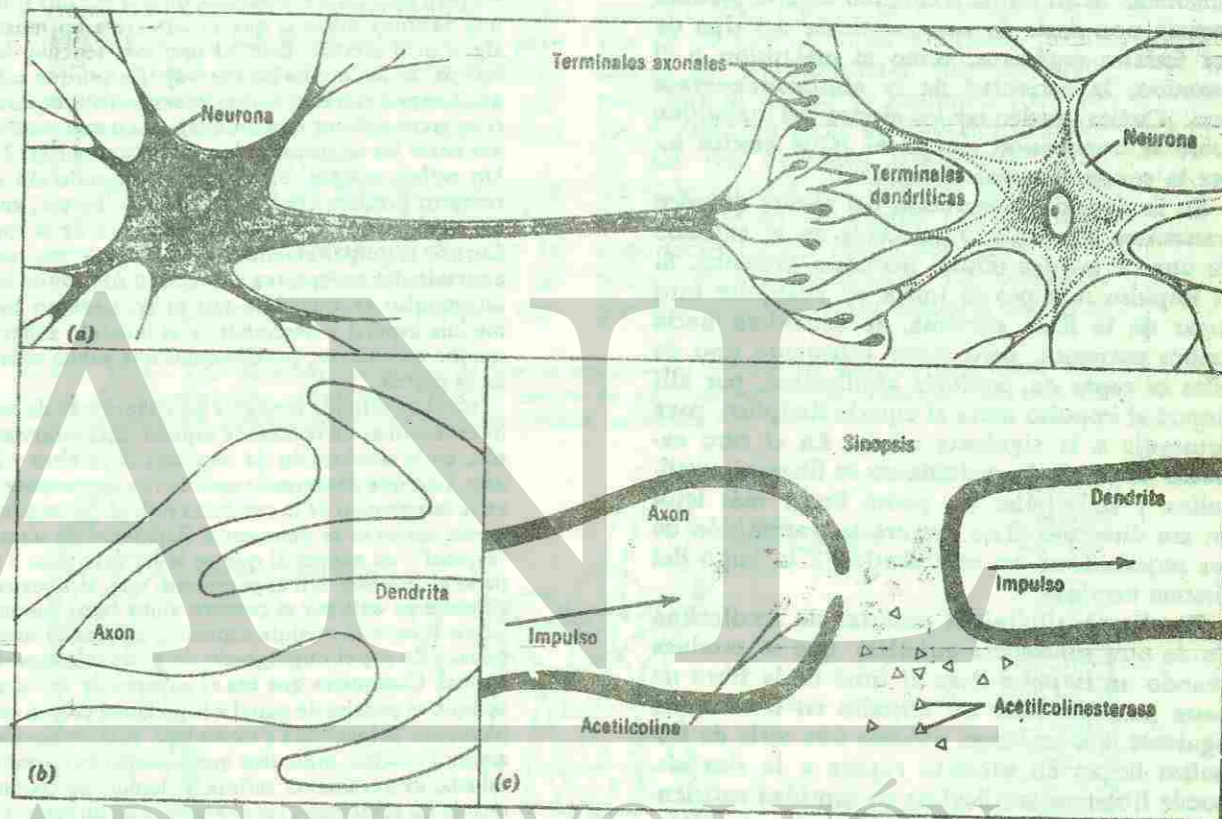


Figura 9.3. Representación de la transmisión sináptica (e) Relación estructural entre axón y dendrita. La parte (b) representa la amplificación de la zona sináptica. Durante la transmisión de un impulso nervioso (c) el axón produce acetilcolina, la cual estimula a la dendrita a transmitir el impulso. La acetilcolinesterasa inactiva a la acetilcolina.

La transmisión sináptica

Cuando un impulso viaja a lo largo de una neurona, pronto llega al final de la fibra. Entre una fibra y la siguiente hay una pequeña dis-

tancia: el espacio sináptico (figura 9.3). Las sinapsis son partes importantes del sistema nervioso debido a que determinan muchas de sus propiedades. Observemos tres de sus características: 1) el método de transmitir el impulso a través de la sinapsis; 2) el patrón de transmisión en un solo sentido, y 3) la modificación de la transmisión de los impulsos nerviosos por otros impulsos nerviosos.

El impulso nervioso se transmite a través de la sinapsis de distinta manera que a lo largo de la fibra. Al llegar al final de la fibra, provoca la secreción de una sustancia química, que se difunde a través del espacio sináptico y despolariza a la membrana de la siguiente fibra nerviosa, haciéndola más permeable al sodio e iniciando el impulso. Hay que hacer notar que no son las propiedades eléctricas del impulso las responsables de la transmisión sináptica, sino una sustancia química.

En la mayoría de las sinapsis de nuestro cuer-

po la acetilcolina es el agente transmisor; el resto de las sinapsis secretan otras sustancias. Es lógico suponer que el paso de varios impulsos nerviosos aumente la concentración de acetilcolina en el espacio sináptico y que se difunda en todas direcciones. Así ocurre, en efecto, pero ni la concentración alcanza a ser muy alta, ni la difusión llega muy lejos, debido a la constante presencia en la proximidad de las sinapsis de la enzima acetilcolinesterasa que destruye la acetilcolina. La inactivación por ruptura de la molécula evita la despolarización continua de la siguiente fibra nerviosa, o el desplazamiento desordenado del impulso nervioso a otras fibras.

Bajo ciertas condiciones esta enzima deja de funcionar. Si en forma accidental alguna persona ingiere una dosis de un insecticida del tipo de los fosfatos orgánicos, como el malathion o el paration, la actividad de la acetilcolinesterasa cesa. ¿Cuáles pueden ser los efectos del malathion sobre la transmisión sináptica? ¿Qué efectos sobre la conducta pueden resultar?

En la sinapsis, la secreción del agente químico transmisor se realiza únicamente en el extremo de una de las dos células nerviosas presentes. Si el impulso nervioso se inicia en cualquier otro lugar de la fibra nerviosa, se extenderá hacia ambos extremos, pero como solamente uno de ellos es capaz de producir acetilcolina, por allí llegará el impulso hasta el espacio sináptico, para proseguir a la siguiente célula. En el otro extremo de la célula excitada no se liberará acetilcolina y el impulso no podrá llegar más lejos en esa dirección. Esto asegura la transmisión de los impulsos en un solo sentido a lo largo del sistema nervioso.

En algunas sinapsis la cantidad de acetilcolina (o de otra sustancia química) que se produce cuando un impulso llega al final de la fibra no basta para producir un impulso en la neurona siguiente. Sin embargo, cuando una serie de impulsos llegan en sucesión rápida a la sinapsis, puede liberarse acetilcolina en cantidad suficiente para iniciar un impulso en la próxima célula. A este fenómeno se le llama *sumación*, debido a que los efectos de varios impulsos nerviosos o de varias fibras se suman para propagar el impulso a la célula nerviosa situada a continuación.

23-13 *Reflejos y arcos reflejos*

Un reflejo es una respuesta automática innata y estereotipada a un estímulo dado, que sólo depende de las relaciones anatómicas de las neuronas que participan. Típicamente, un reflejo afecta a una parte del cuerpo, no a la totalidad de él. La flexión de la pierna como respuesta a un estímulo doloroso y la constricción de la pupila a la luz intensa son reflejos típicos. Reflejos son las unidades funcionales del sistema nervioso, y muchas

de nuestras actividades son el resultado de ellos. Hemos visto ya lo importante que son los reflejos para controlar la frecuencia cardíaca, la presión arterial, la respiración, la salivación, los movimientos del aparato digestivo, etc. Cuando pisamos un objeto agudo o nos ponemos en contacto con algo caliente, no esperamos hasta que el dolor sea experimentado por el cerebro y luego, tras deliberación, decidimos qué hacer; nuestras respuestas son inmediatas y automáticas. El pie o la mano es retirado por acción *refleja* antes de experimentar dolor. Muchas de las actividades más complicadas de nuestra vida cotidiana, como andar, son reguladas en gran parte por reflejos. Los existentes al nacer, y comunes a todos los hombres, se llaman *reflejos heredados*;

otros, adquiridos posteriormente como resultado de la experiencia, se conocen como *reflejos condicionados*.

Los requerimientos anatómicos mínimos para la conducta refleja son una neurona sensorial, con un receptor para descubrir el estímulo, unidos por una sinapsis a una neurona motora, que se adhiere a un músculo o algún otro efector. Este, el tipo más sencillo de *arco reflejo*, se denomina *monosináptico* porque sólo hay una sinapsis entre las neuronas sensorial y motora. Muchos arcos reflejos comprenden una o más interneuronas entre las neuronas sensorial y motora (fig. 23-18). Un *reflejo simple*, en el que la estimulación de un receptor produce contracción de un músculo, encuentra su expresión típica en la "sacudida de la rodilla". Cuando se golpea el tendón de la rótula y, por tanto, se extiende, los receptores del tendón son estimulados y un impulso se transmite por el arco reflejo hasta la médula espinal y desciende, y el músculo adherido al tendón se contrae, produciendo una súbita extensión de la pierna.

Muchos reflejos afectan a las conexiones de muchas interneuronas de la médula espinal. Esta interviene no sólo en la conducción de impulsos al cerebro y desde éste, sino que desempeña también un importante papel en la integración de la conducta refleja. Su importancia a este respecto se demuestra fácilmente en un animal "espinal", un animal al que se le ha destruido o extirpado el cerebro. Un experimento que demuestra esto consiste en extirpar el cerebro a una rana, aunque dejando intacta la médula espinal, y aplicando luego un pedazo de papel impregnado de ácido a la espalda del animal. Cualquiera que sea el número de veces que se aplique el pedazo de papel a la piel, una pierna invariablemente se levantará y extenderá. Esta respuesta, que afecta a muchos músculos que trabajan en forma coordinada, es puramente refleja, y demuestra claramente una de las principales características de un reflejo: fidelidad de repetición. Una rana con cerebro podría hacer la respuesta dos o tres veces, pero finalmente haría algo distinto —quizá alejarse saltando. Muchos reflejos tienen cierto valor para la supervivencia del animal; la configuración anatómica causante del reflejo fue escogida en la evolución debido a su valor para la supervivencia.

La complejidad de un reflejo varía según el número de segmentos espinales afectados. El arco reflejo en su totalidad puede estar contenido en un solo segmento espinal. Pero muchos reflejos requieren conexiones interneuronales entre dos o más segmentos de la médula espinal. El reflejo de rascarse, el reflejo de enderezarse y los reflejos de la locomoción suponen la entrada de información sensorial procedente de muchos segmentos de la médula. Complejos reflejos pueden hacer participar a ciertas partes del cerebro, como el mesencéfalo y el bulbo raquídeo.

23-4. *Las estructuras nerviosas varían en los diferentes organismos*

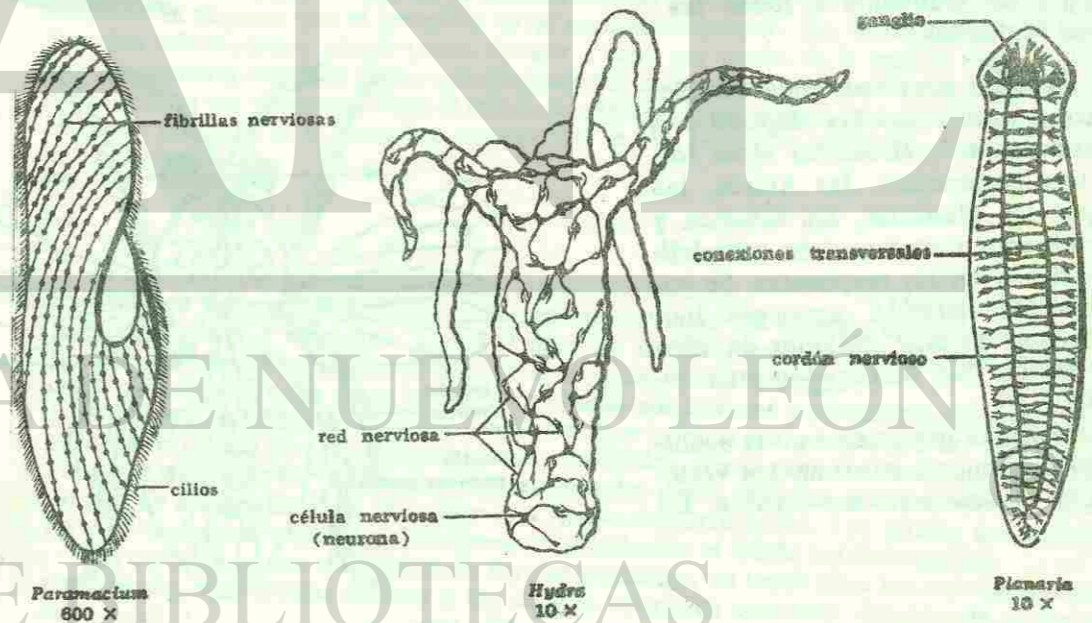
Las plantas y los protistos unicelulares no tienen células nerviosas especializadas. Sin embargo, estos organismos son capaces de responder a ciertos estímulos. Por ejemplo, usted aprendió en la Sec. 22-1, que las plantas responden a la luz por medios químicos. Los organismos unicelulares también reaccionan a los estímulos por medios químicos. La sensibilidad de estas células a los estímulos indica que la respuesta a un estímulo es una característica general de la mayoría de los tejidos vivos. Sin embargo, las respuestas de los protistos y las plantas son comparativamente lentas. Las reacciones más eficientes a los estímulos son efectuadas por un sistema nervioso.

Paramecium es un protisto que tiene regiones celulares especiales que pueden responder a ciertos estímulos. (Ver la Fig. 23-4.) Este protisto tiene una serie de fibrillas nerviosas que pueden ver-

se con un microscopio electrónico. Si se cortan las fibrillas, los cilios no se mueven más. La mayoría de los principales grupos de animales multicelulares, excepto las esponjas, tienen células nerviosas definidas. Sin embargo, aun sin células nerviosas, las esponjas son capaces de responder a estímulos externos. Una célula de una esponja puede transmitir por medios químicos el efecto de un estímulo a una célula vecina.

La *Hydra* tiene un sistema de células nerviosas conectadas entre sí. Tal sistema se conoce como *red nerviosa*. Cuando se aplica un estímulo en cualquier punto a una *Hydra*, se extiende a través de la red nerviosa en todas direcciones en el organismo. Sin embargo, para que el efecto se extienda muy lejos, el estímulo debe ser fuerte y duradero. La red nerviosa transporta señales más lentamente que los nervios de los organismos superiores. Los animales superiores tienen redes nerviosas y sistemas más organizados. La planaria, por ejemplo, tiene un sistema nervioso

FIG. 23-4. Los sistemas nerviosos de varios organismos primitivos ilustran diferentes niveles de organización: desde las fibrillas dentro de una misma célula, pasando por una red nerviosa, a un doble cordón con muchas células nerviosas.



primitivo, además de la red nerviosa. Aunque los vertebrados tienen sistemas nerviosos altamente organizados, se encuentran redes nerviosas en sus vasos sanguíneos y en la pared del intestino. El sistema nervioso simple de la planaria contiene las estructuras básicas encontradas en sistemas más com-

plejos. En la región de la cabeza la planaria tiene dos grupos de células nerviosas denominadas ganglios. Un cordón nervioso corre separado a lo largo de cada lado del cuerpo. Estos cordones nerviosos están unidos por enlaces de conexión. (Ver la Fig. 23-4.) En el Reino Animal se encuentran mu-

chas variaciones de este tipo básico de sistema nervioso. Generalmente la evolución del sistema nervioso en los animales ha sido descrita como un aumento en complejidad de las mismas características encontradas en la planaria.

El sistema nervioso de la abeja (Fig. 23-5) muestra cuán complejo puede ser el sistema nervioso de un insecto. Básicamente el sistema nervioso de la abeja es similar al de la planaria. En el in-

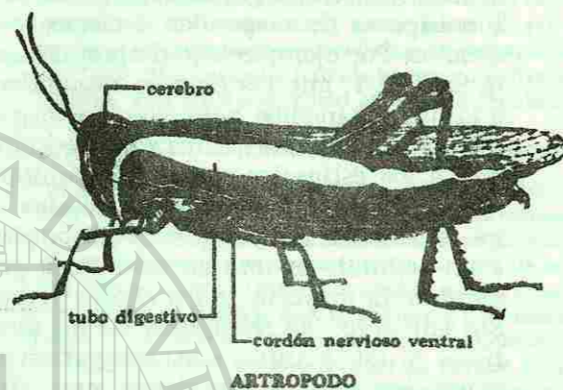
secto hay un par de cordones nerviosos que se unen bajo el aparato digestivo. Los ganglios cefálicos, el cerebro del insecto, están constituidos por miles de células nerviosas que se extienden por los cordones nerviosos. De los cordones nerviosos se dirigen ramas de nervios a los segmentos del cuerpo del insecto.

En los vertebrados, el cordón nervioso es un tubo simple situado sobre el tracto digestivo. El cerebro, una extensión del cordón nervioso, está también sobre el tracto digestivo. En la Fig. 23-8 se compara la ubicación de los cordones nerviosos en un insecto con la de un vertebrado. De estos cordones nerviosos, una red compleja de nervios recibe estímulos y los transmite a todas las partes del organismo

Los sistemas nerviosos más complejos hacen posible que las respuestas a los estímulos se realicen en otras formas. Los paramecios, las hidras, las esponjas, las planarias, los insectos y los vertebrados muestran una complejidad creciente en las respuestas. Se supone que los sistemas nerviosos han evolucionado durante millones de años para producir este incremento en complejidad.

El factor más importante en la evolución del sistema nervioso en los vertebrados es el desarrollo del cerebro. En

FIG. 23-8. Note las diferencias en la estructura y la localización del cordón nervioso entre el artrópodo, representado por un saltamontes, y el vertebrado ilustrado por una salamandra.



ARTROPODO



VERTEBRADO

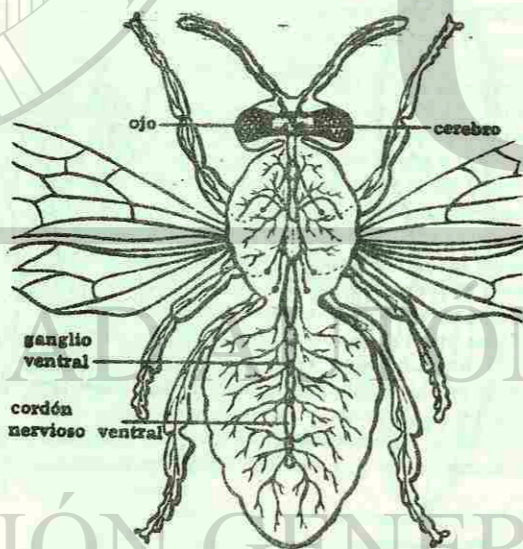


FIG. 23-5. Compare el sistema nervioso de la abeja, un sistema típico de artrópodos, con el del Paramecium, Hydra y planaria que aparecen en la Fig. 23-4.

EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL DEL HOMBRE

El sistema nervioso central del hombre consiste de la médula espinal y del encéfalo

LA MEDULA ESPINAL

La médula espinal es un cordón blanco brillante que se desprende de la base del encéfalo y recorre la columna vertebral. Una sección transversal de la médula espinal nos demuestra que únicamente la porción exterior, la llamada «materia blanca» de la médula, es realmente blanca. La región interior es de color gris y se denomina la «materia gris». La materia gris está atravesada por un canal central de recorrido vertical y lleno del fluido cefalorraquídeo; este canal se conecta con las cavidades (ventrículos) del encéfalo, los cuales también están llenos de este líquido

La materia blanca consiste principalmente de fibras nerviosas largas provistas de envoltura de mielina que recorren hacia arriba y hacia abajo la médula espinal. La materia gris está constituida por los cuerpos celulares, agrupados estrechamente, de células de asociación y neuronas motoras.

A intervalos regularmente distribuidos y a cada lado de la médula espinal, se hallan 31 pares de proyecciones que representan las raíces nerviosas. Estas se unen directamente para formar los nervios mixtos del sistema nervioso periférico.

La médula espinal lleva a cabo dos funciones principales de la coordinación nerviosa. En primer lugar conecta el sistema nervioso periférico al encéfalo. La información nerviosa que llega a la médula espinal, a través de las neuronas sensoriales, puede ser transmitida a lo largo de la médula por medio de las neuronas de asociación. En el encéfalo esta información puede ser comparada, hecho lo cual dictamina la acción apropiada. Los impulsos procedentes del encéfalo viajan a través de la médula espinal, atraviesan otras neuronas de asociación, luego abandonan la médula y continúan por las neuronas motoras.

La segunda función de la médula espinal es la de actuar como un centro de coordinación menor. Las respuestas simples de reflejo, por ejemplo, el reflejo de retracción, puede tener lugar mediante la sola acción de la médula espinal. Para que la acción se efectúe eficazmente no se requiere que el encéfalo envíe impulsos nerviosos. Sin embargo, sólo la coordinación relativamente simple puede llevarse a cabo por medio de la médula espinal. Pero aun sus acciones implican mayor complejidad que la que hasta ahora se ha sugerido. Hasta las respuestas tan «simples» como el reflejo de retracción requieren la estimulación de muchas neuronas motoras, en el momento preciso, y al mismo tiempo la inhibición de otras neuronas motoras.

EL ENCEFALO

El encéfalo humano consiste de dos grandes hemisferios. Debido al entrecruzamiento de los tractos espinales, el hemisferio izquierdo del encéfalo controla el lado derecho del cuerpo, y viceversa. Tanto el encéfalo como la médula espinal están cubiertos por tres membranas protectoras que reciben el nombre de meninges. El líquido cefalorraquídeo se halla entre las dos membranas más internas y probablemente contribuye a amortiguar el efecto de choques eventuales que sufra el cráneo. Dentro del encéfalo se encuentran cuatro cámaras, denominadas ventrículos, llenas también de fluido cefalorraquídeo. Dentro de los ventrículos existen grandes redes capilares que permiten el intercambio de materiales entre la sangre y el fluido cefalorraquídeo. Las células que tapizan los ventrículos son ciliadas y mantienen en circulación el fluido cefalorraquídeo.

Del encéfalo parten doce pares de nervios craneales; no todos ellos son nervios mixtos; por ejemplo, los nervios ópticos y los nervios olfatorios contienen únicamente neuronas sensoriales.

El encéfalo está dividido en tres regiones: el encéfalo anterior, el encéfalo medio y el encéfalo posterior. Estas divisiones no son inmediatamente reconocibles en el encéfalo de un adulto humano, por cuanto cada región está configurada por varias partes o lóbulos. Sin embargo, el patrón es claramente visible durante el desarrollo del encéfalo en el embrión. Los encéfalos de todos los vertebrados están contruidos de acuerdo con este plan básico

chas variaciones de este tipo básico de sistema nervioso. Generalmente la evolución del sistema nervioso en los animales ha sido descrita como un aumento en complejidad de las mismas características encontradas en la planaria.

El sistema nervioso de la abeja (Fig. 23-5) muestra cuán complejo puede ser el sistema nervioso de un insecto. Básicamente el sistema nervioso de la abeja es similar al de la planaria. En el in-

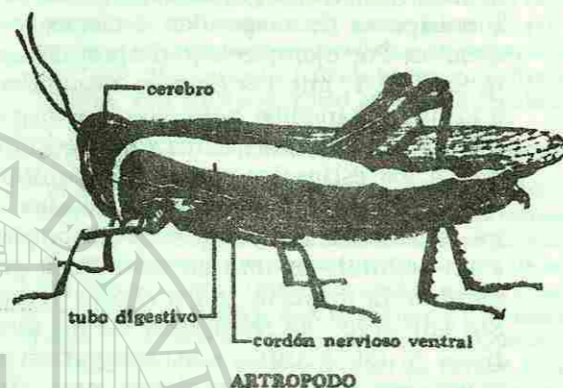
secto hay un par de cordones nerviosos que se unen bajo el aparato digestivo. Los ganglios cefálicos, el cerebro del insecto, están constituidos por miles de células nerviosas que se extienden por los cordones nerviosos. De los cordones nerviosos se dirigen ramas de nervios a los segmentos del cuerpo del insecto.

En los vertebrados, el cordón nervioso es un tubo simple situado sobre el tracto digestivo. El cerebro, una extensión del cordón nervioso, está también sobre el tracto digestivo. En la Fig. 23-8 se compara la ubicación de los cordones nerviosos en un insecto con la de un vertebrado. De estos cordones nerviosos, una red compleja de nervios recibe estímulos y los transmite a todas las partes del organismo

Los sistemas nerviosos más complejos hacen posible que las respuestas a los estímulos se realicen en otras formas. Los paramecios, las hidras, las esponjas, las planarias, los insectos y los vertebrados muestran una complejidad creciente en las respuestas. Se supone que los sistemas nerviosos han evolucionado durante millones de años para producir este incremento en complejidad.

El factor más importante en la evolución del sistema nervioso en los vertebrados es el desarrollo del cerebro. En

FIG. 23-8. Note las diferencias en la estructura y la localización del cordón nervioso entre el artrópodo, representado por un saltamontes, y el vertebrado ilustrado por una salamandra.



ARTROPODO



VERTEBRADO

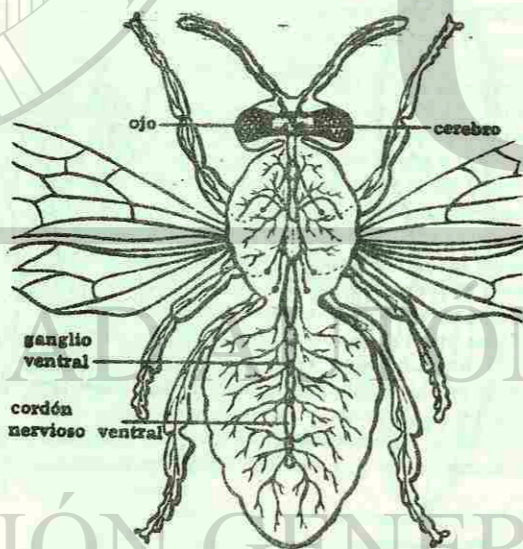


FIG. 23-5. Compare el sistema nervioso de la abeja, un sistema típico de artrópodos, con el del Paramecium, Hydra y planaria que aparecen en la Fig. 23-4.

EL SISTEMA NERVIOSO CENTRAL DEL HOMBRE

El sistema nervioso central del hombre consiste de la médula espinal y del encéfalo

LA MEDULA ESPINAL

La médula espinal es un cordón blanco brillante que se desprende de la base del encéfalo y recorre la columna vertebral. Una sección transversal de la médula espinal nos demuestra que únicamente la porción exterior, la llamada «materia blanca» de la médula, es realmente blanca. La región interior es de color gris y se denomina la «materia gris». La materia gris está atravesada por un canal central de recorrido vertical y lleno del fluido cefalorraquídeo; este canal se conecta con las cavidades (ventrículos) del encéfalo, los cuales también están llenos de este líquido

La materia blanca consiste principalmente de fibras nerviosas largas provistas de envoltura de mielina que recorren hacia arriba y hacia abajo la médula espinal. La materia gris está constituida por los cuerpos celulares, agrupados estrechamente, de células de asociación y neuronas motoras.

A intervalos regularmente distribuidos y a cada lado de la médula espinal, se hallan 31 pares de proyecciones que representan las raíces nerviosas. Estas se unen directamente para formar los nervios mixtos del sistema nervioso periférico.

La médula espinal lleva a cabo dos funciones principales de la coordinación nerviosa. En primer lugar conecta el sistema nervioso periférico al encéfalo. La información nerviosa que llega a la médula espinal, a través de las neuronas sensoriales, puede ser transmitida a lo largo de la médula por medio de las neuronas de asociación. En el encéfalo esta información puede ser comparada, hecho lo cual dictamina la acción apropiada. Los impulsos procedentes del encéfalo viajan a través de la médula espinal, atraviesan otras neuronas de asociación, luego abandonan la médula y continúan por las neuronas motoras.

La segunda función de la médula espinal es la de actuar como un centro de coordinación menor. Las respuestas simples de reflejo, por ejemplo, el reflejo de retracción, puede tener lugar mediante la sola acción de la médula espinal. Para que la acción se efectúe eficazmente no se requiere que el encéfalo envíe impulsos nerviosos. Sin embargo, sólo la coordinación relativamente simple puede llevarse a cabo por medio de la médula espinal. Pero aun sus acciones implican mayor complejidad que la que hasta ahora se ha sugerido. Hasta las respuestas tan «simples» como el reflejo de retracción requieren la estimulación de muchas neuronas motoras, en el momento preciso, y al mismo tiempo la inhibición de otras neuronas motoras.

EL ENCEFALO

El encéfalo humano consiste de dos grandes hemisferios. Debido al entrecruzamiento de los tractos espinales, el hemisferio izquierdo del encéfalo controla el lado derecho del cuerpo, y viceversa. Tanto el encéfalo como la médula espinal están cubiertos por tres membranas protectoras que reciben el nombre de meninges. El líquido cefalorraquídeo se halla entre las dos membranas más internas y probablemente contribuye a amortiguar el efecto de choques eventuales que sufra el cráneo. Dentro del encéfalo se encuentran cuatro cámaras, denominadas ventrículos, llenas también de fluido cefalorraquídeo. Dentro de los ventrículos existen grandes redes capilares que permiten el intercambio de materiales entre la sangre y el fluido cefalorraquídeo. Las células que tapizan los ventrículos son ciliadas y mantienen en circulación el fluido cefalorraquídeo.

Del encéfalo parten doce pares de nervios craneales; no todos ellos son nervios mixtos; por ejemplo, los nervios ópticos y los nervios olfatorios contienen únicamente neuronas sensoriales.

El encéfalo está dividido en tres regiones: el encéfalo anterior, el encéfalo medio y el encéfalo posterior. Estas divisiones no son inmediatamente reconocibles en el encéfalo de un adulto humano, por cuanto cada región está configurada por varias partes o lóbulos. Sin embargo, el patrón es claramente visible durante el desarrollo del encéfalo en el embrión. Los encéfalos de todos los vertebrados están contruidos de acuerdo con este plan básico

28-7 EL ENCEFALO POSTERIOR

Las dos partes principales del encéfalo posterior son la médula oblongada y el cerebelo. La médula oblongada tiene la apariencia de ser simplemente la punta dilatada de la médula espinal. Aunque su tamaño es pequeño, es absolutamente esencial para la vida. Los impulsos nerviosos que estimulan los músculos intercostales y el diafragma y que hacen posible la ventilación pulmonar se originan en la médula oblongada. También se originan en la médula oblongada los nervios que regulan el latido del corazón, el diámetro de las arterias y otras importantes funciones. No resulta entonces sorprendente que la destrucción de la médula oblongada ocasione la muerte inmediata. No existe un control consciente directo sobre las funciones de la médula oblongada, aunque se puede modificar algo su acción mediante el influjo de otros centros encefálicos.

El cerebelo consiste de dos hemisferios profundamente convolutos. Su función más importante parece ser la de coordinar la actividad muscular del cuerpo. Esta actividad se inicia mediante impulsos que se originan en el área motora del encéfalo anterior. Estos impulsos no solamente viajan en dirección descendente por la médula espinal hacia las neuronas motoras, sino que también entran en el cerebelo. A medida que se lleva a efecto la acción del cuerpo, impulsos sensoriales son enviados a partir de los propioceptores, de los ojos, de los canales semicirculares, etc., al cerebelo. El cerebelo recibe la información acerca de lo que está efectuando el cuerpo y la compara con respecto a lo ordenado por el encéfalo anterior. Si existe discrepancia, el cerebelo envía señales modificadoras al encéfalo anterior, el cual, a la vez, transmite a los músculos señales correctivas apropiadas. No resulta sorprendente que las aves posean cerebelos relativamente grandes (Fig. 28-6), si consideramos que ellas deben ser capaces de ejecutar movimientos rápidos y desplazarse con exactitud en las tres dimensiones del espacio, mientras los humanos y otros animales terrestres transcurren la mayor parte de su existencia desplazándose en superficies por lo regular planas.

28-8 EL ENCEFALO MEDIO

El encéfalo medio humano es bastante pequeño e inconspicuo. Transmite los impulsos nerviosos entre el encéfalo anterior y el encéfalo posterior, y entre el encéfalo anterior y los ojos. Participa también en el mantenimiento del equilibrio.

28-9 EL ENCEFALO ANTERIOR

La parte más prominente del encéfalo anterior la constituye el cerebro. Este se compone de dos hemisferios. Cada uno de éstos se subdivide en cuatro lóbulos: frontal, parietal, occipital y temporal (Fig. 28-7). En la mayoría de los vertebrados (por ejemplo, la rana) existen grandes lóbulos olfatorios presentes a manera de apéndices del cerebro (Fig. 28-6). En el hombre esta porción del encéfalo es relativamente pequeña. El encéfalo anterior también comprende el tálamo, el hipotálamo, parte de la glándula pituitaria y la glándula pineal. Seguramente ninguna otra estructura del cuerpo distingue tanto al hombre de otros vertebrados como el cerebro. El volumen de los dos hemisferios cerebrales tiene un promedio igual a 1.350 ml. Si bien algunos pocos mamíferos, tales como la ballena, poseen un cerebro todavía más grande; la relación del tamaño del cerebro con respecto al resto del sistema nervioso central es mucho más grande en el hombre que en cualquier otro vertebrado.

Aunque la actividad eléctrica detallada del cerebro se conoce apenas, se han podido descubrir algunas funciones generales del cerebro. Estos descubrimientos se han hecho gracias a dos tipos de estudio. Uno de ellos consiste simplemente en destruir una parte del cerebro y observar lo que le ocurre a la víctima. Mientras esto ha sido utilizado con éxito en animales de laboratorio (empleando todas las precauciones quirúrgicas que recibiría un paciente humano), es obviamente arriesgado aplicar tales hallazgos al hombre. Sin embargo, se ha podido hacer estudios similares en el hombre, aprovechando muchos casos de deterioro del cerebro debido a heridas o infecciones. Se ha podido luego relacionar la parte deteriorada con la presencia de determinados síntomas específicos. La segunda técnica consiste en descubrir el cerebro y luego estimular pequeñas porciones cerebrales con electrodos. Aunque esta técnica se limita generalmente a animales de laboratorio, muchos humanos que han tenido que someterse a cirugía cerebral, voluntariamente han permitido que en ellos se lleven a cabo tales experimentos, mientras sus cerebros permanecían descubiertos. Las manipulaciones no producen dolor alguno y, si el paciente no se halla bajo anestesia general, puede informar acerca de sus sensaciones al experimentador. Esos experimentos han suministrado gran conocimiento sobre las funciones del cerebro. Por ejemplo, han revelado la presencia de una banda de la corteza situada paralelamente y en frente a la fisura de Rolando (Fig. 28-8), que controla la acción de los músculos esqueléticos del cuerpo. La estimulación de áreas discretas, dentro de esta zona, produce la contracción del músculo

lo controlado por esa área. Cuanto más grande es el área de la corteza implicada, mayor es también el número de neuronas motoras que controla esa determinada área cerebral.

Cuando se estimulan eléctricamente porciones del lóbulo occipital, el paciente registra sensación de luz. Esta región no solamente parece ser necesaria para el acto primario de ver, sino que algunas regiones dentro de esa región son necesarias para establecer asociaciones con lo que es visto. Si esta región sufre algún deterioro, la persona puede ser capaz de ver perfectamente los objetos, pero es incapaz de asociarlos con experiencias anteriores; es decir, es incapaz de reconocer. Este defecto se conoce con el nombre de afasia. Los centros del oído y de comprensión de lo que se escucha están localizados en los lóbulos temporales.

Aunque ha sido posible asignar otras pocas funciones a otras áreas específicas de la corteza, se desconoce aún la función que desempeñan grandes áreas de la corteza cerebral. La manipulación de estas áreas «silenciosas» no ha revelado actividades específicas. Esto es particularmente lo que ocurre con los lóbulos frontales grandes. Quizás estas áreas extensas llevan a efecto algunas de las actividades mentales «superiores» del hombre. Aprendizaje, memoria, análisis lógico, previsión, creatividad y algunas emociones pueden depender de la actividad nerviosa de los lóbulos frontales y de otras áreas silenciosas. Sin embargo, la dependencia debe ser bastante general, por cuanto hasta ahora nadie ha podido relacionar una de estas actividades mentales con una área específica de la corteza. Quizás el vasto número de neuronas en ellas presentes, haga posible que una región de estas áreas silenciosas asuma funciones de alguna otra región que haya sufrido deterioro.

Nuestra discusión sobre el encéfalo anterior humano no sería completa sin mencionar el tálamo y el hipotálamo (Fig. 28-7). El tálamo es el «portero» de la corteza cerebral. Todos los mensajes sensoriales que llegan al encéfalo deben pasar a través del tálamo en donde son percibidos conscientemente.

Hemos ya discutido algunas de las funciones importantes llevadas a cabo por el hipotálamo. Además de regular la temperatura y el contenido de agua de la sangre, el hipotálamo es el centro de coordinación de muchas de las actividades de nuestros órganos internos. En otros animales, quizás también en el hombre, el hipotálamo es el centro de sensaciones y sentimientos, tales como sed, hambre, saciedad, impulsos sexuales e ira. El hipotálamo no solamente presenta actividad nerviosa, sino también, como lo hemos visto, produce hormonas. Dos de ellas (oxitocina y vasopresina) son almacenadas en el lóbulo posterior de la glándula pituitaria antes de ser liberadas en el torrente circulatorio. Otras van al lóbulo anterior de la pituitaria a través de venas que drenan el hipotálamo. Allí estimulan la liberación de las hormonas del lóbulo anterior de la pituitaria.

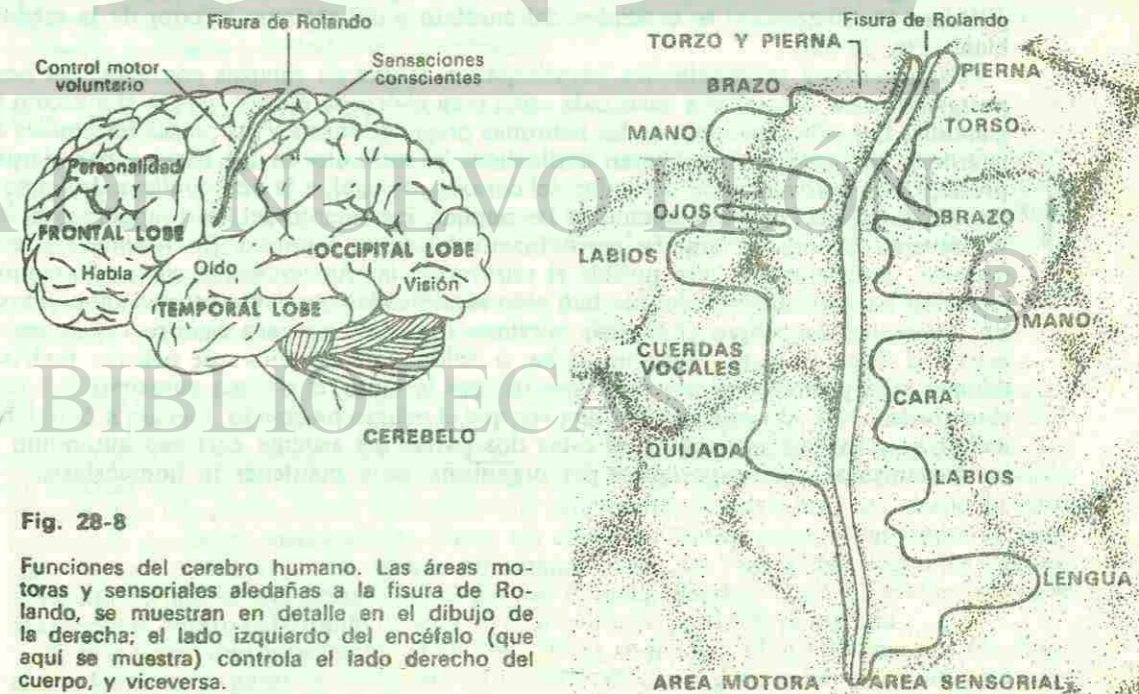


Fig. 28-8 Funciones del cerebro humano. Las áreas motoras y sensoriales afledañas a la fisura de Rolando, se muestran en detalle en el dibujo de la derecha; el lado izquierdo del encéfalo (que aquí se muestra) controla el lado derecho del cuerpo, y viceversa.

CAPILLA ALFONSO

EL SISTEMA NERVIOSO PERIFERICO DEL HOMBRE

El sistema nervioso periférico está compuesto de fibras nerviosas, sensoriales y motoras que van hacia y desde el sistema nervioso central y el resto del cuerpo. Puede subdividirse en el sistema somático sensorial y el sistema autónomo.

28-11 SISTEMA SOMATICO SENSORIAL

El sistema somático sensorial consiste de 12 pares de nervios craneales, de los cuales no todos son nervios mixtos (ver Sección 28-6), y 31 pares de nervios raquídeos, todos los cuales son mixtos. Estos nervios transmiten impulsos procedentes de nuestros receptores (principalmente estímulos externos) hacia el sistema nervioso central. También transmiten impulsos procedentes del sistema nervioso central a todos los músculos esqueléticos del cuerpo.

28-12 EL SISTEMA NERVIOSO AUTONOMO

El sistema nervioso autónomo consiste de neuronas sensoriales y motoras que conectan el sistema nervioso central (especialmente el hipotálamo) y los diversos órganos internos: el corazón, las vísceras y muchas glándulas tanto endocrinas como exocrinas. Este sistema es, por tanto, responsable de la percepción de ciertas condiciones en el ambiente interno y de producir cambios apropiados en ellas.

Las acciones del sistema nervioso autónomo son casi completamente involuntarias en contraste con aquellas del sistema sensorial somático.

28-13 EL SISTEMA NERVIOSO SIMPATICO

En resumen, el estímulo de la parte simpática del sistema nervioso autónomo, duplica la mayor parte, sino todas las acciones que desencadenan la adrenalina y la norepinefrina, cuando es liberada en la sangre por la médula adrenal. Esto en realidad no es sorprendente, si recordamos que la médula adrenal forma parte del sistema nervioso simpático. Las células que conforman la médula adrenal son células postgangliónicas modificadas.

28-14 EL SISTEMA NERVIOSO PARASIMPATICO

El nervio principal del sistema parasimpático es el décimo nervio craneal, denominado nervio *vagus*, el cual se origina en la médula oblongada. También otras neuronas pregangliónicas parasimpáticas se extienden del encéfalo y del extremo inferior de la médula espinal (Fig. 28-12).

Cada neurona pregangliónica parasimpática se une en sinapsis con sólo una neurona postgangliónica, la cual está localizada cerca o en el órgano efector, ya sea el músculo o una glándula. Las arborizaciones de las neuronas pregangliónicas y las placas terminales de las neuronas postgangliónicas liberan acetilcolina. El estímulo de los nervios parasimpáticos produce una desaceleración del pulso del corazón, lo cual, a la vez, conlleva descenso de la presión sanguínea, estreñimiento de las pupilas, incremento del flujo sanguíneo en la piel, y viceversa; promueve también peristaltismo del canal digestivo. En resumen, el sistema nervioso parasimpático hace posible el retorno de las funciones del cuerpo humano a la situación normal, después de que han sido modificadas mediante estimulación simpática. En momentos de peligro el sistema nervioso simpático prepara nuestro organismo para actividad física violenta, tal como lucha, o huida. Los cambios que ocurren podrían ser dañinos si se prolongasen innecesariamente; por lo tanto, el sistema parasimpático revierte el organismo a la situación normal una vez que el peligro ha cesado. Debido a esto debemos incluir la actividad antagónica de estas dos partes del sistema nervioso autónomo entre los mecanismos más importantes del organismo para mantener la homeostasis.

26-1 INTRODUCCION

Los animales multicelulares, al igual que las plantas multicelulares, deben solucionar el problema de coordinar las actividades de todos los distintos tipos de células que los conforman. Necesitan también disponer de algún mecanismo, por medio del cual los diferentes tipos de células, tejidos y órganos del cuerpo pueden comunicarse. Sólo así, todas estas estructuras funcionan de manera eficiente y coordinada.

Dos sistemas de comunicación existen en la mayoría de los animales. Uno de ellos es el sistema nervioso. Consiste de células especializadas, denominadas neuronas, las cuales transmiten los impulsos eléctricos de una parte del cuerpo a otra. El otro sistema de comunicación es el sistema endocrino. Este sistema regula las funciones del cuerpo por medio de las sustancias químicas denominadas hormonas, las cuales son llevadas por la sangre a todas las partes del cuerpo. Estos dos sistemas no funcionan independientemente uno de otro. Como habremos de verlo en este capítulo y en los siguientes, existe una relación estrecha entre las actividades de los dos sistemas.

La coordinación química en los animales, al igual que la coordinación química en las plantas, implica (1) liberación de las sustancias químicas de las células al FEC, (2) transporte para un medio u otro, de esta sustancia y (3) modificación de las actividades de otras células por medio de ellas. Probablemente toda célula de un organismo multicelular participa en la coordinación química, en la forma aquí descrita. Efectivamente, ya hemos estudiado un ejemplo de ello en la fisiología humana. Cada célula de nuestro cuerpo produce bióxido de carbono como resultado de la respiración celular. El bióxido de carbono es liberado en el FEC y conducido luego a través del cuerpo por el torrente circulatorio. Cuando la sangre rica en bióxido de carbono llega a la médula oblongada, promueve la producción de impulsos nerviosos hacia el diafragma y hacia los músculos intercostales. Se recordará (ver Sección 13-10) que la tasa bajo la cual estos impulsos son generados, determina la tasa y la profundidad de la ventilación pulmonar. Ello, a la vez, mantiene un nivel constante de bióxido de carbono en la sangre.

Existen motivos para suponer que todos los organismos multicelulares llevan a efecto este tipo de coordinación química, o sea, coordinación mediante liberación de sustancias químicas, que a la vez son *productos* secundarios de otras actividades celulares. Sin embargo, existe poca evidencia sobre este punto, por lo cual concentraremos nuestro estudio en aquellos conjuntos de células cuya única función parece ser la liberación de coordinadores químicos en el cuerpo. Nos referimos a las glándulas endocrinas. A menudo, se denominan glándulas de secreción interna por cuanto carecen de conductos y sus secreciones son liberadas directamente en la sangre que drena la glándula (en lugar de hacerlo en un conducto como es el caso de las glándulas *exocrinas*, de las cuales se trató en la Sección 10-6). Estas hormonas son conocidas a todas las demás células del cuerpo. En algunos casos pueden influir sobre las actividades de todas estas células. Pero con mayor frecuencia las hormonas ejercen su efecto solamente sobre ciertas estructuras del cuerpo, los órganos «reactivos». Hasta ahora solamente se han descubierto glándulas endocrinas específicas en los insectos, en los crustáceos, en ciertos moluscos y en todos los vertebrados.

26-2 HORMONAS DE LOS INSECTOS

En los insectos se han encontrado hormonas que: (1) producen cambios de color en el cuerpo, (2) estimulan el desarrollo de los huevos en las hembras, (3) regulan el crecimiento y la metamorfosis. Es interesante anotar que algunas de estas sustancias son producidas por células situadas en el encéfalo. En los insectos la actividad endocrina está relacionada estrechamente con la actividad del sistema nervioso.

En los insectos el control del crecimiento y de la metamorfosis ha sido quizás mejor estudiado que cualquier otra actividad endocrina. Debido a su exoesqueleto rígido los insectos

no pueden crecer solamente despojando periódicamente el esqueleto externo, lo cual ocurre durante el proceso conocido con el nombre de *muda*. Este proceso se lleva a efecto repetidas veces durante el período de desarrollo larval. De la muda final resulta el organismo adulto. En muchos órdenes de insectos el adulto no se parece en absoluto a los estadios larvales iniciales. Las transformaciones profundas que experimenta la estructura del cuerpo en estos insectos se denomina *metamorfosis*. Entre los dípteros, himenópteros y lepidópteros tiene lugar durante el estadio de vida latente denominado *ninfa*. La Figura 26-1 ilustra los estadios larva, ninfa y adulto del desarrollo del gusano de seda, *Bombyx mori*. La metamorfosis se lleva a efecto dentro del capullo de seda, el cual es hilado por la larva madura.

Si se suprime quirúrgicamente el encéfalo de un individuo adulto del gusano, *Cecropia*, uno de los diversos gusanos de seda silvestres, antes de que el gusano hile su capullo, no tiene lugar la formación de la ninfa. No podría interpretarse esto como el resultado del choque

CAPILLA ALFONSO

PROCESO NORMAL DE DESARROLLO

MODIFICACIONES EXPERIMENTALES DEL DESARROLLO

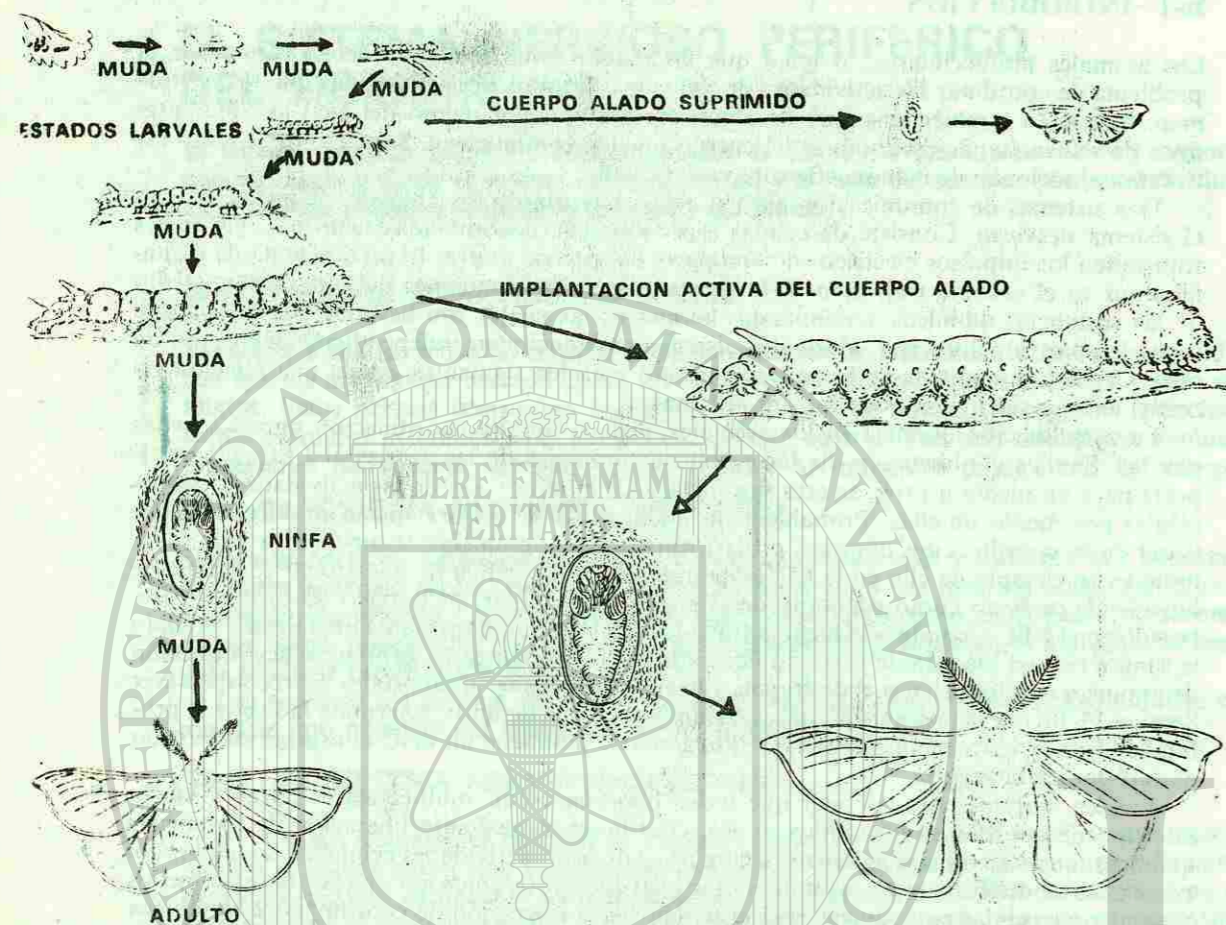


Fig. 26-1

Izquierda: Patrón normal de desarrollo en el gusano de seda, *Bombyx mori*. El orden puede ser abreviado suprimiendo los cuerpos alados en un gusano joven, y prolongado, adicionando cuerpo alado activo en un gusano maduro. No se forma la ninfa mientras los cuerpos alados secretan cantidades apreciables de hormona juvenil.

producido por la intervención quirúrgica, puesto que si se introduce el tejido del encéfalo en otra parte del cuerpo, se forma la ninfa normalmente. En efecto, inclusive una pequeña cantidad de material encefálico —aproximadamente veinticuatro células especiales— producirán este efecto. Este experimento sugiere que estas células especiales del encéfalo producen una hormona necesaria para la formación de la ninfa. Esta hormona no promueve directamente la formación de la ninfa, sino que actúa sobre un par de glándulas situadas en el tórax y que reciben el nombre de glándulas protorácicas. Cuando estas glándulas son estimuladas por las hormonas producidas por las células encefálicas, liberan una segunda hormona, perteneciente al grupo de los esteroides, denominada *ecdisisina*, la cual promueve directamente las mudas y la formación de la ninfa.

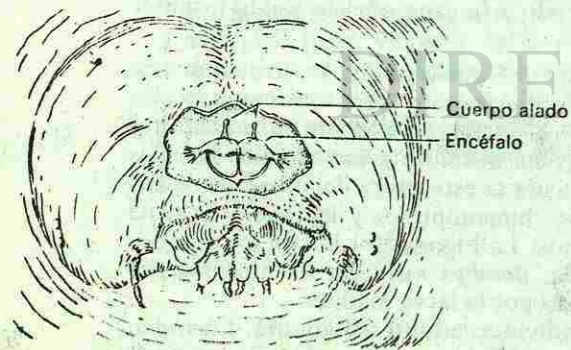


Fig. 26-2

El cuerpo alado del gusano de seda secreta una hormona juvenil. El encéfalo secreta una hormona que inicia el crecimiento y la metamorfosis.

La acción conjunta de estas dos hormonas no solamente promueve la transformación de larva en ninfa, sino también las mudas que ocurren de larva en larva. ¿Cómo entonces podía explicarse el cambio súbito en la acción que ocurre en el período de la metamorfosis?

Se ha podido establecer que si a un gusano de seda joven se le extirpan un par de glándulas pequeñas localizadas detrás del encéfalo, que reciben el nombre de *cuerpo alado* (Figura 26-2), el gusano hila un capullo y se transforma en ninfa en su próxima muda (Fig. 26-1). Esto señala la posibilidad de que el cuerpo alado produce una tercera hormona, la cual actúa a manera de un freno en la metamorfosis. Mientras estén presentes cantidades apreciables de esta hormona denominada *hormona juvenil*, la

hormona *ecdisisina* promueve el crecimiento larval. Si se reduce la cantidad de hormona juvenil disponible, la *ecdisisina* promueve el desarrollo de la ninfa. La ausencia total de la hormona juvenil lleva al desarrollo del adulto.

Mediante un experimento esta hipótesis puede ser verificada. Si en el cuerpo de una larva completamente madura se introduce el cuerpo alado de un gusano de seda joven, deja de ocurrir metamorfosis. La muda conduce simplemente a la producción de un gusano de tamaño mayor que lo común (Fig. 26-1). El cuerpo alado extraído de un gusano maduro en cambio, no produce este efecto. Así la formación normal de la ninfa parece ocurrir cuando el producto del cuerpo alado disminuye de manera espontánea en el gusano maduro.

El desarrollo de las estructuras características de la larva de la ninfa y finalmente del adulto, necesitan la acción sucesiva de diferentes conjuntos de genes dentro de las células del insecto. Esto nos lleva nuevamente al problema de establecer de qué manera los genes pueden ser activados o reprimidos selectivamente. Se recordará (ver Sección 23-8, 2) que los cromosomas gigantes de ciertas moscas (tales como la mosca de las frutas) poseen regiones dilatadas o anillos, los cuales se presentan en distintos sitios de los cromosomas mientras tiene lugar el proceso del desarrollo (Fig. 23-10). Por ejemplo, cada vez que una larva se prepara para mudar, ocurre una serie definida de dilataciones en los cromosomas. Si se suministra la *ecdisisina* a la larva después de que ha completado una muda (en ese momento el nivel de la *ecdisisina* en la larva es muy bajo) comienza de nuevo la serie normal que ocurre antes de la muda. Es en estas dilataciones en donde tiene lugar la síntesis intensiva de ARN; por consiguiente, son los genes situados en estas regiones dilatadas de los cromosomas los que son activados. Se ha podido, en efecto, extraer ARN mensajero a partir de estos cromosomas después de haber sido tratados con *ecdisisina*, que sirve como patrón para la síntesis de una enzima específica no presente en las células de las larvas que no han recibido tratamiento.

La producción de abultamientos, que sigue a la inyección de *ecdisisina*, se suprime completamente si al mismo tiempo se administra actinomicina D. Como se vio en el último capítulo (ver Sección 25-6), la actinomicina D, bloquea la transcripción del ADN, es decir, la síntesis del ARN mensajero. De modo que aquí también tenemos una evidencia adicional de la hipótesis, según la cual, la hormona *ecdisisina* actúa descifrando la información genética almacenada dentro de la célula.

La respuesta de las células del insecto a la *ecdisisina* está también influida por la hormona juvenil. Como hemos visto, la hormona *ecdisisina* promueve las mudas de larva a larva, cuando el nivel de la hormona juvenil es alto. Si el nivel desciende se presenta muda de larva a ninfa. Cuando la hormona juvenil está ausente la *ecdisisina* promueve el desarrollo hacia el adulto. Todo ocurre como si la hormona juvenil hubiese reprimido la acción de los genes que actúan en la configuración de las estructuras del adulto. Este papel de la hormona juvenil ha sido puesto en evidencia hermosamente por un experimento llevado a efecto por primera vez por el fisiólogo y entomólogo inglés V. B. Wigglesworth. Los insectos adultos por lo general ya no mudan, pero si se le suministran dosis extranormales de hormona encefálica a un adulto *Rhodnius*, puede obligársele a mudar. Si la hormona juvenil se aplica en primer lugar al esqueleto exterior del insecto, las regiones afectadas por ella revierten el tipo larval de la

próxima muda (Fig. 26-3). Esto demuestra que los genes responsables de la fabricación de las estructuras larvales están presentes en las células adultas aunque su acción se halle reprimida.

En las zonas templadas la ninfa de muchos insectos se forma durante el otoño (en respuesta a los días más cortos) y permanece inmodificada durante todo el invierno. Ni la hormona encefálica, ni la *ecdisisina* se forman durante este período de *diapausa*. Cuando vuelve la primavera se reinicia la producción de la hormona encefálica y *ecdisisina*. Se completa la metamorfosis, y el adulto emerge del capullo. Por lo menos en algunos insectos, el restablecimiento de la secreción de la hormona encefálica no ocurre si la ninfa no ha sido expuesta a períodos fríos de temperatura y luego a períodos calientes y también a longitud del día cada vez mayor. Ciertas células encefálicas de una especie absorben la luz por medio de un área transparente del exoesqueleto situada precisamente por encima del encéfalo. Cuando los días tienen una duración de 16 horas, se termina la *diapausa* y el desarrollo del adulto está completo. Estos hechos demuestran que los fenómenos de hibernación obligada, requerimientos de bajas temperaturas y fotoperiodicidad que se examinaron en el capítulo anterior, no están restringidos a las plantas.

El cuerpo alado de los insectos, es demasiado pequeño para poder servir de fuente a partir de la cual pueda extraerse la hormona juvenil. Por fortuna muchos insectos inician la secreción de hormona juvenil inmediatamente después de haber alcanzado el estado adulto completo. La hormona se acumula en cantidades relativamente considerables en el abdomen de los machos de dos especies de polillas de seda. La cantidad acumulada es suficientemente grande, lo cual permite su extracción e inclusive, después de largos años de trabajo laborioso, se ha podido determinar su estructura química. La hormona posee una estructura molecular relativamente simple y podrían sintetizarse cantidades considerables de ella o al menos sustancias estrechamente relacionadas con ella. Esta posibilidad resulta interesante ya que, si se aplica en ciertos períodos del ciclo de vida de un insecto, de hecho lo conduce a un desarrollo anormal y, por tanto, a la muerte. Por ejemplo, si se pulverizan hormonas juveniles sobre orugas maduras o sobre el follaje del cual se alimentan, se impide que pueda surgir una población normal. El insecto ni siquiera efectúa con éxito la muda para convertirse en una larva gigante. Presumiblemente este método de aplicar la hormona lleva una distribución tan dispareja de la hormona en el interior del cuerpo de la oruga que no todos los tejidos responden adecuadamente. De todas maneras el animal muere pronto. Si los huevos del insecto se ponen en contacto aun con pequeñas trazas de la hormona juvenil, su desarrollo embrionario normal es perturbado. Estos fenómenos han llevado a pensar que, de poderse sintetizar la hormona juvenil en forma barata y en grandes cantidades, sería un insecticida efectivo. Parece que inclusive la probabilidad de que los insectos se vuelvan resistentes a la sustancia sea muy reducida, por cuanto es un componente normal de sus organismos. Tampoco parece posible que la hormona juvenil pudiese tener efectos tóxicos sobre otros organismos (distinguiéndose en ello de los insecticidas convencionales, tales como los arsenatos de plomo y el DDT). Por otra parte, muchos insectos (por ejemplo, la abeja) son benéficos al hombre y el uso de la hormona juvenil como insecticida podría causar en ciertas situaciones mayores problemas que los que ella solucionaría. Sin embargo, parece que a un nivel molecular existen diferencias en las hormonas juveniles de los diversos grupos de insectos y varias hormonas juveniles sintéticas muestran cierta selectividad en su acción. Quizás estas diferencias puedan ser explotadas por el hombre en su empeño incesante de destruir los insectos que perjudican sus cultivos y transmiten enfermedades.

ENDOCRINOLOGIA HUMANA

26-4 LA GLANDULA TIROIDES

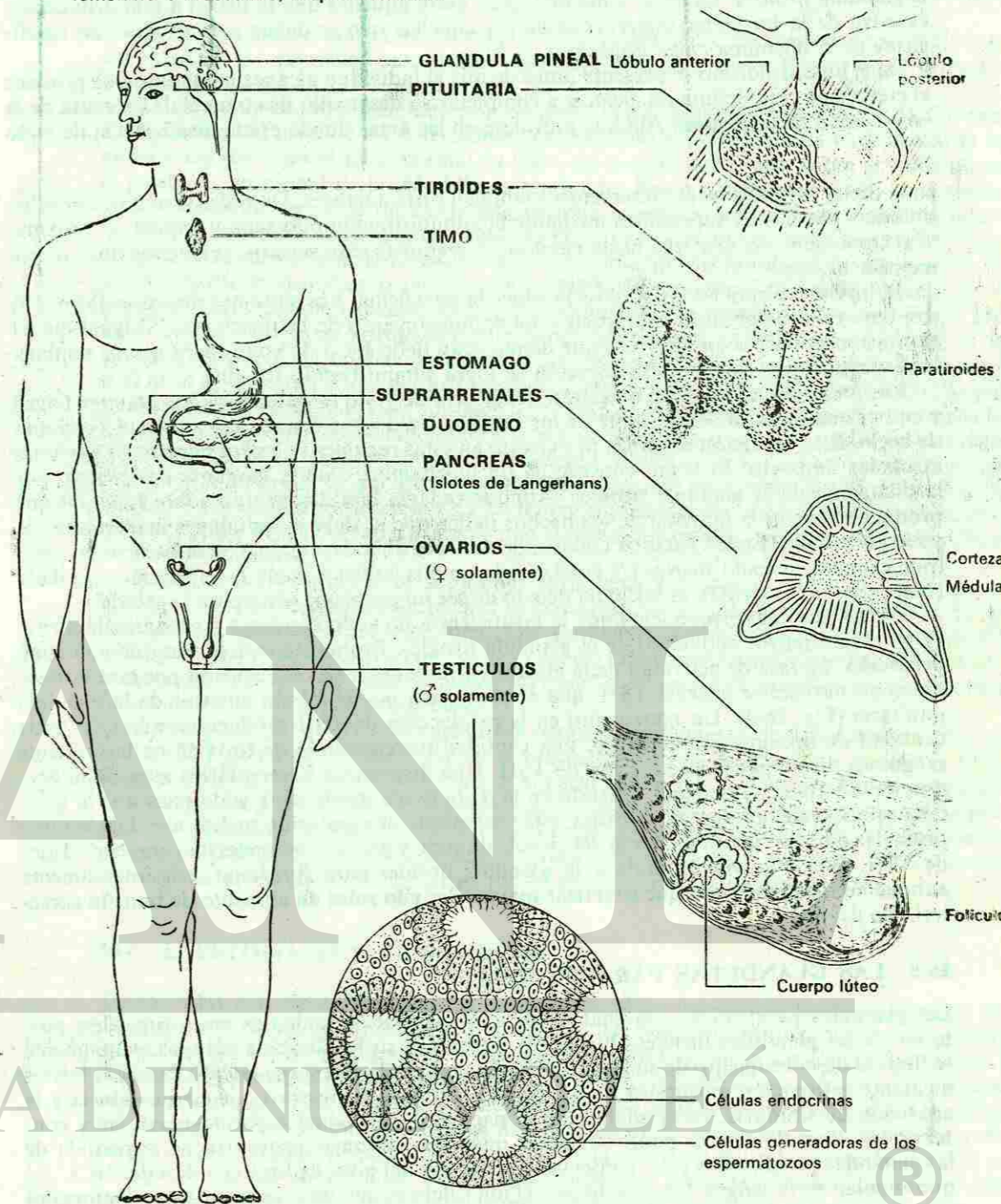
La glándula tiroides es una estructura doblemente lobulada localizada en la parte anterior del cuello (Fig. 26-4). En relación con su tamaño posee una irrigación sanguínea extraordinariamente abundante. La hormona más importante que libera en la sangre es el aminoácido *tiroxina*, que contiene yodo en su molécula. Esta sustancia ha podido ser aislada de tejidos tiroideos y puede fácilmente sintetizarse en cantidades comerciales. Mediante aplicación de inyecciones de tiroxina se pueden contrarrestar los síntomas producidos al ser extirpada la glándula tiroides, en los animales de experimentación.

En el hombre, la función más general de la glándula tiroides es el control del metabolismo del organismo. Cuando se administra tiroxina la cantidad de calor producida por el cuerpo se aumenta. Puesto que la producción de energía es una función que depende de la respiración celular, debemos suponer que la administración de tiroxina aumenta la rata del consumo de oxígeno. Esto sucede realmente. Midiendo el consumo de oxígeno se puede diagnosticar funcionamiento defectuoso de la glándula tiroides.

Además de afectar al metabolismo del cuerpo, la glándula tiroides influye sobre gran número de otras funciones del cuerpo. Entre otros efectos se cuenta el de estimular la síntesis de proteína. Se ha podido establecer que la influencia de la tiroxina en la síntesis de la proteína puede ser el fundamento de muchas (no de todas) sus demás funciones. Después de pocos minutos de haber sido suministrada a una rata de experimentación, la tiroxina, produce un alto aumento en la síntesis de ARN mensajero, e inmediatamente después, de proteína. Además este efecto es inhibido completamente por la acción de la actinomicina D. Ello indica que la tiroxina actúa en la descifración del código genético, o sea, en la

Fig. 26-4

Las glándulas endocrinas del humano. En los dos sexos se encuentran las mismas glándulas, con excepción de las gónadas. Estas son los ovarios y los testículos, según sean los individuos de sexo femenino o masculino, respectivamente.



estimulación de la acción del gen. El efecto de la tiroxina sobre ciertas otras funciones, tales como consumo de oxígeno y crecimiento, también es inhibida por la actinomicina D.

La mayoría de los efectos de la tiroxina se duplican en todos los animales vertebrados. Sin embargo, en los anfibios se ha podido establecer una función especial de la glándula tiroides. En estos animales la metamorfosis de larva a adulto es promovida por la tiroxina. Si se administra tiroxina (o aun solamente yodo) a un renacuajo pequeño, éste puede experimentar metamorfosis prematura y convertirse en una rana enana. Por otra parte, si se suprime quirúrgicamente la glándula tiroides de un renacuajo, se impide la metamorfosis.

Algunas razas de la salamandra común nunca sufren metamorfosis y por tanto conservan siempre la respiración branquial (estas salamandras llegan a la madurez sexual y se reproducen como larvas). No obstante, si se les administra tiroxina, llevan a efecto metamorfosis y se convierten en salamandras tigras comunes. Probablemente no sea una casualidad que estas formas, comúnmente denominadas *ajolotes*, se hallen en los lagos de las montañas altas en la parte occidental de los Estados Unidos y en el Norte de México, en cuyos suelos y aguas se halla muy poco yodo (Fig. 26-5).

El cuerpo alado de los insectos, es demasiado pequeño para poder servir de fuente a partir de la cual pueda extraerse la hormona juvenil. Por fortuna muchos insectos inician la secreción de hormona juvenil inmediatamente después de haber alcanzado el estado adulto completo. La hormona se acumula en cantidades relativamente considerables en el abdomen de los machos de dos especies de polillas de seda. La cantidad acumulada es suficientemente grande, lo cual permite su extracción e inclusive, después de largos años de trabajo laborioso, se ha podido determinar su estructura química. La hormona posee una estructura molecular relativamente simple y podrían sintetizarse cantidades considerables de ella o al menos sustancias estrechamente relacionadas con ella. Esta posibilidad resulta interesante ya que, si se aplica en ciertos períodos del ciclo de vida de un insecto, de hecho lo conduce a un desarrollo anormal y, por tanto, a la muerte. Por ejemplo, si se pulverizan hormonas juveniles sobre orugas maduras o sobre el follaje del cual se alimentan, se impide que pueda surgir una población normal. El insecto ni siquiera efectúa con éxito la muda para convertirse en una larva gigante. Presumiblemente este método de aplicar la hormona lleva una distribución tan dispareja de la hormona en el interior del cuerpo de la oruga que no todos los tejidos responden adecuadamente. De todas maneras el animal muere pronto. Si los huevos del insecto se ponen en contacto aun con pequeñas trazas de la hormona juvenil, su desarrollo embrionario normal es perturbado. Estos fenómenos han llevado a pensar que, de poderse sintetizar la hormona juvenil en forma barata y en grandes cantidades, sería un insecticida efectivo. Parece que inclusive la probabilidad de que los insectos se vuelvan resistentes a la sustancia sea muy reducida, por cuanto es un componente normal de sus organismos. Tampoco parece posible que la hormona juvenil pudiese tener efectos tóxicos sobre otros organismos (distinguiéndose en ello de los insecticidas convencionales, tales como los arsenatos de plomo y el DDT). Por otra parte, muchos insectos (por ejemplo, la abeja) son benéficos al hombre y el uso de la hormona juvenil como insecticida podría causar en ciertas situaciones mayores problemas que los que ella solucionaría. Sin embargo, parece que a un nivel molecular existen diferencias en las hormonas juveniles de los diversos grupos de insectos y varias hormonas juveniles sintéticas muestran cierta selectividad en su acción. Quizás estas diferencias puedan ser explotadas por el hombre en su empeño incesante de destruir los insectos que perjudican sus cultivos y transmiten enfermedades.

ENDOCRINOLOGIA HUMANA

26-4 LA GLANDULA TIROIDES

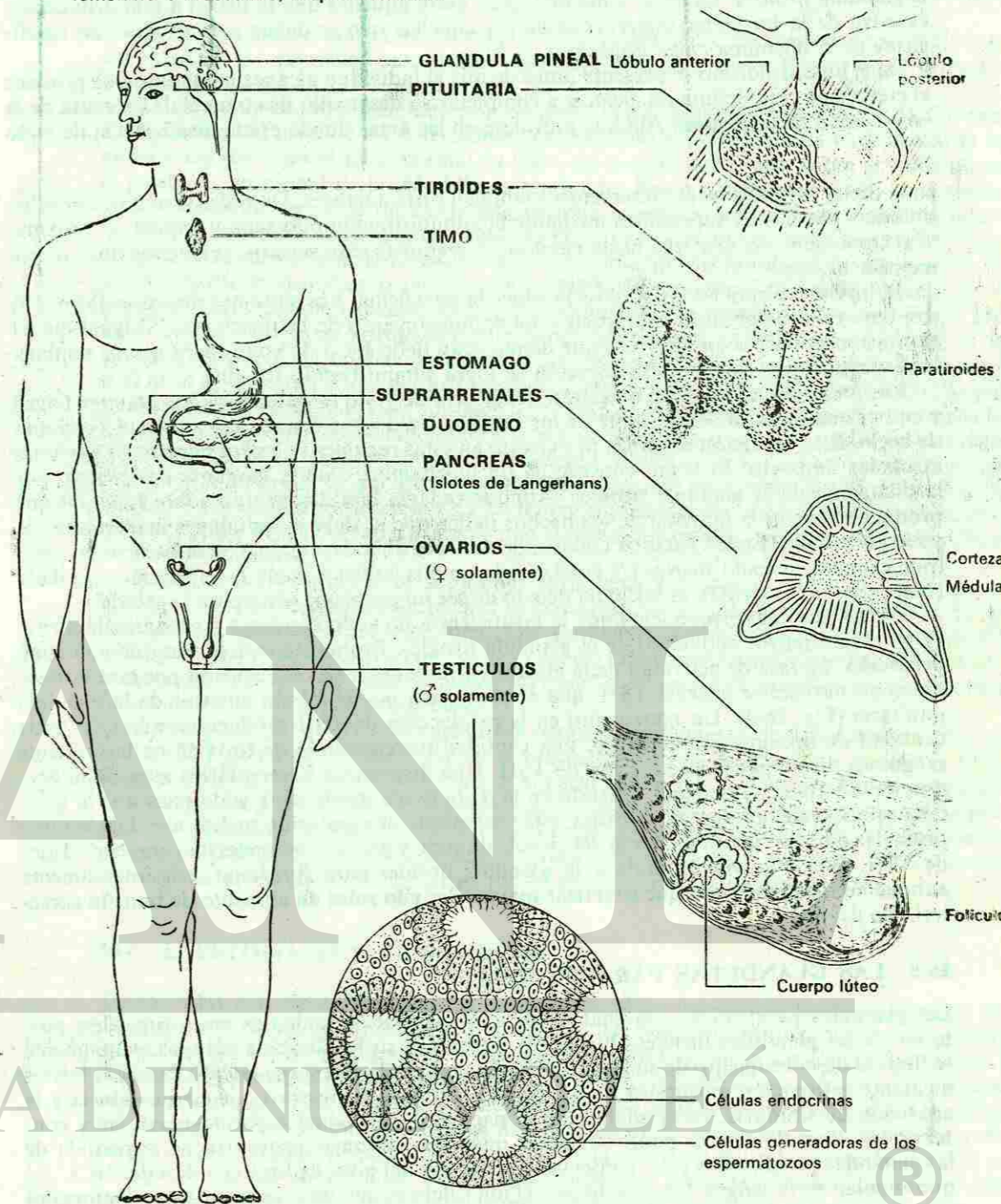
La glándula tiroides es una estructura doblemente lobulada localizada en la parte anterior del cuello (Fig. 26-4). En relación con su tamaño posee una irrigación sanguínea extraordinariamente abundante. La hormona más importante que libera en la sangre es el aminoácido *tiroxina*, que contiene yodo en su molécula. Esta sustancia ha podido ser aislada de tejidos tiroideos y puede fácilmente sintetizarse en cantidades comerciales. Mediante aplicación de inyecciones de tiroxina se pueden contrarrestar los síntomas producidos al ser extirpada la glándula tiroides, en los animales de experimentación.

En el hombre, la función más general de la glándula tiroides es el control del metabolismo del organismo. Cuando se administra tiroxina la cantidad de calor producida por el cuerpo se aumenta. Puesto que la producción de energía es una función que depende de la respiración celular, debemos suponer que la administración de tiroxina aumenta la tasa del consumo de oxígeno. Esto sucede realmente. Midiendo el consumo de oxígeno se puede diagnosticar funcionamiento defectuoso de la glándula tiroides.

Además de afectar al metabolismo del cuerpo, la glándula tiroides influye sobre gran número de otras funciones del cuerpo. Entre otros efectos se cuenta el de estimular la síntesis de proteína. Se ha podido establecer que la influencia de la tiroxina en la síntesis de la proteína puede ser el fundamento de muchas (no de todas) sus demás funciones. Después de pocos minutos de haber sido suministrada a una rata de experimentación, la tiroxina, produce un alto aumento en la síntesis de ARN mensajero, e inmediatamente después, de proteína. Además este efecto es inhibido completamente por la acción de la actinomicina D. Ello indica que la tiroxina actúa en la descifración del código genético, o sea, en la

Fig. 26-4

Las glándulas endocrinas del humano. En los dos sexos se encuentran las mismas glándulas, con excepción de las gónadas. Estas son los ovarios y los testículos, según sean los individuos de sexo femenino o masculino, respectivamente.



estimulación de la acción del gen. El efecto de la tiroxina sobre ciertas otras funciones, tales como consumo de oxígeno y crecimiento, también es inhibida por la actinomicina D.

La mayoría de los efectos de la tiroxina se duplican en todos los animales vertebrados. Sin embargo, en los anfibios se ha podido establecer una función especial de la glándula tiroides. En estos animales la metamorfosis de larva a adulto es promovida por la tiroxina. Si se administra tiroxina (o aun solamente yodo) a un renacuajo pequeño, éste puede experimentar metamorfosis prematura y convertirse en una rana enana. Por otra parte, si se suprime quirúrgicamente la glándula tiroides de un renacuajo, se impide la metamorfosis.

Algunas razas de la salamandra común nunca sufren metamorfosis y por tanto conservan siempre la respiración branquial (estas salamandras llegan a la madurez sexual y se reproducen como larvas). No obstante, si se les administra tiroxina, llevan a efecto metamorfosis y se convierten en salamandras tigras comunes. Probablemente no sea una casualidad que estas formas, comúnmente denominadas *ajolotes*, se hallen en los lagos de las montañas altas en la parte occidental de los Estados Unidos y en el Norte de México, en cuyos suelos y aguas se halla muy poco yodo (Fig. 26-5).

Varias enfermedades humanas están asociadas con el funcionamiento inadecuado de la glándula tiroides. Es importante distinguir entre aquellas que se deben a una producción excesiva de la hormona (*hipertiroidismo*) y aquellas que se deben a la producción insuficiente de la hormona (*hipotiroidismo*).

Si el hipotiroidismo se presenta antes de que el individuo alcance la madurez, se produce el *cretinismo*. La víctima no alcanza a completar su desarrollo físico mental. La causa de la enfermedad no se conoce. Aunque prevalece en las áreas donde existe insuficiencia de yodo

en la dieta, probablemente intervengan también otros factores. De todas maneras, todos los síntomas pueden ser suprimidos mediante la administración oportuna y regular de tiroxina. Si el tratamiento se posterga hasta cuando los síntomas sean severos, se obtiene únicamente mejoría limitada.

El hipotiroidismo en los adultos produce la *mixedema*. Los síntomas de esta enfermedad son baja tasa metabólica, sobrepeso y un endurecimiento de las facciones. Al igual que el cretinismo prevalece en las áreas que demuestran deficiencia de yodo, pero quizás también intervengan otros factores. Su curación se logra suministrando tiroxina.

Las áreas del mundo que muestran deficiencia de yodo (alrededor de los grandes Lagos y en la Zona Pacífica del noroeste de los Estados Unidos) se denominan a menudo regiones de *bocio*. Esta expresión se utiliza por cuanto en estas regiones se hallan numerosas personas afectadas de bocio. El bocio consiste en un hinchamiento de la garganta ocasionado por la dilatación de la glándula tiroides. Aunque todavía hay desacuerdo sobre la causa que produce el bocio, la mayoría de los hechos indica que se debe a cantidades inadecuadas de yodo en la dieta. En los Estados Unidos, debido a la abundancia de alimentos ricos en yodo (por ejemplo, pescado marino) y gracias a la amplia utilización de la sal de mesa yodada (NaCl con trazas de KI), el bocio ha dejado de ser un problema serio para la salud.

Podría parecer sorprendente que la insuficiencia de yodo conduzca a un agrandamiento (y por tanto mayor actividad) de la glándula tiroides. Probablemente se trata de una compensación. La tasa de actividad de la glándula tiroides es a su vez regulada por otra hormona, cuyo nombre se abrevia TSH, que es producida por el lóbulo anterior de la glándula pituitaria (Fig. 26-4). Un incremento en la producción de TSH produce un aumento en la cantidad de tiroxina. Sin embargo, una cantidad incrementada de tiroxina en la corriente sanguínea disminuye la producción de TSH. Este dispositivo homeostático asegura la producción continua de tiroxina. Cuando en la dieta existe insuficiente yodo para que la glándula tiroides pueda sintetizar tiroxina, este mecanismo de regulación se destruye. La glándula pituitaria no es influenciada por la deficiencia de yodo y produce entonces mayores cantidades de TSH. Esto a su vez estimula a la glándula tiroides para funcionar más intensamente aunque no tiene yodo con que sintetizar toxina. Por ello sufre un aumento de tamaño característico del bocio.

26-5 LAS GLANDULAS PARATIROIDES

Las glándulas paratiroides son cuatro estructuras pequeñas incluidas en la superficie posterior de las glándulas tiroides (Fig. 26-4). Debido a su localización sólo accidentalmente se llegó al descubrimiento de su importancia. Cuando inicialmente se intentó curar los bocios mediante extirpación quirúrgica de la glándula tiroides, se observó que esto conducía a la aparición de síntomas desagradables en el paciente, tales como espasmo muscular y contracciones. Casualmente se pudo establecer que estos síntomas provenían de la pérdida de las glándulas paratiroides y del consecuente descenso del nivel de los iones de calcio (Ca^{++}) que circulan en la sangre. Como sabemos, el ion calcio es uno de los constituyentes minerales más importantes del cuerpo. Además de su papel en la formación del tejido óseo y de la importancia para que exista un nivel adecuado de Ca^{++} en el FEC, es necesario para el funcionamiento apropiado de los sistemas nerviosos y muscular. Si el nivel de los iones Ca^{++} es demasiado bajo en el FEC, se producen los mismos síntomas que se presentan cuando son extirpadas las glándulas paratiroides.

Finalmente en el año de 1960 se pudo extraer de la glándula paratiroides del ganado una hormona químicamente pura, la hormona denominada HPT. Se trata de una pequeña proteína (P.M.=8,500) que contiene 83 unidades de aminoácidos. Esta sustancia produce los siguientes efectos: (1) promueve la liberación de iones de Ca^{++} a partir de los huesos; (2) promueve la absorción de Ca^{++} del alimento en el intestino; (3) promueve la reabsorción de Ca^{++} en los túbulos de los riñones. Todas estas actividades conducen a un incre-

mento del nivel de Ca^{++} que circula en la sangre. (La hormona también impide la reabsorción de PO_4^{--} en los túbulos de los riñones y protege al organismo del exceso de PO_4^{--} que se produce cuando se descompone el hueso —fosfato de calcio— para proporcionar Ca^{++} .)

El mantenimiento constante del nivel del Ca^{++} en el FEC (homeóstasis) requiere que la actividad de las glándulas paratiroides esté bajo control preciso. Este control es bastante directo.

La cantidad de HPT secretada por las glándulas es regulada por el nivel de Ca^{++} en el FEC. Cuando el nivel de Ca^{++} desciende, las glándulas son estimuladas para liberar la hormona y así restaurar el nivel normal de Ca^{++} . Si el nivel debe subir sobre el valor normal, el producto hormonal de la glándula es reprimido. Por consiguiente, vemos aquí también otro mecanismo excelente de ajuste que permite mantener constante el ambiente interno.

En 1961 se descubrió que la respuesta de las paratiroides al exceso de Ca^{++} (la respuesta consiste en la subsecuente reducción en Ca^{++}) es mucho más rápida de lo que podría serlo, si únicamente se suspende la producción de HPT. Esto condujo al descubrimiento de otra hormona (denominada tirocalcitonina), que actúa antagonisticamente con respecto a HPT. Esta segunda hormona (probablemente producida por la tiroides) proporciona un mecanismo adicional de regulación del nivel de los iones de Ca^{++} en el FEC. Por ejemplo, si el nivel de los iones Ca^{++} del FEC desciende por debajo de los límites normales, las paratiroides serán estimuladas para producir HPT. Sin embargo, esto es una respuesta más bien lenta y existe además la posibilidad de que el sistema pueda ser sobrepasado y la concentración de iones Ca^{++} alcance un nivel demasiado alto. Desde luego esto podía corregirse mediante la represión de las glándulas, siempre y cuando esto ocurra antes de que las fluctuaciones en el nivel de los iones Ca^{++} fuesen suprimidas. Sin embargo, la producción de tirocalcitonina de acción rápida impide que el sistema se exceda y restaura más rápidamente un nivel permanente.

Raras veces el hombre sufre de hipoparatiroidismo. La mayoría de los casos en el pasado provenían de la extirpación accidental o inevitable de las glándulas paratiroides durante operaciones quirúrgicas de la tiroides. Los síntomas desagradables (y ocasionalmente fatales) de la deficiencia paratiroide pueden evitarse exitosamente mediante adición de Ca^{++} a la dieta del paciente. También se utiliza para ello la vitamina D, que duplica muchas de las funciones de la hormona paratiroides.

A veces una (o varias) de las glándulas paratiroides aumenta de tamaño y se vuelve más activa. El hiperparatiroidismo resultante produce síntomas severos. Los huesos se tornan frágiles, débiles, deformados y se rompen al hacer el más ligero esfuerzo. Un elevado exceso de iones de Ca^{++} en la sangre conduce a que algunos pasen a la orina, en donde se precipitan en presencia de los iones fosfato y forman cálculos renales. Tales cálculos resultan peligrosos puesto que ocasionalmente bloquean los conductos urinarios. La extirpación quirúrgica de las glándulas enfermas por lo general produce notable mejoría.

26-6 EL ESTOMAGO Y EL DUODENO

Tanto en las paredes del estómago como en el duodeno existen células que presentan actividad hormonal. Como vimos en el Capítulo 10, las hormonas producidas en estas células estimulan varios procesos digestivos. La *gastrina* secretada en la sangre por las células de la pared del estómago, estimula la producción de ácido clorhídrico por parte de las glándulas exocrinas del estómago. *Secretina* y *pancreocimina* son secretadas en la sangre por las células del duodeno. Cuando estas hormonas llegan al páncreas estimulan la secreción de varios componentes del jugo pancreático. La secretina también estimula la secreción de bilis por el hígado. La *colecistoquinina* (CCK), otra hormona duodenal, estimula la contracción de la vesícula biliar e impulsa la bilis acumulada hacia el duodeno.

26-7 LOS ISLOTES DE LANGERHANS

Los islotes de Langerhans son pequeños conglomerados de células dispersos a través del páncreas de la mayoría de los vertebrados. En el páncreas humano existen más de un millón de tales conglomerados. Las células de los islotes de Langerhans no están conectadas con los conductores que drenan el jugo pancreático hacia el duodeno. Sin embargo, poseen abundante número de vasos sanguíneos.

El descubrimiento de que los islotes de Langerhans son glándulas endocrinas proviene de una observación casual, como tantas veces ha ocurrido en la ciencia. En 1889, los médicos alemanes von Mering y Minkowski trataban de ampliar los conocimientos acerca de las funciones digestivas del páncreas, observando los trastornos digestivos que ocurrían después de la extirpación quirúrgica del páncreas en perros. Durante el curso de sus estudios, un asistente de laboratorio notó que muchas moscas se amontonaban cerca a la orina del perro. Se comprobó que la orina contenía grandes cantidades de glucosa. La orina de perros normales no contiene glucosa.

Durante muchos años fallaron todos los intentos de extraer del páncreas la hormona que regula la glucosa, hasta que en 1922 lo logró el Dr. Frederick Banting. La hormona recibió el nombre de **insulina** y resultó ser una proteína. Puede ahora comprenderse por que tantos investigadores no lograron extraerla a partir de preparaciones crudas de todo el páncreas. El éxito de Banting se obtuvo en primer lugar atando los conductos pancreáticos de sus perros. Esta operación determinaba que la porción exocrina de la glándula degenerara rápidamente, mientras la porción endocrina permanecía activa. Una vez que la porción exocrina era destruida, se podían preparar extractos libres de la acción digestiva de la tripsina.

La insulina hace descender el nivel de la glucosa en la sangre. Normalmente 100 ml de sangre contienen alrededor de 0,1 gm de glucosa. Después de una comida rica en carbohidratos esta concentración tiende a subir. Esto promueve la liberación de insulina por parte de los islotes de Langerhans. La insulina pasa inmediatamente al hígado (a través de las venas porta hepática) en donde acelera la conversión de glucosa en glucógeno y grasas. Como resultado de ello el nivel del azúcar en la sangre retorna rápidamente a la situación normal.

Uno de los efectos de la insulina consiste en hacer más permeables las células del cuerpo a la penetración de la glucosa. Una vez que la glucosa se halla en el interior de las células, puede ser metabolizada. Este efecto no es inhibido por la acción del actinomicina D; sin embargo, la insulina también estimula las síntesis de las proteínas e inclusive de enzimas que participan en el metabolismo de los carbohidratos. Esta actividad parece no implicar la activación selectiva de genes. Pocos minutos después de haber sido suministrada insulina al músculo aislado del diafragma de una rata, se presenta un aumento apreciable en las síntesis de ARN mensajero nuevo. Tanto este efecto como el efecto de la insulina sobre la síntesis de las enzimas, son bloqueados por la actinomicina D; por tanto, una vez aquí hallamos una hormona que ejerce, al menos, alguno de sus efectos mediante la activación de genes reprimidos.

La producción insuficiente de insulina es la causa de la enfermedad **diabetes mellitus**. Las víctimas de esta enfermedad son incapaces de eliminar el exceso de glucosa en la sangre convirtiéndola en glucógeno o grasas. En su lugar, en las víctimas de esta enfermedad, se promueven las reacciones contrarias, por lo cual esta enfermedad reviste aún mayor gravedad. El glucógeno y las grasas del cuerpo se convierten en glucosa, lo cual eleva aún más el nivel de azúcar en la sangre. Los túbulos de los riñones no alcanzan a recuperar este exceso de glucosa y ésta pasa a la orina. Aun las proteínas del cuerpo se convierten en glucosa y consecuentemente son excretadas. El alto nivel de glucosa en el filtrado nefrítico ejerce un poderoso efecto osmótico, que reduce fuertemente el retorno del agua a la sangre. Por consiguiente, las víctimas de esta enfermedad orinan con frecuencia y abundantemente. A menos que se tomen medidas correctivas, la víctima se desintegra, pues su cuerpo gradualmente se convier-

te en un flujo de orina azucarada. Eventualmente la víctima entra en estado de coma y fallece.

Por fortuna, actualmente se dispone de grandes cantidades de insulina extraída del páncreas de ganado sacrificado. La estructura molecular de estas insulinas animales es tan cercana a la insulina humana que puede utilizarse para el tratamiento de la diabetes. Desafortunadamente la insulina debe ser inyectada más bien que administrada por vía oral. ¿Por qué? A pesar de esta inconveniencia, si se administra insulina a un diabético se puede restablecer el metabolismo normal del azúcar en el cuerpo. Desde luego, las inyecciones de insulina no curan la enfermedad, simplemente proporcionan un alivio temporal. Sin embargo, mediante adecuación de la dieta e inyecciones periódicas de insulina, se ha podido lograr que miles de diabéticos disfruten de una vida normal. En los últimos años, por lo menos dos sobresalientes jugadores de tenis a nivel nacional han sido diabéticos.

Pero el uso de la insulina no está exento de peligro. Si se inyecta insulina después de un período de ejercicio o después de haber dejado de comer durante un largo tiempo, puede ocurrir un descenso del azúcar en la sangre hasta alcanzar niveles anormales. Esto conduce a la llamada «reacción insulínica». La víctima se vuelve irritable, muestra fatiga y puede perder la conciencia. Es muy importante aprender a distinguir, para quienes tienen que ver con el tratamiento de la diabetes, entre los síntomas de la reacción insulínica y el coma diabético, de modo que puedan tomarse las medidas apropiadas en uno u otro caso.

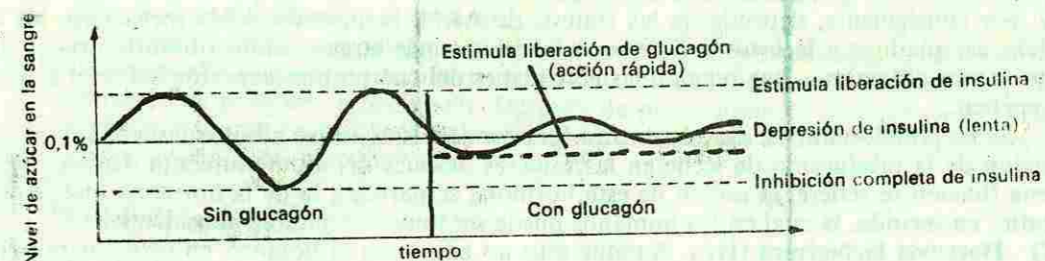


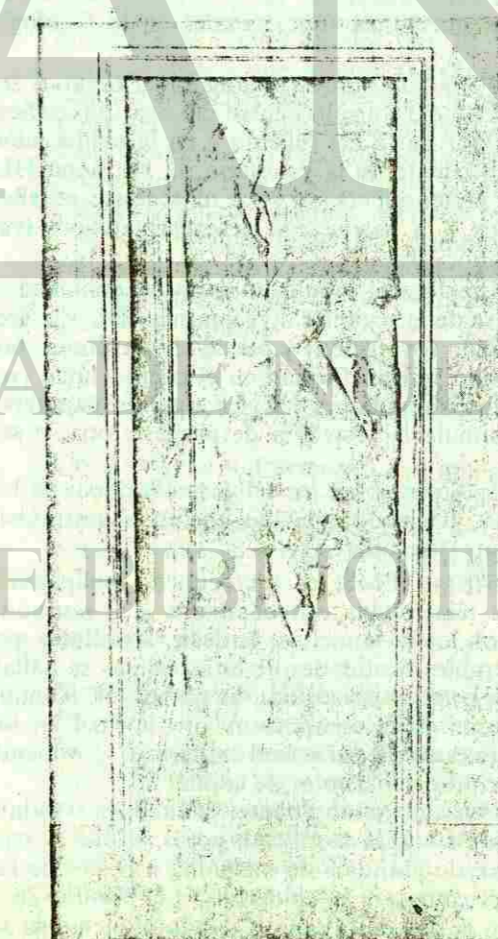
Fig. 26-6

Efecto del glucagón sobre la regulación homeostática del azúcar en la sangre. Su liberación rápida y acción inmediata ayuda a prevenir fluctuaciones del nivel de la glucosa en la sangre.

Cuando se inyecta preparaciones de insulina comercial, éstas ocasionan una ligera elevación del azúcar de la sangre antes de que se produzca el descenso de mayor duración. Se ha podido establecer que esto se debe a una segunda hormona pancreática, denominada **glucagón**, la cual estimula la conversión del glucógeno del hígado en glucosa. En el organismo normal el glucagón puede actuar en el sentido de impedir que la insulina haga descender demasiado el nivel del azúcar en la sangre. Su rápida producción y acción inmediata elimina la tendencia de la insulina de respuesta más lenta a sobrepasarse en su acción (Figura 26-6). De esta manera desempeña un importante papel en el establecimiento de un nivel constante de la glucosa en la sangre. Este papel homeostático se parece al papel que desempeña la tirocalcitonina (ver Sección 26-5).

26-8 LA GLANDULA PITUITARIA

La glándula pituitaria es una estructura del tamaño de un guisante, localizada en la base del encéfalo (Fig. 26-4). En la mayoría de los vertebrados consiste de tres lóbulos, anterior, intermedio y posterior. En la glándula pituitaria de los infantes humanos se halla también presente un lóbulo intermedio, del cual apenas queda un vestigio en la edad adulta.



No obstante su tamaño tan pequeño, la glándula pituitaria desempeña un papel importante en la coordinación química del organismo. A menudo se le llama la glándula «maestra», puesto que muchas de sus secreciones regulan la actividad de otras glándulas endocrinas. ¿Podría usted recordar un ejemplo estudiado anteriormente?

El lóbulo anterior

Sobre la glándula pituitaria se han hecho muchos trabajos de investigación. Solamente del lóbulo anterior se han podido aislar siete hormonas químicamente diferentes. Estas son:

1) **La hormona humana del crecimiento (HCH)**. Como su nombre lo indica, esta hormona promueve el crecimiento del esqueleto y de todo el cuerpo.

Solamente es activa en este aspecto durante los años de la niñez y de la adolescencia. La hiposecreción de HCH en el niño conduce al enanismo y la hipersecreción durante la misma época produce el gigantismo (Fig. 26-7).

Fig. 26-7

Un gigante y un enano con un hombre de estatura promedio. Estas diferencias de estatura provienen de las diferentes cantidades de hormonas de crecimiento producidas durante la niñez y la adolescencia, en uno y otro caso.

CAPILLA ALFONCINA

En la edad adulta normalmente también es secretada por algunos períodos de ejercicio o de fatiga. ¿Cuál es la función que desempeña en esos períodos? Esto ha sido objeto de investigaciones intensivas. Uno de sus efectos consiste en incrementar la tasa de la síntesis de proteínas. No sorprenderá saber ahora que este efecto es impedido por la actinomicina D y, por consiguiente, depende de las síntesis de ARN, incluyendo ARN mensajero. HCH debe así añadirse a la lista de hormonas, cada vez más larga —tanto fitohormonas como hormonas animales— que regulan las actividades del cuerpo por su acción sobre el código genético.

Se ha podido también establecer otra función del HCH en los adultos; esta es la estimulación de la producción de leche en las mujeres después del alumbramiento. En cuanto a esta función se refiere, la acción de esta hormona se parece a la de la hormona que se discutirá en seguida, la cual en los humanos puede ser muy semejante o aun idéntica.

2) **Hormona lactogénica (HL).** Aunque esto no ocurre en el hombre, en otros mamíferos que han podido ser estudiados, la hormona lactogénica es una sustancia diferente a la hormona del crecimiento. Es producida por las hembras después del alumbramiento y estimula la secreción de leche de las glándulas mamarias.

HL también ha sido encontrada en otros grupos de vertebrados. En ellos, desde luego, no estimula la producción de leche, pero promueve cierto tipo de actividad maternal, apropiada para cada especie. Por ejemplo, en algunas aves, HL estimula la incubación, es decir, la inclinación de echarse sobre el nido. En una especie de lagartija acuática estimula el retorno del animal al agua a poner y fertilizar sus huevos.

3) **Hormonas que estimulan la tiroides (HTS).** Esta hormona estimula la glándula tiroides a secretar tiroxina. Probablemente este efecto depende en primer lugar de la activación de genes reprimidos dentro del núcleo de las células de la tiroides. Cuando se administra HTS a los núcleos que han sido aislados, a partir de las células de la tiroides, se presenta un rápido incremento en la síntesis de ARN (probablemente mensajero). Este efecto es inhibido completamente por la acción de la actinomicina D.

La secreción de HTS es reprimida por la tiroxina, de donde se deduce que existe un mecanismo de regulación homeostático sobre el nivel de la tiroxina en la sangre. ¡Inclusive, la glándula «maestra» también tiene sus controles! Como vimos en la Sección 26-4, este mecanismo puede desintegrarse y producir una hipersecreción de HTS, lo cual a la vez ocasiona el bocio.

4) **Hormona adrenocorticotrópica (HACT).** HACT es un polipéptido que contiene 39 aminoácidos; su función principal consiste en estimular la corteza de la glándula suprarrenal para liberar alguna de sus hormonas en la corriente sanguínea. En la próxima sección se tratará sobre la función que desempeñan estas hormonas suprarrenales en la fisiología humana.

5) **Hormona estimulante del folículo (HFS).** HFS actúa sobre las gónadas u órganos sexuales. En las hembras HFS promueve el desarrollo del folículo dentro del ovario (ver Sección 22-6). Estimula la secreción de estrógenos, por parte del folículo y en la maduración del óvulo conjuntamente con otra hormona procedente de la pituitaria, la hormona HL.

HFS también se produce en los individuos pertenecientes al sexo masculino; en ellos estimula el desarrollo de los túbulos seminíferos y la producción de espermatozoos (ver Sección 22-5).

6) **Hormona luteinizante (HL).** A medida que madura el lóbulo humano, se completa la primera división meiótica y se alcanza la metafase de la segunda división meiótica (ver Sección 22-1). Luego el óvulo se desprende del folículo (ovulación) y puede ser fertilizado por un espermatozoo. Las células restantes del folículo se transforman en el cuerpo lúteo (ver Sección 22-6). Cada una de estas actividades está promovida por HL. En algunos mamíferos (incluyendo probablemente al hombre), HL estimula la secreción de progesterona, o sea la hormona del cuerpo lúteo.

HL también se halla en los machos humanos. Actúa sobre las células endocrinas de los testículos (células intersticiales) (ver Sección 22-5), haciendo que ellas liberen las hormonas sexuales masculinas (andrógenos) en la corriente sanguínea.

7) **Hormona estimulante del melanocito (HEMS).** HEMS, es un pequeño polipéptido cuya serie de aminoácidos demuestra que está relacionada estrechamente a la hormona HACT. Las células reactivas de esta hormona son los melanocitos, es decir, las células que contienen el pigmento negro melanina. Considerables cantidades de estas células se hallan presentes en la piel, en donde producen lunares, pecas y las tostaduras por el sol. Aunque HEMS no parece desempeñar un papel importante en el comportamiento normal en los melanocitos humanos. Bajo ciertas condiciones, tales como durante el embarazo, el aumento de la secreción de esta hormona ocasiona oscurecimiento del color de la piel.

En la mayoría de los vertebrados HEMS se produce en un lóbulo intermedio de la glándula pituitaria. Su secreción produce el oscurecimiento de la piel de muchos peces anfibios y reptiles. El oscurecimiento se debe a la propagación de gránulos de melanina a través de las ramificaciones de melanocitos especializados situados en la epidermis. La Figura 26-8 muestra estas células (llamadas melanóforos) en la piel de la rana. Cuando la melanina se concentra en el centro de los melanóforos, la piel tiene color claro. Cuando la melanina se dispersa a través de las ramas de los melanocitos, la piel se torna mucho más oscura. Este

mecanismo indudablemente es de significado para la supervivencia por cuanto capacita al animal para camuflarse en el ambiente.

Cuando los biólogos desean estudiar el desarrollo de los huevos de la rana «fuera de las circunstancias normales» promueven la producción de los huevos inyectando a las hembras extractos de pituitaria (¿por qué?). Después de pocos minutos de haber sido inyectado el extracto en la rana se produce un marcado oscurecimiento de la piel; esto se debe a la presencia de HMS en el extracto.

El lóbulo posterior

El lóbulo posterior de la pituitaria probablemente no sea una verdadera glándula endocrina. En lugar de manufacturar hormonas por sí mismo, parece simplemente almacenar aquellas que producen las células nerviosas del hipotálamo en el encéfalo.

Del lóbulo posterior de la pituitaria han sido aisladas dos hormonas. La Oxitocina es un polipéptido que estimula la contracción del músculo liso, particularmente del músculo liso que tapiza el útero («matriz»). Su secreción inicia el proceso del parto cuando el feto ha completado su desarrollo. A menudo se inyecta esta hormona en ese momento para acelerar el nacimiento del niño y para acelerar el regreso del útero a su tamaño normal. La madre también secreta su propia oxitocina, especialmente, si ella misma alimenta su bebé.

La vasopresina, es otro polipéptido producido por el lóbulo posterior y tiene dos funciones en el humano. Produce la contracción de las paredes musculares de las arterias y las arteriolas. Ello constriñe el lumen de estos vasos y produce un incremento en la presión

sanguínea. La vasopresina estimula también la reabsorción del agua en los túbulos de los riñones, como mencionamos al discutir la función de los riñones (ver Sección 16-6). La producción insuficiente de vasopresina produce una pérdida enorme de agua a través de los riñones. Esta dolencia se denomina diabetes insípida. Este nombre proviene de una prueba de diagnóstico temprano de la enfermedad. La orina abundante que se produce debido a la hiposecreción de la vasopresina es muy acuosa y no presenta un sabor marcado (insípida). La orina producida por las víctimas de deficiencia de insulina, sin embargo, contienen cantidades apreciables de glucosa, lo cual les comunica un sabor dulce (mellitus).

Tanto la estructura como la función de la glándula pituitaria indica que desempeña la función vital de intercomunicar el sistema nervioso y el sistema endocrino. La pituitaria está localizada en la base del encéfalo y el lóbulo posterior posee un nervio que se comunica directamente con el hipotálamo. El lóbulo anterior recibe sangre del hipotálamo y existe cierta evidencia que sustancias estimulantes pasan del hipotálamo al lóbulo anterior, utilizando esta ruta. La secreción de la pituitaria puede ser generalmente estimulada por el sistema nervioso. La liberación de la vasopresina del lóbulo posterior tiene lugar cuando células especiales del hipotálamo captan un descenso del contenido de agua de la sangre. La liberación de HACT del lóbulo anterior se ha podido demostrar que es influenciada parcialmente por el estímulo nervioso procedente del hipotálamo y a menudo esta asociada con estados emocionales, por ejemplo, cólera y miedo. En las aves estímulos visuales, tales como incremento de la longitud del día, de luz, u observación frecuente de un individuo del sexo opuesto, producen liberación en la corriente sanguínea de las hormonas que estimulan las gónadas.

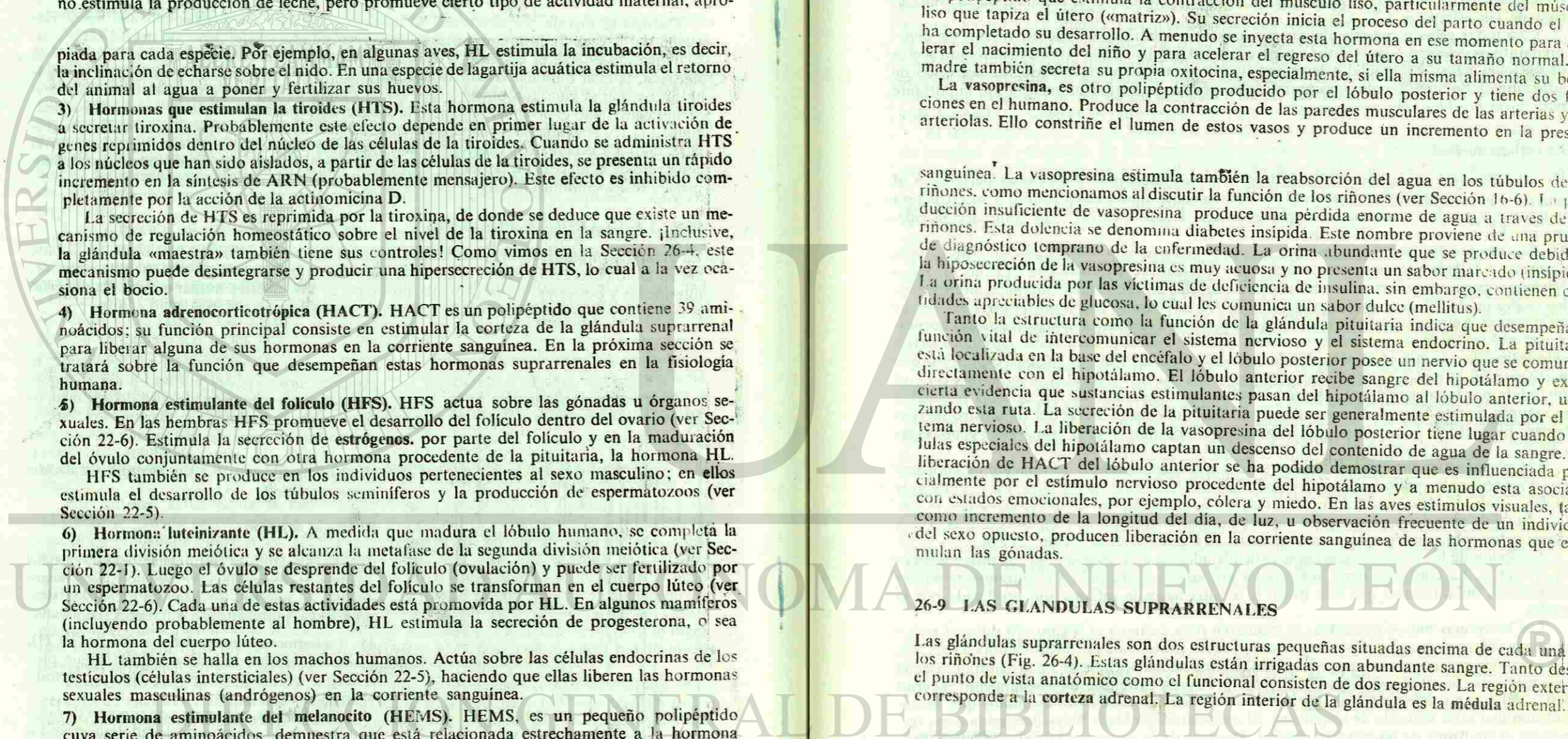
26-9 LAS GLANDULAS SUPRARRENALES

Las glándulas suprarrenales son dos estructuras pequeñas situadas encima de cada una de los riñones (Fig. 26-4). Estas glándulas están irrigadas con abundante sangre. Tanto desde el punto de vista anatómico como el funcional consisten de dos regiones. La región exterior corresponde a la corteza adrenal. La región interior de la glándula es la médula adrenal.

La médula adrenal

Aunque la médula adrenal es una glándula endocrina también se la considera como parte del sistema nervioso. Sus células excretoras parecen ser células nerviosas modificadas. Produce dos hormonas que se liberan en el torrente circulatorio. La hormona mejor conocida es la adrenalina. No se conoce todavía cuál es el papel, si existe alguno, que desempeña la adrenalina en el metabolismo normal del cuerpo. Sin embargo, grandes cantidades de esta hormona son liberadas en el torrente circulatorio cuando el organismo es sometido súbitamente a tensiones de cólera, temor o cuando el organismo sufre averías. A medida que la adrenalina se extiende por el cuerpo, promueve una amplia variedad de respuestas. La tasa

CAPILLA ALFONSO



y la fuerza de los latidos del corazón aumentan con lo cual aumenta también la presión sanguínea. Gran parte de la sangre de la piel y de las vísceras es llevada hacia los músculos del esqueleto, las arterias coronarias, el hígado y el encéfalo. El nivel del azúcar en la sangre se eleva y aumenta la tasa metabólica. Los bronquios se dilatan permitiendo el paso más fácil del aire hacia los pulmones y de sólo éstos hacia afuera. Las pupilas de los ojos se dilatan y además es ostensible cierta tendencia a que los pelos del cuerpo se pongan rectos. (Esto es particularmente notorio en gatos y en perros asustados. El hombre, que en comparación con estos animales es lampiño, presenta en tales casos la piel de ganso.) El tiempo de coagulación de la sangre se reduce y el lóbulo anterior de la glándula pituitaria es estímulo para producir HACT.

La segunda hormona de la médula adrenal es la noradrenalina que también produce un incremento en la presión sanguínea. Esto tiene lugar mediante el estímulo de la contracción de las arteriolas.

Casi todas estas respuestas del cuerpo a estas dos hormonas, pueden entenderse como preparativos del cuerpo para llevar a cabo actividad física violenta. Todos hemos oído acerca de acciones heroicas cumplidas en momentos de temor o de emergencia. La secreción de adrenalina y de noradrenalina por parte de la médula adrenal es un mecanismo importante para hacer posibles tales acciones.

La corteza adrenal

De esta glándula se han extraído varias hormonas diferentes. Todas ellas pertenecen al grupo de los esteroides (ver Sección 7-2). Son bastante similares en cuanto a su estructura molecular y pueden convertirse libremente en una forma o en otra, mediante acción enzimática. Pertenecen a tres categorías

1) **Las glucocorticoides.** En el hombre los miembros más importantes de este grupo son la **cortisona** y la **hidrocortisona**, esta última estrechamente relacionada con la primera. Estas hormonas promueven la conversión de la grasa y de las proteínas en metabolitos intermedios, los cuales finalmente se convierten en glucosa. De este modo, hacen que el nivel del azúcar en la sangre se eleve. Uno de los órganos «reactivos» con respecto a la acción de estas hormonas es el hígado. Si se suministra cortisona a un animal cuyas glándulas adrenales hayan sido extirpadas, se induce en el hígado la síntesis de una variedad de enzimas específicas que participan en el metabolismo de las proteínas y de los carbohidratos. Esta inducción está precedida por incremento en la síntesis de ARN mensajero. Cualquiera de estas respuestas es completamente bloqueada si se administra actinomicina D, antes del suministro de cortisona. El efecto de la cortisona, por consiguiente, depende de la activación de genes específicos.

Los glucocorticoides también actúan en el sentido de suprimir la formación de anticuerpos. Es interesante anotar que cuando se administra cortisona a los glóbulos blancos (algunos de los cuales son responsables de la formación de anticuerpos, ver Sección 14-12), la síntesis de ARN es casi completamente inhibida por uno o dos minutos. En estas células la cortisona actúa como un represor (o correpresor, ver Fig. 23-9) de la acción del gen.

La acción de los glucocorticoides se extiende además a la supresión de las inflamaciones en el cuerpo. La cortisona tiene una amplia utilización medicinal en el tratamiento de enfermedades inflamatorias que van desde la artritis hasta la inflamación producida por la hiedra.

Las hormonas hidrocorticoideas se requieren para sostener el organismo durante períodos de tensión una vez que la primera reacción breve promovida por la adrenalina ha cesado. Esta segunda respuesta, de mayor duración, parece ser independiente de la naturaleza de la tensión que la produce. Exposición a temperaturas extremas, envenenamiento, averías serias del cuerpo, infecciones y aun inquietud emocional, todos son estímulos que desencadenan una serie definida de respuestas. El endocrinólogo Hans Selye denomina estas respuestas el síndrome de adaptación general. Después de la respuesta inicial a la adrenalina, el organismo entra en estado de «shock». Los niveles de glucosa y de sal en la sangre descienden bruscamente. La presión sanguínea también se reduce. En seguida la corteza adrenal comienza a producir glucocorticoides y a liberarlos en el torrente circulatorio en respuesta a la secreción de HACT por parte de la glándula pituitaria. La liberación de HACT es desencadenada por (1) el estado emocional del individuo, (2) el bajo nivel de los esteroides en la sangre, (3) por la adrenalina producida en la médula adrenal. Durante esta fase de «contrachoque», los síntomas de la fase del «shock» se invierten. Las diferentes funciones del cuerpo vuelven a su estado normal o aun sobre la actividad normal. El organismo inicia, entonces, un estado de resistencia. Se ha adaptado a la tensión.

2) **Los corticoides minerales.** La función de estas hormonas de las cuales la **aldosterona** es la más importante en el hombre, consiste en promover la reabsorción de los iones de sodio y de cloro en los túbulos renales. Estos iones no solamente son importantes en sí mismos, sino que mediante su presencia en la sangre se mantiene alta la presión osmótica de la sangre. Esto, a la vez, asegura un volumen y presión sanguínea normales (ver Sección 14-16).

La tasa de la secreción de la hormona aldosterona es controlada por varios factores, incluyendo HACT y el nivel de los iones Na^+ en la sangre. Una disminución del sodio en la sangre estimula el incremento de la secreción de la aldosterona, con el cual se incrementa la reabsorción de los iones de sodio en los túbulos renales. Un incremento del sodio en la sangre inhibe la liberación de aldosterona, con lo cual se libera más sodio en la orina. De este modo el nivel de este importante componente del FEC se mantiene bajo regulación homeostática precisa.

Las hormonas corticoides minerales se hallan también en otros vertebrados. En todos los casos actúan en la regulación del equilibrio de la sal y del agua en el animal. Los mecanismos exactos, sin embargo, varían de acuerdo con el ambiente del organismo. En los peces de agua dulce actúan en el sentido de retener las sales y liberar el agua. Esta acción es precisamente lo inverso de lo que ocurre en los peces marinos, en los cuales las hormonas promueven la secreción de sal a través de las branquias y la reabsorción del agua por los riñones. La excreción activa de sal por medio de las glándulas nasales de las aves marinas y de los reptiles, también es estimulada por ellas (ver Sección 9-4).

El transporte activo de los iones de sodio ha sido estudiado intensamente en las células de la vejiga del renacuajo. Se ha demostrado que este fenómeno depende de las síntesis de enzimas en el citoplasma de las células inducida por la aldosterona. La aldosterona que se administra a las células se concentra en el núcleo. Sólo después de una hora se observa un incremento en el transporte de los iones de Na^+ . La actinomicina D inhibe la respuesta de la aldosterona, lo cual apoya la idea, según la cual el efecto primario de esta hormona se ejerce sobre el código genético.

3) **Hormonas sexuales.** La corteza adrenal también produce una pequeña cantidad de hormonas sexuales, especialmente **andrógenos**, es decir, las hormonas sexuales masculinas. La hipersecreción de estas hormonas promueve el desarrollo de los rasgos masculinos. La masculinización que a veces se observa en algunas mujeres (pelo facial, voz profunda, contornos angulares del cuerpo) puede provenir de la secreción excesiva de andrógenos por la corteza adrenal.

Aunque las hormonas sexuales secretadas por la corteza adrenal parece que no desempeñan funciones importantes, en cambio, los glucocorticoides y los corticoides minerales son esenciales para la vida. Bajo condiciones de laboratorio algunos animales pueden sobrevivir por espacio de dos semanas aproximadamente, cuando sus glándulas suprarrenales hayan sido extirpadas quirúrgicamente, siempre y cuando se les evite sufrir tensiones. La tensión más ligera de cualquier índole produce la caída repentina de los niveles de azúcar y de sales en la sangre, lo cual puede producir la muerte súbita. Los humanos no pueden sobrevivir, aun bajo las mejores condiciones, si se les despoja de sus cortezas adrenales. Si se carece en absoluto de esteroides corticales, la muerte sobreviene en pocos días. La hiposecreción de estas hormonas produce la enfermedad de Addison. Los síntomas de esta dolencia consisten en pérdida del apetito, debilidad muscular y apatía general. A menos que se tomen medidas médicas, la muerte sobreviene después de dos días aproximadamente. Por fortuna, mediante la administración de esteroides corticales sintéticos y/o de HACT hoy en día se puede restablecer al paciente.

26-10 LAS GONADAS

Tanto las gónadas masculinas como femeninas (Fig. 26-4) presentan actividad endocrina, además de cumplir su función primordial de producir las células sexuales.

Los testículos

Los testículos de los machos contienen tejidos endocrinos formados por las llamadas células intersticiales. Cuando son estimuladas por la hormona HL, producida por el lóbulo anterior de la glándula pituitaria, estas células liberan andrógenos (por ejemplo **testosterona**) en la corriente sanguínea. Esta actividad se inicia al comenzar la adolescencia. La testosterona desencadena el desarrollo de las llamadas características secundarias propias de los adultos masculinos. La voz se hace más profunda, comienza a crecer pelo en la cara, en las axilas y alrededor de los órganos genitales. Estos órganos aumentan de tamaño. El cuerpo adopta un contorno angular típico de los machos adultos. Se inhibe la formación de depósitos de grasa.

La extirpación de los testículos (castración) antes de iniciarse este periodo impide el desarrollo de las características sexuales secundarias. Hasta poco antes de finalizar el siglo XIX se llevaba a cabo esta operación en los niños italianos. El objeto era el de preservar sus voces de soprano para los coros de las iglesias. La castración también se practicaba en ciertos países del Cercano Oriente, con el objeto de proporcionar guardias a los jardines reales. Los adultos castrados reciben el nombre de eunucos. La respuesta de los machos adultos a la castración varía, pero, por lo general, solamente se presenta una pérdida moderada de las características masculinas. Frecuentemente se utiliza la castración en los animales para lograr individuos con carne de mejor calidad o para modelar el temperamento. Por lo general, se da el nombre de capones a los animales machos que han sido castrados. Generalmente, los carneros y los toros son sometidos a castración.

Los estudios que se han hecho utilizando animales de laboratorio aún no maduros o castrados, han mostrado claramente que el nivel celular de la testosterona produce un incremento apreciable en la síntesis del ARN mensajero y de proteína. Estos efectos son suprimidos por la acción de la actinomicina D. Resulta interesante anotar que cuando se administra testosterona a las células de ratas hembras, no solamente se incrementa la síntesis de ARN mensajero, sino que también se sintetizan nuevos tipos de ARN mensajero. De modo que la activación de unos u otros genes depende no solamente de la naturaleza de la molécula inductora, sino también del estado de diferenciación de las células. En este caso depende de si la célula es masculina o femenina.

Los ovarios

El folículo en proceso de maduración en el ovario no solamente contiene un óvulo en proceso de maduración, sino que además actúa como una glándula endocrina. Las células accesorias del folículo liberan varias hormonas esteroides, que reciben el nombre de **estrógenos**. Estas son estimuladas por la influencia combinada de HFS y HL, procedentes del lóbulo anterior de la glándula pituitaria.

Los estrógenos cumplen dos funciones principales en el cuerpo de la hembra. En primer lugar promueven el desarrollo de las características sexuales femeninas secundarias. Al comenzar la adolescencia se desarrollan las glándulas mamarias (senos), la pelvis se vuelve más ancha, los órganos genitales aumentan de tamaño y se desarrollan vellocidades en sus contornos y en las axilas de los brazos. Los estrógenos son responsables de estos cambios. También promueve el desarrollo de depósitos de grasa, lo cual produce el cuerpo de contornos redondeados característicos de las mujeres.

El estrógeno continúa siendo secretado durante todo el periodo de reproducción de las mujeres. Durante este periodo los estrógenos participan en los preparativos mensuales del cuerpo para embarazos posibles. Esto incluye la preparación del revestimiento interior del útero para recibir el embrión. El revestimiento se vuelve más espeso y es irrigado con mayores cantidades de sangre. En respuesta a los estrógenos sus células sintetizan activamente ARN mensajero y luego ARN de transferencia. Posteriormente sintetizan activamente ARN ribosomal y por último proteínas. Todas estas respuestas son inhibidas por la acción de la

actinomicina D, de modo que dependen de la activación de genes. Cada tipo de ARN mensajero, cada tipo de ARN transferente y los dos tipos de ARN ribosomal están codificados por genes separados. De alguna manera los estrógenos son capaces de activar estos genes ocasionando la producción de todas las proteínas necesarias para el desarrollo de las células. La secreción de los estrógenos es estimulada por HFS y HL. A la vez, los estrógenos retroactúan sobre la glándula pituitaria para reprimir la secreción de HFS y HL. Esta interacción (similar a la que ocurre entre HTS y tiroxina) sirve para coordinar la producción de estrógeno con las necesidades del ciclo menstrual.

Al finalizar el periodo de reproducción de una mujer (la menopausia), cesa la producción de óvulos y estrógenos. La desaparición de los estrógenos suprime su efecto de inhibición sobre la glándula pituitaria; por consiguiente, se liberan cantidades considerables de HFS en la corriente sanguínea. El mecanismo de control se ha desintegrado. El alto nivel de HFS produce una variedad de síntomas físicos y emocionales desagradables. Muchos médicos suministran en esta época estrógenos para restaurar la inhibición de la secreción de HFS, por parte de la glándula pituitaria. Con ello se logra aliviar los síntomas.

El cuerpo lúteo también es una glándula endocrina. Segrega la hormona **progesterona** en el torrente sanguíneo. Esta hormona continúa la preparación del organismo para el embarazo y, si éste ocurre, impide el nacimiento prematuro del feto en desarrollo. Los detalles de esta actividad fueron considerados en la Sección 22-6. Los ovarios además secretan **Relaxina**, la cual se produce precisamente antes del nacimiento y hace más flexible el conducto en el momento del nacimiento (ver Sección 22-7).

26-11 LA PLACENTA

La nutrición del embrión humano, mientras se halla dentro del útero de la madre, se lleva a cabo a través del cordón umbilical y de la placenta; esta conecta al embrión directamente con el sistema circulatorio de la madre (Fig. 22-11). Una vez el embarazo se ha establecido, la placenta asume la función secundaria de una glándula endocrina. Secreta estrógenos, progesterona, relaxina y otras hormonas bastante similares a las hormonas de las gónadas que estimulan al lóbulo anterior de la glándula pituitaria. Estas hormonas complementan aquellas que produce el cuerpo lúteo y la pituitaria.

26-12 LA GLANDULA PINEAL

La glándula pineal es una estructura pequeña, del tamaño de un guisante, adherida al encéfalo precisamente por encima del cerebelo (Fig. 26-4). Produce una hormona denominada **melatonina**. Si se inyecta esta hormona a ranas, se produce un empalidecimiento marcado de la piel. Su acción sobre los melanóforos (Fig. 26-8) es, por consiguiente, el inverso de la acción de la HMS. En la rata de laboratorio y en el conejillo de Indias la melatonina inhibe la función de las gónadas, tanto en lo que respecta a la de los gametos, como de las hormonas. La secreción de la melatonina en estos animales se incrementa notoriamente cuando son colocados en la oscuridad, y decrece, cuando son expuestos a la luz. Las gónadas de muchos mamíferos son inactivadas durante el invierno. Con la prolongación de la duración de los días, en la primavera, las gónadas se vuelven nuevamente activas, lo cual conduce al apareamiento. Tal vez la glándula pineal, por medio de la secreción de melatonina, desempeña el papel de puente entre los ojos y las gónadas en esta respuesta **fotoperiódica**. Todavía no se conoce cuál es su función en los humanos.

26-13 EL TIMO

La glándula timo consiste de dos glóbulos de tejido similares a los que se hallan en los ganglios linfáticos. Está situada en la parte alta de la cavidad torácica, precisamente debajo del esternón (Fig. 26-4). Su tamaño aumenta durante la niñez, pero luego se encoje una vez ha

comenzado la adolescencia. Se han empleado muchas técnicas, inclusive la extirpación quirúrgica, en el intento de establecer la función endocrina del timo, pero hasta ahora no se ha podido hallar ninguna en los mamíferos adultos. No obstante, existe evidencia de que el timo en la infancia de los mamíferos desempeña un papel importante en la configuración del mecanismo productor de linfocitos de los nódulos linfáticos, con lo cual proporciona la base para el desarrollo de los anticuerpos (ver Sección 14-12). Esto parece comprender, entre otras cosas, la liberación de una hormona (hasta ahora no identificada) en la corriente sanguínea. Una vez se ha cumplido esta función, de ordinario ya no se requiere la presencia del timo.

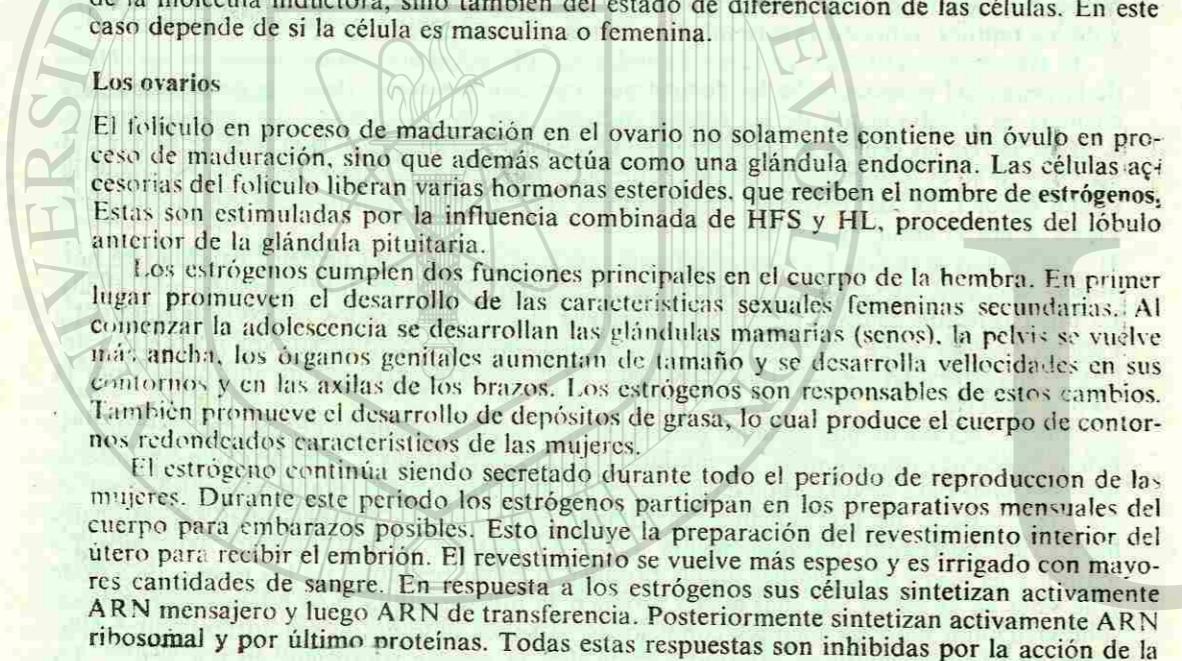
26-14 HORMONAS Y HOMEOSTASIS

Nuestro estudio del sistema endocrino humano revela cuán amplia es la variedad de funciones importantes que se llevan a efecto mediante la coordinación química. La mayoría (pero no todas) de estas regulaciones de ordinario químicas, actúan lentamente. Crecimiento, desarrollo sexual y metabolismo son tres procesos del cuerpo regulados por hormonas que actúan gradualmente a lo largo de un intervalo de tiempo.

El sistema endocrino también desempeña una función importante en el mantenimiento de un ambiente interno constante. La concentración de azúcar, agua y varios iones de sales en el FEC se mantiene dentro de límites estrechos por la acción hormonal. Existen al menos tres mecanismos de regulación por medio de los cuales las hormonas mantienen la homeostasis del organismo.

- 1) La secreción de algunas hormonas es regulada directamente por la necesidad de disponer de esa hormona. Un nivel alto de Ca⁺⁺ en la sangre suprime la producción de HPT. Un nivel bajo de Ca⁺⁺ la estimula. El nivel del azúcar en la sangre actúa directamente sobre los islotes de Langerhans promoviendo en ellos la respuesta apropiada. La presión osmótica de la sangre desencadena (con la ayuda del sistema nervioso) la producción de vasopresina y, por consiguiente, su propio reajuste.
- 2) En algunos casos la respuesta de una glándula al nivel de la sustancia que ella regula, tiende a ser lenta. La tardanza resultante en la respuesta puede causar fluctuaciones, nada benéficas, por encima y por debajo del nivel deseado. Esto puede corregirse mediante la acción de una segunda hormona que actúe antagónicamente con respecto a la primera. La acción antagónica de un par de hormonas, como serían, insulina-glucagón y Hpt-tirocalsotina, proporciona un sistema de controles y balanceamientos para restablecer el equilibrio homeostático, tan pronto haya ocurrido cualquier perturbación.

CAPILLA ALFONSO



3) Un tercer sistema de autorregulación de la producción de hormonas lo ilustra la relación que existe entre HTS y tiroxina. En donde quiera que una hormona estimule la producción de una segunda hormona, se encuentra que la segunda hormona actúa a la vez en el sentido de suprimir la producción de la primera. Otro ejemplo de este mecanismo está dado por la manera como los altos niveles de estrógeno mantienen constante la producción de HTS. Aquí también se trata de un sistema de autorregulación (análogo a la acción de un regulador de una máquina) para mantener la homeostasis.

Todas las hormonas humanas que se han estudiado en este capítulo son transportadas por la sangre. Son, pues, llevadas desde la glándula endocrina que las produce hacia todas las células del cuerpo. En algunos casos (por ejemplo, la tiroxina) todas las células del cuerpo responden a la presencia de la hormona. Con mayor frecuencia solamente ciertas células, es decir, las células del órgano reactivo. Este ordenamiento es comparable con la transmisión de radio. Vivimos rodeados por las radiaciones electromagnéticas de un gran número de radiodifusoras; sin embargo, solamente un receptor correctamente sintonizado puede res-

ponder a esa energía. Asimismo, solamente ciertas células de nuestro cuerpo son capaces de responder a una determinada hormona que circule en la sangre.

No puede dejarse de hacer énfasis en el aspecto que hace relación a la competencia celular. Las hormonas, por sí solas, no pueden efectuar las diversas funciones que se les ha adscrito. Las hormonas despliegan en el interior de las células reactivas sus potencialidades para hacer frente a la situación predominante. Si se agrega insulina a la sangre que contenga un tubo de ensayo no produce ningún efecto sobre el contenido de glucosa. En el organismo vivo, sin embargo, permite que las células reduzcan el nivel del azúcar en la sangre.

Además, el énfasis que se ha hecho en muchos casos en los cuales las hormonas ejercen sus efectos a través de la activación de genes, no debe llevarnos a pensar que con ello la historia ha concluido. Recuérdese que la cortisona tiene por una parte un efecto sobre la síntesis de ARN mensajero en las células del hígado y otro efecto, completamente diferente sobre los glóbulos blancos. La testosterona produce ciertos tipos de moléculas de ARN mensajero en las células del hígado de ratas machos, pero tipos diferentes en las células de ratas hembras. La acción diferente de HFS y HL en hombres y mujeres, resalta nuevamente el papel esencial desempeñado por las células reactivas en la activación del gen. Mientras muchas (no todas) acciones de las hormonas pueden remontarse a la activación de los genes, no sabemos todavía por qué los genes en ciertas células responden a la hormona mientras en otras células no lo hacen. El secreto debe radicar en el proceso mismo de la diferenciación celular. Como vimos en el Capítulo 23, hay una reducción progresiva en la capacidad de las células en proceso de diferenciación en la utilización de la información genética almacenada dentro de ellas. Cuando se entienda el mecanismo responsable de esta pérdida de flexibilidad de desarrollo, estaremos más cerca de comprender los efectos diversos que presentan las hormonas sobre las células del organismo adulto.

26-15 LAS FEROMONAS

Las hormonas son sustancias químicas que las glándulas endocrinas liberan en el ambiente interno (FIC). Mientras circulan por todo el cuerpo coordinan muchas de las actividades de sus diversas partes. Esta coordinación proporciona, entre otras cosas, una regulación más estrecha de las propiedades químicas del ambiente interno y de las actividades de nuestros órganos internos.

En los últimos años han sido objeto de estudios cuidadosos ciertos coordinadores químicos de categoría diferente. Estos son las **feromonas**. Las feromonas son sustancias químicas que liberan glándulas exocrinas en el ambiente externo. Proporcionan un medio de comunicación entre los individuos de una misma especie.

En algunos casos la comunicación es bastante sutil. Las feromonas liberadas por algunos individuos de la especie, simplemente inician cambios fisiológicos en los otros. Estos cambios por lo general, no conducen, por algún tiempo, a respuesta alguna dirigida exteriormente. Los machos adultos de las langostas migratorias liberan una feromona que acelera el desarrollo de los individuos jóvenes de la especie, cuando es captado por ellos. Esto, a la vez, disminuye el tiempo que se requiere para la formación de un enjambre migratorio de modo que cuando ello ocurre, pronto llegará una plaga de langostas. La reina de una colmena de abejas secreta una sustancia que impide a las obreras desarrollar los ovarios y poner huevos. Sin embargo, si se mata la reina, o se retira de la colmena, la desaparición de su feromona permite que algunas de las obreras asuman la función de poner huevos.

Se han descubierto otras feromonas las cuales desencadenan una acción inmediata tan pronto son captadas. Cuando se perturba a una hormiga, las glándulas situadas en la cabeza secretan una sustancia química volátil que rápidamente se difunde en todas direcciones. Esta sustancia puede ser captada por otras hormigas situadas a varios centímetros de distancia, las cuales son atraídas por concentraciones bajas de las sustancias, comienzan a moverse hacia el área donde la concentración aumenta. A medida que se acercan a su compañera

de nido perturbada, su respuesta cambia a una respuesta de alarma. La concentración más alta de la feromona determina que corran activamente, dando vueltas hasta remediar la perturbación. La feromona se disipa pronto, a menos que sean excretadas nuevas cantidades. Tan pronto ha pasado la emergencia, las hormigas regresan tranquilamente a sus ocupaciones anteriores.

Se han descubierto también otras feromonas de hormigas, inclusive feromonas que colocan las obreras a lo largo del camino, cuando regresan al nido con alimento. El camino atrae y guía a otras hormigas hacia la fuente de alimentos (Fig. 26-9). La deposición de la feromona puede ser continuamente renovada mientras perdure la fuente de alimento. Cuando el alimento se agota, sin embargo, las hormigas dejan de marcar el camino. La feromona colocada sobre el camino se evapora rápidamente, de modo que otras hormigas dejan de acudir al sitio y los antiguos caminos no ocasionan confusiones cuando el alimento se encuentra en otro sitio.

Hasta ahora la mayoría de las feromonas se han descubierto en especies de insectos, aunque otras veces se han hallado también en otros animales. Además, los sistemas más complejos de comunicación mediante feromonas, se han hallado en los insectos sociales --las hormigas, los comejenes y las abejas--. Esto no resulta sorprendente, si se recuerda el concepto examinado en la Sección 8-21, de acuerdo con el cual las sociedades representan una etapa de organización biológica, mas allá de los niveles de tejido → órgano → sistema → organismo. De la misma manera como las hormonas contribuyen a la coordinación de la acción de los tejidos de los órganos y sistemas dentro de un organismo, así también las feromonas contribuyen a la coordinación de la acción de los individuos que constituyen una sociedad.

La respuesta a una feromona es la respuesta a uno o muchos tipos de estímulos presentes en el ambiente externo del animal. A fin de poder captar el estímulo y ejecutar una respuesta inmediata y coordinada, se requiere la presencia de un sistema nervioso. Dirijamos ahora nuestra atención al tema general de la coordinación nerviosa.

CAPILLA ALFONSO

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
AL DE BIBLIOTECAS

REPRODUCCION ASEJUAL

La reproducción asexual consiste en la producción de la cría sin necesidad de la unión de dos gametos. Es común en los protistos, plantas y animales de organización simple. Puede llevarse a efecto por diversos métodos específicos.

17-1 REPRODUCCION ASEJUAL EN LOS PROTISTOS UNICELULARES

El método más generalizado de reproducción asexual entre los organismos unicelulares es la fisión. El organismo se divide en dos partes aproximadamente iguales. Cada una de éstas crece hasta alcanzar el tamaño completo cuando el proceso puede renovarse. Bajo condiciones ideales los bacterios pueden reproducirse por fisión cada veinte o treinta minutos. La amiba y la mayoría de los demás protozoos también se reproducen de esta manera.

La reproducción asexual de las células de la levadura ocurre mediante gemación. La gemación difiere de la fisión en cuanto las dos partes producidas no son de igual tamaño. En las células de levadura, en cierta porción de la pared, se forma un abultamiento que se denomina yema. El núcleo de la célula progenitora se divide y uno de los núcleos hijos pasa a la yema. Bajo condiciones favorables la yema puede a la vez producir otra yema antes de que se separe finalmente de la célula progenitora.

17-2 REPRODUCCION ASEJUAL EN LOS ORGANISMOS MULTICELULARES

1. Gemación

El término gemación se utiliza también para describir la reproducción asexual de muchos organismos multicelulares. En la hidra se forma lateralmente una proyección que consta de muchas células. Esta proyección crece, desarrolla tentáculos y todas las demás estructuras presentes en el adulto. Eventualmente se separa de la hidra madre y continúa una existencia independiente.

Los gusanos planos (*Platyhelminthes*) se reproducen también asexualmente por gemación. Trozos de carne de cerdo deficientemente cocidos pueden contener cisticercos del «gusano plano del cerdo» *Taenia solium*. Los cisticercos consisten en una cápsula que contiene el escolex. Cuando el hombre ingiere uno de tales cisticercos el jugo gástrico

disuelve la pared de la cápsula. El escolex da la vuelta hacia afuera y se adhiere mediante ventosas y ganchos a la pared del intestino. En seguida produce yemas en su extremo posterior que reciben el nombre de proglotis. Estas permanecen adheridas unas con otras.

Cuando maduran se desarrollan órganos de reproducción sexual. Los proglotis que alcanzan la madurez eventualmente se desprenden y son expulsados con los excrementos. Antes de que esto ocurra la cadena puede alcanzar una longitud de seis metros y contener más de 1.000 proglotis. Aunque sólo existen nervios en forma rudimentaria, órganos excretorios y estructuras musculares, cada proglotis puede considerarse como un individuo separado.

Las plantas presentan también reproducción vegetativa. En algunas especies se forman tallos horizontales, los cuales originan nuevos individuos. Estos tallos pueden crecer por debajo del suelo (*rizomas*) o sobre la superficie del terreno (*estolones*) (Fig. 17-4). La planta de jardín *Bryophyllum* se vale de sus hojas para

llevar a efecto la reproducción asexual. A lo largo de los márgenes de la hoja se forman pequeñas réplicas de la planta dotadas de raíces y tallo (Fig. 17-5).

2. Esporulación

En ciertos protistos y plantas, la reproducción asexual está acompañada a menudo de la formación de esporas. Estas son cuerpos pequeños que contienen un núcleo y una pequeña porción de citoplasma. Las esporas de los organismos terrestres son, por lo general, muy livianas y poseen una pared protectora. Esos rasgos determinan que la esporulación sea algo más que un simple mecanismo especial de reproduc-

ción. Su tamaño pequeño y su peso liviano las habilita para ser transportadas a grandes distancias, por medio de corrientes de aire. Así, las esporas funcionan como agentes de dispersión, que hacen posible la propagación del organismo en nuevas localidades.

La cubierta resistente de la espora a menudo desempeña otra función útil. Permite que la planta se mantenga protegida en estado de vida latente a través de periodos en los cuales prevalezcan condiciones desfavorables que serían fatales para el organismo en proceso de crecimiento vegetativo activo. No es sorprendente que este tipo de esporas se produzca más rápidamente cuando las condiciones de temperatura, humedad o alimentación se tornen desfavorables.

Muchos bacterios forman esporas. Estas, sin embargo, no pueden considerarse como un mecanismo de reproducción de los bacterios, pues cada célula simplemente forma una cubierta protectora alrededor de su «núcleo» y partes de su citoplasma. En este caso, no se producen nuevos individuos. La espora simplemente proporciona un medio de supervivencia mientras duren las condiciones desfavorables.

En ciertas algas verdes y en los hongos acuáticos las esporas no representan estadios de reposo. En *Chlamydomonas*, una sola célula se divide de una a tres veces, y da origen a dos u ocho pequeñas zoosporas. Cada una está dotada de su núcleo, citoplasma y dos flagelos.

Después de haber sido liberadas cada zoospora crece hasta alcanzar el tamaño de la célula madre. Algunas algas sedentarias utilizan las zoosporas no sólo como mecanismo de reproducción, sino también como medio de dispersión. Con ayuda de los flagelos nadan y dispersan la especie a nuevas localidades.

Los hongos producen esporas en abundancia. Un solo micelio de *Lycoperdon* produce aproximadamente 700.000 millones de esporas en cada periodo en sus esporangios.

3. Fragmentación

Algunas plantas y animales llevan a cabo la reproducción asexual por fragmentación. En estas especies el cuerpo del organismo se fragmenta en varias partes; cada una de ellas puede luego regenerar todas las estructuras del organismo adulto. En el caso de algunos pequeños gusanos anélidos, el proceso puede presentarse de manera espontánea. Una vez que el gusano complete el crecimiento se rompe en ocho o nueve fragmentos. Cada uno de ellos desarrolla luego un gusano adulto que repite el proceso.

Por lo general, el proceso de fragmentación depende de factores externos. Las algas pardas y las algas verdes de las costas marinas a menudo se rompen en pedazos debido a la acción de las olas. Cada fragmento puede crecer hasta alcanzar el tamaño completo. También en el agua fresca, los filamentos de las algas (por ejemplo, *Spirogyra*) frecuentemente se rompen. Mediante fisión celular, en cada fragmento, se restablece el filamento completo.

El hombre de manera deliberada se vale de la fragmentación para reproducir asexualmente variedades deseadas de plantas. Esto se hace mediante estacas. Si la operación se hace con cuidado el injerto desarrolla raíces, hojas y puede continuar existiendo independientemente.

PROCESO

El primer acontecimiento demostrable de la división mitótica es un cambio químico que tiene lugar antes de que puedan observarse los cambios microscópicos visibles: la duplicación del contenido en ADN del núcleo celular, y la reproducción de los genes y cromosomas. Transcurre cierto tiempo antes de que se inicien las fases visibles de la división celular. Estas fases visibles constan de cuatro estadios sucesivos establecidos arbitrariamente: profase, metafase, anafase y telofase. La división nuclear, o mitosis propiamente dicha, comprende los cuatro estadios; la división citoplasmática tiene lugar en el último estadio.

Uno de los primeros acontecimientos de la profase (fig. 20.2) es la división del centríolo. Como se recordará, este gránulo se encuentra en las células de los protis-

tos y metazoos, hallándose situado inmediatamente por fuera del núcleo. Tan pronto como se ha dividido el centríolo, los dos gránulos resultantes se comportan como si se repeliesen mutuamente. Alejándose uno de otro se sitúan finalmente en los polos opuestos del núcleo celular. Las partes de citoplasma fluido que rodean al centríolo se transforman en un gel más fluido, apareciendo finos cordones gelatinizados que irradian a partir del centríolo como los radios de una rueda, formando los ásteres. Las fibrillas gelatinizadas se forman también entre los dos centríolos emigrantes, dirigiéndose de un gránulo a otro en curvas muy aplanadas. Estas fibrillas constituyen un huso. Al irse alejando cada vez más los centríolos, el huso y las fibrillas del áster se alargan aumentando su número. En las metafases, los centríolos no están presentes y no se forman ásteres, pero no obstante sí se forma un huso.

CAPILLA ALFONSO

DIRECCION GENERAL

Durante estos estadios de la profase, desaparece la membrana nuclear y se desintegran los nucléolos presentes en el núcleo, mezclándose las sustancias nucleares y citoplasmáticas. Además, en este momento se hacen visibles los cromosomas diferenciados. Un examen minucioso revela que cada cromosoma está constituido por un *doble filamento* (fig. 20.3). Según se indicó, cada cromosoma ha fabricado un doble suyo, matemáticamente exacto, algo antes de la profase. Estos cromosomas gemelos están dispuestos paralelamente muy juntos hallándose reunidos mutuamente en un solo punto. Este punto de unión se denomina *centrómero*. A cada centrómero se hallan fijadas dos fibrillas del huso, una para cada polo del mismo. De este modo los cromosomas permanecen unidos al andamiaje fibrilar. Con ello queda completada la profase iniciándose, acto seguido, la *metafase*.

Al comienzo de la metafase, las parejas de cromosomas, todavía esparcidas irregularmente en la parte central de la célula comienzan a emigrar. Si trazamos una línea imaginaria desde un polo de huso al otro tendremos señalado un eje del huso. Los cromosomas emigran hacia un plano dispuesto perpendicularmente al eje del huso en la mitad del mismo. Específicamente, es el centrómero de cada pareja de cromosomas el que ocupa finalmente una posición precisa en este plano. Durante la emigración los cromosomas son arrastrados tras de sus centrómeros como si se tratase de gallardetes. Al hallarse situados en un plano, se dice que los centrómeros forman una *placa metafásica* (fig. 20.4).

La separación longitudinal de las parejas de cromosomas se completa ahora. Cada centro se divide, con lo cual se originan cromosomas completamente independientes. En seguida se forma una pequeña fibrilla gelificada entre los centrómeros de los cromosomas primariamente unidos, y estos cromosomas comienzan a separarse: una vez se han separado del todo, los miembros de una pareja de cromosomas se comportan como si se repeliesen mutuamente. De este modo un lote de cromosomas emigra alejándose de la placa metafásica hacia uno de los polos del huso, y el lote gemelo idéntico emigra en dirección opuesta hacia el otro polo. Nuevamente los centrómeros guían, y los brazos de los cromosomas son arrastrados. Al propio tiempo las fibrillas situadas entre los centrómeros gemelos se alargan mientras que las fibrillas situadas entre los centrómeros y los polos del huso se acortan. Este período de migración polar de los cromosomas constituye la *anafase* de la división mitótica (fig. 20.5).

El comienzo de la telofase se señala por la aparición de un *surco de segmentación* en los animales y de una *placa de división* en las células vegetales. Tanto el surco como la placa se forman en el plano de la placa metafásica precedente. El surco de segmentación es al principio poco profundo y rodea la superficie celular. Este

surco va haciéndose más profundo, corta de través las fibrillas del huso y finalmente construye a la célula dando lugar a su separación en dos células hijas. Las células vegetales se dividen en dos mediante un tabique de celulosa, la placa de división, que se forma más o menos simultáneamente en todos los puntos del plano de segmentación.

Mientras tienen lugar estos fenómenos, los cromosomas de cada futura célula hija se acumulan en las inmediaciones del polo del huso. Las fibrillas del huso y el áster desaparecen; es decir, el protoplasma que las compone pasa de nuevo al estado de sol. Se forma ahora una nueva membrana nuclear alrededor de los cromosomas. Al propio tiempo, los cromosomas de cada núcleo de nueva formación originan nuevos nucléolos, según el número característico de cada tipo particular de célula. Estos procesos nucleares cesan aproximadamente en el momento en que se ha terminado la división del citoplasma, y la división mitótica alcanza en este momento su término (véase todo resumido en la fig. 20.6).

EL RESULTADO

En los organismos unicelulares, la división celular equivale a la reproducción de todo el organismo. Las células hijas generalmente se separan, pero en algunas formas permanecen unidas entre sí y, como ya hemos visto, forman *colonias*. En los organismos pluricelulares, la división celular, o bien contribuye a la *sustitución celular*, como ocurre en la regeneración o cicatrización de heridas, o bien incrementa el *número de células*. Esto conduce al crecimiento de los tejidos y de los órganos. Observemos que el crecimiento de un organismo puede ser el resultado o bien de la reproducción molecular y del aumento del *tamaño celular* o bien de la reproducción celular y del aumento del *número de células*, o bien de ambas cosas a la vez.

El ritmo de la reproducción celular varía ampliamente. Entre los organismos pluricelulares, la *velocidad* más elevada en las divisiones celulares ocurre en los estadios embrionarios, y la más baja en la edad senil. Las células que forman los estratos epiteliales mantienen un ritmo de división bastante rápido pero constantemente decreciente a lo largo de la vida del organismo. Por el

contrario, las células hepáticas y musculares, por ejemplo, sólo rara vez se dividen en el adulto. Y las células nerviosas ya no se dividen nunca más, una vez formadas en el embrión. Las células nerviosas pueden crecer, pero sólo por el incremento del tamaño celular, por lo cual, las neuronas destruidas no pueden reemplazarse. En general las células de mayor especialización son las que con menor frecuencia se dividen, y viceversa.

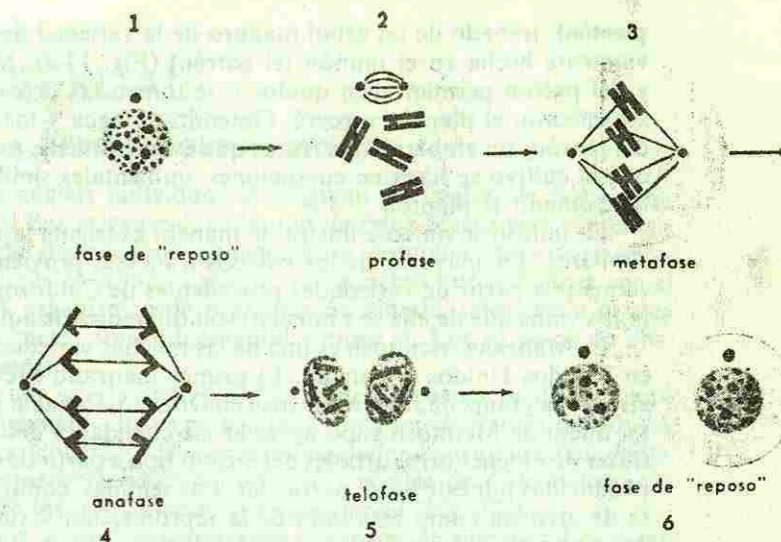


Fig. 20.6 Resumen esquemático de la mitosis. Aquí se supone que la división citoplasmática acompaña a la mitosis. Obsérvese que una célula «en reposo» se halla en reposo exclusivamente desde el punto de su actividad reproductora, ya que en todos los demás aspectos se halla siempre en intensa actividad.

ventajas y desventajas de la reproducción asexual

La *reproducción asexual* es común entre las plantas y animales inferiores, y presenta algunas ventajas. Es un proceso relativamente simple, con la participación única de la mitosis, a diferencia de la complejidad de los procesos que participan en la formación de óvulos y espermatozoides de la reproducción sexual. Basta un individuo o progenitor y por tanto no hay necesidad de procesos complicados de apareamiento. Puede producirse gran número de descendientes simultáneamente; por ejemplo, el esporangio de un moho del pan produce miles de esporas, cada una de las cuales se convertirá en un nuevo moho. Con frecuencia los organismos utilizan la reproducción asexual como una forma de dispersión, como sucede con las esporas; éstas son, en general, cuerpos pequeños, ligeros, fácilmente esparcibles por el viento.

La progenie producida por reproducción ase-

xual es copia casi exacta del progenitor y en consecuencia la variabilidad es mínima. Cuando el progenitor está bien adaptado a un medio ambiente estable, esto es una ventaja; pero no lo es cuando las especies que exclusivamente se multiplican por reproducción asexual, pues tienen un límite de adaptabilidad y no se pueden ajustar rápidamente a situaciones cambiantes del medio ambiente. Esta es la mayor desventaja del proceso.

Significación biológica de la mitosis. El proceso de mitosis asegura la distribución precisa y equitativa de los cromosomas en cada uno de los dos núcleos hijos de cada célula, de forma que en todo organismo multicelular cada célula posee exactamente el mismo número y tipo de cromosomas que las demás. Los cromosomas contienen en su DNA información genética codificada, y el proceso de mitosis regular y ordenado garantiza

también que esta información genética sea exactamente distribuida en cada uno de los núcleos hijos: cada célula posee toda la información genética para la totalidad de las características del organismo. Así se comprende que una sola célula de una planta adulta plenamente diferenciada pueda, en condiciones favorables, dar origen a toda la planta.

17-3 LA REPRODUCCION ASEJUAL (APLICACION)

El injerto es otro método de reproducción asexual que utiliza el hombre para reproducir individuos pertenecientes a una variedad que se desea preservar. Únicamente los fruticultores deliberadamente reproducen manzanos a partir de las semillas. Sin embargo, no lo hacen debido a los frutos que podrían producir, sino para utilizar su sistema radicular vigoroso. Después de un año de crecimiento la parte aérea de la planta es retirada y un vástago (el

CAPILLA ALFONCINA

plantón) tomado de un árbol maduro de la variedad deseada es insertado en la muesca previamente hecha en el muñón (el patrón) (Fig. 17-8). Mientras los cambiumes del plantón y del patrón permanezcan unidos y se tomen las precauciones para prevenir infecciones o secamiento, el plantón crecerá. Obtendrá el agua y los minerales gracias al sistema radical del patrón; sin embargo, los frutos que eventualmente produzca, serán idénticos (suponiendo que el cultivo se haga en condiciones ambientales similares) a los frutos del árbol del cual fue tomado el plantón.

La industria vinícola ilustra de manera excelente la necesidad de que los ambientes sean similares. La mayoría de los viñedos franceses provienen de parrales propagados vegetativamente a partir de variedades procedentes de California. Sin embargo, las uvas de Francia (y los vinos que de ella se obtienen) son diferentes de aquellos que se producen en California.

La Manzana McIntosh es una de las muchas variedades comunes de manzanas que crecen en Estados Unidos y Canadá. El primer manzano McIntosh fue hallado hace más de 150 años en la granja de John McIntosh en Ontario, Canadá. Había crecido a partir de una semilla. La nuera de McIntosh supo apreciar las cualidades del fruto. Además sabía que sería inútil tratar de obtener otros árboles del mismo tipo a partir de semillas procedentes de las manzanas producidas por este árbol particular. Las semillas, como habremos de verlo en el Capítulo 21, se desarrollan como resultado de la reproducción sexual. En su formación intervienen dos progenitores, y así, mientras uno de ellos podría ser un árbol McIntosh el otro progenitor podría ser probablemente un árbol vecino de otra variedad. La descendencia poseería las características de ambos progenitores. Quizás producirían mejores manzanas, pero quizás acaso peores. En ningún caso sería un manzano McIntosh. Así la única manera de obtener nuevos manzanos McIntosh disponibles para distribuir a otros cultivadores de manzanos, era la reproducción asexual. Plantones obtenidos en el árbol original e injertados en patrones de cualquier variedad producen manzanos McIntosh. Todos los centenares de miles de manzanos que existen ahora descienden de un plantón de aquel primer árbol.

Este ejemplo de reproducción asexual, controlada por el hombre, resulta útil que revela los rasgos esenciales de este método de reproducción. En todos los tipos de reproducción asexual la descendencia resulta idéntica, en todos los aspectos, al progenitor, mientras crezca en condiciones ambientales similares a las del progenitor. Si una especie dada prospera con éxito en su habitat, toda variación heredable en la descendencia puede resultar desventajosa. La reproducción asexual permite producir nuevos individuos que probablemente no presentarán tales variaciones. La reproducción asexual tiende a preservar el *status quo*.

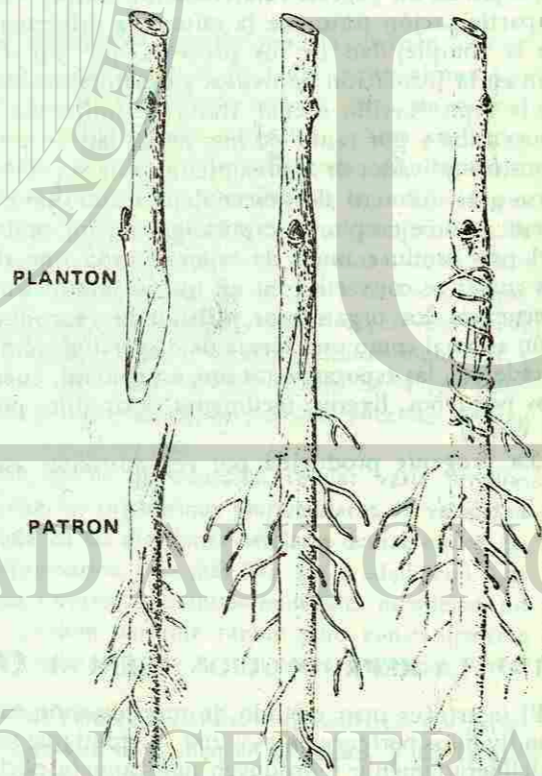


Fig. 17-8

Los manzanos se propagan asexualmente por injerto. Un pedazo de tallo (el plantón) tomado de la variedad deseada se inserta en una muesca roturada en el muñón del patrón. Los frutos que se produzcan tendrán las mismas características de la variedad que proporcionó el plantón y no de la variedad que sirvió de patrón.

REPRODUCCION SEXUAL

17-5 LA NATURALEZA DE LA REPRODUCCION SEXUAL

En la reproducción sexual los nuevos individuos se originan por unión de dos juegos de información hereditaria (ADN). Por lo general, cada uno de estos juegos está contenido dentro de una célula especializada denominada gameto. Para combinar su información hereditaria los dos gametos tienen que en primer lugar unirse, proceso que se conoce con el nombre de fertilización. Entre los organismos de organización simple, tales como el alga verde, *Chlamydomonas*, los dos gametos son indistinguibles entre sí. Los gametos de apariencia similar, se denominan **isogametos**.

El núcleo y el citoplasma de una célula individual de *Chlamydomonas* se divide cinco o seis veces para formar 16 o 32 isogametos. Estos no son sino copias en miniatura del adulto. La pared celular del adulto se rompe y libera los isogametos flagelados en el agua circundante. Estos gametos se unen con los gametos producidos por otras células de *Chlamydomonas*. No existen diferencias visibles entre los dos gametos que se fusionan (Fig. 17-6).

En la mayoría de los organismos se producen dos tipos diferentes de gametos. Los **espermatozoos** son gametos de pequeño tamaño y consisten principalmente en un núcleo y un flagelo. El flagelo permite al espermatozoo nadar. Los espermatozoos son los gametos masculinos. Los **óvulos** son los gametos femeninos, son de tamaño más grande y no se mueven. Contienen cantidades abundantes de alimento además del núcleo. Debido a que los espermatozoos y los óvulos son de apariencia disímil, se dice que son **heterogametos**.

El producto de la fertilización es el cigote. Cuando se fusionan heterogametos, en lugar de hablar del cigote, a menudo se habla del óvulo fecundado.

Uno de los rasgos más llamativos de la reproducción sexual consiste en que cada uno de los gametos, por lo general, se produce en un individuo separado. Así dos individuos, los progenitores, contribuyen a la formación de la descendencia. Si los dos padres se diferencian en algún aspecto el uno al otro (y a menudo, como usted lo verá, aun si no se diferencian) la descendencia poseerá nuevas combinaciones de características. Muchas veces tales nuevas características pueden ser desventajosas para la descendencia. Otras veces no tendrán efecto alguno sobre el bienestar del poseedor. A veces las nuevas combinaciones pueden reconfigurar un individuo mejor adaptado que sus progenitores al habitat en el cual debe vivir. Este último caso permite que ocurra un mejoramiento paulatino, funcional y estructural de la especie, es decir, la evolución.

En muchos organismos tanto los gametos masculinos como los femeninos se producen en un solo individuo. Se dice entonces que tales organismos son **hermafroditas**. Algunas especies de hidra, la lombriz de tierra común, algunos peces y la mayoría de los antófitos (plantas que llevan flores) son ejemplos de organismos hermafroditas. Pero aun en estos casos, por lo general, dos individuos contribuyen a la formación del cigote. Los espermatozoides de un individuo se unen con los óvulos de otro individuo. Con ello se produce la **fertilización cruzada**, lo cual, a la vez, provoca variabilidad en la descendencia. Algunos hermafroditas, por ejemplo la lombriz de tierra, nunca fertilizan sus propios óvulos. Otros, por ejemplo muchos antófitos, llevan a cabo autofertilización solamente cuando no se produce fertilización cruzada. En el Capítulo 21 examinaremos algunos de los mecanismos por medio de los cuales se promueve la fertilización cruzada en las plantas y al mismo tiempo se evita la autofertilización.

Meiosis

La necesidad de la reducción cromosómica. Si la reproducción sexual es la fusión de dos células sexuales especializadas, ¿qué es lo que evita que el material nuclear se duplique en cada nueva generación? La respuesta radica en un tipo especial de división nuclear llamada **meiosis**. Esta división antecede a la formación de gametos y da como resultado que cada gameto contenga solamente la

plantón) tomado de un árbol maduro de la variedad deseada es insertado en la muesca previamente hecha en el muñón (el patrón) (Fig. 17-8). Mientras los cambiumes del plantón y del patrón permanezcan unidos y se tomen las precauciones para prevenir infecciones o secamiento, el plantón crecerá. Obtendrá el agua y los minerales gracias al sistema radical del patrón; sin embargo, los frutos que eventualmente produzca, serán idénticos (suponiendo que el cultivo se haga en condiciones ambientales similares) a los frutos del árbol del cual fue tomado el plantón.

La industria vinícola ilustra de manera excelente la necesidad de que los ambientes sean similares. La mayoría de los viñedos franceses provienen de parrales propagados vegetativamente a partir de variedades procedentes de California. Sin embargo, las uvas de Francia (y los vinos que de ella se obtienen) son diferentes de aquellos que se producen en California.

La Manzana McIntosh es una de las muchas variedades comunes de manzanas que crecen en Estados Unidos y Canadá. El primer manzano McIntosh fue hallado hace más de 150 años en la granja de John McIntosh en Ontario, Canadá. Había crecido a partir de una semilla. La nuera de McIntosh supo apreciar las cualidades del fruto. Además sabía que sería inútil tratar de obtener otros árboles del mismo tipo a partir de semillas procedentes de las manzanas producidas por este árbol particular. Las semillas, como habremos de verlo en el Capítulo 21, se desarrollan como resultado de la reproducción sexual. En su formación intervienen dos progenitores, y así, mientras uno de ellos podría ser un árbol McIntosh el otro progenitor podría ser probablemente un árbol vecino de otra variedad. La descendencia poseería las características de ambos progenitores. Quizás producirían mejores manzanas, pero quizás acaso peores. En ningún caso sería un manzano McIntosh. Así la única manera de obtener nuevos manzanos McIntosh disponibles para distribuir a otros cultivadores de manzanos, era la reproducción asexual. Plantones obtenidos en el árbol original e injertados en patrones de cualquier variedad producen manzanos McIntosh. Todos los centenares de miles de manzanos que existen ahora descienden de un plantón de aquel primer árbol.

Este ejemplo de reproducción asexual, controlada por el hombre, resulta útil que revela los rasgos esenciales de este método de reproducción. En todos los tipos de reproducción asexual la descendencia resulta idéntica, en todos los aspectos, al progenitor, mientras crezca en condiciones ambientales similares a las del progenitor. Si una especie dada prospera con éxito en su habitat, toda variación heredable en la descendencia puede resultar desventajosa. La reproducción asexual permite producir nuevos individuos que probablemente no presentarán tales variaciones. La reproducción asexual tiende a preservar el *status quo*.

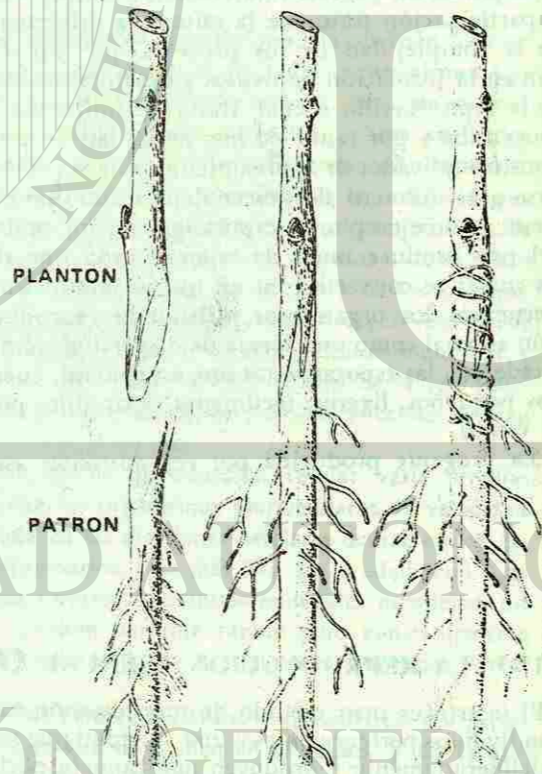


Fig. 17-8

Los manzanos se propagan asexualmente por injerto. Un pedazo de tallo (el plantón) tomado de la variedad deseada se inserta en una muesca roturada en el muñón del patrón. Los frutos que se produzcan tendrán las mismas características de la variedad que proporcionó el plantón y no de la variedad que sirvió de patrón.

REPRODUCCION SEXUAL

17-5 LA NATURALEZA DE LA REPRODUCCION SEXUAL

En la reproducción sexual los nuevos individuos se originan por unión de dos juegos de información hereditaria (ADN). Por lo general, cada uno de estos juegos está contenido dentro de una célula especializada denominada gameto. Para combinar su información hereditaria los dos gametos tienen que en primer lugar unirse, proceso que se conoce con el nombre de fertilización. Entre los organismos de organización simple, tales como el alga verde, *Chlamydomonas*, los dos gametos son indistinguibles entre sí. Los gametos de apariencia similar, se denominan **isogametos**.

El núcleo y el citoplasma de una célula individual de *Chlamydomonas* se divide cinco o seis veces para formar 16 o 32 isogametos. Estos no son sino copias en miniatura del adulto. La pared celular del adulto se rompe y libera los isogametos flagelados en el agua circundante. Estos gametos se unen con los gametos producidos por otras células de *Chlamydomonas*. No existen diferencias visibles entre los dos gametos que se fusionan (Fig. 17-6).

En la mayoría de los organismos se producen dos tipos diferentes de gametos. Los **espermatozoos** son gametos de pequeño tamaño y consisten principalmente en un núcleo y un flagelo. El flagelo permite al espermatozoo nadar. Los espermatozoos son los gametos masculinos. Los **óvulos** son los gametos femeninos, son de tamaño más grande y no se mueven. Contienen cantidades abundantes de alimento además del núcleo. Debido a que los espermatozoos y los óvulos son de apariencia disímil, se dice que son **heterogametos**.

El producto de la fertilización es el cigote. Cuando se fusionan heterogametos, en lugar de hablar del cigote, a menudo se habla del óvulo fecundado.

Uno de los rasgos más llamativos de la reproducción sexual consiste en que cada uno de los gametos, por lo general, se produce en un individuo separado. Así dos individuos, los progenitores, contribuyen a la formación de la descendencia. Si los dos padres se diferencian en algún aspecto el uno al otro (y a menudo, como usted lo verá, aun si no se diferencian) la descendencia poseerá nuevas combinaciones de características. Muchas veces tales nuevas características pueden ser desventajosas para la descendencia. Otras veces no tendrán efecto alguno sobre el bienestar del poseedor. A veces las nuevas combinaciones pueden reconfigurar un individuo mejor adaptado que sus progenitores al habitat en el cual debe vivir. Este último caso permite que ocurra un mejoramiento paulatino, funcional y estructural de la especie, es decir, la evolución.

En muchos organismos tanto los gametos masculinos como los femeninos se producen en un solo individuo. Se dice entonces que tales organismos son **hermafroditas**. Algunas especies de hidra, la lombriz de tierra común, algunos peces y la mayoría de los antófitos (plantas que llevan flores) son ejemplos de organismos hermafroditas. Pero aun en estos casos, por lo general, dos individuos contribuyen a la formación del cigote. Los espermatozoides de un individuo se unen con los óvulos de otro individuo. Con ello se produce la **fertilización cruzada**, lo cual, a la vez, provoca variabilidad en la descendencia. Algunos hermafroditas, por ejemplo la lombriz de tierra, nunca fertilizan sus propios óvulos. Otros, por ejemplo muchos antófitos, llevan a cabo autofertilización solamente cuando no se produce fertilización cruzada. En el Capítulo 21 examinaremos algunos de los mecanismos por medio de los cuales se promueve la fertilización cruzada en las plantas y al mismo tiempo se evita la autofertilización.

Meiosis

La necesidad de la reducción cromosómica. Si la reproducción sexual es la fusión de dos células sexuales especializadas, ¿qué es lo que evita que el material nuclear se duplique en cada nueva generación? La respuesta radica en un tipo especial de división nuclear llamada **meiosis**. Esta división antecede a la formación de gametos y da como resultado que cada gameto contenga solamente la

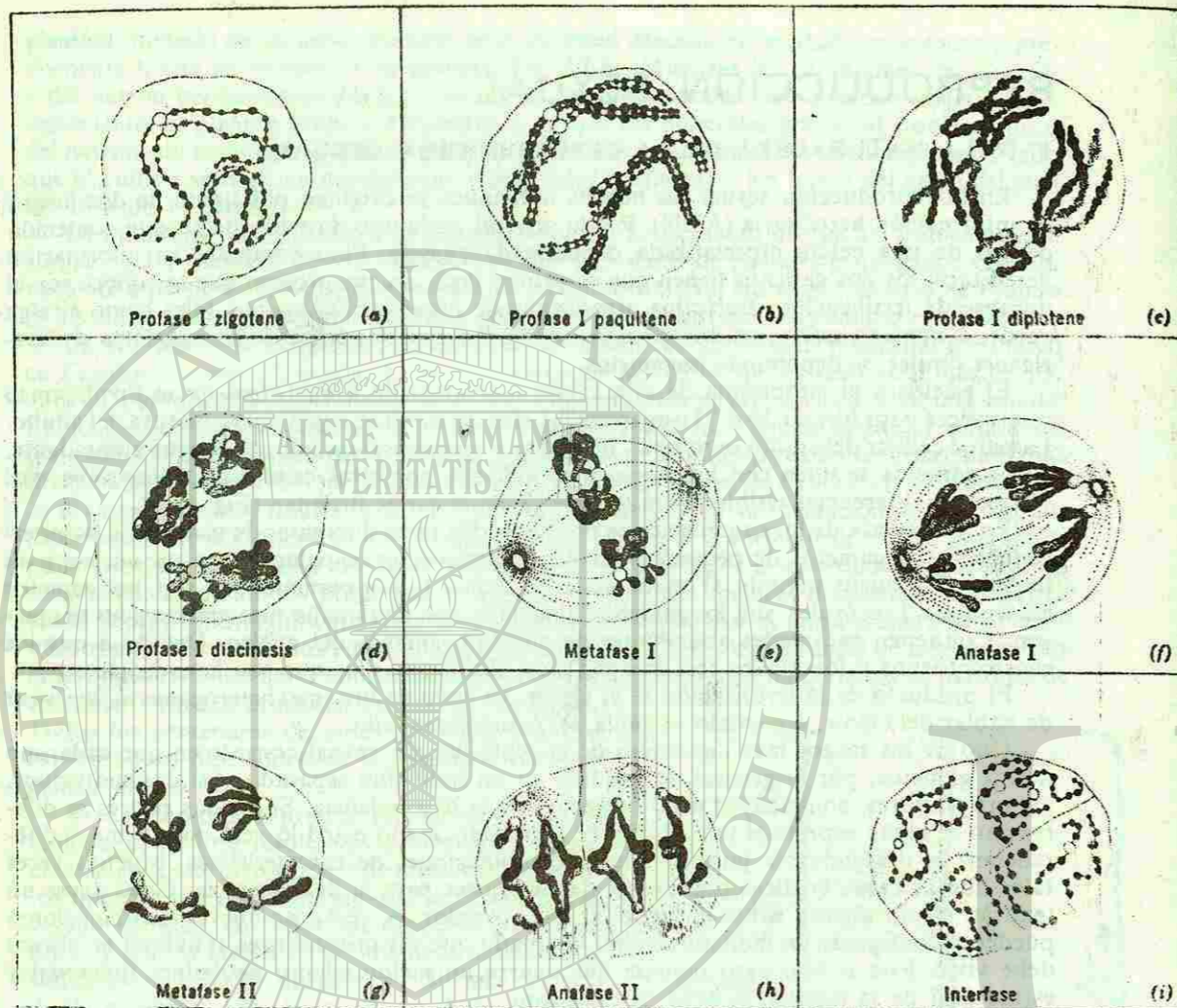


Figura 13.1. Meiosis.

mitad del material hereditario de la célula progenitora de la cual deriva. Así, cuando dos gametos se fusionan, el cigoto resultante tiene la cantidad de material hereditario completo o normal. Por ejemplo, las células del cuerpo humano contienen 46 cromosomas, es decir 23 pares, y los óvulos y espermatozoides contienen, como consecuencia de la meiosis, únicamente 23 cromosomas, un miembro de cada par. A esta cantidad de cromosomas reducida a la mitad se le denomina número haploide, y al número completo diploide.

Debido a la gran importancia de la meiosis en la reproducción sexual, es necesario que la examinemos en detalle. La meiosis se inicia en una

célula que contiene el número completo de cromosomas característico de un organismo (dos juegos haploides de cromosomas). La célula se divide dos veces, pero los cromosomas se duplican una sola vez. Como resultado de este proceso, se obtienen cuatro células hijas, cada una conteniendo la mitad del número de cromosomas, que la célula original.

Etapas de la meiosis. La primera etapa es la *profase I*. Al iniciarse es parecida a la mitosis; la masa difusa de cromosomas que se encuentra en el núcleo se empieza a convertir en una discreta red de fibras (figura 13.1a). Desaparece gradualmente la membrana nuclear y se forma el huso. Los cromosomas se hacen visibles, apa-

reciando cada uno próximo a su homólogo, y en un proceso posterior los pares homólogos se entrecruzan (figuras 13.1a y 13.1b). Este es un fenómeno exclusivo de la meiosis; no sucede en la mitosis. Cada cromosoma está formado por dos fibras de material hereditario semejante, unidas por el centrómero (las cromátidas); por tanto, en cada par de cromosomas hay cuatro cromátidas, como se indica en las figuras 13.1c y 13.1d.

Después los cromosomas de cada par se separan ligeramente, como si el proceso de apareamiento fuese a terminar. Cuando esto sucede, algunas de las cromátidas, en vez de separarse, se adhieren entre sí, en uno o más sitios (figuras 13.1c y 13.1d). Los sitios de adherencia representan los lugares donde las cromátidas intercambian porciones de una con las de la otra. A esta actividad de intercambio de material genético se le conoce como *entrecruzamiento*, y tiene gran importancia en la herencia, como veremos más adelante, en el capítulo XV.

Cuando la profase I termina, los cromosomas en su arreglo por pares se orientan en el huso. Cada par tiene dos centrómeros, uno por cada cromosoma homólogo.

Metafase I. En esta etapa, los cromosomas pares se acomodan alrededor del plano ecuatorial del huso (llamado *placa de la metafase*). Por su centrómero cada uno se une a una fibra distinta del huso, quedando los centrómeros orientados en direcciones opuestas, uno frente al otro, a cada lado del plano imaginario, como se indica en la figura 13.1e.

Anafase I. Los pares de cromosomas homólogos se separan y comienzan a emigrar hacia polos opuestos (figura 13.1f). La colocación exacta de los centrómeros sobre cada lado de la placa ecuatorial, permite la separación de los homólogos. El centrómero permanece indivisible cuando arrastra a su cromosoma.

Telofase I. Se inicia cuando los cromosomas han llegado en número haploide a los polos del huso, cada cromosoma con sus dos cromátidas correspondientes unidas al mismo centrómero. Con frecuencia el huso desaparece, los cromosomas se alargan y se forma la membrana nuclear alrededor de cada juego de cromosomas. En algunos organismos la telofase I es muy corta o no existe; en este caso, después de la anafase I se inicia la profase II.

Profase II. En cada una de las células hijas producidas en la primera división aparece el huso, los cromosomas se acortan y comienzan a desplazarse hacia la porción media.

Metafase II. Los cromosomas se alinean en la placa de la metafase y sus centrómeros se adhieren a las fibras del huso. Las dos cromátidas que forman los cromosomas se distinguen perfectamente (figura 13.1g).

Anafase II. Los centrómeros se dividen y se separan en dos grupos, arrastrando a los cromosomas respectivos hacia los polos.

Telofase II. Los cuatro núcleos haploides hijos se organizan en cuatro células haploides hijas y aquí se llega al final de la meiosis (figura 13.1i). Cada célula haploide contiene la mitad del número original de cromosomas, correspondiendo también a la mitad de cromosomas pares de cada clase. En otras palabras, cada célula hija tiene un juego completo de instrucciones genéticas para dirigir el crecimiento de otro organismo.

La meiosis, como la mitosis, es virtualmente un proceso universal en el mundo de los seres vivos. El estudiante de biología debe comprender los mecanismos y el significado de ambos procesos, para desarrollar una apreciación adecuada de otros hechos biológicos fundamentales, como la genética. La tabla 13.1 resume brevemente las diferencias entre meiosis y mitosis.

Tabla 13.1 Diferencias entre meiosis y mitosis

Meiosis	Mitosis
Solamente se realiza en un tejido reproductor especializado	Se realiza en todos los tejidos en crecimiento
Los cromosomas se aparean al iniciarse la profase I	Los cromosomas no se aparean en la profase.
Mientras los cromosomas permanecen apareados, intercambian porciones de cromátidas.	Los cromosomas no intercambian materiales
En la división I, los cromosomas se encuentran en ambos lados de la placa metafásica.	Los cromosomas se encuentran sobre la placa metafásica.
Los centrómeros no se dividen durante la anafase I	Los centrómeros se dividen en la anafase
Al final de la primera división se forman células hijas haploides	Las células hijas diploides que resultan de la división, concluyen la mitosis
Mediante otra división más, se produce un total de cuatro células hijas, haploides, y ahí concluye la meiosis	

¿Cuál es el significado biológico de la meiosis? En primer lugar, mediante la meiosis el número de cromosomas se reduce del número diploide al número haploide. Esto posibilita la unión de dos gametos y además proporciona el mecanismo por medio del cual los rasgos de dos progenitores diferentes pueden combinarse. En segundo lugar, la meiosis asegura la producción de una variedad de gameto por cada progenitor. La combinación al azar de los cromosomas maternos y paternos más el entrecruzamiento de segmentos de los cromosomas paternos y maternos determina la probabilidad de que dos gametos, inclusive provenientes del mismo progenitor, no sean exactamente iguales.

¿Cómo utilizan los seres vivientes la meiosis? Ya se ha aprendido por qué razón la meiosis necesariamente tiene que ocurrir en algún momento entre la fertilización y la formación de los gametos, en los organismos que se reproducen sexualmente. En los animales, la meiosis conduce directamente a la producción de gametos. En cambio, en los protistos que se reproducen sexualmente la meiosis suele ocurrir inmediatamente después de la formación del cigote. El cigote formado mediante la fusión de dos gametos de *Chlamydomonas* desarrolla una gruesa

pared celular e inicia un periodo de vida latente. Si existen condiciones favorables, el cigote experimenta meiosis y produce cuatro zoosporas haploides (Fig. 17-6). Estas son liberadas en el agua y pronto se convierten en células de *Chlamydomonas* adultas. La mayor parte del ciclo de vida de este organismo transcurre en la condición haploide. En las plantas la meiosis también se utiliza en la producción de esporas. Solamente después éstas dan lugar a los gametos.

El hecho de que la meiosis en los protistos y en las plantas pueda ocurrir mucho antes de la formación de gametos ilustra excelentemente dos aspectos adicionales con respecto a la división celular. En primer lugar, la mitosis puede ocurrir tanto en células haploides como en células diploides. En segundo lugar, de ello se deduce que el número haploide de cromosomas puede regular en estos organismos las funciones celulares. En este sentido el restablecimiento de la condición diploide mediante la fertilización proporciona simplemente dos juegos de información genética. Sin embargo, la duplicación de la información genética crea la posibilidad de que en la próxima meiosis se reorganice la información genética. Esto pone en evidencia, una vez más, otra función importante de la reproducción sexual: producir variabilidad dentro de la especie.

Al comenzar este capítulo se destacó que la reproducción asexual, por lo general, produce descendencia de características exactamente iguales a los progenitores. La reproducción sexual, en cambio, se describió como el método de producir descendencia con características diferentes a aquellas de los progenitores, lo cual a la vez implica creación de variabilidad dentro de la especie. Si asumimos que la información que regula el desarrollo de las características de un organismo está localizada en sus cromosomas, es fácil comprender por qué la mitosis es el mecanismo que hace posible la reproducción asexual y por qué la meiosis seguida de la fertilización posibilita la reproducción sexual.

A través de todo este capítulo frecuentemente hemos hecho referencia a los modelos hereditarios contenidos dentro del núcleo de la célula. Uno de los campos más activos de investigación se relaciona con el estudio de la naturaleza y las funciones de tales modelos o matrices heredables. Tal estudio se denomina genética, y será el tema de los tres próximos capítulos.

26-4 Espermatogénesis

El testículo está formado por miles de túbulos espermáticos cilíndricos, en cada uno de los cuales se forman millones de espermatozoides. Las paredes de estos túbulos están tapizadas de células germinales primitivas, todavía sin especialización, llamadas *espermatogonios*. En el embrión y, más adelante, durante la infan-

cia, los espermatogonios se dividen por mitosis, lo que permite que estos elementos se multipliquen y den lugar al crecimiento del testículo. Llegada la madurez sexual, algunos de los espermatogonios experimentan el proceso de la *espermatogénesis*, modificaciones en serie de las que termina por salir el espermatozoo maduro; el resto sigue dividiéndose por mitosis, lo que da lugar a nuevas células de esta clase que, en el momento oportuno, podrán derivar a la espermatogénesis. En muchos animales hay una estación definida de apareamiento, en primavera o en otoño, con aumento evidente del tamaño testicular y ocurrencia de espermato-

gónesis. Entre dichas estaciones, las glándulas testiculares son de poco tamaño y únicamente contienen espermatogonios. En el hombre y en muchos animales domésticos la espermatogénesis es constante todo el año una vez alcanzada la madurez sexual.

La espermatogénesis comienza con el paso de los espermatogonios a unas células mayores llamadas *espermatoцитos primarios* (fig. 26-6); éstos se dividen (primera división meiótica) en dos células iguales, los *espermatoцитos secundarios*, los cuales a su vez pasan por una segunda división meiótica para formar cuatro *espermátides* de tamaño idéntico. La espermátide, célula esferoidal con bastante citoplasma, es un gameto maduro con número haploide de cromosomas. Para que sea espermatozoo funcional tiene que seguir un proceso complicado de crecimiento y modificación (pero no de división celular). El núcleo se contrae y se convierte en la cabeza del espermatozoo (fig. 26-7), a la vez que se desprende de buena parte de su citoplasma. Algunos de los cuerpos de Golgi se concentran en la parte delantera del espermatozoo y forman un punto (el acrosoma) que posiblemente ayudará al espermatozoo a perforar la membrana del óvulo.

Los dos centriolos de la espermátide se desplazan situándose inmediatamente detrás del núcleo. En la superficie de éste aparece una depresión que es ocupada por uno de los centriolos, el proximal, en ángulo recto al eje del espermatozoo. El segundo centriolo o distal da lugar al filamento axial de la cola del espermato-

zoo (fig. 26-8). Como el filamento axial de los flagelos, consta de dos fibras longitudinales en la parte media, y de un anillo de nueve pares o parejas de fibras longitudinales rodeando a las anteriores.

Las mitocondrias se disponen en el punto de unión de la cabeza y la cola, donde forman una pieza intermedia, que proporciona energía para las pulsaciones de la cola. La mayor parte del citoplasma de la espermátide es descartado; solamente queda una vaina delgada rodeando las mitocondrias en la pieza intermedia y en el filamento axial de la cola.

Los espermatozoides de las distintas especies animales son de aspectos y formas variadas, pero hay grandes variaciones en su tamaño y forma, así como en las características de la cabeza y pieza intermedia (fig. 26-9). El espermatozoo de algunos animales (como el de la lombriz parásita del género *Ascaris*), no tiene cola, pero sí movimientos amiboideos. Los cangrejos y langostas poseen un curioso tipo de espermatozoo, sin cola, pero con tres protuberancias ganchudas en la cabeza, con las cuales se sujetan con firmeza al óvulo; la pieza intermedia se distiende como un resorte, e impulsa el núcleo del espermatozoo hacia el citoplasma del óvulo con lo que logra la fecundación.

26-5 Oogénesis

Los óvulos evolucionan en el ovario también a partir de células sexuales inmaduras llamadas *oogonios*. A

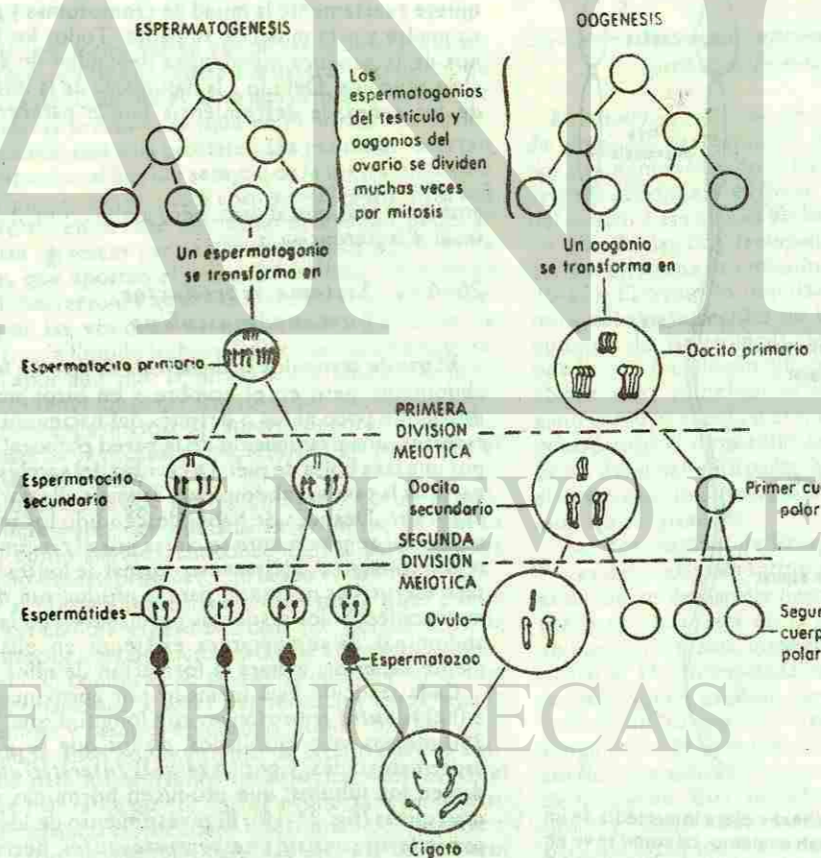


Fig. 26-6. Esquema comparativo de la formación de espermatozoides y óvulos.

CAPILLA ALFONSO

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

AL DE BIBLIOTECAS

principio del desarrollo los oogonios experimentan divisiones mitóticas sucesivas y múltiples para formar oogonios adicionales, todos los cuales tienen número diploide de cromosomas. En muchos animales, sobre todo vertebrados, los oogonios y oocitos están rodeados por una capa de células foliculares derivadas del epitelio germinal de los ovarios. En la especie humana esto ocurre al principio del desarrollo fetal y para el tercer mes los oogonios empiezan a convertirse en *oocitos primarios* (fig. 26-10). Cuando nace una niña, sus dos ovarios contienen aproximadamente 400 000 oocitos primarios, que han alcanzado la profase de la primera división meiótica. Estos oocitos primarios permanecen en profase durante muchos años hasta la madurez sexual. Entonces, al madurar cada folículo se reanuda la primera división meiótica que se completa en el momento de la ovulación (15 a 45 años después de iniciada la meiosis).

Los acontecimientos que ocurren en el núcleo —sinapsis, tétradas y separación de cromosomas homólogos— son idénticos a los observados en la espermatogénesis, pero la división del citoplasma es desigual, con el resultado de una célula grande, el *oocito secundario*

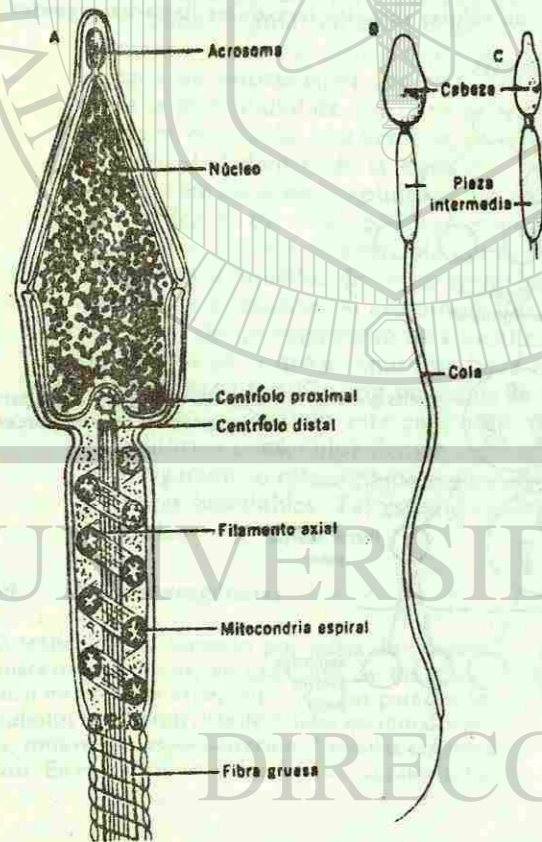


Fig. 26-8. A, esquema de la cabeza y pieza intermedia de un espermatozoo de mamífero, a gran aumento, tal como se ve en microscopio electrónico. B y C, vistas superior y lateral de un espermatozoo con microscopio de luz.

(que contiene el *vitelo* y casi todo el citoplasma) y una célula pequeña, el *cuerpo polar*, el cual no es más que un núcleo (fig. 26-6). Se le llamó *cuerpo polar* antes de que se explicara su función, debido a que se sitúa como una mota en el polo animal del óvulo.

En la segunda división meiótica, la cual progresa a medida que el huevo discurre por la trompa de Falopio, el oocito secundario se divide de nuevo desigualmente, para formar un gran *oóide* y un segundo cuerpo polar pequeño, ambos con número haploide de cromosomas. El primer cuerpo polar puede dividirse en dos cuerpos polares secundarios adicionales. El oóide se transforma entonces en huevo maduro. Los tres pequeños cuerpos polares se desintegran pronto, de manera que cada oocito primario da lugar únicamente a un óvulo, en contraste con los cuatro espermatozoides derivados de cada espermatocito primario. La división citoplásmica desigual garantiza que el óvulo maduro tendrá bastante citoplasma y vitelo para sobrevivir en el caso de ser fecundado. En cierto modo el oocito primario deposita toda su reserva alimenticia en un óvulo; en esta forma el elemento femenino ha resuelto el problema de reducir los cromosomas sin pérdida del citoplasma y vitelo necesarios para el desarrollo después de la fecundación.

La unión de los cromosomas haploides del espermatozoo con los haploides del óvulo hace recuperar el número diploide en el cigoto *fecundado*, lo que persistirá, por el proceso de mitosis, en todas las células que se formen en el nuevo organismo. Cada individuo adquiere exactamente la mitad de cromosomas y genes de su madre y otra mitad de su padre. Todos los fenómenos de la genética mendeliana dependen de estos hechos sencillos. Debido a la naturaleza de la interacción de los genes, la descendencia puede parecerse a un

antecesor más que al otro, pero ambos contribuyen por igual a la herencia.

26-6 Sistema reproductor humano: masculino

El par de testículos se desarrolla dentro de la cavidad abdominal, pero en el hombre y en otros mamíferos desciende poco antes o después del nacimiento al *saco escrotal*, una evaginación de la pared corporal cubierta por una laxa bolsa de piel. La cavidad del saco escrotal es parte de la cavidad abdominal y se une a ella por el *canal inguinal*. Después de haber descendido los testículos, este canal generalmente se cierra por el crecimiento de tejido conectivo. El descenso normal de los testículos al saco escrotal es necesario para la producción de espermatozoides. Si los testículos permanecen en la cavidad abdominal, la temperatura existente en ella, ligeramente superior, evitará la formación de ellos.

Cada testículo está formado por aproximadamente 1 000 *túbulos seminíferos*, con longitud total de unos 250 metros muy enrollados, en los que se producen espermatozoides, y por las *células intersticiales* situadas en los túbulos, que producen hormonas sexuales masculinas (fig. 25-15). El revestimiento de los túbulos seminíferos consiste en *espermatozonios*, derivados de

las células sexuales primordiales, y *células de Sertoli*, que nutren los espermatozoides al desarrollarse de células redondeadas a formas maduras con cola. La formación de espermatozoides avanza en olas a lo largo de los túbulos. Los túbulos seminíferos están conectados, por mediación de finos tubos, los vasos eferentes, derivados del rete testis, al epidídimo, un tubo único complejamente enrollado hasta de seis metros de largo en el hombre, en el cual se almacenan espermatozoides. De cada epidídimo un conducto, el *vaso deferente*, pasa del escroto por el canal inguinal a la cavidad abdominal y por encima de la vejiga urinaria a la parte inferior de la cavidad abdominal, donde se une con la uretra.

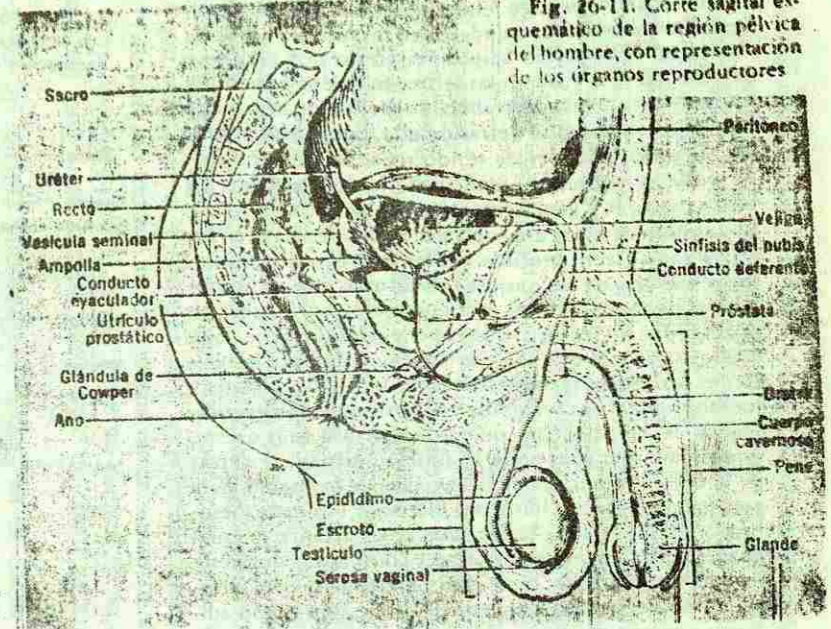
La *uretra* es un tubo que conecta la vejiga urinaria con el exterior. En el hombre pasa por el pene, flanqueado por tres columnas de *tejido eréctil* (fig. 26-11) que se ingurgita de sangre durante periodos de excitación sexual. La ingurgitación del tejido eréctil, y la erección subsiguiente del pene, dependen no sólo de la constricción de la salida venosa sino, en gran parte, de la dilatación arterial y el aumento de riego sanguíneo sin cambio de la presión arterial.

Los espermatozoides, suspendidos en líquido seminal, son transferidos a la vagina durante la copulación. El líquido seminal, que varía de 2 a 5 ml por eyaculación, es producido por tres glándulas diferentes. El par de

vesículas seminales vacían en los vasos deferentes inmediatamente antes de unirse a la uretra. Alrededor de ésta, cerca de su fuente en la vejiga urinaria, está el par de *glándulas prostáticas* (que en el hombre se fusionan formando una sola próstata). Las próstatas secretan su contribución al líquido seminal de la uretra mediante dos conjuntos de conductos cortos y delgados. Más allá de la uretra, en la base del tejido eréctil del pene, se encuentra un tercer par de glándulas, las *glándulas de Cowper*, que aportan el componente final del líquido seminal. Secreciones alcalinas mucosas son proporcionadas por las vesículas seminales y las glándulas de Cowper, y un líquido lechoso fluido con olor característico es aportado por la próstata. El líquido seminal puede contener glucosa y fructosa, que son metabolizadas por los espermatozoides, amortiguadores acidobásicos y materiales mucosos que lubrican los pasos por el recorrido del semen.

Una operación que estriba en ligar y cortar el conducto deferente, denominada *vasectomía*, se utiliza mucho como medida anticoncepcional para varones que no desean procrear. Cortando el conducto no se vuelve al hombre inmediatamente estéril, pues puede haber suficientes espermatozoides que persistan en la parte inferior del conducto hasta por 10 eyaculaciones. Cortando el conducto no se interrumpe la producción de espermatozoides a nivel del testículo; éstos siguen formándose y pasan al epidídimo, donde mueren y son resorbidos. Esto puede originar la producción de anticuerpos para los antígenos de espermatozoides. Si el hombre más tarde quiere volver a conectar el conducto deferente, quizá no recupere la fertilidad por la presencia de estos anticuerpos para sus propios espermatozoides.

Fig. 26-11. Corte sagital esquemático de la región pélvica del hombre, con representación de los órganos reproductores.



26-7 Sistema reproductor humano: femenino

Los *ovarios*, cada uno de 3 cm de longitud y en forma de almendra descascarada, son sostenidos en su lugar por ligamentos situados dentro de la parte inferior de la cavidad abdominal. El óvulo es liberado, por ovulación, del ovario a la cavidad abdominal, donde se introduce en una de las dos *trompas de Falopio*, a través del ostium en forma de embudo situado en su extremo (fig. 26-12). El óvulo es impulsado hacia el ostium por los movimientos vibrátiles de los cilios del revestimiento epitelial de las trompas de Falopio. Muy raramente puede ser fecundado un óvulo dentro de la cavidad abdominal y comenzar su desarrollo adherido a un órgano como el hígado o el riñón. Generalmente, cuando ocurre esto el desarrollo no puede terminar y el embrión debe ser extirpado, ha habido casos de terminar el desarrollo de dichos embriones y "nacer" por extirpación quirúrgica.

Las dos trompas de Falopio vierten en las asas superiores del órgano en forma de pera, el *útero*, en el que el embrión se desarrolla hasta el momento de nacer. El útero se encuentra en la parte central de la cavidad abdominal inferior, inmediatamente detrás de la vejiga urinaria. De aproximadamente el tamaño de un puño cerrado, tiene gruesas paredes de músculo liso y un revestimiento mucoso ricamente irrigado con vasos sanguíneos. El útero termina en un anillo muscular, el *cuello*, que sobresale una corta distancia en el interior de la *vagina*. Esta, un solo tubo muscular, se extiende desde el útero hasta el exterior y sirve de receptáculo para los espermatozoides durante el coito y de canal del parto cuando el feto completa su desarrollo.

Los órganos sexuales femeninos, conocidos colectivamente como *vulva*, comprenden los *labios mayores*, dos pliegues de tejido adiposo cubierto por piel bien provista de vello y glándulas sebáceas, que se extienden hacia atrás y abajo, encerrando la abertura de la uretra y la vagina, y uniéndose detrás de ella. Los *labios menores*, delgados pliegues de tejido rosados, desprovistos de vello, se encuentran dentro de los pliegues de los labios mayores y generalmente están ocultos por ellos. En la unión de estos dos, delante, se encuentra el *clitoris*, órgano eréctil sensible del tamaño de un guisante. En la mayoría de las mujeres el clitoris, que es homólogo al pene masculino, está completamente cubierto por el prepucio. Al igual que el pene, el clitoris contiene tejido esponjoso que se llena de sangre durante la excitación sexual; las terminaciones nerviosas del clitoris y los labios menores responden a la estimulación erótica. Detrás del clitoris se encuentra la abertura de la uretra, que en la mujer sólo tiene la función urinaria, y detrás de la uretra se encuentra la abertura de la vagina. Esta está parcialmente ocluida por el *himen*, delgada membrana compuesta de tejido conectivo elástico y colágeno, que se rompe por el primer coito. En la unión de los muslos y el torso, inmediatamente encima del clitoris, se encuentra una pequeña eminencia de tejido adiposo, el *mons veneris*, cubierto en la mujer adulta de vello púbico.

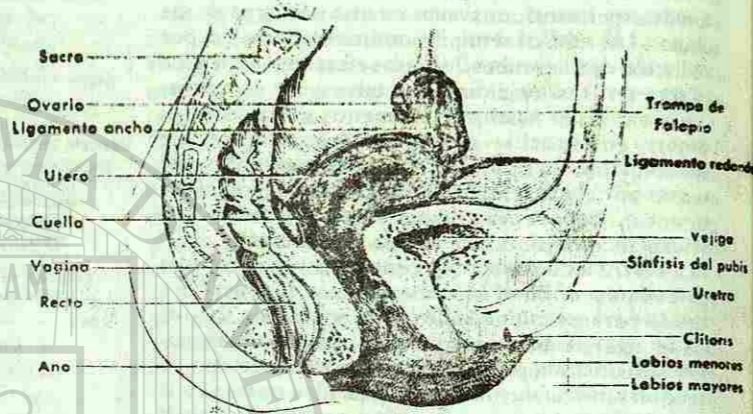
Ventajas y desventajas de la reproducción sexual

Probablemente la ventaja más importante de la reproducción sexual sea el aumento en variabilidad que resulta de la fusión del material hereditario de dos organismos. Esto crea, en el sentido estricto de la palabra, un nuevo organismo, semejante pero no idéntico a ninguno de sus progenitores. Esta variabilidad tiene una gran importancia evolutiva, debido a que se producen especies capaces de adaptarse por largos períodos a nuevos cambios en el medio ambiente. Aun sobre la base de períodos cortos esta variabilidad es ventajosa, ya que una población puede encontrar cambios en un medio ambiente en pocas generaciones. En este sentido, da la plasticidad necesaria a una población.

En tres condiciones la reproducción sexual parece ser una desventaja: en la necesidad de dos progenitores, en que requiere de cortejos para realizarse, y en que en organismos inmóviles, como las plantas, los gametos dependen de elementos ajenos al organismo para ponerse en contacto.

A pesar de lo anterior, la reproducción sexual prevalece en todos los niveles de la vida. De hecho es tan importante, que generalmente la mayor parte del ciclo biológico de un organismo está destinada a la reproducción.

Fig. 26-12. Corte sagital esquemático de la región pélvica de la mujer con representación de los órganos reproductores



3-1. APROXIMACIÓN DEL ESPERMATOZOO AL HUEVO

Después de descargados los huevos y los espermatozoo en el medio acuático circundante, o después de que los espermatozoo se han introducido en los conductos genitales de la hembra, si la fecundación es interna, el primer paso es el encuentro del espermatozoo y el huevo. Este encuentro se realiza gracias a los movimientos nataorios del espermatozoo. Sería tentador sugerir que los espermatozoo son atraídos por los huevos, o que sus movimientos son dirigidos de alguna manera hacia los huevos. A pesar de numerosas investigaciones, no han sido probadas ni la atracción de los espermatozoo de los animales, ni la dirección de sus movimientos. Los movimientos de los espermatozoo son completamente al azar, y el espermatozoo entra en colisión con los huevos por mero azar. Que este encuentro casual ocurra regularmente en la naturaleza se debe, en parte, al enorme número de espermatozoo producidos por las gónadas masculinas y, en parte, a que el huevo es un blanco relativamente grande, de manera que es fácil dar con él.

Luego entra en juego un mecanismo químico muy fino. En presencia de huevos maduros, o incluso en agua donde haya habido durante un cierto tiempo huevos maduros de la misma especie (agua de huevos), los espermatozoo se hacen «pegajosos» y se adhieren a la superficie del huevo o a su membrana, o incluso unos con otros. La adhesión mutua de los espermatozoo tiene por consecuencia su apetonamiento o aglutinación. La aglutinación se observa más fácilmente en los espermatozoo de algunos animales (especialmente los erizos de mar) que en otros (por ejemplo, las estrellas de mar), y también depende en gran parte de las condiciones ambientales. Mas, la adherencia de los espermatozoo a los huevos se observa en la mayor parte de animales, y posiblemente ocurre siempre. El cambio de las propiedades de los espermatozoo, en agua de huevos, se debe a una substancia que se disuelve en el agua circundante, procedente del mismo huevo o de sus membranas.

Esta substancia ha sido estudiada con detalle por Lillie (1919a), quien la llamó *fertilicina*. La *fertilicina* probablemente se halla siempre presente en la capa superficial del huevo y también puede hallarse en sus membranas. La capa de gelatina que rodea a los huevos maduros, situada por fuera de la membrana vitelina, en los erizos de mar y en otros equinodermos está formada completamente por *fertilicina*. (No se conoce con seguridad si en este caso la gelatina produce el mismo efecto o las células foliculares que la rodean en el ovario.) Químicamente, la *fertilicina* es una glucoproteína o mucopolisacárido. Como proteína contiene varios aminoácidos

La fecundación es la fusión de dos gametos (células sexuales), una masculina y otra femenina, seguida por la unión de los núcleos de los dos gametos. En los metazoos la fusión de los gametos activa al huevo, de manera que inicia su desarrollo; y la unión de los núcleos del huevo y del espermatozoo tiene por consecuencia la dotación de todas las células del nuevo organismo en desarrollo, con portadores de propiedades hereditarias procedentes de los organismos materno y paterno.

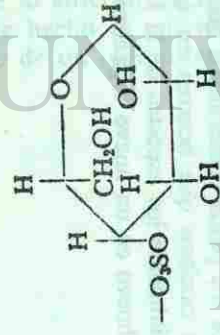
Debe señalarse que el lugar que ocupa la fecundación en el ciclo biológico de los diversos organismos no es siempre el mismo: aunque en los metazoos y en los metafitos la fecundación inicia el desarrollo del huevo en un embrión, en muchos protozoos el cigoto entra en fase durmiente, que puede interrumpirse luego, usualmente por cambios en las condiciones ambientales. Similarmente en algunos organismos la fusión de los núcleos de los dos gametos difiere (especialmente en los hongos), y se realiza muchas generaciones celulares después. Así, hay dos aspectos esencialmente independientes en la fecundación: uno es la activación del huevo, el otro es la mezcla de los caracteres hereditarios paternos y maternos en la descendencia. El último aspecto de la fecundación se llama también *anfimixis* y cae dentro de la esfera de la ciencia genética.

Ahora consideraremos los pasos consecutivos que conducen a la fecundación del huevo y los cambios que ocurren en éste durante y después de la fecundación, especialmente los aspectos de la fecundación que contribuyen a transformar el huevo en un nuevo organismo.

FECUNDACIÓN *



y como polisacárido está formada por moléculas de uno o más monosacáridos. Los monosacáridos (glucosa, fucosa, fructosa o galactosa) están esterificados con ácido sulfúrico, como se indica en la fórmula (Runnström, año 1952):



Tanto los aminoácidos como los monosacáridos varían de una especie a otra, de manera que es más correcto hablar de fertilicinas que de una fertilicina hallada en diversos animales. Las moléculas de fertilicina son muy grandes — el peso molecular es de unos 300 000 — y cada molécula puede tener más de un «grupo activo», por el cual puede adherirse a la superficie del espermatozoo (véase Metz, 1957, y Rothschild, 1956). La capa superficial de citoplasma del espermatozoo contiene otra substancia (o substancias) conocida por antifertilicina (o antifertilicinas). Las antifertilicinas pueden extraerse del espermatozoo calentando, congelando y fundiendo, o acidificando el agua. Sus propiedades demuestran que se trata de proteínas ácidas con una molécula bastante pequeña, peso molecular, aproximadamente, de 10 000. La peculiaridad notable de las fertilicinas y las antifertilicinas es que se combinan de una manera muy específica; esto es, la fertilicina de los huevos de cualquier especie reacciona mejor con la antifertilicina de los espermatozoo de la misma especie. Las reacciones con otras especies, aunque son posibles, son mucho más débiles, e incluso así sólo ocurren cuando las dos especies son bastante próximas. La reacción entre la fertilicina y la antifertilicina es, por tanto, muy parecida a las reacciones que tienen lugar entre las substancias del suero de los animales inmunizados (anticuerpos) y las substancias externas que determinan la inmunización (antígenos) (Tyler, 1948). En ambos casos el enlace entre las dos substancias complementarias depende de la disposición espacial de los átomos de ciertas partes de las moléculas, de manera que la forma de la superficie de una molécula encaja perfectamente en la superficie de la otra. Los dos cuerpos corresponden uno al otro como un sello a su modelo. Otra analogía usual es la correspondencia entre una llave y la cerradura. Cuando se emplea esta última analogía, puede ser pertinente recordar que, a veces, las cerraduras pueden abrirse con una llave que no es la suya, si se parece suficientemente a la verdadera. Esto puede compararse con las reacciones entre las fertilicinas y antifertilicinas de especies suficientemente próximas.

cuérase que en el erizo de mar el huevo maduro está rodeado por una membrana gelatinosa formada por moléculas de fertilicina.

Hemos visto (sección 2-6) que la superficie del huevo maduro raramente es desnuda (como en los celenterados), sino que suele estar rodeada por membranas, células foliculares o por ambas (como en los mamíferos). El espermatozoo tiene que penetrar a través de éstas, para llegar hasta el huevo.

El mecanismo de penetración es químico. El espermatozoo produce substancias de naturaleza enzimática, conocidas por el nombre general de lisinas espermáticas, que disuelven las membranas del huevo localmente y abren el paso para que el espermatozoo pueda entrar en el espacio perivitelino y alcanzar el huevo. En los mamíferos el huevo maduro ovulado está rodeado por las células foliculares que en el ovario estaban más próximas al huevo y en el momento de la fecundación lo rodean formando la corona radiada (véase págs. 58 y 59). El espermatozoo penetra por la corona con la ayuda de un enzima, la hialuronidasa, producido por él y que disuelve al mucopolisacárido llamado ácido hialurónico, que es la substancia que cementa las células foliculares. De esta manera el espermatozooide penetra entre las células de la corona radiada. Abre también un estrecho conducto a través de la zona pelúcida, que está situada dentro de la corona radiada, disolviendo las substancias de la zona y llegando así a la superficie del huevo. Los extractos que contienen grandes cantidades de hialuronidasa pueden eliminar todas las células foliculares de la superficie del huevo, pero esto no ocurre durante la fecundación normal; la corona persiste durante algún tiempo, después de la penetración del espermatozoo en el huevo. Luego, se dispersa antes de la implantación del huevo, pero esto no se debe a la acción de los espermatozoo.

Las lisinas espermáticas presumiblemente las produce el acrosoma del espermatozoo. Esto está de acuerdo con el origen del acrosoma; hemos visto que el acrosoma se desarrolla a partir de los corpúsculos de Golgi de la espermátida. Existen pruebas claras de que en una célula animal normal, por lo menos parte de la actividad secretora la realizan los corpúsculos de Golgi. La producción de lisinas por los espermatozoo es un aspecto de la actividad secretora de estos corpúsculos.

Las lisinas espermáticas difieren de un grupo de animales a otro. En algunos casos la disolución de las membranas del huevo puede verificarse

La reacción entre las moléculas de fertilicina y antifertilicina explica, tanto la aglutinación de los espermatozoo por el agua de huevos como la adhesión de los espermatozoo a la superficie del huevo o a las membranas del mismo. La razón de que los espermatozoo se aglutinen es que las par-

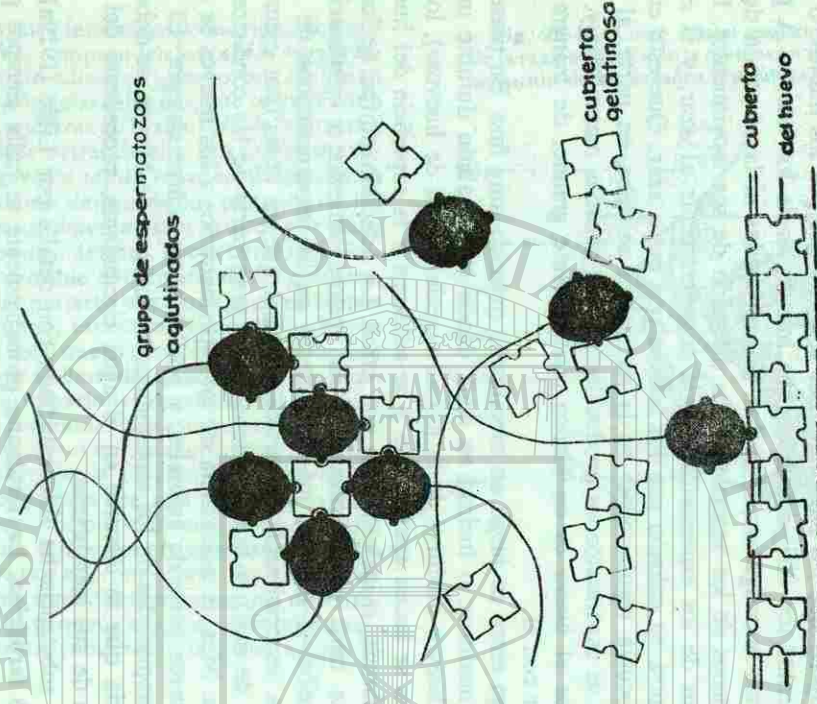


Fig. 29. Esquema para demostrar la unión de los espermatozoo de erizo de mar, mediante partículas de fertilicina. (Modificado por Rothschild, 1951.)

tículas de fertilicina tienen más de un lugar reactivo en su superficie, de manera que una partícula de fertilicina puede adherirse a dos o más espermatozoo, uniendo así a uno con otro (fig. 29). La adhesión de un espermatozoo a la superficie o a la membrana del huevo se debe al establecimiento de una unión entre la molécula o las moléculas de antifertilicina que hay en la superficie del espermatozoo y las moléculas de fertilicina empotradas en la capa superficial del citoplasma o de la membrana del huevo. Ré-

por medios más sencillos. Así, parece que la cubierta gelatinosa de los huevos de equinodermo puede disolverse a consecuencia de la acidificación del agua de mar por el anhídrido carbónico que produce el espermatozoo al respirar. En el caso de huevos con membranas muy gruesas y resistentes, tales como el corion de los peces o insectos, los espermatozoo no pueden llegar hasta ningún punto del huevo, sino que tienen que penetrar por un conducto o conductos especiales (el micropilo), que existe en la membrana del huevo (véase sección 2-2).

La aglutinación de los espermatozoo no es el único cambio que produce en ellos el agua de huevos o la proximidad de huevos maduros. Bajo la influencia de substancias que difunden de los huevos (todavía no se ha determinado si la substancia en cuestión es fertilicina o algún otro compuesto) la estructura del espermatozoo cambia, como puede verse empleando el microscopio electrónico. El cambio principal lo presenta el acrosoma, cuya periferia se desintegra y es expulsada y parcialmente disuelta en el agua (posiblemente desprendiendo las lisinas citadas antes). La parte central del acrosoma, que aparece bastante transparente en microfotografías electrónicas, se alarga y se transforma en un largo y delgado filamento (1 a 75 μ), o posiblemente un tubo, que es muy rígido y empuja hacia delante de la cabeza del espermatozoo (fig. 30). Este órgano se ha llamado filamento acrosómico (Dan y Wada, 1955). Se considera que los espermatozoo que han desarrollado filamentos acrosómicos han sido activados y que están a punto para penetrar en el huevo. A medida que el espermatozoo se aproxima al huevo, el filamento acrosómico penetra en la gelatina (cuando ésta existe) y en la membrana vitelina, abriéndose su camino por la acción de las lisinas, según se ha explicado antes (fig. 31). Finalmente, el extremo del filamento acrosómico toca a la membrana superficial del citoplasma del huevo y se desencadena la próxima fase del proceso de la fecundación.

3-2. LA REACCIÓN DEL HUEVO

Inmediatamente después de que el filamento acrosómico del espermatozoo toca en la superficie del huevo, el citoplasma de éste se hincha por el punto de contacto, produciendo una eminencia de citoplasma hialino, el cono de fecundación. El cono de fecundación puede tener la forma de una protusión cónica más o menos sencilla (fig. 32), puede estar formado por varias prolongaciones parecidas a pseudópodos, o, en algunos casos, puede tomar la forma de un cilindro citoplasmático que avanza a lo largo del filamento acrosómico (Colwin y Colwin, 1957). Cualquiera que sea su forma, el cono de fecundación gradualmente engloba al espermatozoo y después empieza a retraerse, llevándose al espermatozoo hacia dentro, rodeado por el protoplasma hialino del cono de fecundación.

Incluso antes de que el espermatozoo penetre en el interior del huevo en esta forma, éste presenta signos de haber cambiado profundamente, esto es, de haberse activado. Con este término se indica que el huevo es entonces capaz de iniciar su camino y desarrollarse para formar el embrión. Los pri-

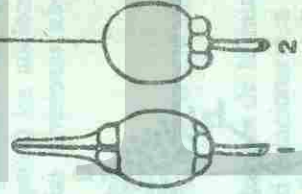


Fig. 30. Cambio en la estructura de un espermatozoo de *Mytilus edulis* causado por el agua de huevo. Izquierda, espermatozoo no tratado; derecha, espermatozoo activado, con filamento acrosómico. (De Colwin y Colwin, 1957.)

meros cambios observables en el huevo, no obstante, sólo indirectamente están relacionados con la formación del embrión. Son: 1) un cambio en la superficie del citoplasma del huevo que impide la entrada de nuevos espermatozoides, y 2) la aparición de una membrana de fecundación.

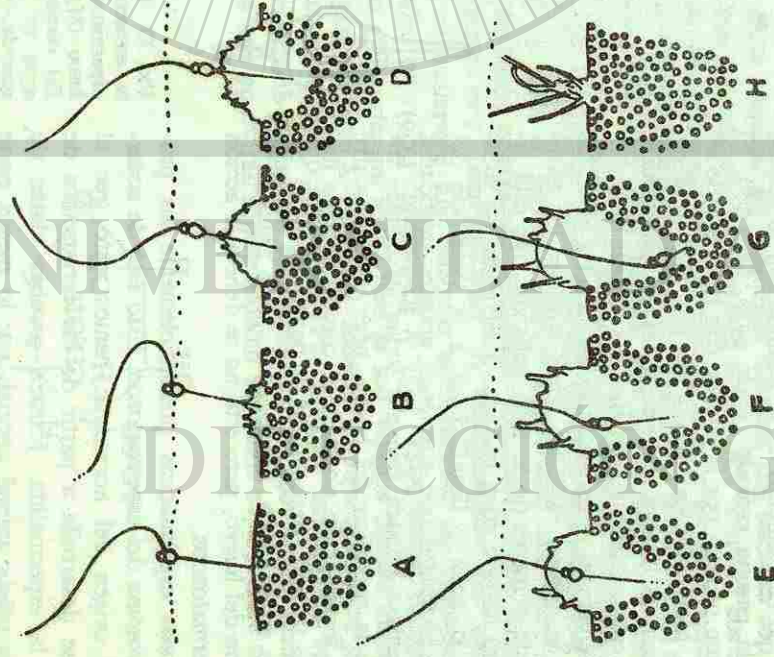


Fig. 32. Entrada de un espermatozoo en un huevo de coho marino, *Holothuria atra*, con formación de cono de fecundación por el citoplasma del huevo. (De Colwin y Colwin, 1957.)

Ambos cambios se inician por el punto de penetración del espermatozoo y gradualmente se extienden por toda la superficie del huevo (fig. 33). El primero de ellos es el más rápido, y en los erizos de mar se ha comprobado que se extiende por toda la superficie del huevo en dos segundos. Después de esto la receptividad del huevo a la penetración de espermatozoides se reduce, aproximadamente, a 1/20 de lo que era antes de entrar en contacto con el primer espermatozoo (Rothschild, 1956).

No obstante, después de esta primera fase de reacción, el huevo no sufre cambios osmóticos de algunas sustancias hidrofílicas que se segregan en él y presumiblemente derivan también de los gránulos corticales expulsados. Puede absorberse agua del medio circundante o del mismo citoplasma del huevo. Esto último tendría por consecuencia una contracción del citoplasma del huevo, fenómeno muy frecuente que se observa, en particular, en los huevos fecundados de los mamíferos.

A consecuencia de la rápida propagación de la primera reacción de superficie del huevo, seguida por la segunda, más lenta, y por la formación de la membrana de fecundación, sólo un espermatozoo penetra en el huevo en la mayor parte de grupos del reino animal (en particular en los celentéreos, anélidos, equinodermos, peces óseos, ranas y mamíferos). En estos animales, si entra en el huevo más de un espermatozoo, debido a la gran concentración de espermatozoides que rodea al huevo o a una reacción retardada del huevo después de que el primer espermatozoo ha establecido contacto, el desarrollo es inevitablemente anormal y el embrión no es viable (*polispermia patológica*). En otros grupos, principalmente en los que tienen huevos con mucho vitelo, tales como algunos moluscos, los celacios, urodelos, reptiles y aves, entran regularmente en el huevo varios espermatozoides (*polispermia fisiológica*), pero de éstos sólo uno participa completamente en el desarrollo del embrión; el resto degenera, más pronto o más tarde, aunque en algunos casos (como en las aves y en los reptiles) los núcleos de los espermatozoides accesorios pueden experimentar varias divisiones abortivas en el citoplasma del huevo.

3-3. LA ESENCIA DE LA ACTIVACIÓN Y LA PARTENOGENESIS

Si se compara el huevo antes de la fecundación y después de la misma, se patentiza que el sistema ha pasado de un estado casi estacionario a una condición caracterizada por rápidos cambios. Si no es fecundado, el huevo maduro permanece en estado de quiescencia durante algún tiempo y, finalmente, experimenta procesos degenerativos y termina por entrar en necrosis. Si el huevo es fecundado, ocurre como si entrara en acción: las divisiones de reducción, si no se habían verificado antes, entonces se completan, los pronúcleos masculino y femenino se fusionan; pueden ocurrir complejos desplazamientos de sustancias citoplasmáticas del huevo (véase sección 3-5), que entra en un período de rápidas divisiones (segmentación).

¿Cuál es el mecanismo fisiológico de una activación del huevo, y cómo el espermatozoo determina el profundo cambio en las condiciones del huevo? Se ha tratado de contestar a esta pregunta comparando los procesos del metabolismo y otras propiedades fisicoquímicas del huevo no fecundado y del fecundado.

es totalmente resistente a la entrada de nuevos espermatozoides. El efecto definitivo de la superficie del huevo a la entrada de espermatozoides se consigue durante la segunda fase de la reacción, que es mucho más lenta y llega a toda la superficie del huevo aproximadamente un minuto después del contacto con el primer espermatozoo. Aunque la primera reacción no parece tener una manifestación morfológica clara, la segunda, más lenta, puede seguirse por numerosos cambios en el citoplasma del huevo, y, espe-

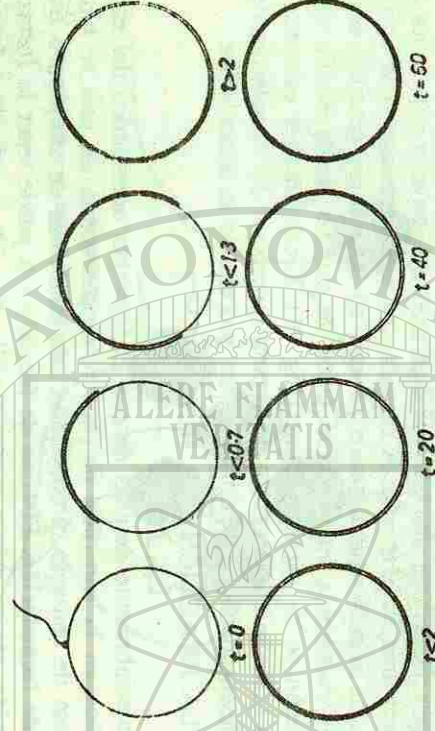


Fig. 33. Propagación de las reacciones de fecundación, primaria y secundaria, por la superficie del huevo de erizo de mar; t , tiempo en segundos después de la entrada del espermatozoo. (De Rothschild, 1956)

cialmente, en los gránulos corticales mencionados en la sección 2-5. Estos empiezan hinchándose rápidamente y luego «explotan», expulsando su contenido en la superficie del citoplasma del huevo, en el estrecho espacio que hay entre la membrana celular y la membrana vitelina. Parte del contenido de los gránulos corticales se adhiere a la superficie interior de la membrana vitelina y se fusiona con ella, transformándola en una membrana de fecundación, mucho más fuerte. En los animales cuyos huevos poseen un corion en lugar de una membrana vitelina, el corion está también reforzado por la substancia de los gránulos corticales y se endurece, o, como se dice algunas veces, se «curte». En los erizos de mar parte del material de los gránulos corticales, que no entra en la formación de la membrana de fecundación, permanece cerca de la superficie del citoplasma del huevo y vuelve a esta superficie por una delgada capa hialina.

La membrana de fecundación se separa de la superficie del huevo y aparece un espacio lleno de líquido entre ellas, el espacio perivitelino. El líquido del espacio perivitelino, probablemente se acumula debido a la ac-

Una hipótesis bastante lógica sería admitir que la acción del espermatozoo depende de la introducción de alguna substancia especial en el huevo, que desencadena las otras reacciones, de las cuales los cambios en el metabolismo son la expresión visible. En vista de la importancia de la reacción entre la fertilicina y la antifertilicina para la entrada del espermatozoo en el huevo, Lillie ha sugerido (1919a) que la activación del huevo se debe también a la acción de estas mismas substancias. La combinación de la fertilicina del huevo con la antifertilicina del espermatozoo iniciaría los cambios en el sistema fisicoquímico del huevo, la reacción clave de la fecundación.

Un distinto enfoque de la solución del problema de la fecundación se basa en las tentativas de imitar la acción del espermatozoo por algún agente conocido. Se sabe desde hace tiempo (véase pág. 26) que en algunos animales el huevo puede desarrollarse sin fecundación, como en los áfidos, fitólpidos y rotíferos en algunas épocas del año, o como en las abejas y avispas, en las cuales el huevo fecundado produce un individuo femenino y los huevos no fecundados se desarrollan en machos. Estos casos son de partenogénesis natural (reproducción virginal). En otros animales, tales como la mayor parte de equinodermos y en muchos otros, en condiciones normales, los huevos no se desarrollan, a menos de que sean fecundados. Se ha visto, no obstante, que ciertos tratamientos de los huevos maduros pueden incitar su desarrollo, y este fenómeno se llama partenogénesis artificial.

CAPITULO 23 DESARROLLO SEGMENTACION, MORFOGENESIS Y DIFERENCIACION

En los dos Capítulos anteriores hemos examinado las maneras como se originan los gametos y cómo se ponen en contacto para que pueda ocurrir la fertilización. Pero la fertilización no es el final del proceso de reproducción sexual. En realidad, es el comienzo de una serie de cambios complicados y perfectamente organizados que originan eventualmente un nuevo individuo adulto de la especie. Se utiliza el término *desarrollo* para describir estos cambios.

23-1 ETAPAS EN EL DESARROLLO DEL ADULTO

El desarrollo de un adulto a partir de un cigote se lleva a efecto a través de etapas que se suceden en progresión ordenada. Aunque el patrón exacto varía de una especie a otra (especialmente si no están relacionadas estrechamente) y hay una cierta sobreposición, se puede, por lo general, distinguir las siguientes etapas:

- 1) **Segmentación.** Durante esta etapa del desarrollo el núcleo del cigote experimenta una serie prolongada de divisiones mitóticas. Los núcleos resultantes por lo general se distribuyen en células separadas formadas a partir del citoplasma del cigote. Durante esta etapa no ocurre crecimiento o es muy escaso.
- 2) **Morfogénesis.** Durante esta etapa las numerosas células que se producen por segmentación continúan dividiéndose y al mismo tiempo se desplazan y organizan en capas y masas diferentes. Como resultado de ello aparece un patrón definido y a su aparición se le da el nombre de morfogénesis. Cuando el organismo ha alcanzado esta etapa de desarrollo recibe el nombre de **embrión**. Aunque las células del embrión durante esta fase del desarrollo se organizan en grupos definidos, todavía son de estructura similar.
- 3) **Diferenciación.** Sin embargo, pronto las células del embrión en desarrollo comienzan a adoptar la estructura y funciones especializadas que tendrán en el adulto. Se forman células nerviosas, células musculares, etc. Este proceso se denomina diferenciación. Las células diferenciadas se organizan en tejidos, los tejidos en órganos y los órganos en sistemas.
- 4) **Crecimiento.** Después de que todos los sistemas del organismo se han formado se inicia el periodo de crecimiento. Durante este periodo el organismo aumenta de tamaño, debido a la división celular o al aumento de tamaño de las células o a ambos procesos. De todas maneras, cualquiera que sea el mecanismo, el crecimiento depende de la incorporación de mayores cantidades de materia y energía que las requeridas para el mantenimiento de las funciones normales del organismo. Debe haber una acumulación de proteínas, carbohidratos (especialmente en las plantas) y todos los demás tipos de moléculas características de los seres vivos. Examinemos ahora las tres primeras etapas de desarrollo con mayor detalle.

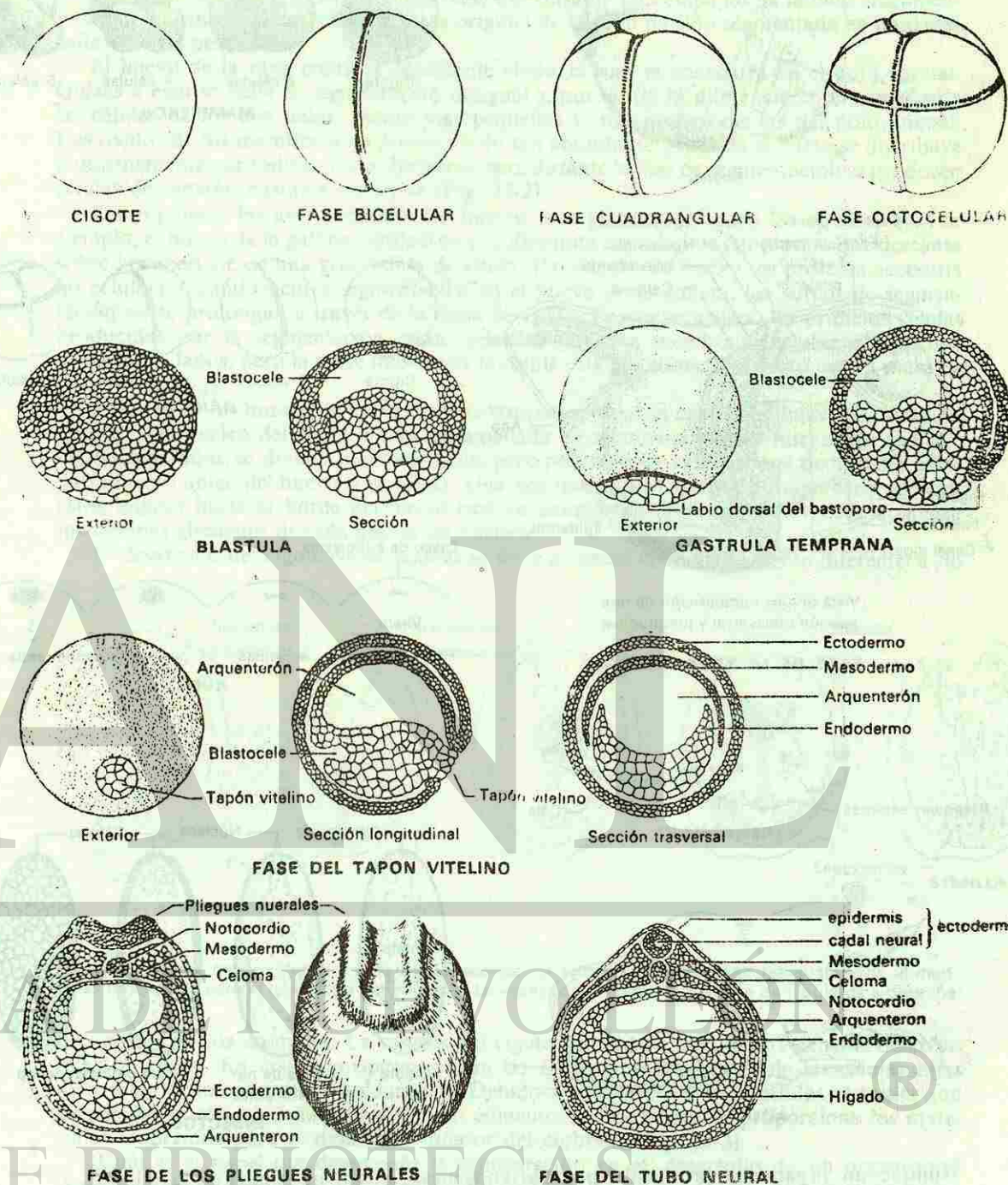
23-2 SEGMENTACION

Como vimos en el último capítulo, la penetración de un espermatozoo de una rana en el óvulo de la rana inicia varios sucesos. Aparece la «medialuna gris», se completa la meiosis del óvulo y luego el núcleo del espermatozoo y el núcleo del óvulo se fusionan. Poco después de que se ha completado esta parte vital del proceso de fertilización, sucede la primera segmentación. El núcleo del cigote se divide por mitosis y aparece un surco longitudinal que atraviesa los «polos» del óvulo (Fig. 23-1). Esto pronto conduce a la división del óvulo en dos mitades.

Aunque la primera segmentación generalmente sigue a la fusión del núcleo del espermatozoo y del óvulo, no sabemos todavía exactamente qué factor desencadena este proceso

Fig. 23-1

Las etapas en el desarrollo de la rana.



Sabemos que la segmentación puede a veces ocurrir sin que haya ocurrido fertilización. Si se pincha con un alfiler, sumergido previamente en sangre de rana, el huevo de una rana, se presenta segmentación. También se han empleado con éxito estímulos eléctricos y químicos para desencadenar este proceso. Se ha podido producir artificialmente renacuajos, peces y aun conejos adultos mediante inducción de segmentación de óvulos no fertilizados. Este proceso recibe el nombre de **partenogénesis**. Puede ocurrir naturalmente en algunas especies de lagartijas y en muchas especies de insectos. La abeja doméstica (*Apis mellifera*) es un buen ejemplo. Todos los machos (llamados drones) de la colonia se desarrollan de huevos no fertilizados.

Fig. 23-1 (Continuación)

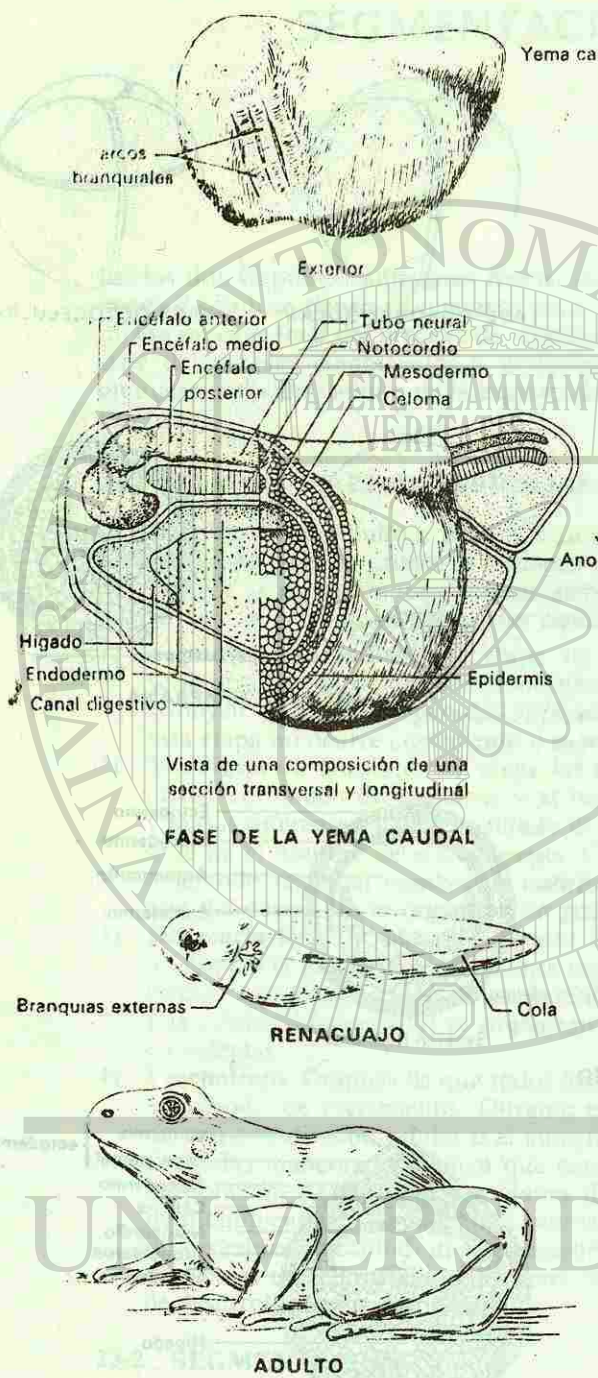
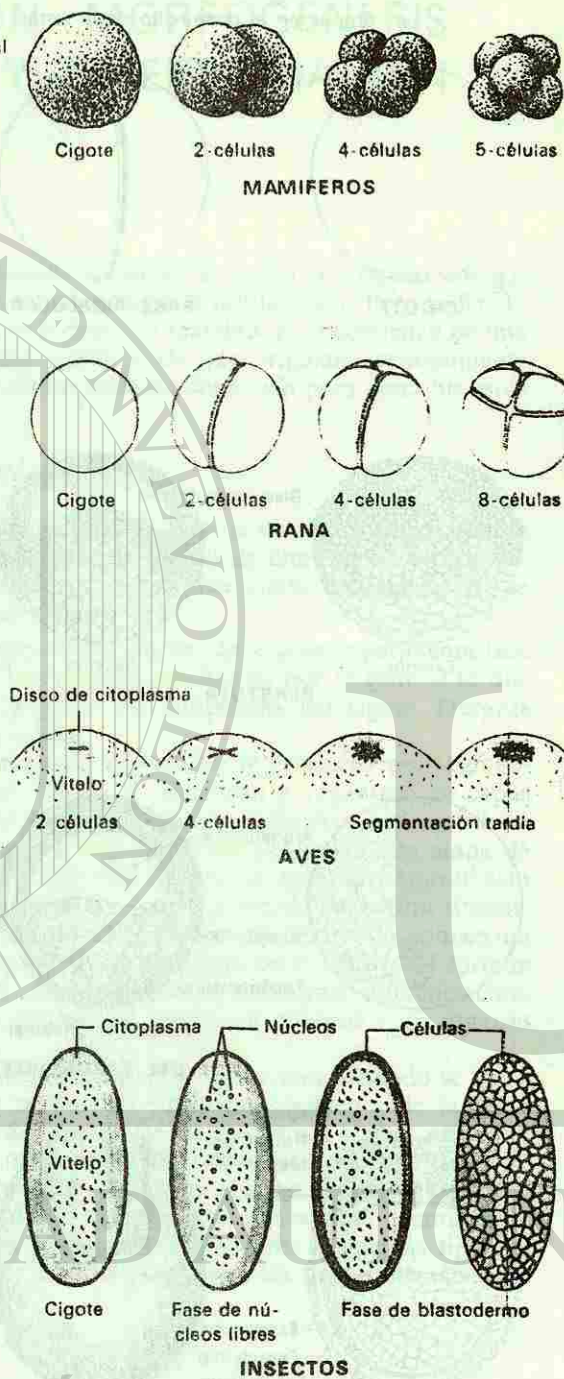


Fig. 23-2

Tipos de segmentación



A medida que la segmentación avanza, las células del polo animal comienzan a dividirse más rápidamente que las células del polo vegetal. Por eso las primeras no solamente son más pequeñas, sino también más numerosas. Durante este periodo tiene lugar la migración de las células del polo animal. Estas se orientan de tal manera que se forma en el interior de la masa celular una cavidad llena de líquido que recibe el nombre de **blastocoele**. Esta esfera hueca celular recibe el nombre de **blástula**. Su aparición marca la finalización de la etapa de segmentación en el desarrollo. Obsérvese que durante esta etapa no ha habido crecimiento del organismo en desarrollo. La masa original del huevo ha sido segmentada en unidades cada vez más pequeñas.

El huevo de la rana contiene abundante vitelo, el cual se concentra en el polo vegetal. Quizás a esto se deba la segmentación desigual y, por tanto, la diferencia en el tamaño de las células de los dos polos, siendo más pequeñas y más numerosas las del polo animal. Los óvulos de los mamíferos no poseen vitelo tan abundante. Además el vitelo se distribuye uniformemente por todo el óvulo. Debido a esto, durante la fase de segmentación se producen células de tamaño bastante uniforme (Fig. 23-2).

Los reptiles y las aves producen los huevos más grandes de todos los seres vivos. Por ejemplo, el huevo de la gallina consiste en una diminuta cantidad de citoplasma que descansa sobre la superficie de una gran esfera de vitelo (la «clara» del huevo es proteína accesoria no celular). Cuando ocurre segmentación en el huevo de la gallina, los surcos de segmentación no se prolongan a través de la masa de vitelo. En consecuencia, las primeras células producidas por la segmentación están rodeadas por una membrana celular por encima y hacia los lados, pero la parte inferior de la célula está en contacto directo con la masa de vitelo (Fig. 23-2).

El vitelo de los huevos de los insectos se concentra hacia el centro del huevo. La división mitótica del núcleo del cigote no va acompañada de segmentación del huevo. En cambio, los núcleos hijos se dividen repetidamente, pero permanecen suspendidos dentro del compartamiento único del huevo (Fig. 23-2). Una vez que se han formado numerosos núcleos, éstos migran hacia el borde del huevo rico en citoplasma. Solamente entonces aparecen membranas alrededor de cada uno de los núcleos.

El desarrollo del cigote en las plantas se lleva a efecto de modo un tanto diferente a lo

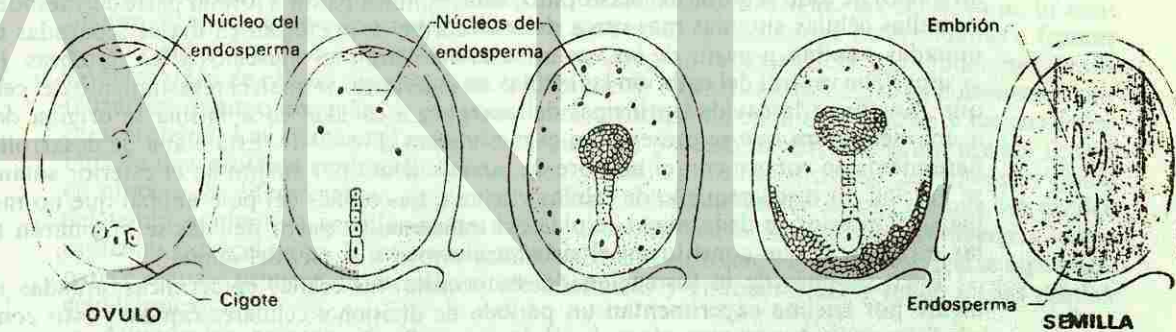


Fig. 23-3

Segmentación y morfogénesis en las angiospermas. El endosperma contiene las sustancias alimenticias requeridas para el desarrollo del embrión. La escala de los dibujos decrece de izquierda a derecha

que ocurre en los animales. La mitosis del cigote va acompañada, por lo general, de crecimiento celular. En las gimnospermas y en las angiospermas algunas de las células hijas aumentan de tamaño muy rápidamente. Debido a su crecimiento las células restantes son empujadas contra el endosperma rico en alimentos. El endosperma proporciona los materiales requeridos para el desarrollo interior del embrión (Fig. 23-3).

¿Cuál es el papel que desempeña la segmentación en el desarrollo de un organismo? Ante todo proporciona una masa de células a partir de la cual puede estructurarse el embrión. Hemos visto que la célula es la unidad estructural de casi todos los seres vivos. Mediante segmentación se forman las células. En segundo lugar, la segmentación establece una relación normal entre el núcleo y el citoplasma regulado por aquél. Aun los huevos pequeños resultan ser de tamaño enorme si se los compara con otros tipos de célula. El volumen del huevo de la rana es aproximadamente 1,6 millones de veces más grande que una célula normal de una rana. Pero también el huevo de la rana contiene un solo núcleo. Durante el proceso de segmentación se producen miles de núcleos nuevos mediante mitosis. Cada uno de éstos eventualmente forma parte de una célula de dimensiones normales. **Recuérdese que la blástula de la rana con sus miles de células no es de tamaño mayor que el cigote original.**

Aunque un organismo producido por partenogénesis posee información hereditaria de un solo padre, no es necesariamente haploide. Los cromosomas del núcleo del óvulo pueden duplicarse dos veces antes de que ocurra la primera segmentación, de modo que las dos células hijas pueden contener el número diploide de cromosomas (esto, sin embargo, no ocurre en los zánganos de las abejas, los cuales son haploides).

Una vez que ha transcurrido una hora desde la primera segmentación del óvulo de la rana, cada una de las células hijas se divide de nuevo. El surco de segmentación resultante pasa también por los polos aunque sin formar ángulo recto con el primer surco. Cada una de las cuatro células resultantes se divide entonces simultáneamente siguiendo un plano horizontal (Fig. 23-1). Este plano de división está más cerca al polo animal que al polo vegetal. Por consiguiente, las células del polo animal son algo más pequeñas que las células del polo vegetal llenas de vitelo. La segmentación simultánea continúa y se producen primero un estadio de 16 células y luego un estadio de 32 células.

23-3 MORFOGENESIS

La división celular no se suspende cuando el embrión alcanza la etapa de la blastula. En la rana las células más pequeñas y más oscuras del polo animal continúan experimentando mitosis rápidas. A medida que el número de estas células aumenta, comienzan a migrar en dirección de las células del polo vegetal que contienen vitelo. También algunas de las células del polo vegetal comienzan a migrar. Estas presionan hacia el interior de la masa de células, produciendo una depresión que se conoce con el nombre de blastoporo (Fig. 23-1). Este desplazamiento de las células hacia el interior del huevo marca el comienzo de la gastrulación. A medida que las células del polo animal migran hacia abajo y sobre la masa celular, un gran número de ellas simultáneamente se dirige hacia el interior en la región del blastoporo.

Las células del polo vegetal involucradas desarrollan una capa de células, la cual crece hacia arriba y eventualmente encierran una cavidad que se denomina arquenterón (Fig. 23-1). Estas células se conocen con el nombre de células del endodermo. A partir del arquenterón se desarrolla el canal digestivo, el hígado, otras glándulas digestivas y, después de la metamorfosis, los pulmones. Durante esta etapa el único orificio que comunica el arquenterón con el exterior es el blastoporo. Finalmente se forma allí el ano. El revestimiento interior

de todos estos órganos provendrá de células endodérmicas procedentes directamente de las células del polo vegetal.

Las células del polo animal que crecen hacia abajo también migran hacia adentro. Esto ocurre en primer lugar en la región superior (o dorsal) del blastoporo. Las células se mueven hacia adentro directamente por debajo de las células suprayacentes del polo animal. Estas reciben ahora el nombre de células del mesodermo. A partir de ellas se desarrolla una estructura en forma de cordón que recibe el nombre de notocordio, el cual se extiende longitudinalmente a lo largo del lado dorsal del embrión.

A medida que continúa la gastrulación de las células del polo animal se amontonan alrededor de todo el borde del blastoporo. Estas también pasan a formar parte del mesodermo. Aquellas células situadas más cerca del notocordio se organizan en masas separadas denominadas somitas, a partir de las cuales se desarrollarán los músculos y las vértebras. Hacia la superficie ventral del embrión las células mesodérmicas forman el revestimiento del celoma, que constituye la cavidad principal del cuerpo. La cavidad en sí misma se origina debido a una hendidura que se presenta en el mesodermo (Fig. 23-1). Esta etapa de desarrollo generalmente se conoce con el nombre de tapón vitelino por cuanto en el exterior solamente se aprecia un disco pequeño de células vitelinas. Las células del polo animal que no migran hacia el interior se denominan células del ectodermo. A partir de ellas se originarán todas las estructuras que constituyen el sistema nervioso y la piel del animal.

Poco después de la formación del notocordio, las células epidérmicas situadas justamente por encima experimentan un período de divisiones celulares rápidas. Esto conduce a la formación de una capa plana de células que recibe el nombre de la placa neural (Fig. 23-1). Luego los bordes de la placa neural crecen mientras la región central situada precisamente

ECTODERMO

Pel, pelo, uñas
Sistema nervioso completo, incluyendo células receptoras
Médula adrenal

MESODERMO

Músculos, sangre y vasos sanguíneos
Tejido conjuntivo, inclusive tejido óseo
Riñones, uréteres
Testículos, ovarios, oviductos, útero
Mesenterios
Sistema linfático

ENDODERMO

Epitelios del canal alimenticio
Epitelios de la tráquea, bronquios y pulmones
Epitelios de la uretra y de la vejiga
Hígado
Páncreas

Fig. 23-4

Origen embrionario de los diferentes tejidos corpóreos del hombre.

por encima del notocordio se deprime. Esta etapa se conoce con el nombre de etapa de plegamiento neural y está seguida por la formación de un tubo neural. Los dos pliegues prominentes continúan creciendo hasta unirse a lo largo de toda su longitud. A partir de esta estructura se desarrolla el encéfalo y la médula espinal. En la figura 23-1, se puede ver que estas tres prolongaciones del tubo neural se forman en el extremo anterior del embrión. A partir de ellos se originará el encéfalo. El tubo neural desciende en el interior del embrión y es recubierto por otra capa de células ectodérmicas que origina la piel.

Aunque los detalles de la gastrulación varían considerablemente de una a otra especie, las diferencias son más bien superficiales que fundamentales. En todo caso, el proceso conduce a la formación de tres capas celulares primarias (a menudo denominadas capas embrionarias): el ectodermo, el mesodermo, y el endodermo. A partir de estas tres capas embrionarias se forman los diversos órganos y sistemas del cuerpo del animal. En la figura 23-4 se enumeran la procedencia de los distintos órganos y sistemas del hombre. Esta lista puede también aplicarse apropiadamente a otros cordados.

dérmicas especiales. A partir de ellas se desarrollan todas las estructuras constituidas por el mesodermo. El hecho de que en todos estos animales diversos el mesodermo se origina de la misma manera, apoya la idea de que están más estrechamente relacionados que lo que pudieran estarlo con respecto a los equinodermos y cordados.

El proceso de la gastrulación fija el patrón estructural básico del embrión. Las células se localizan en sitios específicos antes de formar los diversos tejidos, órganos y sistemas del organismo. Sin embargo, su construcción implica algo más que la simple migración y distribución de las células en las tres capas germinales. Las células no especializadas del ectodermo, mesodermo y endodermo deben adoptar formas especializadas y organización interna específica para poder desempeñar las funciones del tejido u órgano del cual forman parte. La conversión de células no especializadas en células especializadas se denomina diferenciación.

23-4 DIFERENCIACION

Aunque los estadios finales de la morfogénesis y el proceso de la diferenciación celular se superponen considerablemente, es conveniente distinguir uno y otro proceso. La morfogénesis implica la organización de las células y de las diversas capas y grupos que forman la estructura del cuerpo. Comprende la división celular y el desplazamiento de las células de un lugar a otro dentro del embrión. Aunque las diversas capas de células en la gástrula del embrión de la rana tienen ya determinado su destino, al principio no revelan cuáles van a ser esos destinos ya sea mediante especialización estructural o especialización funcional. Un experimentador cuidadoso puede trasplantar con éxito células de un sitio a otro del embrión, cuando éste se halla en la etapa temprana de la gástrula. Las células trasplantadas pronto se adaptan a su nueva localización y participan en la configuración del órgano correspondiente a ese sitio.

Sin embargo, a medida que el desarrollo embrionario prosigue, las células que lo configuran alcanzan un punto irreversible en su desarrollo. Se hallan ya determinadas a formar un tipo específico de la célula. Paulatinamente adoptan la apariencia y las funciones de los diversos tipos de células discutidos en el Capítulo 8. Mientras esto ocurre se comienza a sintetizar un número pequeño de proteínas características de cada tipo celular y no cualquier otra proteína. Las células del músculo cardíaco en proceso de diferenciación inician la síntesis de una proteína contráctil especial, denominada miosina cardíaca. Los glóbulos rojos, en proceso de diferenciación, inician la síntesis de hemoglobina. A medida que las células del tejido conjuntivo se diferencian están ya determinadas a sintetizar colágena y otras proteínas extracelulares. Y así sucesivamente. Esta determinación hacia una suerte específica parece ocurrir primero en las células mesodérmicas y endodérmicas y luego en las células ectodérmicas.

Aunque los procesos de segmentación, morfogénesis y diferenciación celular pueden ser distinguidos uno de otro, los tres coinciden en un aspecto fundamental. En cada caso, cosas diferentes están siendo elaboradas a partir de cosas iguales. A partir del estadio octocelular de la segmentación del huevo de la rana, las células del polo animal difieren en apariencia y en composición química con respecto a aquéllas del polo vegetal. De la esfera hueca, que constituye la blástula, se originan tres capas embrionarias. A partir de las células no especializadas que conforman estas tres capas de células embrionarias, se forman todas las células diferenciadas del organismo adulto. Además, el desarrollo de todas estas estructuras diversas no ocurre al azar y de manera casual. La distribución precisa de los planes de segmentación, la migración de las células durante la gastrulación y la producción de los numerosos tipos requeridos de células; en el proceso de la diferenciación celular, revela un grado de ordenamiento y organización maravilloso. Ciertamente parece que cada fase del desarrollo embrionario ocurre como si las distintas operaciones estuviesen bajo la orientación de un plan maestro.

Herencia

Introducción

En el breve lapso de una década se echaron los cimientos de nuestros actuales conceptos de herencia y evolución. Charles Darwin, en *El Origen de las Especies* (1859), presentó pruebas y argumentos apoyando el concepto de evolución orgánica y su teoría de la selección natural. Gregor Mendel descubrió las leyes básicas de la herencia en 1866, y Friedrich Miescher descubrió los ácidos nucleicos en 1869. Aunque los puntos de vista de Darwin fueron objeto de amplia discusión y merecieron la aceptación de la mayoría de los biólogos en pocos años, las contribuciones de Mendel y Miescher pasaron inadvertidas. Nuestra actual comprensión de la herencia comenzó realmente en 1900, con el redescubrimiento de las leyes de Mendel y el posterior desarrollo de la compleja ciencia de la genética. De sus experimentos sobre la herencia en guisantes Mendel obtuvo dos inferencias claves: 1) Las unidades de herencia, los genes, existen en pares en los individuos, pero los gametos sólo tienen un gen de cada clase. 2) Durante la formación de óvulos y espermatozoides, cada par de genes se separa independientemente de los miembros de los otros pares de genes; los miembros de los pares están distribuidos al azar en los gametos. La verdad de estas inferencias ha sido demostrada repetidamente.

El interés por los ácidos nucleicos languideció hasta 1950, en que datos químicos y cristalográficos ofrecieron la base para la sugerencia de James Watson y Francis Crick de que la molécula de DNA es una espiral doble. Esto fue seguido de la deducción por Crick (1961) de que tres nucleótidos adyacentes en una cadena de DNA forman un código de tripletes, que especifica un aminoácido particular, y por el análisis del código genético, por Marshall Nirenberg. Desde entonces, se han acumulado pruebas de que el código genético es universal, que el mismo tripleto de nucleótidos especifica un aminoácido dado en las bacterias y en el hombre.

La genética y la evolución han continuado desarrollándose juntas, y nuestra creciente comprensión de la genética de las poblaciones y de la reproducción diferencial ha modernizado el concepto de Darwin sobre la selección natural. Los biólogos moleculares, comparando los detalles de la estructura molecular de proteínas complejas en diferentes especies, están redescubriendo y revalidando las relaciones evolutivas postuladas hace décadas basándose en similitudes y diferencias morfológicas burdas.

No hay alternativa razonable al principio de que todas las especies de plantas y animales que viven actualmente han surgido de especies preexistentes por descendencia con modificación, y esencialmente todos los biólogos se adhieren a esta proposición. Los patrones de semejanzas macroscópicas, microscópicas y moleculares entre los seres vivientes ofrecen fuerte apoyo a la teoría de la evolución. Durante el siglo pasado hubo un explosivo aumento de la información relativa a la biología, estimulado en gran parte por la teoría de la evolución. Toda esta información es compatible con el concepto general de evolución y relaciones evolutivas específicas, y la apoya aún más.

Transmisión genética

La esencia del proceso reproductor estriba en producir una nueva generación de vástagos que se parezcan a sus progenitores, proceso que implica en forma obligada la transferencia de información biológica al nuevo organismo siguiendo la vía óvulo y espermatozoo. El hombre sabe desde hace siglos que "lo semejante engendra lo semejante"; en otras palabras: que los hijos se parecen a los padres, y una de las características originales de los seres vivos es la de reproducir su especie. Esta tendencia de los individuos a parecerse a sus progenitores se llama *herencia*. Aunque el parecido entre padres e hijos sea acusado, no puede decirse que resulte exacto. Los hermanos difieren entre sí y con respecto a los padres en varios aspectos y en grado diverso. Estas diferencias, llamadas precisamente *variaciones*, son también características de los seres vivos. Algunas variaciones son heredadas, o sea motivadas por la segregación de factores hereditarios en la descendencia. Otras no tienen este carácter, sino que son debidas a los efectos de temperatura, alimentación, humedad, iluminación solar y otros factores del ambiente sobre el desarrollo del individuo. Así resulta que los caracteres hereditarios pueden ser modificados en gran medida por el medio en el cual crece el sujeto. La rama de la biología que se ocupa de los fenómenos de herencia y variación, y estudia las leyes que rigen las semejanzas y diferencias entre individuos con ascendientes comunes se llama *genética*. Desde su comienzo a principios del presente siglo, la ciencia de la genética ha progresado con rapidez y actualmente continúa con ritmo acelerado.

Desarrollo de la genética

En los siglos XVIII y XIX se hicieron varios intentos de descubrir cómo se transmiten caracteres específicos de una generación a la siguiente. Un importante descubrimiento lo hizo en 1760 el botánico alemán Kölreuter al cruzar dos especies de tabaco colocando polen de una especie en los estigmas de la otra. Las plantas producto de las semillas resultantes tenían caracteres intermedios entre los de las dos plantas progenitoras. Kölreuter hizo la inferencia lógica de que los caracteres de los padres se transmiten por el polen (espermatozoo) y el óvulo. Sin embargo, él y sus contemporáneos criadores de plantas y animales fueron incapaces de descubrir la naturaleza del mecanismo hereditario, en parte porque la base citológica era desconocida, pero principalmente porque trataron de estudiar la herencia de todos los caracteres de la planta o animal al mismo tiempo.

Gregor Mendel, abad austriaco que crió guisantes en el huerto de su monasterio en Brno, logró descubrir las leyes básicas de la genética donde hibridadores anteriores habían fracasado. Estudió la herencia de caracteres contrastantes; contó y registró los padres y descendencia de cada uno de sus cruzamientos. Su conocimiento de los principios de las matemáticas le permitieron interpretar sus datos y le indujeron a formular la hipótesis de que cada rasgo es determinado por dos factores genéticos.

Mendel tenía varios tipos de plantas de guisante en su huerto y llevó registros de la herencia de siete pares de rasgos claramente contrastantes, como semillas amarillas frente a semillas verdes, semillas redondas frente a semillas arrugadas, vainas verdes frente a vainas amarillas, etc. Cruzando y contando los tipos de descendencia, pudo Mendel descubrir regularidades en el patrón de herencia que habían escapado a criadores anteriores. Cuando cruzó plantas con dos caracteres diferentes, como semillas amarillas y verdes, las plantas de la siguiente generación, la *generación F₁*, fueron parecidas a uno de los dos padres. La segunda generación o *generación F₂*, contenía individuos de ambos tipos progenitores. Cuando contó éstos, halló que los dos tipos de individuos estaban presentes en la *generación F₂* en una razón de aproximadamente 3:1 (fig. 7-1). Por ejemplo (fig. 7-2, cuando cruzó plantas altas con plantas bajas, todos los miembros de la *generación F₁* fueron altos. Cuando se cruzaron dos de estas plantas altas de la primera generación, la *generación F₂* contenía algunas plantas altas y otras bajas (787 altas y 277 bajas). Sin duda, en la primera generación el factor genético (gen) de la poca altura estaba oculto o había sido anulado por el gen de la gran altura. Mendel denominó a este gen de la gran altura "dominante" y al gen de la poca altura "recesivo".

Al descubrir que el cruce de dos plantas de la primera generación producía descendencia en la segunda generación en una razón de tres con el carácter dominante a una con el carácter recesivo, se le ocurrió a Mendel que cada planta debe tener dos factores genéticos, mientras que cada óvulo y espermatozoo sólo tiene uno. La primera generación de plantas altas tenía también dos factores genéticos—uno para las plantas altas y uno para las bajas—, pero el gen alto era "dominante" y estas plantas eran altas. No obstante, cuando estas plantas *F₁* formaron óvulos o espermatozoides, el gen de la gran altura se separaba del gen de la poca altura, por lo que la mitad de los óvulos y la mitad de los espermatozoides contenían un gen "alto" y la mitad un gen "bajo". (Los genes no son altos o bajos, pero hacen que las plantas crezcan con diferentes alturas.) La fecundación al azar de óvulos por espermatozoides condujo a cuatro posibles combinaciones de genes: una con dos altos, *TT*; una con dos bajos, *tt*, y dos con uno alto y uno bajo, *Tt* y *tT*.

El gen alto (*T*) es dominante del bajo (*t*) y, por consiguiente, tres de las cuatro clases de descendencia fueron plantas altas y sólo una fue baja. Se conviene ahora en usar letras mayúsculas para los genes dominantes y minúsculas para los genes recesivos, es decir, *T* para el gen de las plantas altas y *t* para el gen de las plantas bajas.

Los conocimientos matemáticos de Mendel le permitieron reconocer que una razón de 3:1 sería de esperar entre la descendencia si cada planta tuviera dos factores de cualquier carácter dado, en vez de uno solo. Este brillante razonamiento fue confirmado cuando los cromosomas fueron observados y se conocieron los detalles de la mitosis, la meiosis y la fecundación.

Mendel informó sobre sus hallazgos en una reunión de la Sociedad para el Estudio de las Ciencias Naturales, de Brno, y publicó sus resultados en las actas de dicha sociedad. La importancia de sus hallazgos no fue apreciada por otros biólogos de su época, y fueron despreciados por espacio de casi 35 años.

En 1900, Hugo DeVries en Holanda, Karl Correns en Alemania y Erich von Tschermak en Austria, redescubrieron independientemente las leyes de la herencia descritas por Mendel. Al encontrarse un trabajo de Mendel en el que se expresaban claramente estas leyes 35 años antes, dieron crédito a Mendel por su descubrimiento, confirmando su nombre a dos de las leyes fundamentales de la herencia.

En la primera década del siglo actual, experimentos con una gran variedad de plantas y animales, junto con observaciones de la herencia humana, demostraron que estos mismos principios básicos rigen la herencia en todos estos organismos. W. S. Sutton en Estados Unidos y Theodore Boveri en Alemania demostraron que los genes descritos por Mendel estaban situados en los cromosomas del núcleo. Algunos investigadores estudiaron la herencia en ratones, conejos, vacas y pollos, pero el tema favorito de los estudios genéticos fue la mosca de la fruta, *Drosophila*. Estos pequeños insectos tienen un corto ciclo vital de 10 a 14 días, son criados fácilmente en el laboratorio y sólo tienen cuatro pares de cromosomas. En algunos de sus tejidos los cromosomas son muy grandes y los detalles de su estructura pueden estudiarse con el microscopio. Centenares de variaciones heredadas relativas al color de los ojos, forma de las alas y tipos de las cerdas fueron descubiertos y estudiados. Finalmente, fue posible localizar cada gen en un cromosoma específico. T. H. Morgan y sus colaboradores realizaron extensos experimentos que revelaron la base genética de la determinación del sexo y ofrecieron una explicación de ciertos tipos extraños de herencia en los que un rasgo está ligado al sexo del individuo, los llamados rasgos ligados al sexo.

Un progreso aún mayor se realizó en 1927, cuando H. J. Muller demostró que los genes podían ser cambiados, o sea podían sufrir mutaciones, cuando las moscas de la fruta y otros organismos eran expuestos a los rayos X. Esto proporcionó muchos nuevos genes mutantes con los cuales estudiar la herencia. La naturaleza de las mutaciones dio indicios de la naturaleza y estructura de los genes mismos. Estos estudios fueron seguidos en la década de los cuarentas por experimentos para estudiar la relación de los genes y las enzimas. Los investigadores dirigieron su atención al moho del pan, *Neurospora*, en el que podían producirse artificialmente algunos mutantes bioquímicos carentes de alguna enzima específica. En las dos últimas décadas los organismos más utilizados para estudios genéticos han sido la bacteria intestinal *Escherichia coli* y algunos virus bacterianos o bacteriófagos que infectan a esta bacteria. Desde comienzos del siglo actual se ha suscitado un continuo interés por determinar la herencia de rasgos específicos en el hombre y determinar la herencia de rasgos deseables e indeseables en animales domésticos y plantas.

Armados con los recientes conocimientos acerca de los principios de la genética, los genetistas han podido criar casi por encargo ganado vacuno que puede sobrevivir en climas cálidos, vacas que producen gran cantidad de leche con elevado contenido de grasa, gallinas que ponen huevos grandes con cáscara delgada, plantas de maíz y trigo muy resistentes a enfermedades específicas, etcétera.

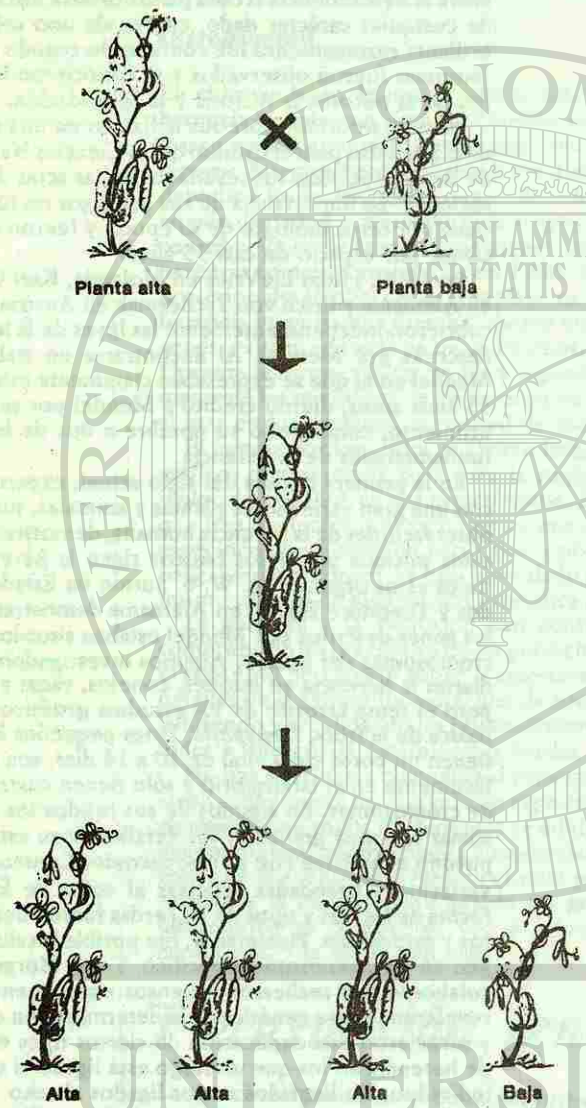


Fig. 7-2 Diagrama ilustrativo de uno de los cruces realizados por Gregor Mendel. Cruzando una planta alta de guisante con otra baja obtuvo una descendencia totalmente alta. Pero cuando esta descendencia fue autopolinizada, la siguiente generación constó de plantas altas y bajas en una razón de 3 : 1.

Cromosomas y genes

Cuando se examina una célula en trance de división con el microscopio de contraste de fase, e incluso si se observa con el microscopio ordinario después de fijada y teñida, podrán distinguirse en el núcleo unos cuerpos alargados teñidos de oscuro llamados cromosomas (fig. 7-3). Cada cromosoma consta de un filamento central, el cromonema, al que acompañan, a lo largo, una sucesión de gránulos a los que se ha dado el nombre de cromómeros. Cada cromosoma posee, en un punto fijo a lo largo de su trayecto, una pequeña zona circular clara, llamada centrómero, el cual regula el movimiento

de los cromosomas durante la división celular. A medida que el cromosoma se acorta y engruesa, inmediatamente antes de la división de la célula, la región del centrómero se acentúa y aparece como una constricción. Los cromosomas sólo son claramente visibles con microscopio de luz en el momento de la división celular. En otras ocasiones sólo son visibles como largos filamentos delgados y finos, con un tinte obscuro, llamados cromatina. Aunque en la mayor parte de organismos no son visibles con el microscopio de luz, hay cromosomas en forma de estructuras muy extendidas pero estructural y funcionalmente distintas que se transmiten entre divisiones celulares sucesivas.

Cada célula de cualquier organismo de todas las especies contiene un número característico de cromosomas. Cada célula del hombre posee exactamente 46 cromosomas (fig. 7-4). Hay muchas otras especies de animales y vegetales cuyas células van también provistas de 46 cromosomas. Pero no es su número lo que diferencia a las diversas especies animales, sino la naturaleza de los factores hereditarios dentro de los cromosomas. Ciertas especies de lombrices cilíndricas únicamente tienen dos cromosomas en cada célula, en tanto ciertos cangrejos albergan más de 200. La cantidad más considerable encontrada ha sido en un radiolario, un protista marino, en el que se han contado 1 600. Las cantidades más corrientes en animales y vegetales están entre 10 y 50; pues las superiores e inferiores son excepcionales.

Los cromosomas se presentan siempre emparejados, de modo que invariablemente se les ve de dos en dos de la misma clase en las células somáticas de animales y vegetales superiores. Así, los 46 que corresponden a la especie humana, consisten realmente en 23 pares distintos. La diferencia consiste en la longitud, forma y ocurrencia de nudos y muescas; en casi todas las especies las variaciones de estos caracteres morfológicos suelen ser suficientes para que los citólogos identifiquen plenamente los diferentes pares.

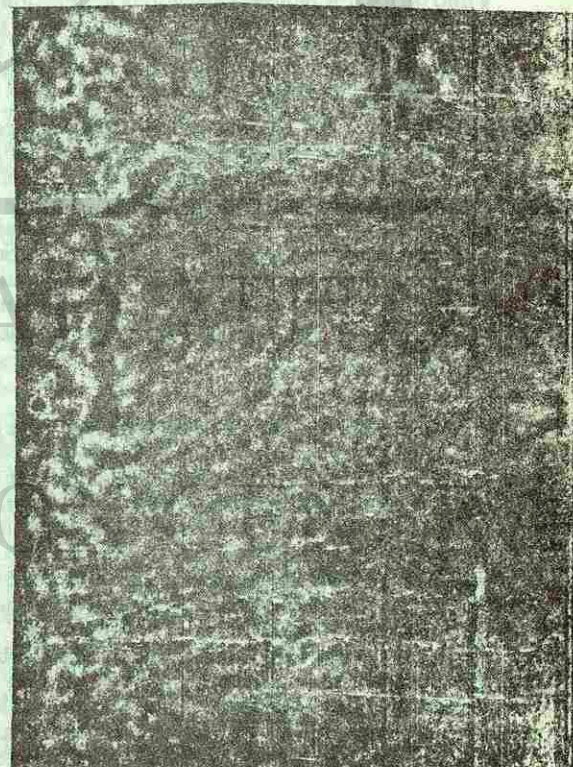


Fig. 7-3 Fotomicrografías de cromosomas del docito de tritón (*Triturus viridescens*, mostrando (A) los cromómeros (puntos oscuros a lo largo del filamento central) x 1 600

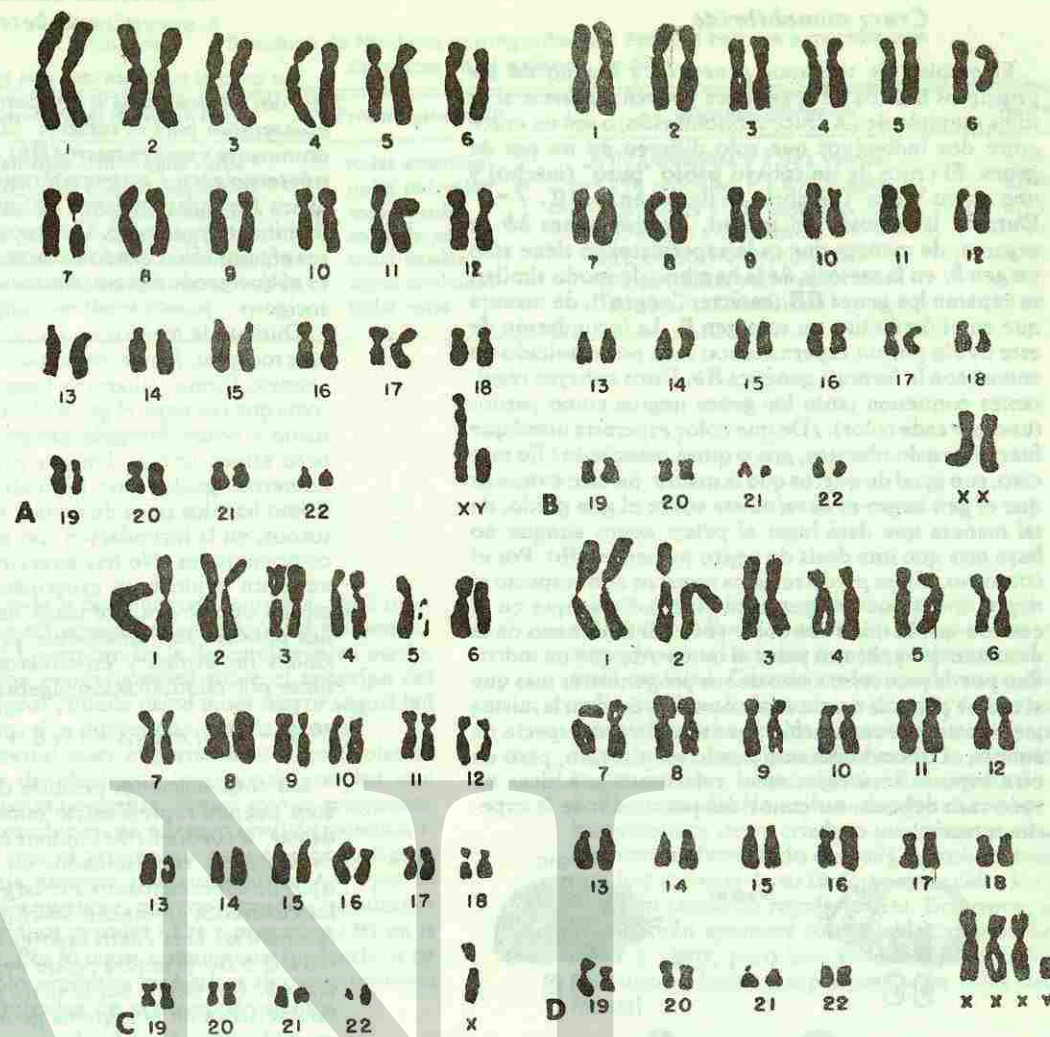


fig. 7-4. Cromosomas en la especie humana. A, en un hombre normal. B, en una mujer normal. C, estado XO de disgenesia gonadal. D, XXXY, ejemplo raro de síndrome de Klinefelter; el individuo con síndrome de Klinefelter típico tiene un molde XXY de cromosomas. (Fotografías cedidas por cortesía del Dr. Melvin Grumbach.)

Genes y alelos

Las leyes de herencia derivan de la acción de los cromosomas en la mitosis, la meiosis y la fecundación. Dentro de cada cromosoma se encuentran numerosos factores hereditarios, llamados genes, cada uno de ellos diferente del resto, cada uno con la misión de controlar uno o más caracteres hereditarios. La gran regularidad del proceso mitótico asegura que cada célula hija tendrá dos de cada serie de cromosomas y, por lo tanto, dos de cada tipo de genes. Al separarse los cromosomas en la meiosis (y recombinarse en la fecundación los genes pares deberán separarse y sucesivamente volver a una nueva recombinación. Cada cromosoma se comporta genéticamente como si estuviese compuesto de un rosario de genes dispuestos en fila. Los miembros de un par homólogo de cromosomas presentan genes dispuestos en un orden similar. El gen de cada carácter está situado en un punto especial del cromosoma llamado locus. Cuando los cromosomas se sinapsan durante la meiosis los homólogos adhieren punto por punto y quizá gen por gen.

La herencia de un carácter puede únicamente estudiarse si es antitético, como los guisantes verdes y amarillos de Mendel, los ojos pardos y azules del hombre, o

el matiz pardo frente al negro del cobayo. Estos rasgos de contraste son heredados y en forma tal que un individuo puede poseer uno u otro pero no ambos, y se denominaron originalmente como caracteres alelomórficos o simplemente alelos. Más recientemente se han empleado como sinónimos los términos gen y alelo. Así se dirá que el gen B respecto a ojos pardos es un alelo de b para ojos azules. En este sentido el término alelo significará que hay dos o más tipos alternantes de genes en un punto específico (locus) del cromosoma. Puede haber una relación simple 1:1 entre un gen determinado y el carácter que controla; o un gen puede participar en el control de dos o más tipos alternantes de genes en un punto específico (locus) del cromosoma. Puede haber una relación simple 1:1 entre un gen determinado y el carácter que controla; o muchos genes pueden cooperar regulando la aparición de un solo carácter. Como veremos en el capítulo siguiente, cada gen es una molécula de DNA en la cual se halla almacenada la información biológica en forma de un código de tripletes seriados de nucleótidos constituyendo la doble hélice de la molécula de DNA. La información de cada gen es "leída" y, en consecuencia, se sintetiza una proteína específica. La presencia de una proteína específica, una enzima por ejemplo, constituye la base química del carácter.

Cruce monohíbrido

El empleo de terminos genéticos y alguno de los principios básicos de la genética podrán ilustrarse si se toma ejemplo de un cruce monohíbrido, o sea un cruce entre dos individuos que sólo difieren en un par de genes. El cruce de un cobayo pardo "puro" (macho) y uno negro "puro" (hembra), se ilustra en la fig. 7-5. Durante la meiosis del macho, los dos genes *bb* se separan, de manera que cada espermatozoo tiene sólo un gen *b*; en la meiosis de la hembra, de modo similar, se separan los genes *BB* (carácter "negro"), de manera que en el óvulo hay un solo gen *B*. La fecundación de este óvulo por un espermatozoo *b* da por resultado un animal con la fórmula genética *Bb*. Estos cobayos resultantes contienen tanto los genes negros como pardos (uno por cada color). ¿De qué color esperaría usted que fueran -pardo oscuro, gris o quizá manchado? En este caso, son igual de negros que la madre. Se dice entonces que el gen negro es *dominante* sobre el gen pardo, de tal manera que dará lugar al pelaje negro aunque no haya más que una dosis de negro presente (*Bb*). Por el contrario, el gen pardo se llama *recesivo* con respecto al negro, o sea que no aparecerá su color más que en el caso de que la dosis sea doble (*bb*). El fenómeno de la dominancia explica en parte el motivo de que un individuo pueda parecerse a uno de sus progenitores más que al otro, a pesar de que ambos contribuyeron en la misma medida en su constitución genética. En una especie de animal, el color dominante puede ser el negro, pero en otra especie será otro; estas relaciones genéticas en todo caso deberán ser conocidas por medio de la experimentación.

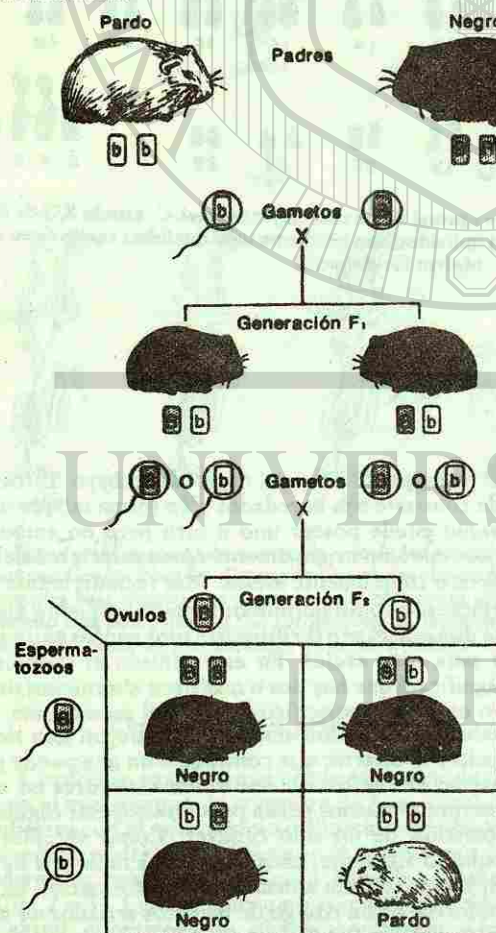


Fig. 7-5 Un cruce monohíbrido, el apareamiento de una raza de cobayos pardos con una raza de cobayos negros. La generación F₁ comprende sólo individuos negros. El apareamiento de dos de éstos produce descendencia a una razón de tres negros por uno pardo.

Organismos homocigotos y organismos heterocigotos

Un animal o planta con dos genes exactamente iguales, dos negros (*BB*) o dos pardos (*bb*), se dice que es *homocigoto* para el carácter. El organismo con un gen dominante y uno recesivo (*Bb*) se dice que es "híbrido" o *heterocigoto*. Con estos términos conocidos podemos ahora formular mejores definiciones con respecto a dominante y recesivo. Gen recesivo es el que producirá sus efectos sólo cuando sea homocigoto, gen dominante es el que producirá sus efectos sea homocigoto o heterocigoto.

Durante la meiosis en las gonadas del cobayo negro heterocigoto, los cromosomas que contiene el gen *B* primero forman sinapsis y luego se separan del cromosoma que contiene el gen *b*, de modo que cada espermatozoo u óvulo formado tienen uno de los dos genes, pero nunca ambos. Unos y otros están formados en números iguales por individuos heterocigotos *Bb*. Como hay dos tipos de óvulos y dos tipos de espermatozoo, en la fecundación son posibles cuatro tipos de combinaciones. No hay atracción especial ni repulsión entre un óvulo y un espermatozoo que contienen el mismo tipo de gen; por tanto, estas cuatro combinaciones posibles son igualmente probables. Las combinaciones de óvulos y espermatozoo pueden determinarse por multiplicación algebraica.

($\frac{1}{2} B + \frac{1}{2} b$) óvulos \times ($\frac{1}{2} B + \frac{1}{2} b$) espermatozoo.

Las combinaciones posibles de óvulos y espermatozoo pueden representarse también en un "tablero de damas" o cuadrado de Punnett (fig. 7-5). Los tipos de óvulos están representados en la parte superior, los tipos de espermatozoo a lo largo del lado izquierdo, y los cuadrados contienen las combinaciones de cigotas resultantes. Tres cuartas partes de la descendencia serán *BB* o *Bb* y, tendrá pelaje negro, y una cuarta parte será *bb*, con pelaje pardo. Esta proporción 3:1 resulta característica de la segunda generación después de un cruce de individuos; fue la obtenida por Mendel en sus experimentos con los guisantes, lo que hoy ha sido plenamente confirmado (cuadro 7-1). La generación con la cual se comienza un experimento determinado se llama P₁ o *generación paterna*. La descendencia de esta generación se llama F₁ o *primera generación filial*. La que resulta como consecuencia del cruce entre los individuos de la misma se llama F₂ o *segunda generación filial*. La generación que resulta del cruce de individuos de la F₂ se llamará F₃, y así sucesivamente.

Fenotipo y genotipo

La configuración de un individuo con respecto a cierto rasgo heredado se conoce como su *fenotipo*. La constitución genética de un organismo, generalmente expresada con símbolos, se llama su *genotipo*. En los cruces antes citados hemos convenido en que la proporción fenotípica de la generación F₂ era de tres cobayos negros por uno pardo (1 *BB* : 2 *Bb* : 1 *bb*). El fenotipo puede ser morfológico (forma, tamaño, color) o fisiológico como la presencia o ausencia de una enzima específica necesaria para el metabolismo de un substrato específico. Los cobayos con los genotipos *BB* y *Bb* son iguales fenotípicamente, puesto que tienen pelaje negro. Un tercio de los cobayos negros de la generación F₂ (negro cruzado con pardo) son homocigotos, *BB*, en tanto los otros dos tercios son heterocigotos, *Bb*. Como los animales, en general, no pueden fertilizarse a sí mismos, ¿cómo piensa usted que el genetista pueda distinguir los cobayos homocigotos (*BB*) y heterocigotos (*Bb*) de piel oscura? Lo hace mediante una *prueba de cruzamiento*, uniendo cada cobayo negro con un cobayo homocigoto pardo (*bb*)

Cuadro 7-1 Resumen de los datos conseguidos por Mendel con sus experimentos de cruces en el guisante de olor

Caracteres de los antecesoros	Primera generación	Segunda generación	Proporción
Semilla amarilla con semilla verde	todas amarillas	6 022 amarillas y 2 001 verdes	3,01:1
Semilla redonda con semilla rugosa	todas redondas	5 474 redondas y 1 850 rugosas	2,96:1
Granos verdes con granos amarillos	todos verdes	428 verdes y 152 amarillos	2,82:1
Tallos largos con tallos cortos	todos largos	787 largos y 277 cortos	2,84:1
Flores axiales con flores terminales	todas axiales	651 axiales y 207 terminales	3,14:1
Granos abultados con granos reducidos	todos abultados	882 abultados y 299 reducidos	2,95:1
Flores rojas con flores blancas	todas rojas	705 rojas y 224 blancas	3,15:1

(fig. 7-6 Si toda la descendencia es negra, ¿qué inferencia haría usted acerca del genotipo del progenitor negro? Si algún miembro de la descendencia es pardo, ¿qué conclusión extraería usted sobre el genotipo del progenitor negro? ¿Puede usted tener mayor seguridad de una de estas dos inferencias que de la otra?

Mendel efectuó tales experimentos y unió plantas heterocigotas de chícharos (guisantes) grandes con otras homocigotas pequeñas. Previó que el progenitor heterocigoto produciría un número igual de gametos *T* y *t*, mientras que el progenitor pequeño homocigoto sólo produciría gametos que contendrían *t*, y, por lo tanto, esto tenía que tener por consecuencia un número igual de individuos grandes (*Tt*) y pequeños (*tt*) en la descendencia. Por lo tanto, como buena hipótesis, la de Mendel no sólo explicaba los hechos sino que permitía prever los resultados de otros experimentos.

Esta prueba es de gran importancia en la crianza o cultivo con fines comerciales de animales o plantas siempre que el criador intente perpetuar una determinada cualidad. Cuando en los criaderos se seleccionan individuos basándose en sus propios fenotipos, el programa de cría no brinda efectos máximos, ya que en esta forma no se establece diferenciación entre individuos homocigotos y heterocigotos. El método de *selección de la descendencia* se basa en que el criador investiga los genotipos de su criadero mediante pruebas de apareamiento observando después la prole obtenida. Si en ésta hay mejoría de su carácter apetecido, los padres se seguirán cruzando regularmente. Dos toros, por ejemplo, podrán aparecer con igualdad de condiciones de salud y vigor, pero uno tendrá hijas con facultad de producción lechera superiores a las hijas del otro semental.

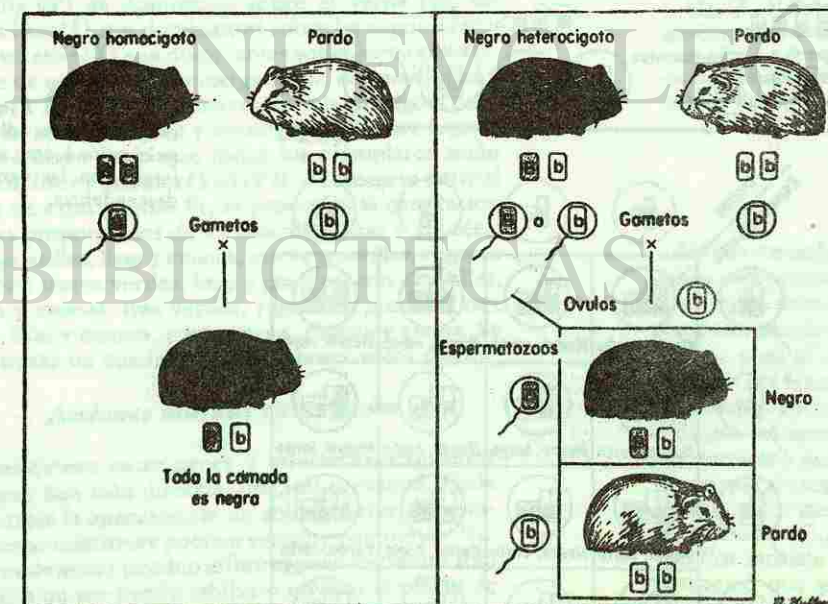


Fig. 7-6 Esquema de cruces experimentales en que un cobayo negro heterocigoto podrá distinguirse de uno igual pero homocigoto. Si éste se cruza con un animal pardo (a la izquierda), la stirpe será negra. Si el apareamiento se hizo con un animal negro heterocigoto y uno pardo (a la derecha), la mitad de la descendencia será negra y la mitad parda.

Dominancia incompleta

De estudios de la herencia de muchos rasgos en una gran variedad de organismos se deduce claramente que un miembro de un par de genes puede que no sea completamente dominante del otro. En realidad, puede ser inapropiado usar los términos "dominante" y "recesivo" en tales casos. Por ejemplo, rojo y blanco son colores comunes de las flores de la maravilla del Perú, planta del género *Mirabilis*. Cada color aparece así en las descendientes de estas plantas cuando son autopolinizadas. ¿Qué color de flores podría esperarse en la descendencia de un cruce entre una planta de flores rojas y otra de flores blancas? Sin saber cuál es la dominante podría predecirse que todas tendrían flores rojas o todas flores blancas. Este cruce lo hizo por primera vez el botánico alemán Karl Correns, quien halló que toda la descendencia F_1 tenía flores rosadas! ¿Cómo puede explicarse esto? ¿Demuestra esto en alguna forma que los supuestos de Mendel acerca de la herencia eran erróneos? Muy al contrario, pues cuando dos de estas plantas de flores rosadas se cruzaron, la descendencia apareció en la razón de una planta de flores rojas a dos de flores rosadas a una de flores blancas. En este caso, como en otros aspectos de la ciencia, el hallazgo de resultados que difieren de los predichos simplemente incita al científico a volver a examinar y modificar sus supuestos para explicar los nuevos resultados excepcionales. Las plantas de flores rosadas son claramente los individuos heterocigotos y ni el gen rojo ni el blanco es completamente dominante. Cuando el hete-

rocigoto tiene un fenotipo intermedio entre los de sus dos padres, los genes se dice que muestran dominancia incompleta o que son *codominantes*. En estos cruces las razones genotípica y fenotípica son idénticas

La dominancia incompleta no es única de la maravilla del Perú. Plantas de guisantes dulces de flores rojas y blancas producen también plantas de flores rosadas cuando se cruzan. En el ganado vacuno y caballar el color rojo de la piel es incompletamente dominante del color blanco. Los individuos heterocigotos tienen piel de color ruano. Si viera usted una yegua blanca amantando a un potro de color ruano, ¿cuál podría suponer que era el color de la piel del padre del potro? ¿Hay más de una respuesta posible?

Leyes de Mendel sobre la segregación y distribución independiente

Frecuentemente, un genetista debe analizar la herencia de dos o más rasgos en el mismo grupo de individuos. Un cruce de individuos que difieren en dos rasgos se llama *cruce dihibrido*. Los principios en que se basan estos problemas y el método para resolverlos son exactamente los mismos en los cruces múltiples que en los monohíbridos. En los primeros es mayor el número de tipos de gametos y más grande el número correspondiente de tipos de cigotos.

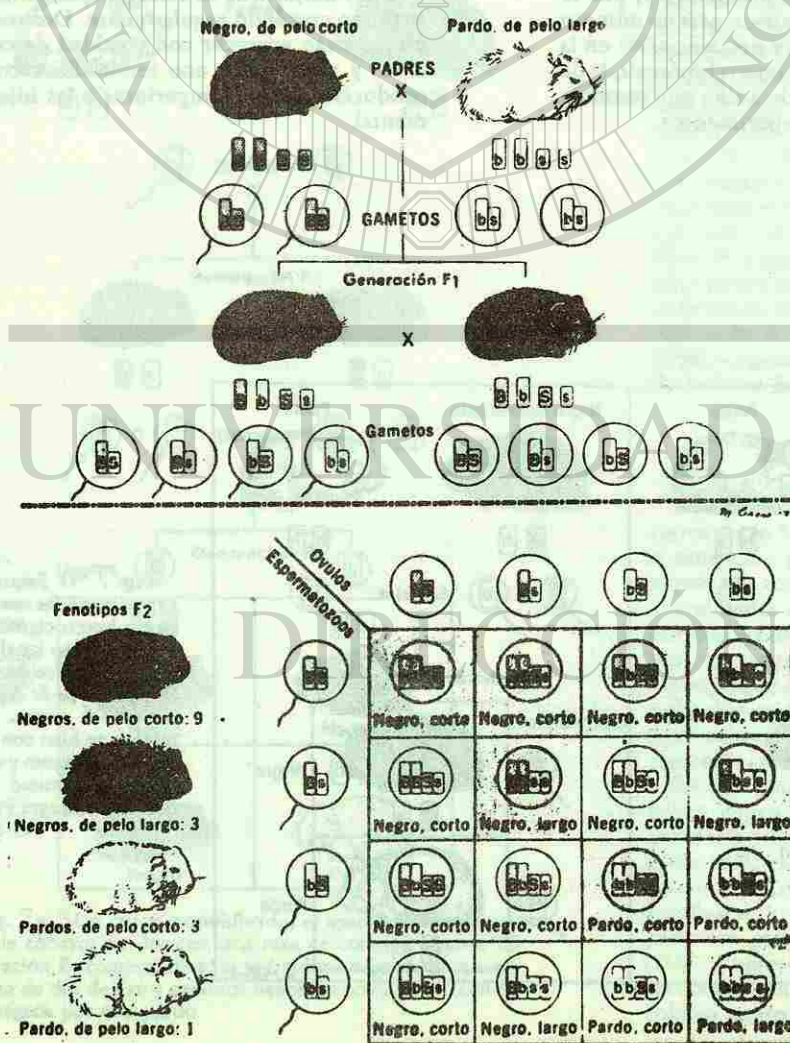


Fig. 7-7 Esquema de un cruce entre un cobayo negro de pelo corto y otro pardo, de pelo largo, con las variedades de la descendencia.

Cuando dos pares de genes estén situados en dos cromosomas diferentes (no homólogos), cada par se hereda con independencia del otro. Cada par se separa del otro durante el mecanismo de la meiosis. Si se cruza un cobayo negro de pelo corto (BBSS, el pelo corto es dominante con respecto al largo) con otro de pelo largo (bbss), el primero produce gametos todos ellos BS, en tanto el segundo sólo producirá gametos bs. Cada gameto contiene uno y únicamente uno de cada tipo de gen. La unión de gametos BS con gametos bs da lugar a individuos todos ellos con el genotipo BbSs. Toda la descendencia es heterocigota para el color y longitud del pelo, todos fenotípicamente negros y con pelo corto.

Sin embargo, si se cruzan dos individuos F_1 , cada uno produce cuatro clases de gametos en números iguales (BS, bS, bS, bs); de manera que en los cigotos son posibles 16 combinaciones fig. 7-7 Habrá en este grupo nueve probabilidades entre 16 de que aparezca un ejemplar negro y de pelo corto; tres de que sea negro de pelo largo, tres de que sea pardo de pelo corto, y una de que sea pardo de pelo largo.

La primera ley de Mendel, llamada a veces ley de pureza de los gametos o ley de segregación, se ilustra por el cruce de los cobayos, negro y pardo, como explicamos antes, y que puede definirse así: los genes se encuentran a pares en los individuos, pero en la formación de los gametos cada gen se segrega o separa del otro miembro del par, y pasa a un gameto diferente, de modo que cada gameto tiene uno, y solamente uno, de cada tipo de gen. La segunda ley de Mendel ley de la segregación independiente se pone de relieve por este segundo cruce. Esta ley establece que los miembros de un par de genes se separan o segregan de cada uno de los otros en la meiosis con independencia de lo que hagan otros pares, de modo que se reparten al azar en el gameto resultante. Dicho de otro modo, la segregación de los genes B-b es independiente de la de los genes S-s. Esta ley no se aplica si los dos pares de genes están situados en el mismo par de cromosomas.

De la misma manera se resolverán los problemas en los que figuran tres pares de genes. Un individuo heterocigoto para tres pares de genes localizados en diferentes pares de cromosomas dará ocho tipos de gametos en cantidades iguales. La unión de estos ocho tipos de óvulos y ocho tipos de espermatozoides dará lugar a 64 tipos posibles de cigotos en la generación F_2 . En los guisantes, como demostró Mendel, el color amarillo de la semilla (Y) es dominante sobre el verde (y); las semillas lisas (S) son dominantes sobre las rugosas (s) y las plantas altas (T) son dominantes sobre las enanas (t). El cruce de una planta homocigota alta, de semilla lisa y amarilla (YYSSTT), con una también homocigota pero enana, de semilla rugosa y verde (yyss tt), dará lugar a una generación en la que todos los ejemplares serán amarillos, lisos y grandes (YySsTt). Al cruzarse entre sí algunas de estas plantas F_1 , se producirá la generación F_2 en las proporciones de 27 amarillos, lisos y grandes; nueve amarillos, lisos y enanos; nueve amarillos, rugosos y grandes; nueve verdes, lisos y grandes; tres amarillos, rugosos y enanos; tres verdes, rugosos y grandes; tres verdes, lisos y enanos, y una verde, rugosa y enana. Se puede trazar un cuadro para corroborar estos datos.

Acciones mutuas entre genes

Las relaciones entre genes y caracteres, expuestas hasta aquí, han sido directas, precisas y exactas. Cada gen controla la aparición de un solo carácter. Sin embargo, estas relaciones pueden ser muy complejas. Varios pares de genes pueden influirse para afectar un solo carácter, o un par puede inhibir o invertir el efecto de otro par de genes, o un gen dado puede producir efectos distintos cuando se cambia de algún modo el medio

ambiente. En cada ocasión los genes se heredan como unidades, pero la interacción puede dar lugar al carácter. Las relaciones bioquímicas entre gen y carácter se expondrán con más detalle en el próximo capítulo.

Uno de los ejemplos más sencillos de la acción mutua entre genes es el de la herencia de las crestas en las aves de corral. El gen de la misma en rosetón (R) es dominante del de la cresta sencilla (r). Otro par de genes regula la herencia de la cresta moñuda, P, frente a la cresta sencilla, p. Resulta que un pollo con cresta sencilla debe tener el genotipo pprr; uno con cresta moñuda, el PPrr o el Pprr; el de cresta en rosetón, el ppRR o el ppRr fig. 7-8 Si un gallo monocigoto con cresta moñuda se cruza con un homocigoto con cresta en rosetón, la descendencia no heredará ninguno de estos caracteres, sino otro completamente distinto llamado cresta en coliflor. El fenotipo de ésta se produce siempre que un ave de corral tiene uno o dos genes R más uno o dos genes P. ¿Qué predeciría usted sobre los tipos de crestas entre la descendencia del cruce de un gallo y una gallina heterocigotos de cresta en forma de nogal, PpRr?

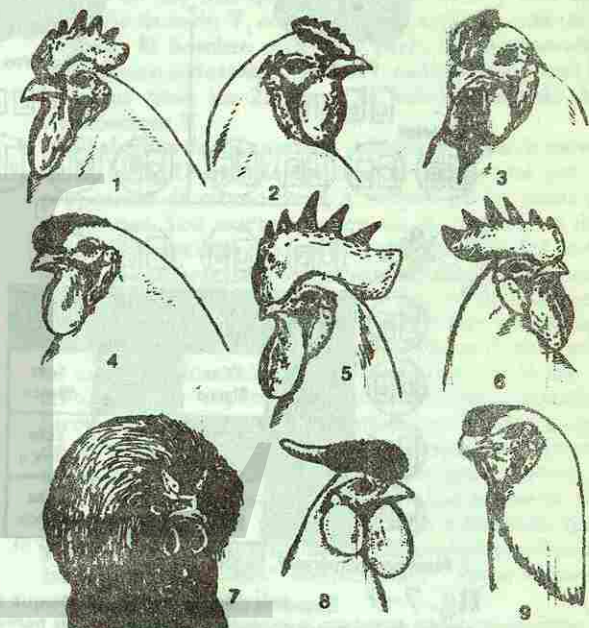


Fig. 7-8 Cabezas de gallos con diferentes tipos de cresta genéticamente obtenidos. 1, 5 y 6, Cresta sencilla; 2 y 3, cresta moñuda; 4 y 8 cresta en rosetón; 7, cresta en forma de V. 9, cresta aframbuesada. (Por cortesía del Departamento de Agricultura de Estados Unidos.)

Genes complementarios. Dos pares de genes heredados independientemente pueden influirse de manera que ningún dominante ejerza su acción si el otro no está presente, por lo que se han llamado *genes complementarios*, pues el uno "complementa" al otro en la producción del fenotipo. La presencia de los dos dominantes produce un carácter; el carácter alternativo es producido por la ausencia de uno o de ambos. Con sus experimentos con guisantes de olor, Bateson y Punnett hallaron que al cruzar dos razas con flor blanca se obtenían hijos con flor morada. Al cruzar dos plantas moradas de la generación F_1 , el resultado era, en F_2 , nueve plantas con flor morada y siete con flor blanca fig. 7-9. Se demostró que en el caso participaban dos pares de genes: un gen C prepara una fase para la producción de material blanco, del cual puede obtenerse pigmento

morado gracias a la acción de una enzima producida por el segundo gen (E). El recesivo homocigoto *ee* no puede sintetizar dicha materia, en tanto el recesivo homocigoto *cc* carece de la enzima para convertir dicha materia en pigmento morado. Se puede obtener una raza fija de plantas con flor morada si se seleccionan y cruzan las del tipo *CCEE*.

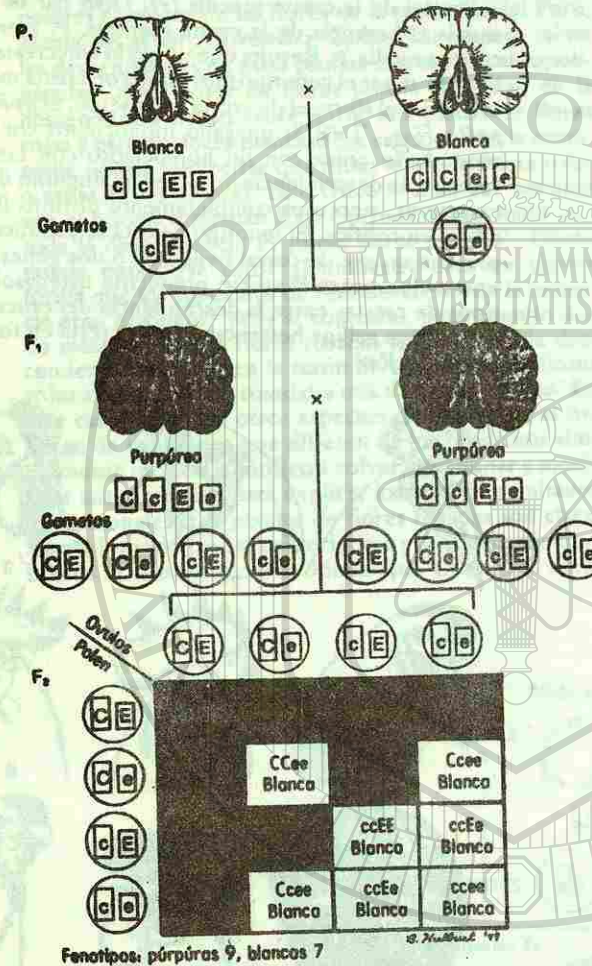


Fig. 7-9 Esquema de unos cruces en los que se ilustra la acción de los genes complementarios, los dos pares que regulan el color de las flores del guisante de olor. Se notará que para una flor coloreada, la planta debe tener por lo menos un gen C y uno E.

Genes suplementarios. Se da este nombre a dos pares de genes independientes que interactúan en tal forma que uno, dominante, producirá su efecto aunque el otro esté o no esté presente, pero el segundo sólo lo producirá en presencia del otro; son los denominados genes suplementarios. En el cobayo, además de los genes *B* y *b* para los pelajes negro y pardo, respectivamente antes descritos, el gen *C* produce una enzima que convierte un precursor incoloro en pigmento melanina, por lo que es necesaria para la producción de cualquier clase de pigmento. El sujeto homocigoto recesivo *cc* carece de la enzima, no produce melanina y el animal es lo que se llama un *albino*, con ojos rosados, cualquiera que sea la combinación presente de genes *B* y *b*. Si un albino con el genotipo *ccBB* se cruza con un cobayo

pardo *CCbb*, la generación *F*₁ será toda ella negra (*CcBb*); al cruzar estos animales, la proporción de la nueva generación será de nueve negros, tres pardos y cuatro albinos. Será instructivo trazar otro cuadro para comprobarlo.

Los problemas descritos en este texto son obviamente de los más sencillos que se plantean a los genetistas. Muchos rasgos son regidos por multitud de genes que actúan unos en otros y con el medio ambiente produciendo el fenotipo final. La ordenación de estas interacciones plantea al genetista muchos problemas difíciles. Para la producción del color de los conejos corrientes intervienen 12 genes, son más de 100 genes los que intervienen en el color y forma de los ojos de las moscas de la fruta.

Herencia multifactorial

Muchos caracteres del hombre, como talla, forma del cuerpo, color de la piel e inteligencia, así como algunos de valor comercial, como producción de leche en los vacunos, de huevo en las gallinas, el tamaño de ciertos frutos y otros muchos, no pueden separarse como una variedad aparte, pues no se heredan en relación con un simple par de genes. Varios, quizá muchos pares de genes distintos afectan cada carácter. Se aplica entonces el término de *herencia multifactorial* en el caso de que dos o más pares de genes independientes afecten al mismo carácter y en forma que podríamos llamar de agregación. Uno de los ejemplos clásicos es la herencia del color en el hombre, estudiada especialmente por Davenport, en Jamaica. Dicho autor encontró que dos principales pares de genes intervienen en este carácter, llamados por él *A-a* y *B-b*. Las mayúsculas representan los genes que producen la piel negra, de modo que cuantas más mayúsculas hay en la fórmula, más subido será el color, lo que significa que los genes afectan el carácter en forma aditiva. Un negro puro tiene cuatro genes dominantes (*AABB*), en tanto un caucásico tiene cuatro genes recesivos (*aabb*). La descendencia *F*₁ de un cruce entre *aabb* y *AABB* será totalmente *AaBb* y tendrá un color intermedio, denominado *mulato*. El cruce de dos mulatos produce mucha variedad de tonos de piel, desde negros como el abuelo negro hasta el blanco como el abuelo blanco (cuadro 7-10).

En resumen, los cruces multifactoriales se caracterizan por una generación *F*₁ con tonos intermedios con respecto a los padres, y una generación *F*₂, la cual muestra gran variación entre los dos tipos progenitores. La mayor parte de la generación *F*₂ tiene algún fenotipo intermedio y solamente unos pocos presentan los caracteres de algún abuelo. De las 16 combinaciones genéticas posibles después del cruce de un *AaBb* con una *AaBb*, sólo una (*AABB*) será tan negra como el abuelo.

Cuadro 7-10 Herencia multifactorial del color de la piel en el hombre

Padres	<i>AaBb</i> (mulato)	x	<i>AaBb</i> (mulato)
Gametos	<i>AB Ab aB ab</i>		<i>AB Ab aB ab</i>
Descendencia:			
1	con cuatro dominantes - <i>AABB</i> -		fenotípicamente negro
4	con tres dominantes - <i>2 AaBB</i> y <i>2 AABb</i> -		fenotípicamente "oscuro"
6	con dos dominantes - <i>4 AaBb</i> , <i>1 AAbb</i> , <i>1 aaBB</i> -		fenotípicamente mulato
4	con un dominante - <i>2 Aabb</i> , <i>2 aABb</i> -		fenotípicamente "tono negroide"
1	sin dominante - <i>aabb</i> -		fenotípicamente blanco

y solo una (*aabb*) será tan blanca como el antecesor blanco. Los genes *A* y *B* producen aproximadamente el mismo oscurecimiento de la piel, de modo que los genotipos *AaBb*, *AABb* y *aaBB* darán mulatos aproximadamente de igual tono.

El color de la piel en el hombre es ejemplo bastante sencillo de herencia multifactorial porque únicamente intervienen dos pares principales de genes. La herencia de la talla es un fenómeno más complejo en el que intervienen quizá más de 10 pares de genes. La talla alta es recesiva con respecto a la talla baja, de manera que cuantas más letras mayúsculas concurren en un genotipo, más bajo será el sujeto. Debido al elevado número de pares de genes involucrados y también a causa de que la talla es modificada por gran variedad de factores ambientales, la estatura de un individuo puede variar de 135 a 215 cm. Si se midiera la talla de un millar de estadounidenses tomados al azar, se encontraría que la mayoría mide aproximadamente 170 cm, y sólo algunos tienen tallas extremas que fluctúan entre 135 y 215 cm. Si se expresa gráficamente, el resultado es una curva en forma de campana llamada *curva de distribución normal* (fig. 7-11). Si medimos la talla de mil mujeres estadounidenses adultas y disponemos los datos de la misma manera, generarán una curva de forma similar, pero la media será menor; las mujeres, en promedio, son de menor talla que los varones. Si medimos las tallas de mil varones y mil mujeres, ¿qué tipo de curva se produciría con los datos?

Todos los seres vivos presentan variaciones que en su mayoría pueden distribuirse en una curva similar. Si se mide la longitud de un millar de conchas de un determinado molusco marino o se cuenta la cantidad de granos en las mazorcas de maíz, o los lechones de gran número de camadas, o el peso de un millar de huevos de gallina, se hallará en cada contingencia una curva normal de distribución, con variaciones extremas causadas por factores hereditarios, por acciones ambientales o por am-

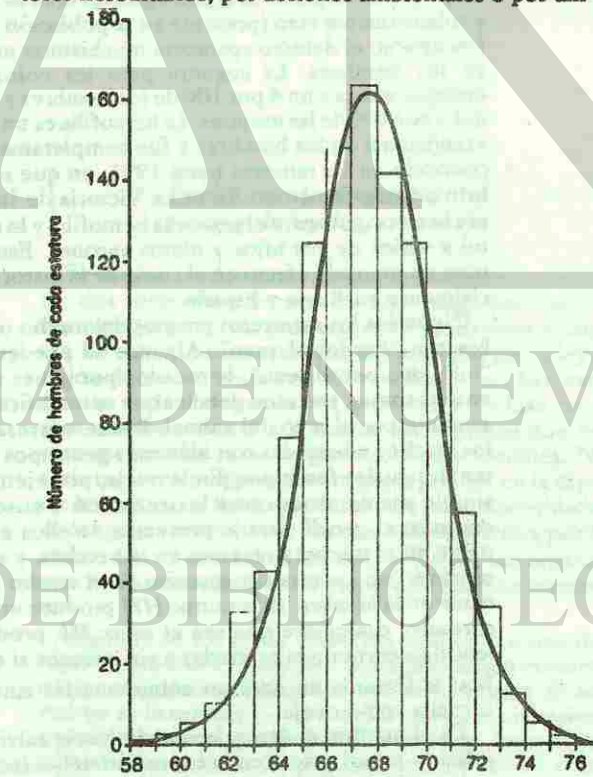


Fig. 7-11 Ejemplo de "curva normal" o curva de distribución con las tallas de 1 083 adultos blancos del sexo masculino. Los rectángulos indican el verdadero número de hombres cuyas tallas estaban dentro de la unidad respectiva. Por ejemplo, hubo 163 hombres entre 1.70 y 1.72 m. La curva señala promedios y desviaciones límites de cada porción de datos.

bos. ¿Cómo pueden los genetistas establecer una raza vacas que den más leche o un cepa de gallinas que pongan huevos mayores, o de maíz con mayores granos por mazorca? Seleccionan los ejemplares que se acercan más al fenotipo ideal, usado en cruces sucesivos que gradualmente producen generaciones con el carácter comercialmente deseable, o sea que buscan una cepa homocigota que comprenda todos los factores dominantes (o recesivos) necesarios para mantener dicha particularidad. Es evidente el límite de la eficacia completa de estos procedimientos selectivos; si una cepa es homocigota para todos los factores involucrados, los cruces selectivos ulteriores no podrán mejorar la cantidad deseada.

Determinación genética del sexo

Los cromosomas sexuales son excepción a la regla general de que todos los pares homólogos de cromosomas son idénticos en forma y tamaño. En las hembras de muchas especies se encuentran dos cromosomas del sexo idénticos, llamados cromosomas X, pero en el macho no hay más que un cromosoma X y uno más pequeño llamado Y, con el cual hay sinapsis durante la meiosis. El hombre posee 22 pares de cromosomas ordinarios o autosomas, más un cromosoma X y uno Y; la mujer tiene los 22 pares de autosomas, más dos cromosomas X.

En algunos de los animales inferiores, como la mosca de la fruta, *Drosophila*, el sexo se determina por la proporción de cromosomas X respecto a los pares de autosomas. Los machos tienen un X respecto a dos pares de autosomas haploides, proporción de 1:2 (o de 0.5). Las hembras tienen dos cromosomas X y dos pares de autosomas, proporción de 1.0. Es posible criar moscas anómalas con un cromosoma X y tres autosomas, con proporción de 0.33; estos ejemplares tienen todas las características masculinas exageradas, por lo que se les ha llamado "supermachos". También ha sido posible formar individuos con tres cromosomas X y dos grupos de autosomas (proporción 1.5), con todas las propiedades femeninas exageradas y que, por igual motivo, se han denominado "superhembras". Los animales con dos cromosomas X y tres grupos de autosomas (proporción 0.67) presentan características intermedias entre macho y hembra "intersexuales". Estos animales artificiales son estériles.

En la especie humana y acaso en otros mamíferos, la masculinidad es determinada en gran parte por la presencia del cromosoma Y. El sujeto con la constitución XXY puede considerarse como varón casi normal en su aspecto externo, pero con gónadas subdesarrolladas (síndrome de Klinefelter). El individuo con un cromosoma X pero sin cromosoma Y tiene el aspecto de una mujer no madura (síndrome de Turner).

En especies como el hombre y la mosca de la fruta, en las cuales el macho normal tiene un cromosoma X y otro Y, se producen dos tipos de espermas: la mitad contiene un cromosoma X y la otra mitad un cromosoma Y. Todos los óvulos poseen un cromosoma X. La fecundación de un óvulo con X por un espermatozoo portador de X da lugar a un cigoto XX, o sea una hembra. La fecundación de un óvulo X por un espermatozoo portador de Y produce un cigoto XY, o sea varón. Como hay igual número de espermatozoo portadores de X y Y, respectivamente, nacen igual número de individuos aproximadamente de cada sexo. Sin embargo, nacen unos 106 niños por cada 100 niñas y se calcula que esta diferencia a favor del sexo masculino es todavía mayor en la concepción. La explicación posible sería que el cromosoma Y es algo más pequeño que el X, por lo que el espermatozoo que lleva al primero resultará más ligero y capaz de avanzar mejor que su

antagonista, con lo que ganaría la carrera para alcanzar el óvulo en algo más que en la mitad del tiempo.

Este mecanismo XY de la determinación del sexo se supone similar en todas las especies animales y vegetales de reproducción sexual. En las aves e insectos lepidópteros (mariposas), el mecanismo es inverso; los machos son XX y las hembras XY. Los cromosomas sexuales han sido diferenciados en algunas plantas, especialmente la fresa y posiblemente en otras. En muchas especies en que los órganos de los dos sexos están en un mismo individuo (hermafroditas si son animales y monoécicos si son vegetales), los cromosomas del sexo no se han encontrado.

En 1949, M. L. Barr descubrió que algunas células presentaban una "mancha de cromatina", cuerpo de Barr, en el borde del núcleo (fig. 7-12). Se observaron estas células más netamente en la piel y en la mucosa bucal humana. Investigaciones ulteriores revelaron que las células provistas de mancha procedían de hembras, mientras que las que carecían de ella derivaban de varones. Por medio de esta característica es posible verificar el "sexo nuclear" del individuo y determinar si un sujeto es genéticamente macho o hembra.

Se ha comprobado que esta mancha representa uno de los dos cromosomas X, más denso y teñido más intensamente. El otro cromosoma X se parece a los autosomas y, durante la interfase, es un filamento tenso no visible con el microscopio de luz. Estos y otros datos han permitido a Mary Lyon postular que sólo uno de los cromosomas X de la hembra es activo y que el otro es inactivo. Parece que el azar decide cuál de los dos cromosomas será inactivo en una célula dada, y las células del cuerpo de la mujer son de dos tipos en los cuales uno u otro cromosoma X es inactivo. Como los dos cromosomas X pueden tener complementos genéticos diferentes, las células de una mujer pueden diferir en cuanto a los genes eficaces presentes. En el ratón y en el gato que tienen varios genes ligados al sexo para ciertos colores de pelaje, la hembra heterocigota para tales genes puede presentar manchas de un color de pelo en medio de áreas de otro color. Este fenómeno, llamado variegación, es evidente en los gatos de piel de tortuga. Esta inactivación de un cromosoma X ocurre al principio del desarrollo embrionario, y después toda la descendencia de esta célula tendrá el mismo cromosoma X inactivo. Aunque un cromosoma X parezca ser inactivo, se producen anomalías manifiestas del desarrollo cuando falta un cromosoma X del complemento cromosómico de la célula (ejemplo, el estado XO del síndrome de Turner).

Caracteres ligados al sexo e influidos por el sexo

El cromosoma humano X contiene muchos genes, en tanto el Y sólo unos pocos, que son fundamentalmente los genes de la masculinidad. Los caracteres controlados por genes localizados en el cromosoma X se llaman *ligados al sexo* porque se heredan en conjunción con el mismo. La descendencia masculina lleva un solo cromosoma X y, por consiguiente, todos sus genes para caracteres ligados al sexo proceden de la madre. La mujer recibe un X del padre y uno de la madre. Los varones, con sólo un cromosoma X, tienen únicamente uno de cada tipo de gen localizado en dicho cromosoma X.

El color normal de los ojos de la mosca de la fruta es rojo oscuro, aunque hay variedades de ojos blancos. Los genes para el color rojo de los ojos están situados en el cromosoma X, de modo que se encuentran ligados al sexo. El cromosoma Y no contiene gen para el color de los ojos. El varón, poseyendo un solo gen para cualquier rasgo ligado con el sexo, no puede ser homocigoto o heterocigoto, pero se denomina *hemocigoto* para cualquier gen situado en el cromosoma X. Para evitar confusión, el genotipo masculino se describe con la Y

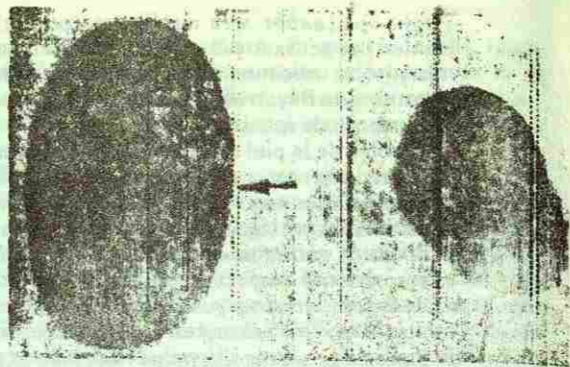


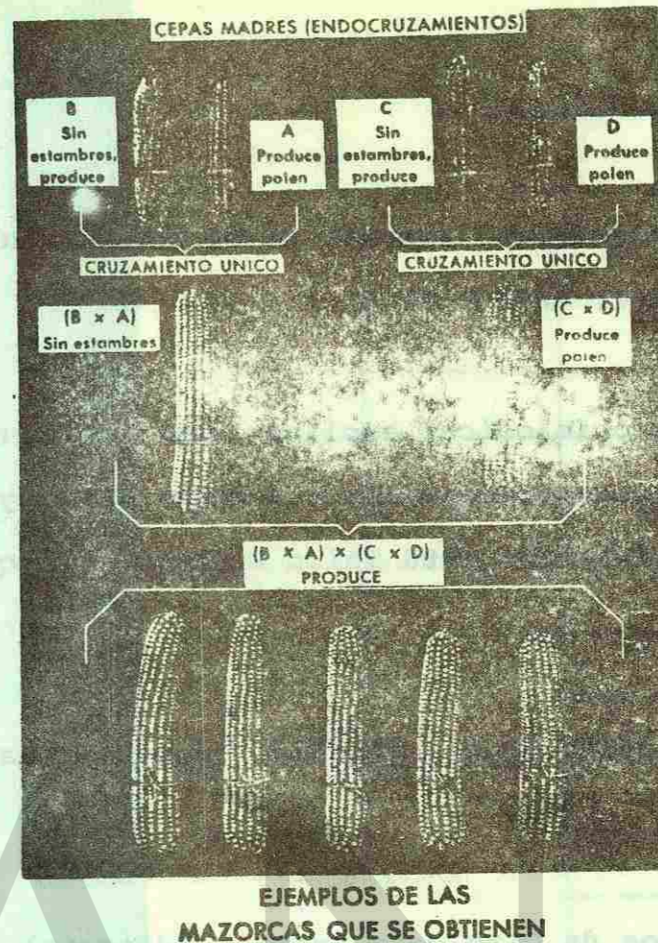
Fig. 7-12 Cromatina sexual en fibroblastos humanos cultivados procedentes de la piel de una mujer. Las flechas señalan la mancha de cromatina en la periferia de cada núcleo. (Feulgen, $\times 2\ 200$.) (Por cortesía de la Dr. Ursula Mittwoch, Galton Laboratory, University College, London.)

presente. El color rojo (*R*) es dominante sobre el color blanco (*r*). Si una hembra homocigota de ojo rojo se cruza con un macho de ojo blanco ($RR \times rY$), la descendencia tiene ojos rojos en su totalidad. Las hembras de la misma son Rr , en tanto los machos son RY . Si se cruza una hembra de ojo blanco con un macho de ojo rojo ($rr \times RY$), aparece una generación de hembras de ojo rojo Rr , y machos de ojo blanco, rY .

Los genes humanos para hemofilia y para ceguera de los colores se localizan en el cromosoma X, y la herencia de estos caracteres está ligada al sexo. La hemofilia es una enfermedad en la que hay defecto de formación de tromboplastina, por carencia de la llamada globulina antihemofílica; la sangre de estos pacientes no coagula bien, de modo que sangran profusamente incluso por un pequeño rasguño. Si el gen ligado al sexo es recesivo y relativamente raro (presente en la población con baja frecuencia) el defecto aparecerá muchísimas más veces en los hombres. La ceguera para los colores, por ejemplo, afecta a un 4 por 100 de los hombres y a menos del 1 por 100 de las mujeres. La hemofilia es un carácter excepcional en los hombres y fue completamente desconocido en las mujeres hasta 1951, en que se descubrió un caso femenino. La reina Victoria de Inglaterra era heterocigota para el gen de la hemofilia y lo transmitió a varios de sus hijos y nietos varones. Este hecho tuvo un marcado efecto en el curso de la historia, especialmente en Rusia y España.

No todos los caracteres propios del macho o la hembra son "ligados al sexo". Algunos se pueden llamar "influidos por el sexo", heredados por genes situados en autosomas, pero con detalles que se modifican precisamente por el sexo del animal. Puede expresarse que los machos y hembras con idénticos genotipos presentan desiguales fenotipos. En la oveja, por ejemplo, un simple par de genes causa la ocurrencia o ausencia de cuernos; el gen *H* para la presencia de ellos es dominante en el macho y recesivo en la hembra, y su alelo-morfo *h* (sin cuernos) es recesivo en el macho y dominante en la hembra. El genotipo HH produce un animal cornudo, cualquiera que sea el sexo; Hh produce un fenotipo cornudo si es macho y sin cuernos si es hembra; la fórmula hh dará un animal macho tanto si es carnero como oveja.

En el hombre el gen relacionado con la calvicie está influido por el sexo, con la expresión del defecto alterada por la cantidad presente de hormona sexual masculina. Hay muchos más hombres calvos que mujeres debido a que basta un gen al hombre para que pierda su cabello, en tanto se necesitan dos en la mujer. Debe recordarse que no todos los tipos de calvicie son hereditarios, pues hay casos debidos a enfermedad y otros factores.



EJEMPLOS DE LAS MAZORCAS QUE SE OBTIENEN

Endogamia, exogamia y vigor híbrido

Se acepta corrientemente que la *endogamia* (cruce de dos individuos emparentados, como hermano y hermana), es nociva, productora de monstruos e idiotas. En ciertos países está incluso prohibido por la ley la unión de primo hermanos. Sin embargo, no hay nada dañoso en la endogamia por sí misma, e incluso recurren constantemente a la misma los expertos que desean mejorar las razas de ganado, maíz y melones. No sería tampoco un procedimiento perjudicial en la especie humana si no fuera que aumentan las probabilidades de los genes recesivos de hacerse monocigotos y por lo mismo tomar expresión fenotípica. Todos los organismos son heterocigotos con respecto a muchos caracteres.

Algunos de los genes recesivos ocultos podrían dar lugar a cualidades favorables, aunque también es cierto que otros podrían dar lugar a otras perjudiciales. Si una estirpe es heterocigota para varios caracteres recesivos deseables, la endogamia podrá mejorarla, pero si los mismos son indeseables seguramente los cruces entre parientes harán que aparezcan fenotípicamente. La endogamia humana aumenta la frecuencia de defectos presentes al nacer, denominados *anomalías congénitas*.

El apareamiento de ejemplares completamente ajenos, conocido por *exogamia*, con frecuencia produce un linaje mucho mejor que el de los ascendientes,

fenómeno denominado *vigor híbrido*. La mula, animal híbrido que resulta del cruce del caballo con la burra, es una bestia fuerte y resistente, mejor adaptada para ciertos trabajos que cualquiera de los dos procreadores. La mayor parte del maíz cultivado en Estados Unidos es de variedades híbridas especiales obtenidas por su Departamento de Agricultura de cuatro razas diferentes (fig. 7-13). Cada año la semilla para lograr uniformemente dicho maíz tiene que ser obtenida con los mismos cruces, pues el híbrido, por su carácter heterocigoto, dará lugar a gran variedad de formas, ninguna de las cuales igualaría las condiciones favorables del híbrido original.

El vigor híbrido puede ser explicado de la manera siguiente: cada una de las variedades de maíz es homocigota con respecto a ciertos genes recesivos indeseables, pero dos razas cualesquiera son homocigotas para diferentes genes indeseables. Cada raza contiene genes dominantes para enmascarar los genes recesivos indeseables de la otra raza. Una raza podría tener el genotipo $AAbbCCdd$ y otra raza el genotipo $aabbCcDD$. Las letras mayúsculas representan genes dominantes de rasgos deseables y las minúsculas representan genes recesivos de rasgos indeseables. El linaje híbrido con el genotipo $AaBbCcDd$ combinaría todos los caracteres deseables y ninguno de los indeseables de los dos cepas progenitoras. La situación genética de un maíz híbrido es indudablemente mucho más favorable que la de cualquiera de sus ascendientes.

BIBLIOGRAFIA

1. Alexander, Gordon y Alexander, Douglas G. *Biología*. CECSA.
2da. Edición en español. México 1977.
2. Benson, Harold J. *Microbiological applications: a laboratory manual in general microbiology*. Wm. C. Brown Company Publishers, Collage División. 1980 Third Edition. Dubuque, Iowa, U.S.A.
3. Kimball, John W. *Biología*. Fondo Educativo Interamericano. México 1971.
4. Maillet, M. *Fundamentos de Citología Animal*. Editorial Alhambria. México 1975.
5. Moore, John A. y Degenhardt, Eduard F. *Biología: Unidad, Diversidad y Continuidad de los seres vivos*. Editorial CECSA. 2da. edición. México 1968.
6. Nason, Alvin. *Biología*. Editorial LIMUSA. México, 1980.
7. Nelson, Gideon E., Robinson, Gerald G. y Boolootian, Richard A. *Conceptos Fundamentales de Biología*. Edit. LIMUSA. 4ta. reimpresión. México 1975.
8. Smallwood, William L. y Green, Edna R. *Biología*. Publicaciones Cultural, S.A. 8ª reimpresión. México 1977.
9. Wcisz, Paul B. *Biología*. Ediciones OMEGA. 4ta. Edición. México 1965.

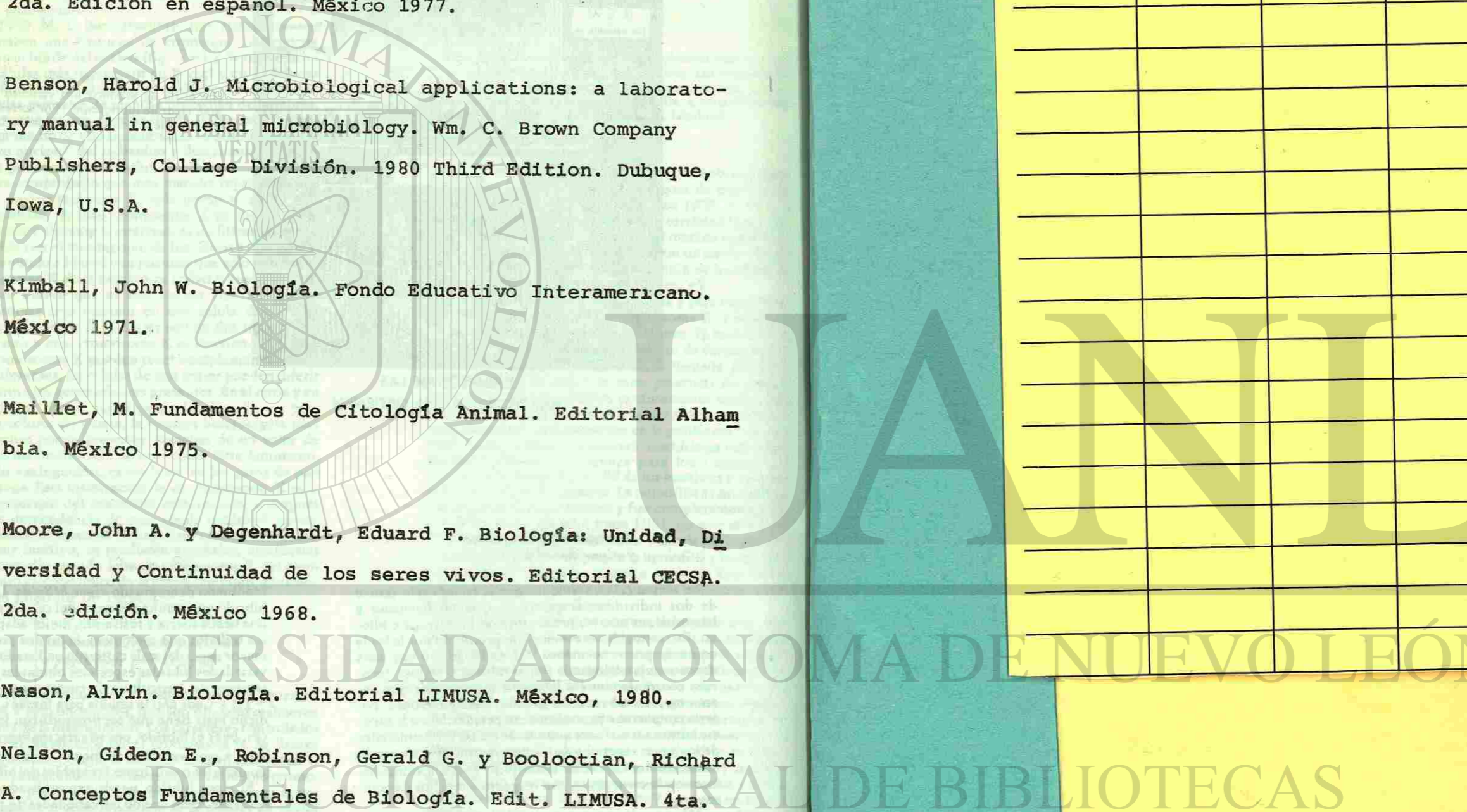
Capilla Alfonsina

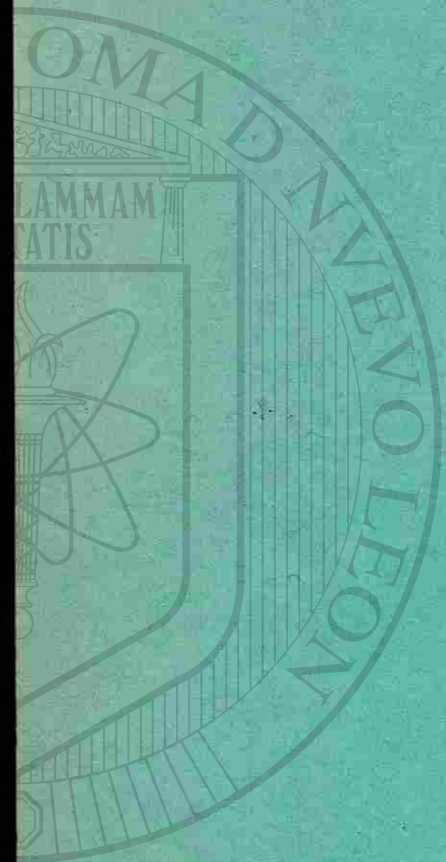
U.A.N.L.

Esta publicación deberá ser devuelta antes de la última fecha abajo indicada.

IFCC636

CAPILLA ALFONSINA





U A N

SIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO

CCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECA