

UNIVERSIDAD DE CALIFORNIA - BERKELEY  
FACULTAD DE CIENCIAS Y LETTERAS  
Y NATURALES / USA

Principios integrales de

# ZOOLOGÍA

DECIMOCUARTA EDICIÓN

Cleveland P. Hickman, Jr.  
WASHINGTON AND LEE UNIVERSITY

Larry S. Roberts  
FLORIDA INTERNATIONAL UNIVERSITY

Susan L. Keen  
UNIVERSITY OF CALIFORNIA AT DAVIS

Allan Larson  
WASHINGTON UNIVERSITY

Helen I'Anson  
WASHINGTON AND LEE UNIVERSITY

David J. Eisenhour  
MOREHEAD STATE UNIVERSITY

Ilustraciones originales de  
WILLIAM C. OBER, M.D.  
Washington and Lee University and Shoals Marine Laboratory

y  
CLAIRE W. GARRISON, B.A.  
Shoals Marine Laboratory, Cornell University



80515



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

## CONTENIDO ABREVIADO

Los autores xi  
Prefacio xiii

### PARTE UNO

#### Introducción a la vida animal

- 1 La vida: los principios biológicos y la ciencia zoológica 2
- 2 El origen y la química de la vida 21
- 3 Las células como unidades de la vida 37
- 4 El metabolismo celular 58

### PARTE DOS

#### Continuidad y evolución de la vida animal

- 5 Principios de la genética 76
- 6 Evolución orgánica 104
- 7 El proceso reproductor 137
- 8 Principios del desarrollo 158

### PARTE TRES

#### La diversidad de los animales

- 9 El patrón arquitectónico de los animales 185
- 10 Taxonomía y filogenia de los animales 199
- 11 Grupos de protozoos 217
- 12 Las esponjas y los plazoos 246
- 13 Los animales radiados 260
- 14 Los platelmintos, los mesozoos y los nemertinos 289
- 15 Los gnatíferos y los lofotrocozoos menores 313
- 16 Los moluscos 331
- 17 Los anélidos y taxones próximos 362
- 18 Los ecdisozoos menores 384
- 19 Los trilobites, los quelicerados y los miriápodos 402

- 20 Los crustáceos 420
- 21 Los hexápodos 441
- 22 Los quelognatos, los equinodermos y los hemocordados 469
- 23 Los cordados 496
- 24 Los peces 514
- 25 Los primeros tetrápodos y los anfibios modernos 543
- 26 Los reptiles no aviares y el origen de los amniotas 563
- 27 Las aves 585
- 28 Los mamíferos 612

### PARTE CUATRO

#### Actividad vital

- 29 Soporte, protección y movimiento 644
- 30 Homeostasis: regulación osmótica, excreción y regulación de la temperatura 666
- 31 Fluidos internos y respiración 686
- 32 Digestión y nutrición 708
- 33 Coordinación nerviosa: sistema nervioso y órganos de los sentidos 726
- 34 Coordinación química: sistema endocrino 753
- 35 Inmunidad 771
- 36 Comportamiento animal 785

### PARTE CINCO

#### Los animales y sus ambientes

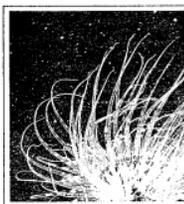
- 37 La biosfera y la distribución de los animales 806
- 38 Ecología animal 825

Apéndices 844  
Glosario 851  
Créditos 888  
Índice 891

## CONTENIDO

Los autores xi  
Prefacio xiii

### PARTE UNO



#### Introducción a la vida animal

### CAPÍTULO 1

#### La vida: los principios biológicos y la ciencia zoológica 2

- Propiedades fundamentales de la vida 4
- La Zoología como parte de la biología 10
- Principios de la ciencia 11
- Teorías de la evolución y la herencia 15
- Resumen 19

### CAPÍTULO 2

#### El origen y la química de la vida 21

- El agua y la vida 22
- Estructura de las moléculas orgánicas de los seres vivos 24
- Evolución química 28
- Origen de los seres vivos 31
- La vida precelular 32
- Resumen 35

### CAPÍTULO 3

#### Las células como unidades de la vida 37

- El concepto de célula 38
- La organización celular 40
- Mitosis y división celular 52
- Resumen 56

### CAPÍTULO 4

#### El metabolismo celular 58

- La energía y las leyes de la termodinámica 59
- El papel de la enzimas 60
- Aporte de energía química por parte del ATP 62
- Respiración celular 63
- Metabolismo de los lípidos 70
- Metabolismo de las proteínas 71
- Gestión del metabolismo 72
- Resumen 73

### PARTE DOS



#### Continuidad y evolución de la vida animal

### CAPÍTULO 5

#### Principios de la genética 76

- Las investigaciones de Mendel 77
- Base cromosómica de la herencia 77
- Leyes mendelianas de la herencia 81
- Teoría del gen 90
- Almacenamiento y transmisión de la información genética 91
- Fuentes genéticas de variación fenotípica 100
- Genética molecular del cáncer 101
- Resumen 101

**CAPÍTULO 6****Evolución orgánica 104**

Orígenes de la teoría evolutiva de Darwin	105
Las pruebas de la teoría evolutiva de Darwin	108
Revisión de la teoría de Darwin	126
Macroevolución: variación genética y cambio en las especies	126
Macroevolución: principales sucesos evolutivos	132
<i>Resumen</i>	134

**CAPÍTULO 7****El proceso reproductor 137**

Naturaleza del proceso reproductor	138
Origen y maduración de las células germinales	142
Modelos de reproducción	146
Estructura de los órganos reproductores	147
Procesos endocrinos que controlan la reproducción	149
<i>Resumen</i>	156

**CAPÍTULO 8****Principios del desarrollo 158**

Antiguos conceptos: preformación contra epigénesis	159
Fecundación	160
Segmentación y primeras fases del desarrollo	162
Panorámica del desarrollo tras la segmentación	164
Conjuntos de caracteres del desarrollo	166
Mecanismos del desarrollo	170
Expresión génica durante el desarrollo	172
Desarrollo de los vertebrados	175
Desarrollo de órganos y sistemas	179
<i>Resumen</i>	182

**PARTE TRES**

La diversidad de los animales

**CAPÍTULO 9****El patrón arquitectónico de los animales 185**

La organización jerárquica de la complejidad animal	186
Arquetipos de los animales	187
Componentes del cuerpo de los metazoos	190
Complejidad y tamaño corporales	193
<i>Resumen</i>	195

**CAPÍTULO 10****Taxonomía y filogenia de los animales 199**

Linneo y la taxonomía	200
El concepto de especie	201
Caracteres taxonómicos y reconstrucción filogenética	205
Teorías taxonómicas	207
Principales divisiones de la vida	212
Principales subdivisiones del reino animal	213
<i>Resumen</i>	215

**CAPÍTULO 11****Grupos de protozoos 217**

¿Cómo definimos a los grupos de protozoos?	218
Forma y función	221
Principales grupos de protozoos	228
Filogenia y radiación adaptativa	243
<i>Resumen</i>	244

**CAPÍTULO 12****Las esponjas y los placozoos 246**

El origen de los metazoos	247
Filo Poríferos: esponjas	248
Filo Placozoos	257
<i>Resumen</i>	258

**CAPÍTULO 13****Los animales radiados 260**

Filo Cnidarios	261
Filo Ctenóforos	282
Filogenia y diversificación adaptativa	285
<i>Resumen</i>	287

**CAPÍTULO 14****Los platelmintos, los mesozoos y los nemertinos 289**

Filo Acelomorfos	290
Clados dentro de los Protostomos	291
Filo Platelminintos	292
Filo Mesozoos	307
Filo Nemertinos (Rincocelos)	307
<i>Resumen</i>	311

**CAPÍTULO 15****Los gnatíferos y los lofotrocozoos menores 313**

Clado Gnatíferos	314
Filo Gnatonemátidos	314
Filo Microgatozoos	316
Filo Rotíferos	316
Filo Acantocéfalos	319
Filo Cilióforos	321
Filo Gastrotricos	321
Filo Endoproctos	323
Lofoforados	324
Filo Ectoproctos (Briozoos)	325
Filo Braquiópodos	326
Filo Foronídeos	327
Filogenia	328
<i>Resumen</i>	329

**CAPÍTULO 16****Los moluscos 331**

Los moluscos	332
Forma y función	335
Clases de moluscos	336
Filogenia y diversificación adaptativa	357
<i>Resumen</i>	360

**CAPÍTULO 17****Los anélidos y taxones próximos 362**

Filo Anélidos, Pogonóforos (Siboglinídeos) incluidos	364
Filo Equitridos	379
Filo Sipunculidos	380
Significado evolutivo de la metameria	381
Filogenia y diversificación adaptativa	381
<i>Resumen</i>	382

**CAPÍTULO 18****Los ecdisozoos menores 384**

Filo Nematodos: gusanos redondos	386
Filo Nematomorfos	393
Filo Kinorincinos	394
Filo Priapulidos	394

Filo Loricíferos	395
Clado Panartrópodos	396
Filogenia	399
<i>Resumen</i>	400

**CAPÍTULO 19****Los trilobites, los quelicerados y los miriápodos 402**

Filo Artrópodos	403
Subfilo Trilobites	406
Subfilo Quelicerados	407
Subfilo Miriápodos	414
Filogenia y diversificación adaptativa	416
<i>Resumen</i>	418

**CAPÍTULO 20****Los crustáceos 420**

Subfilo Crustáceos	422
Breve resumen de los crustáceos	430
Filogenia y diversificación adaptativa	439
<i>Resumen</i>	439

**CAPÍTULO 21****Los hexápodos 441**

Clase Insectos	443
Los insectos y el bienestar humano	459
Filogenia y diversificación adaptativa	465
<i>Resumen</i>	465

**CAPÍTULO 22****Los quetognatos, los equinodermos y los hemicordados 469**

Filo Quetognatos	471
Clado Ambulacrarios	472
Filo Equinodermos	472
Filogenia y diversificación adaptativa	488
Filo Hemicordados	490
Filogenia y diversificación adaptativa	493
<i>Resumen</i>	494

**CAPÍTULO 23****Los cordados 496**

Los cordados	497
Cinco características exclusivas	500
Origen y evolución	501
Subfilo Urocordados (Tunicados)	502
Subfilo Cefalocordados	504
Subfilo Vertebrados (Craneados)	505
<i>Resumen</i>	512

**CAPÍTULO 24****Los peces 514**

- Origen y relaciones de los principales grupos de peces 515  
 Peces actuales sin mandíbulas 515  
 Clase Condrictios: peces cartilaginosos 520  
 Osteíctios: peces óseos 525  
 Adaptaciones estructurales y funcionales de los peces 529  
*Resumen 541*

**CAPÍTULO 25****Los primeros tetrapodos y los anfibios modernos 543**

- La invasión del medio terrestre 544  
 Evolución de los primeros vertebrados terrestres 544  
 Los anfibios modernos 548  
*Resumen 561*

**CAPÍTULO 26****Los reptiles no aviares y el origen de las amniotas 563**

- Origen y evolución temprana de los reptiles 564  
 Características de los reptiles que los distinguen de los anfibios 568  
 Características y modos de vida de los órdenes de reptiles 570  
*Resumen 583*

**CAPÍTULO 27****Las aves 585**

- Origen y relaciones 586  
 Adaptaciones estructurales y funcionales para el vuelo 587  
 Vuelo 598  
 Migración y navegación 601  
 Comportamiento social y reproducción 603  
 Poblaciones de aves 606  
*Resumen 610*

**CAPÍTULO 28****Los mamíferos 612**

- Origen y evolución de los mamíferos 613  
 Adaptaciones funcionales y estructurales de los mamíferos 617  
 El hombre y los mamíferos 631  
 Evolución humana 632  
*Resumen 640*

**PARTE CUATRO****Actividad vital****CAPÍTULO 29****Soporte, protección y movimiento 644**

- El tegumento 645  
 Sistemas esqueléticos 648  
 Movimiento de los animales 654  
*Resumen 663*

**CAPÍTULO 30****Homeostasis: regulación osmótica, excreción y regulación de la temperatura 666**

- El agua y la regulación osmótica 667  
 Estructuras excretoras de los invertebrados 671  
 El riñón de los vertebrados 673  
 Regulación de la temperatura 679  
*Resumen 684*

**CAPÍTULO 31****Fluidos internos y respiración 686**

- Medio interno fluido 687  
 Composición de la sangre 688  
 Circulación 690  
 Respiración 698  
*Resumen 706*

**CAPÍTULO 32****Digestión y nutrición 708**

- Estrategias alimentarias 709  
 La digestión 712  
 Organización y regionalización funcional del tubo digestivo 714  
 Regulación de la ingestión de alimentos 720  
 Necesidades nutricionales 722  
*Resumen 724*

**CAPÍTULO 33****Coordinación nerviosa: sistema nervioso y órganos de los sentidos 726**

- Las neuronas: unidades funcionales del sistema nervioso 727  
 Sinapsis: puntos de unión entre nervios 730  
 La evolución del sistema nervioso 733  
 Órganos de los sentidos 740  
*Resumen 751*

**CAPÍTULO 34****Coordinación química: sistema endocrino 753**

- Mecanismos de actuación de las hormonas 754  
 Hormonas de los invertebrados 756  
 Glándulas endocrinas y hormonas de los vertebrados 758  
*Resumen 769*

**CAPÍTULO 35****Inmunidad 771**

- Susceptibilidad y resistencia 772  
 Mecanismos de defensa innata 772  
 Inmunidad en los invertebrados 774  
 Respuesta inmunitaria adquirida en los vertebrados 775  
 Antígenos de los grupos sanguíneos 782  
*Resumen 783*

**CAPÍTULO 36****Comportamiento animal 785**

- Descripción del comportamiento: principios de la etología clásica 787  
 Control del comportamiento 788  
 Comportamiento social 792  
*Resumen 802*

**PARTE CINCO****Los animales y sus ambientes****CAPÍTULO 37****La biosfera y la distribución de los animales 806**

- Distribución de la vida sobre la Tierra 807  
 La distribución de los animales (zoogeografía) 817  
*Resumen 823*

**CAPÍTULO 38****Ecología animal 825**

- La jerarquía de la ecología 826  
 Extinción y biodiversidad 839  
*Resumen 841*

**Apéndices 844**

- Glosario 851  
 Créditos 888  
 Índice 891

## CLEVELAND P. HICKMAN, JR.

Cleveland P. Hickman, Jr. es profesor emérito de Biología en la *Washington and Lee University* de Lexington, Virginia, y ha enseñado zoología y fisiología animal durante más de treinta años. Recibió su grado de Doctor en fisiología comparada en la *University of British Columbia*, Vancouver, en 1958, y enseñó fisiología animal en la Universidad de Alberta antes de pasar a la *Washington and Lee University* en 1967. Ha publicado numerosos artículos y trabajos de investigación sobre fisiología de los peces, además de ser coautor de los siguientes textos de éxito: *Integrated Principles of Zoology*, *Biology of Animals*, *Animal Diversity*, *Laboratory Studies in Animal Diversity* y *Laboratory Studies in Integrated Principles of Zoology*.

A lo largo de los años, el Dr. Hickman ha dirigido muchas expediciones de campo a las islas Galápagos. Su campo de investigación actual es la zonación intermareal y la sistemática de los invertebrados marinos en las Galápagos. Ha publicado tres guías de campo de la *Galápagos Marine Life Series* para la identificación de equinodermos, moluscos marinos y crustáceos marinos.

Sus aficiones son el buceo, la carpintería y participar en conjuntos de música de cámara.

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

## LARRY S. ROBERTS

Larry S. Roberts, profesor emérito de Biología de la *Texas Tech University* y profesor adjunto de la *Florida International University*, tiene una extensa experiencia docente en zoología de invertebrados, biología marina, parasitología y biología del desarrollo. Recibió su diploma en Ciencias en Parasitología por la *John Hopkins University* y es el autor principal de la sexta edición de *Foundations of Parasitology*. El Dr. Roberts es también coautor de *Integrated Principles of Zoology*, *Biology*

of *Animals* y *Animal Diversity*, también es autor de *The Underwater World of Sport Diving*.

El Dr. Roberts ha publicado muchos artículos de investigación y diversas revisiones. Ha sido presidente de la *American Society of Parasitologists*, la *Southwestern Association of Parasitologists* y la *South-eastern Association of Parasitologists*, además de ser miembro de muchas otras asociaciones y sociedades profesionales. También forma parte del Consejo Editorial de la revista *Parasitology Research*. Sus aficiones son el buceo, la fotografía submarina y la horticultura tropical.

Se puede contactar con el Dr. Roberts en:

lroberts1@compuserve.com

## SUSAN KEEN

Susan Keen es lectora en la Sección de Evolución y Ecología de la *University of California at Davis*. Recibió su doctorado en Zoología por la *University of California at Davis*, tras un máster por la *University of Michigan at Ann Harbor*. Es nativa de Canadá y realizó sus estudios en la *University of British Columbia*, Vancouver.

La Dra. Keen es una zóloga de invertebrados fascinada por la biología de las medusas. Tiene un particular interés en los ciclos vitales en los que están presentes tanto la fase sexual como la asexual, como ocurre en la mayoría de las medusas. Otras investigaciones incluyen trabajos sobre ecología de invertebrados marinos sésiles, poblaciones de arañas y la evolución de la patata andina.

La Dra. Keen ha enseñado evolución y diversidad animal en los cursos de Introducción a la Biología durante 13 años. Disfruta con todas las etapas del proceso educativo, desde las clases y discusiones al diseño de trabajos de laboratorio. Además de su trabajo con la Introducción a la Biología, ofrece seminarios para el programa *Davis Honor Challenge* y para estudiantes pre- y postdoctorados interesados en métodos de enseñanza de la Biología. Recibió la *Excellence in Education Award*

del grupo *Associated Students at Davis* en 2004. Asistió al *National Academies Summer Institute on Undergraduate Education in Biology* en 2005 y fue *National Academies Education Fellow in Life Sciences* durante 2005-2006. Sus aficiones incluyen el culturismo, la equitación, la jardinería, los viajes y las novelas de misterio.

Se puede contactar con la Dra. Keen en:

slkeen@ucdavis.edu

## ALLAN LARSON

Allan Larson es profesor en la *Washington University*, St. Louis, MO. Recibió su doctorado en genética por la *University of California*, Berkeley. Sus campos de especialización son la biología evolutiva, la genética molecular de poblaciones, la sistemática molecular y la sistemática de los anfibios. Imparte cursos de Introducción a la Genética, Zoología, Macroevolución, Evolución Molecular e Historia de las Teorías Evolutivas, y ha organizado un curso especial de Biología Evolutiva para profesores de educación secundaria.

El Dr. Larson posee un activo laboratorio de investigación que utiliza secuencias de DNA para examinar las relaciones evolutivas entre las especies de vertebrados, especialmente salamandras y lagartos. Los estudiantes del laboratorio del Dr. Larson han participado en estudios zoológicos de campo en todo el mundo, con proyectos en África, Asia, Australia, Madagascar, Norteamérica, Sudamérica, océano Índico y islas del Caribe. El Dr. Larson es autor de numerosas publicaciones científicas y ha sido editor de las revistas *The American Naturalist*, *Evolution*, *Journal of Experimental Zoology*, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, y *Systematic Biology*. El Dr. Larson es consejero académico para los estudiantes predoctorales y supervisa el currículo de biología en la *Washington University*.

Se puede contactar con el Dr. Larson en:

larson@wvstl.edu

## HELEN FANSON

Helen Fanson, natural de Inglaterra, es profesora de Biología en la *Washington and Lee University*, en Lexington, Virginia. Recibió su doctorado en fisiología en la *University of Kentucky*, Lexington, KY y realizó cursos postdoctorales en la *University of Michigan*, Ann Arbor, MI. Imparte cursos de Fisiología Animal, Microanatomía, Neuroendocrinología, Biología General y Fisiología de la Reproducción. Mantiene un activo programa de investigación enfocado en el control neural del desarrollo reproductor. En particular, se interesa en la distribución de la energía en el animal en desarrollo, en cómo las señales del alimento y de los depósitos de alimento son monitorizadas por el cerebro, y cómo tales señales se transducen para regular la

actividad reproductora en los mamíferos al comienzo de la pubertad.

Sus aficiones son la jardinería, la escaleta, la pesca, la aromaterapia, la música y la participación en conjuntos corales.

Se puede contactar con la Dra. Fanson en:

fansonh@wlu.edu

## DAVID J. EISENHOUR

David J. Eisenhour es profesor asociado de Biología en la *Morehead State University*, en Morehead, Kentucky. Recibió su doctorado en Zoología en la *Southern Illinois University*, Carbondale. Imparte cursos de Ciencias Ambientales, Anatomía Humana, Zoología General, Anatomía Comparada, Ictiología y Zoología de Vertebrados. David mantiene un activo

programa de investigación dirigido a la sistemática, la biología de la conservación y la historia natural de los peces de agua dulce de Norteamérica. Tiene un interés particular en los peces de Kentucky y está escribiendo un libro sobre esto. Es autor de varias publicaciones junto con sus estudiantes de doctorado. David es también consejero académico de los estudiantes de cursos preparatorios de Farmacia.

Sus aficiones son la pesca, el aire libre, el bicolaje casero y sus tres hijos pequeños, quienes, junto con su mujer, participan activamente en el trabajo de campo. Se puede contactar con el Dr. Eisenhour en:

d.eisenhour@morehead-st.edu

## PREFACIO

**Z**oología. *Principios Integrales* es un texto universitario diseñado para un curso introductorio de Zoología. Esta decimocuarta edición, al igual que las anteriores, describe la diversidad de la vida animal y las fascinantes adaptaciones que permiten a los animales ocupar una gran variedad de nichos ecológicos.

En esta revisión mantenemos la organización básica de la decimotercera edición y sus rasgos distintivos, especialmente el énfasis en los principios de la evolución y la ciencia zoológica. También se mantienen varias características pedagógicas que han hecho fácilmente accesibles para los estudiantes las anteriores ediciones: textos introductorios de los capítulos sobre el tema de los mismos, resúmenes y cuestionarios para ayudar a la comprensión y el estudio; ilustraciones concisas y visualmente atractivas; etimologías de los nombres genéricos incluidas en el texto; notas a los capítulos y ensayos que refuerzan el texto al ofrecer información adicional o paralela; citas bibliográficas y un extenso glosario con el origen y la definición de los términos utilizados en el texto.

### NOVEDADES DE LA DECIMOCUARTA EDICIÓN

Los autores dan la bienvenida en esta edición a Susan Keen, quien supervisó la revisión. Muchas mejoras son el resultado directo de las nuevas perspectivas de Susan y de los muchos profesores de Zoología que enviaron sugerencias sobre la decimotercera edición. Hemos revisado todos los capítulos para afinar la redacción e incorporar nuevos descubrimientos y citas bibliográficas. La principal revisión formal consiste en la inclusión de un cladograma de los filos animales en el Apéndice A del final del libro y en la reorganización de los capítulos de la Parte Tercera (Diversidad de la Vida Animal) para que se ajusten a la organización de los filos en el cladograma. Cada capítulo de la Parte Tercera comienza con una pequeña imagen del cladograma resaltando el filo o los filos incluidos en el capítulo, seguido de un cladograma expandido con los contenidos de cada filo. Hemos puesto un mayor énfasis en las perspectivas filogenéticas a lo largo del libro. La información que anteriormente aparecía de forma independiente como "contribuciones biológicas" y "características" se encuentra ahora reunida en una ventana de "características" del filo en cada capítulo de la Parte Tercera. Se han añadido nuevas fotografías para ilustrar la diversidad animal de muchos filos.

Los materiales nuevos de la decimocuarta edición aumentan y actualizan el tratamiento de ocho temas fundamentales: (1) el proceso científico y el papel de la teoría, (2) los sistemas celulares y el metabolismo, (3) la teoría endosimbionte del origen de los eucariotes, (4) los sistemas fisiológicos y ecológicos, (5) los procesos poblacionales y de conservación, (6) la

biología evolutiva del desarrollo, (7) las pruebas filogenéticas de las homología morfológicas, y (8) la taxonomía. Hay nuevos y excitantes descubrimientos fósiles y filogenias moleculares que aportan importantes cambios en los últimos tres principios. Los principales cambios en cada principio fundamental se resumen a continuación, con referencias a los capítulos relevantes.

### El proceso científico y el papel de la teoría

Muchos cambios a lo largo del libro aumentan la integración de la metodología hipotético-deductiva al describir nuevos hallazgos y nuevas controversias. Comenzamos en el Capítulo 1 con una explicación más detallada del método científico hipotético-deductivo y el importante contraste entre el método comparado y el experimental como medios complementarios de comprobación de hipótesis. El papel de la teoría en la ciencia se ilustra explícitamente utilizando la teoría de Darwin del origen común en el Capítulo 6. El uso de la teoría de Darwin del origen común para comprobar hipótesis evolutivas y para construir taxonomías se trata extensamente en el Capítulo 10, junto con una nueva distinción conceptual entre clasificación y sistematización, y la codificación de barras del DNA en la identificación de especies.

### Sistemas celulares y metabolismo

Hemos aumentado en el Capítulo 3 el tratamiento de los componentes de las células eucariotes, los papeles biológicos de las estructuras subcelulares y las especializaciones de las superficies celulares. Los aspectos moleculares más extensos son el pH (Capítulo 2), los priones como enfermedades de configuración proteica (Capítulo 2), el metabolismo de los lípidos (Capítulo 4) y la acumulación de DNA "parásito" en los genomas animales (Capítulo 5). En el Capítulo 7, un nuevo ensayo se refiere al descubrimiento de células germinales que se dividen activamente en hembras de mamíferos adultos, y otro ensayo revisado actualiza las aplicaciones de la biología celular a la medicina anticonceptiva.

### Teoría endosimbionte del origen de los eucariotes

La historia de la teoría endosimbionte se presenta con mayor detalle, lo que incluye la comprobación empírica de sus argumentos originales y su más reciente extensión para abarcar un dominio evolutivo mayor (Capítulo 2). Se presentan importantes pruebas de filogenia molecular sobre un origen evolutivo independiente de los genomas nuclear y mitocondrial, y de los cloroplastos, en forma de un nuevo "árbol de la vida" global

que relaciona los genomas procariontes y eucariotes (Capítulo 10). El papel de la endosimbiosis en la diversificación de los eucariotes unicelulares tiene un tratamiento nuevo en el Capítulo 11, y la pérdida evolutiva de las mitocondrias en algunos eucariotes unicelulares infecciosos se añade al Capítulo 2.

### Sistemas fisiológicos y ecológicos

Hay numerosas revisiones sobre la fisiología de los organismos y sus consecuencias ecológicas, que comienzan por la acción del movimiento como una característica general de la vida en el Capítulo 1. Añadimos nuevos resultados sobre la respiración traqueal en los insectos (Capítulo 21), el transporte de gases respiratorios en los artrópodos terrestres y en los vertebrados (Capítulo 31) y la ventilación pulmonar en los vertebrados (Capítulo 31). También se han revisado la organización del sistema circulatorio de los vertebrados, la circulación coronaria, y la excitación y el control cardíacos (Capítulo 31). Aparece nuevo material sobre la regulación de la ingesta de alimentos y la digestión (Capítulo 32), los procesos digestivos en el intestino delgado de los vertebrados (Capítulo 32) y la fermentación digestiva en los mamíferos ruminantes (Capítulo 28). La evolución de los sistemas nerviosos centrales, la quimiorrecepción, la mecanorrecepción y la fotorrecepción en los vertebrados tienen un nuevo tratamiento en el Capítulo 33, con una explicación más amplia de las sinapsis y la conducción de los potenciales de acción. La endocrinología de los invertebrados también se ve incrementada, y la endocrinología de los vertebrados se actualiza incluyendo la discusión sobre el tejido adiposo blanco como órgano endocrino, la hormona polipeptídica pancreática (PP) y las controversias acerca de la utilización médica de los esteroides anabolizantes (Capítulo 34). Los sistemas excretores de los invertebrados, en especial los riñones de los artrópodos, tienen un tratamiento más extenso en el Capítulo 30. Abordamos la endotermita regional en los peces (Capítulo 24) y añadimos nuevo material explicativo sobre la importancia del agua y la regulación osmótica, especialmente en los peces marinos (Capítulo 30). La revisión del Capítulo 35 actualiza nuestro conocimiento de la susceptibilidad y la resistencia a las enfermedades, incluida la inmunodeficiencia adquirida. Añadimos una nueva sección sobre la ecología de los cetáceos (Capítulo 28), una mayor explicación de los sistemas de apareamiento en las ranas (Capítulo 25) y de las estrategias reproductoras de las aves, con las cópulas fuera de la pareja (Capítulo 27). Proporcionamos un tratamiento más extenso de las controversias científicas sobre la comunicación de las abejas, la eusocialidad y la genética de la conducta (Capítulo 36). Se distinguen los conceptos de cadena y red tróficas, y se añaden datos cuantitativos para ilustrarlos utilizando pirámides ecológicas (Capítulo 38).

### Procesos poblacionales y conservación

Las formas de especiación reciben un tratamiento más extenso (Capítulo 6), al igual que los conceptos de adaptación y adapta-

ción inclusiva (Capítulo 6) y los costes y beneficios de la reproducción sexual frente a la asexual (Capítulo 7). La conservación de las poblaciones naturales está actualizada, especialmente en los peces (Capítulo 24), los mamíferos (Capítulo 36) y los tautaras (Capítulo 26). Los procesos históricos de la biogeografía se ilustran con un tratamiento más extenso de las explicaciones de la línea de Wallace, el contacto geográfico entre faunas evolutivamente dispares (Capítulo 37).

### Biología evolutiva del desarrollo

Esta disciplina en rápido crecimiento actualiza tanto su concepto como sus aplicaciones. Los nuevos conceptos de la modularidad del desarrollo y la evolucionabilidad se unen a la explicación general de la biología evolutiva en el Capítulo 6. Discutimos en el Capítulo 8 nuevas pruebas de que algunas esponjas tienen dos hojas germinales. El desarrollo de los cnidarios y los ciclos vitales se tratan de forma más amplia, y el estatus diblástico de los cnidarios y los tentáculos se reconsidera a la luz de los nuevos resultados filogenéticos (Capítulo 13). Ofrecemos interpretaciones moleculares y genéticas de la distinción diblástico-triplástico (Capítulo 13), junto con detalles actualizados del desarrollo de los triplásticos (Capítulo 14). Los descubrimientos de los estudios genéticos y del desarrollo ofrecen nuevas interpretaciones del origen de los metazoos (Capítulo 12) y sugieren que los cambios en la expresión de un solo gen subyacen a patrones alternativos de desarrollo de los apéndices en los artrópodos (unirrámeos versus birrámeos; Capítulo 19). Las diferencias en el desarrollo entre quetognatos, protostomos y deuterostomos se vuelven a evaluar a la luz de nuevas pruebas filogenéticas (Capítulo 22). Reestructuramos el tratamiento general de los modelos de organización (Capítulo 9) y proporcionamos una explicación más extensa del complejo desarrollo de la torsión en los gasterópodos (Capítulo 16).

### Pruebas filogenéticas de las homología morfológicas

Las nuevas filogenias moleculares y los descubrimientos fósiles hacen revisar nuestras interpretaciones de muchas homología y revelan la evolución independiente de rasgos similares en diferentes grupos. A la luz de estos hallazgos, hemos extendido la sección concerniente al concepto de homoplasia en el Capítulo 10. El Capítulo 16 incorpora nuevas pruebas que desafían la homología de la metamería en anélidos y moluscos, ilustrando al tiempo el proceso científico en acción. En el Capítulo 19 se utilizan pruebas procedentes de la expresión de los genes *Hox* para homología el cefalotórax de las arañas con la cabeza de otros artrópodos y para apoyar la hipótesis filogenética de un origen múltiple de los apéndices monorrámeos a partir de los birrámeos en los artrópodos. La homología de los sistemas nerviosos epidérmicos y difusos y el celoma tripartito en los equinodermos y los hemocordados, junto con la no homología de los tubos nerviosos huecos de hemocordados y cordados cambia nuestra visión de las relaciones de estos

grupos (Capítulo 22). El estudio comparativo del desarrollo demuestra que no existe homología en la compartimentación celomática de los lofoforados con la de los equinodermos y los hemicordados (Capítulo 22). Las características que inferimos para el antecesor más reciente de los cordados se revisan gracias a nuevos datos e interpretaciones (Capítulo 23). Al igual que ocurre con el origen y la diversificación de los amniotas (Capítulo 26), la evolución del oído medio de los mamíferos (Capítulo 28) y determinados detalles de la evolución morfológica de los homínidos (Capítulo 28).

## Taxonomía

Los nuevos datos fósiles y de la filogenia molecular rechazan algunos taxones familiares y sugieren otros nuevos. Tratamos las pruebas de una relación de grupos hermanos entre los coanoflagelados y los metazoos en el Capítulo 12. El Capítulo 14 discute nuevos resultados filogenéticos en los que se basa el reconocimiento del filo Acelomorfos y una hipótesis filogenética revisada para los nemertinos. Los acantocéfalos parecen descender de un antecesor entre los rotíferos (Capítulo 15). El clado Citelados (oligoquetos y sanguijuelas), los pogoñoforos y los vestimentíferos descienden de los anélidos poliquetos, de acuerdo con los nuevos datos filogenéticos, lo que convierte a los poliquetos en parafiléticos (Capítulo 17). El Capítulo 18 presenta nuevas pruebas a favor del clado Panartropodos (Onicóforos, Tardigrados y Artropodos). Los Capítulos 19 y 21 presentan pruebas que apoyan el reconocimiento del clado Pan crustáceos (Crustáceos y Hexápodos) y el rechazo del subfilo Unirrámeos. El Capítulo 20 contiene nuevas pruebas de que los hexápodos proceden de un antecesor crustáceo, y los pentastómidos quedan incluidos en los crustáceos. Los Entognatos y los Insectos constituyen clados independientes en el subfilo Hexápodos (Capítulo 21). Actualizamos los órdenes de insectos en el Capítulo 21. Introducimos en el Capítulo 22 el clado Ambulacrarios (Equinodermos y Hemicordados), que parece ser el grupo hermano de los Cordados (Capítulo 23). El género fósil *Halkonella* merece un tratamiento más completo y una ilustración, como taxón hermano de los craneados (Capítulo 23). Los cambios en la taxonomía de los peces incluyen la utilización del nombre Petromiziformes para las lampreas y no considerar a los bichieres como condrosteos (Capítulo 24). La evolución temprana de los tetrápodos se revisa extensamente con referencia a los nuevos fósiles, como el género *Tiktaalik* (Capítulo 25). Sustituimos el uso tradicional de la palabra "Reptiles" por otro que incluye a los reptiles tradicionales, las aves y todos los descendientes de su antecesor común más reciente (Capítulo 26). Los resultados filogenéticos sitúan a las tortugas en el clado Diápsidos (Capítulo 26), contrariamente a las hipótesis anteriores. Los anfisbénidos se incluyen ahora con los lagartos, de acuerdo con su posición filogenética, y la sección sobre las relaciones de las serpientes y los lagartos se amplía (Capítulo 26). El Capítulo 27 incluye revisiones extensas de la taxonomía de las aves basadas en los resultados filogenéticos a partir de datos de secuencias de DNA.

## AYUDAS PARA LA ENSEÑANZA Y EL APRENDIZAJE

Para ayudar a los estudiantes en el desarrollo del vocabulario, hemos resultado en letra negrita las palabras clave, como en ediciones anteriores, y se proporciona el origen de los términos técnicos y zoológicos y de los nombres genéricos de los animales cuando aparecen por primera vez. De esta forma, los estudiantes se van familiarizando con los étimos más comunes, de los que derivan muchos términos técnicos. Un extenso glosario proporciona el origen y la definición de cada término. Para la presente edición se han añadido muchos términos nuevos y se han redefinido otros.

Una característica distintiva de este libro son las introducciones de los capítulos, que desarrollan algún hecho o asunto relacionado con el objeto del capítulo. Algunos presentan principios biológicos, particularmente evolutivos, otros, especialmente en las secciones de diversidad, ilustran características propias del grupo tratado en el capítulo.

Las notas de los capítulos, que se encuentran a lo largo de todo el libro, incrementan el material del texto y ofrecen interesantes informaciones complementarias sin interrumpir el hilo narrativo. Hemos preparado muchas notas nuevas para esta edición y revisado muchas de las ya existentes.

Para ayudar a los estudiantes a reparar los capítulos, al final de cada uno de ellos se encuentra un resumen, un cuestionario y una bibliografía seleccionada y comentada. Las preguntas del cuestionario ayudan al estudiante a retener y comprender lo más importante del capítulo.

Una vez más, William C. Ober y Claire W. Garrison han mejorado las ilustraciones del libro con nuevos dibujos a todo color para sustituir a antiguos diseños o para ilustrar material nuevo. La capacidad artística de Bill, su conocimiento de la biología y su experiencia adquirida como antiguo médico han enriquecido este libro a lo largo de diez ediciones. Claire practicó la pediatría y la obstetricia antes de dedicarse por completo a la ilustración científica. Los textos ilustrados por Bill y Claire han recibido reconocimiento nacional y ganado premios de la *Association of Medical Illustrators*, *American Institute of Graphic Arts*, *Chicago Book Clinic*, *Printing Industries of America* y *Bookbuilders West*. También han recibido el *Art Directors Award*.

## MATERIAL COMPLEMENTARIO

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanp214e](http://www.mhhe.com/hickmanp214e), donde encontrará el siguiente material complementario (sólo disponible en versión inglesa).

### Para el estudiante

- Chapter quizzing
- Key term flash cards
- Web links, etc.

### Para el profesor

- A password-protected Instructor's Manual
- Access to the new online **Presentation Center** including illustrations, photographs, and tables from the text
- PowerPoint lecture outlines
- Links to professional resources
- Online activities for students such as chapter quizzing, key-term: flash cards, web links, etc.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores extienden sus más expresivas gracias a los revisores que sugirieron numerosas mejoras, y cuyo consejo, colectivamente, ha sido de la mayor ayuda para nosotros en la preparación de esta nueva edición. Su experiencia con estudiantes de diversos niveles y su interés y conocimientos han contribuido a dar al texto su forma final.

Kenneth Andrews, *East Central University*  
 Patricia Biesiot, *University of Southern Mississippi*  
 Mark Blackmore, *Valdosta State University*  
 Raymond Bogiatti, *California State University*  
 Roger Choate, *Oklahoma City Community College*  
 Jerry Cook, *Sam Houston State University*  
 Tamara Cook, *Sam Houston State University*  
 Michael Harvey, *Broward Community College*  
 Robert Hoyt, *Western Kentucky University*  
 Timothy Judd, *Southeast Missouri State University*  
 Robert L. Koenig, *Southwest Texas Jr. College*

William Kroll, *Loyola University of Chicago*  
 Sharyn Marks, *Humboldt State University*  
 R. Patrick Randolph, *University of California-Davis*  
 Anthony Stancampiano, *Oklahoma City Community College*  
 Rodney Thomas, *University of South Carolina*  
 Michael Toliver, *Eureka College*  
 Stim Wilcox, *Binghamton University*

Los autores desean expresar su aprecio por los editores y el personal de *McGraw-Hill Higher Education*, que han hecho posible este proyecto. Damos las gracias especialmente a Patrick Reidy, *Executive Editor*, y Debra Henricks, *Developmental Editor*, que han guiado el texto durante su desarrollo. April Southwood, *Project Manager*, supo mantener a los autores, al texto, a las ilustraciones y a los programas de producción dentro de los plazos previstos. John Leland revisó las fotografías y las ilustraciones y Brenda Rolwes se encargó del diseño interior y de las cubiertas. Con todos ellos estamos en deuda por su talento y su dedicación.

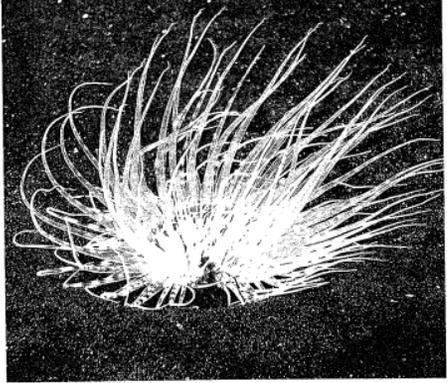
Aunque hemos hecho todos los esfuerzos posibles por ofrecer un texto sin errores, en una obra de este tamaño y complejidad inevitablemente se pueden esconder muchos fallos de distintos tipos. Estaremos muy agradecidos a los lectores que tengan comentarios o sugerencias, si los envían a Debra Henricks, *Developmental Editor*: [debra\\_henricks@mcgraw-hill.com](mailto:debra_henricks@mcgraw-hill.com).

Cleveland P. Hickman, Jr.  
 Larry S. Roberts  
 Susan Keen  
 Allan Larson  
 Helen Panson  
 David J. Eisenhour

Introducción a la vida

1

- 1 La vida: Los principios biológicos y la ciencia zoológica
- 2 El origen y la química de la vida
- 3 Las células como unidades de la vida
- 4 Metabolismo celular



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



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

1

La vida: Los principios biológicos y la ciencia zoológica

Los principios básicos

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

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

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

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

La Zoología, el estudio científico de la vida animal, se erige sobre siglos de interrogantes que el hombre se ha planteado sobre el mundo animal. Las mitologías de casi cualquier cultura pueden ilustrar sus intentos de resolver los misterios de la vida animal y su origen. Hoy en día, los zoológicos se enfrentan a los mismos misterios con los más avanzados métodos y tecnologías, desarrollados por todas las ramas de la ciencia. Comencemos por registrar la diversidad de la vida animal y organizarla de forma sistemática. Este proceso complicado y excitante se apoya en las

contribuciones individuales de miles de zoológicos que trabajan en todas las dimensiones de la biosfera (Figura 1-1). A través de este trabajo intentamos comprender cómo se originó la diversidad animal y cómo los animales llevan a cabo los procesos vitales básicos que les permiten adaptarse y sobrevivir en tantos ambientes diferentes.

Este capítulo expone las propiedades fundamentales de la vida animal, los principios metodológicos en los que se basa su estudio y dos importantes teorías que guían nuestra investigación: (1) la teoría de la evolución, principio organizador central de la biología, y (2) la

teoría cromosómica de la herencia, que guía nuestro estudio sobre la herencia y la variación en los animales. Estas teorías unifican nuestro conocimiento del mundo animal.

## PROPIEDADES FUNDAMENTALES DE LA VIDA

### ¿Se puede definir la vida?

Comencemos con una pregunta difícil: ¿qué es la vida? Aunque durante años se han hecho muchos intentos de definir la vida, las definiciones simples están condenadas al fracaso. Al tratar de definir la vida de una manera sencilla, buscamos propiedades inmutables a lo largo de su historia. Sin embargo, las propiedades que la vida presenta hoy (pp. 4-9) son muy diferentes a las que tenía en su origen. La historia de la vida muestra grandes y continuos cambios, lo que llamamos *evolución*. Conforme la genealogía de la vida progresaba y se ramificaba a partir de su forma más primitiva hasta los millones de especies actuales, nuevas propiedades evolucionaron y pasaron de generación en generación. A través de este proceso, los sistemas vivos han producido muchos rasgos extraños y espectaculares, que no tienen contrapartida en el mundo inanimado. Estas propiedades inesperadas emergen en muchas líneas diferentes en la historia evolutiva de la vida y dan lugar a la gran diversidad de organismos que podemos observar en la actualidad.

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

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

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

caracteres generales de los sistemas vivos

### Caracteres generales de los sistemas vivos

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

1. **Exclusividad química.** Los sistemas vivos muestran una organización molecular exclusiva y compleja. Los sistemas vivos presentan un conjunto de grandes moléculas, conocidas como macromoléculas, que son mucho más complejas que las de pequeño tamaño de la materia inerte. Estas macromoléculas están compuestas por los mismos tipos de átomos y de enlaces químicos que aparecen en la materia inerte y obedecen a las leyes fundamentales de la química, lo que las hace únicas en solamente su organización estructural compleja. Distinguimos cuatro categorías principales de macromoléculas biológicas: ácidos nucleicos, proteínas, hidratos de carbono y lípidos (Capítulo 2). Estas categorías difieren en la estructura de sus partes, en los tipos de enlaces químicos que mantienen juntas sus subunidades y en sus funciones en los sistemas vivos.

Las estructuras generales de estas macromoléculas evolucionaron y se estabilizaron muy pronto en la historia de la vida. Con algunas modificaciones, las mismas estructuras generales se encuentran en todas las formas de vida que observamos actualmente. Las proteínas, por ejemplo, contienen unas 20 clases específicas de subunidades aminoácidas unidas por enlaces peptídicos en una secuencia lineal (Figura 1-2). Existen enlaces adicionales entre aminoácidos no adyacentes en la cadena de la proteína, que confieren a ésta una estructura tridimensional compleja (Figuras 1-2 y 2-15). Una proteína típica contiene varios cientos de subunidades aminoácidas. A pesar de la estabilidad de esta estructura proteínica básica, el orden de los distintos aminoácidos en la molécula de proteína está sujeto a una enorme variación. Esta variación es en último término responsable de gran parte de la diversidad que observamos entre las diferentes formas de vida. De forma semejante, los ácidos nucleicos, los hidratos de carbono y los lípidos contienen enlaces característicos que unen subunidades variables (Capítulo 2). Esta organización proporciona a los sistemas vivos tanto una uniformidad bioquímica como a una gran diversidad potencial.

2. **Complejidad y organización jerárquica.** Los seres vivos muestran una organización jerárquica exclusiva y compleja. La materia inerte está organizada al menos en átomos y moléculas, y a menudo posee un mayor grado de organización. Sin embargo, en el mundo vivo, los átomos y las moléculas se combinan según patrones que no existen en el mundo inerte. En los sistemas vivos encontramos una jerarquía de niveles que incluye, en orden de complejidad ascendente, macromoléculas, células, organismos, poblaciones y especies (Figura 1-3). Cada



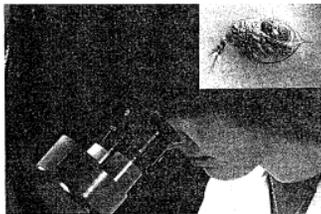
A



C



B



D



E

Figura 1-1

Algunas de las muchas dimensiones de la investigación zoológica: A, observación de morenas en Maui, Hawái; B, trabajando con ósitos porales sedados; C, anillando árnades reales; D, observando una *Daphnia pulex* ( $\times 150$ ) con el microscopio; E, separando estadios de crecimiento de larvas de cangrejo en un laboratorio marino.

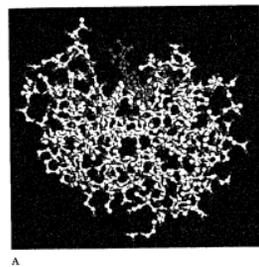


Figura 1-2

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

nivel se organiza sobre el inmediatamente inferior y tiene su propia estructura interna, que a menudo es también jerárquica. En una célula, por ejemplo, las macromoléculas se organizan en estructuras tales como los ribosomas, los cromosomas y las membranas, y éstas a su vez se combinan de diversas formas para constituir estructuras subcelulares más complejas llamadas orgánulos, como las mitocondrias (Capítulos 3 y 4). El nivel de organismo tiene también una subestructura jerárquica:

Las células forman tejidos, que se combinan en órganos, y éstos a su vez lo hacen en sistemas (Capítulo 9).

La célula (Figura 1-4) es la unidad más pequeña de la jerarquía biológica que es semi-autónoma en su capacidad para llevar a cabo sus funciones básicas, incluida la reproducción. La replicación de las moléculas y los componentes subcelulares se produce únicamente en el contexto celular, nunca de forma independiente. Por tanto, la célula se considera como la unidad básica de los sistemas vivos (Capítulo 3). Podemos aislar células de un organismo y hacer que crezcan y se multipliquen

bajo condiciones de laboratorio y en presencia únicamente de nutrientes. Esta replicación semi-autónoma no es posible con moléculas individuales o componentes subcelulares, que necesitan otros constituyentes celulares adicionales para reproducirse.

Cada nivel sucesivamente más alto de la jerarquía biológica está compuesto por unidades del nivel inferior precedente. Una característica importante de esta jerarquía es que las propiedades de cualquier nivel dado no pueden deducirse ni siquiera con el conocimiento más completo de las propiedades de sus partes componentes. Un carácter fisiológico, como la presión sanguínea, es una propiedad del nivel de organismo; es imposible predecir la presión sanguínea de alguien simplemente a partir del conocimiento de las características físicas de las células individuales del cuerpo. De igual forma, los sistemas de interacción social, como los observados en las abejas, aparecen en el nivel poblacional; no es posible deducir las propiedades de este sistema social a partir del menor conocimiento de las propiedades de las abejas individuales.

La aparición de nuevas características en un nivel de organización determinado se conoce como **emergencia** y tales características se denominan **propiedades emergentes**. Estas propiedades surgen de las interacciones que se producen entre las partes componentes de un sistema. Por esta razón, debemos estudiar todos los niveles de forma directa, cada uno de los cuales es el objeto de las diferentes subdivisiones de la biología (biología molecular, biología celular, anatomía, fisiología y genética, biología de las poblaciones; Tabla 1-1). Nos encontramos con que las propiedades emergentes están presentes en un nivel determinado de la jerarquía biológica están ciertamente influidas y restringidas por las propiedades de los componentes de un nivel inferior. Por ejemplo, sería imposible que una población de organismos carentes del sentido del oído pudiera desarrollar un lenguaje hablado. En todo caso, las propiedades de las partes de un sistema vivo no determinan de forma rígida las propiedades del conjunto. En la cultura humana han aparecido muchos lenguajes hablados diferentes a partir de las mismas estructuras anatómicas básicas que permiten el oído y el habla. La libertad de las partes para

interaccionar de distintas maneras hace posible la gran diversidad de potenciales propiedades emergentes en cada nivel de la jerarquía biológica.

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

3. **Reproducción.** Los sistemas vivos pueden autorreproducirse. La vida no surge espontáneamente, sino que sólo puede proceder de vida anterior a través de un proceso de reproducción. Aunque es cierto que la vida se originó a partir de la materia inerte al menos una vez (Capítulo 2), esto requirió períodos enormemente largos y condiciones muy distintas a las de la biosfera moderna. En cada nivel de la jerarquía biológica, las formas de vida se reproducen para generar otras semejantes a ellas (Figura 1-5). Los genes se replican para producir nuevos genes. Las células se dividen para dar lugar a nuevas células. Los organismos se reproducen, sexual o asexualmente, y el resultado son nuevos organismos (Capítulo 7). Las poblaciones pueden fragmentarse y dar lugar a nuevas poblaciones y las especies pueden producir nuevas especies mediante un proceso conocido como especiación. La reproducción, a cualquier nivel de la jerarquía, normalmente implica un aumento de número. Individualmente, los genes, las células, los organismos, las poblaciones o las especies pueden, en un determinado caso, no reproducirse, pero la reproducción es, a pesar de todo, una propiedad potencial de tales individualidades.

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

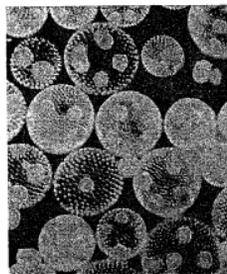


Figura 1-3

*Volvox globator* (p. 229-231) es un fitoflagelado pluricelular que muestra tres niveles distintos de jerarquía biológica: el celular, el del organismo y el poblacional. Cada esferoide es un organismo independiente cuyas células están incluidas en una matriz gelatinosa. Las células mayores tienen una función reproductora y las más pequeñas llevan a cabo las funciones metabólicas generales del organismo. El conjunto de esferoides forma una población.



Figura 1-4

Micrografía electrónica de células epiteliales cilindricas y células secretoras de moco (pp. 192-195). La célula es la pieza básica de los seres vivos.

TABLA 1-1

Diferentes niveles jerárquicos de la complejidad biológica que presentan reproducción, variación y herencia				
Nivel	Frecuencia de reproducción	Campos de estudio	Métodos de estudio	Algunas propiedades emergentes
Célula	Horas (célula de mamífero = ~16 horas)	Biología celular	Microscopía (luminica, electrónica), bioquímica	Replicación cromosómica (meiosis, mitosis), síntesis de macromoléculas (DNA, RNA, proteínas, lípidos, polisacáridos)
Organismo	De horas a días (unicelular); de días a años (multicelular)	Anatomía, fisiología, genética	Dissección, cruces genéticos, estudios clínicos, experimentación fisiológica	Estructura, funciones y coordinación de tejidos, órganos y sistemas (presión sanguínea, temperatura corporal, percepción sensorial, alimentación)
Población	Hasta miles de años	Biología de poblaciones, genética de poblaciones, ecología	Análisis estadístico de la variación, abundancia y distribución geográfica	Estructuras sociales, sistemas de apareamiento, distribución de los organismos por edades, niveles de variación, acción de la selección natural
Especie	De miles a millones de años	Sistemática y biología evolutiva, ecología de comunidades	Estudio de las barreras reproductoras, filogenia, paleontología, interacciones ecológicas	Forma de reproducción, barreras reproductoras

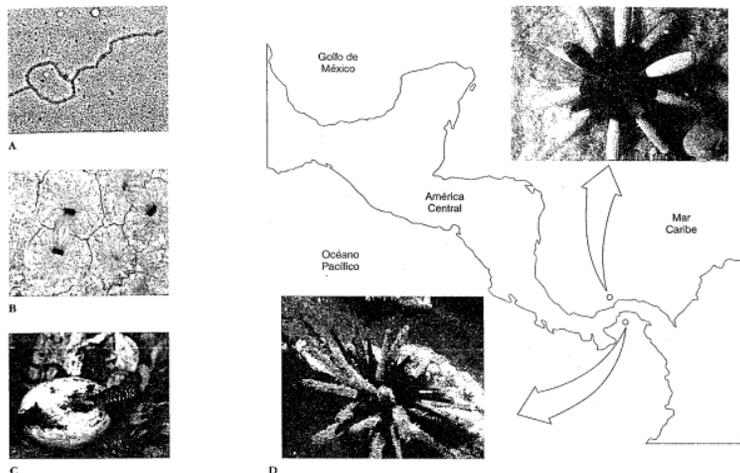


Figura 1-5

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

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

La interacción entre herencia y variación en el proceso reproductor es la base de la evolución orgánica (Capítulo 6). Si la herencia fuese perfecta, los sistemas vivos no cambiarían nunca, si la variación no estuviese controlada por el proceso

hereditario, los sistemas biológicos carecerían de la estabilidad que les permite persistir a través del tiempo.

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

El código genético apareció muy al principio de la historia evolutiva de la vida, y el mismo código está presente en las bacterias y en los genomas nucleares de casi todos los animales y plantas. La constancia casi total de este código entre los seres

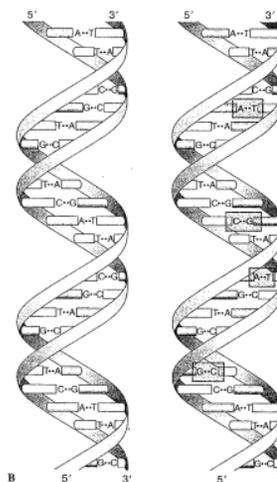
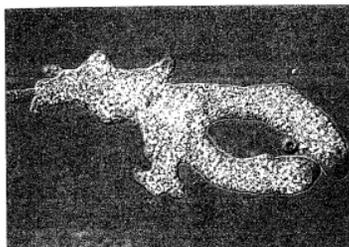


Figura 1-6

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

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

5. **Metabolismo.** *Los organismos vivos se automantienen obteniendo nutrientes de su entorno* (Figura 1-7). Los nutrientes se degradan para obtener energía química y componentes moleculares que se utilizarán en la construcción y mantenimiento del sistema vivo (Capítulo 4). Estos procesos químicos esenciales reciben el nombre de **metabolismo** e incluyen la digestión, la producción de energía (respiración) y la síntesis de moléculas y estructuras. El metabolismo se considera a menudo como la interacción de reacciones destructivas (catabólicas) y constructivas (anabólicas). Los procesos químicos anabólicos y catabólicos más fundamentales que utilizan los sistemas vivos surgieron muy pronto en la historia evolutiva de la vida y son comunes a todos los seres vivos. Este es el caso de la síntesis de carbohidratos, lípidos, ácidos nucleicos y proteínas, junto con sus partes constituyentes y la rotura de enlaces químicos para recuperar la energía contenida en ellos. En los animales, muchas reacciones metabólicas fundamentales se producen a nivel celular, a menudo en orgánulos específicos que están presentes en todo el reino animal. La respiración celular, por ejemplo, tiene lugar en las mitocondrias. Las membranas celulares y nucleares regulan el metabolismo mediante el control del flujo de moléculas a través de los límites de la célula y del núcleo, respectivamente. El estudio de las funciones metabólicas complejas se conoce como **fisiología**. Dediquemos una gran porción de este libro a describir y comparar los diversos tejidos, órganos y sistemas que han desarrollado los distintos grupos de animales para llevar a cabo las funciones fisiológicas básicas de la vida (Capítulos 11 a 36).
6. **Desarrollo.** *Todos los organismos tienen un ciclo vital característico.* El desarrollo describe los cambios característicos que sufre un organismo desde su origen (generalmente la fecundación del óvulo por el espermatozoide) hasta su forma adulta final (Capítulo 8). El desarrollo normalmente implica cambios de tamaño y forma, así como la diferenciación de estructuras internas en el organismo. Incluso los organismos unicelulares más simples aumentan de tamaño y replican sus partes constituyentes antes de dividirse en dos o más células. Los organismos pluricelulares sufren cambios más dramáticos a lo largo de sus vidas. En muchas formas pluricelulares las distintas etapas del ciclo vital son tan diversas que difícilmente se pueden reconocer como estados de la misma especie. Los embriones son claramente diferentes de las formas



A



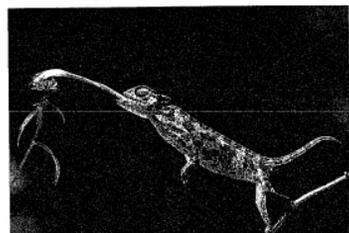
A



B

Figura 1-8

Estados de pupa y adulto del ciclo vital de un insecto: A, mariposa monarca adulta emergiendo de la pupa; B, mariposa monarca adulta completamente formada.



B

Figura 1-7

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

juveniles y adultas a que dan lugar, e incluso el desarrollo postembrionario de algunos organismos tiene etapas que son drásticamente diferentes entre sí. La transformación que se produce de un estado a otro se denomina **metamorfosis**. Por ejemplo, hay muy poco parecido entre el huevo y las etapas de larva, pupa y adulto en los insectos metamórficos (Figura 1-8). Entre los animales, las primeras etapas del desarrollo a menudo son más similares entre organismos de especies emparentadas que lo son luego las etapas más tardías. En nuestra revisión de la diversidad animal, describimos todas las etapas de los ciclos vitales observados, pero nos concentramos en los estados adultos, en los que la diversidad tiene a ser más pronunciada.

7. **Interacción ambiental.** Todos los animales interactúan con su entorno. El estudio de las interacciones de los organismos con el ambiente se denomina **ecología**. Son de especial interés los factores que afectan a la distribución geográfica y a la abundancia de los animales (Capítulos 37 y 38). La ciencia

de la ecología nos permite comprender cómo un organismo puede percibir los estímulos del ambiente y responder a ellos en consecuencia, adecuando su metabolismo y su fisiología (Figura 1-9). Todos los organismos reaccionan a los estímulos de su ambiente, propiedad que se denomina **irritabilidad**. El estímulo y la respuesta pueden ser simples, como es el caso de los organismos unicelulares que se mueven hacia una fuente de luz o se alejan de ella, o huyen de una sustancia nociva; o bien pueden ser bastante complejos, como ocurre con las aves que responden a una complicada serie de señales en un ritual de cortejo (Capítulo 36). La vida y su entorno son inseparables. No podemos aislar la historia evolutiva de una especie de organismos de los distintos ambientes en los que se han desarrollado.

8. **Movimiento.** Los sistemas vivos y sus partes muestran movimientos precisos y controlados que se originan en el propio sistema. La energía que los sistemas vivos extraen de su entorno les permite iniciar movimientos controlados. En el nivel celular, estos movimientos son esenciales para la reproducción, el crecimiento y muchas respuestas a distintos estímulos en todas las formas de vida, así como para el desarrollo en las formas pluricelulares. El movimiento autónomo alcanza una gran diversidad en los animales, y gran parte de este libro contiene descripciones de movimientos animales y muchas de las adaptaciones que los animales han desarrollado para la locomoción. A una escala mayor, poblaciones enteras de animales, o incluso especies, pueden desplazarse de una región geográfica a otra a lo largo del tiempo gracias a su capacidad de movimiento. El movimiento característico de la materia inerte, como el de las partículas en disolución, la desintegración radiactiva de los núcleos y la erupción de los volcanes no está controlada con precisión por los propios objetos que se mueven, y muy a menudo implican la acción de fuerzas completamente externas a ellos. Los movimientos, con capacidad adaptativa y a menudo intencionados, que se inician por los sistemas vivos, no existen en el mundo inanimado.

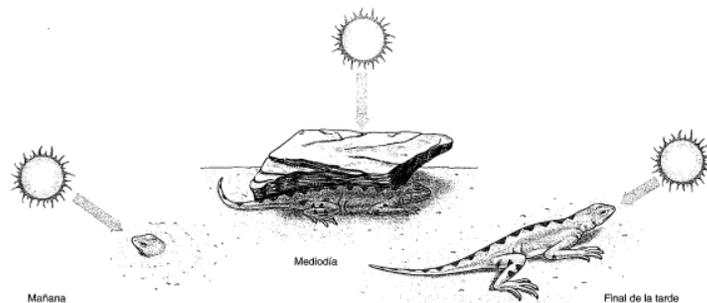


Figura 1-9

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

## La vida obedece las leyes físicas

Para un observador poco experto, puede parecer que estas ocho propiedades violan las leyes básicas de la física. El vitalismo, la idea de que la vida lleva asociada una fuerza vital mística que viola las leyes físicas y químicas, tuvo amplia aceptación durante un tiempo. La investigación biológica ha rechazado el vitalismo de forma consistente, demostrando a su vez que todos los sistemas vivos operan y evolucionan dentro de los límites de las leyes básicas de la física y la química. Las leyes que gobiernan la energía y sus transformaciones (termodinámica) son particularmente importantes para comprender la vida (Capítulo 4). La **primera ley de la termodinámica** es la ley de la conservación de la energía. La energía ni se crea ni se destruye, sino que puede transformarse de una forma en otra. Todos los aspectos de la vida requieren energía y su transformación. La energía que mantiene la vida en la Tierra procede de las reacciones de fusión en nuestro Sol y llega a la Tierra en forma de luz y calor. La luz solar es captada por las plantas verdes y las cianobacterias y transformada en enlaces químicos mediante el proceso de fotosíntesis. La energía de estos enlaces químicos es una forma de energía potencial que se puede liberar cuando el enlace se rompe, y ser utilizada entonces para llevar a cabo diversas funciones celulares. La energía transformada y almacenada en las plantas la emplean los animales que se alimentan de ellas, y éstos pueden a su vez proporcionar energía a otros animales que los coman.

La **segunda ley de la termodinámica** establece que los sistemas físicos tienden hacia un estado de desorden creciente, o **entropía**. La energía obtenida y almacenada por las plantas se libera subsecuentemente mediante diversos mecanismos y finalmente se disipa en forma de calor. El alto grado de organización molecular de las células vivas solamente se alcanza y mantiene mientras haya aporte de energía. El destino último de los materiales en las células es la degradación y disipación de la energía de sus enlaces químicos en forma de calor. El proceso evolutivo, en el que la complejidad de los organismos puede aumentar con el tiempo, puede parecer, en principio, que viola la segunda ley de la termodinámica, pero no es así. La complejidad de los organismos solamente se alcanza y mantiene por la utilización constante y la dispa-

ción de la energía que fluye en la biosfera procedente del Sol. La supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los animales requieren energía que procede de la rotura de complejas moléculas de alimento en simples productos orgánicos de desecho. Los procesos por los cuales los animales adquieren energía a través de la nutrición y la respiración son el objeto de estudio de las diversas ciencias fisiológicas.

## LA ZOOLOGÍA COMO PARTE DE LA BIOLOGÍA

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

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

Algunos organismos combinan las propiedades de animales y plantas. Por ejemplo, *Euglena* (Figura 1-10) es un organismo unicelular móvil que se asemeja a las plantas en que es fotosintético, pero se parece a los animales por su capacidad para ingerir partículas de

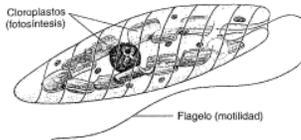


Figura 1-10

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

alimento. *Euglena* es parte de una rama separada de los eucariontes que divergieron de las plantas y los animales en una etapa temprana de la historia evolutiva de éstos. *Euglena* y otros eucariontes unicelulares algunas veces se agrupan en el reino Protista, aunque este reino consiste en un agrupamiento arbitrario de linajes no emparentados, que viola los principios taxonómicos (Capítulo 10).

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

## PRINCIPIOS DE LA CIENCIA

### Naturaleza de la ciencia

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

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

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

establecimiento de una religión por parte del gobierno. Esta prohibición también impide aprobar una ley que ayude o favorezca una religión sobre otras. El 5 de enero de 1982, el juez Overton votó penosamente la postura en vigor de la Ley 590 en el Estado de Arkansas.

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

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

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

Desafortunadamente, la postura religiosa que se llamó «ciencia creacionista» ha reaparecido en la política norteamericana bajo la denominación de «teoría del diseño inteligente». Nos vemos forzados una vez más a defender la enseñanza de la ciencia frente a este dogma carente de sentido científico.

### El método científico

Estos criterios esenciales de la ciencia forman la base del **método hipotético-deductivo**. El primer paso de este método es la generación de hipótesis o potenciales respuestas a los interrogantes que se han planteado. Estas hipótesis están generalmente basadas en observaciones previas de la naturaleza, o bien se derivan de teorías fundamentadas en dichas observaciones. Las hipótesis científicas son meras afirmaciones generales sobre la naturaleza que pueden explicar un gran número de observaciones diversas. La hipótesis de Darwin sobre la selección natural, por ejemplo, explica las observaciones referidas a cómo muchas especies diferentes tienen propieda-

\* (W. Del T.) Se han traducido los párrafos anteriores de manera menos literal que el resto de la obra para adaptar su comprensión al lector científico, que no tiene que ser necesariamente un experto en el lenguaje jurídico y meros en las leyes y procedimientos legales de los Estados Unidos. En particular, las cinco conclusiones a las que llegó Overton y muy especialmente la última, «ti la falsifiables», se han aclarado, ya que el concepto «to falsify» (judicialmente, comprobar un testimonio) es, en el lenguaje introducido en la lógica de la ciencia por Popper, algo que equivale a la posibilidad de refutación del principio científico.

des que las adaptan a sus ambientes respectivos. Basada en la hipótesis, el científico deberá hacer una predicción referente a futuras observaciones. El hombre de ciencia debe decirse: «Si mi hipótesis es una explicación válida sobre observaciones pasadas, entonces las observaciones futuras deben tener determinadas características». Las mejores hipótesis son aquellas que hacen muchas predicciones que si se demuestra que son erróneas, conducirán al rechazo o refutación de la hipótesis.

El método científico puede resumirse como una serie de pasos:

1. Observación
2. Interrogante
3. Hipótesis
4. Prueba empírica
5. Conclusiones
6. Publicación

Las observaciones ilustradas en la Figura 1-1A-E constituyen un primer paso esencial para evaluar la biología de las poblaciones naturales. Por ejemplo, las observaciones de las larvas de cangrejo que se muestran en la Figura 1-1E podrían hacer que el investigador se pregunte si la tasa de crecimiento de las larvas es mayor en las poblaciones inalteradas que en las expuestas a un contaminante químico. Se puede generar entonces una hipótesis nula que permita realizar una prueba empírica. Una hipótesis nula está enunciada de forma que permite a los datos rechazarla si resulta ser falsa. En este caso, la hipótesis nula es que la tasa de crecimiento de los cangrejos en entornos inalterados es la misma que en ambientes contaminados. Entonces, el investigador lleva a cabo una prueba empírica tomando datos del crecimiento de las larvas en un conjunto de poblaciones de cangrejos inalteradas y en otro grupo de poblaciones sujetas al contaminante químico. Idealmente, ambos tipos de poblaciones son equivalentes en todos los aspectos, excepto por la presencia de la sustancia química en cuestión. Si las atenciones muestran diferencias consistentes en las tasas de crecimiento de los dos grupos de poblaciones, la hipótesis nula se rechaza. Se puede concluir entonces que la sustancia contaminante altera la tasa de crecimiento larvario. Generalmente se necesita un tratamiento estadístico para asegurarse de que las diferencias entre los dos grupos son mayores de las que cabría esperar de las simples fluctuaciones al azar. Si la hipótesis nula no puede rechazarse, la conclusión es que los datos no muestran ningún efecto de la sustancia química. Los

resultados del estudio se publican posteriormente para dar a conocer los hallazgos a otros investigadores, los cuales pueden repetir las pruebas, quizás utilizando otras poblaciones de la misma o de distinta especie de cangrejos. Las conclusiones del estudio inicial sirven entonces como observaciones para otros interrogantes e hipótesis y reiterar así el proceso científico.

Obsérvese que una hipótesis nula no puede demostrarse como válida utilizando el método científico. Si los datos disponibles son compatibles con ella, la hipótesis sirve de guía para la obtención de datos adicionales que pudieran potencialmente rechazarla. Nuestras mejores hipótesis son las que realizan predicciones específicas confirmadas por un gran número de pruebas empíricas.

La hipótesis de la selección natural se la invocó para explicar la variación observada en las poblaciones de ciertas polillas británicas (Figura 1-11). En áreas industriales inglesas, donde el aire está muy contaminado, muchas poblaciones de polillas contienen fundamentalmente individuos de pigmentación oscura (melánica), mientras que las poblaciones que habitan los bosques limpios tienen una frecuencia mucho mayor de individuos de pigmentación clara. La hipótesis sugiere que las polillas pueden sobrevivir mejor si se confunden con su entorno, lo que las hace invisibles para los pájaros que se alimentan de ellas. Los estudios experimentales han demostrado que, de acuerdo con esta hipótesis, los pájaros son capaces de localizar, y por lo tanto comer, las polillas que destacan en su entorno. Los pájaros de la misma área encuentran difícil descubrir las polillas que se confunden con su ambiente, lo que permite a estas últimas reproducirse e incrementar su número con respecto a las polillas llamativas. Otra predicción comprobable de la hipótesis de la selección natural es que si las zonas contaminadas se limpian, las poblaciones de polillas mostrarán un incremento en la frecuencia de individuos de pigmentación clara. Las observaciones sobre tales poblaciones confirmaron el resultado previsto por la selección natural.

Si una hipótesis es muy potente, ya que explica una amplia variedad de fenómenos relacionados, puede alcanzar el estatus de **teoría**. La selección natural es un buen ejemplo. Nuestro caso del uso de la selección natural para explicar las observaciones de los patrones de pigmentación en las poblaciones de polillas es solamente uno de los muchos fenómenos a los que se puede aplicar. La selección natural proporciona posibles explicaciones para la existencia de muchos rasgos o caracteres distribuidos virtualmente en todas las especies de animales. Cada uno de tales casos constituye una hipó-



Figura 1-11

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

## Ética e investigación animal

La utilización de los animales para satisfacer necesidades humanas ha hecho surgir problemas éticos. El aspecto más controvertido es el uso de los animales en la investigación biomédica y del comportamiento, y en las pruebas a las que se someten los productos comerciales.

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

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

El progreso de la medicina y la veterinaria depende de la investigación con animales. Cada fármaco y cada vacuna que se desarrollan para mejorar la condición humana han sido probados antes en animales. La investigación con animales ha permitido a la medicina desterrar la viruela y la polio al menos en algunas partes del mundo, ha proporcionado inmunización contra enfermedades antes muy comunes y a menudo graves, como la difteria, las paperas o la rubéola, ha contribuido a crear tratamientos para el cáncer, la diabetes, las enfermedades cardíacas y las psicosis maniaco-depresivas, y ha possibilitado el desarrollo de técnicas quirúrgicas como la cirugía cardíaca, las transfusiones sanguíneas y la extracción de cataratas. La investigación sobre el SIDA depende completamente de los estudios en animales, principalmente en el debido a que la gran serpiente del SIDA de los simios, identificado en los macacos Rhesus, con el SIDA humano, ha permitido que la enfermedad de los monos sirva como modelo para la humana. Trabajos recientes indican que también los gatos pueden resultar ser modelos útiles para el desarrollo de una vacuna contra el SIDA. Experimentos sobre injertos de células madre por primera vez en un gato vacunado y posteriormente en otros animales, han abierto una nueva era en la investigación inmunológica con enormes ramificaciones para el tratamiento de las enfermedades en el hombre y otros animales.

La investigación con animales también ha beneficiado a otros animales a través de la veterinaria. Las vacunas para la leucemia felina y los parvovirus caninos fueron probadas previamente en otros gatos y perros. Muchas

otras vacunas contra serias enfermedades de los animales han sido puestas a punto a través de la investigación con animales, por ejemplo, la rabia, el moquillo, el ántrax, la hepatitis y el tétanos. En la investigación en general no se utilizan especies en peligro de extinción (excepto para proteger a dichas especies de la desaparición total). Por todo ello, la investigación con animales ha depurado enormes beneficios al hombre y a otros animales. Todavía queda mucho que aprender sobre el tratamiento de enfermedades como el cáncer, el SIDA, la diabetes o las aflicciones cardíacas. Lo que sin duda requerirá la utilización de animales en la investigación.

A pesar de los indudables beneficios producidos por la investigación con animales, los defensores de los derechos de éstos consideran que el daño producido a los animales en algunas investigaciones no es ético. Los más extremistas, abogan por la abolición total de todas las formas de investigación que utilizan animales. La comunidad científica está profundamente preocupada por el impacto que estos ataques puedan tener sobre la capacidad de los científicos para desarrollar experimentos importantes que contribuyan al bienestar tanto del hombre como de los animales. Los científicos piensan que, si existe justificación para utilizar animales como alimento y fuente de materias primas, o como animales de compañía, también está justificada su utilización en experimentación para beneficio del hombre cuando tales estudios se lesion a cabo con humanidad y ética.

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

## Bibliografía sobre la ética de la investigación con animales

Commission on Life Sciences, National Research Council, 1988. Use of laboratory animals in biomedical and behavioral research. Washington, D.C., National Academies Press. *Establecimiento de una política nacional y de las líneas de actuación para el uso de animales en la investigación biomédica. Incluye sus capítulos sobre los métodos derivados de la utilización de animales.*

Groves, J. M. 1997. *Hearts and minds: the controversy over laboratory animals*. Philadelphia, Pennsylvania, Temple University Press.

*Sensate revisión sobre la controversia, a cargo de un activista que ha realizado numerosas entrevistas con otros activistas y partidarios de la investigación con animales.*

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

para saber hasta qué punto estas teorías son de aplicación general. Evidentemente, no todas las teorías más útiles son aquellas que pueden explicar un mayor conjunto de fenómenos naturales diferentes.

Hay que hacer notar que el significado de la palabra "teoría", cuando la utilizan los científicos, no equivale a "especulación", según ocurre en el lenguaje general. En las controversias sobre evolucionismo frente a creacionismo ha resultado fundamental el no haber puesto claramente de manifiesto esta distinción. Los creacionistas han hablado de evolución como solamente una teoría, como si fuera

pero menos que una fantasía. De hecho, la teoría de la evolución está apoyada en tal cantidad de pruebas que para la mayoría de los biólogos su rechazo equivale al rechazo de la razón. Pese a todo, la evolución biológica, al igual que otras teorías científicas, no ha sido probada en un sentido matemático, pero se puede comprobar, experimentar y también referir. Las teorías poderosas, en las que se basan investigaciones importantes y extensas, se denominan **paradigmas**. La historia de la ciencia ha mostrado que incluso paradigmas fundamentales pueden ser refutados y sustituidos cuando no pueden explicar o justificar nuestras observaciones de la naturaleza. En tal caso, se reemplazan por nuevos paradigmas en un proceso conocido como **revolución científica**. Por ejemplo, antes del siglo XIX, las especies animales se estudiaban como entidades creadas ex profeso, cuyas propiedades esenciales permanecían inmutables con el paso del tiempo. Las teorías de Darwin condujeron a una revolución científica que sustituyó estas creencias por el paradigma de la evolución. Este paradigma ha guiado la investigación biológica durante 150 años; mantiene una gran potencia explicativa y continúa conduciendo la actividad investigadora sobre la naturaleza. La teoría de la evolución se acepta generalmente como la piedra angular de la biología.

Los químicos y los físicos utilizan a menudo el término "ley" para designar a teorías muy comprobadas que parecen aplicarse sin excepción a todo el mundo físico. Estas leyes se consideran uniformes a través del tiempo y el espacio. Como el mundo biológico está limitado en el tiempo y en el espacio, y como el cambio evolutivo ha producido una enorme diversidad de formas con diferentes propiedades emergentes en múltiples niveles (Tabla 1-1), los biólogos evitan utilizar el término "ley" para referirse a sus teorías. Casi todas las leyes biológicas propuestas en el pasado han resultado ser sólo aplicables a algunos seres vivos, pero a no todos, las leyes mendelianas de la herencia, por ejemplo, no son aplicables a las bacterias, y son violadas a menudo incluso por las especies animales y vegetales que normalmente las obedecen. Las teorías de Darwin del cambio propuesto y de la ascendencia común de las formas vivas (p. 19) son quizás las únicas enunciadas que podrían ser razonablemente calificadas de leyes de la biología.

## Las ciencias experimentales frente a las evolutivas

Los muchos interrogantes que el hombre se ha planteado sobre el mundo animal desde los tiempos de Aristóteles se pueden agrupar en dos categorías principales<sup>1</sup>. La primera de ellas busca el entendimiento de las causas *próximas* o *inmediatas* que subyacen bajo el funcionamiento de los sistemas biológicos en un momento y un lugar determinados. Esto incluye los problemas de explicar cómo los animales llevan a cabo sus funciones metabólicas, fisiológicas y de conducta a los niveles molecular, celular, del organismo e incluso poblacional. Por ejemplo, ¿cómo se expresa la información genética para guiar la síntesis de proteínas? ¿Qué provoca que las células se dividan para dar lugar a nuevas células? ¿Cómo afecta la densidad de una población a la fisiología y al comportamiento de los organismos?

Las ciencias biológicas que investigan las causas inmediatas se conocen como **ciencias experimentales**, que proceden utilizando

el método experimental. El objetivo es comprobar nuestro grado de conocimiento de un sistema biológico. Predicimos los resultados de una alteración experimental del sistema basándonos en nuestros conocimientos sobre él. Si éstos son correctos, se producirá el resultado predicho. Si tras la alteración experimental obtenemos un resultado inesperado, descubrimos que nuestro conocimiento del sistema es erróneo o incompleto. Las condiciones experimentales se repiten para eliminar sesgos al azar que pudieran producir conclusiones erróneas. Los **controles**, o repeticiones del procedimiento experimental pero sin el estímulo, se establecen como una protección frente a factores que pudieran pasar desapercibidos y alterar el resultado. Los procesos por los cuales los animales mantienen su temperatura corporal bajo distintas condiciones ambientales, digieren su alimento, migran a nuevos hábitat, o almacenan energía, son ejemplos adicionales de fenómenos fisiológicos estudiados mediante la experimentación (Capítulos 29 a 36). Otros campos subordinados de la biología, que forman parte de las ciencias **experimentales**, incluyen la biología molecular, la biología celular, la endocrinología, la biología del desarrollo y la ecología de comunidades.

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

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

El uso científico de la expresión "causa última", a diferencia del uso antropológico, no implica una finalidad preconcebida para los fenómenos naturales. Las argumentaciones de que la naturaleza tiene una finalidad predeterminada, tal como la aparición de la mente humana, se califican de teleológicas. La **teleología** es la concepción errónea de que la evolución de los organismos vivos está guiada intencionalmente hacia un diseño óptimo. Uno de los principales logros de la teoría evolutiva de Darwin es su rechazo de la teleología como explicación de la diversificación biológica.

<sup>1</sup>Mayr, E. 1985. Capítulo 25 de D. Kohn, ed. *The Darwinian Heritage*. Princeton, Princeton University Press.

## TEORÍAS DE LA EVOLUCIÓN Y LA HERENCIA

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

### Teoría de la evolución de Darwin

La teoría de la evolución de Darwin tiene hoy 150 años de antigüedad (Capítulo 6). Darwin configuró su teoría de forma completa con la publicación de su famosa obra *Sobre el Origen de las Especies por medio de la Selección Natural* en Inglaterra en 1859 (Figura 1-12). Hoy día se pregunta con frecuencia a los biólogos «¿qué es el darwinismo?» y «¿aceptan los biólogos la teoría de Darwin de la evolución?» Estas preguntas no pueden tener una respuesta simple, ya que el darwinismo comprende varias teorías diferentes, aunque mutuamente compatibles. El profesor Ernst Mayr, de la Universidad de Harvard, consideró que el darwinismo debe contemplarse como cinco teorías principales. Estas cinco teorías tienen, por así decirlo, orígenes y destinos diferentes y no se pueden discutir con precisión como si se tratase de un solo razonamiento. Las teorías son: (1) el cambio perpetuo, (2) el origen común, (3) la multiplicación de las especies, (4) el gradualismo y (5) la selección natural. Generalmente se acepta que las tres primeras teorías tienen una aplicación universal en el mundo vivo. Sin embargo, existe controversia entre los evolucionistas sobre el gradualismo y la selección natural, aunque ambas son fuertemente defendidas por una gran proporción de la comunidad científica evolucionista y son importantes componentes del paradigma evolutivo darwiniano. El gradualismo y la selección natural forman claramente parte del proceso evolutivo, pero su poder explicativo puede no ser tan amplio como creyó Darwin. Las legítimas controversias sobre el gradualismo y la selección natural son muchas veces presentadas incorrectamente por los creacionistas



Figura 1-12

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

como modificaciones de las tres primeras teorías, aunque la validez de dichas teorías se apoya sólidamente en hechos relevantes.

- Cambio perpetuo.** Esta es la teoría fundamental de la evolución, sobre la que se basan las demás. Establece que el mundo vivo no es ni constante ni sigue un ciclo perpetuo, sino que está en cambio permanente. Las propiedades de los organismos sufren transformaciones a través de las generaciones a lo largo del tiempo. Esta teoría se originó en la antigüedad, pero no tuvo una amplia aceptación hasta que Darwin la defendió en el contexto de sus otras cuatro teorías. El «cambio perpetuo» está documentado por el registro fósil, que rechaza claramente el origen reciente de todas las formas de vida defendido por los creacionistas. Al haber resistido repetidas comprobaciones y estar apoyado por un inmenso número de observaciones, actualmente se considera al «cambio perpetuo» como un hecho científico.
- Origen común.** La segunda teoría darwiniana, el «origen común», establece que todas las formas de vida descienden de un antecesor común a través de la ramificación o diversificación de las estirpes (Figura 1-13). El argumento opuesto, que las diferentes formas de vida surgen independientemente y se suceden hasta el presente en linajes genéticos sin ramificar, se ha refutado con estudios comparados de la forma de los organismos, de

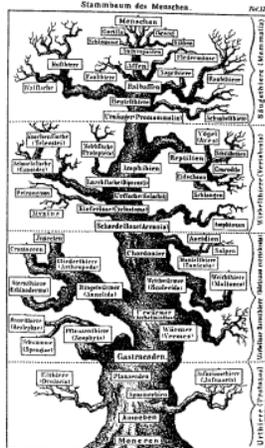


Figura 1-13

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

la estructura celular y de las estructuras macromoleculares (incluidas las del material genético, el DNA). Todos estos estudios confirman la teoría de que la historia de la vida tiene la estructura de un árbol evolutivo, ramificado, y conocido como **filogenia**. Las especies que comparten un antecesor común relativamente reciente también comparten más caracteres similares a todos los niveles de lo que lo hacen las especies cuyo antecesor común es más remoto. Gran parte de la investigación actual se basa en la teoría de Darwin del origen común para reconstruir la filogenia de la vida mediante los patrones de semejanzas y diferencias observados entre las especies. La filogenia resultante es la base de nuestra clasificación taxonómica de los animales (Capítulo 10).

- Multiplicación de las especies.** La tercera teoría de Darwin establece que el proceso evolutivo produce especies nuevas mediante la división y transformación de las antiguas. Actualmente, y de forma general, se considera a las especies como poblaciones de organismos reproductivamente distinguibles que, usualmente, pero no siempre, difieren unas de otras por la forma del organismo. Una vez formada completamente una especie, no se producen cruces reproductores entre miembros de especies diferentes, o es demasiado infrecuente como para permitir que los linajes de ambas especies se mezclen. Los evolucionistas están generalmente de acuerdo en que la división y transformación de las estirpes produce nuevas especies, aunque todavía hay una gran controversia sobre los detalles de este proceso (Capítulo 6) y el significado exacto del término «especie» (Capítulo 10). El estudio de los procesos históricos que generan especies nuevas promueve gran cantidad de investigación científica.
- Gradualismo.** El gradualismo establece que las grandes diferencias en los rasgos anatómicos que caracterizan a especies dis-

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

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

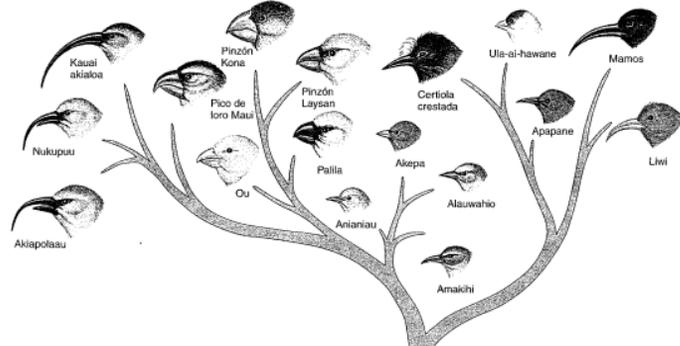


Figura 1-14

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

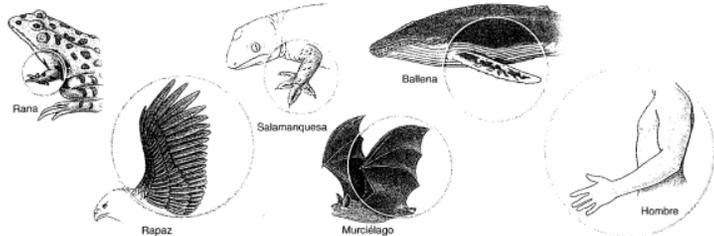


Figura 1-15

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

La selección natural explica por qué los organismos están contruidos según las demandas de su entorno, un fenómeno llamado **adaptación** (Figura 1-15). La adaptación es el resultado que cabe esperar de un proceso que acumula las variaciones más favorables en la población a través de largos períodos de tiempo evolutivo. La adaptación se había considerado previamente como una prueba concluyente en contra de la evolución, por lo que la teoría de la selección natural de Darwin resultó de importancia decisiva para convencer a la gente de que un proceso natural, susceptible de ser estudiado científicamente, podía dar lugar a una nueva especie. La demostración de que los procesos naturales pueden producir adaptaciones fue importante para que eventualmente se aceptaran las cinco teorías darwinianas.

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

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

## Herencia mendeliana y la teoría cromosómica de la herencia

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

### El punto de vista genético

La metodología genética consiste en cruzar poblaciones de organismos que son razas puras para rasgos contrastados, y seguir después la transmisión hereditaria de tales caracteres a través de las sucesivas generaciones. La expresión *raza pura* se aplica a una población que mantiene durante generaciones sólo uno de los distatos estados o manifestaciones alternativas de un carácter determinado, cuando se propaga de forma aislada con respecto a otras poblaciones. Por ejemplo, la mayoría de las poblaciones de moscas del vinagre solamente producen individuos de ojos rojos generación tras generación, con independencia del ambiente en el que se desarrollen; estas poblaciones son razas puras para los ojos rojos. Algunas cepas de laboratorio de moscas del vinagre presentan solamente individuos de ojos blancos, y son, por tanto, razas puras para los ojos blancos (p. 88).

Gregor Mendel estudió la transmisión de siete rasgos variables en el guisante de jardín, cruzando poblaciones que eran razas puras para caracteres alternativos (por ejemplo, plantas altas frente a bajas). En la primera generación (llamada generación  $P_1$  o *filial*) sólo se observó uno de los rasgos alternativos parentales; no había indicación de mezcla de los caracteres parentales. En el ejemplo, la descendencia (llamada *híbridos* de la  $F_1$  porque representan un cruce entre dos formas diferentes) formada al cruzar las plantas altas y las bajas resultó alta, independientemente de si el carácter alto se transmitió a través del progenitor masculino o del femenino. Se permitió que estos híbridos de la  $F_1$  se autopolinizaran y en su descendencia (llamada generación  $F_2$ ) aparecieron ambos rasgos parentales, aunque el carácter mostrado por los híbridos de la  $F_1$  (plantas altas en nuestro ejemplo) era tres veces más abundante que el otro.



A

Figura 1-16

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



B

De nuevo, no había indicio de mezcla de los caracteres parentales (Figura 1-17).

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

determinada se separan uno del otro y cada gameto recibe solamente uno de ellos. La fecundación restablece la condición par. Si un organismo posee formas diferentes en el par de genes de un carácter, sólo se expresa y aparece uno de ellos, pero ambos genes se transmiten inalterados y en igual número a los gametos que forma el organismo. La transmisión de estos genes es independiente, no mezclada. Mendel observó que la herencia de un par de caracteres es independiente de la herencia de otro par. Sin embargo, hoy sabemos que no todos los pares de caracteres se heredan independientemente.

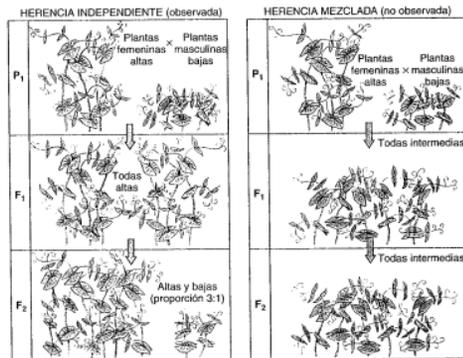
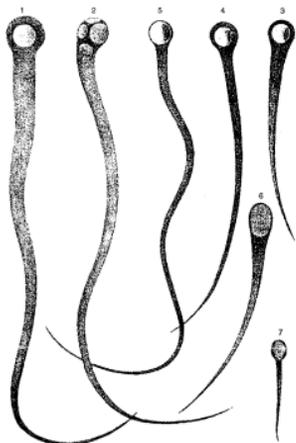


Figura 1-17

Diferentes predicciones de herencia independiente frente a herencia mezclada respecto a los resultados de los cruces de Mendel entre plantas altas y bajas. Los resultados esperados si la herencia es independiente se confirmaron, mientras que los previstos por la herencia mezclada fueron refutados por los resultados de los experimentos. Los experimentos recíprocos (cruzando plantas progenitoras femeninas bajas con masculinas altas) produjeron resultados similares. ( $P_1$  = generación parental;  $F_1$  = primera generación filial;  $F_2$  = segunda generación filial.)



**Figura 1-19**

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

eminentes biólogos propusieron, por ejemplo, la hipótesis de que los espermatozoides eran gusanos parásitos del semen (Figura 1-18). Esta hipótesis fue pronto refutada con la revelación de la verdadera naturaleza de los gametos. Conforme los precursos de los gametos se preparan para dividirse en los primeros estados de su formación, el material nuclear se condensa en estructuras concretas y alargadas, denominadas cromosomas. Los cromosomas aparecen en pares, que normalmente son similares pero no idénticos respecto al aspecto y en la información que contienen. El número de pares de cromosomas varía entre las especies. Un miembro de cada par procede del progenitor femenino y otro del masculino. Estos dos cromosomas se emparejan físicamente y después se separan en diferentes células hijas durante la división celular previa a la formación de los gametos (Figura 1-19). Cada gameto resultante recibe un cromosoma de cada par y los diferentes pares de cromosomas se distribuyen en los gametos independientemente unos de otros. Ya que el comportamiento del material cromosómico durante la formación de los gametos equivale al postulado por los genes de Mendel, Sutton y Boveri en 1903-1904 enunciaron la hipótesis de que los cromosomas eran los portadores físicos del material genético. Cuando se propuso por primera vez, esta hipótesis fue recibida con un gran escepticismo. Una larga serie de pruebas diseñadas para refutarla demostraron finalmente que sus predicciones eran correctas. Actualmente la teoría cromosómica de la herencia está perfectamente consolidada.

**Figura 1-18**

Dibujo basado en una micrografía de principios del siglo XIX de los espermatozoides de (1) cabuya, (2) ratón de laboratorio, (3) erizo, (4) caballo, (5) gato, (6) carnero y (7) perro. Algunos biólogos interpretaron inicialmente a los espermatozoides como gusanos parásitos del semen, pero en 1824, Jean Prévost y Jean Dumas identificaron correctamente su papel en la fecundación del óvulo.

mente unos de otros, los rasgos diferentes que tienden a heredarse juntos se califican como genéticamente ligados (p. 88). Numerosos estudios, en particular con la mosca del vinagre, *Drosophila melanogaster*, han puesto de manifiesto que los principios de la herencia descubiertos inicialmente en las plantas también se aplican a los animales.

### Contribuciones de la Biología celular

El perfeccionamiento de los microscopios durante el siglo XIX permitió a los citólogos investigar la formación de los gametos mediante la observación directa de los tejidos reproductores, aunque en un principio la interpretación de estas observaciones fue difícil. Algunos

de especie), cada uno de los cuales presenta diversas propiedades emergentes específicas.

La ciencia se caracteriza por la adquisición de conocimientos mediante la constatación y comprobación de hipótesis a través de la observación de la naturaleza. La ciencia se guía por la ley natural y sus hipótesis son comprobables, provisionales y refutables. Las ciencias zoológicas se pueden subdividir en dos categorías, las ciencias experimentales y las evolutivas. Las ciencias experimentales utilizan el método experimental para preguntarse cómo los animales llevan a cabo sus funciones metabólicas básicas, del desarrollo, de la conducta y reproductoras, lo que incluye investigaciones sobre sus sistemas moleculares y poblacionales. Las ciencias evolutivas utilizan el método comparativo para reconstruir la historia de la vida y, posteriormente, valerse de esta historia con el fin de comprender cómo las diversas especies y sus propiedades moleculares, celulares, del organismo y poblacionales han aparecido a lo largo de la evolu-

ción. Las hipótesis que resisten repetidas pruebas y además explican fenómenos muy diversos alcanzan la categoría de teorías. Las teorías importantes que son guía de investigaciones extensas se denominan «paradigmas». Los principales paradigmas que gobiernan el estudio de la Zoología son la teoría de la evolución de Darwin y la teoría cromosómica de la herencia.

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

## CUESTIONARIO

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

## BIBLIOGRAFÍA

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

## RESUMEN

La Zoología es el estudio científico de los animales y forma parte de la Biología, el estudio científico de la vida. Los animales y la vida, en general, son entidades constantemente cambiantes que sólo se pueden identificar por los atributos que han adquirido a lo largo de su larga historia evolutiva. Las propiedades más importantes de

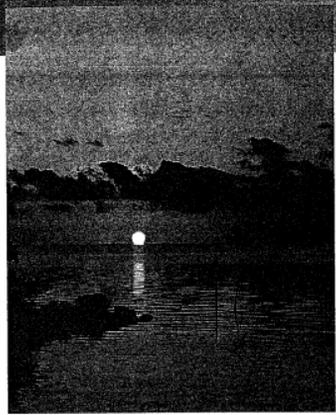
la vida son la exclusividad química, la complejidad y la organización jerárquica, la reproducción, la posesión de un programa genético, el metabolismo, el desarrollo, la interacción con el medio y el movimiento. Los sistemas biológicos constituyen una jerarquía de niveles integrados (molecular, celular, del organismo, poblacional y

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanip214e](http://www.mhhe.com/hickmanip214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

## 2

## El origen y la química de la vida



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

### ¿Surgió la vida por generación espontánea?

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

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

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

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

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

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

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

### EL AGUA Y LA VIDA

El origen y la existencia misma de la vida sobre la Tierra dependen de un hecho fundamental: la presencia de agua. El agua es el

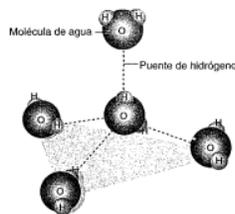


Figura 2-2

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

compuesto más abundante de todas las células, ya que constituye de un 60% a un 90% de la mayor parte de los seres vivos. El agua tiene varias propiedades extraordinarias que la hacen especialmente adecuada para poder cumplir su papel esencial en los seres vivos y en su origen. Estas propiedades del agua pueden explicarse, en su mayor parte, como debidas a los enlaces (puentes) de hidrógeno que se forman entre sus moléculas (Figura 2-2).

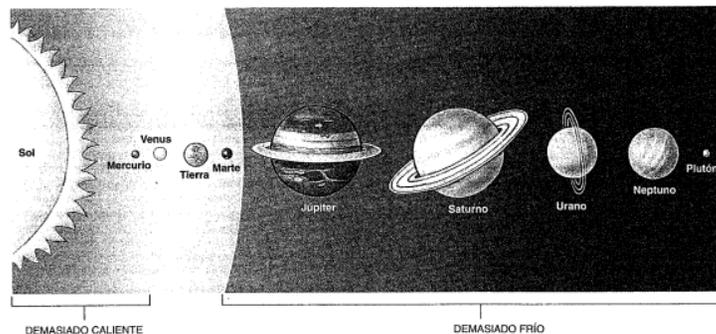


Figura 2-1

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

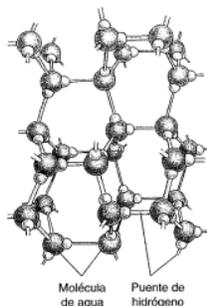


Figura 2-3

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

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

Otra propiedad importante del agua para la vida es el **peculiar comportamiento de su densidad** cuando se producen cambios de temperatura. La mayoría de los líquidos se hacen más densos cuando su temperatura descende. Sin embargo, el agua alcanza su densidad máxima a 4 °C *mientras continúa líquida*, después, a medida que sigue enfriándose, se hace menos densa (Figura 2-3). Por lo tanto, el hielo *flota* en lugar de hundirse hacia el fondo de los lagos y charcas. Si el hielo fuese más denso que el agua líquida, las



Figura 2-4

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

masas de agua se congelarían desde el fondo hacia arriba durante el invierno y no llegarían a descongelarse totalmente durante el verano. Bajo estas condiciones, la vida acuática quedaría muy limitada. En el hielo, las moléculas del agua forman una extensa red cristalina abierta, que se mantiene unida por enlaces de hidrógeno que ligan todas las moléculas entre sí. En este entramado reticular, las moléculas están bastante separadas y, por tanto, son menos densas que cuando están a 4 °C en el agua líquida.

El agua tiene una **elevada tensión superficial**, mayor que la de cualquier otro líquido salvo el mercurio. Los enlaces de hidrógeno entre las moléculas de agua producen una cohesión que es importante para que se mantenga la forma y el movimiento del protoplasma. La elevada tensión superficial crea un nicho ecológico único (p. 826) para ciertas formas de insectos, como los gérridos (Figura 2-4), y los girínidos, que patinan sobre la superficie de las charcas. A pesar de su elevada tensión superficial, el agua tiene una **baja viscosidad**, propiedad que favorece el movimiento de la sangre a través de los pequeños capilares y del citoplasma dentro de los límites de la célula.

El agua es un **disolvente** excelente. Las sales se disuelven mucho mejor en agua que en cualquier otro disolvente. Eso es consecuencia de la naturaleza bipolar del agua, que hace que se oriente alrededor de las partículas cargadas disueltas en ella. Por ejemplo, cuando se disuelven en agua cristales de NaCl, se separan los iones Na<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup> (Figura 2-5). Las zonas negativas de los dipolos del agua se reúnen alrededor de los iones Na<sup>+</sup>, mientras que las zonas positivas se reúnen en torno a los iones Cl<sup>-</sup>. Esto mantiene a los iones separados y determina un grado de disociación elevado. Otros disolventes que no tienen carácter dipolar son menos eficaces a la hora de mantener los iones separados. La capacidad de las moléculas proteínicas para disolverse en agua puede ser esencial para que muchas proteínas puedan cumplir sus funciones.

El agua interviene en muchas de las reacciones químicas que tienen lugar en el interior de los seres vivos. Muchos compuestos se rompen en unidades menores cuando se les añade una molécula de agua, un proceso denominado **hidrólisis**. Por el contrario, algunos compuestos de gran tamaño se sintetizan a partir de unidades más pequeñas, mediante una reacción contraria a la hidrólisis, conocida como **condensación**.



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

## El pH de las soluciones

En el agua líquida pura (agua destilada) una pequeña parte de las moléculas están disociadas en iones hidrógeno (H<sup>+</sup>) e hidroxilos (OH<sup>-</sup>); la concentración de ambos iones es de 10<sup>-7</sup> moles/litro. Cuando se disuelve un ácido en agua, éste aporta iones H<sup>+</sup> a la solución, lo que hace que aumente su concentración y que en la solución haya más iones H<sup>+</sup> que OH<sup>-</sup>. Cuando se disuelve una sustancia básica ocurre lo contrario, ésta aporta iones OH<sup>-</sup> a la solución y la cantidad de iones OH<sup>-</sup> supera a la de iones H<sup>+</sup>. El grado de acidez o basicidad de una solución es fundamental para la mayoría de los procesos celulares, que requieren unas condiciones y unos controles precisos; por ejemplo, la estructura y función de las proteínas disueltas dependen de la concentración de H<sup>+</sup> en la solución.

La escala de **pH** es una forma de cuantificar el grado de acidez o basicidad de una solución. La escala va de 0 a 14 y representa el valor negativo del logaritmo (en base 10) de la concentración de H<sup>+</sup> (en moles/litro) de la solución. Por tanto, el agua líquida pura tiene un pH de 7 (concentración de H<sup>+</sup> = 10<sup>-7</sup> moles/litro). Una solución con un pH de 6.0 tiene una concentración de H<sup>+</sup> diez veces mayor que el agua pura y es ácida, mientras que una solución con un pH de 8.0 tiene una concentración de H<sup>+</sup> diez veces menor que el agua pura y es básica. Un ácido fuerte concentrado, como el ácido clorhídrico (HCl, conocido comercialmente como "ácido muriático" que se

emplea en albanilería) tiene una concentración de H<sup>+</sup> de ~1 × 10<sup>6</sup> moles/litro, lo que produce un pH de 0 (una concentración de H<sup>+</sup> 10 millones de veces mayor que la del agua pura). Una base concentrada, como el hidróxido sódico (NaOH), la sosa cáustica que se emplea en algunos desatascadores, tiene una concentración de H<sup>+</sup> de aproximadamente 10<sup>-14</sup> moles/litro, por lo que su pH es de 14.

Un tampón es una sustancia disuelta (soluto) que hace que dicha solución no sufra cambios en su pH debido a que el tampón puede eliminar los H<sup>+</sup> y OH<sup>-</sup> añadidos uniéndose a ellos y formando diversos compuestos. El dióxido de carbono disuelto en forma de iones bicarbonato (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) actúa como tampón que ayuda a evitar los cambios de pH en la sangre humana (pH = 7.3 a 7.5). Los iones H<sup>+</sup> son eliminados de la solución cuando reaccionan con el ion bicarbonato para formar ácido carbónico, que entonces se disocia dando dióxido de carbono y agua. El exceso de dióxido de carbono es eliminado durante la exhalación (p. 703). Los iones OH<sup>-</sup> se eliminan de la solución cuando esta reacción se produce al revés, formándose iones bicarbonato e hidrógeno. El exceso de iones bicarbonato se excreta con la orina (p. 676), y los iones de hidrógeno sirven para hacer que el pH de la sangre vuelva a sus valores normales. Cuando el pH de la sangre es menor de 7 o mayor de 7.8 pueden producirse graves problemas de salud.

Ya que el agua es fundamental para la existencia de la vida, la búsqueda de agua extraterrestre empieza por la búsqueda de agua. Los planes para el establecimiento de una base permanente en la Luna también dependen de que se encuentre agua allí. Como ya se ha indicado, la NASA tiene previsto enviar una sonda en la Luna para buscar hielo en 2009; el polo sur de la Luna será un buen sitio para el establecimiento de dicha base si en él se encontrase hielo.

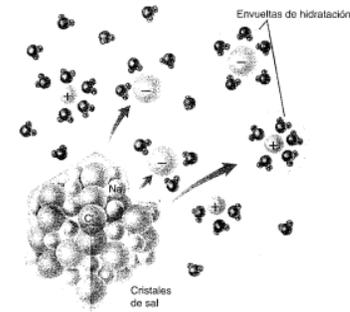


Figura 2-5

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

## ESTRUCTURA DE LAS MOLÉCULAS ORGÁNICAS DE LOS SERES VIVOS

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

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

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

Los hidratos de carbono son compuestos de carbono, hidrógeno y oxígeno. Estos elementos generalmente se presentan en la relación 1 C : 2 H : 1 O y están agrupados en la forma H—C—OH. Los hidratos de carbono actúan en el protoplasma, sobre todo como compuestos estructurales y como fuente de energía química. La glucosa es el más importante de los hidratos de carbono que sirven como almacén de energía. Ejemplos comunes de hidratos de carbono son los azúcares, el almidón y la celulosa (la sustancia estructural de los vegetales). En la Tierra, la celulosa es más abundante que todos los demás compuestos orgánicos juntos. Los hidratos de carbono son sintetizados por las plantas verdes a partir del agua y del dióxido de carbono, con la ayuda de la energía solar. Este proceso, llamado **fotosíntesis**, es la reacción de la que dependen todos los seres vivos, ya que es el punto de partida de la formación del alimento.

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



en el cual el doble enlace del oxígeno puede estar unido al carbono terminal de una cadena o a un carbono no terminal. La hexosa **glucosa** (también llamada dextrosa) es el hidrato de carbono más importante de los seres vivos. A menudo, la glucosa se representa como una cadena recta (Figura 2-6A), pero disuelta en agua forma una molécula cíclica (Figura 2-6B). El diagrama de la glucosa en forma de "silla" (Figura 2-7) es el que mejor representa su verdadera configuración, aunque todas las formas de glucosa, se representen como se representen, son la misma molécula y químicamente equivalentes. Otras hexosas biológicamente importantes son la galactosa y la fructosa, cuyas fórmulas planas se comparan con la de la glucosa en la Figura 2-8.

Los disacáridos son azúcares dobles formados por la unión de dos azúcares sencillos. Un ejemplo es la maltosa (azúcar de malta), que está formada por dos moléculas de glucosa. Como se representa en la Figura 2-9, las dos moléculas de glucosa se unen entre sí, con pérdida de una molécula de agua, lo que hace que ambas moléculas compartan un átomo de oxígeno. Todos los disacáridos

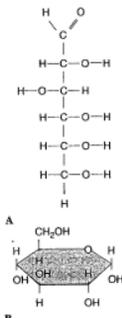


Figura 2-6

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

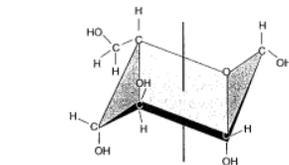


Figura 2-7

Representación de la molécula en "silla" de la glucosa.

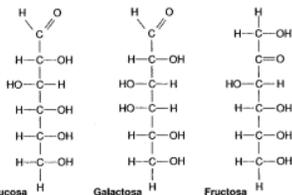


Figura 2-8

Estas tres hexosas son los monosacáridos más comunes.

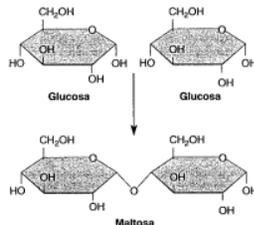


Figura 2-9

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

se forman de la misma manera. Otros dos disacáridos comunes son la sacarosa (azúcar de caña o de mesa), formada por la unión de una molécula de glucosa y otra de fructosa, y la lactosa (azúcar de leche), compuesta por glucosa y galactosa.

Los polisacáridos están formados por muchas moléculas de azúcares sencillos (generalmente glucosa) enlazadas entre sí para formar largas cadenas llamadas polímeros. Su fórmula empírica generalmente se escribe como  $(C_6H_{10}O_5)_n$ , donde  $n$  representa un

número variable de moléculas de monosacáridos unidos para formar el polímero en cuestión. El almidón es la forma normal en la que los azúcares se almacenan en la mayor parte de las plantas y constituye un alimento importante para los animales. La **quitina** es un polisacárido estructural importante presente en los exoesqueletos de los insectos y demás artrópodos (p. 404). El **glucógeno** es la principal reserva de azúcares en los animales. Se encuentra principalmente en las células del hígado y de los músculos de los vertebrados. Cuando es necesario, el glucógeno se convierte en glucosa, la cual es llevada por la sangre hasta todos los tejidos. Otro polímero es la **celulosa**, que es el principal hidrato de carbono estructural de las plantas.

## Lípidos: almacén de combustible y material de construcción

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

### Grasas neutras

Estas grasas, también llamadas "verdaderas", son el principal combustible de los animales. La grasa almacenada puede derivar directamente de las grasas ingeridas, o indirectamente de los hidratos de carbono de la dieta, que se convierten en grasas para su almacenamiento. Las grasas se oxidan y liberan en el torrente circulatorio cuando se necesitan para atender las demandas de los tejidos, en especial las necesidades energéticas de los músculos.

Las grasas neutras son triglicéridos, formados por glicerol y tres moléculas de ácidos grasos. Las grasas neutras son ésteres, es decir, una combinación de un alcohol (glicerol) y un ácido. Los ácidos grasos de los triglicéridos son ácidos monocarboxílicos sencillos de cadena larga; varían en longitud, pero generalmente poseen de 14 a 24 carbonos. En la Figura 2-10A se representa la formación de una grasa típica mediante la unión de la glicerina con el ácido esteárico. En esta reacción se puede ver cómo las tres moléculas de ácido graso se han unido con los grupos OH del glicerol para formar estearina (una grasa neutra), liberándose tres moléculas de agua.

La mayor parte de los triglicéridos contienen dos o tres ácidos grasos diferentes unidos al glicerol, y llevan nombres tales como ácido mirístico, esteárico, glicérico, etc. (Figura 2-10B). En estos triglicéridos los ácidos grasos están **saturados**, es decir, cada carbono de la cadena está unido a dos átomos de hidrógeno. Las grasas saturadas, que son más comunes en los animales que en las plantas, generalmente se encuentran en estado sólido a temperatura ambiente. Los **ácidos grasos insaturados**, típicos de los aceites vegetales, tienen dos o más carbonos unidos por enlaces dobles; esto es, los carbonos no están "saturados" con átomos de hidrógeno y son capaces de formar enlaces adicionales con otros átomos. Dos ácidos grasos insaturados comunes son el ácido oleico y el ácido

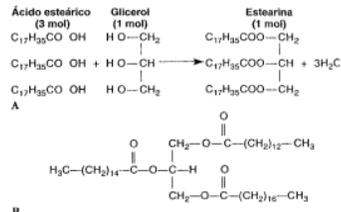


Figura 2-10

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

lineoleico (Figura 2-11). Las grasas vegetales, como el aceite de cañahuate o el de maíz, suelen ser líquidos a una temperatura normal.

### Fosfolípidos

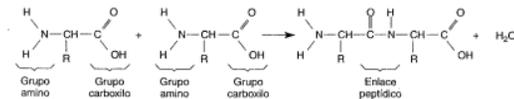
A diferencia de las grasas, que son combustibles y no tienen funciones estructurales en la célula, los fosfolípidos son componentes importantes de la organización molecular de los tejidos, en especial de las membranas. Tienen una estructura similar a la de los triglicéridos, aunque uno de los tres ácidos grasos está reemplazado por ácido fosfórico y una base orgánica. Un ejemplo es la lecitina, un importante fosfolípido de la membrana de las células nerviosas (Figura 2-12). Debido a que el grupo fosfato de los fosfolípidos está cargado, es polar y por tanto soluble en agua, mientras que el resto de la molécula es apolar, los fosfolípidos pueden servir de puente entre dos ambientes y unir moléculas solubles en agua, como las proteínas, con sustancias insolubles en agua.

### Esteroides

Son alcoholes complejos; aunque estructuralmente son diferentes de las grasas, tienen unas propiedades similares. Los esteroides forman un gran grupo de moléculas biológicamente importantes, como el colesterol (Figura 2-13), la vitamina D, muchas hormonas adrenocorticotrópicas y las hormonas sexuales.

## Aminoácidos y proteínas

Las proteínas son moléculas grandes y complejas, que se forman a partir de los 20 tipos de aminoácidos (Figura 2-14). Los aminoácidos se unen entre sí mediante **enlaces peptídicos** para constituir polímeros de cadena larga. En la formación de un enlace peptídico, el grupo carboxilo de un aminoácido se une mediante un enlace covalente al grupo amino de otro, con eliminación de agua, del siguiente modo:



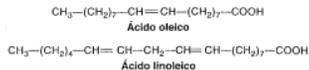


Figura 2-11

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

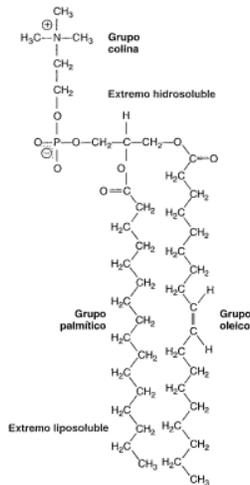


Figura 2-12

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

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

Una proteína no es simplemente una larga cadena de aminoácidos; es una molécula sumamente organizada. Por conveniencia, los bioquímicos han reconocido cuatro niveles de organización

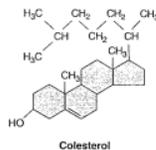


Figura 2-13

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

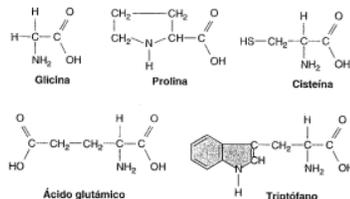


Figura 2-14

Cinco de los veinte tipos de aminoácidos.

proteínica, llamados estructura primaria, secundaria, terciaria y cuaternaria.

La **estructura primaria** de una proteína viene determinada por la secuencia de aminoácidos que forman la cadena polipeptídica. Debido a que los enlaces entre los aminoácidos de la cadena solamente pueden formar un número limitado de ángulos estables, aparecen ciertos patrones estructurales repetidos. Ésta es la llamada **estructura secundaria**, como por ejemplo la **hélice-alfa**, que realiza giros helicoidales en la dirección de las agujas del reloj, como si se tratase de un tornillo (Figura 2-15). Las espiras de las cadenas quedan estabilizadas por puentes de hidrógeno, generalmente entre un átomo de hidrógeno de un aminoácido y el oxígeno del enlace peptídico de otro, en la siguiente vuelta de la hélice. La configuración en hélice y las otras configuraciones que se forman en la cadena polipeptídica hacen que la cadena se doble y se pliegue, lo que da a la proteína su compleja, y más estable, **estructura terciaria** tridimensional (Figura 2-15). Las cadenas plegadas quedan estabilizadas por puentes químicos entre parejas de aminoácidos de diferentes puntos de la cadena polipeptídica. Dichos puentes se forman entre los "grupos laterales", es decir, las partes de los aminoácidos no implicadas en un enlace peptídico. Un ejemplo es el **punto disulfuro**, un enlace covalente entre átomos de azufre en pares de cisteínas, que se unen al aproximarse los pliegues de la cadena polipeptídica. Otros tipos de uniones que ayudan a estabilizar la estructura terciaria son los enlaces de hidrógeno, los enlaces iónicos y los hidrofóbicos.

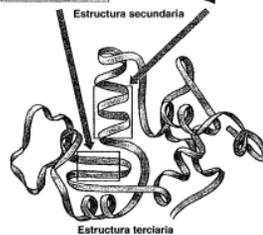
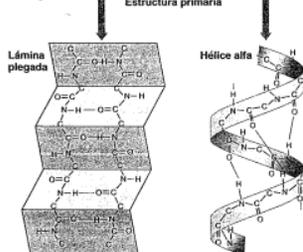
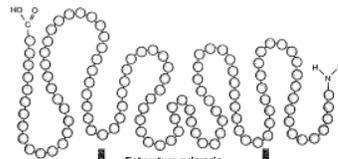


Figura 2-15

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

El término **estructura cuaternaria** describe a las proteínas formadas por más de una cadena polipeptídica. Por ejemplo, la hemoglobina de los vertebrados superiores (la sustancia de la sangre encargada de transportar el oxígeno), está compuesta por cuatro subunidades polipeptídicas que constituyen una molécula proteínica única (Figura 2-15).

Las proteínas cumplen muchas funciones en los seres vivos. Sirven como entramados estructurales del protoplasma y forman muchos componentes celulares. Muchas proteínas también pueden actuar como **enzimas**, los catalizadores biológicos necesarios para casi todas las reacciones metabólicas. Las enzimas rebajan la energía de activación que se necesita para que se produzca una reacción concreta, y hacen posible que los procesos vitales se realicen a temperaturas moderadas. Controlan las reacciones mediante las cuales se digieren, absorben y metabolizan los alimentos. Inducen la síntesis de las sustancias estructurales para el crecimiento y para reemplazar los deterioros y desgastes del organismo. Las enzimas son responsables de la liberación de la energía necesaria para la respiración, el crecimiento, la contracción muscular, las actividades físicas y mentales, y muchas otras funciones. El mecanismo de actuación de las enzimas se describe en el Capítulo 4 (p. 60).

Un **prión** es una partícula proteínica infecciosa en la que una proteína de un organismo huésped se pliega para adoptar una estructura tridimensional anormal. Cuando se origina la infección, el prión hace que se produzcan copias normales de la proteína que se pliegan de manera anormal, lo que conduce a estados patológicos. En la encefalopatía espongiiforme bovina (enfermedad de las vacas locas) se produce una infección debida a un prión que provoca graves daños en el cerebro y termina siendo mortal. También se producen daños neurológicos irreversibles en otras enfermedades asociadas a priones transmisibles, tanto en personas (por ejemplo el kuru o "muerte de la risa"), como en el ganado ovino y caprino (scrapie o prurito lunar).

## Ácidos nucleicos

Son moléculas poliméricas cuya secuencia de bases nitrogenadas codifica la información genética necesaria para la herencia biológica. En ellos se encuentran codificadas las instrucciones para la síntesis de enzimas y otras proteínas y, además, son las únicas moléculas que pueden (con la ayuda de las enzimas adecuadas) autorreplicarse. Los dos tipos de ácidos nucleicos en las células son el **ácido desoxirribonucleico (DNA)** y el **ácido ribonucleico (RNA)**. Ambos son polímeros de unidades repetidas llamadas **nucleótidos**, cada uno de los cuales está formado por un azúcar, una base nitrogenada y un grupo fosfato. Además de formar parte de los ácidos nucleicos, los nucleótidos también tienen otra función importante como transportadores de energía química en el metabolismo celular (p. 62). La estructura de los ácidos nucleicos es importantísima en los mecanismos de la herencia y de la síntesis de proteínas; estas cuestiones se tratarán con más detalle en el Capítulo 5 (p. 91).

## EVOLUCIÓN QUÍMICA

Haldane y Oparin propusieron que la atmósfera primitiva de la Tierra constaba de compuestos simples como agua, hidrógeno molecular,

metano y amoníaco, pero carecía de oxígeno gaseoso ( $O_2$ ), también llamado oxígeno molecular). La composición de esta atmósfera primitiva de la Tierra es fundamental para entender el origen de la vida. Los compuestos orgánicos que componen los seres vivos no se pueden formar fuera de las células ni son estables en presencia de oxígeno, elemento que es abundante en la atmósfera actual. No obstante, hay pruebas que indican que la atmósfera primitiva sólo contenía trazas de oxígeno molecular. Por tanto, la atmósfera primitiva era reductora y estaba formada por moléculas en las que el hidrógeno era mucho más abundante que el oxígeno, el metano ( $CH_4$ ) y el amoníaco ( $NH_3$ ) son ejemplos de compuestos totalmente reductores. Se dice que estos compuestos son "reductores" debido a que tienden a ceder electrones a otros compuestos, haciendo que dichos compuestos se "reduzcan" (p. 64). Durante dicho período, la Tierra estuvo sujeta a un fuerte bombardeo de grandes cometas y meteoritos (de más de 100 km de diámetro), el calor generado por los citados impactos hizo que los océanos se evaporaran permanentemente.

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

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

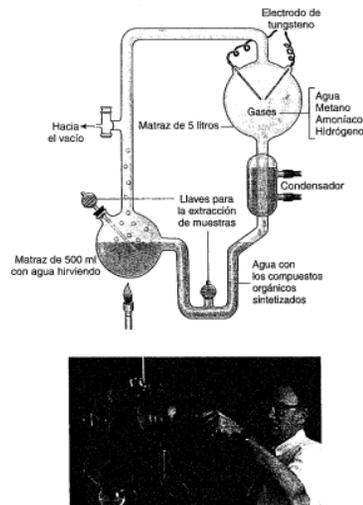
La enorme actividad volcánica de la Tierra primitiva pudo haber sido otra de tales fuentes de energía. Así, una hipótesis sostiene que la vida no se originó en la superficie de la Tierra, sino en las proximidades de los océanos, en las proximidades de los manantiales hidrotermales (p. 816). Se trata de fuentes submarinas de agua caliente, a través de las cuales mana el agua del mar que previamente se ha infiltrado por las grietas del fondo oceánico, acercándose al magma caliente. El agua se sobrecalienta y termina siendo expulsada de manera forzada, al mismo tiempo que transporta una gran variedad de moléculas que se han disuelto en ella a partir de las rocas sobrecalentadas. Entre ellas destacan el sulfuro de hidrógeno, el metano, y los iones de hierro y de azufre. Se han descubierto afloramientos hidrotermales submarinos en diversos lugares, aunque parece que eran mucho más frecuentes en la Tierra primitiva. Resulta sumamente interesante que actualmente existan muchos

bacterias termófilas y biobacterias (bacterias del azufre) que crecen junto a fuentes de agua caliente.

## Síntesis prebiótica de pequeñas moléculas orgánicas

La hipótesis de Oparin-Haldane sirvió de estímulo para que se realizaran diversos experimentos encaminados a probar que se podían formar compuestos orgánicos propios de los seres vivos a partir de las moléculas simples presentes en el ambiente prebiótico. En 1953, Stanley Miller y Harold Urey realizaron en Chicago el primer intento con éxito de simular las condiciones que reinaban en la Tierra primitiva. Miller construyó un aparato diseñado para hacer circular una mezcla de metano, hidrógeno, amoníaco y agua, que se sometía a una serie de descargas eléctricas (Figura 2-16). El agua de un matraz hervía para producir vapor, que ayudaba a los gases a circular. Los productos formados con cada una de las descargas eléctricas (que representaban a los rayos), se condensaban y recogían en un tubo en forma de U y en un pequeño matraz (que representaba al océano).

Después de una semana de continuas descargas eléctricas, aproximadamente el 15% del carbono que originalmente había en la



**Figura 2-16**  
El Dr. S.L. Miller con una réplica del aparato que utilizó en sus experimentos de 1953 sobre la síntesis de aminoácidos, a partir de descargas eléctricas en una atmósfera fuertemente reductora.

"atmósfera" reductora se había convertido en compuestos orgánicos que se recogieron en el "océano". El hallazgo más sorprendente fue que se habían sintetizado compuestos relacionados con los seres vivos. Entre ellos aparecieron cuatro aminoácidos que se encuentran comúnmente en proteínas, urea y varios ácidos grasos simples. Podemos apreciar la asombrosa naturaleza de esta síntesis si consideramos que hay millones de compuestos orgánicos conocidos, con estructuras no más complejas que las de los aminoácidos formados. Pero en la síntesis de Miller, la mayoría de las relativamente pocas sustancias formadas eran compuestos que se encuentran en los seres vivos. Esto seguramente no era una coincidencia, y sugiere que en la Tierra primitiva la síntesis prebiótica pudo haberse producido bajo condiciones no muy diferentes a las que Miller simuló en su experimento.

Los experimentos de Miller han sido criticados al tener en cuenta que, como hoy se acepta, la atmósfera primitiva era bastante diferente de la fuertemente reductora simulada por Miller. Sin embargo, el trabajo de Miller estimuló a otros muchos investigadores a repetir y ampliar su experimento. Pronto se vio que los aminoácidos podían sintetizarse en muchos tipos diferentes de mezclas gaseosas, al ser calentadas (calor volcánico), irradiadas con luz ultravioleta (radiación solar), o sometidas a descargas eléctricas (rayos). Todo lo que se necesita para producir aminoácidos es que la mezcla gaseosa sea reductora y que esté sometida a alguna fuente violenta de energía. En otros experimentos se han pasado descargas eléctricas a través de mezclas de monóxido de carbono, nitrógeno y agua, y también se han obtenido aminoácidos y bases nitrogenadas. Aunque las tasas de reacción son mucho más lentas que las que se aprecian en atmósferas con metano y amoníaco, y los resultados obtenidos son comparativamente más pobres, estos experimentos apoyan la hipótesis de que los comienzos químicos de la vida pudieron ocurrir en atmósferas sólo medianamente reductoras. No obstante, la necesaria presencia de amoníaco y metano lleva a suponer que estas sustancias debieron aparecer con los bombardeos de cometas y meteoritos, o bien que se sintetizaron en las proximidades de los afloramientos hidrotermales.

Otros experimentos han demostrado que, cuando se somete una mezcla reductora de gases a una fuente de energía fuerte, se forman moléculas intermedias muy reactivas, como por ejemplo ácido cianhídrico, formaldehído o cianoacetilo. Estos compuestos reaccionan con el agua y el amoníaco o el nitrógeno para formar moléculas orgánicas más complicadas, como aminoácidos, ácidos grasos, urea, aldehídos, azúcares, y bases púricas y pirimidínicas; por tanto, todos los pilares fundamentales para la síntesis de los complejos compuestos orgánicos de la materia viva. Otra evidencia de la síntesis natural abiótica de aminoácidos es la que proviene de la presencia de éstos en los meteoritos, como es el caso del meteorito Murchinson, que impactó en Australia en 1969.

## Formación de polímeros

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

## Necesidad de la concentración

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

## Condensaciones térmicas

La mayoría de las polimerizaciones bioquímicas son reacciones de condensación (deshidratación), en las que los monómeros se unen entre sí por eliminación de agua (p. 23). En los seres vivos, las reacciones de condensación siempre tienen lugar en un medio acuoso (celular) en presencia de las enzimas adecuadas. Sin las enzimas y la energía aportada por el ATP, las macromoléculas de los seres vivos (proteínas y ácidos nucleicos) pronto se fragmentan en los monómeros de que están constituidas. En las condiciones de la Tierra primitiva, las reacciones de deshidratación podrían haber ocurrido sin enzimas, mediante la condensación térmica.

La deshidratación más sencilla se produce mediante la expulsión de agua de los sólidos por calentamiento directo. Por ejemplo, si una mezcla de los 20 aminoácidos se calienta a 180 °C, se obtiene una considerable producción de polipéptidos.

El científico americano Sidney Fox ha estudiado intensamente la síntesis térmica de los polipéptidos para formar "proteínoides". Demostró que calentando mezclas secas de aminoácidos y mezclando luego los polímeros resultantes con agua, se forman unos pequeños cuerpos esféricos. Estas microfibras proteínoides (Figura 2-17) poseen ciertas características de los seres vivos. No exceden de 2 µm de diámetro y son comparables en tamaño y forma a las bacterias esféricas. Sus paredes externas parecen tener una doble capa, y muestran propiedades osmóticas y de difusión selectiva. Pueden crecer por acrecimiento o proliferar por gemación como las bacterias. Los proteínoides podrían haber sido utilizados para la formación de las primeras células a partir de precursores macromoleculares. Debieron formarse bajo condiciones que únicamente se darían en los volcanes. Los polímeros orgánicos posiblemente tuvieron que condensarse sobre, o dentro, de los volcanes y entonces, humedecidos por la lluvia o por el rocío, reaccionaron, en disolución, para formar polipéptidos y polinucleótidos.

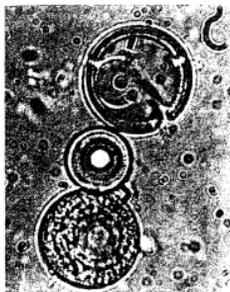


Figura 2-17

Micrografía electrónica de microesferas proteínicas. Estos cuerpos proteínicos pueden obtenerse en el laboratorio a partir de poliaminoácidos y representar formas precelulares. Tienen una ultraestructura interna definida. ( $\times 17000$ )

## ORIGEN DE LOS SERES VIVOS

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

Como hemos visto, en la Tierra primitiva una larga evolución química produjo varios componentes moleculares de los seres vivos. En un estado posterior de la evolución, los ácidos nucleicos (DNA y RNA) empezaron a funcionar como sistemas genéticos simples que controlaban la síntesis de proteínas, especialmente de las enzimas. Sin embargo, esto conduce a una desconcertante paradoja como la del huevo y la gallina: (1) ¿cómo pudieron aparecer los ácidos nucleicos sin enzimas que los sintetizaran?, (2) ¿cómo pudieron evolucionar las enzimas sin ácidos nucleicos que controlasen su síntesis? Estas preguntas se basan en la aceptación de un dogma, admitido desde hace mucho tiempo, según el cual sólo las proteínas pueden actuar como enzimas. En la década de 1980 se presentaron sorprendentes pruebas de que, en algunas circunstancias, el RNA puede tener actividad catalítica.

Los RNA con actividad catalítica (ribozimas) pueden actuar como mediadores en la síntesis del RNA mensajero (eliminación de los intrones, p. 95) y pueden catalizar la formación de enlaces peptídicos. Existen sólidas pruebas de que la traducción del mRNA por los ribosomas (p. 95) es catalizada por su propio RNA, no por sus proteínas.

Por lo tanto, las primeras enzimas podrían haber sido RNA, y las primeras moléculas que pudieron autorreproducirse también pudieron ser de RNA. Diversos investigadores denominan a esto "el mundo del

RNA". No obstante, las proteínas presentan algunas ventajas importantes como catalizadores en comparación con el RNA, y el DNA es una molécula transportadora de la información genética mucho más estable. Las primeras protocélulas con enzimas proteínicas y DNA podrían haber tenido una importante ventaja selectiva con respecto a las que sólo poseían RNA.

Una vez alcanzado este estado de organización, la selección natural (pp. 124-126) comenzó a actuar sobre estos primitivos sistemas autorreplicantes. Éste fue un momento crítico. Antes de este estado, la biogénesis estaba dirigida por las condiciones ambientales favorables en la Tierra primitiva y por la naturaleza de los mismos elementos reaccionantes. Cuando los sistemas autorreplicantes comenzaron a responder a las fuerzas de la selección natural, fue cuando empezaron a evolucionar. Los sistemas que se replicaban más rápidamente y los más ventajosos se vieron favorecidos y se replicaron incluso más aprisa. A continuación se desarrolló el código genético, y la síntesis de proteínas quedó totalmente dirigida por él. Desde este momento, este sistema cumple los requisitos para ser considerado el ancestro común de todos los seres vivos.

## Origen del metabolismo

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

Los organismos que sintetizan su alimento a partir de materiales inorgánicos, usando la luz u otra fuente de energía, son llama-

dos **autótrofos** (Gr., *autos*, el mismo, + *trophos*, que se alimenta) (Figura 2-8). Los que no pueden hacerlo, tienen que obtener los nutrientes directamente de su entorno, y son llamados **heterótrofos** (Gr., *heteros*, otros, + *trophos*, que se alimenta). A veces se citan a los heterótrofos primitivos como **heterótrofos primarios**, porque para alimentarse dependían de su ambiente y vivieron antes de que hubiera autótrofos. Probablemente eran organismos anaerobios con aspecto de bacterias, semejantes al actual *Chlostridium*. Debido a que la evolución química ya había aportado cantidades generosas de nutrientes en la sopa prebiótica, los primeros organismos no necesitaban sintetizar sus alimentos.

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

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

## Aparición de la fotosíntesis y del metabolismo oxidativo

Los autótrofos evolucionaron como organismos fotosintéticos. En la fotosíntesis, el hidrógeno obtenido a partir del agua reacciona con el dióxido de carbono extraído de la atmósfera para formar azúcares y oxígeno. La energía se almacena en forma de enlaces covalentes entre los átomos de carbono de la molécula de azúcar. Los azúcares sirven como nutrientes para el organismo, y el oxígeno es liberado a la atmósfera.



Esta ecuación resume las numerosas reacciones conocidas que, según sabemos hoy, se producen en la fotosíntesis. Es indudable que estas reacciones no aparecieron simultáneamente, y probablemente otros compuestos reductores, como el sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ), fueron las primeras fuentes de hidrógeno.

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

La acumulación de oxígeno en la atmósfera empezó a interferir con el metabolismo celular anaerobio, que hasta este momento había

evolucionado en la atmósfera reductora primitiva. A medida que el oxígeno gaseoso ( $\text{O}_2$ ) se iba acumulando lentamente en la atmósfera, apareció un tipo de metabolismo, nuevo y muy eficaz: el **metabolismo oxidativo (aerobio)**. Al usar el oxígeno disponible como aceptor final de electrones (p. 68) y oxidar totalmente la glucosa a dióxido de carbono y agua, se pudo recuperar gran parte de la energía de enlace almacenada durante la fotosíntesis. La mayor parte de los seres vivos se volvieron completamente dependientes del metabolismo oxidativo.

En la actualidad, nuestra atmósfera es fuertemente oxidante. Contiene, aproximadamente, un 78% de nitrógeno molecular, un 21% de oxígeno libre, un 1% de argón y un 0,03% de dióxido de carbono. Aunque el período en que se formó el oxígeno atmosférico es muy discutido, la principal fuente de oxígeno es la fotosíntesis. En la actualidad casi todo el oxígeno es producido por las cianobacterias (algas verde-azules), las algas eucariontes y las plantas. Diariamente, estos organismos cambian aproximadamente 400 millones de toneladas de dióxido de carbono con 70 millones de toneladas de hidrógeno, liberando unos 1100 millones de toneladas de oxígeno. Los océanos son la principal fuente de oxígeno. Casi todo el oxígeno que se produce hoy es consumido por los organismos al respirar; si no ocurriera esto, la cantidad de oxígeno en la atmósfera se duplicaría en unos 3000 años. Ya que las cianobacterias fósiles del Precámbrico son semejantes a las actuales, parece probable que el oxígeno de la atmósfera primitiva se hubiese producido fotosintéticamente.

## LA VIDA PRECÁMBRICA

El Precámbrico abarcó el tiempo geológico anterior al comienzo del Cámbrico, hace 570-600 millones de años. Al comienzo del Cámbrico, la mayoría de los principales filos de los animales invertebrados ya habían hecho su aparición en unos pocos millones de años. Esto se conoce con el nombre de "explosión cámbrica", debido a que los depósitos fosilíferos anteriores a este período son raros y casi totalmente desprovistos de cualquier otra cosa más compleja que bacterias unicelulares. Algunos estudios moleculares comparados (p. 206) sugieren que la escasez de fósiles precámbricos podría deberse a una mala fosilización y no a la ausencia de diversidad animal durante dicho período. No obstante, los animales aparecen relativamente tarde en la historia de la vida sobre la Tierra. ¿Qué formas de vida había sobre la Tierra que fueron capaces de producir una atmósfera oxidante y, además, originaron la línea evolutiva de la que han derivado los animales?

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

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

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



Figura 2-18

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

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

Las bacterias, y en especial las cianobacterias, dominaron los océanos sin competidores durante 1000 a 2000 millones de años. Las cianobacterias alcanzaron la cumbre de su éxito hace aproximadamente 1000 millones de años, cuando las formas filamentosas formaron grandes masas flotantes sobre la superficie oceánica. Este largo período de dominio de las cianobacterias abarcó aproximadamente dos tercios de la historia de la vida, y se ha llamado con razón la "época de las algas verde-azules". Las bacterias y las cianobacterias son tan diferentes de otros seres vivos que evolucionaron posteriormente, que se han situado en un reino independiente, el reino Monera.

Carl Woese y sus colegas de la Universidad de Illinois han descubierto que los procariontes realmente comprenden al menos dos líneas evolutivas diferentes: las eubacterias (Eubacteria) (bacterias "verdaderas") y las arqueobacterias (Archaea) (p. 213). Aunque estos dos grupos de bacterias parecen muy semejantes cuando se observan con el microscopio electrónico, bioquímicamente son diferentes. Fundamentalmente, las arqueobacterias se diferencian de las demás bacterias por su metabolismo celular, y en su pared celular no está presente el ácido murámico, que sí poseen las eubacterias. Pero la prueba más tajante para diferenciar esos dos grupos procede del uso de una de las herramientas más novedosas y potentes de que disponen los investigadores de los procesos evolutivos: las técnicas de secuenciación de ácidos nucleicos (véase nota al margen). Woese encontró que las arqueobacterias se diferencian de las demás bacterias por la secuencia de bases en el RNA ribosómico (p. 95). Woese cree que las arqueobacterias son tan diferentes de las bacterias verdaderas que deben considerarse como un reino aparte: el reino Archaea. El reino Monera debería entonces incluir sólo a las

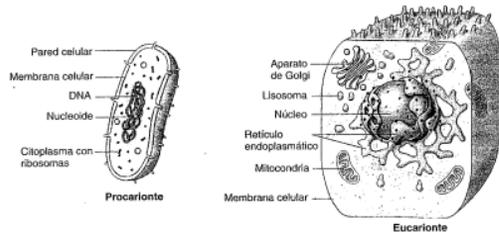


Figura 2-19

Comparación entre las células de los procariontes y los eucariotes. La célula del procarionte tiene un tamaño de aproximadamente la décima parte del de la eucariote.

bacterias verdaderas (véase la continuación de esta discusión y las críticas a esta taxonomía en las pp. 212-213).

## Aparición de los eucariotes

Los eucariotes (organismos con un "núcleo verdadero"; Figura 2-19) tienen células con núcleos rodeados por membrana, en las que se encuentran los cromosomas, compuestos por cromatina. La cromatina de los eucariotes está formada, además de por DNA, por unas proteínas llamadas **histonas** y por RNA. Los cromosomas, tanto los de los procariontes como los de los eucariotes, llevan además asociadas algunas proteínas no histonas. Generalmente, los cromosomas de los eucariotes son más grandes que los de los procariontes y contienen mucho más DNA. Normalmente la división celular se produce por algún tipo de mitosis. Dentro de las células hay numerosos orgánulos membranosos, como las mitocondrias, en las que se encuentran las enzimas necesarias para el metabolismo oxidativo. Los eucariotes incluyen a los animales, los hongos, las plantas superiores, así como a una gran variedad de formas unicelulares conocidas anteriormente como "protozoos" o "protistas". Hay pruebas fósiles de que los eucariotes unicelulares aparecieron hace al menos 1500 millones de años (Figura 2-20).

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

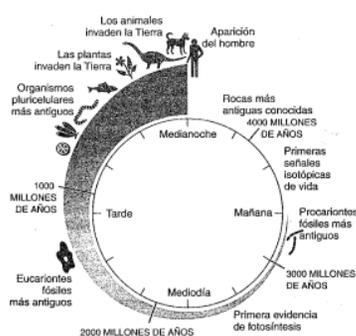


Figura 2-20

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

La complejidad de la organización de los eucariotes es mucho mayor que la de los procariontes, de modo que es difícil imaginarse cómo puede haber surgido un eucariote a partir de algún procarionte conocido. La bióloga americana Lynn Margulis (Figura 2-21) y otros han propuesto que los eucariotes no han surgido de algún procarionte único, sino que se originaron por **simbiosis** ("vida en común") a partir de dos o más tipos de bacterias diferentes. Por ejemplo, las mitocondrias y los plastos contienen su propio DNA (además del DNA del núcleo de la célula), que posee ciertas características procariontes.

Los núcleos, los plastos y las mitocondrias poseen genes capaces de codificar RNA ribosómico, y si se compara la secuencia de bases de estos genes, se puede apreciar que los DNA nuclear, plasmidial y mitocondrial representan diferentes estirpes evolutivas. El DNA plasmidial y el mitocondrial están evolutivamente más cercanos al DNA de las bacterias que al del núcleo de los eucariotes. Evolutivamente, los plastos parecen estar próximos a las cianobacterias, mientras que las mitocondrias se acercan a otro tipo de bacterias (las bacterias púrpura), lo que parece estar en concordancia con la hipótesis simbiótica sobre el origen de los eucariotes. Las mitocondrias contienen las enzimas del metabolismo oxidativo, y los plastos (un plasto con clorofila es un cloroplasto) llevan a cabo la fotosíntesis. Es fácil comprender que una célula hospedadora que fuese capaz de acomodarse a tales huéspedes en su citoplasma, habría obtenido un gran éxito evolutivo.

La teoría endosimbiótica propone que una población ancestral de células eucariotas, derivadas de bacterias **anaerobias** (que carecen de

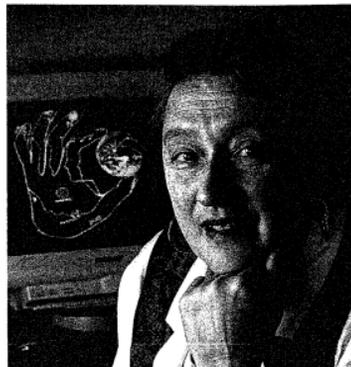


Figura 2-21

La Dra. Lynn Margulis, cuya teoría endosimbiótica sobre el origen de las mitocondrias y los cloroplastos está ampliamente corroborada por estudios sobre la evolución molecular.

metabolismo oxidativo) y similares a ellas, desarrolló un núcleo y otras membranas intracelulares (p. 41) a partir de pliegues de la membrana celular. Las células de esta población adquirieron, por ingestión o por parasitismo, bacterias aerobias que evitaron ser digeridas y se establecieron como residentes en el citoplasma de la célula hospedadora (p. 41). Las bacterias aerobias endosimbiontes habrían metabolizado el oxígeno, tóxico para los hospedadores anaerobios, y las células anaerobias hospedadoras habrían proporcionado a sus residentes aerobios alimentos y protección física. Esta relación mutuamente beneficiosa habría representado una ventaja adaptativa para la célula hospedadora y para sus huéspedes que habrían evolucionado para hacer que la relación fuese permanente. Entre los resultados evolutivos de esta selección estarían la consolidación de la endosimbiosis y la pérdida de los genes redundantes con los del anfitrión (o a la inversa).

Los datos disponibles a favor de este mecanismo propuesto demuestran que sus condiciones son razonables. El registro fósil muestra que tanto las bacterias aerobias como las anaerobias ya estaban bien establecidas hace 2.5 millones de años, y que las células con núcleo y con orgánulos membranosos aparecieron por primera vez en dicho momento. En la actualidad existen algunas formas anaerobias con núcleo que carecen de mitocondrias, incluido el parásito humano *Giardia intestinalis*, aunque probablemente estas formas representan descendientes de linajes que en algún momento habrían perdido secundariamente las mitocondrias, y no de linajes que nunca las hubiesen poseído. Hay pruebas de la existencia de células eucariotas con mitocondrias que tienen una antigüedad de aproximadamente 1.2 millones de años. Experimentalmente se han introducido bacterias en eucariotes unicelulares y la unidad simbiótica se ha mantenido a lo largo de muchas generaciones. Estos experimentos han demostrado además que la célula hospedadora

puede volverse totalmente dependiente de sus bacterias huésped con respecto a la síntesis de ciertas proteínas, funciones que eran desempeñadas por la población hospedadora antes de la realización de los experimentos de endosimbiosis.

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

## RESUMEN

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

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

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

Los experimentos realizados en la década de 1860 por Louis Pasteur convencieron al resto de los científicos de que no se podían obtener organismos vivos a partir de la materia inorgánica. Unos 60 años después, A. J. Oparin y J. B. S. Haldane sugirieron una explicación sobre la manera en que, hace unos 4000 millones de años y a partir de materiales abióticos, se podría haber desarrollado el antecesor común de todos los seres vivos. La vida sobre la Tierra se podría haber desarrollado después de un largo proceso de "evolución molecular abio-

Es indudable que los primeros eucariotes fueron unicelulares, y muchos fueron autótrofos fotosintéticos. Algunos de éstos perdieron su capacidad fotosintética y se hicieron heterótrofos, alimentándose de los autótrofos y de los procariontes. A medida que las cianobacterias fueron esquilmando, sus densos y entrelazados filamentos empezaron a clarear, dejando espacio a otros organismos. Aparecieron carnicívoros, que se alimentaron de los herbívoros y productores primarios. Por los espacios libres pasaban los herbívoros fomentando una gran diversidad entre los productores que, a su vez, promovían la evolución de consumidores nuevos y más especializados. Se desarrolló una pirámide ecológica con los carnicívoros en el vértice (p. 834).

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

génica", durante el cual lentamente se fueron acumulando moléculas orgánicas hasta formar una "sopa primordial". La atmósfera de esta Tierra primitiva era reductora, y no había oxígeno libre, o había muy poco. La radiación ultravioleta, las descargas eléctricas de los rayos o los aloramientos hidrotermales proporcionaron la energía necesaria para la formación de moléculas orgánicas. Mediante experimentos sencillos, pero ingeniosos, Stanley Miller y Harold Urey demostraron que la hipótesis de Oparin-Haldane podría ser cierta. La concentración de reactivos necesaria para que se pudiesen sintetizar las primeras moléculas orgánicas pudo haber tenido lugar en superficies húmedas, partículas de arcilla, piritita de hierro, o bajo otras condiciones. El RNA podría haber sido la biomolécula primordial capaz de realizar dos importantes funciones: la codificación genética y la catalisis. Cuando los sistemas autocatalíticos respondieron a las fuerzas de la selección natural, aumentó su diversidad y complejidad.

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

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

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

## CUESTIONARIO

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

## BIBLIOGRAFÍA

- Berg, J. M., T. L. Tymoczko, and L. Stryer. 2007. *Biochemistry*, ed. 6. New York, W. H. Freeman. *Un libro de texto de bioquímica muy actualizado y cuidado.*
- Corway, Morris, S. 1950. The fossil record and the early evolution of the Metazoa. *Nature* 161:210-225. *Una importante recopilación, que ratifica los hallazgos paleontológicos y las moléculas.*
- Fenchel, T. 2002. *Origin and early evolution of life*. Oxford, Oxford Univ. Press. *Una revisión de las teorías actuales sobre el origen y la diversificación temprana de los seres vivos.*
- Gescheid, R. F., and J. F. Atkins, editors. 1999. *The RNA world*. Cold Spring Harbor, New York, Cold Spring Harbor Laboratory Press. *Parte de un manifiesto que hubo un período durante el cual el RNA sería como catalizador y para la transmisión de la información genética.*
- Kasting, J. F. 1993. Earth's early atmosphere. *Science* 259:920-926. *La mayoría de los investigadores sostienen que en la atmósfera de la Tierra primitiva no había oxígeno o había muy poco, y que se produjo un incremento significativo hace aproximadamente 2000 millones de años.*
- Kroell, A. H. 1991. End of the Proterozoic Eon. *Sci. Am.* 265:64-73 (Oct.). *Los animales pluricelulares probablemente se originaron una vez que el oxígeno que se iba acumulando en la atmósfera superó un umbral.*
- Lehninger, A. L., D. L. Nelson, and M. M. Cox. 2005. *Lehninger principles of biochemistry*, ed. 4. New York, Worth Publishers, Inc. *Traducción avanzada de bioquímica con una clara presentación.*
- Lodish, H., A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaira, D. Baltimore, and J. Darnell. 2004. *Molecular cell biology*, ed. 5. New York, W. H. Freeman & Co. *Tratado muy completo, empieza presentando principios como la energía, reacciones químicas, enlaces, pH y biomoléculas, para luego abordar la biología molecular.*
- Margulis, L. 1998. *Symbiotic planet: a new look at evolution*. New York, Basic Books. *Una importante discusión sobre la simbiogénesis en la evolución.*
- Orgel, L. E. 1994. The origin of life on the earth. *Sci. Am.* 271:77-83 (Oct.). *Argumenta las pruebas a favor de la existencia de un mundo de RNA, pero quedan sin respuesta algunas preguntas importantes.*
- Rand, R. Y. 1992. Raising water to new heights. *Science* 256:618. *Cita algunos de las maneras en las que el agua puede afectar a la función de las proteínas.*
- Wainwright, P. O., G. Hottel, M. L. Sogin, and S. L. Slickel. 1993. Monophyletic origins of the Metazoa: an evolutionary link with fungi. *Science* 260:940-942. *Se presentan algunos evidencia moleculares de que los animales pluricelulares podrían haber tenido su antecesor común más próximo a los hongos que a las plantas o a otros eucariotes.*
- Waldrop, M. M. 1992. Finding RNA makes proteins gives "RNA world" a big boost. *Science* 256:1396-1397. *Nota sobre el significado del trabajo de Noller et al. (1992). Science* 256:1415-1419, en el que se afirma que el RNA ribosómico puede catalizar la formación de enlaces peptídicos, formándose proteínas a partir de ellos.

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (On Line Learning Center) en [www.mhhe.com/hickmanzip14e](http://www.mhhe.com/hickmanzip14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales. El origen y la química de la vida

## 3

## Las células como unidades de la vida

Un rorcual, *Megaptera novaeangliae*, saltando en el agua.

## El tejido de la vida

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

Las nuevas células proceden de la división de células preexistentes, y la actividad de un organismo pluricelular, en conjunto, es el resultado de la suma de las actividades e interacciones de las células que lo forman. La fuente de energía que sostiene prácticamente todas las actividades vitales es la energía solar, que es captada por plantas y algas, y transformada,

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

## EL CONCEPTO DE CÉLULA

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

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

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

En 1838, Matthias Schleiden, un botánico alemán, comunicaba que todos los tejidos de las plantas estaban compuestos de células. Un año más tarde, un compatriota suyo, Theodor Schwann, describió las células animales como similares a las de las plantas, algo que se había retardado durante mucho tiempo debido a que las células de los animales están rodeadas únicamente por una membrana plásmática casi invisible, mientras que la pared celular, característica de las células

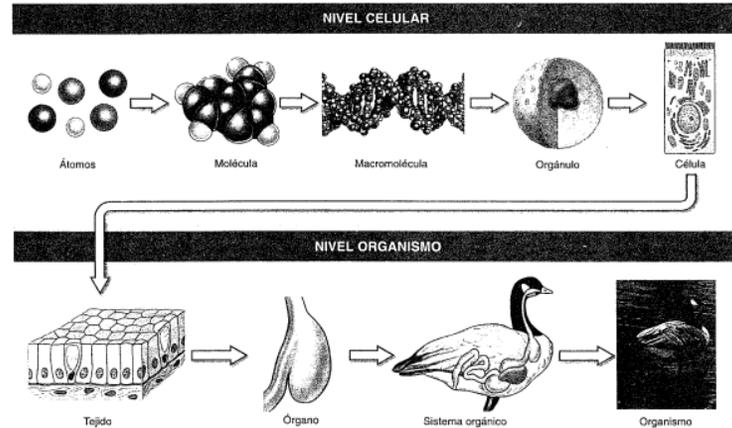


Figura 3-1

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

vegetales, era claramente distinguible. Por tanto, se considera a Schleiden y Schwann como los autores de la teoría celular unificadora, que inició una nueva era de investigación, muy productiva, sobre la biología celular. En 1858 otro alemán, Rudolf Virchow, demostró que todas las células proceden de células preexistentes.

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

## ¿Cómo se estudian las células?

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

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

En el proceso de preparación para la observación con el microscopio electrónico de transmisión, el material debe cortarse en secciones extraordinariamente finas (de 10 a 100 nm de grosor) y ha de ser tratado con alguna "tinción electrónica" (iones de elementos como osmio, plomo o uranio) para aumentar el contraste entre las diferentes estructuras. Los electrones atraviesan el ejemplar y las imágenes se ven en una pantalla fluorescente y se fotografían (Figura 3-2).

Por el contrario, las muestras preparadas para ser estudiadas con el microscopio electrónico de barrido (*scanning*) no se cortan y los electrones no las atraviesan. Todo el ejemplar a estudiar se recubre con algún material opaco a los electrones y se bombardea con electrones, que rebotan en la superficie del objeto y hacen que se produzca una emisión de electrones secundarios. En la placa fotográfica queda impresa una imagen de apariencia tridimensional. Aunque la capacidad de aumento del microscopio de barrido no es tan grande como la del microscopio de transmisión, nos ha permitido aprender muchas cosas acerca de las estructuras superficiales de células y organismos, así como sobre las estructuras membranosas internas. En las páginas 145, 163 y 686 se muestran algunas micrografías electrónicas de barrido.

Con la cristalografía de rayos X y la espectroscopia de resonancia magnética nuclear (RMN) se ha alcanzado un mayor poder de resolu-

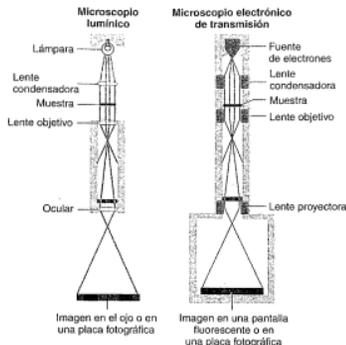


Figura 3-2

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

ción. Estas técnicas han puesto de manifiesto la gran variedad de formas de las biomoléculas y la relación entre sus diferentes átomos. Las dos técnicas son bastante complejas, pero la espectroscopia de RMN no necesita que las sustancias se purifiquen ni disuelvan, por lo que las moléculas a estudiar pueden observarse en disolución.

Los avances en las técnicas de estudio de las células (citología) no se han limitado al perfeccionamiento de los microscopios, sino que también incluyen nuevos métodos de preparación de tejidos, tinciones para estudio microscópico y las grandes contribuciones de la bioquímica y la biología molecular modernas. Por ejemplo, los diversos orgánulos celulares tienen diferentes densidades características. Las células se pueden romper mientras que la mayor parte de los orgánulos permanecen intactos; entonces estos pueden separarse por centrifugación, según un gradiente de densidad (Figura 3-3) y pueden lograrse unas preparaciones, relativamente puras, de cada orgánulo. Así pueden estudiarse por separado sus diferentes funciones bioquímicas. De esta manera se extraen y estudian el DNA y varios tipos de RNA. Se pueden obtener muchas enzimas en estado puro y determinar sus características. Se utilizan isótopos radiactivos para estudiar muchas reacciones metabólicas y su curso en la célula. Las técnicas modernas de cronografía permiten separar sustancias intermedias y productos químicamente similares. Puede extraerse una proteína concreta de una célula concreta, purificarse, y preparar anticuerpos específicos contra ella (p. 775). Cuando se forma un complejo del anticuerpo con una sustancia fluorescente, y el conjunto se usa para teñir células, dicho complejo se une a la proteína que interesa y se puede determinar su situación exacta en las células.

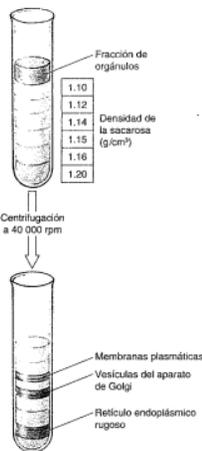


Figura 3-3

Separación de orgánulos celulares por ultracentrifugación según un gradiente de densidades. El gradiente se consigue poniendo una disolución de sacarosa en un tubo de centrifugación, al que se añade la mezcla de orgánulos, teniendo la precaución de que ésta quede en la superficie. Se procede a la centrifugación, aproximadamente a 40 000 revoluciones por minuto, durante varias horas, y los orgánulos se van separando unos de otros de acuerdo con sus densidades.

## LA ORGANIZACIÓN CELULAR

Si limitásemos nuestro estudio de las células a cortes finos y teñidos de los tejidos, nos podríamos quedar con una errónea impresión de que las células son estructuras estáticas, inactivas y rígidas. De hecho, el interior de una célula está en un estado de constante transformación. La mayoría de las células están cambiando continuamente de forma; sus orgánulos se retuercen y se reagrupan en el citoplasma, mezclándose con gránulos de almidón, gases de grasa y vesículas de diferentes tipos. Esta descripción es el resultado del estudio de cultivos de células vivas, que se han fotografiado a intervalos y se han grabado en video. Si pudiéramos ver el movimiento del tráfico molecular a través de las "puertas" de la membrana celular y las transformaciones metabólicas de la energía dentro de los orgánulos de la célula, tendríamos la impresión de un gran tumulto interno. Sin embargo, las células no son revueltas de actividad desordenada. En el funcionamiento celular hay orden y armonía. Al estudiar este fenómeno dinámico a través de un microscopio, nos percatamos de que a medida que gradualmente comprendemos más y más sobre estas unidades de la vida, alcanzamos un mayor conocimiento de la naturaleza de la vida misma.

## Células procariontes y eucariontes

Ya hemos descrito la diferente estructura celular en los procariontes y los eucariontes (p. 32). Una diferencia fundamental, expresada en sus respectivos nombres, es que los procariontes carecen de la membrana nuclear que poseen todas las células de los eucariontes. Entre otras diferencias importantes, las células eucariontes tienen diversos orgánulos membranosos (estructuras especializadas que llevan a cabo distintas funciones en las células) (Tabla 3-1).

A pesar de esas diferencias, que son de gran importancia en el estudio de las células, los procariontes y los eucariontes tienen mucho en común. Ambos tienen DNA, usan el mismo código genético y sintetizan proteínas. Muchas moléculas concretas, como por ejemplo el ATP, cumplen funciones similares en ambos. Estas semejanzas fundamentales implican un antepasado común. La siguiente exposición se limita a las células eucariontes, de las que están constituidos los animales.

TABLA 3-1

Comparación entre las células procariontes y eucariontes		
Características	Células procariontes	Células eucariontes
Tamaño celular	La mayoría pequeñas (1–10 µm)	La mayoría grandes (10–100 µm)
Sistema genético	DNA con algunas proteínas unidas a él; una molécula simple de DNA circular, en un nucleóide no rodeado por membrana	DNA complejo, con proteínas asociadas a él y formando cromosomas lineales complejos en el interior de un núcleo rodeado por membranas; DNA mitocondrial y plastidial circular
División celular	Directa, por división binaria o gemación; no hay mitosis	Alguna forma de mitosis; en muchas hay centriolos; se forma un huso mitótico
Sistema sexual	Ausente en la mayoría; si existe, está muy modificado	Presente en la mayoría; parentales masculino y femenino; los gametos se unen para formar el cigoto
Nutrición	Casi siempre por absorción; algunas son fotosintéticas	Absorción e ingestión; algunas son fotosintéticas
Metabolismo energético	Faltan las mitocondrias; poseen enzimas oxidativas adheridas a la membrana celular, pero no se encuentran formando grupos separados; gran variedad de rutas metabólicas	Poseen mitocondrias; las enzimas oxidativas están agrupadas en el interior de las mitocondrias; se sigue una ruta metabólica oxidativa bastante uniforme
Movimientos intracelulares	No existen	Corrientes citoplásmicas; fagocitosis; pinocitosis
Flagelos/cilios	Cuando existen, son el modelo de microtúbulos "9 + 2"	Con el modelo de microtúbulos "9 + 2"
Pared celular	Con cadenas de disacáridos unidas a péptidos	Cuando está presente, sin disacáridos unidos a péptidos

## Componentes de las células eucariontes y sus funciones

La célula eucariote típica está encerrada dentro de una **membrana plasmática** fina, resistente, y con una permeabilidad selectiva (Figura 3-4). El orgánulo de mayor tamaño es el **núcleo**, esférico u ovoido, rodeado por dos membranas que forman una **envuelta nuclear** de doble capa (Figura 3-4). El material celular que se encuentra entre la membrana celular y la envuelta nuclear constituye lo que en conjunto se conoce como **citoplasma**. El citoplasma contiene numerosos orgánulos, como las mitocondrias, el aparato de Golgi, los centriolos o el retículo endoplásmico. Las células de las plantas poseen **plastos**, algunos de los cuales son orgánulos fotosintéticos, y presentan una pared celular de celulosa que rodea externamente a la membrana plasmática.

En la actualidad se acepta el **modelo de mosaico fluido** para describir la estructura de la membrana plasmática. Al microscopio electrónico la membrana celular se presenta como dos líneas oscuras, cada una de ellas de aproximadamente 3 nm de grosor, separadas por una zona clara (Figura 3-5). El grosor total de la membrana es de 8-10 nm. Esta apariencia se debe a que está formada por una doble capa fosfolipídica, es decir, por dos capas de moléculas de fosfolípidos, todos ellos orientados de manera que sus extremos hidrosolubles (hidrofílicos) se encuentran mirando hacia el exterior y los extremos liposolubles (hidrofóbicos) hacia el interior (Figura 3-6). Una característica importante de la doble capa fosfolipídica es que se trata de un fluido. Eso da flexibilidad a la membrana y permite a las moléculas de fosfolípidos difundirse hacia los lados libremente, en su propia capa. También hay moléculas de colesterol entremezcladas con los lípidos de la doble capa (Figura 3-6).

El colesterol hace a la membrana algo menos permeable para los iones y moléculas hidrosolubles, y disminuye su flexibilidad.

Las **glucoproteínas** (proteínas con hidratos de carbono adheridos a ellas) son otro componente esencial de la membrana plasmática (Figura 3-6). Algunas de estas proteínas actúan como transportadores de sustancias, por ejemplo iones cargados negativamente, a través de la membrana (p. 46, funcionamiento de la membrana). Otros tipos actúan como receptores especializados de varias moléculas, o como marcadores muy específicos. Por ejemplo, el reconocimiento de lo propio y de lo extraño, que permite al sistema inmunitario reaccionar frente a los invasores (Capítulo 35), está basado en proteínas de este tipo. Algunos agregados de moléculas de proteínas forman poros que pueden ser atravesados por pequeñas moléculas de naturaleza polar (p. 46, uniones en hendidura o "uniones gap" y p. 49, canales). Como las moléculas de fosfolípidos, la mayoría de las glucoproteínas pueden moverse lateralmente en la membrana, aunque más lentamente.

La envuelta nuclear tiene menos colesterol que la membrana celular y está atravesada por una serie de poros (Figura 3-7), que permiten el movimiento de ciertas moléculas entre el núcleo y el citoplasma. El núcleo contiene  **cromosomas**  lineales suspendidos en el  **nucleoplasma** . Los cromosomas normalmente se encuentran en forma de hebras flexibles y poco condensadas de  **cromatina** , y están formados por un complejo de DNA y una serie de proteínas asociadas al DNA. El DNA de la cromosoma lleva la información genética que codifica el RNA celular y las moléculas de proteínas de la célula (Capítulo 5). Los cromosomas sólo se condensan y pueden apreciarse durante la división celular (p. 52, mitosis y p. 77, meiosis). Los  **nucleólos**  son partes especializadas de determinados cromosomas que habitualmente se tiñen de oscuro. En ellos hay múltiples copias de la información del DNA para sintetizar el RNA

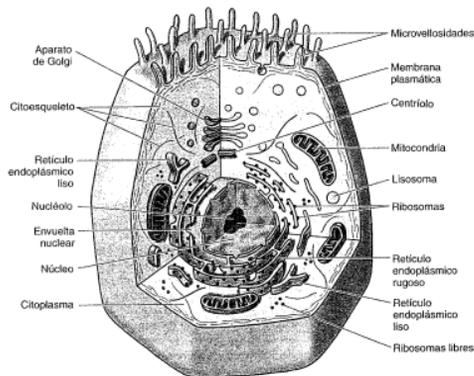


Figura 3-4

Una célula generalizada, con los principales orgánulos, tal y como podría verse al microscopio electrónico.

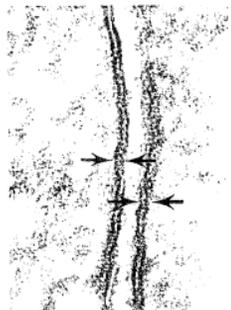


Figura 3-5

Membranas plasmáticas de dos células contiguas. Cada membrana (entre flechas) presenta el aspecto típico oscuro-claro-oscuro de la tinción. (x325 000)

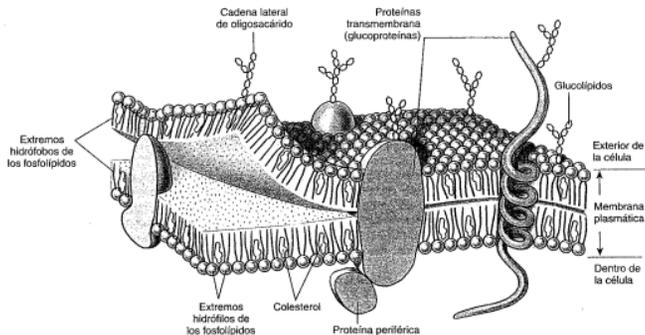


Figura 3-6

Esquema de una membrana celular según el modelo de mosaico fluido.

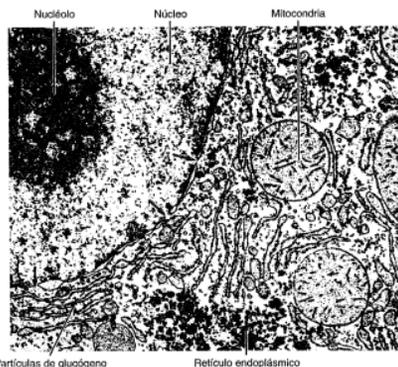


Figura 3-7

Micrografía electrónica de una porción de una célula hepática de rata, en la que pueden apreciarse una parte del núcleo (a la izquierda) y del citoplasma que lo rodea. En el citoplasma pueden verse el retículo endoplásmico y algunas mitocondrias; también pueden apreciarse los poros (flechas) de la envuelta nuclear. (x145 000)

ribosómico. Después de la transcripción a partir del DNA, el RNA ribosómico se combina con varias proteínas diferentes para formar las dos subunidades de los  **ribosomas** , que se separan del núcleo y pasan al citoplasma a través de los poros de la envuelta nuclear. En los ribosomas se sintetizan los polipéptidos o proteínas. Cuando se sintetizan polipéptidos para ser utilizados en el citoplasma o en el núcleo, los ribosomas se encuentran libres. En el caso de que los polipéptidos sintetizados estén destinados a ser usados en la membrana plasmática, los lisosomas, o para ser exportados, los ribosomas, se encuentran adosados al  **retículo endoplásmico (RE)** .

La membrana externa de la envuelta nuclear se continúa con unos grandes elementos membranosos del citoplasma denominados, en conjunto,  **retículo endoplásmico (RE)**  (Figuras 3-7 y 3-8). El espacio que hay entre las membranas que forman la envuelta nuclear está conectado en algunos puntos con el espacio ( **canales**  o  **cisternas** ) del interior de las membranas del RE. El RE es un complejo de membranas que puede tener ribosomas adosados a su superficie externa, y entonces se denomina  **RE rugoso** , o puede carecer de ellos, entonces se conoce como  **RE liso** . Los ribosomas del RE rugoso sintetizan polipéptidos o proteínas que pasan a las cisternas o a la membrana del RE y terminan incorporándose a la membrana plasmática (Figura 3-9) para luego ser exportados desde la célula, o quedan en el interior de ésta como lisosomas. El RE liso actúa en la síntesis de lípidos y fosfolípidos.

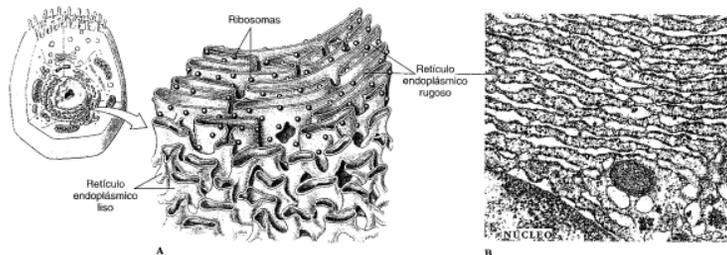


Figura 3-8

Retículo endoplásmico. A, El retículo endoplásmico es una prolongación de la membrana nuclear. Puede tener ribosomas asociados (retículo endoplásmico rugoso) o no (retículo endoplásmico liso). B, Micrografía electrónica de un retículo endoplásmico rugoso. ( $\times 28\,000$ )

El **aparato de Golgi** (Figuras 3-9 y 3-10) es una pila de cisternas membranosas lisas que actúa en el almacenamiento, modificación y empaquetado de productos proteínicos sintetizados en el RE rugoso. Las cisternas no sintetizan proteínas, pero pueden añadirles hidratos de carbono complejos. Desde el RE se separan unas pequeñas vesículas que contienen polipéptidos o proteínas y se fusionan con las cisternas de la cara *cis* o "cara de formación" del aparato de Golgi. Después de algunas transformaciones se desprenden como vesículas desde la cara *trans* o "cara de maduración" del sistema (Figuras 3-9 y 3-10). El contenido de algunas de estas vesículas puede ser expulsado al exterior de la célula, como productos de secreción, por ejemplo los que se forman en las células glandulares. Algunas pueden transportar polipéptidos o proteínas que se incorporan en la membrana plasmática, como las proteínas receptoras o

las de transporte. Otras pueden contener enzimas, que permanecen en la célula que las produce. Tales vesículas se denominan **lisosomas** (literalmente "cuerpo que libera", un cuerpo que causa la lisis o desintegración). Las enzimas que contienen están implicadas en la degradación de materiales extraños, incluso bacterias engullidas por la célula. Los lisosomas también son capaces de destruir células dañadas o muertas y componentes celulares obsoletos. Las enzimas que contienen los lisosomas son tan poderosas que podrían matar a la célula que las formó si se rompiera la membrana de estas lisosomas. En las células normales, las enzimas permanecen encerradas de modo seguro dentro de la membrana protectora. Los lisosomas pueden verter sus enzimas en unos grandes orgánulos rodeados por una membrana en los que se encuentran las partículas alimenticias ingeridas, las **vacuolas digestivas** o **figosomas** (Figura 3-21).

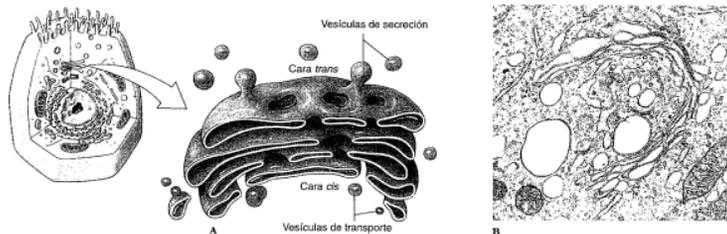


Figura 3-9

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

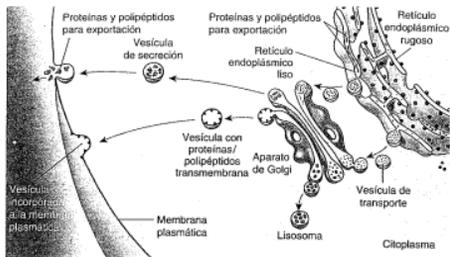


Figura 3-10

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

Las **mitocondrias** (Figura 3-11) son unos orgánulos bien visibles, presentes en casi todas las células eucariotas. Su tamaño, forma y número son variables; algunas son cilíndricas, y otras casi esféricas. Pueden estar uniformemente repartidas por el citoplasma, o localizarse cerca de la superficie o de otras regiones celulares, donde haya una gran actividad metabólica. Las mitocondrias poseen una doble membrana. La membrana externa es lisa, mientras que la interna está plegada formando numerosos entranques laminares o digitiformes llamados **crestas** (Figura 3-11), que aumentan el área de la superficie interna, en la cual se producen las reacciones químicas. Esta estructura característica hace fácil la identificación de las mitocondrias entre los demás orgánulos celulares. En ocasiones, las mitocondrias han sido denominadas "centrales energéticas de la célula", debido a que las enzimas que se localizan en las crestas llevan a cabo los procesos productores de energía del metabolismo aeróbico (Figura 4-14, p.64). La principal molécula que actúa como almacén de energía en las células, el ATP (adenosín trifosfato), se produce en este orgánulo. Las mitocondrias pueden autorreplicarse; tienen un fino cromosoma circular, parecido a los cromosomas de los procariontes, pero mucho menor. El cromosoma contiene DNA, que codifica la síntesis de algunas, pero no todas, las proteínas de la mitocondria.

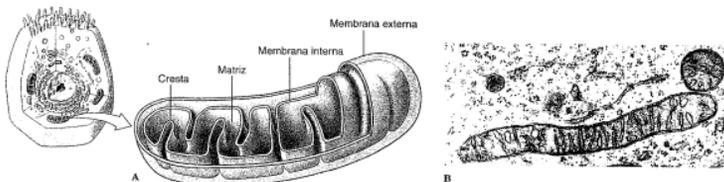


Figura 3-11

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

Las células eucariotas tienen un sistema característico de túbulos y filamentos que forman el **citosqueleto** (Figuras 3-12 y 3-13), que confiere soporte a la célula, mantiene su forma y, en muchas de ellas, proporciona un medio de locomoción y de transporte de macromoléculas y orgánulos en su interior. El **citosqueleto** está formado por microfilamentos, microtúbulos, y por filamentos intermedios. Los **microfilamentos** son unas finas estructuras lineales que se observaron claramente por primera vez en las células musculares, en las que son responsables de la capacidad de contracción de la célula. Están formados por una proteína llamada **actina**. Se conocen varias docenas de otras proteínas que se unen con la actina y determinan su configuración y comportamiento en determinadas células. Una de ellas es la **miosina**, cuya interacción con la actina causa la contracción en el músculo y en otras células (p. 658). Los microfilamentos de actina proporcionan un soporte para los movimientos de las moléculas y los orgánulos a través del citoplasma, así como para el desplazamiento del RNA mensajero (p. 93) desde el núcleo hasta otros lugares concretos del citoplasma

La actina y las proteínas unidas a ella también son importantes para el movimiento de las vesículas entre el RE, el aparato de Golgi y la membrana plasmática o los lisosomas. Los **microtúbulos**, que son algo más grandes que los microfilamentos, son estructuras tubulares formadas por una proteína llamada **tubulina** (Figura 3-13). Cada molécula de tubulina, en realidad, está formada por dos proteínas globulares. Las moléculas están unidas por sus extremos para formar un filamento, y 13 de estos filamentos se agrupan para formar un microtúbulo. Ya que las subunidades de tubulina de un microtúbulo están unidas "cabeza con cola", los extremos del microtúbulo difieren, tanto química como funcionalmente. Uno de ellos (denominado extremo positivo) añade y elimina subunidades de tubulina más rápidamente que el otro (el extremo negativo). Los microtúbulos tienen una importancia fundamental en el movimiento de los cromosomas hacia las células hijas durante la división celular (p. 52) y son importantes para la arquitectura, organización y transporte intracelulares. Además, los microtúbulos son una parte esencial de la estructura de los cilios y flagelos (véase el apartado siguiente). Los microtúbulos se disponen radialmente a partir de un centro organizador de microtúbulos, el **centrosoma**, que se encuentra próximo al núcleo y no está rodeado por membrana. En el centrosoma hay un par de **centríolos**

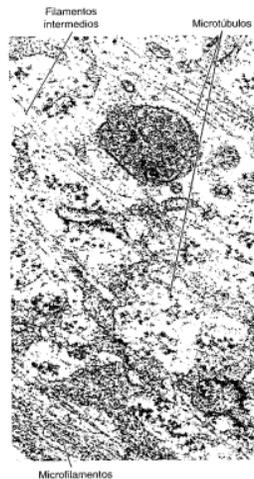


Figura 3-12

Citoesqueleto de una célula, en el que se puede apreciar su compleja estructura. Se pueden ver tres tipos de elementos del citoesqueleto, que en orden creciente de sus respectivos diámetros son, microfilamentos, filamentos intermedios y microtúbulos. (x66 600)

(Figuras 3-4 y 3-14), que a su vez están formados por microtúbulos. Cada centriolo del par es un corto cilindro, formado por nueve tripletes de microtúbulos, que se coloca perpendicularmente con respecto al otro. Los centriolos se duplican antes de la división de la célula. Aunque las células de las plantas superiores no poseen centriolos, sí que tienen un centro organizador de microtúbulos. Los **filamentos intermedios** son más gruesos que los microfilamentos y más delgados que los microtúbulos. Hay cinco tipos de filamentos intermedios bioquímicamente diferentes; su composición y disposición dependen del tipo de célula en la que se encuentren. En las células cancerosas suele determinarse el tipo de filamentos intermedios para poder identificar el tipo de células originales. Conocer el tipo de célula de procedencia generalmente ayuda a la hora de establecer el tratamiento adecuado.

## Las superficies celulares y sus especializaciones

La superficie libre de las células epiteliales (células que recubren la superficie de una estructura o que revisten un conducto o una cavidad, p. 195) a veces lleva **cilios** o **flagelos**. Se trata de unas expan-

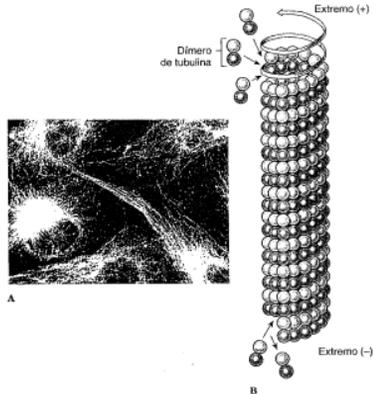


Figura 3-13

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

siones móviles de la superficie celular que barren materiales por el exterior de la célula. En los organismos unicelulares y en algunos pluricelulares pequeños, propulsan al organismo a través de un medio líquido (pp. 239, 282). Los flagelos proporcionan el modo de locomoción para las células reproductoras masculinas (espermatozoides) de la mayoría de los animales (p. 146) y de muchas plantas.

Los cilios y los flagelos batan de manera diferente (p. 656), pero su estructura interna es la misma. Con pocas excepciones, la estructura interna de los cilios y flagelos locomotores consiste en un largo cilindro compuesto por nueve pares de microtúbulos que rodean a otro par central (Figura 29-11). En la base de cada cilio o flagelo hay un **cuerpo basal** (cinesomoma), cuya estructura es idéntica a la de un centriolo.

Muchas células no se mueven ni con cilios ni con flagelos, sino con un **movimiento ameboides** mediante la emisión de **pseudópodos**. Algunos grupos de eucariontes unicelulares (p. 224), las células migradoras de embriones de animales pluricelulares y algunas células de animales pluricelulares adultos, como los leucocitos, presentan movimientos ameboides. Las corrientes citoplásmicas, a través de la acción de los microfilamentos de actina, extienden un lóbulo (pseudópodo) desde la superficie celular hacia el exterior. La corriente continúa en la dirección del pseudópodo, transporta los orgánulos citoplásmicos al interior del lóbulo y completa el movimiento de la célula por entero. Algunos pseudópodos especiales tienen microtúbulos en su interior (p. 227), y el movimiento

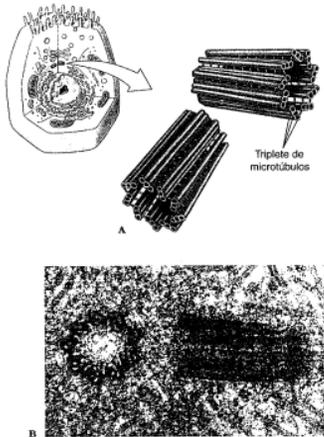


Figura 3-14

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

se efectúa por ensamblaje y desensamblaje de las subunidades de tubulina.

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

nas transmembrana actúan como puentes de unión que atraviesan el pequeño espacio intercelular. En el interior de las células contiguas las proteínas transmembrana están unidas a microfibrilamentos de actina y, por ello, conectan los citoesqueletos de ambas células. Entre las células del músculo cardíaco hay uniones AJ modificadas que las mantienen unidas durante toda la vida del animal, a pesar de los latidos del corazón (p. 694). En varios puntos, bajo las uniones estrechas y las uniones AJ hay unos pequeños discos elipsoidales, en la cara interna de la membrana plasmática de cada célula. Esos discos parecen que actúan a modo de "puntos de soldadura" y se llaman **desmosomas** (Figura 3-15). Desde cada desmosoma se extiende un penacho de filamentos intermedios hacia el interior del citoplasma, y unas proteínas transmembrana de conexión se prolongan a través de la membrana plasmática hacia el espacio intercelular, gracias a las cuales los discos de las células contiguas se mantienen conectados. Aunque los desmosomas no son "soldaduras" parece que aumentan la resistencia de los tejidos. Entre las células de la piel de los vertebrados hay muchos desmosomas (p. 645). En la base de las células hay unos **hemidesmosomas** (Figura 3-15) que sirven como estructuras de anclaje a las capas de tejido conjuntivo subyacente. Las **uniones en hendidura (uniones gap)** (Figura 3-15), más que servir de puntos de unión actúan como medio de intercomunicación intercelular. Forman unos finos canales entre las células, de modo que los citoplasmas se hacen continuos, y permiten el paso de pequeñas moléculas de una célula a otra. Puede haber uniones en hendidura entre células de tejidos epiteliales, nerviosos y musculares.

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

## Función de la membrana

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

En el interior de la célula, varios orgánulos están rodeados por membrana. En realidad, una célula es un sistema de membranas, que la dividen en muchos compartimentos. Se ha calculado que si

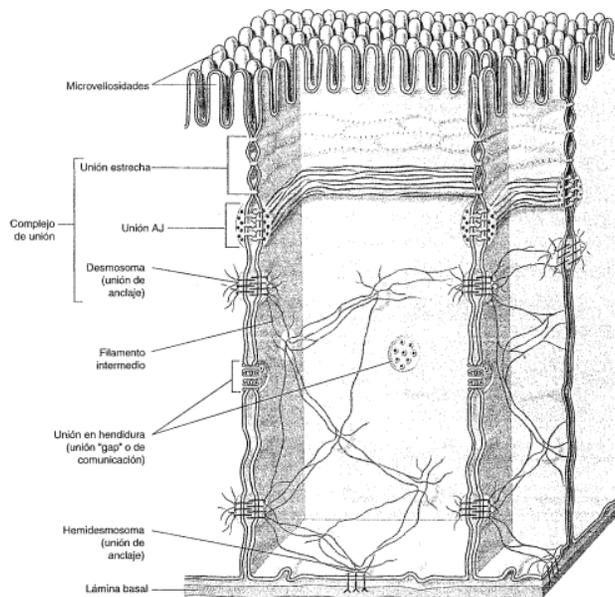


Figura 3-15

Tipos de uniones y sus localizaciones en células epiteliales columnares. Los microfilamentos de actina (en verde) y los filamentos intermedios (en naranja) sirven como medios de sujeción al citoesqueleto de las uniones A1 y los desmosomas, respectivamente.

todas las membranas que existen en un gramo de tejido hepático se extendieran en un plano llegarían a cubrir 30 metros cuadrados! Las membranas internas comparten muchas de las características estructurales de la membrana plasmática y son el lugar donde se producen muchas de las reacciones enzimáticas de la célula.

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

Se conocen tres tipos principales por las que una sustancia puede atravesar la membrana celular: (1) por **difusión** según un gradiente

de concentración; (2) mediante un **sistema de transporte facilitado**, en el cual la sustancia se une a un sitio específico de una proteína transmembrana que ayuda a que atraviese la membrana, y (3) por **endocitosis**, en la que la sustancia queda incluida en una vesícula que se forma en la superficie interna de la membrana y se desprende de ella para entrar en la célula.

### Difusión y ósmosis

La **difusión** es un movimiento de partículas desde una zona en la que tienen una concentración alta, hasta otra en la que están menos concentradas, para tratar de igualar la concentración por toda la zona de difusión. Si se sumerge una célula viva rodeada de su membrana en una disolución que tenga más moléculas de soluto que el fluido intracelular, instantáneamente aparece a través de la membrana un



Figura 3-16

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

**gradiente de concentración** entre ambos fluidos. Suponiendo que la membrana sea **permeable** al soluto, se producirá un notorio movimiento de soluto hacia el interior, el lado de menor concentración. El soluto se difunde espontáneamente a través de la membrana, hasta que las concentraciones en ambos lados de ésta se igualan.

La mayoría de las membranas celulares tienen una **permeabilidad diferencial**, es decir, son permeables al agua pero semipermeables o impermeables a los solutos. En una difusión libre, esta

selectividad regula el tráfico molecular. Como regla, los gases (como el oxígeno y el dióxido de carbono), la urea y los solutos liposolubles (como las grasas, las sustancias similares a las grasas y los alcoholes; p. 26) son las únicas sustancias que, cuando están en disolución, pueden difundirse con una cierta libertad a través de las membranas biológicas. Dado que muchas moléculas hidrosolubles atraviesan fácilmente las membranas, tales movimientos no pueden explicarse por el mecanismo de la difusión simple. Así, los azúcares, igual que muchos electrolitos y las macromoléculas, pueden atravesar las membranas gracias a procesos en los que intervienen unos transportadores que se describen en el próximo apartado.

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

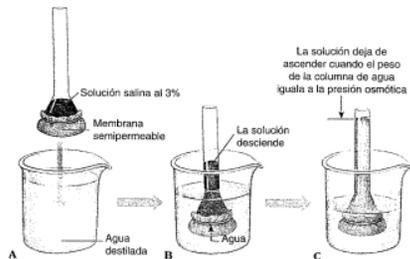
La ósmosis se puede demostrar con un sencillo experimento. Se coloca una membrana semipermeable en la boca de un embudo. El embudo se llena con una solución salina concentrada y el conjunto se coloca en un recipiente con agua pura, de tal manera que los líquidos del interior y el exterior del embudo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

En el interior del embudo hay moléculas de sal y de agua, mientras que en el vaso sólo hay agua. Así pues, la concentración del agua es menor en el interior del embudo, ya que parte del espacio disponible está ocupado por moléculas de sal, que no pueden difundirse. Se dice que en el sistema hay un **gradiente de concentración** para las moléculas de agua. El agua se difunde desde la región de mayor concentración (agua pura del vaso) hacia la zona con menor concentración de la misma (solución salina del interior del embudo).

A medida que el agua pasa hacia la disolución salina, el nivel de líquido en el interior del embudo va aumentando. Finalmente, la presión debida al peso, cada vez mayor, de la disolución en el interior del embudo, empuja a las moléculas de agua hacia el exterior, tan rápidamente como van entrando. El nivel en el embudo queda estacionario y el sistema alcanza el equilibrio. La **presión osmótica**

Figura 3-17

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



de la disolución es equivalente a la **presión hidrostática** necesaria para evitar que entre más agua pura.

El concepto de presión osmótica no está exento de problemas. Una disolución sólo muestra "presión" osmótica cuando está separada del disolvente por una membrana semipermeable. Pensemos que una botella aislada de disolución salina pueda tener tanta "presión" osmótica como la de una botella con gas a presión (presión *hidrostática*), puede resultar bastante desconcertante. Aún es más, la presión osmótica, en realidad, es la presión hidrostática que ha de aplicarse a una disolución para evitar que el agua penetre en ella, si dicha disolución está separada del agua pura por una membrana semipermeable. En consecuencia, los biólogos frecuentemente emplean el término **potencial osmótico**, en lugar de presión osmótica. Sin embargo, ya que el término "presión osmótica" está tan firmemente enraizado en nuestro vocabulario, es necesario comprender su significado, a pesar de la posible confusión que puede originar.

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

### Difusión a través de canales

Al estar cargados, el agua y los iones disueltos no se pueden difundir a través del componente fosfolipídico de la membrana plasmática. No obstante, pasan a través de los poros o canales especializados creados por las proteínas transmembrana. Los iones y el agua se mueven a través de estos canales por difusión. Los canales iónicos permiten que iones específicos, de cierto tamaño y con una carga concreta, se difundan a través de ellos. Pueden permitir la difusión del ion siempre o pueden ser **canales bloqueados**, en cuyo caso hace falta una señal para que se abran o se cierren. Los canales iónicos bloqueados pueden abrirse o cerrarse cuando una molécula señal se une a un sitio concreto y específico de la proteína trans-

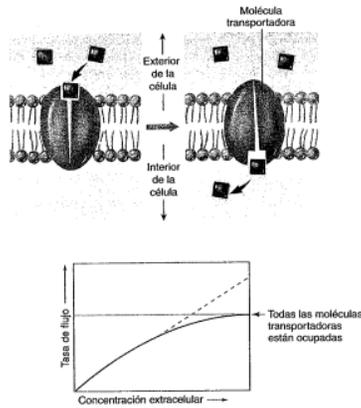
membrana (**canales iónicos bloqueados químicamente**; Figura 3-19A), cuando cambia la carga iónica a través de la membrana plasmática (**canales iónicos bloqueados por voltaje**; Figura 3-19B). La difusión de iones a través de estos canales es la base de los mecanismos de actuación del sistema nervioso (Capítulo 33, p. 729) y de los músculos (Capítulo 29, p. 660). Los canales para el agua se llaman **aquaporinas**, y se han descubierto varios tipos diferentes. Son especialmente importantes en el sistema digestivo para la absorción de agua a partir de los alimentos (Capítulo 32, p. 720), y en el riñón para la reabsorción de agua durante la formación de la orina (Capítulo 30, p. 679).

### Transporte facilitado por transportadores

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

A altas concentraciones de soluto, los sistemas transportadores presentan un efecto de saturación. Esto significa simplemente que la tasa de flujo de entrada alcanza una meseta, más allá de la cual el aumento de concentración de soluto no produce un mayor incremento del flujo de entrada (Figura 3-19D). Esto prueba que el número de transportadores disponibles en la membrana es limitado. Cuando todos están ocupados por solutos, la tasa de transporte está al máximo y ya no puede aumentar más. La difusión simple no presenta tal limitación; cuanto mayor sea la diferencia de concentraciones de solutos a ambos lados de la membrana, tanto más rápido será el flujo de entrada.

Se han reconocido al menos dos tipos diferentes de mecanismos transportadores: (1) la **difusión facilitada**, en la que un transportador ayuda a las moléculas a difundirse a través de una membrana que de otro modo no podrían atravesar, y (2) el **transporte activo**, en el que es necesario un aporte de energía al sistema transportador para llevar a las moléculas en dirección opuesta al gradiente de concentración (Figura 3-20). La difusión facilitada,



**Figura 3-19** Transporte facilitado. A, Una proteína transportadora se une a la molécula que ha de ser transportada (sustrato) a un lado de la membrana plasmática, cambia de forma y libera dicha molécula al otro lado de la membrana. El transporte facilitado se produce en la misma dirección que el gradiente de concentración. B, El ritmo de transporte aumenta a medida que lo hace la concentración del sustrato, hasta que se alcanza un punto en el que todas las moléculas transportadoras están ocupadas.

### Figura 3-20

La bomba de sodio-potasio, gracias a la energía que le suministra el ATP, mantiene el gradiente normal de estos iones a través de la membrana celular. La bomba funciona mediante una serie de cambios en la conformación de la permeasa: Paso 1: Tres iones  $\text{Na}^+$  se unen al extremo interior del transportador, produciendo un cambio en la conformación (forma) de este complejo proteínico. Paso 2: El complejo atrae una molécula de ATP, que se escinde y un grupo fosfato se une al complejo. Paso 3: La unión del grupo fosfato al complejo induce un segundo cambio de conformación, pasando los tres iones de  $\text{Na}^+$  al otro lado de la membrana y, como consecuencia de ello, ahora quedan mirando hacia el exterior. Esta nueva conformación tiene muy poca afinidad por los iones  $\text{Na}^+$ , que se disocian y se difunden hacia el exterior; pero tiene una gran afinidad por los iones  $\text{K}^+$ , y dos de ellos se le unen tan pronto como quedan libres los iones  $\text{Na}^+$ . Paso 4: La unión de los iones  $\text{K}^+$  conduce a un nuevo cambio de conformación en el complejo, al mismo tiempo que se produce la disociación del enlace fosfato. Una vez que se libera el fosfato, el complejo vuelve a su conformación original y los dos iones  $\text{K}^+$  quedan hacia el lado interior de la membrana. Esta conformación tiene una afinidad baja por los iones  $\text{K}^+$ , de modo que éstos ahora quedan libres, y el complejo adquiere la conformación de partida, con una elevada afinidad por los iones  $\text{Na}^+$ .

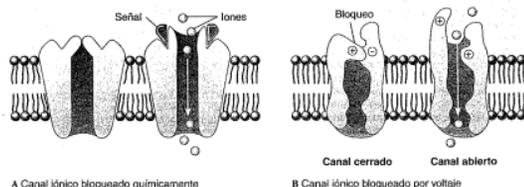
por tanto, se diferencia del transporte activo en que promueve el movimiento en dirección "cuesta abajo" (a favor del gradiente de concentración) y no requiere energía metabólica para funcionar.

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

En el transporte activo, las moléculas son empujadas "cuesta arriba" contra la fuerza de la difusión pasiva. El transporte activo siempre implica un gasto de energía (en forma de ATP) porque las sustancias son bombeadas contra el gradiente de concentración. Entre los sistemas de transporte activo más importantes de los animales están aquellos que mantienen los gradientes de sodio y potasio entre las células y el medio externo o el líquido extracelular circundante. La mayoría de las células de los animales necesitan una concentración interna de potasio alta para la síntesis de proteínas en los ribosomas y para ciertas funciones enzimáticas. La concentración de iones de potasio dentro de la célula puede ser 20 a 50 veces mayor que en el exterior. Por otra parte, el sodio puede estar 10 veces más concentrado en el exterior que en el interior de la célula. Este gradiente para el sodio es el fundamento de la generación de señales eléctricas en el sistema nervioso de los animales (Capítulo 33, p. 728). Los gradientes de estos dos iones se mantienen por medio de un transporte activo de potasio hacia el interior, y de sodio hacia el exterior. En muchas células el bombeo de sodio hacia el exterior está ligado al bombeo de potasio hacia el interior; para ambos la molécula transportadora es la misma. Se ha comprobado que del 10% al 40% de toda la energía producida por algunas células se utiliza para mantener en funcionamiento la **bomba de sodio-potasio** (Figura 3-20).

### Figura 3-18

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



## Endocitosis

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

La **fagocitosis**, que literalmente significa "comida celular", es un método de alimentación común entre los protozoos y metazoos inferiores. También es el modo por el cual los glóbulos blancos (leucocitos) engullen los desechos celulares y los microbios extraños en la sangre. En la fagocitosis, una zona de la membrana plásmática, que está tapizada internamente por actina y proteínas ligadas a la actina, forma una bolsa que engloba el material sólido. La vesícula formada por la membrana, llamada *vacuola digestiva* o *fagosoma*, se separa de la superficie celular y se desplaza hacia el interior del citoplasma donde se fusiona con los lisosomas, y su contenido es digerido por las enzimas contenidas en éstos.

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

La **endocitosis por medio de receptores** es un mecanismo específico para la entrada en las células de macromoléculas. Las pro-

teínas de la membrana plásmática se unen específicamente a determinadas moléculas (llamadas **ligandos**), que pueden estar presentes en el fluido extracelular en concentraciones muy bajas. Las invaginaciones de la superficie celular que contienen los receptores están tapizadas internamente por una proteína denominada **clatrina**, de ahí que se hayan descrito como **vesículas forradas por clatrina**. A medida que estas vesículas, con sus receptores unidos al ligando, se van invaginando y penetrando en el interior de la célula, se pierde la capa de clatrina y el receptor y el ligando se disocian; los materiales que constituyen el receptor y la membrana se reciclan y vuelven a la superficie de la membrana. Los lisosomas se fusionan a lo que queda de la vesícula, que ahora se denomina **endosoma**, y su contenido es digerido y absorbido hacia el citoplasma. Algunas proteínas importantes, las hormonas peptídicas y el colesterol entran en las células mediante este mecanismo.

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

## Exocitosis

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

La actina y las proteínas ligadas a la actina se consideran actualmente como componentes fundamentales del citoesqueleto en los procesos de endocitosis y exocitosis.

## MITOSIS Y DIVISIÓN CELULAR

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

En la formación de las **células corporales (células somáticas)** el proceso de división nuclear se conoce como **mitosis**. Por mitosis, cada "célula hija" está segura de recibir un juego completo de instrucciones genéticas. La mitosis es un sistema de reparto en el que se distribuyen los cromosomas y el DNA que contienen, asegurando así la continuidad de las generaciones celulares. Por tanto, un único cigoto se divide por mitosis para producir un organismo pluricelular y las células dañadas son sustituidas por mitosis cuando se cura una herida. A medida que un animal crece, como consecuencia de una acción génica diferencial, sus células somáticas se especializan y asumen distintas funciones y aptitudes. Aunque en las células especializadas la mayor parte de los genes permanecen "silenciosos" y no se expresan a lo largo de la vida de las mismas, cada una de ellas posee una dotación genética completa. La mitosis asegura la equidad del potencial genético; más tarde, otros procesos dirigirán la expresión ordenada de los genes durante el desarrollo embrionario, mediante la selección de las instrucciones genéticas que contiene cada célula. (Estas propiedades fundamentales de las células de los organismos pluricelulares se tratarán posteriormente en el Capítulo 8.)

En los animales que se reproducen **asexualmente** (Capítulo 7), la mitosis es el único mecanismo para la transmisión de la información genética desde los organismos parentales a la progenie. En los animales que se reproducen **sexualmente** (Capítulo 7), los progenitores tienen que producir **células sexuales** (gametos o células germinales) que sólo contienen la mitad del número normal de cromosomas, de modo que en la progenie que se forma tras la unión de los gametos no se duplica el número de cromosomas parentales. Esto requiere un tipo especial de división **reduccional** llamada **meiosis**, que se describe en el Capítulo 5 (p. 77).

## Estructura de los cromosomas

Como se ha dicho anteriormente (p. 41), el DNA de las células eucariotas se encuentra en la cromatina, un complejo de DNA y de proteínas asociadas a él. La cromatina está organizada en un número relativamente bajo de cuerpos lineales denominados **cromosomas** (cuerpos coloreados), así llamados debido a que se tiñen intensamente con ciertos colorantes vitales. En las células que no están en división, la cromatina está poco organizada y se encuentra dispersa, de modo que mediante la microscopía óptica no pueden distinguirse cromosomas individualizados (véase la Figura 3-24, Interfase). Antes de la división la cromatina se condensa, los cromosomas resultan reconocibles y se pueden distinguir las características morfológicas

de cada uno. Son muy variados en forma y longitud; algunos son curvos y otros rectos. Su número es constante para cada especie y todas las células del cuerpo (salvo las germinales) tienen el mismo número de cromosomas, sea cual sea su función. Por ejemplo, las personas tenemos 46 cromosomas en cada una de nuestras células somáticas.

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

Cuando el material genético del DNA está empaquetado es inaccesible y no puede producirse la transcripción (véase el Capítulo 5, p. 93). Sin embargo, el empaquetamiento de los cromosomas permite que el material genético de la célula se reparta de manera eficaz y equitativa entre las células hijas durante la división celular.

## Fases de la mitosis

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

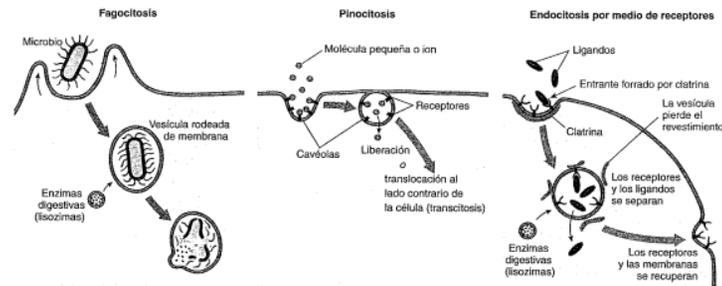


Figura 3-21

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

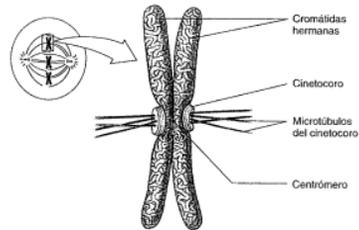


Figura 3-22

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

El proceso de la mitosis se divide (artificialmente) en cuatro fases o etapas sucesivas, aunque cada fase pasa a la siguiente sin que exista una línea de transición definida. Las fases son: profase, metafase, anafase y telofase (Figuras 3-23 y 3-24). Cuando las células no se están dividiendo activamente, están en interfase, etapa en la que transcurre la mayor parte del ciclo celular y que se describe en detalle en la página 54.

### Profase

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

Al mismo tiempo, la cromatina difusa del núcleo se condensa para formar los cromosomas visibles. Éstos, en realidad, constan de dos **crómátidas** hermanas idénticas y unidas por el centrómero (Figura 3-22), que se forman a consecuencia de la replicación del DNA durante la interfase. Las fibras del huso, unidas a cada uno de los centrosomas, realizan movimientos dinámicos y repetidos de extensión y retracción. Cuando una de las fibras encuentra uno de los cinetocoros, se une a él, deja de extenderse y retraerse, y

ahora pasa a denominarse **fibra o microtúbulo del cinetocoro**. El proceso es como si los centrosomas enviasen "sondas" en busca de los cromosomas.

### Metafase

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

### Anafase

El centrómero, que ha mantenido unidas a las dos cromátidas hermanas, ahora se va escindiendo hasta que las dos cromátidas hermanas se separan para formar dos cromosomas independientes, cada uno con su propio centrómero. Las fibras del cinetocoro tiran de los cromosomas hacia sus respectivos polos. Los brazos de cada cromosoma son arrastrados a medida que los microtúbulos se van acortando para llevar un juego completo de cromosomas hacia cada uno de los polos de la célula (Figuras 3-23 y 3-24). Investigaciones recientes han puesto de manifiesto que la fuerza que mueve los cromosomas se debe al desensamblado de subunidades de tubulina en el extremo cinetocórico de cada microtúbulo.

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

### Telofase

Cuando los cromosomas hijos alcanzan sus polos respectivos, empieza la telofase (Figuras 3-23 y 3-24). Los cromosomas hijos se agrupan y se tiñen intensamente con los colorantes histológicos. Las fibras del huso desaparecen y los cromosomas pierden su identidad, volviendo a verse el estramado difuso de cromatina, característico del núcleo interfásico. Finalmente reaparece la membrana nuclear alrededor de cada uno de los núcleos hijos.

### Citocinesis: división del citoplasma

Durante los estadios finales de la división nuclear, en la superficie de la célula aparece un **surco de segmentación** que la circunda a la altura del ecuador del huso (Figuras 3-23 y 3-24). Este surco se hace más profundo y oprime la membrana plasmática, como si un lazo invisible la apretase. Justo bajo la superficie del surco aparecen unos microfilamentos de actina. Una interacción con la miosina y las proteínas ligadas a la actina, similar a la

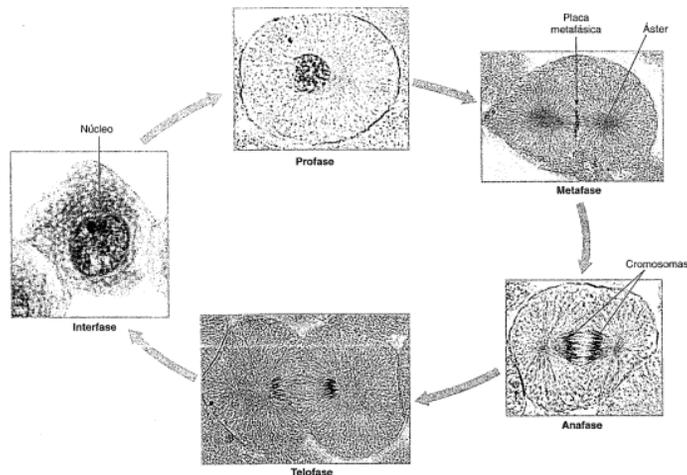


Figura 3-24 Fases de la mitosis.

que tiene lugar cuando se contraen las células musculares (p. 658), tira del surco hacia el interior. Finalmente, los bordes plegados de la membrana plasmática se reúnen y fusionan, completando así la división celular.

### El ciclo celular

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

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

muchos componentes de las proteínas y los ácidos nucleicos, esenciales para el funcionamiento, el crecimiento y la división celular normal, eran sintetizados durante este período, aparentemente de reposo, de la interfase.

La replicación del DNA se produce durante el período denominado fase S (fase de síntesis). En los cultivos de células de mamífero, la fase S dura aproximadamente 6 de las 18 a 24 horas que se necesitan para completar el ciclo. En esta fase, ambas hebras del DNA tienen que replicarse; es decir, han de sintetizarse unas nuevas hebras complementarias de modo que se producen dos moléculas idénticas a partir del filamento original (Capítulo 5, p. 93). Estas hebras complementarias son las cromátidas hermanas que se separan durante el siguiente período de mitosis.

La fase S está precedida y seguida por las fases G<sub>1</sub> y G<sub>2</sub>, respectivamente (G significa "gap", o sea, intervalo), durante las cuales no hay síntesis de DNA. Para la mayoría de las células, la fase G<sub>1</sub> es un importante estado de preparación para la replicación del DNA. Durante la fase G<sub>1</sub> se sintetizan el RNA transferente, los ribosomas, el RNA mensajero y diversas enzimas. En la fase G<sub>2</sub> se sintetizan las proteínas del huso y del áster, que quedan preparadas para separar los cromosomas durante la mitosis. Generalmente, la fase G<sub>2</sub> dura más que la fase G<sub>1</sub>, aunque hay una gran variación según los diferentes tipos de células. Las células embrionarias se dividen con mucha rapidez, porque no hay crecimiento celular entre las divi-

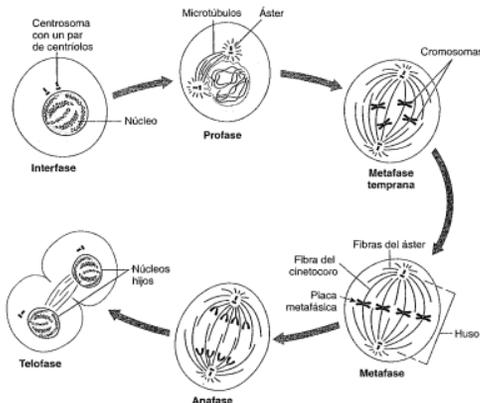


Figura 3-23

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

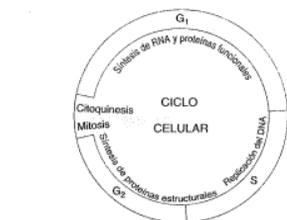


Figura 3-25

Ciclo celular en el que se ha representado la duración relativa de las diferentes fases.  $G_1$ ,  $S$ ,  $G_2$  y  $M$  son las fases de la interfase; la fase  $S$  es la de síntesis del DNA, la fase  $G_1$  es la de premitosis y la fase  $G_2$  es la de postmitosis. Después de la mitosis y de la citocinesis, la célula puede entrar en una fase de reposo conocida como fase  $G_0$ . La duración real del ciclo y de cada una de las fases en concreto varía considerablemente en los diferentes tipos de células.

siones, sino sólo subdivisión de la masa. La síntesis de DNA puede producirse cien veces más rápidamente en las células embrionarias que en las de los adultos, y la fase  $G_2$  está muy reducida. A medida que el organismo se va desarrollando, el ciclo de la mayor parte de las células se va alargando, y muchas de ellas se detienen durante mucho tiempo en la fase  $G_0$  y permanecen en un estado de no proliferación o de quiescencia denominado fase  $G_0$ . Por ejemplo, las neuronas no se multiplican y están en fase  $G_0$  permanentemente.

Los acontecimientos que se producen durante los ciclos celulares están muy regulados. Las transiciones del ciclo celular están reguladas por unas enzimas llamadas **quinasas dependientes de la ciclina (cdk)** y las subunidades proteicas que las activan, que se conocen con el nombre de **ciclinas**. En general, las quinasas son enzimas que añaden grupos fosfato a otras proteínas para activarlas o desactivarlas, y ellas mismas, a su vez, también necesitan ser activadas. Las cdk únicamente se activan cuando se unen con la ciclina adecuada, y las ciclinas se sintetizan y se degradan durante cada ciclo celular (Figura 3-26). Parece que el paso de una fase del ciclo celular a la siguiente está regulado por la fosforilación y defosforilación de enzimas cdk concretas y su interacción con ciclinas específicas. Actualmente se están estudiando los factores que regulan este proceso, ya que la falta de regulación de este mecanismo se ha relacionado con algunos tipos de cáncer.

## Renovación celular

La división celular es importante para el crecimiento; para reemplazar las células que se pierden por desgaste natural, deterioro y roturas; y para la curación de heridas. La división de las células es especialmente rápida durante el comienzo del desarrollo de un organismo. Al nacer, un niño tiene aproximadamente 2 billones de células, que proceden de la división repetida de un solo óvulo fecundado o cigoto. Este número tan enorme puede alcanzarse tras 42 divisiones celulares, en las que cada generación celular se divide una vez cada 6 ó 7 días. Con sólo 5 divisiones más, el número de células podría

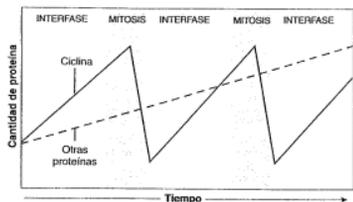


Figura 3-26

Variaciones en el nivel de ciclina en las células que se están dividiendo en un embrión temprano de erizo de mar. La ciclina se une a unas quinasas dependientes de la ciclina, activándose así la enzima.

alcanzar los 60 billones, que es el número de células que posee una persona adulta con un peso de unos 75 kg. Pero, por supuesto, ningún organismo se desarrolla de manera tan mecánica. La división celular es rápida durante el comienzo del desarrollo embrionario; después, se va haciendo más lenta con la edad. Es más, las diferentes estirpes celulares se dividen a ritmos muy diferentes. En algunos, el periodo promedio entre divisiones se mide en horas; mientras que en otras se mide en días, meses o incluso años. Las células del sistema nervioso central dejan de dividirse después de los primeros meses del desarrollo fetal, y generalmente ya no vuelven a hacerlo posteriormente durante la vida del individuo. Las células musculares también dejan de dividirse al tercer mes del desarrollo fetal y su crecimiento posterior depende del aumento de tamaño de las fibras musculares ya existentes.

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

No obstante, el desarrollo normal también lleva consigo la muerte celular sin que se produzca su sustitución. A medida que envejecen, las células van sufriendo daños como consecuencia de la acumulación de diferentes agentes oxidantes y finalmente terminan muriendo. Otras células sufren una muerte programada, o **apoptosis** (Gr. *apo*, desde lejos, + *ptosis*, caída), que en muchos casos es necesaria para que se mantenga la salud y el desarrollo normal del organismo. Por ejemplo, durante el desarrollo embrionario de los vertebrados, los dedos de las manos y los pies se desarrollan a medida que los tejidos que hay entre ellos van muriendo, el exceso de células inmutables, que podrían llegar a causar un ataque contra los propios tejidos, llega a "suicidarse" y las células nerviosas mueren para crear las cicnvoluciones cerebrales. La apoptosis consiste en una serie de sucesos bien coordinados y predecibles: las células se engogen, se fragmentan, y sus restos son eliminados por las células circundantes.

## RESUMEN

Las células son las unidades básicas de todos los seres vivos, tanto estructural como funcionalmente. Las células eucariotas se diferencian de las células procariontes de las bacterias y arqueobacterias en varios aspectos, de los cuales, el más llamativo es la presencia de un núcleo, rodeado de membrana, en cuyo interior se encuentra el material hereditario, que está formado por DNA, unido a proteínas para formar la cromatina. Ésta consiste en cromosomas lineales y flexibles que se condensan y se hacen visuales durante la división celular.

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

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

Las sustancias pueden entrar en las células por difusión, por transporte facilitado o por endocitosis. La ósmosis es la difusión de agua a través de canales en una membrana semipermeable, como resultado de la presión osmótica. Los solutos, para los cuales la membrana es impermeable, necesitan para poder atravesarla canales o una molécula transportadora. El agua y los iones se mueven a través de los canales abiertos por difusión (a favor del gradiente de concentración). Los sistemas de transporte mediante moléculas transportadoras son la difusión facilitada y el transporte activo (en contra del gradiente de concentración, por lo que necesitan un

aporte energético). La endocitosis incluye la entrada en la célula de líquidos (pinocitosis) o de partículas (fagocitosis). En la exocitosis se invierte el proceso de la endocitosis.

El ciclo celular en los eucariotes incluye la mitosis, o división de los cromosomas del núcleo, y la citocinesis, o división del citoplasma, y la interfase. En la interfase se han reconocido las fases  $G_1$ ,  $S$  y  $G_2$ ; la fase  $S$  es el tiempo durante el cual se sintetiza el DNA (se replican los cromosomas).

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

Las cuatro fases de la mitosis son: profase, metafase, anafase y telofase. En la profase, los cromosomas replicados, formados por cromátidas hermanas, se condensan y se presentan como cuerpos bien reconocibles. Entre los centrosomas se forma un huso a media que se van separando hacia polos opuestos de la célula. Al final de la profase, la envuelta nuclear se desintegra y los cinetocoros de cada cromosoma aparecen unidos a los centrosomas por medio de unos microtúbulos (fibras del cinetocoro). En la metafase, las cromátidas hermanas emigran hacia el centro de la célula, hacia donde son llevadas por las fibras del cinetocoro. En la anafase, el centrómero se divide y las cromátidas hermanas son separadas por las fibras del cinetocoro del huso mitótico, que están unidas a ellas. En la telofase, las cromátidas hermanas, ahora llamadas cromosomas, quedan en la posición del núcleo de cada célula hija y la cromatina vuelve a formar un entramado difuso. Reparearse la membrana nuclear y se produce la citocinesis. Al final de la mitosis y la citocinesis se han producido dos células que son genéticamente idénticas a la célula de procedencia.

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

## CUESTIONARIO

1. Explique las diferencias (fundamentales) entre un microscopio luminoso y un microscopio electrónico de transmisión.
2. Describa brevemente la estructura y la función de cada una de las siguientes cosas: membrana plasmática, cromatina, núcleo, nucleolo, retículo endoplásmico rugoso (RER), aparato de Golgi, lisosomas, mitocondrias, microfilamentos, microtúbulos, filamentos intermedios, centríolos, cuerpo basal (cinetosoma), unión estrecha, unión en hendidura (gap), desmosoma, glucoproteína, microvellosidades.
3. Nombre dos funciones de la actina y dos de la tubulina.
4. Diferencie entre cilios, flagelos y pseudópodos.
5. ¿Qué funciones tienen cada uno de los principales componentes de la membrana plasmática?
6. Nuestro concepto actual de membrana plasmática se conoce como modelo del mosaico fluido ¿por qué?
7. Se colocan glóbulos rojos en una disolución y se observa que se hinchan y estallan. Otros se colocan en una disolución diferente y se ve que se arrugan. Explique lo que sucede en cada caso.
8. Explique los motivos por los que un vaso que contenga una solución salina, colocado en la mesa del laboratorio, puede tener una elevada presión osmótica cuando está sujeto a una presión hidrostática de sólo una atmósfera.
9. La membrana celular es una eficaz barrera frente al movimiento de moléculas a través de ella, pero muchas sustancias pueden atravesarla y entrar en la célula. Explique los mecanismos mediante los cuales lo hacen y comente las fuentes de energía necesarias para cada uno de dichos mecanismos.
10. Diferencie entre fagocitosis, pinocitosis, endocitosis por medio de receptores, y exocitosis.

- Defina los siguientes términos: cromosoma, centrómero, centrosoma, cinetocoro, mitosis, citocinesis y sincitio.
- Explique las fases del ciclo celular y conecte los procesos más importantes que se producen en cada una de ellas. ¿Qué es la fase G<sub>2</sub>?
- Nombre en orden las fases de la mitosis, y describa el comportamiento y la estructura de los cromosomas en cada una de ellas.
- Describa brevemente las formas de muerte celular durante la vida normal de un organismo pluricelular.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alberts, B., D. Bray, K. Hopkin, A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, and P. Walter. 2003. *Essential cell biology*, ed. 2. New York, Garland Science Publishing. *Un texto bien escrito en el que se describen con gran detalle los mecanismos celulares.*
- Kaikkonen, M., C. P. Toett, and D. G. Doubin. 2006. Harnessing action dynamics for clathrin-coated endocytosis. *Nature Reviews, Molecular Cell Biology* 7:404-414. *Aunque el principal objeto de este artículo es la endocitosis por medio de receptores, también se discute el papel de la actina en la fagocitosis y la pinocitosis.*

- Roit, R. 2006. Clathrin-mediated endocytosis before fluorescent proteins. *Nature Reviews, Molecular Cell Biology* 7:63-68. *Una excelente discusión de la historia de los científicos que a lo largo del tiempo han estudiado el proceso de endocitosis por medio de receptores.*
- Wolfe, S. L. 1995. *Introduction to cell and molecular biology*, ed 1. Belmont, CA, Thomson Brooks/Core Publishers. *Una buena cobertura sobre la estructura y la función de la célula donde los interesados pueden observar más detalles.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanp214e](http://www.mhhe.com/hickmanp214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

# 4

## El metabolismo celular



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

### Un desafío a la segunda ley

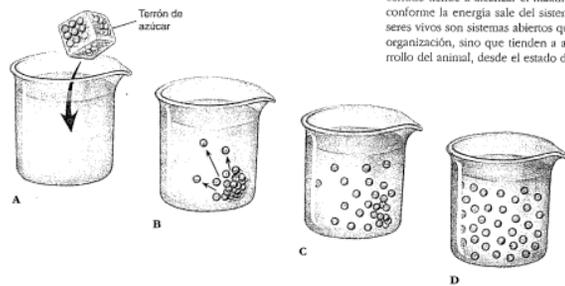
Los seres vivos parecen contradecir la segunda ley de la termodinámica, que establece que la energía de todo el universo está dirigida en un sentido concreto, y éste ha sido, y será siempre, el desorden. Inevitablemente, todas las formas de energía se degradan hasta producir calor. Este incremento del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

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

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



**Figura 4-1**  
La energía solar sostiene casi toda la vida sobre la Tierra. No obstante, en cada transformación de energía se pierde aproximadamente un 90% de esta en forma de calor.



**Figura 4-2**  
Difusión de un soluto en una disolución, un ejemplo de entropía. Cuando el soluto (moléculas de azúcar) se introduce en la disolución, el sistema está ordenado y estable (B). Sin una energía que mantenga dicho orden, las partículas del soluto empiezan a distribuirse por la solución hasta alcanzar un estado de desorden (equilibrio) (D). La entropía ha aumentado en la figura de izquierda a derecha.

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

## LA ENERGÍA Y LAS LEYES DE LA TERMODINÁMICA

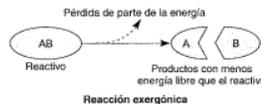
El concepto de energía es fundamental en todos los procesos vitales. Generalmente entendemos por energía la capacidad para realizar un trabajo, es decir, para producir algún cambio. Pero la energía es un ente abstracto, difícil de definir y de medir. La energía no puede verse, pero puede definirse y describirse en función de los efectos que produce sobre la materia.

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

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

## Energía libre

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



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



Como se verá en la página 62, el ATP es el intermediario más universal y rico en energía que utilizan los seres vivos para "empujar cuesta arriba" reacciones importantes, como las necesarias para el transporte activo de moléculas a través de las membranas (Capítulo 3, p. 49) y para la síntesis celular.

## EL PAPEL DE LA ENZIMAS

### Las enzimas y la energía de activación

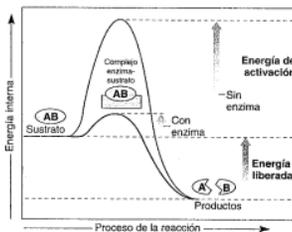
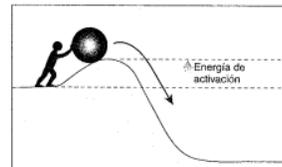
Para que se produzca una reacción cualquiera, incluso en el caso de las exergónicas, que tienden a producirse de manera espontánea, primero deben desestabilizarse los enlaces químicos. Antes de que el enlace se estire lo suficiente como para que se rompa debe suministrarse una cierta energía, llamada **energía de activación**. Sólo entonces habrá una pérdida global de energía libre y se dará la formación de los productos de reacción. Este requerimiento puede compararse con la energía necesaria para empujar una bola hasta la cima de una colina, antes de que ruede hacia abajo por la otra ladera, liberando energía potencial a medida que desciende (Figura 4-3, esquema superior).

Una forma de activar los reactivos químicos es elevar su temperatura. Al aumentar la tasa de colisiones moleculares y separar los enlaces químicos, el calor puede proporcionar la energía de activación necesaria para que se produzca una reacción. Ahora bien,

las reacciones metabólicas deben producirse a temperaturas biológicamente tolerables, temperaturas que generalmente son demasiado bajas como para que se produzcan incrementos perceptibles en las reacciones. En vez de eso, los sistemas vivos han desarrollado una estrategia diferente: emplean **catalizadores**.

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

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



**Figura 4-3**  
Cambios energéticos durante la catálisis enzimática de un sustrato. La reacción completa se produce con liberación de energía (reacción exergónica). En ausencia de enzima, el sustrato es estable debido a la gran cantidad de energía de activación necesaria para romper enlaces químicos fuertes. La enzima reduce el umbral energético, mediante la formación de un intermediario químico con un estado de energía interna mucho menor.

## Naturaleza de las enzimas

Las enzimas son moléculas complejas, que varían en tamaño desde pequeñas proteínas con un peso molecular de 10 000, hasta moléculas sumamente complicadas con pesos moleculares de más de un millón. Muchas enzimas son proteínas puras, es decir, cadenas de aminoácidos, muy plegadas y con puentes de interconexión. Otras enzimas, para poder desempeñar su papel catalítico, necesitan de la participación de pequeños grupos no proteínicos, llamados **cofactores**. En algunos casos, estos cofactores son iones metálicos (por ejemplo, iones de hierro, cobre, zinc, magnesio, potasio o calcio) que forman una parte funcional de la enzima. Algunos ejemplos son la anhidrasa carbónica (Capítulo 31, p. 705), que contiene zinc; los citocromos (enzimas de la cadena de transporte de electrones, p. 67), que contienen hierro; y la tripsinógeno (una enzima que actúa en la contracción muscular; Capítulo 29, p. 658), que contiene calcio. Otro tipo de cofactores, llamados **coenzimas**, son orgánicos. Todas las coenzimas contienen grupos derivados de las vitaminas, la mayoría de las cuales deben obtenerse a partir de la dieta. Todas las vitaminas del complejo B actúan como coenzimas. Dado que los animales han perdido la capacidad de sintetizar tales vitaminas que actúan como coenzimas, es obvio que un déficit de vitaminas puede producir una enfermedad grave. Sin embargo, a diferencia de los combustibles y nutrientes de la dieta, que han de ser reponidos después de ser consumidos o utilizados como materiales estructurales, las vitaminas se recuperan en su forma original y pueden usarse en repetidas ocasiones. Algunos ejemplos de coenzimas que llevan vitaminas son el nicotin adenin dinucleótido (NAD), que contiene ácido nicotínico (niacina), la coenzima A, que contiene ácido pantoico, y el flavin adenin dinucleótido (FAD), que contiene riboflavina (vitamina B<sub>2</sub>).

## Acción de las enzimas

Una enzima funciona combinándose de forma sumamente específica con un **sustrato**, la molécula cuya reacción cataliza. Las enzimas

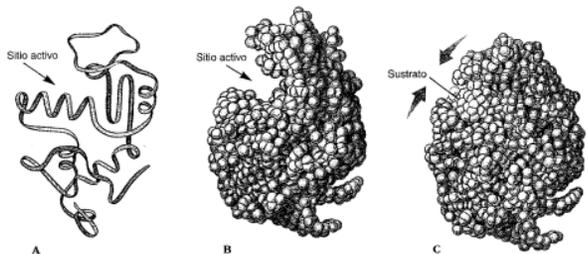


Figura 4-4

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

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

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

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

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

## Especificidad de las enzimas

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

Sin embargo, hay alguna variación en el grado de especificidad. Algunas enzimas catalizan la oxidación (deshidrogenación) de un único sustrato; por ejemplo, la succinil deshidrogenasa solamente cataliza la oxidación del ácido succínico (véase ciclo de Krebs, p. 66). Otras, como es el caso de las proteasas (por ejemplo, la tripsina o la tripsinógeno que se liberan en el tubo digestivo durante la digestión, pp. 716-719), pueden actuar sobre casi todas las proteínas, pero cada proteasa tiene su punto particular de ataque en la proteína (Figura 4-5). Normalmente una enzima acepta una molécula de sustrato cada vez, cataliza su cambio químico, libera el producto, y vuelve a repetir el proceso con otra molécula de sustrato. La enzima puede repetir este proceso miles de millones de veces, hasta que finalmente queda inerte (tras unas pocas horas o después de varios años) y es destruida dentro de la célula, por otras enzimas eliminadoras de residuos. Algunas enzimas experimentan sucesivos ciclos catalíticos a velocidades vertiginosas de más de un millón de ciclos por minuto, pero la mayoría actúan a ritmos mucho más lentos. Muchas enzimas se activan y se desactivan rápidamente. También se conocen diversos mecanismos de regulación activa de las enzimas (p. 72).

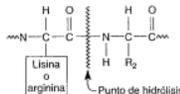


Figura 4-5

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

## Reacciones catalizadas por enzimas

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



Sin embargo, por diferentes razones, las reacciones catalizadas por la mayoría de las enzimas tienden a ocurrir en una sola dirección. Por ejemplo, la enzima proteolítica pepsina puede degradar una proteína

a aminoácidos (una reacción **catabólica**), pero no puede acelerar la reagrupación de aminoácidos para que se forme una cantidad significativa de una proteína (una reacción **anabólica**). Lo mismo ocurre con la mayoría de las enzimas que catalizan la hidrólisis de moléculas grandes como los ácidos nucleicos, los polisacáridos, los lípidos y las proteínas. Normalmente existe un conjunto de reacciones y enzimas que rompen estas sustancias (catabolismo; Gr. *kata*, abajo, y *bolē*, empujar), pero para que sean reconstituidas son necesarios conjuntos de reacciones diferentes, que han de ser catalizadas por otras enzimas distintas (anabolismo; Gr. *ana*, arriba, y *bolē*, empujar).

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

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

## APORTE DE ENERGÍA QUÍMICA POR PARTE DEL ATP

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

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



donde P<sub>i</sub> representa el fosfato inorgánico (i = inorgánico). Los grupos de alta energía en el ATP suelen representarse con el símbolo —

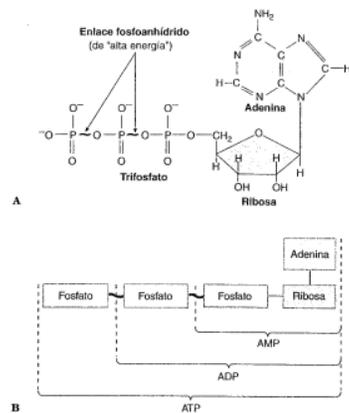


Figura 4-6

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

(Figura 4-6). Un enlace fosfato de alta energía se representa como  $-P_i$  y un enlace de baja energía (como el enlace que une el grupo trifosfato a la adenina) como  $-P$ . Por tanto, el ATP puede simbolizarse como  $A-P_1-P_2-P_3$  y el ADP como  $A-P_1-P_2$ .

La forma en que el ATP puede actuar para llevar a cabo una reacción acoplada se muestra en la Figura 4-8. Una reacción acoplada realmente es un sistema que supone dos reacciones unidas por una lanzadera de energía (ATP). La conversión del sustrato A en producto A es endérgica, ya que el producto tiene más energía libre que el sustrato. Por tanto, la energía debe ser suministrada por acoplamiento de la reacción con otra exérgica, la conversión del sustrato B en un producto B. En esta reacción, el sustrato B generalmente se denomina **combustible** (por ejemplo, la glucosa o un lípido). La energía de enlace que se libera en la reacción B se transfiere al ADP, que a su vez se convierte en ATP. Ahora, el ATP contribuye con la energía de sus enlaces fosfato a la reacción A, y de nuevo se produce ADP y  $P_i$ .

Los enlaces de alta energía del ATP en realidad son bastante débiles, es decir, inestables. Debido a esta inestabilidad, la energía del ATP se libera fácilmente cuando esta molécula se hidroliza en las reacciones celulares. Hay que señalar que el ATP es un **agente acoplador de energía y no un combustible**. No se trata de un depósito de energía que se almacene para ser utilizado en el futuro cuando sea necesario. En lugar de ello, se produce por un conjunto de reacciones y casi inmediatamente es consumido en otro. El ATP se forma según se necesita, principalmente mediante procesos oxidativos en

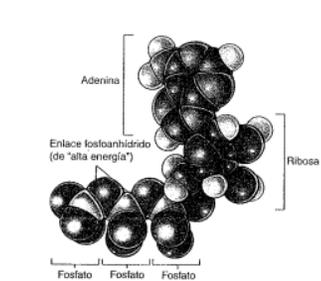


Figura 4-7

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

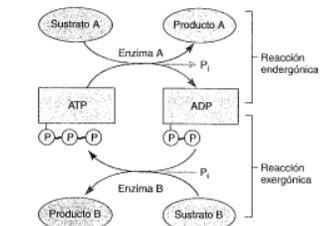


Figura 4-8

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

las mitocondrias. El oxígeno no se consume, a menos que se disponga de ATP y moléculas fosfato, y éstas no están disponibles hasta que se hidroliza el ATP por algún proceso en el que se consume energía. Por tanto, en su mayor parte el metabolismo se autorigula.

## RESPIRACIÓN CELULAR

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

Una vez que hemos visto que el ATP es el común denominador energético por el cual se impulsa la mayor parte de la maquinaria celular, estamos en disposición de preguntarnos cómo se capta

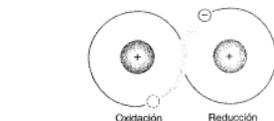


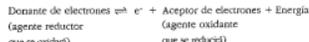
Figura 4-9

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

esta energía a partir de los sustratos combustibles. Esta cuestión nos lleva a una generalización importante: *todas las células satisfacen sus necesidades de energía química mediante reacciones de oxidación-reducción*. Esto simplemente significa que, en la degradación de las moléculas de combustible, los átomos de hidrógeno (electrones y protones) pasan de agentes donantes de electrones a agentes aceptores de los mismos, con liberación de energía. Una parte de esta energía puede ser capturada y usarse para formar los enlaces de alta energía de las moléculas como el ATP.

Una reacción de oxidación-reducción ("redox") implica una transferencia de electrones desde un donante de electrones (el agente reductor), hasta un aceptor de electrones (el agente oxidante). Cuando el donante pierde sus electrones se oxida. Cuando el aceptor recibe electrones, se reduce (Fig. 4-9). En otras palabras, un agente reductor se oxida cuando reduce a otro compuesto, y un agente oxidante se reduce cuando oxida a otro compuesto. Así, por cada oxidación, debe haber la correspondiente reducción.

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



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

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

### Metabolismo aerobio frente a metabolismo anaerobio

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

Como se ha indicado en el Capítulo 2, la vida se originó en ausencia de oxígeno, y la abundancia de oxígeno en la atmósfera actual solamente se produjo después de la evolución de los organismos fotosintéticos (autótrofos). Aún existen algunos organismos estrictamente anaerobios que cumplen importantes papeles en algunos hábitat especializados. No obstante, la evolución ha favorecido el metabolismo aerobio, no sólo por la disponibilidad de oxígeno sino también porque el metabolismo aerobio es muchísimo más eficaz, en términos de producción de energía, que el metabolismo anaerobio. En ausencia de oxígeno, solamente puede liberarse una pequeña parte de la energía de enlace presente en los nutrientes. Por ejemplo, cuando un microorganismo anaerobio degrada glucosa, el aceptor final de electrones (por ejemplo, el ácido pirúvico) todavía contiene la mayor parte de la energía de la molécula original de glucosa. En cambio, un organismo aerobio, que utiliza oxígeno como aceptor final de electrones, puede oxidar completamente la glucosa hasta dióxido de carbono y agua. Se despende casi 20 veces más energía cuando la glucosa se oxida completamente que cuando sólo se degrada hasta ácido pirúvico. Una ventaja obvia del metabolismo aerobio es que para mantener una determinada tasa metabólica requiere una cantidad de nutrientes mucho menor que el anaerobio.

### Descripción general de la respiración

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

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

### Glucólisis

Comenzamos nuestro periplo a través de las etapas de la respiración con la glucólisis, una ruta casi universal en los seres vivos, en la que

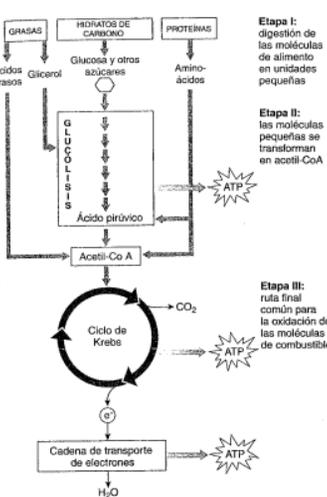


Figura 4-10

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

la glucosa se convierte en ácido pirúvico. En una serie de reacciones que se producen en el citosol de la célula, la glucosa y otros monosacáridos de seis carbonos se escinden en fragmentos de tres carbonos, el **ácido pirúvico** (Figura 4-11). Durante la glucólisis se produce una única oxidación, y cada molécula de glucosa produce un rendimiento de dos moléculas de ATP. En esta ruta la molécula de hidrato de carbono sufre una doble fosforilación a cargo del ATP, primero para formar glucosa-6-fosfato (no representada en la Figura 4-11), y después para formar fructosa-1,6-bisfosfato. Así, en estas reacciones de preparación el combustible ha sido "mejorado" con grupos fosfato y es lo suficientemente reactivo como para que se produzcan las reacciones subsiguientes. Éste es un tipo de déficit de inversión necesario para que al final se obtenga una ganancia de energía muchas veces mayor que el gasto energético inicial.

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

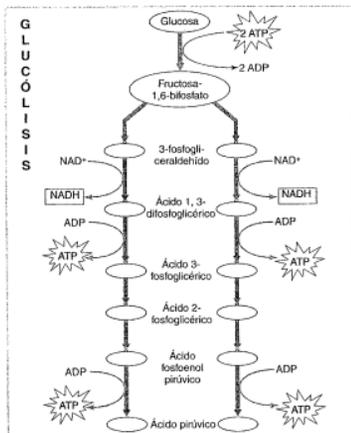


Figura 4-11

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

Los dos azúcares de tres carbonos (triosas) entran después en una cadena de reacciones que termina con la formación de dos moléculas de ácido pirúvico (Figura 4-11). En dos de estos pasos se produce una molécula de ATP. En otras palabras, cada triosa tiene un rendimiento de dos moléculas de ATP, y como hay dos moléculas de triosa, se generan cuatro moléculas de ATP. Si recordamos que inicialmente se utilizaron dos moléculas de ATP para "mejorar" la glucosa, el rendimiento neto hasta este punto es de dos moléculas de ATP. Las 10 reacciones, catalizadas enzimáticamente, de la glucólisis pueden resumirse de la siguiente forma:



### Acetil coenzima A: el intermediario fundamental en la respiración

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

El ácido pirúvico es la forma no disociada del ácido:



En condiciones fisiológicas, el ácido pirúvico generalmente se disocia en



piruvato ( $\text{CH}_3-\text{C}-\text{COO}^-$ ) y  $\text{H}^+$ . El uso de ambos términos es totalmente correcto para describir éste y otros ácidos orgánicos (por ejemplo, ácido láctico y lactato) en los procesos metabólicos.

La acetil coenzima A es un compuesto sumamente importante. Su oxidación final en el ciclo de Krebs proporciona los electrones de alta energía que se utilizan para generar ATP, y es el intermediario fundamental en el metabolismo de los lípidos (p. 70).

### El ciclo de Krebs: oxidación de la acetil coenzima A

La degradación (oxidación) del grupo acetilo de dos carbonos de la acetil-CoA se produce en la matriz de las mitocondrias en una

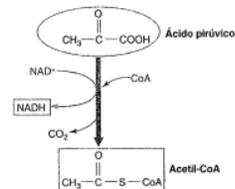


Figura 4-12

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

secuencia cíclica denominada **ciclo de Krebs** (también llamado ciclo del ácido cítrico y ciclo del ácido tricarbólico [ciclo TCA] (Figura 4-13). La acetil-CoA se une a un ácido de cuatro carbonos (el ácido oxalacético), liberándose la CoA que vuelve a reaccionar con ácido pirúvico. Mediante una serie cíclica de reacciones, los dos carbonos del grupo acetilo se liberan como dióxido de carbono y se regenera el ácido oxalacético. Los iones de hidrógeno y los electro-

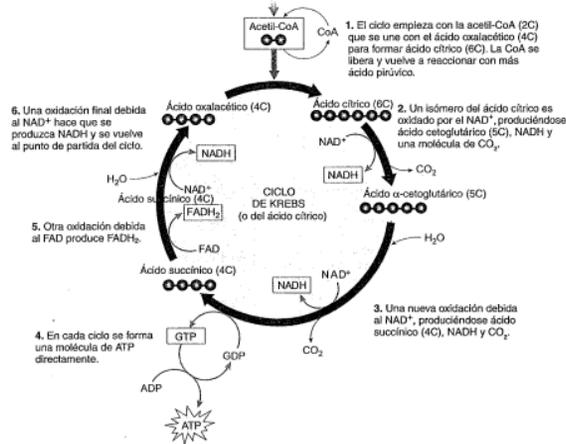


Figura 4-13

Esquema del ciclo de Krebs que muestra la producción de tres moléculas de NAD reducido, una molécula de FAD reducido, una molécula de ATP y dos moléculas de dióxido de carbono. Las moléculas de NADH y FADH<sub>2</sub> producen 11 moléculas de ATP a medida que se van oxidando a lo largo de la cadena de transporte de electrones.

nes son transferidos en las oxidaciones al NAD<sup>+</sup> y al FAD (flavin adenín dinucleóvico, otro aceptor de electrones) y se produce un enlace pirofosfato en forma de guanosín trifosfato (GTP). Este grupo fosfato de alta energía pasa casi inmediatamente a una molécula de ADP, formando otra de ATP. En total, en el ciclo de Krebs se obtienen los siguientes productos: CO<sub>2</sub>, ATP, NADH y FADH<sub>2</sub>;



Las moléculas de NADH y FADH<sub>2</sub> formadas pueden producir once moléculas de ATP, cuando sean oxidadas en la cadena de transporte de electrones. Las otras moléculas actúan como reactivos intermedios y productos que se están regenerando constantemente a medida que se produce el ciclo.

En la respiración celular aerobia se usa el oxígeno como aceptor final de electrones y se libera dióxido de carbono y agua a partir de la oxidación completa de los combustibles. El dióxido de carbono que nosotros, y los demás organismos aerobios, producimos, se elimina de nuestro cuerpo a la atmósfera durante la respiración externa (Capítulo 31, p. 698). Afortunadamente para nosotros y para el resto de los aerobios, las cianobacterias (algas verde azules), las algas eucariotas y las plantas están produciendo constantemente oxígeno mediante el proceso de la fotosíntesis. En este proceso, los átomos de hidrógeno que se obtienen a partir del agua reaccionan con el dióxido de carbono de la atmósfera y se obtienen azúcares y oxígeno molecular. Así, en nuestro planeta se llega a un equilibrio entre el oxígeno usado y el producido, y entre el dióxido de carbono usado y el producido. Desgraciadamente, la producción excesiva de dióxido de carbono, debida a la industrialización, y la disminución de la producción de oxígeno, debida a la continua deforestación del mundo, están amenazando este delicado equilibrio. El nivel de dióxido de carbono sigue aumentando, lo que está llevando a un calentamiento global de la atmósfera como consecuencia del "efecto invernadero" (Capítulo 37, p. 807).

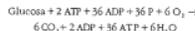
### Cadena de transporte de electrones

La transferencia de iones de hidrógeno y electrones desde el NADH y el FADH<sub>2</sub> hasta el aceptor final, el oxígeno molecular, se produce a lo largo de una complicada cadena de transporte de electrones, que tiene lugar en la membrana interna de las mitocondrias (Figura 4-14, véase también la p. 44). Cada molécula transportadora de la cadena (rotuladas del I al IV en la Figura 4-14) es un gran complejo a base de proteínas transmembrana, que acepta y libera electrones a un nivel de energía inferior que el transportador anterior de la cadena. A medida que los electrones pasan de una molécula transportadora a la siguiente, se va liberando energía libre. Parte de esta energía se utiliza para transportar iones H<sup>+</sup> a través de la membrana interna de la mitocondria y esto hace que se genere un gradiente de H<sup>+</sup> en dicha membrana. Este gradiente de H<sup>+</sup> producido dirige la síntesis de ATP. Este proceso se denomina acoplamiento quimiosmótico (Figura 4-14). De acuerdo con este modelo, a medida que los electrones aportados por el NADH y el FADH<sub>2</sub> van recorriendo la cadena de transporte de electrones, se van activando una serie de canales de bombeo de protones (iones de hidrógeno), que hacen que éstos vayan saliendo y entrando en el espacio que hay entre las dos membranas mitocondriales. Esto hace que aumente la concentración de protones en este espacio entre las membranas, creándose un gradiente de difusión que conduce a los protones de regreso al inte-

rior de la matriz mitocondrial, a través de unos canales de protones especiales. Estos canales son complejos proteicos formadores de ATP (ATP sintetasas), que utilizan el paso de los protones hacia el interior para producir ATP. Por este procedimiento, la oxidación de un NADH lleva a la producción de tres moléculas de ATP. El FADH<sub>2</sub>, proveniente del ciclo de Krebs entra en la cadena a un nivel inferior que el NADH, y por ello sólo conduce a la formación de dos moléculas de ATP. Este método de captación de energía se conoce como **fosforilación oxidativa**, ya que la formación de fosfato de alta energía está ligada al consumo de oxígeno, y éste depende de la demanda de ATP por el resto de los procesos metabólicos en la célula.

### Eficacia de la fosforilación oxidativa

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



El ATP se produce en varios puntos a lo largo de la ruta (Tabla 4-1). Para entrar en la mitocondria, cada molécula de NADH citoplasmático producida en la glucólisis requiere que una molécula de ATP proporcione la energía necesaria; por tanto, cada NADH procedente de la glucólisis tiene un rendimiento de dos moléculas de ATP (cuatro en total), en lugar de las tres moléculas de ATP por cada una de NADH (seis en total) que se producen en el interior de las mitocondrias. Contando los dos ATP empleados en las primeras reacciones de mejora de la glucólisis, el rendimiento neto total es de 36 moléculas de ATP por cada molécula de glucosa. La producción de 36 moléculas de ATP es el máximo teórico, ya que parte del gradiente de H<sup>+</sup> producido por el transporte de electrones puede emplearse para otras funciones, por ejemplo, para el transporte de sustancias hacia el exterior o el interior de las mitocondrias. El rendimiento medio de la oxidación aerobia de la glucosa es aproximadamente del 38%, comparativamente mucho más eficaz que cualquier sistema de conversión de energía diseñado por el hombre, que raramente sobrepasa el 5% a 10% de eficacia. La capacidad para la fosforilación oxidativa también se incrementa gracias al complicado plegamiento de la membrana mitocondrial interna (las crestas que aparecen en la Figura 4-14 y señaladas en la Figura 3-11), que proporcionan una superficie mucho mayor para las proteínas de la cadena de transporte de electrones y la ATP sintetasa.

### Glucólisis anaerobia: producción de ATP sin oxígeno

En condiciones anaerobias, la glucosa y otros azúcares de seis carbonos primero se fragmentan por etapas en un par de moléculas de ácido pirúvico, de tres carbonos, durante la glucólisis, como se ha descrito en la página 64 (véase también la Figura 4-11). Esta serie de reacciones conduce a que se produzcan dos moléculas de ATP y dos moléculas de NADH. Pero en ausencia de oxígeno molecular no puede producirse la oxidación posterior del ácido pirúvico, ya que sin el oxígeno como aceptor final de electrones en la cadena de transporte de electrones, el ciclo de Krebs y la cadena de transporte de electrones no pueden tener lugar y, por tanto, el NADH producido en la glucólisis no puede volver a oxidarse. El problema se salva limpiamente en la mayoría de las células de los animales

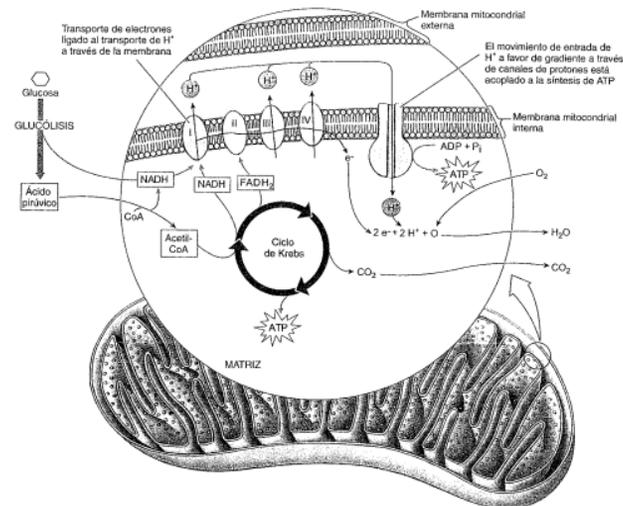


Figura 4-14

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

TABLA 4-1	
Cálculo de las moléculas totales de ATP generadas en la respiración	
ATP generado	Fuente
4	Directamente de la glucólisis
2	Como GTP (→ATP) en el ciclo de Krebs
4	A partir del NADH en la glucólisis
6	A partir del NADH producido en la reacción de transformación del ácido pirúvico a acetil-CoA
4	A partir del FAD reducido en el ciclo de Krebs
18	A partir del NADH producido en el ciclo de Krebs
Total 38	
-2	Utilizados en las reacciones iniciales de enriquecimiento de la glucólisis
Neto 36	

mediante la reducción del ácido pirúvico hasta ácido láctico (Figura 4-16). El ácido pirúvico se convierte en el aceptor final de electrones y el ácido láctico en el producto final de la glucólisis anaerobia. Este paso transforma el NADH en NAD<sup>+</sup>, que se libera y se recicla para captar más H<sup>+</sup> y electrones. En la **fermentación alcohólica** (por ejemplo la de las levaduras), hasta llegar al ácido pirúvico, los pasos son los mismos que en la glucólisis. Entonces se libera uno de los carbonos como dióxido de carbono y el compuesto de dos carbonos que queda se reduce a etanol, regenerándose NAD<sup>+</sup>.

La glucólisis anaerobia sólo rinde 1/18 de lo que lo hace la oxidación completa de la glucosa hasta dióxido de carbono y agua, pero su enorme importancia radica en que puede aportar algo de fosfato de alta energía en situaciones en las que no hay oxígeno o su disponibilidad es muy baja. Muchos microorganismos viven en lugares en los que hay una gran carencia de oxígeno, como sucede en los suelos pantanosos, el lodo de los lagos, el fondo del mar o en los cadáveres en descomposición. El músculo esquelético de los vertebrados puede basar su actividad casi exclusivamente en la

## Figura 4-15

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

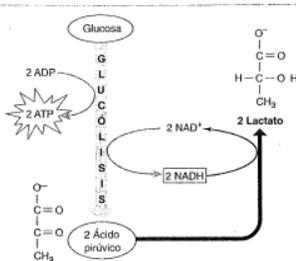
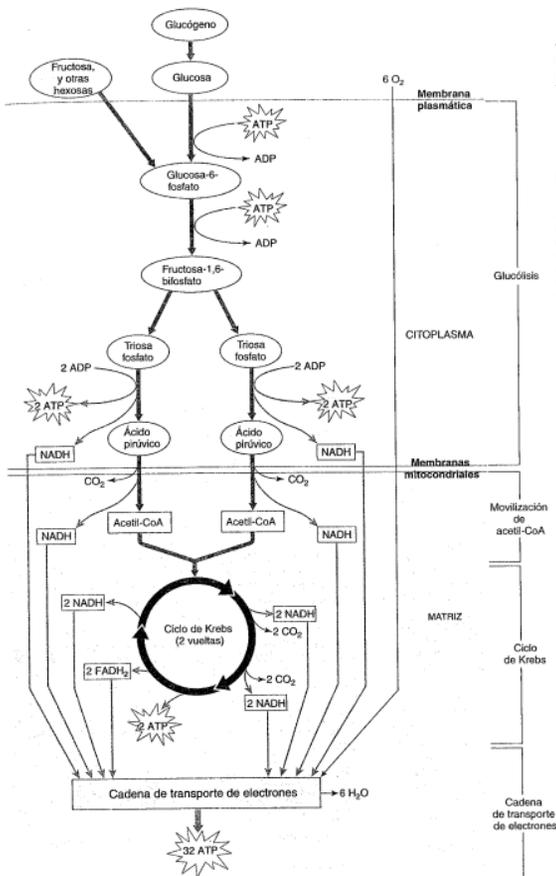


Figura 4-16

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

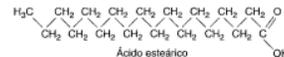
glucólisis anaerobia durante cortos periodos de esfuerzo, cuando la contracción es tan rápida o potente que el suministro de oxígeno a los tejidos resulta insuficiente como para proporcionar toda la energía necesaria para la fosforilación oxidativa. En estos casos, los animales no pueden aguantar mucho, pero complementan la fosforilación oxidativa con la glucólisis anaerobia. Un tipo de fibra muscular (el músculo blanco) tiene pocas mitocondrias y emplea principalmente la glucólisis anaerobia para producir ATP (Capítulo 20, p. 661). En todos los tipos de músculos, las actividades intensas o de gran esfuerzo van seguidas de un período en el que aumenta el consumo de oxígeno a medida que se forma ácido láctico, el producto final de la glucólisis anaerobia, que se difunde desde los músculos hacia el hígado, donde se metaboliza. Dado que el consumo de oxígeno aumenta después de una actividad intensa, se dice que durante la misma el animal adquiere una *deuda de oxígeno*, que se recupera cuando la actividad cesa y se metaboliza el ácido láctico acumulado.

Algunos animales dependen fundamentalmente de la glucólisis anaerobia cuando realizan sus actividades normales. Por ejemplo, los mamíferos y las aves que bucean dependen casi por completo de la glucólisis anaerobia, que les proporciona la energía necesaria para poder mantener inmersiones prolongadas sin respirar (es decir, sin necesitar oxígeno). El salmón nunca podría alcanzar sus lugares de frías si no fuera por la glucólisis anaerobia, que le proporciona casi todo el ATP que utiliza durante los grandes esfuerzos musculares que tiene que realizar, corriente arriba, por rápidos y cascadas. Muchos animales parásitos han prescindido totalmente de la fosforilación oxidativa en ciertas etapas de su ciclo vital. Éstos, en su metabolismo energético, secretan productos finales relativamente reducidos, como el ácido succínico, el ácido acético o el ácido propiónico. Estos compuestos se producen en las reacciones que tienen lugar en las mitocondrias y de ellos derivan varias moléculas más de ATP que en la glucólisis hasta el ácido láctico, aunque estas secuencias son mucho menos eficaces que el sistema clásico de transporte de electrones.

## METABOLISMO DE LOS LÍPIDOS

El primer paso en la degradación de un triglicérido es la hidrólisis hasta glicerol y tres moléculas de ácidos grasos (Figura 4-17). El glicerol se fosforila y entra en la ruta glucolítica (Figura 4-10).

Lo que queda de la molécula del triglicérido son los ácidos grasos. Por ejemplo, uno de los ácidos grasos más abundantes en la naturaleza es el **ácido esteárico**.



La larga cadena hidrocarbonada de un ácido graso se va rompiendo por oxidación en fragmentos de dos átomos de carbono. Éstos se separan desde el extremo de la molécula, en forma de acetil-CoA. Aunque se necesitan dos enlaces fosfato de alta energía para preparar cada fragmento, esta energía procede de la reducción del NAD<sup>+</sup> y del FAD a NADH y FADH<sub>2</sub>, respectivamente, y del grupo acetilo según se produce su degradación en el ciclo de Krebs. La oxidación completa del ácido esteárico, de 18 carbonos, produce 146 moléculas de ATP. En comparación, tres moléculas de glucosa (también 18 carbonos en total) rinden 108 moléculas de ATP. Como hay tres ácidos grasos en cada molécula de triglicérido, se forman un total de 440 moléculas de ATP. Se producen otras 22 moléculas de ATP adicionales en la degradación del glicerol, lo que da un total de 462 moléculas de ATP. No es de extrañar que las grasas se consideren como el combustible rey para los animales. Las grasas son combustibles más concentrados que los hidratos de carbono, ya que las primeras son hidrocarburos casi puros, contienen más hidrógeno por átomo de carbono que los azúcares, y son los electrones energéticos del hidrógeno los que dan lugar a los enlaces de alta energía, cuando se mueven a través de la cadena de transporte de electrones en las mitocondrias.

Los depósitos de grasa se forman principalmente a partir de los excedentes de grasas e hidratos de carbono de la dieta. La acetil-CoA es la fuente de átomos de carbono para construir los ácidos grasos. Como todos los grandes tipos de moléculas orgánicas (hidratos de carbono, grasas y proteínas) pueden degradarse a acetil-CoA, todas ellas pueden convertirse en grasa almacenada. La ruta biosintética de los ácidos grasos recuerda a la inversa de la ruta catabólica ya descrita, pero requiere de un conjunto de enzimas completamente diferente. A partir de la acetil-CoA, la cadena de ácido graso se ensambla utilizando fragmentos de dos carbonos. Dado que los ácidos grasos liberan energía cuando se oxidan, obviamente su síntesis requiere un aporte de energía, que es proporcionada principalmente por electrones de alta

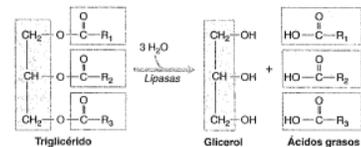


Figura 4-17

Hidrólisis de un triglicérido (grasa neutra) por una lipasa intracelular. Los radicales R de cada ácido graso representan una cadena hidrocarbonada.

energía procedentes de la degradación de la glucosa. Así, el total de ATP derivado de la oxidación de una molécula de triglicérido no es tan grande como hemos calculado antes, ya que se requieren cantidades variables de energía para su síntesis y almacenamiento.

Las grasas almacenadas son la mayor reserva de combustible del cuerpo. La mayor parte de la grasa utilizable se localiza en el tejido adiposo blanco, que está constituido por células especiales rellenas de glóbulos de triglicéridos. El tejido adiposo blanco se reparte por toda la cavidad abdominal, los músculos, alrededor de los vasos sanguíneos y órganos grandes profundos (por ejemplo el corazón y los riñones), y especialmente bajo la piel. Las mujeres tienen aproximadamente un 30% más grasa que los hombres, y a esto se debe el diferente aspecto de hombres y mujeres. Las personas también podemos acumular grandes cantidades de grasa con demasiada facilidad, lo que genera un serio riesgo de caer enfermos.

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

Las investigaciones realizadas también ponen de manifiesto que el metabolismo de los lípidos en las personas obesas parece anormal cuando se compara con el de los individuos delgados. Estas investigaciones han conducido al desarrollo de sustancias que actúan en varios estados del metabolismo de los lípidos, por

ejemplo disminuyendo la digestión y la absorción de los lípidos en el tubo digestivo o incrementando la tasa del metabolismo de los lípidos una vez que han sido absorbidos.

## METABOLISMO DE LAS PROTEÍNAS

Como las proteínas están formadas por aminoácidos, de los que generalmente existen 20 diferentes (p. 26), el tema central a considerar es el metabolismo de los aminoácidos. Esto es sumamente complejo. Por una parte, cada uno de los 20 aminoácidos requiere rutas de biosíntesis y degradación independientes. Por otra, los aminoácidos son precursores de las proteínas tisulares, las enzimas, los ácidos nucleicos y otros compuestos nitrogenados, que forman el auténtico entramado de la célula. El objetivo principal de la oxidación de los hidratos de carbono y de las grasas es proporcionar energía para construir y mantener estas importantes macromoléculas.

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

grasas, casi la mitad de su fosfato de alta energía procede de la oxidación de los aminoácidos.

Antes de formar parte del depósito de combustible, debe extraerse el nitrógeno de la molécula de aminoácido. Esto se puede conseguir por desaminación (el grupo amino se divide para formar amoníaco y un cetósido) o por transaminación (el grupo amino se transfiere a un cetósido para producir un nuevo aminoácido). Así, la degradación de los aminoácidos da lugar a dos productos principales, cadenas carbonadas y amoníaco, que son tratados de diferente manera. Una vez que se han extraído los átomos de nitrógeno, las cadenas carbonadas de los aminoácidos pueden oxidarse de forma completa, generalmente siguiendo la ruta del ácido pirúvico o la del ácido acético. Estos residuos se incorporan entonces a las rutas normales del metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas (Figura 4-10).

El otro producto de la degradación de los aminoácidos es el amoníaco. Éste es un producto de desecho muy tóxico, ya que inhibe la respiración al reaccionar con el ácido  $\alpha$ -cetoglutarico para formar ácido glutámico (un aminoácido), y elimina, de manera muy eficaz, el ácido  $\alpha$ -cetoglutarico del ciclo de Krebs (Figura 4-13). Deहाesoro del amoníaco supone poco problema para los animales acuáticos, ya que es soluble y se difunde hacia el medio externo, generalmente a través de las superficies respiratorias. Los animales terrestres no pueden liberarse tan fácilmente del amoníaco, y deben detoxificarlo convirtiéndolo en un compuesto menos peligroso. Los dos compuestos principales que se forman así son la **urea** y el **ácido úrico**, aunque diferentes grupos de vertebrados e invertebrados excretan una gran variedad de otras formas no tóxicas de amoníaco. Entre los vertebrados, los anfibios y, sobre todo, los mamíferos, producen urea. Los reptiles y las aves, igual que muchos invertebrados terrestres, producen ácido úrico (la excreción de ácido úrico por parte de los insectos y las arañas se describe en las páginas 451 y 597, respectivamente).

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

## GESTIÓN DEL METABOLISMO

El complejo patrón de las reacciones enzimáticas que constituyen el metabolismo no puede explicarse totalmente de acuerdo con las leyes físicoquímicas o por acontecimientos casuales. Aunque algunas enzimas actúan "automáticamente", la actividad de otras está

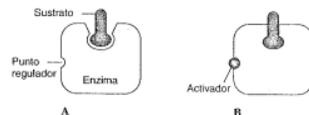


Figura 4-19

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

estrechamente controlada. En el primer caso, suponiendo que la función de una enzima es convertir A en B, si B se gasta por conversión en otro compuesto, la enzima tenderá a restablecer la proporción original de B a partir de A. Como muchas enzimas actúan de manera reversible, la reacción puede ser de síntesis o de degradación. Por ejemplo, un exceso de un metabolito intermediario del ciclo de Krebs podría producir una síntesis de glucógeno; una escasez de tal metabolito conduciría a la degradación del glucógeno. Sin embargo, esta compensación automática (equilibrio) no es suficiente para explicar la regulación del metabolismo.

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

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

Además de estar sujetas a estos cambios en su forma física, muchas enzimas pueden existir en estado activo o inactivo, y éstos pueden ser químicamente diferentes. Por ejemplo, una manera común de activar o desactivar una enzima es mediante la adición de un grupo fosfato a la molécula, lo que provoca un cambio de conformación en la molécula que hace que el lugar activo de la enzima quede expuesto o bloqueado. Las enzimas que degradan el glucógeno (fosforilasas) y que lo sintetizan (sintetasas), tienen una forma activa y otra inactiva. Las condiciones que llevan a la activación de la fosforilasa inhiben a la sintetasa y viceversa.

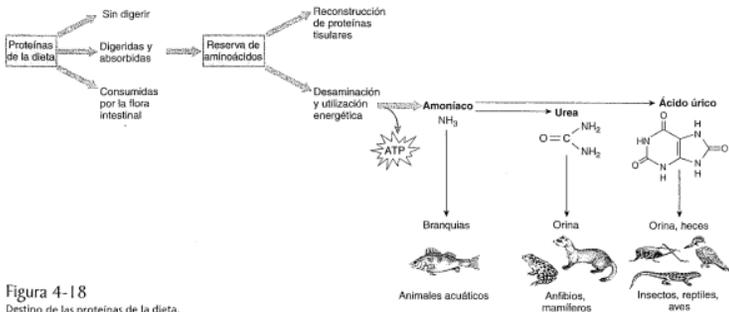


Figura 4-18

Destino de las proteínas de la dieta.

## RESUMEN

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

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

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

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

## CUESTIONARIO

1. Enuncie la primera y la segunda leyes de la termodinámica. Los seres vivos parecen violar la segunda ley de la termodinámica, ya que mantienen un alto grado de organización a pesar de la tendencia universal hacia el incremento de la desorganización. ¿Cómo se explica esta paradoja?
2. Explique lo que se entiende por "energía libre" de un sistema. Una reacción que se produce espontáneamente, ¿genera un cambio positivo o negativo de energía libre?
3. Muchas reacciones bioquímicas se producen lentamente, a menos que se disminuya el umbral energético de reacción. ¿Cómo se lleva esto a cabo en los seres vivos?
4. ¿Qué sucede en la formación de un complejo enzima-sustrato que favorece la rotura de los enlaces del sustrato?
5. ¿Qué se conoce como "enlace de alta energía"? ¿Por qué es bueno que los seres vivos produzcan moléculas con este tipo de enlaces?
6. Aunque el ATP es capaz de proporcionar energía a una

formada por una serie de moléculas transportadoras que se localizan en la membrana interna de las mitocondrias. Se produce un gradiente de hidrógeno a medida que los electrones pasan de un transportador a otro, hasta ser finalmente captados por el oxígeno y, a medida que los iones de hidrógeno van pasando a favor del gradiente electroquímico, se produce ATP gracias a las moléculas de ATP sintetasa localizadas en la membrana interna de las mitocondrias. A partir de una molécula de glucosa se puede generar un total de 36 moléculas de ATP.

En ausencia de oxígeno (glucólisis anaerobia), la glucosa se divide en dos moléculas de ácido láctico (de tres carbonos), produciendo dos moléculas de ATP. Aunque la glucólisis anaerobia es mucho menos eficaz que el metabolismo aerobio, proporciona al animal la energía necesaria para las contracciones musculares, cuando las necesidades energéticas superan el sistema dependiente de oxígeno; además, es la única fuente de energía para los microorganismos que viven en ambientes desprovistos de oxígeno libre. Los triglicéridos (grasas neuraz), son depósitos de energía metabólica especialmente ricos, debido a que los ácidos grasos de que están compuestos están fuertemente reducidos y son muy anhidros. Los ácidos grasos se degradan mediante la separación secuencial de unidades de dos carbonos, que entran en el ciclo de Krebs en forma de acetil-CoA.

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

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

- reacción endergónica, ¿por qué no puede considerarse como un combustible?
7. ¿Qué es una reacción de oxidación-reducción y por qué se consideran tan importantes en el metabolismo celular?
  8. Cite un ejemplo de aceptor final de electrones en los organismos aerobios y otro en los anaerobios. ¿Por qué es más eficaz el metabolismo aerobio que el anaerobio?
  9. ¿Por qué es necesario que la glucosa sea "mejorada" con un enlace fosfato de alta energía antes de ser degradada en la ruta glucolítica?
  10. ¿Qué les ocurre a los electrones extraídos durante la oxidación de las triosas fosfato en la glucólisis?
  11. ¿Por qué se considera a la acetil-CoA como un "intermediario fundamental" en la respiración?
  12. ¿Por qué los átomos de oxígeno son importantes en la fosforilación oxidativa? ¿Qué consecuencias tendría su falta

durante un periodo breve de tiempo en los tejidos que habitualmente emplean la fosforilación oxidativa para obtener energía?

13. Explique cómo pueden los animales producir ATP *in situ* oxígeno. Ya que la glucólisis anaerobia es mucho menos eficaz que la fosforilación oxidativa, ¿por qué no se ha descartado la glucólisis anaerobia durante la evolución animal?
14. ¿Por qué se denomina a la grasa de los animales "el combustible rey"? ¿Cuál es el significado de la acetil-CoA en el metabolismo de los lípidos?

## BIBLIOGRAFÍA

Alberts, B., D. Bray, K. Hopkin, A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, and P. Walter. 2002. *Essential cell biology*, ed. 2. New York, Garland Science Publishing. *Proporciona una descripción bien escrita y más detallada del metabolismo celular.*

Berg, J., J. Tymoczko, and L. Stryer. 2002. *Biochemistry*, ed. 5. San Francisco, W. H. Freeman & Company. *Uno de los mejores tratados de bioquímica para estudiantes.*

15. La degradación de los aminoácidos da lugar a dos productos, amoníaco y cadenas carbonadas. ¿Qué les ocurre a estos productos?
16. Explique la relación entre la cantidad de agua en el ambiente en que vive un animal y el tipo de desecho nitrogenado que produce.
17. Explique tres maneras por las que pueden regularse las enzimas en las células.

Lodish, H., A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaira, D. Baltimore, and J. Darnell. 2000. *Molecular cell biology*, ed. 4. San Francisco, W. H. Freeman & Company. *El Capítulo 16 trata la energía del metabolismo de una forma extensa y está bien ilustrado.*

Wolfe, S. L. 1995. *Introduction to cell and molecular biology*. Belmont, CA. Thomson Brooks/Cole Publishers. *Trata los mismos temas que el gran tratado de este autor, aunque de forma menos detallada.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanipz14e](http://www.mhhe.com/hickmanipz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

# Continuidad y evolución de la vida

## 2

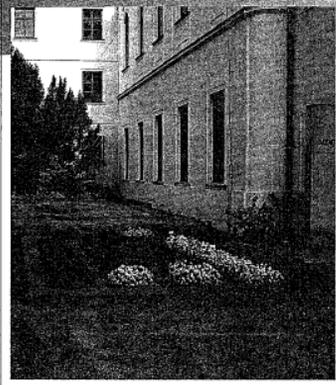


Hembras de *Cardinalis cardinalis* (izquierda) y de *Cardinalis sinuatus* (derecha).

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

## 5

# Principios de la genética



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

### Un código para todo lo vivo

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

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

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

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

La herencia establece la continuidad de las formas de vida. Aunque en una generación concreta los descendientes y los progenitores puedan parecer diferentes, existe, sin embargo, una continuidad genética que se transmite de generación en generación en cualquier especie de planta o animal. Un descendiente hereda de sus progenitores un conjunto de informaciones codificadas (**genes**), que un nuevo fecundado utiliza, bajo la influencia de factores ambientales, para dirigir su desarrollo hasta alcanzar el estado de adulto con sus características físicas únicas. Cada generación lega a la siguiente las instrucciones necesarias para mantener la continuidad de la vida.

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

## LAS INVESTIGACIONES DE MENDEL

El primero en formular los principios de la herencia fue Gregor Johann Mendel (1822-1884) (Figura 5-1 y p. 18), un monje agustino que vivió en Brtinn (Bmo), Moravia. En 1847, Mendel viajó a Austria, pero ahora se encuentra en el este de la República Checa. Mientras llevaba a cabo experimentos de cultivo en un pequeño jardín del monasterio entre 1856 y 1864, Mendel examinó minuciosamente la prole de muchos miles de plantas. Enunció de forma simple y elegante las leyes que rigen la transmisión de los caracteres de los progenitores a sus descendientes. Sus descubrimientos, publicados en 1866, fueron de gran importancia, al aparecer inmediatamente después de la publicación de *El origen de las especies por medio de la selección natural* de Darwin. Sin embargo, los descubrimientos de Mendel permanecieron despreciados y olvidados hasta 1900, unos 35 años después de haber sido realizados y 16 años después de la muerte de Mendel.

Las observaciones clásicas de Mendel se basaron en los guisantes de jardín, ya que eran de raza pura y se diferenciaban uno de otros por diversas características evidentes. Por ejemplo, algunas variedades eran manifiestamente enanas, mientras que otras eran altas; algunas razas producían semillas lisas, mientras que otras las producían rugosas (Figura 5-1). Mendel escogió características sencillas y fuertemente contrastadas, evitando cuidadosamente aquellas que fueran meramente cuantitativas o que presentaran una variación continua. Una segunda razón para elegir a los guisantes fue que se autofecundaban, pero también se podían realizar experimentalmente fecundaciones cruzadas.

Se avanzó un paso de gigante en la genética cromosómica cuando el genetista americano Thomas Hunt Morgan y sus colegas seleccionaron para sus estudios a la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* (1910-2019). Las moscas se podían criar, con un bajo coste y fácilmente, en frascos de laboratorio y se podían alimentar con un

medio simple a base de plátanos y levadura. Lo más importante es que se producía una nueva generación cada 10 días, lo que permitió a Morgan trabajar 25 veces más rápido que con organismos que necesitan un año para madurar, como los guisantes de jardín. El trabajo de Morgan condujo a la realización de mapas de los genes en los cromosomas y fundó la disciplina de la Citogenética.

Mendel cruzó plantas con características contrastadas, haciendo cruces para cada una de las siete características que se muestran en la Figura 5-1. Lo hizo extripando los estambres (parte masculina, que contiene el polen) de una flor para evitar la autofecundación y colocándolo en el estigma (parte femenina de la flor) de esta flor polen de otra planta con el carácter opuesto. La polinización por otros medios, como el viento o los insectos, era rara, por lo que no afectó a sus resultados. Los descendientes de estos cruces se conocen como híbridos, ya que contienen la información genética de las dos razas a que pertenecen los progenitores. Mendel recogió las semillas producidas por las flores que habían tenido una fecundación cruzada, plantó las semillas híbridas y estudió las características de las plantas obtenidas. Entonces, estas plantas híbridas se reprodujeron por autofecundación.

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

## BASE CROMOSÓMICA DE LA HERENCIA

En los organismos con reproducción sexual hay **células sexuales** especiales o **gametos** (óvulos y espermatozoides) que transmiten la información genética desde los progenitores a los descendientes. La explicación científica de los principios genéticos requirió del estudio de las células germinales y su comportamiento, así como el de la correlación entre la transmisión y los resultados visibles de la herencia. Pronto se sospechó que el núcleo de las células sexuales, y especialmente sus cromosomas, encerraban el secreto del mecanismo de la herencia. Los cromosomas aparentemente son las únicas entidades que se transmiten en cantidades iguales desde ambos progenitores a los descendientes.

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

## Meiosis: división reductora de los gametos

Aunque las especies animales se diferencian por poseer en sus células somáticas un número característico de cromosomas, y éstos tienen un tamaño y una forma que también son característicos, una propiedad común a todos ellos es que se presentan por pares. Los dos miembros de una pareja de cromosomas contienen genes similares en los que están codificados los mismos conjuntos de características y generalmente, aunque no siempre, tienen el mismo tamaño y forma. Los miembros de cada una de estas parejas se denominan cromosomas

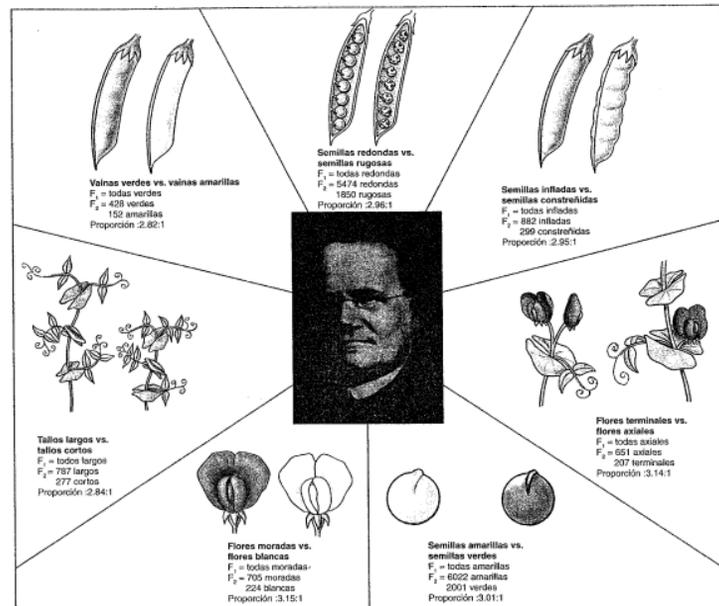


Figura 5-1

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

**homólogos**; y cada miembro de la pareja es un **homólogo**. Un homólogo proviene de la madre y el otro del padre. La meiosis consiste en dos divisiones nucleares especiales en las que el material genético se replica una vez y a continuación se producen dos divisiones celulares consecutivas (Figura 5-2). El resultado es un grupo de cuatro células hijas, cada una de las cuales sólo tiene un miembro de cada pareja de cromosomas homólogos. Los cromosomas presentes en cada célula hija tras la meiosis se denominan, en conjunto, dotación cromosómica sencilla. El número de cromosomas de una dotación sencilla, que varía según las especies, se denomina **número haploide** ( $n$ ) de cromosomas. Cuando un par de gametos se unen en el momento de la fecundación, cada uno de ellos aporta su dotación cromosómica a la célula recién formada, llamada **zigoto**, que, por tanto, tendrá dos dotaciones cromosómicas completas. El número de cromosomas de estas dos dotaciones cromosómicas completas se denomina número **diploide** ( $2n$ ). En el ser humano los cigotos y las

células somáticas normalmente tienen un número diploide ( $2n$ ) de 46 cromosomas; los gametos tienen el número haploide ( $n$ ), o 23, y la meiosis reduce el número de cromosomas de diploide a haploide.

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

Los alelos son formas alternativas del mismo gen que han surgido por mutación de una secuencia de DNA. Igual que en un equipo de béisbol que tiene varios lanzadores, en un momento dado, sólo

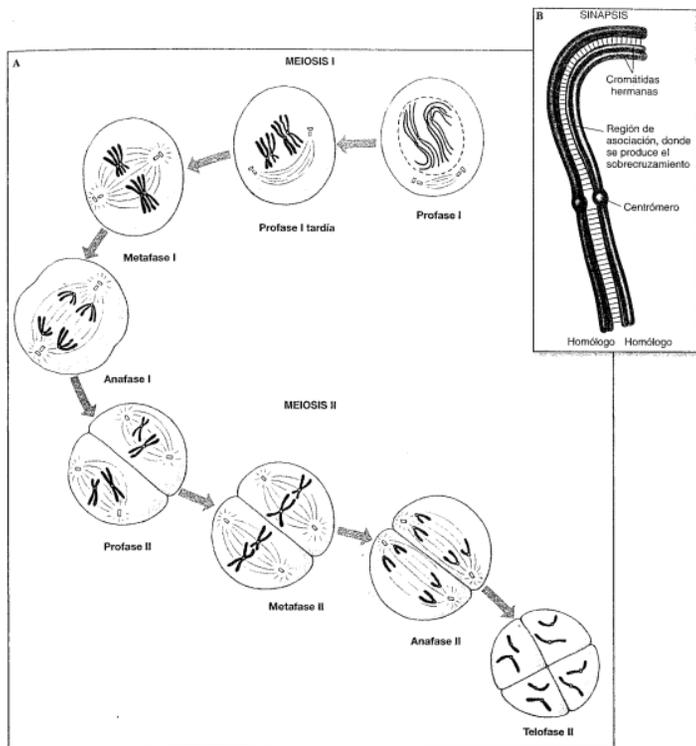


Figura 5-2

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

uno de ellos puede ocupar el puesto de lanzador en el campo, sólo un alelo puede ocupar un *locus* cromosómico (posición). Los alelos alternativos para el *locus* pueden estar en cromosomas homólogos de un mismo individuo, haciendo que dicho individuo sea heterocigótico para el gen en cuestión. Se pueden encontrar numerosas formas alélicas de un gen en diferentes individuos de una población, lo que se conoce como "alelos múltiples" (p. 85).

Durante el crecimiento de un individuo, todas las células que se están dividiendo mitóticamente contienen un juego doble de cromosomas (la mitosis se describe en la p. 52). En los órganos reproductores, los gametos (células germinales) se forman después de la meiosis, que separa los cromosomas de cada par de homólogos. Si no fuera por esta división reductora, la unión del óvulo y el espermatozoide produciría un individuo con el doble de cromosomas que los progenitores. En unas pocas generaciones la continuación de este proceso podría generar un número astronómico de cromosomas en cada célula.

La mayoría de las propiedades únicas de la meiosis tienen lugar durante la profase de la primera división meiótica (Figura 5-2). Antes de la meiosis, cada cromosoma se replica para formar dos cromátidas unidas por un punto, el centrómero. Los dos miembros de cada par de cromosomas homólogos se ponen en contacto lateralmente (*sinapsis*) para formar un *bivalente*, lo que permite que se produzca la recombinación genética entre los cromosomas homólogos pareados (p. 89). Cada cromosoma del bivalente está formado por dos pares de cromátidas (cada par es una *diada*, con las dos cromátidas hermanas unidas por el centrómero), o *cuatro* futuros cromosomas, y por tanto se denomina *tétrada*. La posición o localización de cualquier gen sobre un cromosoma se denomina el *locus* del gen (pl., *loci*) y en la sinapsis todos los *loci* de los genes de una cromátida normalmente se sitúan exactamente enfrentados a los *loci* correspondientes de la cromátida hermana y entre las cromátidas de los cromosomas homólogos. Hacia el final de la profase, los cromosomas se acortan y engrosan, y entonces empieza la primera división meiótica.

Al contrario que en la mitosis, los centrómeros que mantienen juntas a las cromátidas *no se dividen* en la anafase. Como resultado, cada una de las diadas es empujada hacia uno de los polos opuestos por los microtúbulos del huso acromático. En la telofase de la primera división meiótica en cada polo de la célula hay una diada de cada una de las tétradas que se formaron en la profase. Por tanto, al final de la primera división meiótica, las células hijas contienen un cromosoma de cada par de homólogos de las células progenitoras, por lo que el número total de cromosomas se ha reducido hasta ser haploide. Sin embargo, debido a que cada cromosoma está formado por dos cromátidas unidas por el centrómero, cada célula contiene el doble de DNA que cada uno de los gametos.

La segunda división meiótica recuerda más a los procesos que tienen lugar en la mitosis. Las diadas se separan al principio de la anafase por la división de sus centrómeros, y los cromosomas, de una sola cromátida, se desplazan hacia cada polo. Así, al final de la segunda división meiótica las células tienen un número haploide de cromosomas y cada cromátida de una tétrada original se encuentra en un núcleo diferente. Se forman cuatro productos, cada uno de los cuales presenta un juego haploide completo de cromosomas y sólo una copia de cada gen. Solamente uno de los cuatro productos de la gametogénesis femenina será un gameto funcional (p. 146).

## Determinación del sexo

Antes de que se pusiera de manifiesto la importancia de los cromosomas en la herencia, a principios del siglo XX, se desconocía por

completo el control genético del sexo. La primera pista científica sobre la determinación cromosómica del sexo se produjo en 1902, cuando C. McClung observó cómo las chinches (Hemiptera) producían dos tipos de espermatozoides aproximadamente en igual número. Un tipo contenía, entre su juego normal de cromosomas, un cromosoma denominado accesorio que faltaba en el otro tipo de espermatozoides. Como todos los óvulos de estas especies tenían el mismo número haploide de cromosomas, la mitad de los espermatozoides tendría el mismo número de cromosomas que los óvulos, y la otra mitad tendría un cromosoma menos. Cuando un óvulo era fecundado por un espermatozoide que llevaba el cromosoma accesorio (sexual), la descendencia resultante era una hembra, cuando era fecundado por un espermatozoide sin cromosoma accesorio, la descendencia era un macho. Como consecuencia se realizó una distinción entre cromosomas sexuales, que determinaban el sexo (y los caracteres ligados al sexo), y los *autosomas*, el resto de cromosomas, que no influían en el sexo. Este particular tipo de determinación del sexo a veces se denomina como tipo XX-XO, lo que indica que las hembras tienen dos cromosomas X y los machos sólo tienen un cromosoma X (el O denota ausencia de cromosoma). El método XX-XO de determinación del sexo se representa en la Figura 5-3.

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

Un tercer tipo de determinación del sexo se encuentra en las aves, las polillas, las mariposas y algunos peces, en los que el macho tiene 2 cromosomas X (que a veces se denominan ZZ) y la hembra un X y un Y (o ZW). Finalmente, existen algunos invertebrados (p. 380) y vertebrados (p. 571) en los que el sexo viene determinado por las condiciones ambientales o del comportamiento más que por

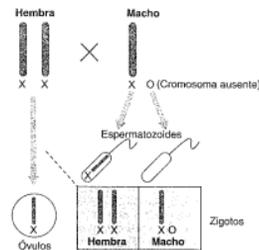
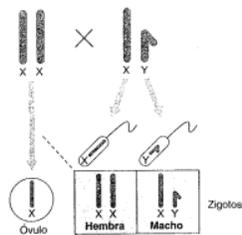


Figura 5-3

Determinación del sexo, tipo XX-XO. Sólo se representan los cromosomas sexuales.



**Figura 5-4**  
Determinación del sexo, tipo XX-XY. Sólo se representan los cromosomas sexuales.

los cromosomas sexuales, o por loci genéticos cuya variación no se asocia con una diferencia visible en la estructura cromosómica.

En el caso de los cromosomas X e Y, los cromosomas homólogos son distintos en forma y tamaño; por tanto, no llevan los mismos genes. Los genes del cromosoma X con frecuencia no tienen sus correspondientes alelos en el diminuto cromosoma Y. Este hecho es muy importante en la herencia ligada al sexo (p. 87).

## LEYES MENDELIANAS DE LA HERENCIA

### Primera ley de Mendel

La ley de la segregación de Mendel establece que en la formación de los gametos, las *factores puros* que especifican fenotipos alternativos (*caracteres visibles*) se segregan de forma que cada gameto sólo recibe uno de los miembros de la pareja. En uno de sus experimentos originales, Mendel polinizó plantas altas de raza pura con el polen de plantas enanas de raza pura. Por tanto, los caracteres visibles, o **fenotipos**, de los progenitores eran alto y enano. Encontró que toda la progenie de la primera generación ( $F_1$ ) era tan alta como los progenitores altos del cruce. El cruce recíproco —plantas enanas polinizadas con plantas altas— produjo el mismo resultado. El fenotipo alto apareció en toda la progenie con independencia de la forma de realizar el cruce. Obviamente, este tipo de herencia no era una mezcla de dos caracteres, ya que ninguna planta de la progenie fue de tamaño intermedio.

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

Mendel repitió entonces este experimento con los otros seis caracteres contrastados que había escogido y, en cada caso,

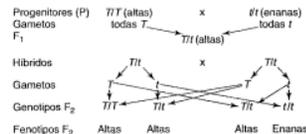
obtuvo proporciones muy próximas a 3:1 (Figura 5-1). En este punto debió quedar claro para Mendel que estaba tratando con determinantes hereditarios para los caracteres opuestos que no se mezclaban al juntarse. Incluso aunque el carácter enano desapareció en la generación  $F_1$ , reapareció íntegramente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

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

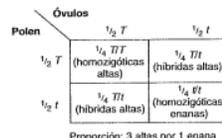
Al representar sus cruces, Mendel utilizó letras como símbolos: una letra mayúscula representa un carácter dominante y la misma letra minúscula el correspondiente carácter recesivo. Los genetistas modernos todavía siguen esta costumbre. Así, los factores para plantas altas puras se podrían representar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

En el cruce de plantas altas con plantas enanas había dos fenotipos: altas y enanas. De acuerdo con las fórmulas genéticas hay tres tipos hereditarios:  $TT$ ,  $Tt$ , y  $tt$ . Estos son los llamados **genotipos**. Un genotipo es una combinación alélica ( $TT$ ,  $Tt$ , ó  $tt$ ), y el fenotipo es el correspondiente aspecto del organismo (alta o enana).

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



Todas las combinaciones posibles de gametos  $F_1$  en los cigotos de la  $F_2$  produciendo una proporción fenotípica 3:1 y una proporción genotípica 1:2:1. En este tipo de cruces es conveniente utilizar el método tabular diseñado por Punnett (cuadro de Punnett) para representar las distintas combinaciones que resultan de un cruce. El siguiente esquema se podría aplicar en los cruces de la generación  $F_2$ :



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



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

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

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

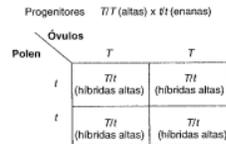
La gran contribución de Mendel fue su visión cuantitativa de la herencia. Esto marca realmente el nacimiento de la Genética, ya que antes de Mendel se asumía que los caracteres se mezclaban como dos colores de pintura, un concepto que desafortunadamente persiste todavía en la mente de muchos y que constituyó un problema para la teoría de la selección natural de Darwin cuando éste la propuso (p. 17). Si los caracteres se mezclaban, la variabilidad se habría perdido en la hibridación. Con la herencia independiente, los diferentes alelos se mantienen intactos a través del proceso de la herencia y se pueden combinar como las piezas de un juego de construcción.

Al no resultar hallazgos conflictivos, que probablemente debieron haber surgido como lo hacen en cualquier investigación original, Mendel ha sido acusado de "añañar" sus resultados. El hecho es, sin embargo, que él evitó cuidadosamente el material ambiguo y se concentró en el mensaje central. Los resultados obtenidos por Mendel han resistido las repeticiones de sus experimentos realizadas por otros investigadores, lo que confirma su integridad científica.

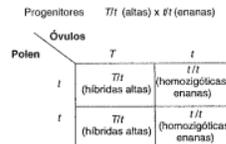
### Cruces prueba

Cuando uno de los alelos es dominante, los individuos heterocigóticos poseen el alelo que hace que su fenotipo sea idéntico al de los individuos homocigóticos para el alelo dominante. Por lo tanto, no se puede determinar el genotipo de estos individuos sólo con observar su fenotipo. Por ejemplo, en el experimento de Mendel para los caracteres altas y enanas, es imposible determinar la constitución genética de las plantas altas de la generación  $F_1$  mediante una mera inspección de las plantas. Las tres cuartas partes de esta generación son plantas altas, pero ¿cuáles son heterocigóticas?

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



Toda la descendencia es  $Tt$  (híbridos altos). Si las plantas altas son heterocigóticas, la mitad de la descendencia es alta y la otra mitad enana, así:



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

### Herencia intermedia

En algunos casos ningún alelo es completamente dominante sobre el otro y el fenotipo del heterocigoto muestra características intermedias

entre las de los progenitores, o bastante diferentes. Esto se denomina **herencia intermedia**, o **dominancia incompleta**. En las flores del dondiego de noche (*Antirrhinum*), dos variantes alélicas dan lugar a flores rojas frente a rosas o blancas; las plantas homocigóticas tienen flores rojas o blancas, mientras que las heterocigóticas poseen flores rosas. En cierta raza de gallinas, un cruce entre individuos con plumas negras y otros con plumas blancas moteadas produce una descendencia que presenta un color que no es gris, sino un color distintivo llamado azul andaluz (Figura 5-5). En cada caso, si se cruzan las  $F_1$ , las  $F_2$  tienen una proporción de 1:2:1 por colores, o 1 rojo : 2 rosa : 1 blanco para el dondiego de noche y 1 negro : 2 azul : 1 blanco para las gallinas andaluzas. Esto se puede esquematizar, en el caso de las gallinas, como sigue:

Progenitores	$B/B$ (plumas negras)	x	$B'/B'$ (plumas blancas)
Gametos	todas $B$		todas $B'$
$F_1$	$B/B'$ (todas azules)		
Cruce de híbridos	$B/B'$	x	$B/B'$
Gametos	$B, B'$		$B, B'$
Genotipos de la $F_2$	$B/B$	$B/B'$	$B'/B'$
Fenotipos de la $F_2$	Negras	Azules	Blancas

Cuando ninguno de los alelos es recesivo, es costumbre representarlos con letras mayúsculas y distinguírlas mediante la adición de un signo "prima" ( $B'$ ) o por letras en superíndice, por ejemplo,  $B^p$  (para plumas negras) y  $B^m$  (para plumas blancas).

En este tipo de cruzamiento, el *fenotipo* heterocigótico es sin duda una mezcla de los caracteres de ambos progenitores. Es fácil ver cómo observaciones de este tipo podrían reforzar el concepto de "mezcla" en la herencia. Sin embargo, en el cruce de gallinas negras y blancas, o en el de las flores blancas y rojas, sólo el híbrido es una mezcla fenotípica; sus factores hereditarios no se mezclan y los descendientes homocigóticos presentan fenotipos idénticos a los fenotipos parentales.

## Segunda ley de Mendel

La segunda ley de Mendel está relacionada con el estudio de dos pares de factores hereditarios al mismo tiempo. Por ejemplo: ¿la herencia de los factores para las semillas amarillas o verdes tiene alguna influencia con la herencia de los factores para las plantas altas o enanas cuando las razas que se cruzan difieren tanto en el color de las semillas como en la altura de la planta? Mendel llevó a cabo experimentos cruzando razas de guisantes que se diferencian unas de otras en dos o más caracteres fenotípicos debido a la variación de genes diferentes localizados en cromosomas distintos. Según la **ley de la segregación independiente**, de Mendel, los genes localizados en diferentes pares de cromosomas homólogos se segregan independientemente durante la meiosis.

Mendel ya había establecido que las plantas altas eran dominantes sobre las enanas. También notó que los cruces entre plantas con semillas amarillas y plantas con semillas verdes producían otras con semillas amarillas en la generación  $F_1$ ; por tanto, el amarillo era

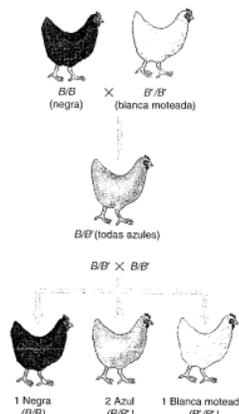


Figura 5-5

Cruce entre gallinas con plumas negras y gallinas con plumas blancas moteadas. Las gallinas negras y las blancas son homocigóticas; las de color azul andaluz son heterocigóticas.

dominante sobre el verde. El siguiente paso fue realizar un cruce entre plantas que se diferenciaban en estos dos caracteres. Cuando una planta alta con semillas amarillas ( $T/T Y/Y$ ) se cruzó con una planta enana con semillas verdes ( $t/t y/y$ ), las plantas de la  $F_1$  fueron altas y amarillas, tal y como se esperaba ( $T/t Y/y$ ).

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

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

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

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

Progenitores				
Generación $F_1$				
Generación $F_2$	$TY$	$Ty$	$tY$	$ty$
	$T/T Y/Y$	$T/T Y/y$	$T/t Y/Y$	$T/t Y/y$
	$T/t Y/Y$	$T/t Y/y$	$t/t Y/Y$	$t/t Y/y$
	$T/T y/y$	$T/t y/y$	$t/t y/y$	$t/t y/y$
Proporción:	9 altas amarillas : 3 altas verdes : 3 enanas amarillas : 1 enana verde			

Figura 5-6

Método del cuadro de Punnett para determinar las proporciones de los genotipos y los fenotipos esperados en un cruce dihíbrido para genes de segregación independiente.

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

Los genotipos y fenotipos de la  $F_2$  son los siguientes:

1 $T/T$ $Y/Y$	9 $T^-$ $Y^-$	9 Altas amarillas
2 $T/t$ $Y/Y$		
3 $T/T$ $y/y$		
4 $T/t$ $Y/y$		
1 $T/T$ $y/y$	3 $T^-$ $y/y$	3 Altas verdes
2 $T/t$ $y/y$		
1 $t/t$ $Y/Y$	3 $t/t$ $Y^-$	3 Enanas amarillas
2 $t/t$ $Y/y$		
1 $t/t$ $y/y$	1 $t/t$ $y/y$	1 Enana verde

Los resultados de este experimento muestran que la segregación de los alelos para la altura de la planta es totalmente independiente de la de los alelos para el color de las semillas. Por tanto, otra forma de enunciar la ley de Mendel de la segregación independiente es decir que: *las variantes alélicas de dos genes diferentes que estén localizadas en cromosomas distintos (= no homólogos) se segregan independientemente*. La razón es que durante la meiosis la transmisión a un gameto de uno de los homólogos de un par cualquiera es independiente de la de los miembros de las demás parejas. Por supuesto, si los genes estuvieran en el mismo cromosoma se segregarían juntos (estarían ligados), a no ser que se produjera sobrecruzamiento. Los genes localizados en zonas muy alejadas sobre el mismo cromosoma pueden segregarse independientemente debido a los sobrecruzamientos que se producen en casi todas las meiosis. Los genes ligados y el sobrecruzamiento se tratan en la p. 88.

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

Podemos definir la probabilidad, es decir la frecuencia esperada de un suceso, de la forma siguiente:

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

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

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

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

Podemos utilizar la regla del producto para predecir las proporciones hereditarias en cruces monohíbridos o dihíbridos (o mayores) si los genes se distribuyen independientemente en los gametos (como ocurría en todos los experimentos de Mendel) (Tabla 5-1).

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

## Alelos múltiples

En la página 78 hemos definido a los alelos como formas alternativas de un gen. Aunque un individuo no puede tener más de dos alelos para un locus dado (uno en cada cromosoma del par de homólogos, p. 78), pueden existir muchos más alelos distintos en la población. Un ejemplo es el conjunto de alelos múltiples que afectan al color del pelaje de los conejos. Los diferentes alelos son  $C$  (color normal),  $c^h$  (color chinchilla),  $c^l$  (color Himalaya) y  $c$  (albino). Los cuatro alelos forman una serie de dominancia, con  $C$  dominando sobre cualquier otro. El alelo dominante siempre se escribe a la izquierda y el recesivo a la derecha:

$C/c^h$ = Color normal
$c^h/c^l$ = Color chinchilla
$c^h/c$ = Color Himalaya
$c^l/c$ = Albino

Los alelos múltiples surgen a través de mutaciones en el mismo locus del gen en diferentes momentos. Cualquier gen puede mutar (p. 100), si ha dispuesto de suficiente tiempo, y dar lugar así a muchos alelos diferentes en el mismo locus.

## Interacción génica

Los tipos de cruces previamente descritos son simples en el sentido de que los caracteres implicados se deben a la acción de un único gen con un efecto fenotípico. Sin embargo, muchos genes tienen más de un efecto sobre los fenotipos del organismo, fenómeno denominado **pleiotropía**. Por ejemplo, un gen cuya variación influye sobre el color de los ojos, al mismo tiempo también puede influir sobre el desarrollo de otros caracteres. Un alelo en un locus puede enmascarar o impedir la expresión de un alelo en otro locus que actúe sobre el mismo carácter, fenómeno que se

TABLA 5-1

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

Genotipos parentales	$Tt$ $Yy$	$\times$	$Tt$ $Yy$
Cruces equivalentes de monohíbridos	$Tt \times Tt$		$Yy \times Yy$
Proporciones genotípicas de las $F_1$ de los cruces monohíbridos	$1/4$ $TT$		$1/4$ $YY$
	$2/4$ $Tt$		$2/4$ $Yy$
	$1/4$ $tt$		$1/4$ $yy$
Combinación de las proporciones de los monohíbridos para determinar las proporciones genotípicas del dihíbrido	$1/4$ $TT$	$\times$	$1/4$ $YY = 1/16$ $TT$ $YY$
			$2/4$ $Yy = 2/16$ $Tt$ $Yy$
			$1/4$ $yy = 1/16$ $Tt$ $yy$
			$1/4$ $YY = 2/16$ $Tt$ $YY$
			$1/4$ $Yy = 4/16$ $Tt$ $Yy$
			$1/4$ $yy = 2/16$ $Tt$ $yy$
	$2/4$ $Tt$	$\times$	$1/4$ $YY = 1/16$ $tt$ $YY$
			$2/4$ $Yy = 2/16$ $tt$ $Yy$
			$1/4$ $yy = 1/16$ $tt$ $yy$
Proporciones fenotípicas de las $F_2$ de los cruces monohíbridos	$3/4$ $T^-$	$\times$	$3/4$ $Y^-$ —(alta), $1/4$ $tt$ (enana)
	$1/4$ $tt$		$3/4$ $Y^-$ —(amarilla), $1/4$ $yy$ (verde)
Combinación de las proporciones de los monohíbridos para determinar las proporciones fenotípicas	$3/4$ $T^-$	$\times$	$3/4$ $Y^- = 9/16$ $T^-Y^-$ —(alta, amarilla)
			$1/4$ $yy = 3/16$ $T^-y$ —(alta, verde)
	$1/4$ $tt$	$\times$	$3/4$ $Y^- = 3/16$ $tt$ $Y^-$ —(enana, amarilla)
			$1/4$ $yy = 1/16$ $tt$ $yy$ (enana, verde)

Por tanto, las proporciones fenotípicas son = 9 altas amarillas; 3 altas verdes; 3 enanas amarillas; 1 enana verde

denomina **epistasia**. Otro caso de interacción génica se da cuando varios conjuntos de alelos pueden producir un efecto acumulativo sobre el mismo carácter.

Se conocen muchos casos en los que la variación del carácter se debe a dos o más genes. Mendel probablemente no llegó a comprender el significado real del genotipo, en contraste con el carácter visible, el fenotipo. Ahora sabemos que muchos genes distintos pueden afectar a un único fenotipo (**herencia poligénica**).

Varios caracteres del hombre son poligénicos. En tales casos, los caracteres, en vez de tener fenotipos alternativos discretos, muestran una variación continua entre dos extremos. Cada uno de estos genes tiene un alelo que añade (+) y otro que resta (−) una cierta dosis del valor del fenotipo. Esta herencia dependiente de la dosis algunas veces recibe el nombre de **herencia cuantitativa**. En este tipo de herencia, los hijos a menudo son fenotípicamente más o menos intermedios con respecto a los dos padres. La variación de los genes múltiples influye sobre la variación fenotípica, pero las diferentes formas alélicas de cada gen permanecen inalteradas como factores discretos hereditarios, ya que se han repartido en diferentes genotipos. A medida que aumenta el número de genes que afectan a una variable cuantitativa fenotípica, las condiciones

intermedias entre los valores extremos opuestos del fenotipo se hacen más continuas.

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

Los hijos de padres con piel de color intermedio muestran unas variedades de color que dependen del número de genes para la pigmentación que han heredado. El color de su piel varía desde muy oscuro ( $A/A$   $B/B$ ) a oscuro ( $A/A$   $B/b$  ó  $A/a$   $B/B$ ), intermedio ( $A/A$   $b/b$  ó  $A/a$   $B/b$  ó  $a/a$   $B/B$ ), claro ( $A/a$   $b/b$  ó  $a/a$   $B/b$ ) o muy claro ( $a/a$   $b/b$ ).

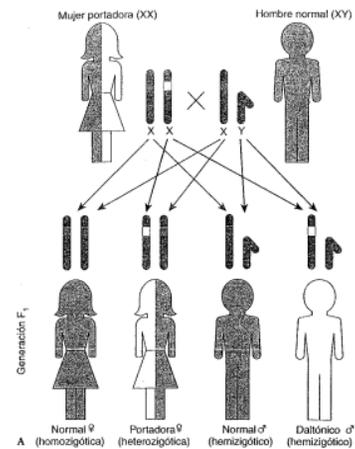


Figura 5-7

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

Así, es posible que padres heterocigóticos para el color de la piel tengan hijos de color más oscuro o más claro que ellos mismos.

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

## Herencia ligada al sexo

Se sabe que la herencia de algunos caracteres depende del sexo del progenitor que lleve el gen y del sexo de la descendencia. Uno de los caracteres ligados al sexo mejor conocido en el hombre es la hemofilia (Capítulo 31, p. 690). Otro ejemplo es el daltonismo, en el que hay

diferentes grados de visión deficiente de los colores rojo y verde. Los hombres daltónicos son mucho más numerosos que las mujeres daltónicas. Cuando el daltonismo aparece en una mujer sus padres han de ser daltónicos. Además, si una mujer de visión normal y portadora del daltonismo (un portador es heterocigótico para el gen y fenotípicamente normal) tiene hijos, la mitad de ellos probablemente serán daltónicos, independientemente de que el padre tenga la visión alterada o no cómo se puede explicar esto?

El daltonismo y la hemofilia son caracteres recesivos situados sobre el cromosoma X, que se expresan fenotípicamente tanto cuando ambos genes son defectuosos en la hembra como cuando en los machos se presenta un solo gen defectuoso. El patrón hereditario de estas anomalías se muestra, para el caso del daltonismo, en la Figura 5-7. Cuando la madre es portadora y el padre no, la mitad de los hijos, pero ninguna de las hijas, son daltónicos. Sin embargo, si el padre es daltónico y la madre portadora, la mitad de los hijos y la mitad de las hijas son daltónicos (como media y en una muestra muy amplia). Es fácil comprender entonces por qué tales anomalías son mucho más abundantes en los hombres: un único gen recesivo ligado al sexo tiene un efecto visible en los varones ya que éstos solo tienen un cromosoma X. ¿Cómo sería la descendencia de la unión entre una mujer homocigótica normal y un hombre daltónico?

Otro ejemplo de carácter ligado al sexo fue descubierto por Thomas Hunt Morgan (1910) en *Drosophila*. El color normal de

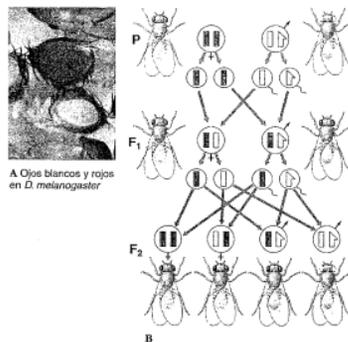


Figura 5-8

Herencia ligada al sexo para el color de ojos en la mosca *Drosophila melanogaster*. **A**, Ojos blancos y rojos de *D. melanogaster*. **B**, Los genes para el color de ojos están situados en el cromosoma X; el Y no lleva genes para el color de ojos. El rojo normal es dominante sobre el blanco. Una hembra homocigótica de ojos rojos cruzada con un macho de ojos blancos produce en la F<sub>1</sub> una descendencia en la que todos los individuos tienen ojos rojos. Las proporciones en la F<sub>2</sub> a partir del cruce de dos individuos de la F<sub>1</sub> son: una hembra homocigótica con ojos rojos, una hembra heterocigótica con ojos rojos, un macho con ojos rojos y un macho con ojos blancos.

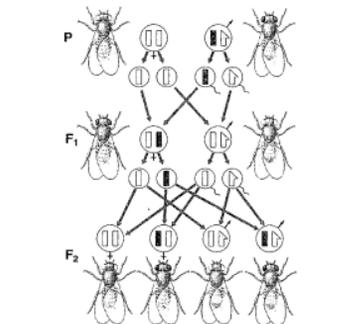


Figura 5-9

Los cruces recíprocos de la Figura 5-8 (hembra homocigótica de ojos blancos con un macho de ojos rojos) producen en la F<sub>1</sub> machos con ojos blancos y hembras con ojos rojos. La F<sub>2</sub> muestra números equivalentes de hembras con ojos rojos y ojos blancos, y de machos con ojos rojos y ojos blancos.

los ojos en esta mosca es rojo, pero existen mutaciones que producen ojos blancos (Figura 5-8). Un gen para el color de los ojos se encuentra en el cromosoma X. Si un macho de raza pura de ojos blancos se cruza con una hembra de ojos rojos, toda la descendencia de la F<sub>1</sub> tiene ojos rojos, ya que este carácter es dominante (Figura 5-8). Si esta generación F<sub>1</sub> se cruza entre sí, todas las hembras de la F<sub>2</sub> tienen ojos rojos, la mitad de los machos tiene ojos rojos y la otra mitad ojos blancos. En esta generación no hay hembras de ojos blancos, solamente los machos poseen el carácter recesivo (ojo blanco). El alelo para los ojos blancos es recesivo y debería aparecer en estado homocigótico. Sin embargo, ya que los machos tienen un único cromosoma X (el cromosoma Y no lleva un gen para el color de ojos), los ojos blancos aparecen allí donde el cromosoma X lleve el alelo para este carácter. Se dice que los machos son **hemizigóticos** (solo tienen una copia de un locus genético) para los caracteres que se encuentran en el cromosoma X.

Si se realiza un cruce recíproco, en el que las hembras son de ojos blancos y los machos de ojos rojos, todas las hembras de la F<sub>1</sub> son de ojos rojos y todos los machos de ojos blancos (Figura 5-9). Si esta generación F<sub>1</sub> se cruza entre sí, la generación F<sub>2</sub> muestra igual número de ejemplares de ojos rojos que de ojos blancos, sean machos o hembras.

## Ligamiento autosómico y sobrecruzamiento

### Ligamiento

Desde que se redescubrieron las leyes de Mendel en 1900, se ha hecho evidente que, contrariamente a lo que afirma la segunda ley de Mendel, no todos los factores se segregan independientemente. De hecho, muchos caracteres se heredan juntos. Como el número de cromosomas de cualquier organismo es relativamente pequeño comparado con el número de caracteres, cada cromosoma debe contener muchos genes. Se dice que todos los genes presentes en el mismo cromosoma están **ligados**. El ligamiento simplemente significa que los genes están sobre el mismo cromosoma y todos los genes presentes en cromosomas homólogos pertenecen a los mismos grupos de ligamiento. Por tanto, debe haber tantos grupos de ligamiento como pares de cromosomas.

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

En *Drosophila*, donde este fenómeno se ha estudiado ampliamente, hay cuatro grupos de ligamiento que corresponden a los

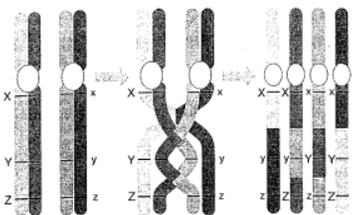


Figura 5-10

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

cuatro pares de cromosomas que presentan estas moscas de la fruta. Normalmente, los cromosomas cortos tienen grupos de ligamiento pequeños y los cromosomas largos tienen grupos grandes.

### Sobrecruzamiento

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

Durante la prolongada profase de la primera división meiótica, los cromosomas homólogos se rompen e intercambian porciones equivalentes, los genes "cruzan" de un cromosoma a un homólogo y viceversa (Figura 5-10). Cada cromosoma está formado por dos cromátidas hermanas que se mantienen juntas por medio de una estructura proteínica que se denomina **complejo sinaptonémico**. Las roturas e intercambios se producen en los puntos correspondientes de cromátidas no hermanas. También hay roturas e intercambios entre cromátidas hermanas, pero normalmente no tienen significado genético, ya que las cromátidas hermanas son idénticas. El sobrecruzamiento es un medio de intercambiar genes entre cromosomas homólogos y, por tanto, incrementa la recombinación génica. La frecuencia de sobrecruzamiento varía dependiendo de la especie, pero generalmente cada vez que los cromosomas se emparejan se produce al menos un sobrecruzamiento y, a menudo, varios.

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

genéticos que indican la posición de más de 500 genes distribuidos sobre los cuatro cromosomas de *Drosophila melanogaster*.

### Aberrraciones cromosómicas

Las desviaciones de la norma, estructurales y numéricas, que afectan a muchos genes a la vez se conocen como aberraciones cromosómicas. Algunas veces se denominan mutaciones cromosómicas, pero la mayoría de los citogenetistas prefieren utilizar el término "mutación" para referirse a los cambios cualitativos dentro de un gen, las mutaciones génicas se discuten en la p. 100.

A pesar de la increíble precisión de la meiosis, se producen aberraciones cromosómicas y son más comunes de lo que se podría creer. Estas suponen un gran beneficio económico para la agricultura. Desafortunadamente, también son responsables de muchas malformaciones genéticas en el hombre. Se estima que cinco de cada 1000 personas nacen con defectos genéticos graves, atribuibles a anomalías cromosómicas. Se producen abortos espontáneos de embriones con defectos cromosómicos en un número mucho mayor que el de los embriones con defectos que llegan a término.

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

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

21 se deben a la no disyunción durante la espermatogénesis, en su origen es paterna y aparentemente es independiente de la edad del padre.

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

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

Las aberraciones estructurales afectan a grupos completos de genes dentro de un cromosoma. Una porción cromosómica puede invertirse colocando la disposición lineal de los genes en orden inverso (**inversión**); los cromosomas no homólogos pueden intercambiar secciones (**translocación**); se pueden perder bloques completos de genes (**delección**), lo que generalmente va acompañado de graves defectos del desarrollo, o una sección cromosómica extra se puede unir a un cromosoma normal (**duplicación**). Estos cambios estructurales, normalmente producen cambios fenotípicos. Las duplicaciones, aunque raras, son importantes para la evolución, ya que proporcionan información genética adicional que puede llevar a cabo nuevas funciones.

## TEORÍA DEL GEN

### Concepto de gen

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

Como unidad fundamental de información genética, los genes codifican productos esenciales para la arquitectura básica de cada célula; detalles para la síntesis de proteínas, la división celular específica, la formación de las enzimas, la reproducción de la célula y, directa o indirectamente, su función metabólica completa. Debido a su capacidad para mutar, variar y ser barajados en distintas combinaciones, los genes son las unidades de la herencia y de la variación en la evolución. Los genes pueden mantener su identidad a través de muchas generaciones, a pesar de los cambios por mutación en algunas partes de su estructura.

### La hipótesis: "un gen-una enzima"

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

El primer estudio claro y bien documentado que ligaba a los genes con las enzimas lo llevaron a cabo Beadle y Tatum a principios de la década de 1940 con el moho del pan *Neurospora*. Este organismo se prestaba imparablemente para un estudio de las funciones de los genes por varias razones: estos mohos eran mucho más sencillos de manipular que las moscas de la fruta, crecían rápidamente en medios químicamente bien definidos y sus organismos haploides que, en consecuencia, no están afectados por fenómenos de dominancia alélica. Además, las mutaciones se provocan fácilmente mediante irradiación con luz ultravioleta. Los mutantes inducidos por luz ultravioleta, crudos y controlados en medios nutritivos específicos, presentaban mutaciones heredables de un solo gen. Cada cepa mutante resultó carecer de una enzima, que impedía a la cepa sintetizar una o más moléculas complejas. La capacidad de sintetizar una determinada molécula estaba controlada por un solo gen.

A partir de estos experimentos, Beadle y Tatum enunciaron una importante y sorprendente formulación: **un gen produce una enzima**. Fueron galardonados por este trabajo con el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1958. La nueva hipótesis pronto fue confirmada por las investigaciones de otros autores, que estudiaron otras vías biosintéticas. Cientos de defectos hereditarios, incluidas decenas de enfermedades hereditarias del hombre, están producidos por mutaciones únicas, que producen la pérdida de una enzima específica. Hoy sabemos que una determinada proteína puede estar compuesta por varias cadenas de aminoácidos (polipeptidos), cada una de las cuales puede estar codificada por un gen diferente, y que no todas las proteínas codificadas por genes son enzimas (por ejemplo, proteínas estructurales, anticuerpos, proteínas de transporte y

hormonas). Además, los genes que dirigen la síntesis de varios tipos de RNA no están incluidos en la formulación de Beadle y Tatum. Así, ahora podemos definir más lógicamente a un gen como una *secuencia de ácido nucleico (normalmente DNA) que codifica un polipéptido funcional o una secuencia de RNA*.

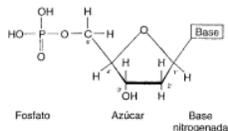
## ALMACENAMIENTO Y TRANSMISIÓN DE LA INFORMACIÓN GENÉTICA

### Ácidos nucleicos: base molecular de la herencia

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

Las bases nitrogenadas de los nucleótidos también son de dos tipos: pirimidinas, que consisten en un único anillo de seis unidades; y purinas, compuestas por dos anillos fusionados. Ambos tipos de compuestos contienen nitrógeno y carbono en sus anillos, por lo que reciben el nombre de bases "nitrogenadas". Las purinas, tanto en el RNA como en el DNA, son la adenina y la guanina (Tabla 5-2). Las pirimidinas del DNA son la timina y la citosina, y en el RNA son el uracilo y la citosina. Los átomos de carbono en las bases se numeran (para su identificación) según la notación bioquímica estándar (Figura 5-12). Los carbonos en la ribosa y la desoxirribosa también se numeran, pero para distinguirlos de los de las bases, los números para los carbonos en los azúcares llevan el signo prima (Figura 5-11).

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



En el DNA, el "esqueleto" de la molécula está constituido por el ácido fosfórico y la desoxirribosa; a este esqueleto se unen las bases nitrogenadas (Figura 5-13). El **extremo 5'** del esqueleto tiene un grupo fosfato libre en el carbono 5' de la ribosa, y el **extremo 3'** tiene un grupo hidroxilo libre en el carbono 3'. Sin embargo, uno de los descubrimientos más importantes e interesantes sobre los ácidos nucleicos es que el DNA no es una única cadena de polinucleótidos, sino que consiste en **dos cadenas complementarias entrelazadas** con precisión por enlaces de hidrógeno específicos entre las bases purínicas y pirimidínicas. El número de adeninas es igual al número de timinas y el de guaninas igual al de citosinas. Este hecho sugirió un apareamiento de las bases: adenina con timina (AT) y guanina con citosina (GC) (Figuras 1-6 y 5-14).

	DNA	RNA
Purinas	Adenina Guanina	Adenina Guanina
Pirimidinas	Citosina Timina	Citosina Uracilo
Azúcar	2-Desoxirribosa	Ribosa
Fosfato	Ácido fosfórico	Ácido fosfórico

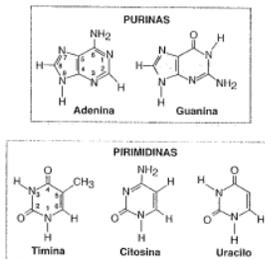


Figura 5-12

Purinas y pirimidinas del DNA y del RNA.

El resultado es una estructura en escalera (Figura 5-15). Los largueros son los esqueletos de azúcar fosfato y los travesaños de conexión son los pares de bases nitrogenadas, AT ó GC. Sin embargo, la escalera está retorcida en una **doble hélice**, con aproximadamente unos 10 pares de bases por cada giro completo de la hélice (Figura 5-16). Las dos cadenas de DNA corren en direcciones opuestas, es decir, son **antiparalelas**, y el extremo 5' de una cadena se enfrenta con el extremo 3' de la otra (Figura 5-16). Las dos cadenas también

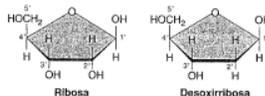


Figura 5-11

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

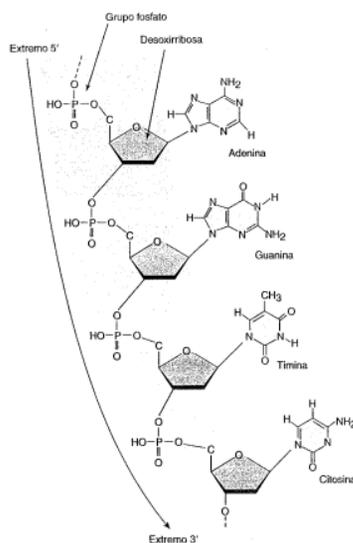


Figura 5-13

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

son **complementarias**: la secuencia de bases a lo largo de una de ellas especifica la secuencia de bases a lo largo de la otra.

La estructura del DNA se ha considerado como el descubrimiento biológico aislado más importante del siglo XX. Esta determinación se basó en los estudios de difracción de rayos-X realizados

Figura 5-14

Posiciones de los enlaces de hidrógeno entre la timina y la adenina, y entre la citosina y la guanina, en el DNA.

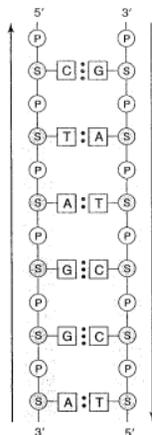
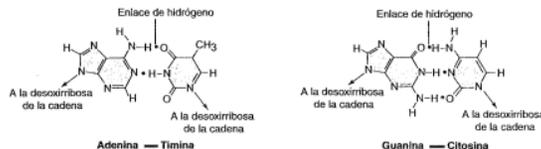


Figura 5-15

DNA que muestra el apareamiento de bases complementarias entre los "esqueletos" de azúcar fosfato que mantiene la doble hélice con un diámetro constante a lo largo de toda la molécula. Los puntos representan los tres enlaces de hidrógeno existentes entre cada citosina y guanina, y los dos enlaces de hidrógeno entre cada adenina y timina.

por Maurice H. F. Wilkins y Rosalind Franklin, y en las ingeniosas propuestas de Francis H. C. Crick y James D. Watson, que se publicaron en 1953. Más tarde, Watson, Crick y Wilkins fueron galardonados con el Premio Nobel de Fisiología o Medicina por su trascendental descubrimiento. Rosalind Franklin no fue incluida en el premio debido a que había muerto antes de la conexión.

El RNA tiene una estructura similar a la del DNA salvo por que consiste en una *única* cadena de polinucleótidos (excepto en algunos virus), tiene ribosa en lugar de desoxirribosa, y uracilo en vez de timina. Los RNA ribosómico, de transferencia y mensajero son los

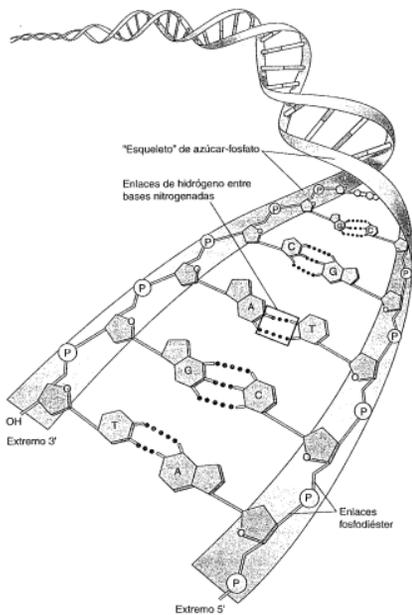


Figura 5-16  
Molécula de DNA.

más abundantes y mejor conocidos (sus funciones se describen en las pp. 95-96), pero también se conocen otros tipos estructurales y reguladores de RNA, como los micro RNA.

Cada vez que una célula se divide, la estructura del DNA debe ser copiada con precisión en las células hijas. Esto se denomina **replicación** (Figura 5-17). Durante la replicación, las dos cadenas de la doble hélice se separan y cada una de ellas sirve como **molde** para que se sintetice una cadena complementaria. Una enzima (la DNA polimerasa) cataliza la formación de una nueva cadena de polinucleótidos con un grupo timina frente al grupo adenina de la cadena molde, un grupo guanina frente al grupo citosina, y las correspondientes parejas inversas. La DNA polimerasa sólo sintetiza las nuevas cadenas en dirección 5'-3'. Ya que las cadenas del DNA original son antiparalelas, una de ellas va en dirección 5'-3'

y la otra en dirección 3'-5', la síntesis a lo largo de una de estas cadenas se produce de manera continua, pero en la otra ocurre mediante una serie de fragmentos, cada uno de los cuales empieza en 5' y termina en 3' (Figura 5-17)

**Codificación del DNA por la secuencia de bases**

Ya que el DNA es el material genético y está compuesto por una secuencia lineal de pares de bases, una implicación obvia del modelo de Watson-Crick es que la secuencia de pares de bases del DNA codifica la secuencia de aminoácidos de una proteína y es colineal con ella. La hipótesis del código debía explicar la forma en que un conjunto de cuatro bases diferentes (un alfabeto de cuatro letras) podía especificar la secuencia de 20 aminoácidos distintos.

En la codificación, obviamente, no puede existir una correspondencia 1:1 entre cuatro bases y 20 aminoácidos. Si una unidad de codificación (a menudo denominada palabra, o **codón**) está formada por dos bases, solamente se pueden formar 16 palabras (4<sup>2</sup>), lo que no es suficiente para especificar 20 aminoácidos. En consecuencia, el codón debe estar formado por al menos tres bases o letras, ya que se pueden formar 64 palabras posibles (4<sup>3</sup>) con cuatro bases cuando se toman en tripletes. Un código a base de tripletes permite una considerable redundancia de tripletes (codones), ya que el DNA sólo codifica 20 aminoácidos. Trabajos posteriores confirmaron que casi todos los aminoácidos están especificados por más de un triplete (Tabla 5-3).

El DNA muestra una estabilidad sorprendente, tanto en los procariontes como en los eucariontes. Es interesante que pueda resultar dañado por sustancias químicas nocivas del ambiente y por la radiación. Tal alteración normalmente no es permanente, ya que las células poseen un eficaz sistema de reparación. Se conocen varios tipos de daños y de reparaciones, uno de los cuales se denomina **reparación por escisión**. La radiación ultravioleta a menudo provoca daños en el DNA, ya que pirimidinas adyacentes se unen por enlaces covalentes (forman dímeros), impidiendo la transcripción y la replicación. Una serie de varias enzimas "reconocen" los daños de la cadena y escinden el par de pirimidinas dimerizadas y varias de las bases siguientes. La DNA polimerasa sintetiza entonces la cadena perdida a lo largo de la que queda, de acuerdo con la regla de complementariedad de bases, y la enzima **DNA ligasa** une el extremo de la nueva cadena a la antigua.

**Transcripción y papel del RNA mensajero**

La información está codificada en el DNA, pero el DNA no participa directamente en la síntesis proteica. El intermediario es otro ácido nucleico llamado **RNA mensajero (mRNA)**. Los códigos de los tripletes en el DNA se **transcriben** en el mRNA, con el uracilo sustituyendo a la timina (Tabla 5-3).

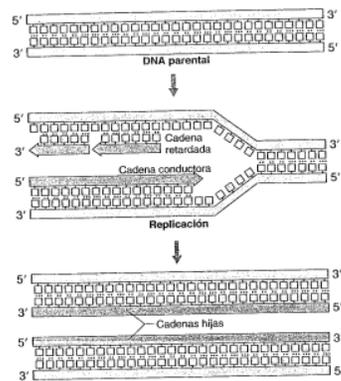


Figura 5-17  
Replicación del DNA. Las cadenas originales del DNA se separan y la DNA polimerasa sintetiza las cadenas hijas usando la secuencia de bases de las cadenas originales como molde. Debido a que la síntesis siempre se produce en dirección 5'-3', la síntesis de una de las cadenas es continua y la otra se debe sintetizar como una serie de fragmentos.

Los RNA ribosómico, de transferencia y mensajero se transcriben directamente a partir del DNA donde cada uno está codificado por diferentes grupos de genes. El RNA se forma como una copia complementaria de la secuencia de una cadena o gen de DNA con la intervención de una enzima llamada **RNA polimerasa**. De hecho, en los eucariontes, cada tipo de RNA (ribosómico, de transferencia y mensajero) es transcrito por un tipo específico de RNA polimerasa. El RNA contiene una secuencia de bases que es complementaria a la de las bases de una de las dos cadenas de DNA, de la misma forma que las cadenas de DNA se complementan entre sí. Así, A en la cadena molde de DNA es sustituida por U en el RNA; C es reemplazada por G; G es reemplazada por C; y T es reemplazada por A. Sólo una de las dos cadenas se utiliza como molde para la síntesis de RNA (Figura 5-18). Un codón es una secuencia de bases en la molécula del mRNA (Tabla 5-3), que es complementaria y antiparalela con relación a la cadena molde de DNA (a veces llamada cadena "codificante") a partir de la cual se ha sintetizado. La cadena de DNA que no se utiliza como molde durante la transcripción de un gen se denomina cadena "no codificante".

Los genes de las bacterias están codificados en una hebra continua de DNA, que se transcribe en mRNA y después se traduce (véase la sección siguiente). Se creyó que así ocurriría también en los genes eucariontes, hasta el sorprendente descubrimiento de que hay trozos de DNA transcritos a RNA en el núcleo que no se encuentran en el correspondiente mRNA del citoplasma. En otras palabras, se han eliminado partes de mRNA nuclear en el núcleo antes de que el mRNA procesado sea transportado al citoplasma (Figura 5-19). Posteriormente se ha descubierto que muchos genes están divididos, o interrumpidos por secuencias de bases que no codifican un producto final, y que el mRNA transcrito a partir de ellos debe ser "procesado" o "madurado" antes de la traducción en el citoplasma. Los segmentos de mRNA

TABLA 5.3

El código genético: Aminoácidos especificados por los codones del RNA mensajero

		Segunda letra					
		U	C	A	G		
Primera letra	U	UUU feerilalanina	UUC Serina	UAU Triosina	UGU Cisteína	U	
	UUA Leucina	UUG Leucina	UAA Fin de la cadena	UGC Cisteína	A		
	CUU Histidina	CCU Prolina	CAU Histidina	UGA Fin de la cadena	G		
	CUC Leucina	CCC Prolina	CAC Histidina	UGG Triptófano	U		
	CUA Leucina	CCG Prolina	CAA Glutamina	CGU Arginina	C		
	CUG Leucina	CCG Prolina	CAG Glutamina	CGC Arginina	A		
A	AUU Isoleucina	ACU Treonina	AAU Asparagina	AGU Serina	U		
	AUC Isoleucina	ACC Treonina	AAC Asparagina	AGC Serina	C		
	AUA Isoleucina	ACA Treonina	AAA Lisina	AGA Arginina	A		
	AUG Metionina*	ACG Treonina	AAG Lisina	AGG Arginina	G		
G	GUU Valina	GCU Alanina	GAU Ácido aspártico	GGU Glicina	U		
	GUC Valina	GCC Alanina	GAC Ácido aspártico	GGC Glicina	C		
	GUA Valina	GCA Alanina	GAA Ácido glutámico	GGA Glicina	A		
	GUG Valina	GCG Alanina	GAG Ácido glutámico	GGG Glicina	G		

\*También, inicio de la cadena del polipeptido

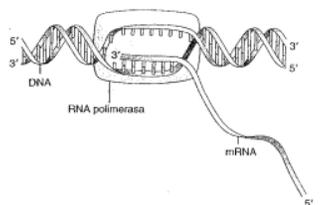


Figura 5-18

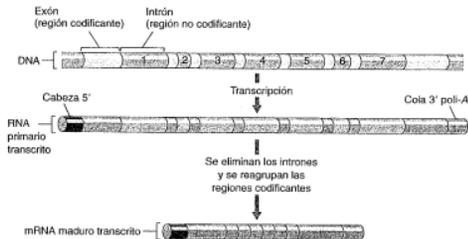
Transcripción del mRNA a partir de un molde de DNA. La transcripción es similar para el mRNA, el rRNA y el tRNA excepto por que cada clase de RNA necesita que intervenga una enzima RNA polimerasa diferente. En este esquema se ha representado la transcripción a mitad del proceso. La transcripción comienza al desenrollarse la hélice del DNA, lo que permite el acoplamiento de un cebador de RNA en el filamento molde de DNA, y que el cebador se extienda hacia su extremo 3' a medida que se van añadiendo nucleótidos (no representados) complementarios a la secuencia de bases de la hebra de DNA molde. El cebador queda en el extremo 5' del mRNA, que continúa creciendo en longitud según se siguen añadiendo nucleótidos en su extremo 3'. Cuando acaba la transcripción, el mRNA se separará totalmente del DNA molde.

nuclear que no codifican reciben actualmente el nombre de **intrones**, mientras que aquellos que codifican partes del RNA maduro y que se traducen en proteínas se denominan **exones**. Antes de que el mRNA abandone el núcleo se añade en el extremo 5' una "cabeza" de metilguanina y, normalmente, en el extremo 3' se une una "cola" de nucleótidos de adenina (poli-A) (Figura 5-19). La "cabeza" y la "cola" poli-A diferencian a los mRNA de otras moléculas de RNA.

En los mamíferos, los genes que codifican las histonas y los intrones están en segmentos contiguos de DNA. Sin embargo, se sabe que los genes que codifican muchas proteínas están divididos. En la diferenciación de los linfocitos, las partes de los genes divididos que codifican las inmunoglobulinas en realidad se *reorganizan* durante el desarrollo, de forma que se obtienen diferentes protei-

Figura 5-19

Expresión del gen de la ovalbúmina en la gallina. El gen completo, de 7700 pares de bases, se transcribe para formar el mRNA primario, al que se añaden la cabeza 5' de metilguanina y la cola 3' de poliadenilato. Después se eliminan los intrones y el mRNA maduro pasa al citoplasma.



nas a partir de la transcripción y la traducción. Esta reorganización explica en parte la enorme diversidad de anticuerpos fabricada por las células de los linfocitos (p. 775).

En algunos intrones existen secuencias de bases que son complementarias de otras dentro del mismo intrón, lo que sugiere que el intrón se podría plegar para que las secuencias complementarias se pudiesen emparejar. Este plegamiento podría ser necesario para el alineamiento apropiado de las uniones del intrón antes de ser procesado. Más sorprendente aún ha sido el descubrimiento de que, al menos en algunos casos, el RNA puede "autocatalizar" la escisión de intrones. Los extremos del intrón se unen, se forma así un pequeño círculo de RNA y los exones quedan empalmados juntos. Este proceso no encaja con la clásica definición de una enzima u otro catalizador, ya que la propia molécula es modificada por la reacción.

## Traducción: etapa final en la transferencia de la información

El proceso de **traducción** tiene lugar en los **ribosomas**, unas estructuras granulares compuestas por proteína y **RNA ribosómico (rRNA)**. El RNA ribosómico está formado por una subunidad grande y otra pequeña. La subunidad pequeña se sitúa en una depresión de la subunidad grande, formando así el ribosoma funcional (Figura 5-20). Las moléculas de mRNA se fijan a los ribosomas para formar el complejo mRNA-ribosoma. Como solamente un corto segmento de una molécula de mRNA entra en contacto con un único ribosoma, el mRNA normalmente tiene al mismo tiempo varios ribosomas fijos a lo largo de su cadena, cada uno de ellos en un estado diferente de síntesis del polipéptido codificado. El complejo total, denominado **polirribosoma** o **polisoma**, permite que varias moléculas del mismo tipo de polipéptido se sinteticen a la vez, una en cada ribosoma del polisoma (Figura 5-20).

El ensamblaje de los polipéptidos en el complejo mRNA-ribosoma necesita que intervenga otra clase de RNA, llamado **RNA de transferencia (tRNA)**. El tRNA tiene una estructura secundaria compleja a base de pliegues y asas, por lo que generalmente se representa en forma de hoja de trébol (Figura 5-21), aunque su verdadera forma tridimensional es algo diferente. Las moléculas de tRNA recogen aminoácidos libres del citoplasma y los llevan al polisoma, donde se ensamblan en un polipéptido. Existe una

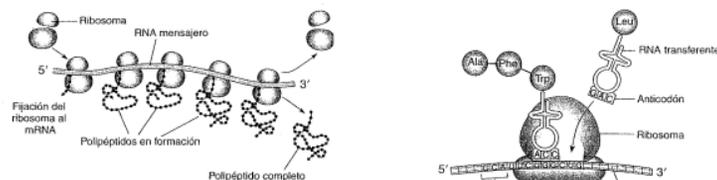


Figura 5-20

Formación de la cadena de un polipéptido. A medida que los ribosomas se mueven a lo largo del RNA mensajero en dirección 5'-3', los aminoácidos se van añadiendo uno a uno para formar la cadena polipeptídica.

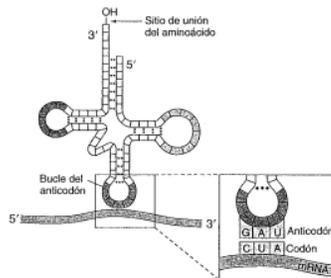


Figura 5-21

Esquema de una molécula de tRNA. El bucle del anticodón lleva las bases complementarias a las que hay en el codón del mRNA. Los otros dos bucles intervienen en la unión con los ribosomas durante la síntesis de polipéptidos. El aminoácido se une en el extremo 3' libre, actuando la tRNA sintetasa.

molécula especial de tRNA para cada aminoácido. Además, cada tRNA está acompañado por una tRNA-sintetasa específica. Las tRNA sintetatasas son enzimas que añaden el aminoácido correcto al lugar de unión en el extremo 3' de cada tRNA mediante un proceso denominado **carga**.

En la molécula en hoja de trébol del tRNA queda expuesta una secuencia especial de tres bases (el **anticodón**) de la forma precisa para formar pares de bases con las bases complementarias (el codón) en el mRNA. La dirección de lectura de los codones y de ensamblaje de los polipéptidos en el mRNA se produce en dirección 5'-3'. El anticodón de cada tRNA es la clave para la secuenciación correcta de aminoácidos en el polipéptido que se está ensamblando.

Por ejemplo, la alanina se ensambla en el polipéptido cuando aparece el codón GGC en un mRNA. Esta traducción se lleva a cabo

Figura 5-22

Formación de la cadena polipeptídica a partir del RNA mensajero. A medida que el ribosoma se desplaza por la molécula de RNA mensajero, en el ribosoma entran moléculas de RNA transferente con aminoácidos unidos (arriba). Los aminoácidos se unen a la cadena polipeptídica y las moléculas de RNA transferente dejan el ribosoma (abajo).

por el tRNA-alanina, en el cual el anticodón es CGC. El tRNA-alanina primero se carga con alanina por medio de su tRNA sintetasa. El complejo tRNA-alanina se incorpora al ribosoma, donde se sitúa exactamente en el lugar correcto de la cadena de mRNA. Entonces, el siguiente tRNA cargado, especificado por el código del mRNA (por ejemplo, tRNA-glicina), se incorpora al ribosoma y se fija junto al tRNA-alanina. Los dos aminoácidos se unen mediante un enlace peptídico y el tRNA-alanina se desprende del ribosoma. El proceso continúa paso a paso según se construye la cadena del polipéptido (Figura 5-22). Un polipéptido de 500 aminoácidos se puede ensamblar en menos de 30 segundos.

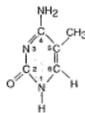
## Regulación de la expresión génica

En el Capítulo 8 veremos cómo la diferenciación ordenada de un organismo desde el óvulo fecundado hasta el estado de adulto requiere de la expresión del material genético en cada etapa del desarrollo. Los embrionólogos han proporcionado pruebas evidentes de que cada una de las células de un embrión en desarrollo son genéticamente equivalentes. Queda así claro que al diferenciarse los tejidos (cambio en el desarrollo), cada uno sólo utiliza una parte de las instrucciones genéticas presentes en cada célula. Los genes sólo se expresan en ciertos momentos y no en otros. De hecho, en cada célula o tejido concreto, la mayor parte de los genes están inactivos en un momento dado. El problema en el desarrollo es explicar cómo, si cada célula tiene una dotación de genes completa, ciertos genes se "activan" y producen proteínas que se necesitan para una determinada etapa, mientras que otros genes permanecen en silencio.

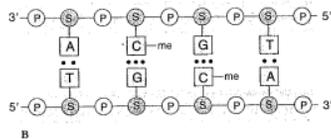
Aunque el proceso del desarrollo ha puesto sobre la mesa el problema de la activación génica, la regulación de los genes es necesaria a lo largo de toda la existencia de un organismo. Los sistemas enzimáticos celulares que controlan todos los procesos funcionales obviamente requieren una regulación génica, ya que las enzimas tienen poderosos efectos incluso en cantidades mínimas. La síntesis enzimática debe responder a las influencias de la oferta y la demanda.

## Regulación génica en los eucariontes

Hay muchos estados metabólicos diferentes en las células eucariotas que pueden servir como puntos de control para la expresión de los genes. Los de la transcripción y los de la traducción son los principales controles de la expresión génica en los animales, aunque en algunos casos también interviene la reorganización génica.



A



B

Figura 5-23

Algunos genes de los eucariontes se desactivan por metilación de algunos residuos de citosina en la cadena. A, Estructura de la 5-metil citosina. B, Los residuos de citosina situados junto a una guanina son los que están metilados en una cadena, lo que permite que ambas cadenas se metilen simétricamente.

**Control de la transcripción** Quizás éste sea el mecanismo más importante de regulación de la expresión génica. Los factores de transcripción son moléculas que pueden tener un efecto positivo o negativo sobre la transcripción del RNA a partir de los genes diana del DNA. En algunos casos estos factores pueden actuar dentro de las células que los producen o ser transportados a diferentes partes del cuerpo antes de actuar. Un ejemplo de factores de transcripción es el de los receptores esteroides cuando se une a una hormona esteroidea. Las hormonas esteroideas producidas por las glándulas endocrinas de otra parte del cuerpo penetran en la célula diana y se unen a una proteína receptora en el núcleo. El complejo receptor-esteroides se une entonces con el DNA cerca del gen diana (p. 755). La progesterona, por ejemplo, se une con un receptor nuclear en las células del oviducto de las gallinas; el complejo hormona-receptor activa así la transcripción de los genes que codifican la albúmina y otras sustancias del huevo.

Un mecanismo importante para desactivar genes parece ser la metilación de la citosina, es decir, añadiéndose un grupo metilo ( $\text{CH}_3$ ) al carbono 5 del anillo de citosina (Figura 5-23A). Normalmente esto ocurre cuando la citosina está a continuación de una guanina; entonces, las bases en la cadena complementaria de DNA también serán una citosina y una guanina (Figura 5-23B). Cuando se replica el DNA, una enzima reconoce la secuencia CG y rápidamente metila la cadena hija, manteniendo el gen en estado inactivo.

**Control de la traducción** Los genes pueden ser transcritos y el mRNA secuenciado de forma que se retrase la traducción. En el desarrollo de los óvulos de muchos animales es frecuente que se utilice este mecanismo. Durante su desarrollo, los ovocitos acumulan grandes cantidades de RNA mensajero y, después, la fecundación activa el metabolismo y se inicia la traducción del mRNA materno.

**Reorganización génica** Los vertebrados poseen células, denominadas linfocitos, que llevan los genes que codifican proteínas llamadas anticuerpos (p. 775). Cada tipo de anticuerpo sólo puede unirse a una sustancia extraña determinada (Antígeno). Debido a que el número de antígenos diferentes es enorme, la diversidad de los genes que codifican anticuerpos debe ser igualmente amplia. Una fuente de esta diversidad es la reorganización de las secuencias de DNA que codifican anticuerpos durante el desarrollo de los linfocitos.

## Genética molecular

El progreso en nuestro conocimiento de los mecanismos genéticos a nivel molecular, como se ha visto en las páginas anteriores, ha sido vertiginoso en los últimos años. Se esperan muchos más descubrimientos en un futuro cercano. Este progreso se debe a las muchas técnicas bioquímicas que se emplean actualmente en biología molecular. A continuación describiremos brevemente las técnicas más importantes.

### DNA recombinante

Una de las herramientas más importantes en estas técnicas es una serie de enzimas llamadas **endonucleasas de restricción**. Cada una de estas enzimas, obtenidas de las bacterias, rompe el DNA bacteriano en lugares concretos en función de la secuencia de bases. Muchas de estas endonucleasas cortan las cadenas de DNA de forma que un

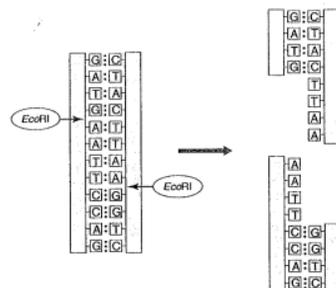


Figura 5-24

Acción de la endonucleasa de restricción EcoRI. Esta enzima reconoce secuencias de bases concretas que son palindrómicas (un palíndromo es una palabra que se lee igual de izquierda a derecha que de derecha a izquierda). EcoRI deja "extremos adhesivos" que se empujan con otros fragmentos escindidos por la misma enzima. Las cadenas se unen mediante la DNA ligasa.

de ellas tiene varias bases que sobresalen más allá de la otra cadena (Figura 5-24), dejando lo que se llama "extremos adhesivos". Cuando estos fragmentos de DNA se mezclan con otros que han sido escindidos por la misma endonucleasa, sus extremos entablillados tienden a reensamblarse por las reglas de la complementariedad de bases. Los extremos se engarzan en su nueva posición mediante la enzima DNA ligasa, mediante un proceso denominado **ligación**.

Además de sus propios cromosomas, la mayoría de los procariontes y, al menos, algunas de las células eucariotas tienen pequeños anillos de DNA bacteriano llamados **plásmidos**. Aunque sólo forman del 1% al 3% del genoma total de una bacteria, pueden contener información genética importante, por ejemplo, la resistencia a un antibiótico. Los plásmidos de las células vegetales (por ejemplo los cloroplastos) y las mitocondrias, que están presentes en la mayor parte de las células eucariotas, se autorreplican y tienen su propio complemento de DNA en forma de pequeños anillos reminiscentes de los plásmidos. Algunas proteínas mitocondriales están codificadas por el DNA mitocondrial y otras están codificadas en los genes del núcleo.

Si el DNA de una fuente extraña (por ejemplo el de un mamífero) se une al de un plásmido (ver nota arriba), el producto es un **DNA recombinante**. Para producir DNA recombinante en grandes cantidades, el plásmido modificado debe clonarse en bacterias. Las bacterias se tratan con cloruro de calcio diluido para hacerlas más susceptibles a la incorporación del DNA recombinante, pero los plásmidos no penetran en la mayor parte de las bacterias presentes. Las bacterias que han incorporado el DNA recombinante se pueden identificar si el plásmido tiene un marcador, por ejemplo la resistencia a un antibiótico. Entonces, sólo las bacterias que crezcan en presencia del antibiótico serán las que han absorbido el DNA recom-

binante. También se han utilizado algunos bacteriófagos (virus de bacterias) como portadores de DNA recombinante. Los plásmidos y los bacteriófagos que llevan DNA recombinante se denominan **vectores**. Los vectores mantienen su capacidad para replicarse en las bacterias, por ello, el DNA recombinante insertado se produce en grandes cantidades, un proceso llamado **amplificación**.

Un clon es un grupo de individuos o de células que proceden, por reproducción asexual, de un único individuo. Cuando hablamos de clonar un gen o un plásmido en bacterias, queremos decir que aislamos una colonia o un grupo de bacterias, que derivan de un único antecesor, en el cual se ha insertado el gen o el plásmido que se quiere clonar. La clonación se utiliza para obtener grandes cantidades de un gen que se ha insertado en un plásmido bacteriano.

## Reacción en cadena de la polimerasa

Recientemente se ha conseguido clonar enzimáticamente un gen específico de cualquier organismo, de una forma simple, siempre que se conozca parte de la secuencia de ese gen. La técnica se denomina **reacción en cadena de la polimerasa (PCR, del inglés 'Polymerase Chain Reaction')**. Se sintetizan dos cadenas cortas de nucleótidos denominados cebadores (en inglés "primers"); los cebadores son complementarios a las diferentes secuencias conocidas del DNA en los extremos del gen que se quiere clonar. Se añade cada cebador en exceso a una muestra de DNA del organismo y la mezcla se calienta para separar la doble hélice en dos cadenas sencillas. Cuando la mezcla se enfría, hay un gran probabilidad de que cada cadena del gen problema se una a un cebador antes que a la otra cadena del gen, ya que el cebador está presente en una concentración mucho más elevada. Se añade una DNA polimerasa termoestable y los cuatro nucleótidos desoxirribonucleosídicos a la mezcla de reacción y la síntesis del DNA se realiza desde el extremo 3' de cada cebador, extendiéndose éste en dirección 5'-3'. Los cebadores se eligen de tal forma que el extremo 3' libre de cada uno de ellos se enfrente al gen cuya secuencia se desea clonar. Se sintetizarán cadenas complementarias nuevas completas y el número de copias del gen se habrá duplicado (Figura 5-25). Entonces, la mezcla de reacción se calienta y enfría de nuevo para permitir que más cebadores se unan a las copias nuevas y originales de cada cadena. Con cada ciclo de síntesis de DNA se dobla el número de copias. Como cada ciclo se puede realizar en menos de 5 minutos, el número de copias de un gen se puede incrementar, aproximadamente, de uno a un millón en menos de 2 horas! La PCR permite clonar un gen conocido de un paciente concreto, identificar una gota de sangre seca en la escena de un crimen, o clonar el DNA de un mamífero lanudo de hace 40 000 años.

La tecnología del DNA recombinante y la PCR actualmente se están utilizando para la obtención de plantas e insectos agrícolas modificadas genéticamente (transgénicas), entre ellas la soja, el algodón, el arroz, el maíz y los tomates. Los ratones transgénicos se usan frecuentemente en diversas investigaciones y se están empezando a desarrollar terapias génicas para tratar diversas enfermedades genéticas humanas.

## Genómica y proteómica

El campo científico de "mapeo", secuenciación y análisis de los genomas se conoce como **genómica**. Algunos investigadores dividen el análisis genómico en "genómica estructural" ("mapeo y secuenciación

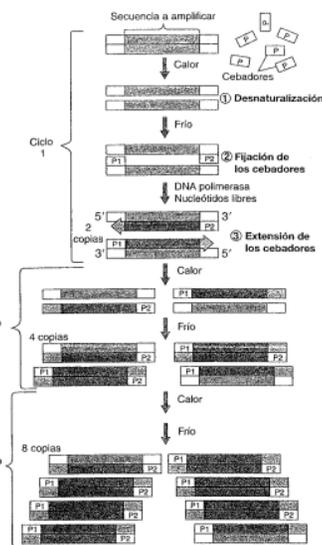


Figura 5-25

Pasos en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Se necesitan dos cebadores, uno por cada extremo de la secuencia que se desea amplificar.

ción) y "genómica funcional" (desarrollo experimental en los niveles del genoma o del organismo para entender la función genética).

En la década de 1970, Allan Maxam y Walter Gilbert en Estados Unidos, y Frederick Sanger en Inglaterra, desarrollaron técnicas prácticas para la determinación de la secuencia de bases en el DNA. Entre 1984 y 1985 los científicos propusieron secuenciar y construir el mapa de todo el genoma humano, un esfuerzo que pasó a ser conocido como el Proyecto Genoma Humano. Era una empresa muy ambiciosa, teniendo en cuenta que se estima que el genoma tenía entre 50 000 y 100 000 genes y subunidades reguladoras codificadas en una secuencia lineal de unos 3 a 6 mil millones de pares de bases. Utilizando las técnicas disponibles en 1988, podría haberse tardado hasta el año 2700 para secuenciar completamente el genoma, pero los biólogos de entonces esperaban que las mejoras en las técnicas podrían hacerlo posible al finalizar el siglo XXII. De hecho, el desarrollo y la mejora de los secuenciadores automáticos, así como la competencia entre el Consorcio para la Secuenciación del Genoma

Humano (*Human Genome Sequencing Consortium*), de financiación pública, y un gran número de científicos (*Celebración y colaboradores*), con financiación privada, llevaron a la publicación de un borrador de la secuencia en el año 2001.

Considerar que la determinación del borrador de la secuencia era "el descubrimiento científico más grande de nuestro tiempo", como se señala en el libro de Davies (ver Bibliografía), es bastante discutible. Sin embargo, fue muy emocionante y produjo muchas sorpresas. Por ejemplo, el genoma humano tiene menos genes de lo que se creía previamente, ya que actualmente se conocen 21 724 genes. Solamente el 5% del 28% del genoma que realmente se transcribe en RNA codifica alguna proteína. Más de la mitad del DNA presente está formado por secuencias repetidas de varios tipos, incluyendo un 45% de elementos parásitos de DNA. El DNA parásito (también llamado DNA "egóista" y DNA "basura") es DNA que parece no servir para ninguna función celular ni del organismo, excepto para su propia propagación, pero puede tener alguna utilidad aún desconocida.

En las diferentes especies animales, la cantidad total del DNA presente en sus genomas nucleares varía en unos órdenes de magnitud (de algo menos de  $10^9$  a  $10^{11}$  pares de bases en el núcleo de un gameto haploide). En el extremo inferior se encuentran las esponjas (p. 248), algunas formas unicelulares (Capítulo 11) y algunos artrópodos (Capítulo 19), aunque en estos dos últimos grupos hay un rango amplio de tamaños genómicos, desde  $10^9$  en ciertas formas unicelulares hasta  $10^{10}$  pares de bases en algunos artrópodos. El genoma de la mayoría de los vertebrados tiene aproximadamente  $10^9$  pares de bases, pero las salamandras (p. 548), las cecilias (p. 548) y los peces pulmonares (p. 529) tienen un genoma con más de  $10^{10}$  pares de bases, y en algunas salamandras llega a  $10^{11}$  pares de bases. Sin embargo, los genomas grandes no deben considerarse como ventajosos, ya que la mayor parte de la diferencia de tamaño en los genomas mayores se debe a la acumulación de grandes cantidades de DNA "egóista" o "basura", y no a secuencias de DNA útiles para el metabolismo celular y el funcionamiento del organismo. Las necesidades metabólicas de replicar grandes cantidades de DNA y las exigencias físicas de mantenerlo en el núcleo de la célula producen una selección en contra de la acumulación de demasiado DNA parásito en el genoma. Los grupos de animales con mayores genomas probablemente son los más capaces de tolerar la acumulación de grandes cantidades de DNA nuclear parásito sin perjudicar a las funciones celulares y del organismo. Debido a que nuestro libro pone un énfasis especial sobre la biología de los organismos, nuestro repaso de la genética se centra en los genes que tienen funciones claras sobre las funciones celulares y del organismo, aunque estos genes son una pequeña minoría de las secuencias de DNA presentes en los genomas nucleares de los animales. Algunas secuencias de DNA consideradas inútiles para el organismo tienen una variación que es útil en los estudios de genética de poblaciones (p. 126) y de las relaciones evolutivas entre las especies.

Un millar de enfermedades humanas, tales como la fibrosis quística y la enfermedad de Huntington se deben a defectos de un único gen. Se conocen casi 300 enfermedades asociadas a genes. La información desarrollada a partir del conocimiento de las secuencias de los genes implicados puede permitir nuevas pruebas de diagnóstico, tratamientos, posibles estrategias preventivas y avances en la comprensión

molecular de las enfermedades genéticas. Sin embargo, para obtener estos beneficios no es suficiente saber simplemente la secuencia de los aminoácidos codificados por una secuencia de nucleótidos de un gen. El genoma humano es responsable de centenares de miles de proteínas diferentes (*proteoma*). El polipéptido codificado por un gen se puede separar en fragmentos funcionales independientes o asociarse a los polipéptidos citados por otros genes para producir las diversas funciones de la proteína. Muchos científicos se centran ahora en el difícil campo de la *proteómica*: la identificación de todas las proteínas de una célula, de un tejido o de un organismo, la determinación de la forma en que las proteínas interactúan para lograr sus funciones y el conocimiento de las estructuras espaciales de las proteínas.

## FUENTES GENÉTICAS DE VARIACIÓN FENOTÍPICA

La fuerza creativa de la evolución es la selección natural que actúa sobre la variabilidad biológica. Sin variabilidad entre los individuos no existiría adaptación continua a un ambiente cambiante, ni evolución (Capítulo 6). Aunque la selección natural actúa sobre las variaciones fenotípicas de los organismos, estas variaciones fenotípicas en una población que habita en un ambiente particular normalmente se deben a variaciones genotípicas. La conservación de los fenotipos favorecidos por la selección natural aumenta la abundancia en una población de los alelos asociados a los fenotipos favorecidos, lo que conduce a la evolución adaptativa de la población. Mediante este proceso, en una población evolucionan los fenotipos mejor moldeados para el uso de los recursos ambientales; estos fenotipos se conocen como adaptaciones.

Hay varias fuentes genéticas de variabilidad fenotípica, todas las cuales implican mutaciones de genes individuales y la combinación de los alelos resultantes como genes variables en los gametos y cigotos. La segregación independiente de los cromosomas durante la meiosis es un proceso al azar que produce nuevas recombinaciones de cromosomas en los gametos. Además, el sobrecruzamiento cromosómico durante la meiosis permite la recombinación de genes ligados entre cromosomas homólogos, aumentando aún más la variabilidad. La unión al azar de los gametos de ambos progenitores es otra fuente adicional de variación.

La reproducción sexual multiplica la variabilidad y proporciona la diversidad y plasticidad necesarias para que una especie sobreviva a los cambios ambientales. La reproducción sexual, con su secuencia de segregación y recombinación de genes, generación tras generación, es, según el genetista T. Dobzhansky, la "adaptación maestra" que hace que las otras adaptaciones evolutivas sean más fácilmente accesibles.

Aunque la reproducción sexual mezcla y amplifica cualquier diversidad genética que exista en la población, debe haber formas de generar una variación genética *nueva*, lo que se produce como consecuencia de las mutaciones genéticas, las aberraciones cromosómicas y, posiblemente, por la intervención del DNA parásito.

### Mutaciones genéticas

Las mutaciones genéticas son cambios físico-químicos en los genes que alteran la secuencia de bases en el DNA. Las mutaciones se pueden estudiar directamente determinando la secuencia del DNA, e indirectamente a través de sus efectos sobre el fenotipo del organismo, si tales efectos se manifiestan. Algunas mutaciones producen la sustitución de un codón, como por ejemplo en la enfermedad conocida como *anemia falciforme*. Los homocigotos con el alelo para el

carácter falciforme normalmente mueren antes de los 30 años, debido a que la capacidad de sus glóbulos rojos para transportar oxígeno es muy baja, como resultado de la sustitución de un único aminoácido en la secuencia de su hemoglobina. Otras mutaciones pueden implicar la delección de una o más bases o la inserción de bases adicionales en la cadena de DNA. La traducción del mRNA cambiará, produciéndose codones que especifiquen aminoácidos incorrectos y generalmente conducen a que se produzca una proteína no funcional o con una funcionalidad más o menos afectada.

Una vez que un gen ha mutado, indefectiblemente se reproduce en su nueva forma tal como lo hacía antes de mutar. Muchas mutaciones son perjudiciales, otras muchas ni perjudican ni benefician y, a veces, las mutaciones son ventajosas. Estas últimas son de gran importancia para la evolución porque proporcionan nuevas posibilidades sobre las que trabaja la selección natural para llevar a cabo adaptaciones. La selección natural determina qué nuevos alelos merecen sobrevivir; el ambiente impone un proceso de selección que conserva y acumula los alelos beneficiosos y elimina los dañinos.

Cuando un alelo de un gen muta a un nuevo alelo, la nueva forma tiende a ser recesiva y sus efectos suelen estar enmascarados por el otro alelo de la pareja. Tales alelos mutantes sólo pueden expresarse en el fenotipo en homocigosis. Así, una población lleva una reserva de genes recesivos mutantes, algunos de los cuales son letales en condición homocigótica, pero raramente se presentan en dicha condición. La endogamia favorece la formación de homocigotos y aumenta la probabilidad de que los alelos mutantes recesivos se expresen en el fenotipo.

La mayoría de las mutaciones están condenadas a una existencia breve. Sin embargo, hay casos en los que las mutaciones pueden ser perjudiciales o neutras en ciertas condiciones ambientales, y beneficiosas en otras condiciones distintas. El ambiente cambiante de la Tierra ha proporcionado numerosas oportunidades para nuevas combinaciones genéticas y mutaciones, como pone de manifiesto la gran diversidad actual de la vida animal.

### Frecuencia de las mutaciones

Aunque las mutaciones se producen al azar, en loci diferentes prevalecen distintas tasas de mutación. Es más probable que se produzcan algunos tipos de mutación que otros y los genes individuales difieren considerablemente en longitud. Un gen largo (muchos pares de bases) es más susceptible de sufrir una mutación que un gen corto. Así, es posible estimar las tasas medias de mutación espontáneas para diferentes organismos y caracteres.

En términos relativos, los genes son extremadamente estables. En la bien estudiada mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* hay, aproximadamente, una mutación detectable por cada 10 000 loci (tasa del 0.01% por locus y generación). La tasa en el hombre está entre un 1/10 000 a 1/100 000 loci por generación. Si aceptamos esta última cifra, más conservadora, habría que esperar a que un único alelo normal pasase por 100 000 generaciones antes de sufrir una mutación. Sin embargo, como los organismos humanos poseen, aproximadamente, 21 724 loci, alrededor de un tercio de las personas son portadoras de una nueva mutación. De forma semejante, por término medio, un alelo mutante, que se produce continuamente, por término medio, un alelo mutante.

Como la mayoría de las mutaciones son deletéreas, estas estadísticas son cualquier cosa menos optimistas. Afortunadamente, la mayor parte de los genes mutantes son recesivos y no se expresan en los heterocigotos. Sólo unos pocos tienen una frecuencia suficientemente elevada para expresarse en los individuos homocigotos.

## GENÉTICA MOLECULAR DEL CÁNCER

El principal defecto de las células cancerosas es que proliferan de forma incontrolada (**crecimiento neoplásico**). El mecanismo que controla la velocidad de división de las células normales se va degradando de alguna manera y las células cancerosas se multiplican con mucha rapidez, invadiendo otros tejidos del cuerpo. Las células cancerosas se originan a partir de células normales que pierden su restricción para la división y se vuelven, en cierto modo, indiferenciadas (menos especializadas). Por ello, hay muchas clases de cáncer, según el origen de las células fundadoras del tumor. El cambio en muchas células cancerosas, quizás en todas, tiene una base genética, y uno de los principales objetivos de las investigaciones sobre esta enfermedad es el estudio de las alteraciones genéticas que provocan el cáncer.

### Oncogenes y genes supresores de tumores

Ahora se admite que el cáncer es el resultado de cambios genéticos específicos que tienen lugar en un clon particular de células. Estos cambios genéticos incluyen alteraciones en dos tipos de genes: los **oncogenes** y los **genes supresores de tumores**.

Los oncogenes (*Gr.*, *onkos*, bulto, masa, + *genos*, origen) se encuentran normalmente en las células, y en su forma normal se denominan **proto-oncogenes**. Uno de éstos codifica una proteína conocida como **Ras**. La proteína Ras es una guanosina trifosfato (GTPasa) que se encuentra justo bajo la membrana celular. Cuando un receptor de la superficie celular se une a un factor de crecimiento, la proteína Ras se activa y se inicia una cascada de reacciones que conduce a la división celular. La forma oncogénica codifica una proteína que inicia la cascada de la división celular incluso aunque el factor de crecimiento no se haya unido al receptor de la membrana.

## RESUMEN

En los animales con reproducción sexual el material genético se transmite a la descendencia por medio de los gametos (óvulos y espermatozoides) producidos en la meiosis. Cada célula somática de un organismo tiene dos cromosomas de cada tipo (cromosomas homólogos) y por ello es diploide.

En la meiosis se separan los cromosomas homólogos, los centrosómeros no se dividen, y cada célula hija recibe un cromosoma de cada pareja de homólogos replicados con las cromátidas hermanas todavía unidas al centrómero. Al principio de la primera división meiótica, los cromosomas homólogos se juntan lateralmente (sinapsis) formando un bivalente. Los *loci* de los genes de un juego de cromátidas se colocan enfrentados a los *loci* correspondientes de las cromátidas homólogas. Se pueden intercambiar porciones de cromátidas adyacentes (sobrecruzamiento) para producir nuevas combinaciones genéticas. En la segunda división meiótica, los centrómeros se dividen, completando la reducción del número de cromosomas y de la cantidad de DNA. El número diploide se restablece cuando los gametos masculinos y femeninos se unen para formar el cigoto.

En la mayoría de los animales el sexo se determina mediante los cromosomas sexuales, en el hombre, las moscas de la fruta y otros muchos animales, las hembras tienen dos cromosomas X y los machos uno X y otro Y.

Los genes son las entidades unitarias que determinan todas las características de un organismo y son heredadas por los descendien-

tes de los muchos modos en que el DNA celular puede sufrir alteraciones, los tres más importantes son la radiación ionizante, la radiación ultravioleta y las sustancias químicas mutagénicas. La alta energía de la radiación ionizante (rayos X y rayos gamma) provoca la expulsión de los electrones de los átomos en los que incide, lo que produce iones ionizados con electrones desapareados (radicales libres). Los radicales libres (principalmente los del agua) son químicamente muy reactivos y reaccionan con las moléculas en la célula, incluyendo el DNA. Parte del DNA alterado se repara, pero si la reparación es inadecuada, se produce una mutación. La radiación ultravioleta tiene mucha menos energía que la radiación ionizante y no produce radicales libres. Las pirimidinas del DNA la absorben, lo que provoca la formación de enlaces covalentes dobles entre pirimidinas adyacentes. Los mecanismos de reparación de las alteraciones UV también pueden ser incorrectos. Las sustancias químicas mutagénicas reaccionan con las bases del DNA y provocan errores en el apareamiento durante la replicación.

Los productos genéticos de los genes supresores de tumores actúan como controladores de la proliferación celular. Uno de tales productos se denomina **p53** (de "proteína 53 kilodalton", en referencia a su peso molecular). Las mutaciones en el gen que codifica la p53 se presentan, aproximadamente, en la mitad de los 6.5 millones de casos de cáncer que se diagnostican cada año en el hombre. La p53 normal desempeña varias funciones importantes, según las circunstancias de la célula. Puede desencadenar la apoptosis (p. 55), actuar como activador o represor de la transcripción (activar o desactivar genes), controlar el paso de la fase G<sub>1</sub> a la S en el ciclo celular, y provocar la reparación del DNA dañado. Muchas de las mutaciones conocidas de la p53 están relacionadas con su unión al DNA y, por tanto, con su función.

Los genes de los progenitores. Las variantes alélicas de los genes pueden ser dominantes, recesivas o intermedias, un alelo recesivo en un genotipo heterocigótico no se expresará en el fenotipo, ya que para expresarse necesita encontrarse en homocigosis. En un cruce monohíbrido que afecte a un alelo dominante y a su alelo recesivo (ambos progenitores homocigóticos), la generación F<sub>1</sub> será toda heterocigótica, mientras que los genotipos de la F<sub>2</sub> aparecerán en una proporción 1:2:1, y los fenotipos en una proporción 3:1. Este resultado demuestra la ley de Mendel de la segregación. En la herencia intermedia, los heterocigóticos muestran fenotipos intermedios entre los fenotipos homocigóticos o, a veces, muestran un fenotipo diferente, con las correspondientes alteraciones de la proporción fenotípica.

Los cruce dihíbridos (en los que los genes de los dos caracteres se encuentran en distintos pares de cromosomas homólogos) demuestran la ley de Mendel de la segregación independiente, y las proporciones fenotípicas serán 9:3:3:1 con alelos dominantes y recesivos para cada gen. Las proporciones esperadas en los cruces para dos o más caracteres se calculan de acuerdo con las leyes de la probabilidad.

En una población, los genes pueden tener dos o más alelos, y las diferentes combinaciones de alelos pueden producir diversos efectos fenotípicos. Los alelos de genes pueden interactuar para producir un fenotipo, como ocurre en la herencia poligénica y la epistasia, en las que un gen afecta a la expresión de otro gen.

Un gen en el cromosoma X muestra herencia ligada al sexo y producirá un efecto en los machos, incluso cuando el alelo recesivo está presente, debido a que el cromosoma Y no lleva el alelo corres-

pondiente. Todos los genes de un cromosoma autosómico dado están ligados y sus variantes no se segregan independientemente a no ser que se encuentren muy distanciados entre sí sobre el cromosoma, de tal forma que se produce sobrecruzamiento entre ellos casi en cada meiosis. El sobrecruzamiento aumenta la cantidad de recombinación genética en una población.

Ocasionalmente, en la meiosis no se produce la disyunción de uno de los cromosomas homólogos y uno de los gametos acaba con un cromosoma de más y el otro con un cromosoma de menos. Los cigotos resultantes normalmente no sobreviven; las personas con 2n + 1 cromosomas algunas veces pueden vivir, pero nacen con serias deficiencias, como en el caso del síndrome de Down.

Los ácidos nucleicos de las células son DNA y RNA, que son grandes polímeros de nucleótidos, cada uno de ellos formado por una base nitrogenada, un azúcar pentoso y un grupo fosfato. Las bases nitrogenadas en el DNA son adenina (A), guanina (G), timina (T) y citosina (C), y las del RNA son las mismas excepto en que el uracilo (U) sustituye a la timina. El DNA es una molécula helicoidal de doble cadena en la que las bases se dirigen unas hacia otras desde un extremo del azúcar fosfato. A siempre se empareja con T y G lo hace siempre con C. Las cadenas son antiparalelas y complementarias, y se mantienen unidas mediante enlaces de hidrógeno entre las bases apareadas. En la replicación del DNA las cadenas se separan y la enzima DNA polimerasa sintetiza una cadena nueva a lo largo de cada cadena parental, utilizándola como molde.

Un gen puede codificar un RNA ribosómico (rRNA), un RNA de transferencia (tRNA), o un RNA mensajero (mRNA); un gen de este último tipo especifica una secuencia de aminoácidos en un polipéptido (hipótesis un gen un polipéptido). En el mRNA cada triplete de tres bases especifica un aminoácido concreto.

Las proteínas se sintetizan por transcripción del DNA en la secuencia de bases de una molécula de RNA mensajero (mRNA), que funciona junto con los ribosomas (que contienen RNA ribosómico [rRNA] y proteínas) y RNA de transferencia (tRNA). Los ribosomas se unen a la cadena de mRNA y se mueven a lo largo de ella, ensamblando la secuencia de aminoácidos de la proteína. Cada aminoácido es colocado en posición para su ensamblaje por una molécula de tRNA que, a su vez, lleva a una secuencia de bases (anticódon) complementaria al codón correspondiente en el mRNA. En el DNA nuclear eucariótico la secuencia de bases de DNA que codifica los

aminoácidos de una proteína (exón) está interrumpida por secuencias intercalares (intrones). Los intrones se eliminan del mRNA antes de que éste abandone el núcleo y la proteína se sintetiza en el citoplasma.

Los genes, y la síntesis de los productos de los que son responsables, deben estar regulados: activados o inhibidos en respuesta a condiciones ambientales cambiantes o a la diferenciación celular. La regulación génica en los eucariotes se produce a varios niveles, y el control de la transcripción es particularmente importante como medio de regulación.

Los modernos métodos de genética molecular han hecho que se produzcan avances espectaculares. Las endonucleasas de restricción encienden el DNA en secuencias específicas de bases y los DNA trociscos de diferentes fuentes se pueden volver a ensamblar para formar DNA recombinante. Combinando DNA de mamífero con DNA de plásmidos o vírico se puede introducir un gen de mamífero dentro de bacterias que multiplican y producen muchas copias del gen del mamífero. La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) se puede utilizar para clonar genes específicos siempre que se conozca la secuencia de bases de pequeños fragmentos del DNA a ambos lados de ese gen. En el año 2001 se publicó un borrador de la secuencia del genoma humano. Entre los muchos resultados interesantes que se han obtenido en estas investigaciones se puede destacar que ahora se calcula que en el hombre hay 21 724 genes, un número sensiblemente inferior al previamente estimado de 100 000 genes. Estos genes son los responsables de los cientos de miles de proteínas presentes en una célula típica.

Una mutación es una alteración físicoquímica de las bases del DNA, que puede cambiar el efecto fenotípico de un gen. Aunque raras y normalmente perjudiciales para la supervivencia o la reproducción de un organismo, en algunas ocasiones las mutaciones son beneficiosas y pueden ir acumulándose en las poblaciones por selección natural.

El cáncer (crecimiento neoplásico) se debe a una serie de alteraciones genéticas en un clon de células que permiten la proliferación incontrolada de dichas células. Los oncogenes (como el gen que codifica la proteína Ras) y la inactivación de genes supresores de tumores (como el que codifica la proteína p53) están relacionados con muchos tipos de cáncer.

## CUESTIONARIO

- ¿Cuál es la relación entre cromosomas homólogos, copias de un gen y alelo?
- Describe o esquematice la secuencia de sucesos de la meiosis (en ambas divisiones).
- ¿Cómo se designan los cromosomas sexuales en los machos de las chinchillas, en el hombre y en las mariposas?
- ¿En qué difieren los mecanismos cromosómicos de determinación del sexo en los tres taxones de la pregunta 3?
- Construya, mediante cuadros de Punnett, los cruces entre individuos con los siguientes genotipos: A/a × A/a, A/a × B/b × A/a × B/b.
- Exprese brevemente las leyes de Mendel de la segregación y de la segregación independiente.
- Suponiendo que los ojos pardos (P) son dominantes sobre los ojos azules (p), determine el genotipo de los individuos que se citan a continuación: el hijo, de ojos azules, de una pareja de ojos pardos, se casa con una mujer de ojos pardos cuya madre es de ojos pardos y cuyo padre tiene ojos azules. El hijo de ambos es de ojos azules.
- Teniendo en cuenta que el color rojo (R) en las flores del *Ipomoea* de noche actúa con dominancia incompleta sobre el blanco (r). Indique el genotipo de los gametos producidos por cada progenitor y el color de las flores de la descendencia en los siguientes cruces: R/R' × R/R', R'/R' × R'/R', R/R' × R/R', R/R' × R'/R'.
- Un ratón pardo macho se cruza con dos hembras negras. Tras varias camadas, la primera hembra ha producido 48 ratones negros y la segunda 14 negros y 11 pardos. ¿Podría deducir el patrón hereditario para el color del pelaje y los genotipos de los padres?
- En las cobayas, el pelaje rizado (R) es dominante sobre el pelaje liso (r), y el pelaje negro (N) es dominante sobre el blanco (n). Si una cobaya homocigótica de pelaje negro rizado se cruza con una homocigótica de pelaje blanco liso, deduzca el aspecto de lo siguiente: la F<sub>1</sub>, la F<sub>2</sub>. La descendencia de la F<sub>2</sub> cruzada con un progenitor de pelaje blanco liso, la descendencia de la F<sub>2</sub> cruzada con un progenitor de pelaje negro rizado.

11. Suponiendo que en el hombre la condición de ser diestro (*D*) fuese genéticamente dominante sobre la de ser zurdo (*d*) y que los ojos pardos (*P*) fuesen genéticamente dominantes sobre los azules (*p*). Un hombre diestro y con los ojos azules se casa con una mujer diestra de ojos pardos. Sus dos hijos son (1) diestro con ojos azules y (2) zurdo de ojos pardos. El hombre se casa de nuevo y esta vez la mujer es diestra y de ojos pardos. Tienen diez hijos, todos diestros y de ojos pardos. ¿Cuáles son los probables genotipos del hombre y de sus dos esposas?
12. En *Drosophila melanogaster*, los ojos rojos son dominantes sobre los blancos y las variantes para estas características se encuentran en el cromosoma X. Las alas vestigiales (*v*) son recesivas con respecto a las alas normales (*V*), lo que se debe a un gen autosómico. ¿Cuál será el aspecto de los descendientes en los siguientes cruces:  $X^R X^r V/v \times X^R Y V/v$ ,  $X^r X^r V/v \times X^R Y V/v$ .
13. El daltonismo (ceguera para los colores) es un carácter recesivo situado en el cromosoma X. Un hombre y una mujer con visión normal tienen la siguiente descendencia: una hija con visión normal que tiene un hijo daltonico y un hijo con visión normal; otra hija con visión normal que tiene seis hijos con visión normal; y un hijo daltonico que tiene una hija con visión normal. ¿Cuáles son los probables genotipos de todos los individuos?
14. Distinguir lo siguiente: euploidia, aneuploidia y poliploidia; monosomía y trisomía.
15. Nombre las purinas y las pirimidinas del DNA y explique

- cómo se emparejan entre sí en la doble hélice. ¿Cuáles son las purinas y las pirimidinas del RNA y cuáles son sus complementarias en el DNA?
16. Explique cómo se replica el DNA.
17. ¿Por qué no es posible que un codón sólo esté formado por dos bases?
18. Explique la transcripción y el procesamiento del mRNA en el núcleo.
19. Explique el papel del mRNA, del tRNA y del rRNA en la síntesis de un polipéptido.
20. ¿Cuáles son las cuatro formas de regulación de los genes en los eucariontes?
21. En la genética molecular moderna, ¿qué es el DNA recombinante y cómo se prepara?
22. Cite tres fuentes de recombinación genética que contribuyan a la variación fenotípica.
23. Diferencie proto-oncogén y oncogén. Describa dos mecanismos por los que los cambios genéticos puedan producir cáncer.
24. ¿Qué son las proteínas Ras y p53? ¿Cómo podrían contribuir al desarrollo del cáncer las mutaciones en los genes que codifican estas proteínas?
25. Indique los pasos fundamentales del método de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR).
26. Se ha publicado un borrador de la secuencia del genoma humano. ¿Qué observaciones interesantes se pueden extraer a partir de los resultados obtenidos? ¿Qué posibles beneficios se pueden obtener? ¿Qué es el proteoma?

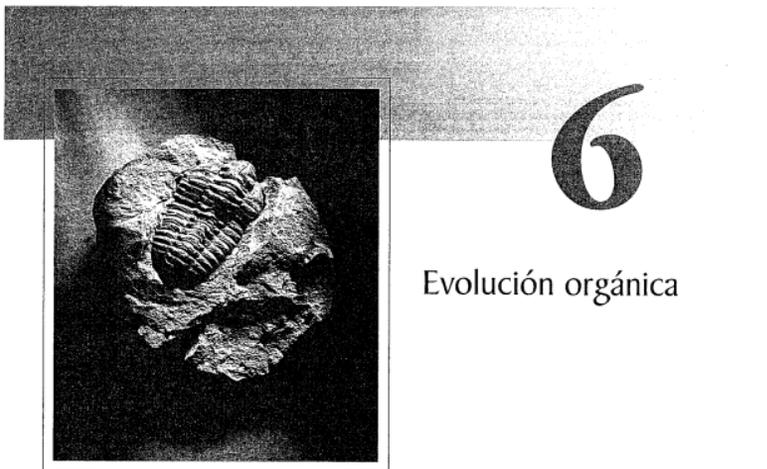
## BIBLIOGRAFÍA

- Burt, A., and R. Trivers. 2006. Genes in conflict: the biology of selfish genetic elements. Cambridge, Massachusetts, Belknap Press of Harvard Univ. Press. Una discusión a fondo sobre los medios por los que algunos genes adquieren la capacidad de promover su propia transmisión o suprimir a las de los demás.
- Conroy, J. S., and M. Lynch. 2000. The evolutionary fate and consequences of duplicate genes. *Science* **290**:1151-1155. Las duplicaciones de los genes son una fuente importante de la variación genética.
- Darwin, K. 2001. Cracking the genome: inside the race to unlock human DNA. Craig Venter, Francis Collins, James Watson, and the story of the greatest scientific discovery of our time. New York, The Free Press. Historia de la fascinante competencia entre Human Genome Sequencing Project y Celera Genomics de Craig Venter. Por supuesto, el genoma no será "descubierto" hasta que se describa su significación, y esto es lo más grande.
- Dhaon, B. 2000. Functional genomics. *Nature* **405**:519. Introducción a varios artículos sobre la genómica funcional.
- Ezzeil, C. 2002. Proteins rule. *Sci. Am.* **286**:40-47 (April). Una excelente explicación del estado actual y los problemas de la proteómica.
- Furter, P. A., A. Kasperk, E. Birney, J. C. Mullikin, R. Wooster, and M. S. Stratton. 2001. Cancer and genomics. *Nature* **409**:850-852. Una buena lista de los genes del cáncer.
- Greifith, A. J., S. R. Wessler, R. C. Lewontin, W. M. Gelbart, D. T. Suzuki and J. H. Miller. 2005. Introduction to genetic analysis, ed. B. New York, W. H. Freeman & Company. Un buen tratado actualizado de genética general.
- Harwell, L. H., L. Hood, M. L. Goldberg, A. E. Reynolds, L. M. Silver, and R. C. Vees. 2004. Genomics: from genes to genomes, ed. 2. Boston, Massachusetts, McGraw-Hill Higher Education. Un tratado bueno y actualizado de genética y genómica.

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanjp214e](http://www.mhhe.com/hickmanjp214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

- Jimenez-Sanchez, G., B. Cháldi, and D. Valle. 2001. Human disease genes. *Nature* **409**:853-855. Encontraron una "sorprendiente correlación entre la función del producto de un gen y las características de la enfermedad..."
- Lewin, B. 2004. Genes VIII. Upper Saddle River, New Jersey, Pearson/Prentice Hall. Libro de forma cuidadosa y actualizada la biología molecular de los genes.
- Marge, E. J., and A. P. Marge. 1999. Basic human genetics, ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. Un texto de introducción, de lectura sencilla, que se concentra en la genética de las especies animales de mayor interés para la mayoría de nosotros.
- Mullis, K. B. 1990. The unusual origin of the polymerase chain reaction. *Sci. Am.* **262**:56-65 (Apr.). Cómo el autor tuvo la idea de la producción simple de copias ultrarrápidas de DNA mientras conducía por las montañas de California.
- Pensil, E. 2000. Genomics comes of age. *Science* **290**:2220-2221. La determinación de los genomas de diversos organismos fue "el descubrimiento del año".
- Roberts, L. 2001. A history of the Human Genome Project. *Science* **291**:chart. Todos los descubrimientos importantes desde la doble hélice al genoma completo (1953-2001). Tiene un buen gráfico.
- The International Human Genome Mapping Consortium. 2001. A physical map of the human genome. *Nature* **409**:934-941. El borrador de la secuencia publicado por el consorcio de financiación pública.
- Venter, J. C., M. D. Adams, E. W. Myers, P. W. Li, R. J. Muzil, and 265 others. 2001. The sequence of the human genome. *Science* **291**:1304-1351. El borrador de la secuencia publicado por Celera Genomics y colaboradores.
- Watson, J. D., and A. Berry. 2003. DNA: the secret of life. New York, Alfred A. Knopf. Un emocionante relato de la historia y las sucs de la genética.



Un trilobites fósil en una roca del Paleozoico.

## Evolución orgánica

### Un legado de cambio

La historia de la vida es un legado de cambio perpetuo. A pesar de la aparente permanencia del mundo natural, el estado de cambio caracteriza a todas las cosas, en la Tierra y en el Universo. Los estratos geológicos registran el cambio histórico irreversible que denominamos evolución. Innumerables clases de animales y plantas han florecido y desaparecido, dejando tras de sí un imperfecto registro fósil de su existencia. Muchas, pero no todas, han dejado descendientes que se les asemejan en cierta medida.

Los cambios vitales se perciben y miden de muchas maneras. En una escala temporal a corto plazo, vemos cambios en las frecuencias de las variantes genéticas dentro de las poblaciones. Los cambios evolutivos en las frecuencias relativas de mariposas claras y oscuras se observaron dentro del lapso de tiempo de una vida humana, en entornos contaminados de la Inglaterra industrializada. La formación de nuevas especies y los importantes cambios en el aspecto de los organismos en escalas de tiempo más amplias,

como se observa en la diversificación evolutiva de las aves de Hawái, precisan de escalas temporales mayores, que cubren entre 100 000 y 1 millón de años. Las principales tendencias evolutivas y las extinciones periódicas masivas se aprecian en escalas temporales aún mayores, que abarcan decenas de millones de años. El registro fósil de los caballos a lo largo de los pasados 50 millones de años muestra una serie de especies diferentes que reemplazan a otras más antiguas a través del tiempo, para finalizar con los caballos que conocemos hoy en día. El registro fósil de los invertebrados marinos nos muestra una serie de extinciones en masa separadas por intervalos de aproximadamente 26 millones de años.

Ya que cada rasgo de la vida, tal como lo conocemos hoy, es el producto de un proceso evolutivo, los biólogos consideran a la evolución orgánica como la piedra angular de todo conocimiento biológico.

En el Capítulo 1 se presentó la teoría evolutiva de Darwin como el paradigma dominante que guía la biología. Charles Robert Darwin y Alfred Russel Wallace (Figura 6-1) fueron los primeros en establecer la evolución como una poderosa teoría científica. Hoy en día, la realidad de la evolución orgánica sólo puede negarse si se traspan los límites de la razón. Como escribió el notable biólogo inglés Sir Julian Huxley, "Charles Darwin llevó a cabo la mayor de las revoluciones del pensamiento humano, mayor que la de Einstein, la de Freud o incluso la de Newton, al establecer el hecho de la evolución orgánica y descubrir simultáneamente su mecanismo". La teoría de Darwin nos permite comprender tanto la genética de las poblaciones como el registro fósil, sin embargo, Darwin y Wallace no fueron los primeros en considerar la idea básica de la evolución orgánica, que tiene una historia mucho más antigua. Revisaremos el desarrollo histórico de las ideas sobre la evolución tal y como condujeron al darwinismo, las pruebas que lo confirman y los cambios teóricos que han desmenuado en nuestra moderna teoría científica de la evolución.

## ORÍGENES DE LA TEORÍA EVOLUTIVA DE DARWIN

### Ideas evolutivas predarwinistas

Antes del siglo XVIII, las especulaciones sobre el origen de las especies estaban basadas en mitos y supersticiones, sin nada parecido a una teoría científicamente comprobable. Los mitos creacionistas contemplaban el mundo como una entidad invariable tras su creación. No obstante, algunos pensadores se aproximaron a la idea de que la naturaleza tiene una larga historia de cambio perpetuo e irreversible.

Los primeros filósofos griegos, principalmente Xenófanes, Empédocles y Aristóteles, desarrollaron una idea primaria de cambio

evolutivo. Reconocieron a los fósiles como restos de una vida anterior, que creyeron destruida por una catástrofe natural. A pesar de su inquietud intelectual, los griegos no establecieron un concepto evolutivo, y la idea fue declinando ya antes del advenimiento de la cristiandad. Las oportunidades para el pensamiento evolutivo se vieron aún más restringidas al imponerse la versión bíblica de la creación del mundo como dogma de fe. El arzobispo James Ussher, a mediados del siglo XVII, fijó el año 4004 a.C. como origen de la vida. Los puntos de vista evolutivos fueron considerados como revolucionarios y heréticos, pero se resistieron a desaparecer. El naturalista francés Georges Louis Buffon (1707-1788) remarcó la influencia del ambiente en las modificaciones de los tipos animales. También amplió la edad de la Tierra hasta 70 000 años.

### El lamarckismo: la primera explicación científica de la evolución

La primera explicación coherente de la evolución se debe al naturalista francés Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829; Figura 6-2) en 1809, el año del nacimiento de Darwin. Estableció el primer marco convincente para la idea de que los fósiles eran restos de animales extintos. El mecanismo evolutivo propuesto por Lamarck, la **herencia de los caracteres adquiridos**, era sorprendentemente simple: los organismos, al tratar de ajustarse a las exigencias de su entorno, adquieren adaptaciones que transmiten genéticamente a su descendencia. De acuerdo con Lamarck, la jirafa desarrolló su largo cuello porque sus antecesores lo fueron alargando al estirarse para obtener alimento, legando consecuentemente a su descendencia cuellos cada vez más largos. A lo largo de muchas generaciones, estos cambios se fueron acumulando hasta dar lugar al cuello de las jirafas actuales.

Actualmente, el concepto de Lamarck de la evolución se califica de **transformista**, al suponer que conforme los organismos individuales cambian o transforman sus características mediante el uso y el desuso, la herencia realiza los ajustes necesarios para que se produzca la evolución. Hoy en día se rechazan las teorías transformistas, ya que los estudios genéticos demuestran que los rasgos adquiridos por un organismo durante su vida, como una musculatura más fuerte, no pasan a su descendencia. La teoría evolutiva de Darwin difiere de la de Lamarck en que está basada en la **variabilidad** y se fundamenta en la distribución de la variación genética en las poblaciones. El cambio evolutivo se produce por las distintas capacidades de supervivencia y reproducción de organismos con rasgos hereditarios diferentes, no por la transmisión genética de caracteres adquiridos.

### Charles Lyell y el uniformismo

El geólogo Sir Charles Lyell (1797-1875; Figura 6-3) estableció en sus *Principios de Geología* (1830-1833) el concepto del uniformismo. El **uniformismo** comprende dos importantes principios que guían el estudio científico de la naturaleza: (1) que las leyes físicas y químicas permanecen invariables a lo largo de la historia de la Tierra, y (2) que los sucesos geológicos pasados se produjeron a causa de fenómenos naturales que podemos observar en acción hoy en día. Lyell mostró que las fuerzas naturales, actuando durante inmensos periodos, podían explicar la formación de rocas fosilíferas. Sus estudios



Figura 6-2

Jean Baptiste de Lamarck (1744-1829), naturalista francés que desarrolló la primera explicación científica sobre la evolución. La hipótesis de Lamarck de que la evolución procede mediante la herencia de los caracteres adquiridos ha sido rechazada y sustituida por las teorías neodarwinistas.



Figura 6-3

Sir Charles Lyell (1797-1875), geólogo inglés y amigo de Darwin. Su libro *Principios de Geología* tuvo gran influencia sobre Darwin en su formación. Esta fotografía se realizó hacia 1856.

geológicos le condujeron a la conclusión de que la edad de la Tierra debía contarse en millones de años. Estos principios resultaron fundamentales para desacreditar las explicaciones milagrosas y sobrenaturales sobre la historia de la naturaleza y sustituirlos con argumentaciones científicas. Lyell también puso de manifiesto el carácter gradual de los cambios geológicos a lo largo del tiempo, y además argumentó que tales cambios geológicos no tienen una tendencia inherente a producirse en una dirección determinada. Ambas ideas dejaron profundas huellas en la teoría evolutiva de Darwin

### El gran viaje de Darwin

"Tras dos intentos fallidos por fuertes galernas del sudoeste, el navío de su Majestad *Beagle*, un bergantín de diez cañones bajo el mando del capitán FitzRoy, de la *Royal Navy*, partió de Devonport el 27 de Diciembre de 1831. Así comienza el relato de Charles Darwin de su viaje de cinco años en el *Beagle* alrededor del mundo (Figura 6-4). Se había pedido a Darwin, que todavía no había cumplido los 23 años de edad, que acompañara al capitán FitzRoy a bordo del *Beagle*, un pequeño barco de sólo 90 pies (unos 30 m) de longitud que



A B

Figura 6-1

Fundadores de la teoría de la selección natural. A, Charles Robert Darwin (1809-1882), en 1881, un año antes de su muerte. B, Alfred Russel Wallace (1823-1913), en 1895. Darwin y Wallace llegaron independientemente a la misma teoría. Una carta y un ensayo que Wallace envió a Darwin en 1858 impulsaron a éste a escribir el *Origen de las Especies*, publicado en 1859.



Figura 6-4

El viaje del *H.M.S. Beagle*, de cinco años de duración.

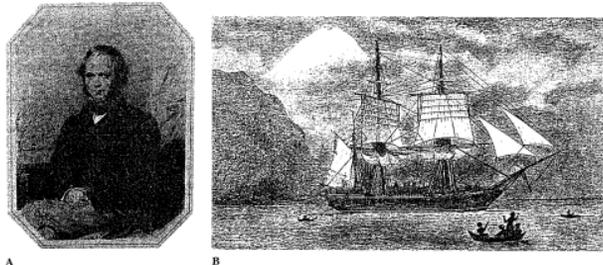


Figura 6-5

Charles Darwin y el H.M.S. *Beagle*. A, Darwin en 1840, cuatro años después de que el *Beagle* volviera a Inglaterra y uno tras su matrimonio con su prima, Emma Wedgwood. B, El H.M.S. *Beagle* navega en el Canal del Beagle, Tierra del Fuego, en el extremo sur de Sudamérica en 1833. La acuarela fue pintada por Conrad Martens, uno de los dos artistas oficiales durante el viaje del *Beagle*.

iba a partir hacia un extenso viaje de exploración por Sudamérica y el océano Pacífico (Figura 6-5). Fue el comienzo del viaje científico más importante del siglo XIX.

Durante el viaje (1831 - 1836), Darwin soportó constantes mareos y la variable compañía del capitán FitzRoy; sin embargo, su juvenil fuerza física y su previo adiestramiento como naturalista le hacían estar bien preparado para su trabajo. El *Beagle* hizo repetidas paradas a lo largo de las costas de Sudamérica y las regiones adyacentes, donde Darwin recogió abundantes muestras e hizo numerosas observaciones sobre la fauna y flora de estas regiones. Desenterró muchos fósiles de animales extinguidos hace mucho tiempo y se percató de la semejanza entre los fósiles de las pampas de Sudamérica y los conocidos fósiles norteamericanos. En los Andes encontró conchas marinas en rocas a más de 4000 m de altitud. Sufrió la experiencia de un fuerte terremoto y contempló los torrenes de montaña que escabelladamente desnudaban la tierra. Estas observaciones, junto con la lectura de *Principios de Geología* de Lyell durante el viaje, reforzaron su convicción de que las fuerzas naturales podían explicar las características geográficas de la Tierra.

A mediados de septiembre de 1835, el *Beagle* llegó a las Islas Galápagos, un archipiélago volcánico situado sobre el ecuador a 600 millas al oeste de Ecuador (Figura 6-6). La fama de las islas radica en su posición aislada en el océano y en su superficie, volcánica y rugosa. Rodeadas por corrientes caprichosas, con costas de lava retorcida y arbustos esqueléticos achicharrados por el sol ecuatorial, casi desprovistas de vegetación, habitadas por extraños reptiles y convicts del gobierno de Ecuador, las islas tenían pocos admiradores entre los marineros. A mediados del siglo XVII ya eran conocidas por los españoles como islas Galápagos. Las tortugas gigantes, utilizadas como alimento primero por los bucaneros y más tarde por balleneros y barcos mercantes y de guerra tanto ingleses como estadounidenses, constituían la principal atracción de las islas. Cuando Darwin visitó las Galápagos, las tortugas ya habían sido fuertemente explotadas.

Durante la visita de cinco semanas del *Beagle* a las Galápagos, Darwin documentó el carácter único de las plantas y los animales de

las Galápagos, como las tortugas gigantes, las iguanas marinas, los simonotes y los pinzones. Más tarde, Darwin describirá estas observaciones como "el origen de todas mis ideas".

Darwin se vio sorprendido por el hecho de que, aunque las islas Galápagos y las islas de Cabo Verde (visitadas previamente durante el viaje del *Beagle*) tenían clima y topografía similares, las plantas y animales de las islas africanas de Cabo Verde (visitadas previamente durante el viaje del *Beagle*) tenían clima y topografía similares, las plantas y animales de las formas africanas de las Islas de Cabo Verde. Cada isla de las Galápagos albergaba a menudo una especie característica, relacionada con las formas de otras islas del archipiélago. En resumen, la vida de las Galápagos debía haberse originado en el continente sudamericano y después haber sufrido modificaciones según las diversas condiciones ambientales de las distintas islas. Concluyó que las formas de vida no eran ni creadas por el poder divino ni inmutables, de hecho, eran el resultado de un proceso de evolución.

El 2 de Octubre de 1836, el *Beagle* volvió a Inglaterra, donde Darwin llevó a cabo el resto de su trabajo científico (Figura 6-7). La



Figura 6-6

Las islas Galápagos vistas desde el borde del cráter de un volcán.



Figura 6-7

Estudio de Darwin en Down House, Kent (Inglaterra). Hoy se conserva casi exactamente como estaba cuando Darwin escribió el *Origen de las Especies*.

mayor parte del cuantioso material recogido por Darwin le había precedido, al igual que casi todas sus anotaciones y diarios durante la travesía. El diario de Darwin, publicado a los 3 años del regreso del *Beagle*, constituyó un éxito inmediato, que necesitó dos reimpressiones adicionales durante el primer año. Darwin revisó posteriormente su diario, que tituló *El viaje del Beagle*, uno de los libros de viaje más populares de todos los tiempos.

El principal producto del viaje de Darwin, su teoría de la evolución, se fue desarrollando durante más de 20 años tras el regreso del *Beagle*. En 1838 "comenzó a leer por entretenimiento" un ensayo sobre poblaciones de T. R. Malthus (1766 - 1834), que establecía que las poblaciones de animales y plantas, incluidas las humanas, tendían a aumentar más allá de la capacidad del entorno para mantenerlas. Darwin ya había recopilado información sobre la selección artificial de animales domésticos por el hombre y estaba especialmente fascinado por las razas de palomas de concurso. Muchas de estas razas difieren tanto en aspecto y comportamiento que se habrían considerado como especies distintas de haberse encontrado en la naturaleza, aunque todas ellas derivan de una única especie silvestre, la paloma *Columba livia*. Tras leer el artículo de Malthus, Darwin comprendió que un proceso de selección en la naturaleza, una "lucha por la existencia" debida a la sobrepoblación, podía ser una fuerza poderosa para la evolución de las especies salvajes.

Darwin dejó que la idea se desarrollase en su mente hasta que la plasmó en un ensayo en 1844, aún sin publicar. Finalmente, en 1856 comenzó a reorganizar su enorme cantidad de datos en un trabajo sobre el origen de las especies. Esperaba escribir cuatro volúmenes, una obra muy grande, "tan perfecta como sea capaz". Sin embargo, sus planes iban a dar un giro inesperado.

En 1858, recibió un manuscrito de Alfred Russel Wallace (1823 - 1913), un naturalista inglés afincado en Malasia con el que mantenía correspondencia. Darwin quedó sorprendido al ver que, en unas pocas páginas, Wallace resumía los principales puntos de la teoría de la selección natural en la que él llevaba trabajando más de dos décadas. En lugar de retener su propio trabajo en favor de Wallace, como tenía intención de hacer, Darwin fue persuadido por dos íntimos amigos, el geólogo Lyell y el botánico Hooker, para publicar sus opiniones en una breve comunicación que aparecería junto con el trabajo de Wallace

en el *Journal of the Linnean Society*. Parte de ambos trabajos fueron leídos ante una escéptica audiencia el 1 de Julio de 1858.

Durante el año siguiente, Darwin trabajó intensamente en la preparación de un "resumen" de la obra original en cuatro volúmenes. Éste se publicó en noviembre de 1859, con el título *Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la conservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida*. ¡Las 1250 copias de la primera tirada se vendieron el primer día! El libro generó de forma instantánea una tormenta que nunca se ha calmado por completo. Las ideas de Darwin iban a tener extraordinarias consecuencias sobre las creencias científicas y religiosas, y permanecerían entre los mayores logros intelectuales de todos los tiempos.

"Allí donde me he equivocado, o donde mi trabajo ha resultado imperfecto, y cuando he sido ardentemente criticado, incluso cuando me han adulado, todo lo cual me mortifica, mi mayor consuelo ha sido decirme a mí mismo miles de veces que 'he trabajado tan duramente y tan bien como he sido capaz, y nadie puede hacer más que eso.' Charles Darwin, en su autobiografía, 1876.

Una vez desechara la cautela de Darwin con la publicación del *Origen de las especies*, comenzó un período increíblemente productivo de desarrollo del pensamiento evolutivo durante los siguientes 23 años, produciendo libro tras libro.\* Darwin murió el 19 de abril de 1882 y fue enterrado en la abadía de Westminster. El pequeño *Beagle* ya había desaparecido; fue retirado en 1870 y vendido como chatarra.

## LAS PRUEBAS DE LA TEORÍA EVOLUTIVA DE DARWIN

### Cambio perpetuo

La principal premisa que subyace a la evolución darwiniana es que el mundo vivo no es ni constante ni perpetuamente cíclico, sino que está siempre cambiando. El cambio perpetuo en la forma y en la diversidad de la vida animal a lo largo de sus 600 ó 700 millones de años de historia se puede ver de forma directa en el registro fósil. Un fósil es el resto de vida pasada descubierta en la corteza terrestre (Figura 6-8). Algunos fósiles son restos completos (manos e insectos en ámbar), partes duras (dientes o huesos), o partes esqueléticas y petrificadas, infiltradas por sílice u otros minerales (ostracodermos y moluscos). Otros fósiles están constituidos por moldes, impresiones, huellas y excrementos (coprolitos). Además de documentar la evolución de los organismos, los fósiles revelan profundos cambios en el ambiente terrestre, incluyendo las principales variaciones en la distribución de mares y continentes. El registro completo del pasado queda fuera de nuestro alcance debido a que muchos organismos no fosilizan; pero a pesar de ello, el descaramiento de nuevos restos y la reinterpretación de los ya conocidos incrementan nuestro conocimiento de cómo la vida y la diversidad animales han cambiado a lo largo del tiempo geológico.

\* (N. del T.) Recientemente se ha publicado una versión española de estos textos y los ensayos previos de Darwin, junto con un extenso estudio introductorio. Charles Darwin y Alfred Russel Wallace. La Teoría de la Evolución de las Especies. Edición de Fernando Paros. Barcelona: Crítica, 2006.

Los restos fósiles pueden incluir en raras ocasiones tejidos blandos tan bien conservados que se pueden observar incluso orgánulos celulares reconocibles en el microscopio electrónico. Frecuentemente, los insectos se pueden encontrar en ámbar, la resina fosilizada de ciertos árboles. Un estudio de una mosca conservada en ámbar de hace 40 millones de años reveló estructuras correspondientes a fibras musculares, núcleos, ribosomas, gotas de lípidos, retículo endoplásmico y mitocondrias (Figura 6-8D). Este caso extremo de conservación se ha producido probablemente porque se difundieron sustancias químicas de la savia de la planta en los tejidos del insecto embalsamado.

### Interpretando el registro fósil

El registro fósil es incompleto porque la conservación es selectiva. Ciertas partes del esqueleto de los vertebrados y las conchas u otras estructuras duras de los invertebrados proporcionan los mejores restos (Figura 6-8). Los animales de cuerpo blando, como las medusas y la mayoría de los gusanos, sólo fosilizan bajo condiciones muy especiales, como las que formaron los depósitos de equistos de Burgess (*Burgess Shale*) en la Columbia Británica (Figura 6-9). Condiciones excepcionalmente favorables para la fosilización dieron lugar al lecho fosilífero precámbrico del sur de Australia, los pozos de asfalto de Rancho La Brea (Hancock Park, Los Ángeles), los grandes yacimientos de dinosaurios (Alberta, Canadá, y Jensen, Utah; Figura 6-10) y las provincias chinas de Yunnan y Liaoning.

Los fósiles se disponen en capas estratificadas, con nuevos depósitos formándose sobre los más antiguos. Si no sufren alteraciones, lo que es raro, se produce una secuencia en la que la edad de los fósiles es proporcional a la profundidad del estrato en el que se encuentran. Hay fósiles característicos que sirven para identificar determinadas capas. Ciertos invertebrados marinos fósiles, ampliamente distribui-

dos, como diversos foraminíferos (p. 242) y equinodermos (p. 472), son tan excelentes indicadores de períodos geológicos específicos que se denominan "fósiles guía". Por desgracia, los estratos están muchas veces volcados, plegados, o muestran roturas (fallas). Los depósitos antiguos, expuestos a la erosión, pueden cubrirse con nuevos estratos en un plano diferente. Cuando están expuestas a enormes presiones o al calor, las rocas sedimentarias estratificadas se metamorfosean en cuarcita, pizarra o mármol, lo que destruye los fósiles.

En la Figura 6-11 se muestra la estratigrafía de dos grandes grupos de antilopos africanos y su interpretación evolutiva. Las especies de este grupo se identifican por sus tamaños respectivos y por la forma de su cornamenta, rasgos fundamentales en su registro fósil. Las líneas verticales continuas de la Figura 6-11 señalan la distribución temporal de las especies determinada por la presencia de sus característicos cuernos en estratos rocosos de distinta antigüedad. Las líneas rojas indican los registros fósiles de especies extintas. Las líneas de puntos grises muestran las relaciones que se pueden deducir entre las especies actuales y las fósiles, de acuerdo con las características estructurales homólogas que comparten.

### Tiempo geológico

Mucho antes de conocerse la edad de la Tierra, los geólogos tabularon su historia según una serie de sucesos basados en las capas ordenadas de las rocas sedimentarias. La "ley estratigráfica" produjo un sistema de datación con las capas más antiguas en la base de la secuencia y las más modernas en la cúspide. El tiempo quedó dividido en eones, eras, períodos y épocas, como se muestra en la contracubierta final de este libro. El tiempo durante el último eón (Fanerozoico) se expresa en eras (por ejemplo, Cenozoico), períodos (por ejemplo, Terciario), épocas (por ejemplo, Paleoceno) y, a veces, divisiones menores que las épocas.

A finales de los años cuarenta se desarrollaron los métodos radiométricos de datación, para determinar la edad absoluta en años de las formaciones rocosas. Actualmente se utilizan varios

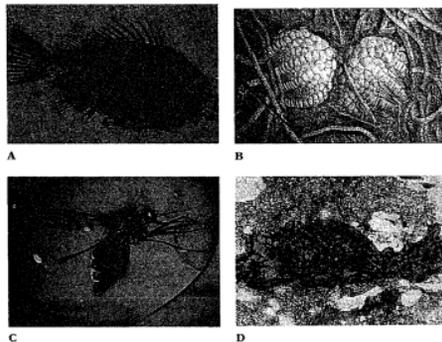


Figura 6-8

Cuatro ejemplos de materiales fósiles. A, Pez fósil procedente de rocas de la Green River Formation, Wyoming. Estos peces vivieron durante el Eoceno, en el período Terciario, hace aproximadamente unos 55 millones de años. B, Crinoides pedunculados (Clase Crinoidea, p. 487), en rocas cretácicas de hace 85 millones de años. El registro fósil de estos animales muestra que alcanzaron su clímax millones de años antes, comenzando desde entonces un lento declinar hasta nuestros días. C, Insecto fósil atrapado en la resina de un árbol hace 40 millones de años; esta resina se ha endurecido hasta constituir el ámbar. D, Micrografía electrónica de un tejido de mosca fosilizado como en C; se ha resaltado en rojo el núcleo de una célula.

Figura 6-9

A, Trilobites fósiles visibles en las rocas de Burgess Shale Quarry, Columbia Británica. B, Animales del período Cámbrico, hace aproximadamente 580 millones de años, reconstruidos a partir de fósiles conservados en Burgess Shale (Columbia Británica, Canadá). Los planes corporales que aparecerían de forma bastante brusca en este tiempo sentaron el modelo general de animales que hoy en día nos son familiares.

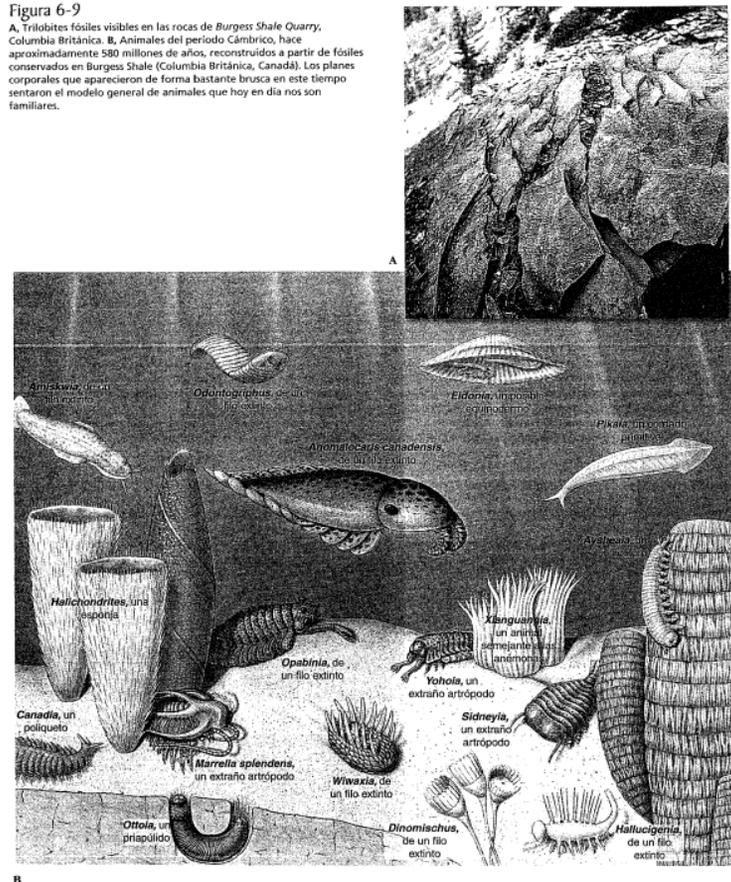




Figura 6-10  
Un esqueleto de dinosaurio parcialmente extraído de la roca en el Dinosaur Provincial Park, Alberta.

métodos independientes, todos ellos basados en la transformación radiactiva de los elementos existentes naturalmente en otros elementos. Estos "relojes radiactivos" son independientes de los cambios de presión y temperatura, por lo que no resultan afectados por las actividades geológicas, a menos violantes.

Un método, la datación por potasio-argón, está basado en la transformación del potasio-40 ( $^{40}\text{K}$ ) en argón-40 ( $^{40}\text{Ar}$ ) (12%) y calcio-40 ( $^{40}\text{Ca}$ ) (88%). La vida media del potasio-40 es de 1300 millones de años; esto significa que la mitad de los átomos originales se habrán transformado en 1300 millones de años, y la mitad de los restantes lo habrá hecho al final de los siguientes 1300 millones. Esta transformación continúa hasta que todos los átomos de potasio-40 original han desaparecido. Para medir la edad de la roca se calcula el cociente entre los átomos de potasio-40 que quedan y la cantidad de potasio-40 original (los mismos átomos de potasio-40 más los de argón-40 y calcio-40 en que se han ido transformando). Existen varios isótopos que funcionan de forma semejante para la datación, algunos incluso para datar la edad de la propia Tierra. Uno de los relojes radiactivos más útiles está basado en la transformación del uranio en plomo. Con este método se pueden datar rocas de más de 2000 millones de años de edad con un margen de error inferior al 1%.

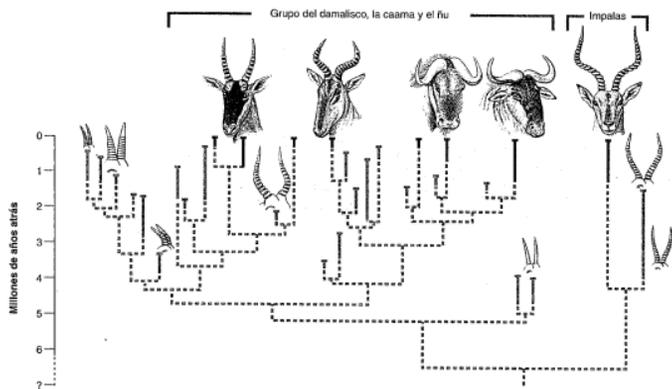


Figura 6-11  
Registro estratigráfico y posibles relaciones evolutivas entre los antílopes alcafalinos (damaliscos, caamas o ciervos del Cabo y flúes) y los epicerotinos (impalas) de África. Las especies de este grupo se identifican por los tamaños y formas característicos de sus cuernos, hallados en estratos rocosos de distinta antigüedad. Las líneas continuas verticales muestran la distribución temporal de las especies en los estratos rocosos cuya antigüedad aparece en la escala al lado izquierdo de la figura. Las líneas rojas corresponden a las distribuciones temporales de las especies actuales, y las líneas grises muestran la distribución temporal de las especies extintas. Las líneas de puntos grises señalan las posibles relaciones entre especies basadas en la posesión común de rasgos estructurales homólogos. La relativa constancia de la estructura de los cuernos en las especies a través del tiempo geológico es consistente con la teoría del equilibrio puntuado (p. 123). Este registro fósil muestra que las tasas de especiación y extinción son mayores en los antílopes alcafalinos que en los impalas.

El registro fósil de los organismos macroscópicos comienza cerca del principio del período Cámbrico de la era Paleozoica, aproximadamente 600 millones de años atrás. El período anterior al Cámbrico se denomina era Precámbrica o eón Proterozoico. Aunque la era Precámbrica ocupa el 85% de todo el tiempo geológico, ha recibido mucha menor atención que períodos posteriores, en parte debido a que el petróleo, que proporciona el incentivo comercial para gran parte de la investigación geológica, rara vez se encuentra en las formaciones precámbricas. Existe, sin embargo, evidencia de vida en la era Precámbrica: hay fósiles bien conservados de bacterias y algas, impresiones de medusas, espículas de esponjas, corales blandos, gusanos segmentados planos y rastros de otros animales. La mayoría, pero no todos, son fósiles microscópicos.

### Tendencias evolutivas

El registro fósil nos permite contemplar los cambios evolutivos a través de la mayor escala temporal. Las especies aparecen y se extinguen repetidamente a lo largo del registro fósil. Una especie animal puede, por término medio, sobrevivir entre uno y diez millones de años, aunque con grandes variaciones. Al estudiar la sustitución de unas especies o taxones por otros a lo largo del tiempo, se observan tendencias. Las tendencias son cambios orientados en los rasgos característicos o en los modelos de diversidad en un grupo de organismos. Las tendencias fósiles demuestran claramente el principio de Darwin del cambio perpetuo.

Nuestro uso del término "tendencia evolutiva" no implica que las formas más recientes sean superiores a las más antiguas, o que los cambios representen una progresión en la adaptación o en la complejidad de los organismos. Aunque Darwin predijo que tales tendencias mostrarían una adaptación progresiva, muchos paleontólogos contemporáneos consideran que la adaptación progresiva es un fenómeno raro entre las tendencias evolutivas. Las tendencias observables en la evolución de los caballos no implican que los equinos actuales sean superiores en un sentido general a sus antecesores del Eoceno.

Una tendencia bien estudiada es la evolución del caballo, desde el Eoceno hasta el presente. Si nos fijamos en el Eoceno, vemos muchos géneros y especies de caballos diferentes, que fueron sustituidos por otros a lo largo del tiempo (Figura 6-12). George Gaylord Simpson (p. 208) demostró que esta tendencia es compatible con la teoría evolutiva darwinista. Los tres caracteres que mejor muestran una tendencia en la evolución del caballo son el tamaño corporal, la estructura de las patas y la estructura de los dientes. Comparados con los caballos actuales, los de los géneros extintos eran pequeños, sus dientes tenían una superficie de abrasión relativamente reducida y sus patas

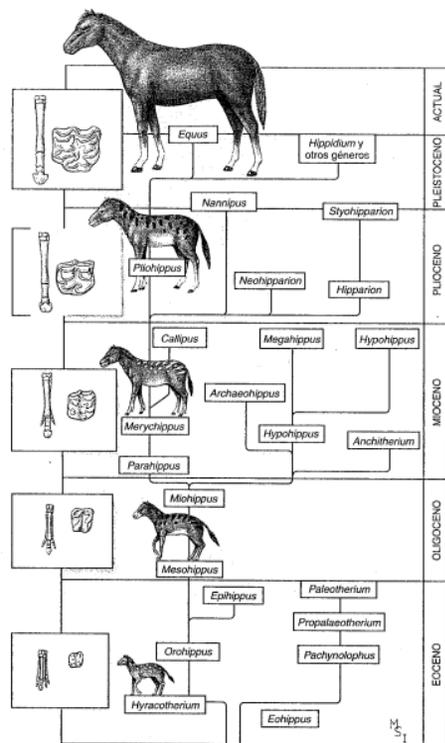


Figura 6-12  
Reconstrucción de los géneros de caballos desde el Eoceno hasta la actualidad. Las tendencias evolutivas hacia el incremento en tamaño, la complejidad de los molares y la reducción del número de dedos se muestran junto con una genealogía hipotética de los géneros actuales y extintos.

tienen un número de dedos comparativamente alto (cuatro). A lo largo de los periodos siguientes, Oligoceno, Mioceno, Plioceno y Pleistoceno, se observa continuamente cómo aparecen nuevos géneros y se van extinguiendo los antiguos. En todos los casos se produce un claro incremento del tamaño corporal, un aumento de la superficie de abasión de los dientes y la reducción del número de dedos. Conforme el número de dedos disminuye, el dedo central se hacía cada vez mayor, hasta que fue el único que quedó.

No solamente se puede observar un cambio claro en las características de los caballos, sino también en el número de géneros (y en el número de especies) a través del tiempo. Los numerosos géneros de caballos de épocas pasadas han desaparecido, dejando un único superviviente, el género *Equus*. Del mismo modo, se han observado tendencias evolutivas relacionadas con la diversidad en muchos grupos de animales (Figura 6-13).

Las tendencias en la diversidad fósil están producidas por diferentes frecuencias de formación y extinción de especies a lo largo del tiempo. ¿Por qué algunas especies producen un gran número de especies nuevas mientras que otras especies sólo dan lugar a unas pocas? ¿Por qué diferentes linajes tienen mayores o menores frecuencias de extinción (de especies, géneros o familias) a través del tiempo? Para responder a estas interrogantes, debemos volver a las otras cuatro teorías evolutivas de Darwin. Independientemente de cómo respondamos a estas preguntas, queda claro que las tendencias que se observan en la diversidad animal ilustran sin lugar a dudas el principio de Darwin del cambio perpetuo. Si tenemos en

cuenta que las restantes cuatro teorías del darwinismo descansan en la teoría del cambio perpetuo, los hechos que apoyen tales teorías reforzarán ésta.

### El origen común

Darwin propuso que todos los animales y plantas descienden de una única forma a la que se infundió vida. La historia de la vida se representa como un árbol ramificado, llamado **filogenia**. Los evolucionistas predarwinianos, incluido Lamarck, abogaron por orígenes múltiples e independientes de la vida, cada uno de los cuales dio lugar a linajes que cambiaron a través del tiempo pero sin ramificarse demasiado. Como todas las buenas teorías científicas, la del origen común hace varias predicciones importantes, que pueden comprobarse y, potencialmente, utilizarse para rechazarla. De acuerdo con esta teoría, deberíamos ser capaces de seguir hacia atrás la genealogía de todas las especies modernas hasta que convergieran en linajes ancestrales que compartieran con otras especies, tanto vivas como extintas.

Deberíamos ser capaces de continuar este proceso cada vez más hacia atrás a través del tiempo evolutivo hasta alcanzar el primer antecesor de toda la vida sobre la tierra. Todas las formas de vida estarían conectadas a este árbol en algún punto, incluso las formas extintas, que representan ramas muertas. Aunque reconstruir la historia de la vida de esta forma puede parecer casi imposible, la investigación filogenética se ha llevado a cabo con un gran éxito. ¿Cómo se ha resuelto este difícil problema?

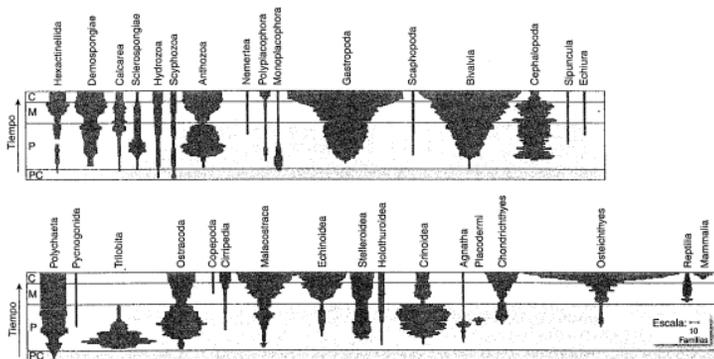


Figura 6-13

Perfiles de diversidad de diversas familias taxonómicas y diferentes grupos de animales en el registro fósil. La escala marca las eras Precámbrica (PC), Paleozoica (P), Mesozoica (M) y Cenozoica (C). El número de familias queda indicado por el ancho de cada silueta.

### La potencia de una teoría

La teoría de Darwin del origen común ilustra la importancia científica de las teorías generales que proporcionan explicaciones integradas para distintos tipos de datos. Darwin propuso su teoría de la descendencia con modificación de todos los seres vivos porque explicaba los patrones de semejanzas y diferencias entre organismos en cuanto a las estructuras anatómicas y la organización celular.

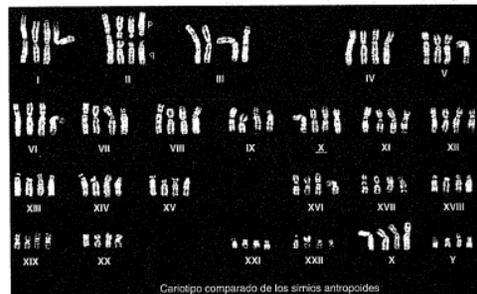
Las semejanzas anatómicas entre el hombre y los simios condujeron a Darwin a proponer que ambos comparten un antecesor común más reciente que el que tengan con cualquier otra especie. Darwin no podía saber qué su teoría, cien años más tarde, proporcionaría la primera explicación para semejanzas y diferencias entre especies en la estructura de sus cromosomas, en la secuencia de aminoácidos de proteínas homólogas y en la secuencia de bases de DNA genómico homólogo.

La figura que se muestra más abajo muestra fotografías de un juego haploide completo de cromosomas de cuatro especies de primates: hombre (*Homo sapiens*), bonobo o chimpancé pigmeo (*Pan paniscus*), gorila (*Gorilla gorilla*) y orangután (*Pongo pygmaeus*). Cada cromosoma del genoma humano tiene un cromosoma correspondiente en las otras especies de primates, con estructura y contenido génico similares. La diferencia más obvia entre los cromosomas humanos y los de los otros primates consiste en que el segundo cromosoma, de gran tamaño en el genoma nuclear humano, se ha formado evolutivamente por la fusión de dos pequeños cromosomas característicos de los genomas de los otros primates. Un estudio detallado del resto de los cromosomas en todas las especies muestra una considerable correspondencia en cuanto a su organización y contenido génico. Los cromosomas de los primates son más pare-

cidos entre sí que comparados con los cromosomas de cualquier otro animal.

La comparación de secuencias proteínicas y de DNA en los primates también confirma esta estrecha relación genética, con el hombre y las dos especies de chimpancés como parientes más próximos entre sí que con el resto de primates. Las secuencias de DNA de los genomas nuclear y mitocondrial también confirman de forma independiente la relación entre las especies de primates, y especialmente el estrecho parentesco entre el hombre y los chimpancés. Los segmentos homólogos en el DNA de la especie humana y el de los chimpancés tienen secuencias de bases similares en un 99%.

Los estudios de variación en la estructura cromosómica y en la secuencia de DNA mitocondrial y nuclear han producido múltiples conjuntos de datos independientes, cada uno de los cuales es potencialmente capaz de refutar la teoría de Darwin de la ascendencia común. Por ejemplo, la teoría de Darwin podría rechazarse si la estructura cromosómica y las secuencias de DNA de los primates no fueran más semejantes entre sí de lo que lo son con otros animales. En este caso, los datos, más que rechazar, confirman las predicciones de la teoría de Darwin. La capacidad de la teoría de la ascendencia común para hacer predicciones precisas sobre las semejanzas genéticas entre estas y muchas otras especies, y el hecho de que estas predicciones se hayan confirmado por numerosos estudios empíricos, avalan la gran solidez de la teoría. Conforme se ha dispuesto de nuevos tipos de estudios y datos biológicos, la amplitud y la fortaleza de la teoría de Darwin de la ascendencia común se han incrementado enormemente. De hecho, nada tiene sentido en biología si no es a la luz de esta poderosa teoría.



El genoma haploide del hombre contiene 22 autosomas (I-XXII) y un cromosoma sexual (X o Y). El cromosoma humano aparece el primero en cada grupo de cuatro, seguido por los correspondientes cromosomas del bonobo, el gorila y el orangután, en este orden. Obsérvese que la cromatina del cromosoma humano II corresponde a la de los dos cromosomas más pequeños (marcados como p y q) en los otros primates.

### Homología y reconstrucción filogenética

Darwin identificó la principal fuente de evidencia para demostrar el origen común en el concepto de **homología**. Su contemporáneo, Richard Owen (1804 - 1892), utilizó este término para designar "el mismo órgano en diferentes organismos, bajo todas las variedades de forma y función". El clásico ejemplo de homología es el esqueleto de las extremidades de los vertebrados. Este esqueleto mantiene una estructura y unos patrones de conexión característicos a pesar de sus diversas modificaciones para distintos fines (Figura 6-14). De acuerdo con la teoría de Darwin del origen común, las estructuras que llamamos homologías representan características heredadas, con alguna modificación, del correspondiente rasgo de un antecesor común.

Darwin dedicó un libro completo, *El origen del hombre y la selección en relación con el sexo*, a la idea de que el hombre comparte un origen común con los simios y otros animales. Esta idea era repulsiva para el mundo victoriano, que reaccionó con la esperada violencia (Figura 6-15). Darwin basó su argumentación fundamentalmente en comparaciones anatómicas entre el hombre y los simios. Para Darwin, las estrechas semejanzas entre los monos y el hombre sólo podían explicarse por un ancestro común.

A través de la historia evolutiva de todas las formas de vida, los procesos evolutivos generan nuevos caracteres que se transmiten a través de generaciones. Cada vez que surge un nuevo rasgo en un linaje estamos contemplando la aparición de una nueva homología. Esta homología se transmite a todos los linajes descendientes a menos que desaparezca posteriormente. Los modelos formados por estas homologías compartidas proporcionan la evidencia del origen común y nos permiten reconstruir la ramificada historia evolutiva de la vida. Podemos ilustrar todo esto con un árbol filogenético de un grupo de grandes aves que viven en el suelo (Figura 6-16). Una nueva homología esquelética surge en cada una de las estirpes ilustradas (no se incluyen las descripciones de las homologías por ser excesivamente técnicas). Los distintos grupos de especies situados en los extremos del árbol presentan diferentes combinaciones de estas homologías según sus ascendentes. Por ejemplo, los avestruces muestran las homologías 1 a 5 y 8, mientras que los kiwis tienen las homologías 1, 2, 13 y 15. Las ramas del árbol combinan estas especies en una **jerarquía inclusiva** de grupos dentro de otros grupos (Véase el Capítulo 10). Los grupos más pequeños (especies reunidas en ramas terminales) están contenidos dentro de otros mayores (especies agrupadas por ramas mayores, lo que incluye al tronco del árbol). Si eliminamos la estructura del árbol pero mantenemos los patrones de homología observados en los grupos terminales, todavía seremos capaces de reconstruir la estructura ramificada de todo el árbol. Los evolucionistas comprobaban la teoría del origen común mediante el estudio de los patrones de homología presentes en todos los grupos de organismos. El modelo formado por todas las homologías consideradas juntas debe producir una única estructura de árbol ramificado, que representa la genealogía evolutiva del grupo.

La estructura jerárquica de las homologías es tan consistente en el mundo vivo que constituye la base de nuestra clasificación sistemática de todas las formas de vida (géneros agrupados en familias, familias reunidas en órdenes, y así sucesivamente). La clasificación jerárquica precedió incluso a la teoría de Darwin, ya que es un modelo muy claro y evidente, pero no fue explicada adecuadamente antes de Darwin. Una vez aceptada la idea del origen común, los

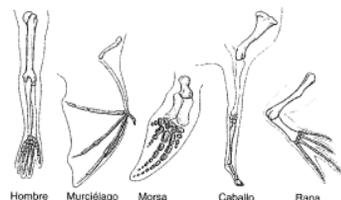


Figura 6-14

Las extremidades anteriores de cinco vertebrados muestran homología esquelética: *marra*, húmero; *amarillo*, radio y ulna; *púrpura*, "mano" (carpales, metacarpales y falanges). Los huesos y su disposición son claramente homólogos, a pesar de las modificaciones evolutivas para desarrollar distintas funciones.

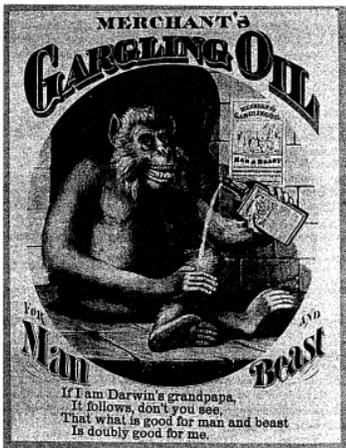


Figura 6-15

Anuncio de 1873 de un preparado para gargarismo, ridiculizando la teoría de Darwin del origen común del hombre y los primates, que no fue universalmente aceptada en vida de Darwin.

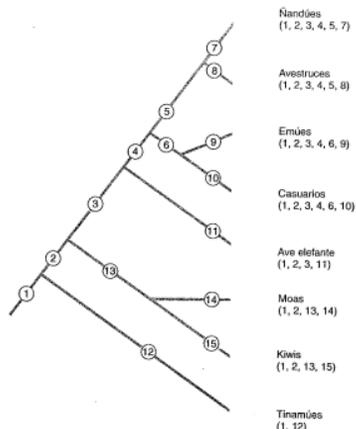


Figura 6-16

Patrón filogenético establecido por doce estructuras homólogas en el esqueleto de un grupo de aves no voladoras. Los rasgos homólogos están numerados del 1 al 12 y señalados no sólo en las ramificaciones en las que aparecen, sino también en las aves que los presentan. Si tuviera que prescindir o borrar la estructura del árbol, podría reconstruirlo con exactitud partiendo de la distribución de los caracteres homólogos en las aves que ocupan el extremo de las ramificaciones.

biólogos comenzaron a investigar las homologías estructurales, moleculares y cromosómicas de todos los grupos animales. Tomados en conjunto, los modelos jerárquicos descubiertos en estos estudios nos han permitido reconstruir los árboles evolutivos de muchos grupos y continuar investigando otros. La utilización de la teoría de Darwin para reconstruir la historia evolutiva de la vida y clasificar a los animales se trata en el Capítulo 10.

Hay que tener en cuenta que las hipótesis evolutivas anteriores, que mantenían el origen múltiple de la vida formando linajes no ramificados, predicen secuencias lineales de cambio evolutivo sin una jerarquía, en el que los grupos se incluyen unos dentro de otros. Como las homologías que observamos producen de hecho jerarquías que sí presentan esta condición, podemos rechazar estas hipótesis. Tengamos en cuenta también que la argumentación creacionista, que no es una hipótesis científica, no puede hacer predicciones comprobables acerca de modelos de homología, y por tanto, no cumple los criterios de una teoría científica de la diversidad animal.

Los caracteres de distintos organismos que desempeñan funciones similares no son necesariamente homólogos. Las alas de las aves y los murciélagos, aunque son homólogos por ser extremidades anteriores de vertebrados, no lo son como tales alas. El antecesor común más reciente de aves y murciélagos tenía miembros anteriores, pero no en forma de alas. Las alas de aves y murciélagos evolucionaron de forma independiente y sólo presentan semejanzas superficiales en sus estructuras de vuelo.

Las alas de los murciélagos están formadas por piel en tensión entre los dedos alargados, mientras que las alas de las aves están constituidas por plumas insertadas a lo largo de la extremidad. Estas estructuras no son homólogos, pero funcionalmente similares, se suelen calificar como análogos.

### Ontogenia, filogenia y recapitulación

La **ontogenia** es la historia del desarrollo de un organismo a lo largo de toda su existencia. Las primeras características embrionarias y del desarrollo son de gran ayuda para nuestro conocimiento de la homología y la ascendencia común. Los estudios de ontogenia comparada muestran cómo la alteración evolutiva de los tiempos y velocidades de desarrollo generan nuevos fenotipos, y por tanto conducen a la divergencia evolutiva entre las estirpes.

El zoólogo alemán Ernst Haeckel, contemporáneo de Darwin, propuso que cada etapa sucesiva en el desarrollo de un individuo representaba una de las formas adultas que aparecían en su historia evolutiva. Por ejemplo, la presencia de depresiones branquiales en el cuello de los embriones humanos se interpretó como indicativa de un antecesor entre los peces. Sobre esta base, Haeckel enunció su famosa generalización: *la ontogenia (el desarrollo del individuo) recapitula (repite) la filogenia (desarrollo evolutivo de la especie)*. Esto se conoció en adelante como **recapitulación** o como **ley biogenética**. Haeckel basó su ley biogenética en la premisa de que el cambio evolutivo se produce por la adición sucesiva de estados al final de una ontogenia ancestral inalterada, lo que comprime a esta ontogenia ancestral en las primeras etapas del desarrollo. Esta noción estaba basada en el concepto de Lamarck de la herencia de los caracteres adquiridos (p. 105).

El embriólogo del siglo XIX K. E. von Baer dio una explicación más satisfactoria de la relación entre ontogenia y filogenia. Su argumentación se basó sencillamente en que las características tempranas del desarrollo eran compartidas de forma más amplia entre diferentes grupos de animales que los caracteres más tardíos. La Figura 6-17 muestra, por ejemplo, las semejanzas embriológicas en estados tempranos de organismos cuyas formas adultas son muy diferentes (Figura 8-21, p. 176). Los adultos de animales con ontogenias relativamente cortas o simples a menudo se parecen a estados pre-adultos de otros animales cuya ontogenia es más compleja, pero los embriones de los descendientes no tienen por qué parecerse necesariamente a los adultos de los antecesores. Es más, incluso el desarrollo temprano sufre divergencia evolutiva entre los grupos y no es tan estable como propuso von Baer.

Actualmente se sabe que hay un gran paralelismo entre la ontogenia y la filogenia, pero los caracteres de la ontogenia ancestral pueden trasladarse a etapas más o menos tempranas de la ontogenia de los descendientes. El cambio evolutivo en los tiempos del desarrollo se denomina **heterocronía**, un término acuñado inicialmente por Haeckel para designar las excepciones a su teoría de la recapitulación. Si la ontogenia de los descendientes se extiende más allá de la del antecesor, se pueden añadir nuevos caracteres al final del

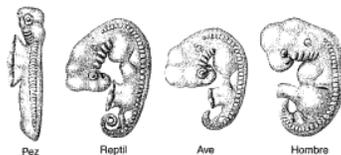


Figura 6-17

Comparación de los arcos branquiales en diferentes embriones de vertebrados. Todos ellos se muestran aparte de sus correspondientes sacos vitelinos. Véase la notable similitud de los cuatro embriones en esta etapa del desarrollo.

proceso, tras el punto en que el desarrollo del antecesor habría finalizado. A menudo, los rasgos de la ontogenia ancestral aparecen en etapas más tempranas del desarrollo, y entonces se puede decir que la ontogenia recapitula la filogenia en cierto grado. Sin embargo, la ontogenia también puede reducirse o abreviarse durante la evolución; se eliminan etapas terminales de la ontogenia ancestral, de forma que los adultos de los descendientes se asemejan a estados preadultos de sus antecesores (Figura 6-18). Esto invierte la relación entre la ontogenia y la filogenia (recapitulación inversa), produciendo la **pedomorfosis** (retención de rasgos juveniles ancestrales en los descendientes adultos). Como el alargamiento o acortamiento de la ontogenia puede cambiar diferentes partes del cuerpo de forma independiente, a menudo vemos un mosaico de distintos tipos de cambios evolutivos en el desarrollo de un único linaje o estirpe. Por ello, los casos en que toda la ontogenia recapitula la filogenia son raros.

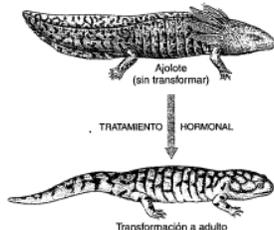


Figura 6-18

Formas acuática y terrestre del ajolote. Este animal retiene la morfología juvenil, acuática (arriba) durante su vida, a menos que sea forzado a la metamorfosis (abajo) por tratamiento hormonal. El ajolote evolucionó a partir de antecesores con metamorfosis, lo que constituye un ejemplo de pedomorfosis.

## Modularidad del desarrollo y evolucionabilidad

Las innovaciones evolutivas no sólo se producen por simples alteraciones en las velocidades de los procesos del desarrollo, sino también por cambios en el punto del cuerpo en el que se activa un proceso. **Heterotopia** es el término utilizado tradicionalmente para describir un cambio en la localización física de un proceso del desarrollo en el cuerpo de un organismo. Para que tal cambio tenga éxito, el proceso del desarrollo debe estar dividido en módulos semiautónomos cuya expresión pueda activarse en la nueva localización.

Un interesante ejemplo de modularidad y heterotopia se observa en ciertos geacos.<sup>8</sup> El grupo de los geacos presenta típicamente almohadillas, unas estructuras adhesivas en la cara inferior de los dedos, que les permiten trepar y mantenerse colgando de superficies lisas. Las almohadillas consisten en escamas modificadas con largas extensiones, denominadas sedas, que pueden amoldarse a la superficie del sustrato. En una especie peculiar, un módulo responsable del desarrollo de las almohadillas se expresa no sólo en los dedos, sino también en la cara ventral del extremo de la cola. Así, esta especie ha adquirido un apéndice adhesivo adicional mediante la expresión ectópica de un módulo de desarrollo estándar.

La modularidad es evidente también en las mutaciones homeóticas de la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster*. Tales mutaciones pueden sustituir un módulo para el desarrollo de una pata en un lugar del cuerpo donde se supone que se encuentra una antena, lo que da lugar a una mosca con un par de patas en la cabeza. Otra mutación homeótica en las moscas de la fruta transforma los balances del tórax en la segunda par de alas, el módulo para los balances se sustituye por la activación del módulo para las alas, que en las moscas normalmente sólo se activa en la posición anterior del tórax.

La modularidad es importante para explicar algunos cambios evolutivos importantes, como la evolución de las extremidades de los tetrápodos (p. 546). La transición evolutiva desde las extremidades de tipo aleta a los miembros de los tetrápodos se produjo por la activación de un conjunto de genes homeobox (p. 173) en el lugar de formación de las extremidades, cuyo patrón de expresión evolucionó inicialmente como un módulo para formar parte de la columna vertebral. Los patrones comunes en la expresión génica de la columna vertebral y de las extremidades anteriores y posteriores de los tetrápodos pusieron de manifiesto los mecanismos genéticos y del desarrollo de este módulo.

El término **evolucionabilidad** se ha introducido recientemente para denotar las enormes oportunidades evolutivas creadas por la posesión de módulos del desarrollo semiautónomos, cuya expresión puede trasladarse de una parte del cuerpo a otra. Un linaje evolutivo que contenga un conjunto amplio de módulos del desarrollo puede "experimentar" con la construcción de muchas estructuras nuevas, algunas de las cuales perdurarán y darán lugar a nuevas homologías.

## Multiplicación de las especies

La multiplicación de las especies a lo largo del tiempo es un corolario lógico de la teoría de Darwin del origen común. Un punto de ramificación del árbol evolutivo significa que una especie ancestral se ha dividido en otras dos diferentes. La teoría de Darwin postula

<sup>8</sup>(N. del T.) Los geacos son pequeños saurios de la familia Gekkonidae, a la que pertenece la popular salamandra.

que la variación presente en una especie, y más concretamente, la variación que se da entre poblaciones geográficamente separadas, proporciona el sustrato a partir del cual se forman nuevas especies. Como la evolución es un proceso ramificado, el número total de especies producidas evolutivamente aumenta con el tiempo, aunque para muchos de ellas se extinguen. Uno de los principales desafíos para un evolucionista es descubrir el proceso por el cual una especie se "divide" para constituir dos o más nuevas especies.

Antes de explorar la multiplicación de las especies debemos decidir qué entendemos por "especie". Como veremos en el Capítulo 10, no existe consenso respecto a la definición de especie. Sin embargo, la mayoría de los biólogos están de acuerdo en que los criterios importantes para el reconocimiento de una especie implican (1) descendencia de un población ancestral común, (2) compatibilidad reproductora (capacidad de cruzarse) interna e incompatibilidad reproductora entre especies para animales con reproducción sexual, y (3) mantenimiento, dentro de la especie, de cohesión genotípica y fenotípica (ausencia de diferencias bruscas entre poblaciones en cuanto a frecuencias alélicas y aspecto de los organismos). El criterio de la compatibilidad reproductora ha recibido la mayor atención en los estudios sobre la formación de las especies, proceso que también se conoce como **especiación**.

Los factores biológicos que impiden que especies diferentes se encuentren se denominan **barreras reproductivas**. El problema primario de la especiación es descubrir cómo dos poblaciones inicialmente compatibles desarrollan barreras reproductivas que las convierten en linajes diferentes que evolucionan por separado. ¿Cómo pueden las poblaciones diverger unas de otras mientras mantienen una compatibilidad reproductiva completa dentro de cada población?

Las barreras reproductivas entre poblaciones normalmente evolucionan de forma gradual. La evolución de tales barreras reproductivas requiere que las poblaciones divergentes se mantengan físicamente separadas durante largos períodos de tiempo. Si las poblaciones divergentes se reanuda antes de que las barreras reproductivas se hayan constituido por completo, se producirá un entrecruzamiento y las poblaciones se fusionarán. La especiación por divergencia gradual en los animales puede requerir extraordinarios lapsos de tiempo, quizá de 10 000 a 100 000 años o más. El aislamiento geográfico seguido de la divergencia gradual es el mecanismo más eficaz para que se produzca una barrera reproductiva, y muchos evolucionistas consideran la separación geográfica como un prerrequisito para la especiación.

Las barreras geográficas entre poblaciones no son lo mismo que las barreras reproductivas. Las barreras geográficas suponen una separación espacial de dos poblaciones, impiden el intercambio génico y constituyen generalmente un prerrequisito para la especiación.

Las barreras reproductivas son resultado de la evolución, e implican diversos factores físicos, fisiológicos y ecológicos que impiden el cruzamiento de especies diferentes. Las barreras de la conducta evolucionan a menudo más rápidamente que otro tipo de barreras reproductivas. Las barreras geográficas no garantizan que se desarrollarán barreras reproductivas. Estas últimas se desarrollarán más probablemente bajo condiciones como un tamaño poblacional pequeño, una combinación favorable de factores selectivos y largos períodos de aislamiento geográfico. En un par de poblaciones geográficamente aisladas, una o ambas podrían extinguirse antes de que aparecieran barreras reproductivas entre ellas. Sin embargo, a lo largo de la inmensidad del tiempo geológico, las condiciones suficientes para la especiación han tenido lugar millones de veces.

## Especiación alopatrida

Las poblaciones alopatridas («en otra patria») de una especie son aquellas que ocupan áreas geográficamente separadas. Por esta razón, no se mezclan activamente, pero probablemente lo harían si no existieran barreras geográficas entre ellas. Si las poblaciones son alopatridas inmediatamente antes o durante la evolución de las barreras reproductivas, la especiación que resulta se conoce como **especiación alopatrida** o especiación geográfica. Las poblaciones separadas evolucionan independientemente y se adaptan a sus distintos entornos, generando barreras reproductivas como resultado de sus distintas vías evolutivas. Como su variación génica surge y cambia independientemente, las poblaciones geográficamente separadas divergirán genéticamente incluso aunque sus entornos sigan siendo similares. Los cambios ambientales entre poblaciones pueden también promover una divergencia genética entre ellas al favorecer fenotipos diferentes en las poblaciones separadas. Ernst Mayr (Figura 6-19) ha contribuido enormemente a nuestro conocimiento de la especiación alopatrida a través de sus estudios de la especiación en aves.

La especiación alopatrida comienza cuando una especie genéticamente coherente se divide en dos o más poblaciones separadas geográficamente. Esto puede ocurrir de dos formas: por **especiación vicariante** o por un **suceso fundador**. La especiación vicariante se inicia cuando se producen cambios climáticos o geológicos que fragmentan el hábitat de una especie, dando lugar a barreras impenetrables que separan poblaciones diferentes. Por ejemplo, una especie de mamífero que viva en un bosque bajo puede quedar dividida por el levantamiento de una barrera montañosa, por el hundimiento y la posterior inundación de una falla, o por cambios climáticos que conviertan en pradera o desierto parte del bosque. La formación del istmo de Panamá separó poblaciones del erizo de mar *Eucidaris*, lo que condujo a la aparición de las dos especies de la Figura 1-1D.

La especiación vicariante tiene dos consecuencias importantes. Aunque la población ancestral se fragmenta, sus partes quedan generalmente casi intactas. El proceso vicariante no induce por sí



Figura 6-19

El profesor Ernst Mayr (1904-2005), uno de los principales responsables de nuestro actual conocimiento de la especiación y de la evolución en general.

mismo cambios genéticos por reducir las poblaciones a pequeños tamaños o por trasladarlas a entornos diferentes. Otra consecuencia importante es que los mismos acontecimientos vicariantes pueden afectar simultáneamente, fragmentándolas, a distintas especies. Por ejemplo, la fragmentación del bosque descrita anteriormente probablemente tendrá efectos sobre muchas y muy diversas especies, como salamandras, ranas, caracoles y muchos otros habitantes del bosque. De hecho, se observan los mismos patrones geográficos entre especies estrechamente relacionadas en distintos grupos de organismos cuyas necesidades ambientales son similares, lo que refuerza sólidamente la evidencia de la especiación vicariante.

La otra alternativa para iniciar una especiación allopátrida es que un pequeño número de individuos de una especie se separe y emigre a una localidad distante, donde no existan otros miembros de su especie. Estos individuos establecen una nueva población en lo que se denomina un suceso fundador. La especiación allopátrida producida por sucesos fundadores se ha observado en las moscas de la fruta nativas de Hawái. Actualmente numerosas manchitas de bosque separadas por corrientes de lava. En raras ocasiones, vientos fuertes pueden transportar a un pequeño grupo de moscas de un bosque a otro, donde, aisladas, son el principio de una nueva población. A veces, una única hembra fecundada puede iniciar una nueva población. Al contrario de lo que ocurre en la especiación vicariante, la nueva población tiene inicialmente un tamaño muy pequeño, lo que puede alterar su estructura genética, que cambia rápida y dramáticamente con respecto a la de la población ancestral (p. 129). Cuando esto ocurre, los caracteres fenotípicos que eran estables en la población ancestral sufren variaciones inesperadas en la nueva población. Conforme la variación recién expresada se selecciona por selección natural, se producen grandes cambios en las propiedades fenotípicas y reproductivas, favoreciendo la evolución de barreras reproductivas entre la población ancestral y la recientemente fundada.

El uso más general del término *suceso fundador* implica la dispersión de organismos de una población ancestral a través de una barrera geográfica para iniciar una nueva población allopátrida.

Un suceso fundador no siempre produce cambios importantes en la constitución genética de la nueva población con respecto a la antigua, aunque tales cambios son probables cuando el número de individuos fundadores es muy pequeño (menos de 5 ó 10 individuos, por ejemplo) y la población ancestral presenta una gran cantidad de variación genética. El cambio en la constitución genética de la población recientemente fundada debido al pequeño número de individuos que la forman se denomina *efecto fundador*, lo que incluye un "cuello de botella" poblacional (p. 129). Si un efecto fundador es tan profundo que la selección natural actúa de nuevas formas sobre caracteres importantes para la reproducción, el suceso fundador conducirá a la especiación. La *especiación inducida por fundación* describe el subconjunto de sucesos fundadores en los que un efecto fundador desencadena una divergencia a nivel de especie de la población recientemente asentada. La especiación en las especies de *Drosophila* de Hawái descrita en el texto ilustra la especiación inducida por fundación. Quedan excluidas de este proceso los sucesos fundadores cuyo papel en la especiación es exclusivamente el establecimiento de una nueva población allopátrida capaz de llevar a cabo cambios evolutivos independientes.

Sorprendentemente, muchas veces extraemos los mejores conocimientos sobre la genética de la especiación allopátrida de aquellos casos en los que las poblaciones inicialmente separadas vuelven a ponerse en contacto después de la aparición de barreras reproductivas incipientes que no son absolutas. La mezcla que se produce entre las poblaciones divergentes se denomina **hibridación** y los descendientes de estas cruces se conocen como **híbridos** (Figura 6-20). Estudiando la genética de las poblaciones híbridas podemos identificar las bases genéticas de las barreras reproductivas.

Los biólogos a menudo distinguen entre las barreras reproductivas que impiden la fecundación (barreras preapareamiento), de aquellas que impiden el crecimiento y desarrollo, la supervivencia o la reproducción del individuo híbrido (barreras postapareamiento). Las barreras preapareamiento pueden dar lugar a que los miembros de poblaciones divergentes no se reconozcan recíprocamente como pareja potencial, o bien no puedan completar con éxito el ritual de apareamiento. Ciertos detalles de la estructura de los cuernos de los antílopes africanos (Figura 6-11) son importantes para el reconocimiento de miembros de la propia especie como parejas potenciales. En ciertos casos, los órganos genitales del macho y la hembra de diferentes poblaciones son incompatibles, o los gametos son incapaces de unirse para formar un cigoto. En otros, las barreras preapareamiento son estrictamente genotípicas. En otros, las barreras preapareamiento de las distintas especies sean fenotípicamente casi idénticas. Especies diferentes que no se pueden distinguir por su aspecto reciben el nombre de **especies gemelas**. Las especies gemelas se generan cuando las poblaciones allopátridas divergen en los tiempos de reproducción o en las señales auditivas, químicas o de comportamiento que se requieren para la cópula. La divergencia evolutiva en estos caracteres puede dar lugar a barreras preapareamiento efectivas sin que se aprecien cambios obvios en el fenotipo del organismo. Las especies gemelas se dan en grupos de animales tan distintos como los ciliados, las moscas y las salamandras.

### Especiación simpátrida (no allopátrida)

¿Puede alguna vez producirse una especiación sin separación geográfica de las poblaciones? A veces es difícil recurrir a la especiación

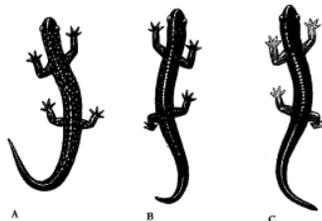


Figura 6-20

Salamandras de razas puras e híbridas. El híbrido es de aspecto intermedio entre las poblaciones parentales. A, *Plethodon taylorae*, raza pura, con motas blancas; B, híbrido entre la moteada *P. taylorae* y *P. shermani*, de patas rojas, con pequeñas motas blancas y patas rojas; C, *P. shermani*, raza pura de patas rojas.

allopátrida, en situaciones en que muchas especies estrechamente relacionadas se encuentran juntas en áreas restringidas, donde no existen indicios de barreras físicas que impidan la dispersión. Por ejemplo, varios grandes lagos de todo el mundo albergan un elevado número de especies de peces estrechamente emparentadas. Los mayores lagos de África (el lago Malawi, el lago Tanganica y el lago Victoria) alojan muchas especies de peces cíclidos que no se encuentran en ningún otro lugar. De igual modo, el lago Baikal en Siberia contiene muchas especies diferentes de cotos (pez del género *Cottus* y otros géneros emparentados) que sólo existen aquí (Figura 6-21). Es difícil suponer que estas especies hayan surgido en otro sitio que en los lagos en que viven, y además estos lagos son jóvenes, en términos evolutivos, y no presentan barreras ambientales aparentes que pudieran fragmentar las poblaciones de peces.

Para explicar la especiación de los peces en los lagos y otros ejemplos semejantes se ha elaborado la hipótesis de la **especiación simpátrida** (en la misma patria). De acuerdo con esta hipótesis, las diferentes poblaciones de una especie se especializan para ocupar diversos nichos de su entorno. Mediante la elección y el uso de hábitat muy específicos de una única área geográfica, las distintas poblaciones alcanzan una separación física y adaptativa suficiente como para constituir barreras reproductivas. Por ejemplo, las especies de cíclidos de los lagos africanos son muy diferentes unas de otras en cuanto a sus especializaciones alimentarias. En muchos organismos parásitos, particularmente en los insectos parásitos, poblaciones distintas pueden valerse de hospedadores diferentes, lo que proporciona la necesaria separación para que surjan barreras reproductivas. Sin embargo, se han criticado casos en los que se suponía una especiación simpátrida, porque la divergencia

reproductora de las distintas poblaciones no siempre queda suficientemente demostrada, lo que deja abierta la posibilidad de que no estemos observando la formación de líneas evolutivas que den lugar a especies diferentes.

La aparición repentina de la especiación simpátrida es más aparente en las plantas superiores. Se cree que entre una tercera parte y la mitad de las especies de plantas con flores han evolucionado por poliploidía (duplicación del número de cromosomas), sin un aislamiento geográfico previo de las poblaciones. Sin embargo, en los animales la especiación por poliploidía es un acontecimiento excepcional.

Otro tipo posible de especiación, denominada **especiación parapátrida**, es geográficamente intermedia entre las especiaciones allopátrida y simpátrida. Dos especies se consideran parapátridas entre sí si sus rangos geográficos son primeramente allopátridas pero están en contacto a lo largo de una frontera que ninguna de las especies cruza. En la especiación parapátrida, una especie ancestral, geográficamente continua, desarrolla en su área una frontera a través de la cual las poblaciones desarrollan diferencias a nivel específico a la vez que mantienen contacto geográfico a lo largo de ella.

El modelo más simple de especiación parapátrida se da cuando un cambio en las condiciones ambientales divide el territorio geográfico de una especie en dos partes ambientalmente distintas pero geográficamente vecinas. A diferencia de la especiación allopátrida vicariante, las poblaciones de los distintos tipos de hábitat no se encuentran aisladas por barreras físicas, sino que mantienen contactos genéticos a lo largo de la frontera geográfica. En cualquier caso, la disparidad en las condiciones ambientales en ambos lados hace que las poblaciones evolucionen como líneas independientes

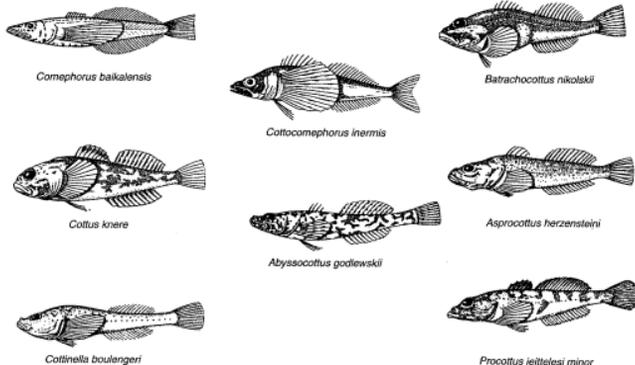


Figura 6-21

Los cotos del lago Baikal son el resultado de la especiación en un único lago.

adaptados a entornos distintos, a pesar de que exista un cierto intercambio genético entre ellas.

Una distribución parapatrida de especies no implica necesariamente que la especiación se haya producido parapatridamente. La mayoría de los casos de especies distribuidas parapatridamente muestran signos de una alopatría anterior, con la consiguiente desaparición de la barrera geográfica que permite a las especies contactar directamente pero excluyéndose mutuamente de sus respectivos territorios.

La prevalencia de la especiación parapatrida es controvertida. Este modelo de especiación predice que las poblaciones distribuidas parapatridamente difieren fundamentalmente en los rasgos adaptativos asociados a las diferencias ambientales, pero muestran una relativa homogeneidad en otras variaciones genéticas. Las comparaciones entre poblaciones distribuidas parapatridamente, como las de los lagartos que viven en distintos tipos de bosques en las islas del Caribe, a menudo presentan una amplia divergencia de variaciones moleculares no relacionadas con la diferenciación adaptativa de las poblaciones; estos resultados se explican mejor por la especiación alopatrida vicariante que por la especiación parapatrida. En algunos casos, los datos geológicos muestran que lo que hoy es una única isla se encontraba fragmentada en múltiples islas en periodos geológicos más calientes, cuando el nivel del mar estaba más alto; estos datos parecen favorecer la interpretación de una especiación alopatrida para especies distribuidas parapatridamente y cuyo contacto geográfico se produce en áreas previamente inundadas.

### Radiación adaptativa

La producción de especies ecológicamente distintas o diversas a partir de un origen ancestral común se denomina **radiación adaptativa**, especialmente cuando aparecen muchas especies diferentes en un corto intervalo de tiempo geológico (unos pocos millones de años). Algunos de los mejores ejemplos de radiación adaptativa están asociados a lagos e islas jóvenes, que constituyen la fuente de nuevas oportunidades evolutivas para organismos acuáticos y terrestres, respectivamente. Las islas oceánicas formadas por la actividad volcánica están inicialmente desprovistas de vida, y son colonizadas gradualmente por plantas y animales desde un continente o desde otras islas mediante sucesos fundadores independientes. Los "colonos" encuentran situaciones ideales para la diversificación evolutiva, ya que los recursos ambientales que estaban fuertemente explotados por otras especies en el continente de origen se encuentran libres para ser ocupados en la isla, escasamente poblada. Los archipiélagos, como el de las islas Galápagos, aumentan en gran manera las oportunidades tanto para los sucesos fundadores como para la diversificación ecológica. El archipiélago en su conjunto está aislado del continente, y cada isla se encuentra geográficamente aislada de las otras por el mar; además, cada isla es distinta de las otras en sus características físicas, climáticas y bióticas.

Los pinzones de las Galápagos ilustran claramente la radiación adaptativa en un archipiélago oceánico (Figuras 6-22 y 6-23). Los pinzones de las Galápagos (el nombre de "pinzones de Darwin" fue popularizado en los años cuarenta por el ornitólogo inglés David Lack) son parientes cercanos, pero cada especie difiere de las otras en el tamaño y forma del pico y en sus hábitos alimentarios. Si los pinzones hubieran sido creados especialmente, se hubiera podido producir la extraña coincidencia de que aparecerían 15 tipos muy similares de pinzones en las islas Galápagos y en ningún otro lugar. Los pinzones

de Darwin descienden de una única población ancestral que llegó desde el continente y colonizó sucesivamente las distintas islas del archipiélago. Los pinzones experimentaron una radiación adaptativa, ocupando hábitat que les hubieran sido negados en tierra firme, por la presencia de otras especies mejor adaptadas para explorar dichos hábitat. Los pinzones de las Galápagos asumieron entonces características de familias del continente, tan diversas y tan poco relacionadas con los pinzones como las curruacas o los pájaros carpinteros. Un decimoctavo pinzón de Darwin hallado en la Isla de los Cocos, un apartado islote muy al norte del archipiélago de las Galápagos, tiene un aspecto muy similar a los pinzones de las Galápagos y casi con seguridad desciende de la misma población ancestral.

### Gradualismo

La teoría de Darwin del gradualismo se opone a los argumentos en favor del origen repentino de las especies. Las pequeñas diferencias, como las que podemos observar hoy entre los organismos de una misma población, son la materia prima a partir de la cual evolucionaron las principales formas de vida. Esta teoría comparte con el uniformismo de Lyell la idea de que no debemos explicar los cambios del pasado invocando sucesos catastróficos que no se observan en la actualidad. Si en tales sucesos catastróficos se originaron nuevas especies, deberíamos poder observar tal cosa hoy en día, y no es así. En su lugar presenciamos pequeños pero continuos cambios en los fenotipos presentes en las poblaciones naturales. Estos cambios continuos solamente pueden producir grandes diferencias entre las especies si se acumulan a lo largo de millones de años. Un enunciado simple de la teoría del gradualismo de Darwin es que la acumulación de cambios cuantitativos conduce a la aparición de cambios cualitativos.

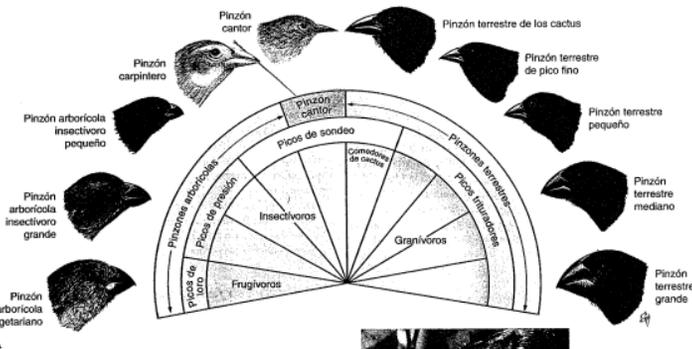
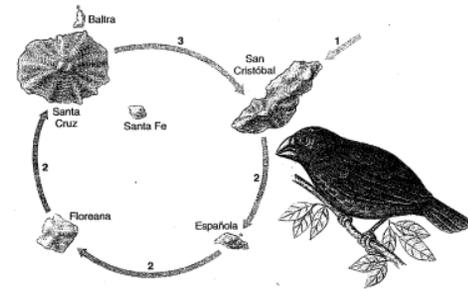
Mayr (véase la Figura 6-19) establece la importante diferencia entre gradualismo poblacional y gradualismo fenotípico. El **gradualismo poblacional** supone que los nuevos rasgos se asientan en una población mediante el incremento de su frecuencia desde una pequeña fracción inicial de la población hasta una mayoría. El gradualismo poblacional está bien establecido y no da lugar a controversias. El **gradualismo fenotípico** propone que los nuevos rasgos, incluso los que son muy diferentes de los ancestrales, se producen por una serie de pequeños pasos graduales.

### Gradualismo fenotípico

El gradualismo fenotípico fue controvertido cuando lo propuso Darwin, y aún lo es. No todos los cambios fenotípicos son pequeños ni se acumulan gradualmente. Algunas mutaciones que aparecen en la cría artificial, tradicionalmente llamadas "monstruos", cambian sustancialmente el fenotipo en un solo paso. Casos de enanismo son relativamente frecuentes en especies como el hombre, el perro y la oveja, y se han utilizado por los criadores de animales para conseguir resultados apetecidos, por ejemplo, un monstruo con las patas deformes se utilizó para conseguir un tipo de ovejas incapaz de saltar setos, lo que las hacía fáciles de guardar y vigilar (Figura 6-24). Muchos colegas de Darwin, que aceptaron sus otras teorías, consideraron el gradualismo fenotípico como una exageración. Si las mutaciones "monstruosas" se pueden usar en la cría de animales, ¿por qué debemos excluirlas de la teoría de la evolución? Algunos han replicado en favor del gradualismo que tales mutaciones tienen siempre efectos colaterales negativos que impedirían su supervivencia

### Figura 6-22

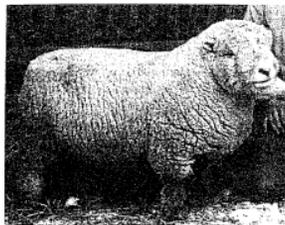
Un modelo de la evolución de los 13 pinzones de Darwin en las islas Galápagos. Se postulan tres etapas: (1) Pinzones inmigrantes procedentes del continente sudamericano llegan a las Galápagos y colonizan una isla; (2) Una vez establecida la población, los pinzones se dispersan a las otras islas, en las que se adaptan a nuevas condiciones y cambian genéticamente; y (3) tras un período de aislamiento, se establecen contactos secundarios entre distintas poblaciones. Las dos poblaciones llegan a constituir especies independientes si no pueden cruzarse con éxito.



### Figura 6-23

A. Radiación adaptativa en diez especies de pinzones de Darwin de la isla de Santa Cruz, una de las islas Galápagos; se muestran las diferencias en los picos y los hábitos alimentarios. Aparentemente, todos descienden de un pinzón ancestral común procedente de Sudamérica. B. Pinzón carpintero, una de las 13 especies de pinzones de las Galápagos, utilizando una ramita como herramienta para alimentarse. Este pinzón trabajó durante unos 15 minutos hasta encontrar y extraer una oruga de una grieta en el árbol.





### Figura 6-24

Esta raza (Ancon) de corderos nació por una "mutación deportiva" que condujo al enanismo de las extremidades. Muchos de los contemporáneos de Darwin le criticaron por su opinión de que tales mutaciones no eran importantes en el proceso de la selección natural.

en poblaciones naturales. Claro está, cabe preguntarse si la oveja de patas atrofiadas, a pesar de su atractivo para los ganaderos, se propagaría con éxito en presencia de sus parientes de patas largas sin la intervención humana. Sin embargo, una mutación de grandes efectos parece responsable de un polimorfismo adaptativo en el tamaño del pico de una especie de pinzones africanos (*Pyrenestes ostrinus*), por la que las formas de picos grandes se alimentan de semillas duras y las de picos pequeños de semillas blandas. Recientes investigaciones en genética evolutiva del desarrollo (p. 174) han puesto de manifiesto la continua controversia que rodea al gradualismo fenotípico.

### Equilibrio puntuado

Si observáramos el gradualismo darwinista sobre una escala de tiempo geológico podríamos esperar encontrar en el registro fósil una larga serie de formas intermedias que conectarían los fenotipos de las poblaciones ancestrales y las descendientes (Figura 6-25). Este modelo predecible recibe el nombre de **gradualismo filético**. Darwin reconoció que este gradualismo filético no aparecía con frecuencia en el registro fósil. Los estudios llevados a cabo desde los tiempos de Darwin han fracasado aparentemente a la hora de producir la esperada serie continua de fósiles. ¿Significa esto que el registro fósil refuta la teoría del gradualismo? Darwin lo niega, argumentando que el registro fósil es demasiado imperfecto como para conservar series de transición. Aunque la evolución es un proceso lento para nosotros, es rápido con relación a la velocidad con que se acumulan y forman buenos depósitos fósiles. Sin embargo, otros han opinado que las bruscas apañaciones y extinciones de especies en el registro fósil nos conducen por fuerza a la conclusión de que el gradualismo filético es raro.

Niles Eldredge y Stephen Jay Gould han propuesto el **equilibrio puntuado** para explicar los cambios evolutivos discontinuos que se observan a lo largo del tiempo geológico. El equilibrio puntuado establece que la evolución fenotípica se concentra en momentos relativamente breves de especiación ramificada, seguidos por

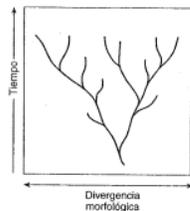


Figura 6-25

Modelo gradualista para los cambios evolutivos morfológicos, que considera que éstos se producen continuamente a lo largo del tiempo geológico (millones de años). Las bifurcaciones seguidas de una divergencia gradual conducen a la especiación. Obsérvese que la mayor parte del pico de cambio morfológico se acumula en los linajes intraspecíficos entre los puntos de ramificación, que no están acompañados por cantidades anormalmente elevadas de cambios morfológicos.

intervalos mucho más largos de quietud evolutiva (Figura 6-26). La especiación es un suceso episódico, que se produce durante un período de aproximadamente 10 000 a 100 000 años. Como las especies pueden sobrevivir durante 5 a 10 millones de años, el momento de especiación es un "instante geológico", que representa el 1% o menos de la vida de una especie. No obstante, diez mil años es tiempo más que suficiente para que la evolución darwiniana lleve a cabo cambios espectaculares. Así pues, una pequeña parte de la existencia de una estirpe o linaje en evolución es responsable de la mayoría de los cambios evolutivos observables. El equilibrio puntuado contrasta con las opiniones del paleontólogo George Simpson, quien solamente atribuye tasas moderadas de evolución morfológica a la especiación ramificada, y espera que la mayor parte

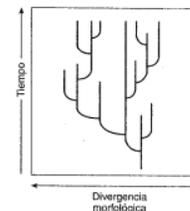


Figura 6-26

El modelo del equilibrio puntuado considera que el cambio evolutivo morfológico se concentra en sucesos relativamente rápidos de especiación ramificada (líneas laterales), seguido de prolongados períodos sin cambios a través del tiempo geológico (millones de años).

del cambio morfológico se acumule gradualmente en el modo "filético" entre sucesos de especiación ramificada.

El proceso de especiación alopatrida mediante sucesos fundadores proporciona una posible explicación para el equilibrio puntuado. Recordemos que la especiación inducida por una "colonización" requiere la rotura del equilibrio genético en una población pequeña y geográficamente periférica. Estas poblaciones pequeñas tienen pocas probabilidades de quedar conservadas en el registro fósil. Tras el establecimiento y estabilización de un nuevo equilibrio genético, la nueva población puede aumentar su tamaño, incrementando así la posibilidad de que algunos de sus miembros fosilicen. Sin embargo, la especiación por sucesos colonizadores no puede ser la única causa del equilibrio puntuado, ya que éste puede observarse en grupos en los que la especiación por colonización es poco probable.

Los evolucionistas que lamentaron durante tanto tiempo la imperfección del registro fósil vieron abrirse en 1981 una página completa, "sin censura", de la historia fósil en África. Peter Williamson, un paleontólogo británico que se encontraba trabajando en lechos fósiles de 400 m de espesor cerca del lago Turkana, dio a conocer un registro sorprendentemente claro de un proceso de especiación en caracoles dulcícolas. La geología de la cuenca del lago Turkana revela una historia de inestabilidad. Terremotos, erupciones volcánicas y cambios climáticos produjeron subidas y bajadas del nivel del agua, a veces de cientos de pies. Trece estirpes o linajes de caracoles mostraban largos períodos de estabilidad, interrumpidos por breves épocas de cambios rápidos en la forma de la concha cuando las poblaciones de caracoles se fragmentaban por las aguas en retirada. Estas poblaciones divergieron para formar nuevas especies, que permanecieron inalteradas, como lo atestiguan gruesos depósitos, antes de extinguirse y ser reemplazadas por especies descendientes. Las transiciones se produjeron en períodos de entre 5000 y 20 000 años. En los pocos metros de sedimento correspondientes a las épocas de estabilidad se podrían observar todas las formas de transición. El estudio de Williamson coincide perfectamente con el modelo de equilibrio puntuado de Eldredge y Gould.

### Selección natural

La selección natural es la pieza central de la teoría de la evolución de Darwin. Nos proporciona una explicación natural para los orígenes de la **adaptación**, lo que incluye todos los atributos del desarrollo, del comportamiento, anatómicos y fisiológicos que mejoran la capacidad del organismo para utilizar los recursos ambientales con el fin de sobrevivir y reproducirse. La evolución de patrones de color que camuflaban a las polillas ante sus depredadores (Figura 1-11, p. 12) y de picos adaptados a dietas diferentes en los pinzones (Figura 6-23) ilustran cómo la selección natural conduce a la adaptación. Darwin desarrolló su teoría de la selección natural como una serie de cinco observaciones y tres implicaciones deducidas de aquéllas:

**Observación 1—Los organismos tienen una gran fertilidad potencial.** Todas las poblaciones producen un gran número de gametos y, potencialmente, un gran número de descendientes en cada generación. El tamaño de la población aumentaría exponencialmente a una velocidad enorme si todos los individuos producidos en cada generación sobrevivieran y se reproducieran. Darwin calculó que incluso en una especie de crecimiento lento, como el elefante, una sola pareja que criara desde los 30 hasta

los 90 años, aunque solamente tuviera seis crías, produciría 19 millones de descendientes en 750 años.

**Observación 2—Las poblaciones naturales generalmente mantienen un tamaño constante, excepto cuando menores.** Las poblaciones naturales fluctúan de tamaño durante generaciones y a veces se extinguen, pero ninguna población natural presenta el crecimiento exponencial continuo que, teóricamente, podría alcanzar por su capacidad reproductora.

**Observación 3—Los recursos naturales son limitados.** El crecimiento exponencial de una población natural requeriría recursos naturales ilimitados para proporcionar alimento y abrigo a la población en expansión, pero los recursos naturales son finitos.

**Implicación 1—Existe una continua lucha por la existencia entre los miembros de una población.** Los supervivientes representan solamente una parte, a menudo muy pequeña, de los individuos producidos en cada generación. Darwin escribió en *El origen de las especies* "es la doctrina de Malthus aplicada con múltiples fuerzas al conjunto de los reinos animal y vegetal". La lucha por el alimento, el refugio y el espacio vital se hace más severa conforme la superpoblación aumenta.

**Observación 4—Las poblaciones muestran variación entre los organismos.** No hay dos individuos exactamente iguales. Se diferencian en tamaño, color, fisiología, conducta y muchos otros aspectos.

**Observación 5—La variación es heredable.** Darwin se percató de que los hijos tienden a parecerse a sus progenitores, aunque no llegó a entender cómo. El mecanismo hereditario descubierto por Gregor Mendel se aplicaría a la teoría de Darwin muchos años más tarde.

**Implicación 2—Entre los distintos organismos de una población hay diversas tasas de reproducción y supervivencia que favorecen los rasgos ventajosos (selección natural).** La supervivencia en la lucha por la existencia no se produce al azar con respecto a la variación hereditaria de la población. Ciertos rasgos confieren a sus poseedores una ventaja sobre los demás al servirle del entorno para la supervivencia y la reproducción eficaces. Los supervivientes transmiten sus caracteres favorables a la descendencia, haciendo que estos rasgos se acumulen en la población.

**Implicación 3—Durante muchas generaciones, la selección natural genera nuevas adaptaciones y nuevas especies.** La reproducción diferencial de los distintos organismos transforma gradualmente las especies y provoca, a largo plazo, su mejora. Darwin sabía que el hombre utiliza muchas veces la variación heredable para conseguir nuevas razas, más útiles, de plantas y ganado. La selección natural, actuando durante millones de años, sería incluso más eficaz para producir nuevos tipos o modelos que la selección artificial, que se lleva a cabo dentro de los límites de una vida humana. La selección natural, actuando independientemente sobre poblaciones geográficamente separadas, haría que divergieran unas de otras, produciendo por lo tanto las barreras reproductivas que conducen a la especiación.

## Modelo explicativo de Darwin de la evolución por selección natural

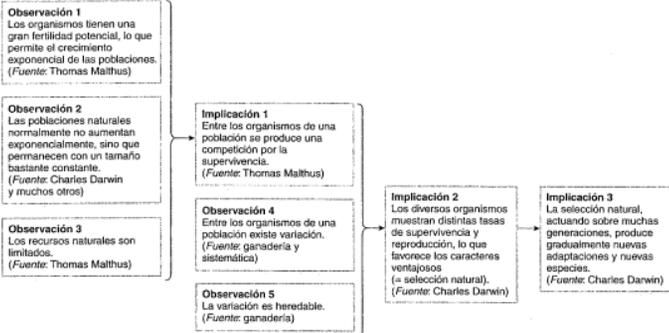


Figura 6-27

El alce irlandés, una especie fósil que se utilizó para apoyar la idea ortogénica de que la variación llevó a las astas a ser tan grandes, lo que condujo a la especie a su extinción.

utilidad de las plumas en el vuelo. La **exaptación** es la utilidad de una estructura para llevar a cabo una función biológica que no formaba parte de su origen evolutivo. La exaptación contrasta con la adaptación, que implica que una estructura aparece por selección natural para realizar una función determinada. Por tanto, las plumas de las aves son adaptaciones para la termorregulación pero exaptaciones para el vuelo. Como los cambios estructurales que separan a miembros de distintas especies son del mismo tipo que los que observamos en una misma especie, parece razonable suponer que la selección puede producir nuevas especies.

## REVISIONES DE LA TEORÍA DE DARWIN

### Neodarwinismo

El punto débil más importante de la teoría de Darwin fue la falta de una identificación correcta del mecanismo de la herencia. Darwin veía la herencia como un fenómeno de mezcla, en el que los rasgos de los padres se amalgamaban en su descendencia. Darwin invocó también la hipótesis de Lamarck de que un organismo podía alterar su herencia mediante el uso y desuso de partes del cuerpo y a través de la influencia directa del entorno. August Weismann rechazó la herencia lamarckiana al demostrar experimentalmente que las modificaciones que sufre un organismo durante su vida no alteran su herencia (véase el Capítulo 5), y en consecuencia revisó la teoría de Darwin. Actualmente se utiliza el término **neodarwinismo** para designar a la teoría de Darwin revisada en este sentido por Weismann.

La genética mendeliana aclaró eventualmente la herencia de caracteres requisitada por la teoría de la selección natural de Darwin (p. 81). Irónicamente, cuando se redescubrió el trabajo de Mendel en 1900, se consideró como opuesto a la teoría de la selección natural. Cuando se descubrieron las primeras mutaciones en los primeros años de la década de 1900, la mayoría de los genetistas pensaron que producían nuevas especies en grandes y únicas etapas. Así, relegaron a la selección natural al papel de "verdugo", como una

fuerza negativa que únicamente se limitaba a eliminar a los claramente inadaptados.

## Aparición del darwinismo moderno: la teoría sintética

En los años treinta, una nueva generación de genetistas empezó a contemplar la teoría de Darwin desde otro punto de vista. Se trataba de estudiosos de la genética de las poblaciones, científicos que investigaban la variación en poblaciones naturales utilizando modelos matemáticos y estadísticos. Gradualmente surgió una nueva y poderosa teoría que hermanó a la genética de poblaciones, la paleontología, la biogeografía, la embriología, la sistemática y la etología en un marco darwiniano.

La genética de poblaciones estudia la evolución como un cambio en la composición genética de las poblaciones. Con el fortalecimiento de esta ciencia, la biología evolutiva quedó dividida en dos parcelas diferentes. La **microevolución** es el campo que estudia los cambios evolutivos en las frecuencias de distintas formas alélicas de los genes en las poblaciones (p.78). La **macroevolución** estudia la evolución a gran escala, abarcando el origen de nuevas estructuras en los organismos, de nuevos diseños, de tendencias evolutivas, la radiación adaptativa, las relaciones filogenéticas entre las especies y las extinciones masivas. La investigación macroevolutiva se basa en la sistemática y en el método comparativo (p. 206). Siguiendo la síntesis evolutiva, tanto la macroevolución como la microevolución han operado claramente dentro de la tradición del neodarwinismo, y ambas han expandido la teoría darwiniana de forma importante.

## MICROEVOLUCIÓN: VARIACIÓN GENÉTICA Y CAMBIO EN LAS ESPECIES

La microevolución es el estudio del cambio genético que se produce en las poblaciones naturales. La aparición de diferentes formas alélicas de un gen en una población se denomina **polimorfismo**. Todos los alelos de todos los genes que poseen los miembros de una población constituyen, colectivamente, la **reserva genética**. El polimorfismo presente en las grandes poblaciones es potencialmente enorme, porque con las frecuencias de mutación observadas, se pueden esperar muchos alelos diferentes para todos los genes.

Los genetistas de poblaciones estudian el polimorfismo identificando las distintas formas alélicas de un gen que están presentes en una población, y midiendo sus frecuencias relativas en dicha población. La frecuencia relativa de una forma alélica particular en una población se conoce con el nombre de **frecuencia alélica**. Por ejemplo, en la población humana hay tres formas alélicas distintas del gen que codifica los grupos sanguíneos ABO (p.782). Si utilizamos la letra *I* para simbolizar este gen, *I<sup>A</sup>* e *I<sup>B</sup>* serán los alelos, genéticamente codominantes, que codifican los tipos sanguíneos A y B, respectivamente. El alelo *i* es recesivo, y codifica el grupo O. Por tanto, los genotipos *I<sup>A</sup>I<sup>A</sup>* e *I<sup>A</sup>i* producen sangre del tipo A, los genotipos *I<sup>B</sup>I<sup>B</sup>* e *I<sup>B</sup>i* producen sangre del tipo B, el genotipo *I<sup>A</sup>I<sup>B</sup>* sangre AB, y el genotipo *ii* sangre del tipo O. Como cada individuo contiene dos copias de este gen, el número total de copias presentes en la población es dos veces el número de individuos. ¿Qué parte de este total representa cada una de las tres formas alélicas? En la población francesa encontramos

La popular frase "supervivencia de los más aptos" no fue creada por Darwin, sino que fue acuñada unos pocos años antes por el filósofo británico Herbert Spencer, quien se anticipó algo a los principios de Darwin sobre la evolución. Desgraciadamente, la frase se relacionó más tarde con la agresión y la violencia de un mundo sangriento y competitivo. De hecho, la selección natural opera a través de muchas otras características de los seres vivos. El animal mejor adaptado puede ser el que más favorezca las condiciones de vida de su población. La destreza en la lucha es solamente uno de los varios medios para conseguir el éxito reproductor.

La selección natural se considera a menudo como un proceso con dos etapas: un componente regido por el azar y otro no dominado por él. La aparición de variación entre los organismos es el componente al azar. El proceso de mutación no genera con preferencia rasgos favorables para el organismo; es más probable que las nuevas variantes sean desfavorables. El componente no sujeto al azar es la supervivencia de los distintos rasgos, que queda determinada por la eficacia de éstos al permitir a sus poseedores utilizar los recursos del entorno para sobrevivir y reproducirse. La supervivencia y la reproducción diferenciales entre diferentes organismos se conocen hoy como **extracción**, y no deben equipararse a la selección natural. Actualmente sabemos que incluso los procesos al azar (deriva genética, p. 127) pueden producir esta extracción entre distintos organismos. La selección establece que la extracción se produce porque ciertos rasgos confieren a sus poseedores ventajas en la supervivencia y en la reproducción con respecto a otros organismos que carecen de estos caracteres. La selección es, por tanto, una causa específica de extracción.

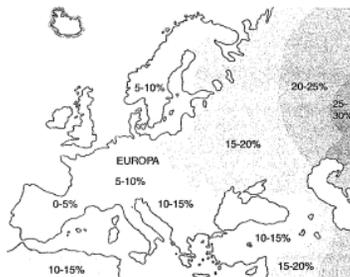
La teoría de Darwin de la selección natural ha sido desafiada repetidamente. Uno de estos desafíos propone que la variación dirigida (no al azar) gobierna el cambio evolutivo. Alrededor de 1900, varias teorías evolutivas denominadas colectivamente **ortogénesis** propusieron que la variación posee un "momento", que fuerza a una estirpe a evolucionar en una dirección determinada, no siempre adaptativa. El extinto alce irlandés fue un popular ejemplo de ortogénesis; se consideró que la variación se dirigió preferentemente a aumentar el tamaño de las astas, generando un "momento" evolutivo para producir astas cada vez mayores. La selección natural fue incapaz de parar este proceso hasta que las astas fueron tan grandes que condujeron a la especie a la extinción (Figura 6-27). La ortogénesis explicaba cómo rasgos en apariencia no adaptativos podían supuestamente llevar al declive a una especie. Como la extinción es el destino evolutivo de la mayoría de las especies, la desaparición del alce irlandés no es extraordinaria, y probablemente no está relacionada con sus grandes astas. Sin embargo, la investigación genética posterior sobre la naturaleza de la variación rechazó las predicciones genéticas de la ortogénesis.

Otra crítica recurrente a la selección natural es que no puede generar nuevas estructuras o especies, sino únicamente modificar las que ya existen. La mayoría de las estructuras no habrían podido llevar a cabo, en sus primeras etapas evolutivas, las funciones que realizan cuando están desarrolladas por completo, por lo que no está muy claro cómo podría haberlas favorecido la selección natural. ¿Qué utilidad tiene un ala a medio formar o un rudimento de pluma para un ave veladora? Para responder a esta crítica se propone que las estructuras evolucionaron inicialmente para propósitos distintos a los actuales. Las plumas rudimentarias pueden haber sido útiles para la termorregulación, por ejemplo. Su papel en el vuelo habría evolucionado más tarde, al adquirir incidentalmente propiedades aerodinámicas. Entonces pudo actuar la selección natural para mejorar la

las siguientes frecuencias alélicas:  $f^A = 0.6$ ;  $f^a = 0.4$  e  $i = 0.0$ . En la población rusa las correspondientes frecuencias alélicas son distintas ( $f^A = 0.8$ ,  $f^a = 0.28$  e  $i = 0.4$ ), lo que demuestra una divergencia microevolutiva entre estas poblaciones (véase la Figura 6-27). Aunque los alelos  $f^A$  e  $f^a$  son dominantes sobre el  $i$ , la frecuencia de este último casi iguala al primero y supera al segundo en ambas poblaciones. La dominancia describe el *efecto fenotípico* de un alelo en los individuos heterocigóticos, no su abundancia relativa en una población. Demostraremos que, por sí mismas, la herencia y la dominancia mendeliana no alteran las frecuencias alélicas ni producen cambios evolutivos en una población.

## Equilibrio genético

En muchas poblaciones humanas pueden ser muy comunes los rasgos genéticamente recesivos, como el grupo sanguíneo O, el pelo rubio o los ojos azules. ¿Por qué los correspondientes rasgos dominantes no suplantaron gradualmente estos caracteres recesivos? Es un error muy común creer que un carácter asociado con un alelo dominante aumenta su frecuencia debido a su dominancia genética. Este error es rebatido por un principio llamado ley del **equilibrio de Hardy-Weinberg** (véase el recuadro de la página siguiente), que constituye la base de la genética de poblaciones. De acuerdo con este teorema, el proceso hereditario no produce por sí solo cambios evolutivos. En grandes poblaciones biparentales, las frecuencias genéticas y las proporciones genotípicas alcanzan un equilibrio en una generación determinada, a partir de la cual *permanecen invariables a menos* que sean alteradas por nuevas mutaciones, la selección natural, la migración, los cruzamientos no al azar, o la deriva genética. Estas alteraciones son la fuente de los cambios microevolutivos.



**Figura 6-28**  
Frecuencias del grupo sanguíneo B en la población humana de Europa. El alelo es más común en el este y más raro en el oeste. Este alelo pudo surgir en el este y haberse difundido gradualmente hacia el oeste a través de la continuidad genética de las poblaciones humanas. No se conoce ninguna ventaja selectiva de este alelo, y los cambios en su frecuencia probablemente respondieron a los efectos de una deriva genética al azar.

Un alelo raro o escaso, de acuerdo con este principio, no desaparece de una población numerosa precisamente porque es raro. Esta es la razón por la que ciertos caracteres exactos, como el albinismo o la crosis quística, persisten a lo largo de generaciones. Por ejemplo, el albinismo humano está producido por un alelo recesivo  $a$ . Solamente una persona de cada 20 000 es albina, y este individuo es homocigótico ( $aa$ ) para el alelo recesivo. Obviamente, en la población con pigmentación normal hay muchos portadores, esto es, personas heterocigóticas ( $Aa$ ) para el albinismo. ¿Cuál es su frecuencia? Una forma adecuada de calcular las frecuencias de los genotipos en una población es mediante el desarrollo del binomio  $(p + q)^2$  (véase el recuadro de la página siguiente). Haremos que  $p$  represente la frecuencia alélica de  $A$  y  $q$  la de  $a$ .

Suponiendo que los cruzamientos son al azar (una suposición discutible, pero que debemos aceptar para nuestro ejemplo), la distribución de las frecuencias genotípicas es  $p^2 = A/A$ ,  $2pq = A/a$  y  $q^2 = a/a$ . Sólo conocemos con certeza la frecuencia del genotipo  $aa$   $1/20\ 000$ ; por lo que:

$$q^2 = 1/20\ 000$$

$$q = (1/20\ 000)^{1/2} = 1/141$$

$$p = 1 - q = 140/141$$

La frecuencia de los portadores es la siguiente:

$$A/a = 2pq = 2 \times 140/141 \times 1/141 = 1/70$$

¡Una persona de cada 70 es portador! Aunque un rasgo recesivo puede ser raro, es sorprendente lo común que puede ser un alelo recesivo en una población. Esto contiene un mensaje para cualquiera que pretenda eliminar un alelo recesivo «no deseado» de una población mediante el control de la reproducción. Es prácticamente imposible. Como solamente los homocigotos recesivos muestran el fenotipo a eliminar artificialmente (por ejemplo, mediante esterilización), el gen continúa produciendo homocigotos a partir de los portadores heterocigotos. Para un alelo recesivo presente en 2 de cada 100 personas (y homocigoto solamente en 1 de cada 10 000 personas), harían falta 50 generaciones de continua selección sobre los homocigotos solamente para reducir la frecuencia a una de cada 100 personas.

## Cómo se mantiene el equilibrio genético

En las poblaciones naturales, el equilibrio genético se altera por (1) deriva genética al azar, (2) cruzamientos no al azar, (3) mutación recurrente, (4) migración, (5) selección natural e interacciones entre todos estos factores. La mutación recurrente es, en último término, la fuente de variación en todas las poblaciones, pero generalmente requiere la participación de uno o más de los factores restantes para mantener el equilibrio genético. Consideraremos ahora tales factores uno por uno.

### Deriva genética

Algunas especies, como el guepardo (Figura 6-29), presentan muy poca variación genética, probablemente porque hubo períodos en los que las poblaciones de sus antecesores eran muy pequeñas. Es obvio que una población reducida no puede presentar un gran

## El equilibrio de Hardy-Weinberg: por qué el proceso hereditario no cambia las frecuencias alélicas

La ley de Hardy-Weinberg es una consecuencia lógica de la primera ley de Mendel, y expresa la tendencia hacia el equilibrio inherente a la herencia mendeliana.

Seleccionemos para nuestro ejemplo una población con un locus que posea dos alelos  $T$  y  $t$ . La expresión fenotípica de este gen podría ser, por ejemplo, la capacidad para detectar mediante el gusto un compuesto químico llamado fenilcarbámid. Los individuos de la población serán de tres genotipos para este locus,  $TT$ ,  $Tt$  (ambos gustadores) y  $tt$  (no gustadores). En una muestra de 100 individuos, suponemos que hay 20 del genotipo  $TT$ , 40 del genotipo  $Tt$  y 40 del  $tt$ . Podemos diseñar una tabla que muestre las frecuencias alélicas (recordemos que cada individuo posee dos copias del gen):

Genotipo	Número de individuos	Copias del alelo $T$	Copias del alelo $t$
$T/T$	20	40	
$T/t$	40	40	40
$t/t$	40		80
Total	100	80	120

De las 200 copias, la proporción del alelo  $T$  es  $80/200 = 0.4$  (40%), y la proporción del alelo  $t$  es  $120/200 = 0.6$  (60%). Es costumbre, al presentar este tipo de situaciones, utilizar " $p$ " y " $q$ " para las dos frecuencias alélicas. El alelo dominante se representa por  $p$  y el recesivo por  $q$ . Así:

$$p = \text{frecuencia de } T = 0.4$$

$$q = \text{frecuencia de } t = 0.6$$

$$\text{por lo que } p + q = 1$$

Habiendo calculado las frecuencias alélicas en nuestro ejemplo, determinemos ahora si estas frecuencias cambiarán espontáneamente en una nueva generación de la población. Suponiendo que el cruzamiento es al azar (y esto es importante: todas las combinaciones posibles de genotipos deben ser igualmente probables), cada individuo contribuirá con un mismo número de gametos a la «reserva común» de la que se formará la siguiente generación. Si esto es así, las frecuencias de los gametos en la «reserva» será proporcional a las frecuencias alélicas en la muestra. Es decir, el 40% de los gametos será  $T$ , y el 60%  $t$  (ratio 0.4:0.6). Por supuesto, tanto los óvulos como los espermatozoides tendrán las mismas frecuencias. La siguiente generación se formará como sigue:

Espermatozoide	Óvulos	
	$T = 0.4$	$t = 0.6$
$T = 0.4$	$TT = 0.16$	$Tt = 0.24$
$t = 0.6$	$Tt = 0.24$	$tt = 0.36$

Respecto a los genotipos tendremos:

$$\text{frecuencia de } TT = 0.16$$

$$\text{frecuencia de } Tt = 0.48$$

$$\text{frecuencia de } tt = 0.36$$

A continuación determinemos los valores de  $p$  y  $q$  de las poblaciones cruzadas al azar. A partir de la tabla anterior, vemos que la frecuencia de  $T$  será la suma de los genotipos  $TT$ , que es 0.16, y la mitad del fenotipo  $Tt$ , que es 0.24:

$$T(p) = 0.16 + 5(0.48) = 0.4$$

De igual forma, la frecuencia de  $t$  será la suma de los genotipos  $tt$ , 0.36, y de la mitad del genotipo  $Tt$ , 0.24:

$$t(q) = 0.36 + 5(0.48) = 0.6$$

La nueva generación presenta exactamente las mismas frecuencias genéticas que la generación parental. Véase que no ha habido incremento en la frecuencia del gen dominante  $T$ . Por ello, en una población que se reproduce sexualmente con cruzamientos libres, la frecuencia de cada alelo permanece constante generación tras generación si no hay selección natural, migración, mutaciones recurrentes o deriva genética (véase el texto). Aquellos más duchos en matemáticas reconocerán que de las frecuencias genotípicas  $TT$ ,  $Tt$  y  $tt$  son en realidad el desarrollo de  $(p + q)^2$ :

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

Los lectores familiarizados con la estadística se darán cuenta de que los cálculos para el equilibrio proporcionan frecuencias esperadas, que es poco probable que aparezcan exactamente en una población de tamaño finito. Por esta razón, el tamaño finito de las poblaciones es una causa de cambio evolutivo.

La deriva genética tiene lugar, hasta cierto punto, en todas las poblaciones de tamaño finito. La constancia total y perfecta de las frecuencias alélicas, tal y como se predice en la ley del equilibrio de Hardy-Weinberg, solamente se da en poblaciones infinitamente grandes, y tales poblaciones sólo existen en modelos matemáticos. Todas las poblaciones animales son finitas y, por lo tanto, sufren en distinto grado los efectos de la deriva genética, que son, por término medio, mayores cuanto menor sea el tamaño de la población. La deriva genética erosiona la variabilidad genética de una población. Si el tamaño de ésta se mantiene reducido durante muchas generaciones, la variación genética puede reducirse enormemente. Esta pérdida es peligrosa para el éxito evolutivo de la especie, porque

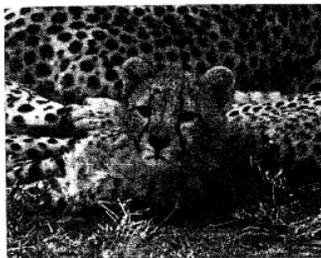


Figura 6-29

El guardardo, una especie cuya variabilidad genética se ha restringido hasta niveles peligrosamente bajos debido al pequeño tamaño de sus poblaciones en el pasado.

restringe las potenciales respuestas genéticas a los cambios ambientales. De acuerdo con ello, muchos biólogos temen que las poblaciones de guardardos pueden no tener la suficiente variación como para sobrevivir a largo plazo.

Una reducción apreciable en el tamaño de una población que aumenta el cambio evolutivo por deriva genética se conoce comúnmente como "cuello de botella". Un cuello de botella asociado al establecimiento geográfico de una nueva población recibe el nombre de "efecto fundador", y puede estar relacionado con la formación de una nueva especie (p. 119).

### Cruzamiento selectivo

Si los cruzamientos no son al azar, las frecuencias genotípicas se desviarán de las predicciones de Hardy-Weinberg. Por ejemplo, si dos alelos diferentes de un gen tienen la misma frecuencia ( $p = q = 0.5$ ), esperaríamos que la mitad de los genotipos sean heterocigóticos ( $2pq = 2(0.5)(0.5) = 0.5$ ) y la cuarta parte homocigóticos para cada uno de los alelos respectivos ( $p^2 = q^2 = [0.5]^2 = 0.25$ ). Si se produce un **cruzamiento selectivo positivo**, los individuos copulan preferentemente con otros de su mismo genotipo, como los albinos que se emparejan con otros albinos. Estas uniones de parejas homocigóticas generan una descendencia igualmente homocigótica. Los cruzamientos entre progenitores heterocigóticos producen, por término medio, descendencias 50% homocigóticas y 50% heterocigóticas (25% de cada uno de los dos tipos) en cada generación. Los cruzamientos selectivos positivos incrementan la frecuencia de genotipos homocigóticos y disminuyen la de heterocigóticos en la población, pero no alteran las frecuencias alélicas.

Los cruzamientos preferenciales entre parientes próximos también aumentan el carácter homocigótico de la población, en lo que se denomina **endogamia**. Mientras que los cruzamientos selectivos positivos afectan generalmente a uno o a unos pocos rasgos, la endogamia interviene en todos los caracteres variables. Una endogamia intensa incrementa en gran manera la posibilidad de que alelos

recesivos extraños, raros o nocivos aparezcan homocigóticamente, y en consecuencia, se expresen.

La endogamia y la deriva genética se confunden a menudo, ya que ambas están produciendo por el pequeño tamaño de la población. Sin embargo, sus efectos son muy diferentes. Por sí sola, la endogamia no puede cambiar las frecuencias alélicas de una población, sino únicamente las formas en que los alelos se combinan en los genotipos. La deriva genética cambia las frecuencias alélicas y, consecuentemente, también las genotípicas. Incluso poblaciones muy grandes corren el peligro de ser altamente endogámicas si existe una conducta preferente dirigida al cruzamiento entre parientes cercanos, aunque esto raramente se da en los animales. Por otra parte, la deriva genética tiene poco efecto en poblaciones de gran tamaño.

La endogamia ha resultado ser un grave problema en zoológicos que albergan pequeñas poblaciones de mamíferos escasos. Los cruzamientos con parientes cercanos tienden a juntar genes de un antecesor común e incrementar la probabilidad de que dos copias de un gen deletéreo aparezcan juntas en el mismo organismo. El resultado es la "depresión por endogamia". La solución consiste en aumentar la diversidad genética poniendo juntos animales en cautividad procedentes de distintos zoológicos o introduciendo nuevos animales de poblaciones salvajes, si fuese posible. Paradójicamente, cuando las poblaciones de los zoológicos son extremadamente pequeñas y no hay posibilidad de obtener animales salvajes, se recomienda la endogamia. Así se seleccionan genes que toleran la endogamia; los genes deletéreos desaparecen si matan a los individuos homocigóticos.

### Migración

La migración impide la divergencia de poblaciones distintas de una misma especie. Si una especie de gran tamaño se subdivide en muchas poblaciones menores, la deriva genética y la selección, al actuar por separado sobre ellas, pueden producir divergencias evolutivas. Una pequeña tasa de migración en cada generación impide que tales poblaciones se hagan genéticamente muy diferentes. Por ejemplo, las poblaciones francesa y rusa cuyas frecuencias alélicas para los grupos ABO se discutieron anteriormente, muestran cierta divergencia genética, pero la continua migración entre ellas les impide diferenciarse por completo.

### Selección natural

La selección natural en una población puede cambiar tanto las frecuencias alélicas como las genotípicas. Aunque los efectos de la selección muchas veces se refieren a genes polimórficos particulares, debemos resaltar que la selección natural actúa sobre todo el animal y no sobre caracteres aislados. El organismo que posea la combinación de caracteres superior será el favorecido; un animal puede presentar rasgos que no supongan ventajas, o incluso que sean inconvenientes, pero tendrá éxito sobre los demás si la combinación de estos caracteres es favorable. Cuando decimos que un genotipo en un gen determinado tiene una **adaptabilidad relativa** mayor que otros, establecemos que, en promedio, tal genotipo proporciona una ventaja para la supervivencia y la reproducción en la población. Si genotipos alternativos no tienen las mismas probabilidades de supervivencia y reproducción, el equilibrio de Hardy-Weinberg quedará alterado.

Utilizando la teoría de la selección natural, en una población se pueden medir valores de **adaptabilidad** relativa asociados con distintos genotipos. Los genetistas usan a menudo la letra *W* para denotar la adaptabilidad relativa esperada de un genotipo en una población, asignando el valor 1 al genotipo de mayor adaptabilidad y expresando las adaptabilidades del resto en forma de fracciones.

Usaremos como ejemplo de medida de la adaptabilidad la variabilidad genética asociada a la enfermedad denominada anemia falciforme en poblaciones humanas. Considerando solamente los alelos de la hemoglobina normal (*A*) y de la hemoglobina falciforme (*S*) para el gen de la beta-hemoglobina en poblaciones humanas (p. 100), los genotipos posibles son *AA*, *AS* y *SS*. Los datos de viabilidad de los individuos con estos tres genotipos en entornos sin malaria arrojan unos valores de adaptabilidad de 1 para los genotipos *AA* y *AS*, y de 0.2 para el genotipo *SS*. Se espera que las personas con el genotipo *SS* susceptibles de padecer anemia grave, contribuyan con un 20% a la descendencia de la próxima generación, con respecto a la media de los individuos con los genotipos *AA* y *AS*. En entornos con malaria, el genotipo *AS* tiene la mayor adaptabilidad ( $=1$ ), el genotipo *AA* tiene una adaptabilidad algo menor ( $=0.9$ ), debido a que estos individuos presentan una mayor incidencia de malaria que los *AS*, y finalmente los *SS* tienen una adaptabilidad baja ( $=0.2$ ), debido a la anemia. A partir de estas medidas de los valores de adaptabilidad y conociendo las frecuencias de los alelos en una población, así como sus sistemas de apareamiento, se puede calcular el **efecto medio** que un alelo tiene sobre el fenotipo de adaptabilidad relativo en dicha población. En el ejemplo de la anemia falciforme, el efecto medio del alelo *S* sobre la adaptabilidad en un entorno con malaria es un equilibrio entre el efecto fuertemente negativo que presenta en homocigosis y el efecto positivo que se observa en heterocigosis con el alelo *A*.

En el Capítulo 36 se trata un concepto relacionado, la **adaptabilidad inclusiva**. El efecto medio de un alelo sobre la adaptabilidad no solamente se expresa por su contribución directa a la adaptabilidad de quienes lo presentan, sino por la ayuda que éstos prestan a sus parientes cercanos, que probablemente también tienen copias del alelo. El término "adaptabilidad inclusiva" hace referencia a los casos en que el efecto medio de un alelo se calculará de forma incorrecta si solamente se tuvieran en cuenta sus efectos directos sobre la adaptabilidad.

Algunos caracteres o combinaciones de caracteres son ventajosos para ciertos aspectos de la supervivencia o reproducción y perjudiciales para otros. Darwin utilizó el término **selección sexual** para designar la selección de rasgos que tienen ventajas a la hora de cruzarse o copular, pero que pueden ser peligrosos para la supervivencia. Los colores brillantes y las plumas llamativas pueden favorecer a los machos de las aves en su capacidad competitiva para copular, a la vez que representan su vulnerabilidad ante los depredadores (Figura 6-30). Se puede esperar que los cambios en el entorno alteren el valor selectivo de los distintos caracteres. La acción de la selección sobre la variación de los caracteres es, por tanto, muy compleja.

### Interacciones de la selección, la deriva y la migración

La subdivisión de una especie en pequeñas poblaciones que intercambian emigrantes es una situación óptima para que se produzca una evolución adaptativa rápida de la especie en su conjunto. La interacción de la deriva genética y la selección en las distintas subpoblaciones permite que muchas combinaciones genéticas diferentes, que implican a muchos genes polimórficos, sean puestas a prueba



Figura 6-30

Una pareja de patos joyosos (*Aix sponsa*). Las plumas brillantemente coloreadas del macho probablemente no le confieren una ventaja para la supervivencia frente a la hembra, y pueden incluso ser peligrosas por advertir a los depredadores de su presencia. Sin embargo, estos colores la dan la ventaja de atraer a las hembras para el cruzamiento, lo que estadísticamente compensa de las consecuencias negativas de estos colores. Darwin utilizó el término "selección sexual" para designar caracteres que dan a un individuo una ventaja para la atracción de la pareja, aunque sean neutros o incluso perjudiciales para la supervivencia.

por la selección natural. La migración entre las poblaciones permite nuevas combinaciones genéticas particularmente favorables que se expanden a través del conjunto de la especie. La interacción de la selección, la deriva genética y la migración en este ejemplo produce un cambio evolutivo que es cualitativamente diferente del que resultaría si alguno de estos factores actuara por sí solo. El genetista Sewall Wright ha llamado a esta interacción **equilibrio desplaceable**, porque permite a una población explorar distintas combinaciones adaptativas de rasgos variables. La selección natural, la deriva genética, la mutación, los cruzamientos dirigidos y la migración interactúan en las poblaciones naturales para crear inmensas oportunidades de cambio evolutivo; la estabilidad perpetua prevista por el equilibrio de Hardy-Weinberg casi nunca se mantiene durante un lapso de tiempo evolutivo significativo.

### Medida de la variación genética en las poblaciones

¿Cómo podemos medir la variación genética que se produce en las poblaciones naturales? La dominancia genética, las interacciones entre los alelos de los diferentes genes y la acción del entorno sobre el fenotipo hacen difícil cuantificar la variación genética indirectamente, mediante la observación de los fenotipos de los organismos. Sin embargo, la variabilidad puede cuantificarse a nivel molecular.

### Polimorfismo proteínico

Las distintas formas alélicas de los genes codifican proteínas que pueden diferir ligeramente en su secuencia de aminoácidos. Esto se denomina **polimorfismo proteínico**. Si estas diferencias afectan a la carga eléctrica neta de las proteínas, las diferentes formas alélicas

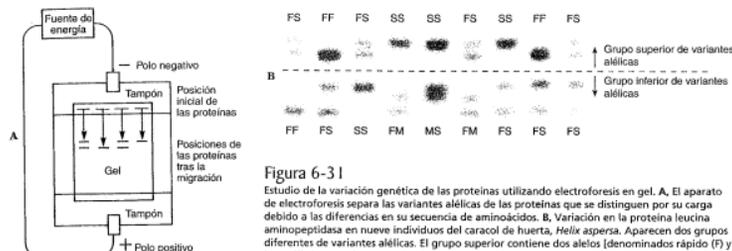


Figura 6-31

Estudio de la variación genética de las proteínas utilizando electroforesis en gel. A, El aparato de electroforesis separa las variantes alélicas de las proteínas que se distinguen por su carga debido a las diferencias en su secuencia de aminoácidos. B, Variación en la proteína leucina aminopeptidasa en nueve individuos del caracol de huerta, *Helix aspersa*. Aparecen dos grupos diferentes de variantes alélicas. El grupo superior contiene dos alelos (denominados rápido (F) y lento (S) de acuerdo con su desplazamiento en el campo eléctrico). Los individuos homocigóticos para el alelo rápido muestran una única banda rápida en el gel (FF), los homocigóticos para el alelo lento una única banda lenta (SS), y los individuos heterocigóticos tienen ambas bandas (FS). El grupo inferior contiene tres alelos diferentes señalados como rápido(F), medio(M) y lento(S). Ninguno de los individuos es homocigótico para el alelo medio (M).

pueden separarse mediante electroforesis (Figura 6-31). Podemos así identificar los genotipos de individuos determinados por genes codificadores de proteínas y medir las correspondientes frecuencias alélicas en la población.

Durante los últimos 40 años, los genetistas han descubierto, utilizando este método, mucha más variación de la que se esperaba. A pesar de los altos niveles de polimorfismo que aparecen al utilizar la electroforesis de proteínas (Tabla 6-1), estos estudios subestimaron tanto el polimorfismo proteico como la variación genética total presente en una población. Por ejemplo, no se detecta el polimorfismo proteico que no implique diferencias de carga eléctrica. Además, como el código genético es degenerado (más de un codón para la mayoría de los aminoácidos, p. 94), el polimorfismo de las proteínas no revela toda la variación genética presente en los genes correspondientes. Los cambios genéticos que no alteran la estructura de las proteínas pueden cambiar los patrones de la síntesis proteica durante el desarrollo y resultar por tanto muy importantes para el organismo. Si se tienen en cuenta todos los tipos de variación, se hace evidente que la mayor parte de las especies tiene un enorme potencial para cambiar evolutivamente en el futuro.

### Variación cuantitativa

Los rasgos cuantitativos son aquellos que muestran una variación continua, sin un patrón claro de segregación mendeliana en su mecanismo hereditario. Los valores de un carácter en la descendencia son muchas veces intermedios entre los de los progenitores. Tales rasgos se encuentran influidos por la variación de muchos genes, cada uno de los cuales sigue la herencia mendeliana y contribuye con una pequeña cantidad que se suma al fenotipo total. Caracteres con variación cuantitativa son, por ejemplo, la longitud de la cola en el ratón, la longitud de un arto de las patas de los saltamontes, el número de branquias en el pez sol, el número de gusantes en cada vaina y la altura de los machos adultos de la especie humana. Cuando los valores de los rasgos se trasladan a una gráfica, con respecto a la distribución de las frecuencias, muchas

veces se acercan a una curva de probabilidad normal o campaniforme (Figura 6-32A). La mayoría de los individuos cae cerca de la media, y unos pocos por encima y por debajo de ésta, con los extremos constituyendo las "colas" de la curva de frecuencia. Generalmente, cuanto mayor sea la muestra de la población, la distribución de las frecuencias se acerca más a una curva normal.

La selección puede actuar sobre rasgos cuantitativos para producir tres clases de respuestas evolutivas (Figura 6-32B, C y D). Una favorece a los valores medios del carácter, perjudicando a los extremos; esto se llama **selección estabilizadora** (Figura 6-32B). La **selección direccional** favorece un valor extremo del fenotipo y produce el desplazamiento en esa dirección de la media poblacional a lo largo del tiempo (Figura 6-32C). Cuando pensamos en la selección natural produciendo cambios evolutivos, generalmente lo que tenemos en mente es la selección direccional, aunque debemos recordar que no es la única posibilidad. Una tercera alternativa es la **selección disruptiva**, en la que dos fenotipos extremos diferentes son favorecidos simultáneamente, pero, por el contrario, la media queda desfa-

vorecida (Figura 6-32D). La población se vuelve bimodal, lo que significa que predominarán dos fenotipos muy diferentes.

## MACROEVOLUCIÓN: PRINCIPALES SUCESOS EVOLUTIVOS

La macroevolución describe sucesos de la evolución orgánica a gran escala. El proceso de especiación une la macroevolución y la microevolución. Las principales tendencias del registro fósil (Figuras 6-11, 6-12 y 6-13) están claramente en el campo de la macroevolución. Los modelos y procesos de cambio macroevolutivo surgen de los correspondientes de la microevolución, pero también adquieren cierto grado de autonomía. La aparición de nuevas adaptaciones y especies y las variables tasas de especiación y extinción que se aprecian en el registro fósil van más allá de la fluctuación de las frecuencias alélicas en las poblaciones.

Stephen Jay Gould reconoce tres diferentes "escalas" temporalmente en las que claramente se observan procesos evolutivos. La primera constituye la escala temporal de los procesos de la genética de poblaciones, de décadas a milenios. La segunda cubre millones de años; es la escala en la que se pueden medir y comparar las tasas de especiación y extinción entre los diferentes grupos de organismos. La tercera ocupa desde decenas a cientos de millones de años, y está marcada por la existencia de periódicas extinciones en masa. En el registro fósil de los organismos marinos las extinciones masivas son recurrentes a intervalos de aproximadamente 26 millones de años. Cinco de estas extinciones masivas han sido particularmente catastróficas (Figura 6-33). El estudio de los cambios a largo plazo en la diversidad animal se enfoca en esta tercera "escala" temporal (Figuras 6-13 y 6-35).

### Especiación y extinción a través del tiempo geológico

El cambio evolutivo en la segunda escala proporciona una nueva perspectiva sobre la teoría de Darwin de la selección natural. Aunque una especie puede pervivir durante muchos millones de años, en último término tiene dos destinos evolutivos posibles: puede dar lugar a nuevas especies o puede extinguirse sin dejar descendencia. Las tasas de especiación y extinción varían según los linajes, y aquellas estirpes con mayores tasas de especiación y menores de extinción producen la mayor diversidad de formas. Las características de una especie pueden hacerla más o menos adecuada que otras a la hora de sufrir sucesos de especiación o extinción. Debido a que muchos caracteres pasan de especies ancestrales a especies descendientes (de forma análoga a la herencia en el nivel de los organismos), las estirpes cuya propiedades refuerzan la probabilidad de especiación y confieren resistencia a la extinción deberían dominar el mundo vivo. El proceso, a nivel de especie, que produce tasas diferenciales de especiación y extinción entre las estirpes es, en muchos aspectos, análogo a la selección natural; en realidad, representa una extensión de la teoría de Darwin de la selección natural. Esta extensión es particularmente importante para la macroevolución si se acepta la teoría del equilibrio puntuado, que establece que la variación evolutivamente importante se produce fundamentalmente entre especies, más que intraespecíficamente.

TABLA 6-1			
Valores de polimorfismo (P) y heterocigosis (H) en varios animales y plantas, medidos mediante electroforesis de proteínas			
a) Especies	Número de proteínas	P*	H*
Humano	71	0.28	0.067
Elfante marino	24	0.0	0.0
Cangrijo caracola	25	0.25	0.057
Elefante	32	0.29	0.089
<i>Drosophila</i>	24	0.42	0.12
<i>pseudobaccara</i>			
Cebada	28	0.30	0.003
Rana arborícola	27	0.41	0.074
b) Taxones	Número de especies	P*	H*
Plantas	—	0.31	0.10
Insectos (no <i>Drosophila</i> )	23	0.33	0.074
<i>Drosophila</i>			
<i>Drosophila</i>	43	0.43	0.14
Artrópodos	13	0.27	0.079
Reptiles	17	0.22	0.047
Aves	7	0.15	0.047
Mamíferos	46	0.15	0.036
Media		0.27	0.078

Fuente: Datos de P. W. Hedrick, *Population biology*. Jones and Bartlett, Boston, 1984.

\*P, número medio de alelos por gen; H, proporción de genes heterocigóticos por individuo.

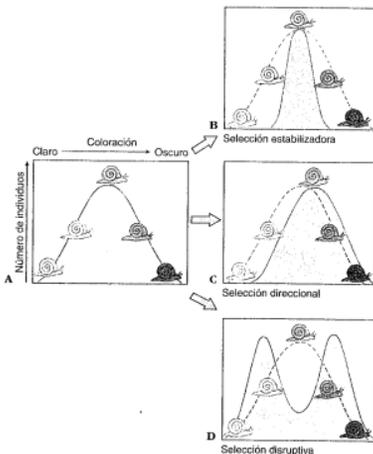


Figura 6-32

Respuestas a la selección sobre un único carácter (poligénico), la coloración en un caracol. A, Distribución de frecuencias de coloración antes de la selección. B, Selección estabilizadora, que elimina las variantes extremas de la población, en este caso los individuos inusualmente claros u oscuros, estabilizando por tanto la media. C, Selección direccional, que desplaza la media de la población, en este caso favoreciendo las variedades oscuras. D, Selección disruptiva, que favorece ambos extremos pero no la media; la media permanece inalterada, pero la población ya no muestra una distribución campaniforme de los fenotipos.



Figura 6-33

Cambios en el número de familias de animales marinos a través del tiempo, desde el Cámbrico hasta nuestros días. Las caídas bruscas representan cinco extinciones principales de animales marinos con esqueleto. Obsérvese que, a pesar de estas extinciones, el número total de familias marinas ha ido aumentando hasta hoy.

La **selección de las especies** es la supervivencia y multiplicación diferencial de las especies a través del tiempo geológico, basadas en la variación entre estirpes de propiedades emergentes a nivel específico. Estas propiedades a nivel de especie incluyen, por ejemplo, rituales de apareamiento, estructuración social, patrones de migración, distribución geográfica, y todas aquellas propiedades que surgen en el nivel específico (p. 6). Generalmente, las especies descendientes se parecen a sus antecesoras en estas propiedades. Por ejemplo, un sistema de apareamiento de tipo *hambrío*, en el que un único macho y varias hembras componen una unidad reproductora, es característico de ciertas estirpes de mamíferos, pero no de otras. Se cree que las tasas de especiación se ven reforzadas por sistemas sociales que promueven la fundación de nuevas poblaciones por un pequeño número de individuos. Ciertos sistemas sociales pueden aumentar la posibilidad de que una especie resista cambios ambientales a través de actuaciones cooperativas. Tales propiedades se verían favorecidas a lo largo del tiempo geológico por la selección de las especies.

La especiación y extinción diferenciales entre las estirpes pueden también producirse por variaciones en las propiedades a nivel del organismo (como una alimentación especializada frente a una omnívora), en vez de a nivel de especie (p. 6). Por ejemplo, los organismos especializados en nutrirse de una serie restringida de alimentos pueden quedar afectados por un aislamiento geográfico de entes poblacionales con más facilidad que aquellos que tienen una dieta más amplia, porque las zonas en que su alimento característico es escaso funcionan como barreras geográficas para la dispersión. Este aislamiento geográfico podría generar la aparición más frecuente de oportunidades de especiación a lo largo del tiempo geológico. El registro fósil de dos grandes estirpes de antílopes africanos ilustra este resultado (Figura 6-11). Un grupo de paceres especializados, como los damaliscos, las caamas o ciervos del Cabo y los

ruños muestran altas tasas de especiación y extinción; desde finales del Mioceno se conocen 7 especies actuales y 33 extintas, lo que representa al menos 18 sucesos de especiación ramificada y 12 extinciones terminales. Por contraste, una estirpe de paceres y ramoneadores indiscriminados como los impalas no muestra ni especiación ramificada ni extinción terminal durante el mismo intervalo de tiempo. Curiosamente, aunque ambas estirpes difieren enormemente en sus tasas de especiación y extinción, así como en diversidad de especies, sin embargo no hay diferencias significativas en el número total de individuos que sobreviven en la actualidad.

La paleontóloga Elisabeth Vrba, cuyas investigaciones produjeron los resultados de la Figura 6-11, utiliza el término efecto **macroevolución** para describir la especiación diferencial y las tasas de extinción entre estirpes causadas por propiedades en el nivel de los organismos. Esta investigadora reserva el término selección de especies para aquellos casos en los que las propiedades emergentes en el nivel de especie son de fundamental importancia. Otros paleontólogos evolutivos consideran el efecto macroevolución como una parte de la selección de especies, porque las diferencias de adaptación se producen entre estirpes de distintas especies más que entre distintos organismos de la misma especie.

## Extinciones masivas

Quando se estudia el cambio evolutivo, incluso en una escala temporal mayor, se observan sucesos periódicos en los que un gran número de taxones se extinguen simultáneamente. Estos sucesos se denominan **extinciones en masa**, o **masivas** (Figura 6-33). De estos episodios de extinción, los más espectaculares tuvieron lugar hace aproximadamente 225 millones de años, cuando al menos la mitad de las familias de invertebrados marinos (asteros, y casi el 90% de las especies de invertebrados marinos desaparecieron en unos pocos millones de años, en lo que se ha llamado la **extinción del Pérmico**. La **extinción del Cretácico**, que ocurrió hace unos 65 millones de años, significó el final de los dinosaurios, así como de numerosos invertebrados marinos y muchos pequeños grupos de reptiles.

Las causas de las extinciones masivas y el hecho de que se produzcan a intervalos de aproximadamente 26 millones de años son difíciles de explicar. Algunos han propuesto explicaciones biológicas para estas episódicas extinciones en masa, mientras que otros las consideran artefactos de los análisis estadísticos y taxonómicos. Walter Alvarez propuso que la Tierra fue bombardeada periódicamente por asteroides, produciendo las extinciones masivas (Figura 6-34). Los drásticos efectos del bombardeo de un planeta por asteroides se pudieron observar en julio de 1994 cuando una serie de fragmentos del cometa Shoemaker-Levy 9 cayeron sobre Júpiter. El primer fragmento que impactó sobre el planeta hizo con una fuerza estimada de 10 millones de bombas de hidrógeno. Otros veinte fragmentos golpearon al planeta durante la siguiente semana, uno de los cuales resultó ser 25 veces más poderoso que el primero. Este bombardeo ha sido el suceso más violento del registro histórico del sistema solar. Un acontecimiento similar sobre la Tierra habría enviado residuos a la atmósfera, bloqueando así el paso de los rayos solares y cambiando

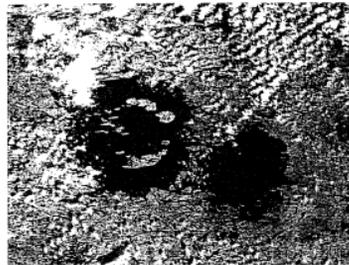


Figura 6-34

Los cráteres gemelos de Clearwater Lakes, en Canadá, demuestran que los múltiples impactos en la Tierra no son tan raros como pudiera parecer. Las pruebas sugieren que al menos dos impactos en un corto intervalo fueron los responsables de la extinción masiva del Cretácico.

## RESUMEN

La evolución orgánica explica la diversidad de los organismos vivos como el resultado histórico del cambio gradual a partir de formas preexistentes. La teoría de la evolución está estrechamente ligada a Charles Robert Darwin, quien presentó la primera explicación plausible del cambio evolutivo. Darwin extrajo la mayor parte del material que utilizó para construir su teoría de sus experiencias en un viaje de cinco años alrededor del mundo a bordo del H.M.S. *Beagle*.

La teoría evolutiva de Darwin tiene cinco componentes principales. Su proposición más básica es el **cambio perpetuo**, según la cual el mundo no es ni constante ni se halla en un ciclo perpetuo, sino que sufre continuamente cambios irreversibles. El registro fósil demuestra claramente el cambio perpetuo en las fluctuaciones continuas de la forma y la diversidad animales que siguieron a la explosión cámbrica de hace 600 millones de años. La teoría de Darwin del **origen común** establece que todos los organismos descendientes de un antecesor común a través de la ramificación de líneas genealógicas. Esta teoría explica las homologías morfológicas entre los organismos como caracteres heredados con modificaciones a partir de los rasgos correspondientes a su antecesor evolutivo común. Los patrones de homologías formados por el origen común con modificaciones nos permiten clasificar a los organismos de acuerdo con sus relaciones evolutivas.

Los cambios de ritmo en los procesos de desarrollo, denominados heterocronía; y los cambios en su localización física en el plan corporal, llamados heterotopía, explican la evolución de nuevas homologías morfológicas. Un módulo evolutivo del desarrollo es un conjunto de procesos desarrollísticos y sus genes asociados que

drásticamente el clima terrestre. Los cambios de temperatura habrían amenazado las tolerancias ecológicas de muchas especies. La hipótesis de Alvarez se está comprobando de distintas formas, lo que incluye la búsqueda de cráteres resultantes del impacto de los asteroides y de alteraciones en el contenido mineral de los estratos rocosos donde se produjeron las extinciones masivas. Las altísimas concentraciones de iridio, un elemento raro en la Tierra, en ciertos estratos, implican que este elemento entró en la atmósfera a través del bombardeo de asteroides.

A veces, las estirpes favorecidas por la selección de las especies o por la actuación de la macroevolución son extrañamente susceptibles de extinciones masivas. Los cambios climáticos producidos por los hipotéticos bombardeos de asteroides pudieron producir cambios selectivos muy diferentes de los que aparecen en otras épocas de la historia de la Tierra. La selección de rasgos biológicos particulares a partir de extinciones en masa se denomina **selección catastrófica de las especies**. Por ejemplo, los mamíferos sobrevivieron a la extinción de finales del Cretácico, que destruyó a los dinosaurios y otros grupos prominentes de vertebrados e invertebrados. Después de esto, los mamíferos fueron capaces de utilizar los recursos ambientales que previamente se les habían denegado, lo que condujo a su radiación adaptativa.

La selección natural, la selección de las especies y la selección catastrófica de las especies interaccionan para producir las tendencias macroevolutivas que observamos en el registro fósil. El estudio de estos procesos y sus interacciones ha hecho de la paleontología moderna un campo activo y atayante.

puede expresarse como una unidad en diferentes partes del cuerpo para producir distintas estructuras con propiedades ontogénicas comunes. La evolución de las extremidades en los vertebrados terrestres se produjo por la expresión en el primordio de extremidad de un conjunto de procesos del desarrollo que inicialmente evolucionó para construir parte de la columna vertebral. La evolucionabilidad denota la capacidad de una estirpe para producir nuevos rasgos morfológicos utilizando un conjunto de módulos del desarrollo como herramientas evolutivas.

Un corolario del origen común es la **multiplicación de las especies** a lo largo del tiempo evolutivo. La especiación alopatrida describe la evolución de barreras reproductivas entre poblaciones geográficamente separadas, lo que origina nuevas especies. En algunos animales, especialmente insectos parásitos especializados en distintas especies hospedadoras, la especiación puede producirse sin aislamiento geográfico, lo que se conoce como especiación simpátrica.

La radiación adaptativa es la proliferación de varias especies diversamente adaptadas a partir de una especie ancestral. Los archipiélagos oceánicos, como las Islas Galápagos, son particularmente idóneos para la radiación adaptativa de organismos terrestres.

La teoría darwiniana del **gradualismo** establece que las grandes diferencias fenotípicas entre las especies se producen por la acumulación de muchos pequeños cambios individuales a lo largo del tiempo evolutivo. El gradualismo es todavía objeto de controversia. Las mutaciones con grandes efectos sobre el fenotipo se han utilizado ampliamente en la era de animales, lo que ha llevado a algunos a discutir el criterio de Darwin de que tales mutaciones no son importantes en la evolución. Desde una perspectiva macroevolutiva,

el equilibrio puntuado establece que la mayor parte de los cambios evolutivos tienen lugar en procesos relativamente cortos de especiación ramificada, separados por largos intervalos en los que se van acumulando pequeños cambios fenotípicos.

El quinto principio fundamental de Darwin es que la *selección natural* es el impulso que dirige la evolución. Este principio se basa en el hecho observado de que todas las especies presentan superproducción de sus individuos, lo que produce una competición por los recursos limitados que mantienen la vida. Como no hay dos organismos exactamente iguales, y ya que los rasgos variables son parcialmente heredables, aquellos cuyo bagaje hereditario mejore su utilización de los recursos para sobrevivir y reproducirse, contribuirán desproporcionadamente a la siguiente generación. A lo largo de muchas generaciones, la selección de estas variaciones produce nuevas especies y nuevas adaptaciones.

Las mutaciones son la fuente última de toda nueva variación sobre la que actúa la selección natural. La teoría de Darwin subraya que la variación se produce al azar con respecto a las necesidades del organismo, y que la supervivencia y la reproducción diferencial proporcionan la dirección del cambio evolutivo. La teoría de Darwin de la selección natural fue modificada en este siglo mediante la corrección de sus errores genéticos. Esta teoría modificada se conoce como neodarwinismo.

## CUESTIONARIO

1. Resuma brevemente el concepto de Lamarck del proceso evolutivo. ¿Qué es erróneo en esta interpretación?
2. ¿Qué es el "uniformismo"? ¿Cómo influyó en la teoría de la evolución de Darwin?
3. ¿Por qué fue tan importante el viaje del *Bengle* para el pensamiento de Darwin?
4. ¿Cuál es la idea clave del ensayo de Malthus sobre las poblaciones que ayudó a Darwin a formular su teoría de la selección natural?
5. Explique cómo cada uno de los siguientes apartados contribuye a la teoría evolutiva de Darwin: fósiles; distribución geográfica de animales emparentados; homología; clasificación animal.
6. ¿Cómo contemplan los evolucionistas modernos la relación entre ontogenia y filogenia? Explique por qué la observación de la pedemorfosis refuta la ley biogenética de Haeckel.
7. ¿Cuáles son las diferencias más importantes entre los dos tipos de especiación alopatrida, la vicariancia y el efecto fundador?
8. ¿Qué son las barreras reproductivas? ¿En qué difieren las barreras pre- y postapareamiento?
9. ¿Bajo qué condiciones se produce la especiación simpátrica?
10. ¿Cuál es la lección evolutiva fundamental que enseñan los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos?
11. ¿Cómo se utilizan las "mutaciones" de la cría de animales para desafiar la teoría del gradualismo de Darwin? ¿Por qué rechaza Darwin estas mutaciones como desprovistas de importancia evolutiva?
12. ¿Qué establece la teoría del equilibrio puntuado sobre la aparición de la especiación a lo largo del tiempo geológico? ¿Qué observación condujo a esta teoría?
13. Describa las observaciones y argumentos que componen la teoría de Darwin de la selección natural.
14. Identifique los componentes al azar y los que no lo son de la teoría de Darwin de la selección natural.

Los genetistas de poblaciones descubrieron los principios por los cuales las propiedades genéticas de las poblaciones cambian a lo largo del tiempo. Un descubrimiento particularmente importante, conocido como el equilibrio de Hardy-Weinberg, demostró que el proceso hereditario no cambia por sí mismo la composición genética de las poblaciones. Las fuentes más importantes del cambio evolutivo son la mutación, la deriva genética, los cruzamientos no al azar, la migración, la selección natural y sus interacciones respectivas.

El neodarwinismo, tal y como lo formula la genética de poblaciones, constató la base de la síntesis evolutiva de los años treinta y cuarenta. La genética, la historia natural, la paleobiología y la sistemática se unieron bajo el objetivo común de expandir el conocimiento de la evolución darwiniana. La microevolución comprende el estudio del cambio genético en las poblaciones contemporáneas. Estos estudios muestran que la mayoría de las poblaciones naturales contienen variación. La macroevolución es el estudio del cambio evolutivo en una escala geológica de tiempo. Los estudios macroevolutivos miden las tasas de especiación y extinción, y los cambios en la diversidad a través del tiempo. Estos estudios han extendido la teoría evolutiva darwinista hasta procesos de nivel superior, que regulan las tasas de especiación y extinción entre estipes, lo que incluye la selección de especies, la macroevolución y la selección catastrófica de especies.

15. Cite algunas críticas recurrentes a la teoría de Darwin de la selección natural. ¿Cómo pueden refutarse?
16. Es una creencia muy común, pero errónea, pensar que como ciertos alelos son dominantes y otros recesivos, los primeros reemplazarán eventualmente a los segundos. ¿Cómo responde el equilibrio de Hardy-Weinberg a esta idea?
17. Supongamos que se está muestreando un rasgo en poblaciones animales, este carácter está controlado por un par *Aa*, y se pueden distinguir los tres fenotipos *AA*, *Aa* y *aa* (herencia intermedia). He aquí los resultados:

Población	<i>AA</i>	<i>Aa</i>	<i>aa</i>	Total
I	300	500	200	1000
II	400	400	200	1000

18. Calcule la distribución de los fenotipos en cada población de acuerdo con lo esperado por el equilibrio de Hardy-Weinberg. ¿Están las poblaciones I y II en equilibrio?
18. Si tras estudiar en una población un rasgo determinado por un par alélico se encuentra que dicha población no está en equilibrio, ¿cuáles podrían ser las posibles razones para ello?
19. Explique por qué la deriva genética es más acusada en las poblaciones pequeñas.
20. Describa cómo pueden interactuar los efectos de la deriva genética y de la selección natural en una población subdividida.
21. ¿Dónde es más fácil para la selección extraer un alelo recesivo perjudicial en una población que se craza al azar o en una población endogámica? ¿Por qué?
22. Distinga entre macroevolución y microevolución, y describa algunos procesos evolutivos que sólo sean evidentes en el nivel de la macroevolución.

## BIBLIOGRAFÍA

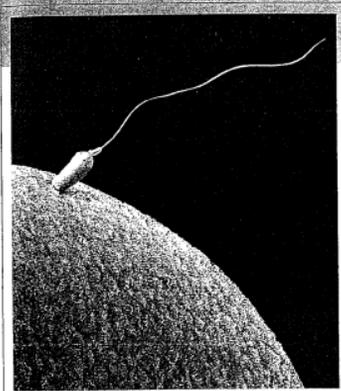
- Ayala, J.C. 2004. Molecular markers, natural history and evolution. Ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un excitante y ameno resumen de los descubrimientos evolutivos realizados mediante estudios moleculares, con particular atención a los problemas de conservación.*
- Bowne, E. J. 2002. Charles Darwin: a biography. New York, Knopf. *Una completa biografía de Darwin en dos tomos, completada en 2002.*
- Conner, J.K., and D. L. Hart. 2004. A primer of ecological genetics. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un texto introductorio a la genética de poblaciones.*
- Coyne, J. A., and H. A. Orr. 2004. Speciation. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un tratamiento detallado de la especiación con énfasis en las controversias en este campo.*
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London, John Murray. *Hubo cinco ediciones subsiguientes del autor.*
- Freeman, S., and J. C. Herron. 1998. Evolutionary analysis. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice Hall. *Un manual introductorio a la biología evolutiva diseñado para estudiantes universitarios de Biología.*
- Futuyma, D.J. 1986. Evolutionary biology. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un manual introductorio muy completo sobre la evolución.*
- Gould, S.J. 2002. The structure of evolutionary theory. Cambridge, Massachusetts, Belknap press of Harvard University Press. *Una discusión incisiva sobre lo que nos dicen los fósiles acerca de la historia evolutiva de la vida.*
- Graur, D., and W. H. Li. 2000. Fundamentals of molecular evolution. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un manual actualizado sobre la evolución molecular.*
- Hall, B. K. 1998. Evolutionary developmental biology. New York, Chapman and Hall. *Un texto excelente sobre el nuevo campo de la biología evolutiva del desarrollo.*
- Hartl, D.L., and A.G. Clark, 1997. Principles of population genetics. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un texto actualizado sobre genética de poblaciones.*
- Jablonsky, D. 2005. Mass extinctions and macroevolution. Paleobiology 31:1192-210. *Una reciente revisión de la teoría de la extinción.*
- Levinton, J. S. 2001. Genetics, Paleontology and macroevolution, ed. 2. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Una provocadora discusión sobre la base darwiniana de la teoría macroevolutiva.*
- Mayr, E. 2001. What evolution is. New York, Basic Books. *Un repaso general de la evolución por un eminente biólogo evolucionista.*
- Mousseau, T. A., B. Sinevov and J. Emler (eds.). 2000. Adaptive genetic variation in the wild. Oxford, U. K. Oxford University Press. *Ejemplos detallados de variaciones adaptativas importantes en las poblaciones naturales.*
- Ruse, M. 1998. Philosophy of biology. Anshers, New York, Prometheus Books. *Una colección de ensayos sobre biología evolutiva, que incluye información sobre la Ley de Arkness para el tratamiento equilibrado de la ciencia creacionista y la ciencia evolutiva.*
- Stokstad, E. 2001. Exquisite Chinese fossils add new pages to book of life. Science 291:232-236. *Los nuevos y excitantes descubrimientos de fósiles contribuyen a completar nuestros conocimientos sobre la historia evolutiva de la vida. A este artículo le siguen inmediatamente otros relacionados.*
- Templeton, A. R. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. Hoboken, New Jersey, Wiley-Liss. *Un tratamiento agudo de la teoría evolutiva a nivel poblacional.*
- Templeton, A. R. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. Hoboken, New Jersey, Wiley-Liss. *Un agudo tratamiento de la teoría evolutiva en el nivel poblacional.*
- West-Eberhard, M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford, U. K. Oxford University Press. *Una discusión provocadora sobre el papel del desarrollo y la modularidad en la evolución.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (On Line Learning Center) en [www.mhhe.com/hickman1p24e](http://www.mhhe.com/hickman1p24e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

## 7

## El proceso reproductor



Óvulo y espermatozoide humanos, en el momento de la fecundación.

## "Omne vivum ex ovo"

En 1651, al final de su larga vida, William Harvey, el fisiólogo inglés que inició los experimentos para explicar la circulación sanguínea, publicó un tratado sobre la reproducción. En él aseguraba que todo ser vivo procede del desarrollo de un huevo (*omne vivum ex ovo*). Curiosamente, esta afirmación era intuitiva, ya que Harvey no disponía de medios para poder ver los huevos de muchos animales, en particular los huevos microscópicos de muchos mamíferos, muchos de los cuales no son mayores que una pequeña mota de polvo. Además, Harvey indicó que los huevos inician su desarrollo por algún tipo de influencia debida al semen; ésta no era más que otra suposición acertada, ya que los espermatozoides también eran invisibles para Harvey. Estas ideas se apartaban enormemente de los conceptos que en aquel tiempo se tenían sobre la biogénesis, que señalaban que la vida podía proceder de diversas fuentes, entre las cuales los huevos sólo eran una más. Harvey describió las características de la reproducción sexual, en

la que, según él, se necesitaba la unión física de los dos progenitores, macho y hembra, para asegurar así la unión de sus respectivos gametos, a partir de lo cual se originaría un nuevo individuo.

A pesar de la importancia de la afirmación de Harvey de que todo lo que vive procede de un huevo, esta aseveración no es totalmente cierta. La vida surge a partir de la reproducción de vida preexistente, y puede haber reproducción sin huevos ni esperma. La reproducción asexual, la aparición de individuos genéticamente idénticos por gemación, fragmentación o fisión a partir de un único progenitor es bastante común, e incluso característica en algunos filos. No obstante, la mayoría de los animales han desarrollado el sexo como una estrategia favorable, probablemente debido a que la reproducción sexual favorece la diversidad, aumentando enormemente la supervivencia a largo plazo de las especies en un mundo que está cambiando constantemente.

La reproducción es una característica omnipresente de la vida. La evolución está inseparablemente ligada al proceso reproductor, ya que las formas ancestrales van siendo reemplazadas por animales nuevos que intentan responder y adaptarse a los cambios ambientales, a medida que la Tierra misma va cambiando a lo largo del tiempo. En el presente capítulo aprenderemos a diferenciar la reproducción asexual y la sexual, y veremos las razones por las que la reproducción sexual representa una importante ventaja en comparación con la reproducción asexual, al menos en los animales pluricelulares. También veremos cuál es el origen y cómo maduran los gametos, cómo son los órganos reproductores y los patrones de reproducción en los animales, y finalmente se estudiarán los fenómenos endocrinos que controlan la reproducción.

## NATURALEZA DEL PROCESO REPRODUCTOR

Los dos tipos fundamentales de reproducción son la asexual y la sexual. En la **asexual** (Figura 7-1A y B) sólo hay un progenitor, que no tiene diferenciados ni órganos ni células reproductoras especiales. Cada individuo puede producir copias genéticamente idénticas a él tan pronto como llega al estado adulto. La producción de tales copias es asombrosamente rápida y directa, además de rápida. La reproducción **sexual** (Figura 7-1C y D) generalmente necesita de la participación de dos progenitores, cada uno de los cuales contribuye aportando unas **células germinales** especiales (**células sexuales** o **gametos**), que al unirse (fecundación) desarrollan un nuevo individuo. El **zigoto** formado por esta unión recibe el material genético de ambos padres, y la combinación de genes (p. 50) produce un individuo genéticamente único, que aunque posee las características de la

especie a que pertenece, también lleva rasgos que hacen que sea diferente a sus padres. La reproducción sexual, por recombinación de caracteres parentales, multiplica las variaciones y hace posible la existencia de un proceso evolutivo más rico y diversificado.

Los mecanismos para el intercambio de genes entre los individuos son mucho más limitados en los organismos que sólo se reproducen asexualmente. Por supuesto, en los organismos asexuales haploides (solamente tienen un juego de genes, p. 77) las mutaciones se manifiestan inmediatamente y la evolución puede actuar con gran rapidez. Por otra parte, en los animales sexuales, la mutación de un gen a menudo no se expresa inmediatamente, ya que puede quedar enmascarada por su pareja normal en el cromosoma homólogo (los cromosomas homólogos, que se tratan en la p. 77, son los que se emparejan durante la meiosis y poseen genes que codifican las mismas características). Solamente hay una posibilidad remota de que los dos genes de un mismo par sufran la misma mutación y en el mismo momento, y por tanto de que se exprese inmediatamente.

## Reproducción asexual: la reproducción sin gametos

La reproducción asexual (Figura 7-1A y B) es la producción de individuos sin gametos (óvulos y espermatozoides). Este tipo de reproducción incluye distintos procesos, en los que no interviene el sexo ni es necesaria una pareja. Todos los descendientes que se producen por reproducción asexual a partir de un individuo tienen el mismo genotipo (no se producen mutaciones), y se denominan clones.

La reproducción asexual se presenta en bacterias y en eucariotes unicelulares, así como en muchos filos de invertebrados como Cnidarios, Briozoos, Anélidos, Equinodermos y Hemichordados.

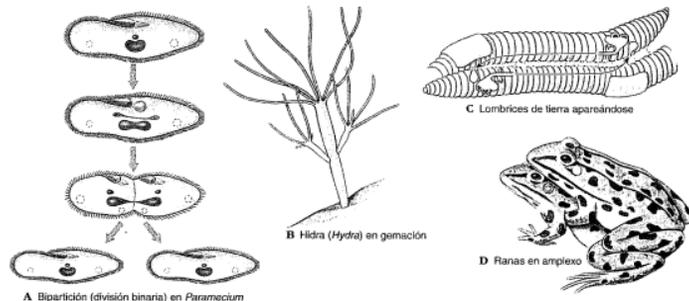


Figura 7-1

Ejemplos de reproducción asexual y sexual en los animales. **A**, La bipartición (división binaria) en *Paramecium*, un eucariote unicelular, da origen a dos individuos. **B**, La gemación, como la que presenta la hidra de agua dulce, es una manera sencilla de reproducción asexual. Las yemas crecen desde el individuo parental, terminan separándose de él y crecen hasta dar lugar a nuevos individuos totalmente desarrollados. **C**, Las lombrices de tierra se reproducen sexualmente, pero son hermafroditas, por lo que cada individuo posee órganos genitales masculinos y femeninos. Cada lombriz transfiere su esperma, desde sus poros masculinos y a lo largo de unos sacos seminales, hasta los receptáculos seminales (sematermas) de la otra. **D**, Las ranas, aquí representadas en posición de apareamiento (amplexo), son un buen ejemplo de reproducción bisexual, la forma más común de reproducción sexual, que implica la existencia de machos y hembras.

Incluso en aquellos filos animales en los que tiene lugar, la mayoría de los individuos recurren preferentemente a la reproducción sexual. En estos grupos, la reproducción asexual asegura un aumento rápido del número de individuos cuando el desarrollo y la diferenciación del organismo aún no son suficientes para la producción de gametos. La reproducción asexual es totalmente inexistente entre los vertebrados (aunque algunas formas de partenogénesis han sido interpretadas por algunos autores como asexuales, p. 140).

Sería un error llegar a la conclusión de que la reproducción asexual es, de alguna manera, una forma "defectuosa" de reproducción, limitada a algunas especies de pequeño tamaño. Los hechos dan fe de su abundancia, ya que las formas asexuales se han mantenido sobre la faz de la Tierra durante 350 millones de años y, además, constituyen la base sobre la que se sustenta la cadena alimentaria de la que dependen los demás organismos superiores; los organismos unicelulares asexuales son extraordinariamente abundantes y sumamente importantes. Para estos organismos, las principales ventajas de la reproducción asexual son su rapidez (muchas bacterias se dividen cada media hora) y su simplicidad (no tienen que producir gametos y no necesitan gastar tiempo ni energía para encontrar pareja).

Las principales formas de reproducción asexual son la división (binaria o múltiple), la gemación, la gemulación y la fragmentación.

La **división binaria** es bastante común en las bacterias y los protozoos (Figura 7-1A). En este caso, el cuerpo del progenitor se divide por mitosis (p. 52) en dos partes aproximadamente iguales, cada una de las cuales crece hasta formar un individuo semejante al progenitor. La división binaria puede ser longitudinal, como en los protozoos flagelados, o transversal, como en los ciliados. En la **división múltiple**, o **esquizogonia**, el núcleo se divide repetidamente antes de la división del citoplasma, dando lugar, simultáneamente, a numerosas y pequeñas células hijas. La formación de esporas, denominada esporogonia, es una forma de división múltiple común entre algunos protozoos parásitos, por ejemplo, los responsables de la malaria.

La **gemación** es una división desigual del organismo. Un nuevo individuo surge como un saliente (yema) desde el progenitor, desarrolla órganos semejantes a los del organismo parental, y entonces se separa de él. La gemación ocurre en diversos filos de animales y es especialmente importante en los Cnidarios (Figura 7-1B).

La **gemulación** es la formación de un nuevo individuo a partir de una gémula, es decir, un agregado de células rodeadas por una cápsula resistente. En muchas esponjas de agua dulce las gémulas se forman durante el otoño y soportan el invierno en el interior del cuerpo, seco o congelado, de su progenitor. Al llegar la primavera, las células internas de la gémula se activan, salen de la cápsula y crecen hasta formar una nueva esponja.

En la **fragmentación**, un animal pluricelular puede romperse en dos o más fragmentos, cada uno de los cuales es capaz de convertirse en un individuo completo. Muchos invertebrados pueden reproducirse asexualmente, simplemente rompiéndose en dos fragmentos, y entonces cada uno regenera las partes perdidas, como hacen, por ejemplo, la mayoría de las anémonas y muchos hidrozoo. Muchos equinodermos también pueden regenerar las partes perdidas, pero éste es un proceso diferente a la reproducción por fragmentación.

## Reproducción sexual: la reproducción a partir de gametos

La reproducción sexual consiste en la producción de nuevos individuos a partir de gametos. La reproducción **bisexual** (o **biparental**) es la más común, e implica la participación de dos individuos distintos. El **hermafroditismo** y la **partenogénesis** son formas de reproducción sexual menos frecuentes.

### Reproducción biparental

Es la producción de descendientes a partir de la unión de gametos procedentes de dos progenitores genéticamente distintos (Figuras 7-1C y 7-2). Los descendientes poseerán un genotipo diferente del de sus padres. Los individuos progenitores que participan son de diferente **sexo**, macho y hembra (hay algunas excepciones en la reproducción sexual de las bacterias y algunos protozoos, en los que no existen sexos). Cada uno tiene su propio sistema reproductor y solamente forma un tipo de células sexuales, espermatozoides u óvulos, aunque en algunos casos puede producir ambos tipos de gametos. Casi todos los vertebrados y la mayoría de los invertebrados tienen sexos separados, por lo que se denominan **dioicos** (Gr. *di*, dos, + *oikos*, casa). Los animales con órganos reproductores tanto masculinos como femeninos se denominan **monoicos** (Gr. *monos*, uno, + *oikos*, casa). Tales animales son **hermafroditas** (combinación de los nombres de los dioses griegos Hermes y Afrodita); y la forma en que se reproducen se describe en la página 140.

Las distinciones entre machos y hembras no se basan en diferencias de tamaño ni en la apariencia de los progenitores, sino en el tamaño y la movilidad de los gametos (células sexuales) que producen. Los **óvulos** (huevos), producidos por la hembra, son grandes (ya que almacenan sustancias alimenticias para aportarlas al inicio del desarrollo), inmóviles y se producen en un número relativamente escaso. Los **espermatozoides** producidos por el macho son pequeños, móviles y se forman en cantidades enormes (esperma). Cada espermatozoide es un paquete apretado de material genético muy condensado, diseñado para la única misión de encontrar y fecundar a un óvulo.

Hay un acontecimiento fundamental que distingue la reproducción sexual de la asexual: la **meiosis**, una forma especial de división nuclear para formar los gametos (se describe detalladamente en la p. 77). La meiosis se diferencia de la división normal de las células (mitosis) en que es una división doble. Los cromosomas se dividen una sola vez, mientras que la célula se divide *dos* veces, produciendo cuatro células, cada una de las cuales lleva la mitad (el número **haploide**) de los cromosomas originales. La meiosis es seguida de la **fecundación**, en la cual los dos gametos haploides se unen para restaurar la cantidad normal de cromosomas (número **diploide**) propia de la especie.

La nueva célula (zigoto) empieza ahora a dividirse por mitosis (p. 52) y tiene el mismo número de cromosomas que cada progenitor, y es un ser único portador de una recombinación de las características parentales. La recombinación genética es el rasgo más importante de la reproducción sexual, a partir de ella se pueden obtener nuevas combinaciones genéticas en la población.

Muchos organismos unicelulares se reproducen tanto asexual como sexualmente. Cuando existe reproducción sexual, puede o no haber formación de gametos masculinos y femeninos. En algunos casos, dos individuos sexualmente maduros pueden unirse para intercambiar material nuclear o mezclar sus citoplasmas (**conjugación**, p. 232, Capítulo 11). En estos casos no se pueden diferenciar ambos sexos.

La distinción macho-hembra es mucho más clara en la mayoría de los animales. En ellos los órganos que producen células germinales

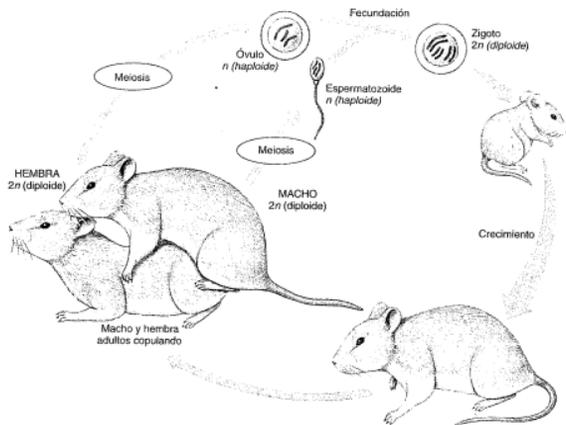


Figura 7-2

Un ciclo vital sexual. El ciclo se inicia con los gametos haploides, formados por meiosis, que se unen para formar un cigoto diploide, que crecerá por mitosis, hasta alcanzar el estado adulto. La mayor parte del ciclo está representado por un organismo diploide.

se concen con el nombre de **gonadas**. La gónada que produce espermatozoides se llama **testículo** (Figura 7-12), y la que forma **ovario** (Figura 7-13). Las gónadas representan los **órganos sexuales primarios**; los únicos órganos sexuales que hay en ciertos grupos de animales. Sin embargo, la mayor parte de los metazoos también poseen varios **órganos sexuales accesorios** (como pene, vagina, oviductos y útero) que transfieren o reciben las células sexuales. En los órganos sexuales primarios las células sexuales sufren muchos y complicados cambios durante su maduración; los detalles de todo esto se describirán en las páginas 143-146.

### Hermafroditismo

Los animales que tienen órganos masculinos y femeninos en un mismo individuo se llaman **hermafroditas**, y su condición se denomina **hermafroditismo**. A diferencia del estado dioico o de sexos separados, los hermafroditos son **monoicos**, lo que significa que un mismo individuo posee órganos tanto masculinos como femeninos. Muchos invertebrados sésiles, excavadores o endoparásitos (por ejemplo, la mayoría de los platelmintos, algunos hidroides y anélidos, y todos los tiriápodos y gasterópodos pulmonados) así como unos pocos vertebrados (algunos peces) son hermafroditas. Algunos hermafroditas se autofecundan, pero la mayoría evita la autofecundación intercambiando sus gametos con otro individuo de la misma especie (Figuras 7-1C y 7-3). Una ventaja de esta condición es que todos los individuos producen huevos; teóricamente, una especie hermafrodita podría producir el doble de descendientes que una especie dioica,

en la que la mitad de los individuos son machos improductivos. En algunos peces, conocidos como **hermafroditas sucesionales**, el animal sufre durante su vida un cambio de sexo genéticamente programado. En muchas especies de peces de los arrecifes, por ejemplo los labridos, los individuos empiezan su vida siendo bien machos o bien hembras (depende de la especie), pero más tarde cambian al sexo contrario.

### Partenogénesis

La partenogénesis ("origen virgen") es el desarrollo de un embrión a partir de un óvulo sin fecundar o sin que haya unión de los pronúcleos masculino y femenino. Hay muchos tipos de partenogénesis. En uno de ellos, denominado **partenogénesis ameiotótica**, no hay meiosis, y el óvulo se forma por mitosis. Esta forma "asexual" de partenogénesis se da en algunas especies de platelmintos, rotíferos, crustáceos, insectos y, probablemente, en otros grupos. En estos casos, los descendientes son clones del progenitor ya que, al no haber meiosis, los cromosomas complementarios de los progenitores pasan intactos a la descendencia.

En la **partenogénesis meiotica** se forman, por meiosis, óvulos haploides que pueden, o no, ser activados por influencia masculina. Por ejemplo, en algunas especies de peces la hembra puede ser inseminada por un macho de la misma especie, o de otra muy próxima, pero el esperma sólo sirve para activar los óvulos, y el material genético masculino es rechazado antes de haber logrado entrar en el óvulo (**gignogénesis**). En varias especies de platelmintos, rotíferos, anélidos,



Figura 7-3

Dos lombrices de tierra hermafroditas en el momento del apareamiento. Las lombrices de tierra son hermafroditas "simultáneas"; durante el apareamiento, cada individuo transfiere su espermia, desde sus poros masculinos y a lo largo de unos orucos seminales, hasta los receptáculos seminales (espermatecas) de la otra. Los dos individuos se mantienen "pegados" gracias a una secreción mucosa que sólo producen durante el apareamiento.

ácidos e insectos, los óvulos haploides empiezan su desarrollo espontáneamente, sin que sea necesaria la intervención de los machos para activar los óvulos. La concepción diploide se puede restablecer por duplicación de los cromosomas o por autogamia (unión de núcleos haploides). Una variante de este tipo de partenogénesis se da en muchas abejas, avispas y hormigas. En las abejas, por ejemplo, la reina produce óvulos que necesitan ser fecundados y otros que no. Los huevos fecundados darán lugar a hembras diploides (reinas u obreras) y los no fecundados se desarrollarán partenogénicamente dando lugar a machos haploides (*haploandry*), este tipo de determinación del sexo se denomina **haplodiploidia**. En algunos animales, la meiosis está sin modificar que los descendientes son clones de la madre. Esto sucede en ciertas poblaciones de lagartos de cola de látigo del sudoeste americano, cuyos clones son todas hembras (Cole, 1984).

La partenogénesis está asombrosamente extendida entre los animales. No es más que un atajo que reduce los pasos necesarios en la reproducción biparental. Podría haber evolucionado para solucionar el problema (que en algunos animales puede ser muy grande) del encuentro entre machos y hembras, en el momento adecuado para que la fecundación se produzca con éxito. La desventaja de la partenogénesis es que si el ambiente cambia bruscamente, como ocurre en ocasiones, las especies partenogénicas tienen una capacidad limitada de recombinación genética, para adaptarse a cualquier condición nueva. Las especies biparentales, por recombinación de las características de los progenitores, tienen más posibilidades de tener descendientes que puedan adaptarse a las nuevas condiciones ambientales.

De vez en cuando se afirma que, en la especie humana, se produce algún caso de partenogénesis espontánea a término. En una investigación realizada en el Reino Unido, sobre 100 casos en los que las madres negaban haber mantenido relaciones sexuales, en casi todos, los niños presentaban algunas características que no tenían sus madres y, por lo tanto, tenían que tener un padre. No obstante, en algunos casos muy raros, los óvulos de los mamíferos pueden empezar a desarrollarse en un embrión sin que se haya producido la fecundación. En algunas razas de

razones, estos embriones pueden desarrollarse hasta producir fetos, que finalmente acaban muriendo. El caso más destacable de desarrollo partenogénico entre los vertebrados superiores es el de algunos pavos, que han sido seleccionados por su capacidad para desarrollarse sin fecundación y crecer hasta llegar a ser adultos reproductores.

## ¿Por qué los animales que se reproducen sexualmente son más numerosos que los que lo hacen asexualmente?

Dado que la reproducción sexual es casi universal entre los animales, debemos deducir de ello que debe ser muy ventajosa. Pero es más fácil enumerar los inconvenientes del sexo que sus ventajas. La reproducción sexual es complicada, requiere más tiempo y gasta mucha más energía que la reproducción asexual. Los machos pueden gastar mucha energía en las competiciones para obtener pareja, y a menudo presentan características sexuales que pueden ser inconvenientes para la supervivencia, por ejemplo las plumas largas de la cola de los pájaros reales. La pareja reproductora tiene que reunirse, y esto puede suponer una desajuste en las especies cuyas poblaciones se encuentran dispersas en áreas extensas. Los machos y las hembras tienen que coordinar sus actividades para tener descendencia. Muchos biólogos creen que el "coste de la meiosis" es un problema aún más importante. Una hembra que se reproduzca asexualmente transmite la totalidad de sus genes a sus descendientes, pero si se reproduce sexualmente, su genoma tiene que dividirse durante la meiosis y sólo pasará a la siguiente generación la mitad de sus genes. Otro coste es el despilfarrar en la producción de machos, muchos de los cuales no llegan a reproducirse, aunque consumen unos recursos que podrían utilizar las hembras. Los lagartos de cola de látigo del sudoeste americano son un fantástico ejemplo de la potencial ventaja que representa la partenogénesis (p. 140). Cuando especies unisexuales y bisexuales de un mismo género se someten a unas condiciones similares en el laboratorio, la población unisexual crece más rápidamente, ya que todos los lagartos unisexuales (todas hembras) ponen huevos, mientras que solamente el 50% de los lagartos bisexuales lo hacen (Figura 7-4).

Claramente, el coste de la reproducción sexual es importante. ¿Por qué este despilfarrar? Los biólogos han debatido sobre esta cuestión durante años. Una hipótesis sugiere que la reproducción sexual, con su separación y recombinación del material genético, conserva la producción de genotipos nuevos lo que, en *tiempos de cambios ambientales*, podría representar una ventaja para la supervivencia y así, esos organismos podrían vivir para reproducirse mientras que la mayor parte de los otros moriría. Un ejemplo citado a menudo es la rápida evolución del entorno de los organismos que se produce como consecuencia de la evolución en los parásitos de mecanismos de ataque nuevos, lo que favorece la recombinación en sus hospedadores. La variabilidad, argumentada por los que defienden este punto de vista, es la "carta en la manga" de la reproducción sexual. Otra hipótesis sugiere que la recombinación sexual sirve para la propagación de las mutaciones beneficiosas sin que una población sea frenada por las detecciones. Experimentos recientes realizados con la mosca de la fruta, *Drosophila*, han proporcionado una respuesta que contradice ambas hipótesis, ya que las mutaciones beneficiosas se han extendido mucho más en las poblaciones con reproducción sexual que en las poblaciones de clones (asexuales). Estas dos hipótesis no son excluyentes, y ambas sirven como posibles explicaciones para la evolución de la reproducción sexual.

¿Mercede la variabilidad el coste biológico de la reproducción sexual? Hay numerosas pruebas de que la reproducción sexual es más eficaz en

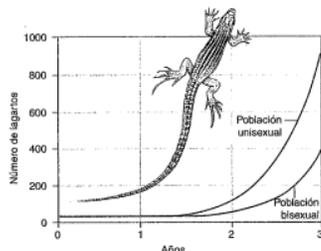


Figura 7-4

Comparación del crecimiento de una población unisexual y otra bisexual de lagartos de cola de látigo. Ya que todos los individuos de la población unisexual son hembras, todas producen huevos, mientras que sólo la mitad de los individuos de la población bisexual son hembras productoras de huevos. Al cabo de tres años, la abundancia de la población de lagartos unisexuales es de más del doble que la de la población bisexual.

la colonización de nuevos ambientes. Cuando los hábitat están vacíos, lo más importante es una reproducción rápida; la variabilidad y el incremento del éxito como consecuencia de la recombinación genética tienen poca importancia en esta situación. Pero cuando un hábitat se va saturando, aumenta la competencia entre las especies por los recursos. La selección se va intensificando y, como en la reproducción sexual se producen nuevos genotipos por recombinación. La variabilidad genética proporciona la diversidad que permite que la población pueda sobrevivir. Por consiguiente, a una escala geológica del tiempo, las estirpes asexuales, debido a que carecen de flexibilidad genética, son más propensas a la extinción que las estirpes sexuales. Por lo tanto, la reproducción sexual se ve favorecida por la selección de las especies (la selección de las especies se describe en la p. 133). Hay muchos invertebrados que se reproducen tanto sexual como asexualmente, por lo que aprovechan las ventajas de ambas estrategias.

## ORIGEN Y MADURACIÓN DE LAS CÉLULAS GERMINALES

Los organismos que se reproducen sexualmente están formados por células somáticas, que están diferenciadas para realizar funciones concretas y mueren con el individuo, y células germinales, que constituyen los gametos: óvulos y espermatozoides. Las células germinales son las responsables de la continuidad de la vida, de generación en generación, y forman la **línea germinal**. Las células germinales, o sus precursoras, las **células germinales primarias**, se originan al comienzo del desarrollo embrionario (Capítulo 8), generalmente a partir del endodermio y luego emigran a las gónadas. Aquí, sólo se pueden desarrollar como óvulos o como espermatozoides. Las otras células de las gónadas son las células somáticas. No pueden formar ni óvulos ni espermatozoides, pero son necesarias, ya que proporcionan soporte, protección y nutrición a las células germinales durante su desarrollo (**gametogénesis**).

Una línea germinal, como la que se puede seguir en los vertebrados, también puede verse en algunos invertebrados, como los

neurotardos o los artrópodos. No obstante, en muchos invertebrados, las células germinales se desarrollan directamente a partir de células somáticas en un período concreto de la vida de los individuos.

## Migración de las células germinales

En los vertebrados, el verdadero tejido a partir del cual se forman las gónadas aparece al principio del desarrollo como a partir de **crestas genitales**, que crecen hacia la cavidad celomática de un par de la porción dorsal del peritoneo, a ambos lados del intestino y cerca del extremo anterior del riñón (*mesonefros*).

Quizá resulte algo sorprendente que las células germinales primarias no se originen en las gónadas sino a partir del endodermio del saco vitelino (p. 175). Mediante estudios realizados con ranas y sapos ha sido posible seguir la línea germinal a partir del huevo fecundado, en el que hay un área concreta de citoplasma germinal (denominada **plasma germinal**), que puede reconocerse en el polo vegetativo de la masa del huevo aún no segmentado. Este material puede seguirse a través de las sucesivas divisiones celulares del embrión, hasta que se sitúa, como células sexuales primordiales, junto al endodermo digestivo. A partir de ahí emigran mediante movimientos ameboides hacia las crestas genitales, situadas a ambos lados del tubo digestivo. En los mamíferos hay una migración similar de las células germinales primordiales (Figura 7-5). Las células germinales primordiales son la futura reserva de gametos del animal. Una vez que han alcanzado las crestas genitales y durante su posterior desarrollo en la gónada, comienzan a dividirse por mitosis, aumentando su número desde unas pocas docenas a varios miles.

## Determinación del sexo

Al principio, las gónadas están sexualmente indiferenciadas. En los varones normales, hay un "gen determinante de la masculinidad" situado en el cromosoma Y, al que se conoce como **SRY (región Y determinante del sexo)**, que controla el desarrollo de las gónadas como testículos y no como ovarios. Una vez formado, el testículo produce el esteroide **testosterona**. Esta hormona y su metabolito, la **dihidrotestosterona (DHT)**, masculinizan al feto, provocando la formación del pene, el escroto, los espermatozoides y las glándulas masculinas. Además, destruye el esbozo mamario, quedando los pezones como recuerdo de la primitiva organización indiferenciada a partir de la cual se desarrollan ambos sexos. La testosterona también es responsable de la masculinización del cerebro, si bien de forma indirecta. Sorprendentemente, en el cerebro la testosterona se convierte enzimáticamente en **estrógenos**, y son éstos los que determinan que el encéfalo se "organice" para producir un comportamiento típicamente masculino.

Los biólogos sostienen que la gónada indiferenciada de los mamíferos tiene una tendencia inherente a convertirse en ovario. Los experimentos clásicos realizados en conejos proporcionan pruebas para mantener la idea de que el fenómeno es el sexo "por defecto" durante el desarrollo. La extirpación de las gónadas fetales antes de producirse la diferenciación, invariablemente producirá una hembra, con oviductos, útero y vagina, incluso aunque ese conejo fuese genéticamente un macho. En 1994 se descubrió una posición del cromosoma X denominada **región DDS (defensora de la inversión sexual del cromosoma X)**, que favorece la formación de los ovarios, lo que ha desafiado esta forma de pensar. Además, la existencia de esta región puede ayudar a explicar la feminización de algunos machos XY. No obstante, también está claro que la ausencia de testosterona en un embrión genéticamente femenino induce el desarrollo de órganos sexuales femeninos: vagina, clitoris y útero. El desarrollo

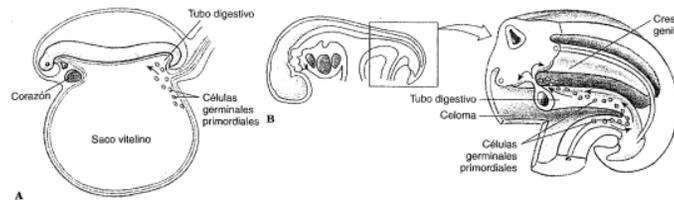


Figura 7-5

Migración de las células germinales primarias en los mamíferos. A. Estas células emigran desde el saco vitelino hasta la zona donde se desarrolla el tubo digestivo. B. Estado más tardío del embrión en el que el tubo digestivo está más desarrollado. El detalle de la figura muestra las células germinales emigrando hacia el tubo digestivo y las crestas genitales. En el embrión humano, la migración se completa hacia el final de la quinta semana de gestación.

de un "encefalo femenino" necesita de la existencia de algún tipo de protección especial frente a los efectos de los estrógenos, ya que, como se ha indicado antes, los estrógenos producen la "masculinización del encefalo". En las ratas, una proteína sanguínea (alfa-fetoproteína) se une a los estrógenos impidiendo que alcancen el encefalo de las hembras en desarrollo. Pero estas proteínas no aparecen en la especie humana, y aunque el nivel de estrógenos fetales en la circulación es bastante elevado, las mujeres desarrollan encefalos no masculinizados. Una posible explicación para que no se produzca la masculinización del encefalo de una niña en desarrollo es que tenga pocos receptores de estrógenos en el cerebro y, por lo tanto, aunque el nivel de éstos en la circulación sea alto, no producen ningún efecto.

La determinación genética del sexo se ha tratado en el Capítulo 5 (p. 80). En los mamíferos, las aves, los anfibios, en la mayoría de los reptiles y, probablemente, en algunos peces, la determinación

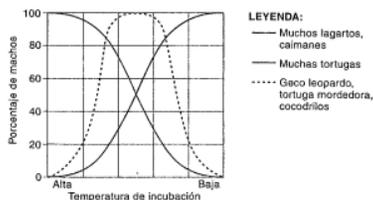


Figura 7-6

Determinación del sexo en función de la temperatura. En muchos reptiles que carecen de cromosomas sexuales, la temperatura de incubación en el nido es la que determina el sexo. El gráfico muestra que los embriones de muchas tortugas dan lugar a machos a temperaturas bajas, mientras que en muchos lagartos y en los caimanes, los machos se originan a temperaturas altas. Los embriones de los cocodrilos, gecos leopardo y tortugas mordedoras originan machos a temperaturas intermedias y hembras a temperaturas bajas y altas.

Fuente: Datos de David Crews, "Animal Sexuality", *Scientific American* 270(1):108-114, January 1994.

del sexo es estrictamente cromosómica. A pesar de ello, muchos peces y reptiles carecen de cromosomas sexuales; en estos casos, los genes no vienen determinados por factores genéticos, sino por otros como la temperatura o el comportamiento. En los cocodrilos, en muchas tortugas y en algunos lagartos, la temperatura de incubación en el nido determina los porcentajes de los sexos, probablemente de una manera indirecta mediante la activación o la supresión, o ambos, de los genes que controlan el desarrollo de los órganos sexuales de los animales. Por ejemplo, cuando los huevos de caimán se incuban a temperaturas relativamente bajas producen hembras, mientras que si la temperatura es relativamente más elevada dan lugar a machos (Figura 7-6). En muchos peces, la determinación del sexo depende del comportamiento. Muchas de estas especies son hermafroditas, por lo que poseen gónadas tanto masculinas como femeninas. Los responsables de que los diferentes individuos actúen como machos o como hembras son determinados estímulos del "ambiente" social de estos peces.

## Gametogénesis

Los gametos maduros se producen gracias a un proceso llamado gametogénesis. Aunque el proceso es esencialmente el mismo en la maduración de los espermatozoides y los óvulos de los vertebrados, hay algunas diferencias importantes. La gametogénesis en los testículos se llama **espermatogénesis**, y en el ovario, **ovogénesis**.

## Espermatogénesis

Las paredes de los túbulos seminíferos contienen células sexuales en diferenciación, dispuestas en un epitelio grueso y estratificado, en el que hay de cinco a ocho capas de células superpuestas (Figura 7-7). Las células germinales se desarrollan con la colaboración de unas grandes células de Sertoli (de soporte), que se extienden desde la periferia de los túbulos seminíferos hacia la luz de éstos, y nutren a las células germinales que se están desarrollando y diferenciando (Figura 7-8). En la capa más externa se encuentran las **espermatozonias**, unas células diploides cuyo número ha aumentado por mitosis normal. Cada espermatozoonia aumenta de tamaño y se convierte en un **espermatozoonio primario**. Cada espermatozoonio primario sufre entonces la primera división meiótica, tal y como se ha descrito en el Capítulo 5 (p. 79), y se convierte en dos **espermatozoonios secundarios** (Figura 7-8).



Figura 7-7

Sección de un túbulo seminífero con espermatozoides. En cada testículo humano hay más de 200 metros de túbulos seminíferos muy enrollados. En esta micrografía electrónica de barrido se puede apreciar, en la zona central de la luz del túbulo, una gran cantidad de colas de espermatozoides maduros, que se han diferenciado a partir de las células germinales de las paredes del túbulo. (<X52)

De R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and Organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, 1979, W. H. Freeman and Co.

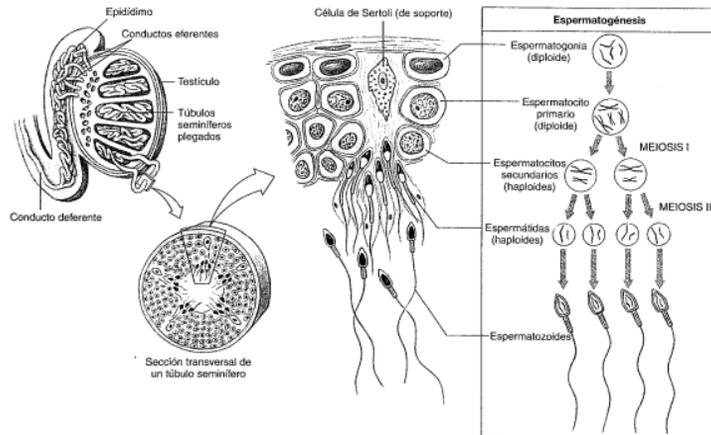


Figura 7-8

Espermatogénesis. Sección de un túbulo seminífero en el que se está produciendo la espermatogénesis. Las células germinales se desarrollan con la colaboración de unas grandes células de Sertoli (o de soporte), que se extienden desde la periferia del túbulo seminífero hacia la luz de éste y nutren a las células germinales. Las células germinales a partir de las que se forman los espermatozoides son las espermatozonias, unas células diploides que se encuentran en la periferia del túbulo. Estas células se dividen por mitosis para producir nuevas espermatozonias, o bien espermatozoonios primarios. La meiosis comienza cuando los espermatozoonios primarios se dividen para producir espermatozoonios secundarios haploides, dotados de cromosomas con dos cromátidas. Tras la segunda división meiótica se forman cuatro espermátidas haploides con cromosomas de una sola cromátida. A partir de aquí, cada espermatozoonio se va desarrollando gradualmente, mientras va desprendiéndose hacia la luz del túbulo seminífero.

Cada estructura del aparato reproductor de los machos o de las hembras tiene su homóloga en el otro sexo. Esto es así porque durante las primeras etapas del desarrollo las características masculinas y femeninas empiezan a desarrollarse a partir de la cresta genital embrionaria y de los dos sistemas de conductos que, al principio, son idénticos en ambos sexos. Bajo la influencia de las hormonas sexuales, la cresta genital se transforma en los testículos, y en las hembras en los ovarios. Un grupo de conductos (mesonefricos o de Wolff), da origen a los espermatozoonios en los machos y degenera en las hembras. El otro grupo de conductos (paramesonefricos o de Müller), da lugar a los oviductos, el útero y la vagina en las hembras, y degenera en los machos. De forma similar, el clítoris y los labios de la vulva de las hembras son homólogos al pene y el escroto de los machos, ya que se desarrollan a partir de las mismas estructuras embrionarias.

Cada espermatozoonio secundario entra entonces en la segunda división meiótica sin que haya un período de interfase. Mediante estas dos divisiones, cada espermatozoonio da origen a cuatro **espermátidas**, cada una de ellas con el número haploide de cromosomas (23 en el hombre). Una espermátida normalmente contiene una combinación de los cromosomas de sus progenitores, pero puede contener (XC2)

mente los cromosomas que el macho la heredado de su madre o de su padre. Sin que se produzcan más divisiones, las espermátidas se transforman en **espermatozoides** maduros (Figura 7-8). Las modificaciones que sufren son: pérdida de una gran parte del citoplasma, condensación del núcleo en una cabeza, formación de una porción intermedia en la que se sitúan las mitocondrias, y desarrollo de una cola flagelar en forma de látigo para la locomoción (Figuras 7-7 y 7-9). La cabeza está formada por el núcleo, que contiene los cromosomas para la herencia, y un **acrosoma**, una estructura que presentan los espermatozoides de casi todos los metazoos (algunas excepciones son los peces teleosteos y ciertos invertebrados). En muchas especies, tanto de invertebrados como de vertebrados, el acrosoma contiene enzimas que se liberan para crear un punto de entrada a través de las envolturas que rodean a los óvulos. Al menos en los mamíferos, una de las enzimas es la hialuronidasa, que permite al espermatozoide atravesar la capa de células foliculares que rodea al óvulo. Una estructura notable de los espermatozoides de muchos invertebrados es el filamento acrosómico, de longitud variable en las diferentes especies, que se dispara bruscamente desde la cabeza del espermatozoide cuando ésta entra en contacto con la superficie de un óvulo. La fusión de las membranas plasmáticas del óvulo y el espermatozoide es el primer paso de la fecundación (véase Contacto y reconocimiento entre el óvulo y el espermatozoide, p. 160).

La longitud total de los espermatozoides humanos oscila entre 50 y 70  $\mu\text{m}$ . Algunos sapos poseen espermatozoides de más de 2 mm (2000  $\mu\text{m}$ ) de longitud (Figura 7-9) y pueden verse a simple vista. No obstante, la mayoría de los espermatozoides son microscópicos (véanse en la p. 159 los dibujos, de principios del siglo XIX, de los espermatozoides de varios vertebrados, que fueron interpretados por los biólogos de entonces como "gusanos" parásitos del semen). En todos los animales que se reproducen sexualmente el número de espermatozoides producidos por los machos es muchísimo mayor que el de óvulos producidos por las hembras. El número de huevos está relacionado con las oportunidades del joven para nacer y alcanzar la madurez.

## Ovogénesis

Las células germinales primarias del ovario, las **oogonias** u **ovogonias**, también aumentan su número por mitosis. Cada ovogonia contiene el número diploide de cromosomas. Después de que las ovogonias dejan de multiplicarse, crecen en tamaño y se convierten en **ovocitos primarios** (Figura 7-10). Antes de la primera división meiótica, los cromosomas de cada ovocito primario se reúnen por pares de cromosomas homólogos, uno materno y otro paterno, igual que ocurre en la espermátogénesis. Cuando se produce la primera división de maduración (reducción), el citoplasma se divide desigualmente. Una de las dos células hijas, el **ovocito secundario**, es grande y recibe la mayor parte del citoplasma; la otra es muy pequeña y se denomina **primer cuerpo polar** (Figura 7-10). Sin embargo, cada una de estas células hijas ha recibido la mitad de los cromosomas.

En la segunda división meiótica, el ovocito secundario se divide en una gran **ovótida** y un pequeño cuerpo polar. Si el primer cuerpo polar también se divide en esta división, lo que en ocasiones sucede, se obtienen tres cuerpos polares y una ovótida (Figura 7-10). La ovótida crece y se desarrolla hasta convertirse en un **óvulo** maduro. Los cuerpos polares no son funcionales y se desintegran. La formación de estos cuerpos polares no funcionales es necesaria para descargar al óvulo del exceso de cromosomas, y la división citoplásmica desigual hace que se produzca una célula grande, con suficientes reservas para el desarrollo de un nuevo individuo. Así pues, el óvulo maduro tiene el número  $n$  (haploide) de cromosomas, lo mismo que el espermatozoide. Sin embargo, cada ovocito primario sólo da lugar

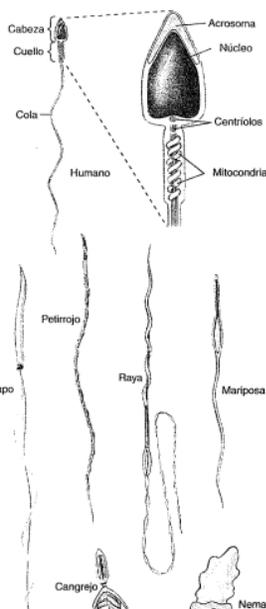


Figura 7-9

Espermatozoides de algunos vertebrados e invertebrados. Se representan con mayor detalle la cabeza y el cuello de un espermatozoide humano.

a un gameto funcional, y no a cuatro como ocurre en la espermátogénesis.

En la mayoría de los vertebrados, y también en muchos invertebrados, el óvulo no completa la división meiótica antes de que se produzca la fecundación. Lo normal es que el huevo se mantenga en el estado de profase I de la primera división meiótica (en la fase de ovocito primario). La meiosis se completa, bien en el momento de la ovulación (como sucede en las aves y en la mayoría de los mamíferos), o bien un poco antes de la fecundación (como ocurre en muchos invertebrados, los peces teleosteos, los anfibios y los reptiles). En la especie humana, los ovocitos experimentan a sufrir la primera división meiótica alrededor de la decimotercera semana del desarrollo fetal. A partir de aquí se mantienen en estado de profase I, como ovocitos primarios, hasta la pubertad,

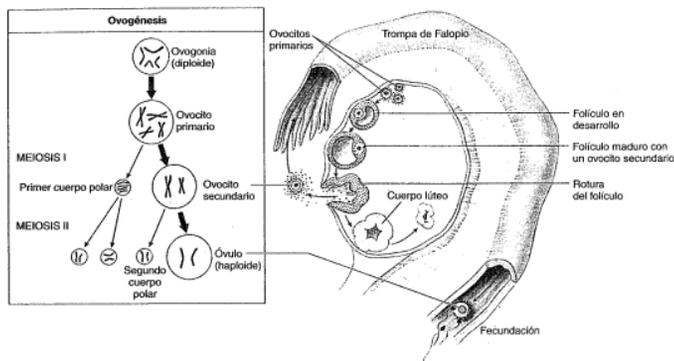


Figura 7-10

Ovogénesis humana. Las células germinales primarias (ovogonias) se multiplican por mitosis durante el desarrollo embrionario, dando lugar a ovocitos primarios diploides. Después de la pubertad, en cada ciclo menstrual, un ovocito primario diploide sufre la primera división meiótica, dando origen a un ovocito secundario haploide y a un primer cuerpo polar, también haploide. Si el ovocito secundario es fecundado, entonces sufre la segunda división meiótica. Los cromosomas separan sus cromátidas y se forma una gran ovótida y un pequeño segundo cuerpo polar. La ovótida se desarrolla para terminar transformándose en un óvulo. Tanto el óvulo como el segundo cuerpo polar contienen ahora una cantidad  $n$  de DNA. La unión del núcleo de este óvulo haploide con el núcleo de un espermatozoide, también haploide, da origen a la formación de un cigoto diploide ( $2n$ ).

momento a partir del cual cada mes se desarrolla uno de estos ovocitos primarios para dar lugar a un ovocito secundario. Por tanto, en los humanos la segunda división meiótica (meiosis II) se completa cuando el espermatozoide ya ha entrado en el ovocito secundario.

En muchos animales, el hecho más llamativo de la maduración del óvulo es la acumulación de vitelo en él. El vitelo generalmente se almacena como gránulos, más o menos organizados en forma de plaquetas, no se trata de una sustancia química concreta, sino que puede estar constituido por lípidos, por proteínas, o por ambos tipos de sustancias. El vitelo puede sintetizarse en el interior del óvulo, a partir de sustancias aportadas por las células foliculares que lo rodean, o puede ser un vitelo lipídico o proteínico, ya formado, que se transfirió por pinocitosis desde las células foliculares al ovocito.

Los huevos también contienen una gran cantidad de mRNA que no se traduce (p. 95) en polipéptidos o proteínas hasta que la fecundación provoca la activación de estas moléculas de mRNA quiescente. En este momento, los polipéptidos o las proteínas recién formadas empiezan a organizar el proceso de desarrollo (Capítulo 8, p. 160).

La enorme acumulación de gránulos de vitelo, otras sustancias nutritivas (glucógeno y gomas de lípidos) y el mRNA quiescente, hacen que el óvulo crezca tanto que sobrepase el límite normal que generalmente obliga a las células normales (somáticas) a dividirse. Por ejemplo, un ovocito temprano de rana mide aproximadamente 50  $\mu\text{m}$  de diámetro, después va creciendo en el ovario durante tres años hasta alcanzar 1500  $\mu\text{m}$  de diámetro cuando está maduro, y su volumen aumenta unas 27 000 veces. Los óvulos de las aves alcanzan un tamaño aún mayor: un huevo de gallina puede aumentar su tamaño hasta 200 veces en solamente los últimos 6 a 14 días de rápido crecimiento que preceden a la ovulación.

Así pues, los óvulos son importantes excepciones a la regla, generalmente universal, de que los organismos están compuestos de unidades celulares relativamente pequeñas. El gran tamaño del óvulo crea un problema respecto a la relación superficie/volumen, ya que todo lo que entra o sale del óvulo (nutrientes, gases respiratorios, desechos, etc.) debe pasar a través de la membrana celular. A medida que el óvulo se hace más grande, la superficie disponible por unidad de volumen de citoplasma (masa) disminuye. Como se puede suponer, el ritmo metabólico del óvulo se reduce gradualmente hasta que un ovocito secundario o un óvulo (según las especies) quedan en una especie de vida latente esperando la fecundación.

## MODELOS DE REPRODUCCIÓN

La mayor parte de los invertebrados, y también muchos vertebrados, depositan sus huevos en el medio en que viven para que se desarrollen. Estos animales reciben el nombre de **ovíparos** ("nacidos de huevos"). La fecundación puede ser interna (los huevos se fecundan en el interior del cuerpo de la hembra antes de que ésta realice la puesta) o externa (los huevos son fecundados por el macho después de que la hembra los haya puesto). Mientras que muchos animales ovíparos simplemente abandonan sus huevos al azar, otros ponen un cuidado especial a la hora de encontrar lugares que puedan proporcionar fuentes inmediatas y abundantes de alimento para cuando nazcan sus hijos.

Algunos animales retienen sus huevos en el cuerpo (generalmente en el oviducto o en el útero) mientras se desarrollan, y los embriones, durante su desarrollo, reciben todo el alimento a partir del vitelo almacenado en el interior del propio huevo. Estos animales son los llamados **ovovivíparos** ("nacidos vivos de huevos"). El ovoviviparismo se pre-

sentan en varios grupos de invertebrados (por ejemplo, en varios anélidos, braquiopodos, insectos y moluscos gasterópodos), y es común entre ciertos peces (p. 538) y reptiles (p. 580).

Hay una tercera modalidad, los **vivíparos** ("nacidos vivos"), en los cuales el huevo se desarrolla en el oviducto o en el útero, y el embrión obtiene los nutrientes directamente de la madre. Por lo general, se establece alguna forma de conexión anatómica íntima entre el embrión en desarrollo y la madre. Tanto en el ovoviviparismo como en el viviparismo, la fecundación tiene que ser interna (es decir, en el interior del cuerpo de la hembra) y la madre da lugar al nacimiento de jóvenes en un estado de desarrollo avanzado. El viviparismo es casi exclusivo de lagartos, serpientes, mamíferos y de algunos elasmobranchios, aunque también se conocen algunos invertebrados vivíparos (por ejemplo, los escorpiones), así como algunos anfibios. El desarrollo de los embriones dentro del cuerpo de la madre, tanto en ovovivíparos como en vivíparos, evidentemente proporciona más protección a los descendientes que la puesta de huevos.

## ESTRUCTURA DE LOS ÓRGANOS REPRODUCTORES

La estructura básica de los órganos reproductores es semejante en todos los animales sexuales, aunque los diferentes hábitos de reproducción y métodos de fecundación hacen que exista una enorme variabilidad. Los órganos reproductores de los animales que se reproducen sexualmente son de dos tipos: (1) **órganos primarios**; es decir, las gónadas que producen los espermatozoides y óvulos, así como las hormonas sexuales; y (2) **órganos accesorios**, que ayudan a las gónadas en los procesos de formación y liberación de los gametos, y que en muchos casos también sirven para dar acogida y protección al embrión, pueden ser muy variables, y entre ellos se encuentran los gonoductos (espermatozoides y oviductos), los órganos para la transferencia de espermatozoides a la hembra, los órganos para el almacenamiento de espermatozoides o de vívulo, los dedicados a formar cubiertas protectoras para los huevos, y los órganos nutritivos, como las glándulas vitelógenas y la placenta.

## Órganos reproductores de los invertebrados

Los invertebrados que transfieren el espermatozoide del macho a la hembra para que se produzca una fecundación interna necesitan tener órganos y conductos para este fin y, en algunos casos, pueden ser tan complejos como los de los vertebrados. Por el contrario, los sistemas reproductores de los invertebrados que, simplemente, liberan sus gametos en el agua para que se produzca una fecundación externa, son poco más que simples centros para la gametogénesis. Los anélidos poliquetos, por ejemplo, no poseen órganos reproductores permanentes; los gametos se originan por proliferación a partir de las células que tapizan la cavidad general del cuerpo. Cuando han madurado, los gametos se liberan a través de celomoductos o de los conductos excretorios, e incluso, en algunas especies, salen al exterior a través de roturas en la pared del cuerpo.

Los insectos son de sexos diferenciados (dioicos), y realizan la fecundación interna mediante cópula e inseminación, por lo que, en consecuencia, poseen unos sistemas reproductores complejos (Figura 7-11). El espermatozoide producido por los testículos pasa, a través de unos espermatozoides, hasta unas vesículas seminales (donde se almacenan los espermatozoides), y desde estas, a un único conducto eyaculador que conduce hasta el pene. El líquido seminal, que se forma en una o más glándulas accesorias, se añade al semen en el conducto eyaculador. Las hembras poseen un par de ovarios, formados a partir de una serie de túbulos oviducos (ovariolas). Los óvulos maduros pasan a través de unos oviductos hasta una cámara genital común, y desde ésta a una pequeña bursa copuladora (vagina). En la mayoría de los insectos, el macho transfirió el espermatozoide en el pene directamente en la bursa copuladora (vagina); los espermatozoides se desplazan desde aquí hacia un receptáculo seminal, en el que se almacenan. Es frecuente que una única célula proporcione suficiente espermatozoide para toda la vida reproductora de la hembra.

## Sistemas reproductores de los vertebrados

Los aparatos reproductor y excretor de los vertebrados constituyen lo que se denomina **sistema urogenital** debido a su estrecha conexión

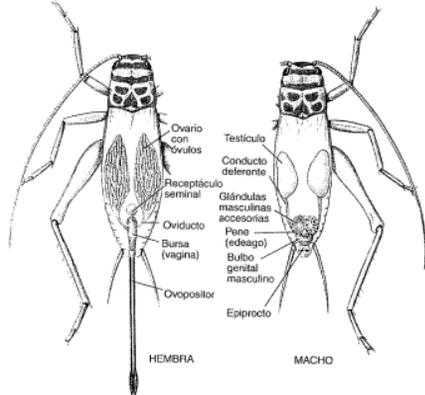


Figura 7-11

Aparato reproductor de los grillos. Los espermatozoides se forman en un par de testículos y pasan a través de los espermatozoides (conductos deferentes) hasta el conducto eyaculador, que se encuentra en el interior del pene. En las hembras, los óvulos producidos en los ovarios pasan por los oviductos hasta la bursa genital. En la cópula, los espermatozoides encerrados en el interior de un saco membranoso (espermatozóforo), que se forma a partir de las secreciones de una glándula accesoria, se depositan en la bursa genital de la hembra y entonces emigran hasta el receptáculo seminal, en el que quedan almacenados. La hembra controla la liberación de unos pocos espermatozoides, que fecundarán sus óvulos en el momento de la puesta, y utiliza un largo ovipositor, en forma de aguja, para poner los huevos en el interior del suelo.

anatómica, especialmente en el macho. Esta asociación es muy estrecha durante el desarrollo embrionario. En los machos de los peces y los anfibios, el conducto que vacía el riñón (**conducto opistoéfrico** o de Wolff) también sirve como espermiducto (p. 674). En los machos de los reptiles, las aves y los mamíferos, en los que el riñón desarrolla su propio conducto independiente (**uréter**) para eliminar los desechos, el antiguo **conducto mesoéfrico**, actúa exclusivamente como espermiducto o **conducto deferente**. En todos estos casos, con la excepción de la mayor parte de los mamíferos, estos conductos desembocan en una **cloaca** (palabra derivada del latín, que significa "alcantarilla"), una cámara común en la que desembocan el intestino y los conductos genitales y excretorios. Casi todos los mamíferos placentarios carecen de cloaca; en lugar de ello, el sistema urogenital tiene una abertura independiente del ano. En las hembras, el **conducto urinario** u **oviducto** es un conducto independiente que finaliza en la **cloaca**, en el caso de los animales en los que ésta exista.

## Aparato reproductor masculino

El aparato reproductor masculino de los vertebrados, como el del hombre (Figura 7-12), está formado por testículos, conductos eferentes y deferentes, una serie de glándulas, y (en algunas aves y reptiles y en todos los mamíferos) un pene.

Hay un par de **testículos** en los que se producen los espermatozoides. Cada testículo está formado por numerosos **tubos seminíferos**, en los que se desarrollan los espermatozoides (Figura 7-8). Los espermatozoides en desarrollo están rodeados por unas **células de Sertoli** (o **células de soporte**), que se encargan de su nutrición. Entre los túbulos hay unas **células intersticiales** (o **células de Leydig**), que producen la hormona sexual masculina (**testosterona**). En la mayoría de los mamíferos, los dos testículos están alojados, permanentemente, en el interior del saco escrotal que, o bien queda hacia

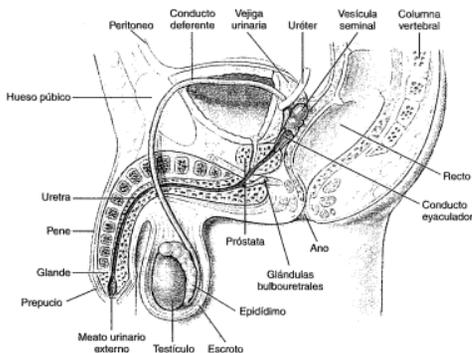


Figura 7-12

Órganos reproductores masculinos humanos, en sección sagital.

el exterior de la cavidad abdominal, o bien descendiendo al interior del escroto durante la época de la reproducción. Esta disposición extraña y algo insegura proporciona un "ambiente" con una temperatura ligeramente más baja que la del resto del cuerpo, ya que en algunos mamíferos (incluido el hombre) los espermatozoides, aparentemente, no se forman a la temperatura normal del interior del cuerpo. En los mamíferos marinos y en todos los demás vertebrados, los testículos se localizan permanentemente en el interior del abdomen.

Los espermatozoides pasan desde los tubos seminíferos a los **conductos eferentes**, unos pequeños tubos que conducen a un retorcido **epididimo** (uno por cada testículo), donde termina la maduración de los espermatozoides, y desde aquí llegan a unos **conductos deferentes**, que terminan en el canal eyaculador (Figuras 7-8 y 7-12). En los mamíferos, los conductos deferentes se unen a la **uretra**, un conducto que transporta tanto el espermatozoide como los productos urinosarios a través del **pene**, el órgano de penetración (copulador) externo.

La mayoría de los vertebrados acuáticos no necesitan pene; los espermatozoides y óvulos se liberan en el agua, unos cerca de los otros. No obstante, en los vertebrados terrestres (y en algunos acuáticos), que son vivíparos o que protegen sus huevos mediante una cáscara, los espermatozoides deben transferirse a la hembra. Pocos aves tienen un verdadero pene (algunos ejemplos de estas aves excepcionales son el avestruz y el pato lacustre argemón), y en la mayoría de las aves, el proceso se limita a la yuxtaposición de las cloacas. La mayoría de los reptiles y los mamíferos tienen un auténtico pene. El de los mamíferos es un órgano, generalmente flácido, que se pone erecto cuando se llena de sangre. Algunos mamíferos, aunque no el hombre, poseen un hueso peniano (báculo), que posiblemente contribuye a la erección.

En la mayoría de los mamíferos hay tres grupos de glándulas accesorias que desembocan en los conductos genitales: un par de **vesículas seminales**, una **glándula prostática**, y un par de **glándulas bulbouretrales** (Figura 7-12). El fluido secretado por estas glándulas proporciona nutrientes a los espermatozoides, lubrica los conductos genitales femeninos que necesitan recorrer los espermatozoides, y neutraliza la acidez de la vagina para que los espermatozoides se mantengan viables durante más tiempo una vez que han sido depositados en el interior de la hembra.

## Aparato reproductor femenino

Los ovarios de las hembras de los vertebrados producen tanto óvulos como hormonas sexuales femeninas (estrógenos y progesterona). En todos los vertebrados mandibulados, los óvulos maduros procedentes de los ovarios penetran en los **conductos uterinos** u **oviductos**, a través de unas aberturas en forma de embudo que típicamente tienen el borde festoneado (fimbrias) y que rodean al ovario en el momento de la ovulación. En la mayoría de los peces y los anfibios, el extremo posterior de los oviductos no está, pero en los peces cartilaginosos, los reptiles y las aves, que producen grandes huevos con cáscara, se han desarrollado regiones especializadas en la producción de albúmina y de la cáscara del

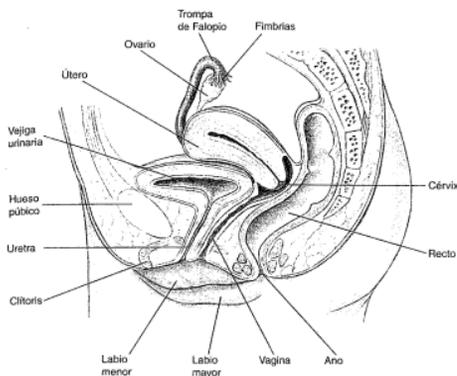


Figura 7-13  
Órganos reproductores femeninos humanos, en sección sagital.

huevo. En los anidatos (repáiles, aves y mamíferos, véase Huevos de las amonitas y anidatos, p. 175) la porción terminal del oviducto se dilata para formar un **útero** musculoso, en el que los huevos con cáscara quedan retenidos hasta la puesta, o en el que los embriones completan su desarrollo. En los mamíferos placentarios, las paredes del útero establecen una conexión vascular íntima con las membranas embrionarias a través de una **placenta** (p. 177).

Los dos ovarios de la mujer (Figura 7-13) son algo más pequeños que los testículos del macho, y contienen muchos miles de ovocitos. Cada ovocito se desarrolla en el interior de un **foliculo** que crece y finalmente se rompe para dejar salir un ovocito secundario (Figura 7-10). Durante el período fértil de la mujer, excepto después de la fecundación, cada año maduran aproximadamente 13 ovocitos y, generalmente, los ovarios se alternan para liberar los ovocitos. Puesto que la mujer es fértil tan sólo durante unos 30 años, de los aproximadamente 400 000 ovocitos primarios que tiene en sus ovarios al nacer, únicamente 300 o 400 ovocitos tienen la oportunidad de madurar; los otros degeneran y son reabsorbidos.

Una creencia que se ha mantenido durante mucho tiempo sobre la biología reproductiva de los mamíferos ha sido que, en el macho, las células germinales siguen siendo funcionales y forman espermatozoides durante toda la vida del adulto, mientras que las hembras poseen un número finito de células germinales, y la producción de ovocitos cesa en el momento del nacimiento. En efecto, acabamos de descubrir el desarrollo de los folículos humanos como un caso en el que esto se cumple, donde los ovocitos primarios presentes en el momento del nacimiento son la única fuente de folículos. Recientemente, un interesante descubrimiento en ratones ha hecho que surjan dudas acerca de este dogma de la reproducción. Se ha comprobado que los ovarios de las hembras de los ratones, tanto juveniles como adultas, poseen

células germinales dividiéndose activamente para ir reponiendo la reserva de ovocitos. En el caso de que este resultado se pueda extender a otras especies de mamíferos, tendrá importantes repercusiones sobre la gestión de las especies en peligro, con las que se podrían utilizar técnicas de reproducción asistida utilizando la reserva aumentada de ovocitos, lo que podría suponer la diferencia entre la supervivencia y la extinción.

Los **oviductos**, o **trompas de Falopio**, están recubiertos de cilios para impulsar al óvulo en su recorrido. Los dos oviductos desembocan en los ángulos superiores del **útero**, o **matriz**, que está especializado para albergar al embrión durante su vida intrauterina. Está provisto de unas paredes musculares gruesas, con muchos vasos sanguíneos, y de un revestimiento especial, el **endometrio**. El útero es diferente en los distintos mamíferos y en muchos de ellos está adaptado para poder recibir y mantener a más de un embrión en desarrollo. Originalmente era doble, pero en muchos mamíferos euterios sus dos ramas tienden a fusionarse para formar una cámara amplia.

La **vagina** es un tubo muscular adaptado para recibir al pene del macho y para servir como canal del parto durante la expulsión del feto desde el útero. En el lugar de unión de la vagina y el útero, éste hace saliente hacia el interior de la vagina para formar el **cérvix** (cuello).

Los órganos sexuales externos femeninos, la **vulva**, están constituidos por una serie de repliegues de la piel, los **labios mayores** y los **labios menores**, y un pequeño órgano eréctil, el **clitoris** (el órgano femenino homólogo al glándulo del pene masculino). Normalmente, la abertura de la vagina tiene reducido su tamaño en el estado virgen de una hembra, debido a la presencia de una membrana, el **himen**, aunque en las mujeres sexualmente activas está muy reducida.

## PROCESOS ENDOCRINOS QUE CONTROLAN LA REPRODUCCIÓN

### El control hormonal del ritmo de los ciclos reproductores

Desde los peces hasta los mamíferos, la reproducción en los vertebrados, generalmente, es una actividad estacional o cíclica. Su exactitud es fundamental, ya que las crías nacerán cuando el alimento sea abundante y existan unas condiciones ambientales óptimas para la supervivencia. La reproducción está controlada por una serie de hormonas que, a su vez, están reguladas por estímulos ambientales como la disponibilidad de alimentos, los cambios estacionales en el fotoperíodo, el régimen de lluvias, la temperatura, o por algún estímulo de tipo social. Una región del encéfalo, el **hipotálamo** (p. 758), regula la liberación de las hormonas de la hipófisis anterior, las cuales estimulan a los tejidos endocrinos de las glándulas (la neurosecreción y la hipófisis se describen en el Capítulo 34). Este sistema hormonal controla el desarrollo de las glándulas, las estructuras sexuales accesorias y las características sexuales secundarias (véase el siguiente apartado), así como la exactitud del ciclo reproductor en relación con el tiempo.

Los patrones de reproducción cíclica en los mamíferos son de dos tipos: el **ciclo estral**, característico de la mayoría de los mamíferos, y el **ciclo menstrual**, que se da solamente en los primates antropoides (monos, simios y humanos). Estos dos tipos de ciclo difieren en dos aspectos importantes. En primer lugar, en los ciclos estrales la hembra es receptiva para el macho sólo durante breves períodos de **estro**, o "calor", mientras que en los ciclos menstruales la receptividad puede prolongarse a lo largo de todo el ciclo. En segundo lugar, el ciclo menstrual, pero no el estral, termina con el colapso y desprendimiento de la porción interna del útero (endometrio). En los animales con ciclo estral, cada ciclo termina, simplemente, con la vuelta del revestimiento uterino a su estado original, sin que se produzca la "descarga" característica del ciclo menstrual.

## Los esteroides genitales y su control

Los ovarios producen dos tipos de hormonas sexuales esteroideas: **estrógenos** y **progesterona** (Figura 7-14). Hay tres tipos de estrógenos: **estradiol**, **estrone** y **estril**, de los cuales el **estradiol** es el que se produce en mayor cantidad durante el ciclo reproductor. Los estrógenos son responsables del desarrollo de las estructuras sexuales accesorias de la hembra (oviductos, útero y vagina), y de la estimulación de la actividad reproductora de la hembra. Los caracteres sexuales secundarios, es decir, las características que no están directamente relacionadas con la formación y liberación de los óvulos (o el esperma en el caso del macho), pero que son fundamentales para el éxito reproductor, tanto en sus aspectos de comportamiento como funcionales, también están controlados o deben su mantenimiento a los estrógenos. Entre estos caracteres se pueden citar la coloración característica de la piel o las plumas, el desarrollo óseo, el tamaño corporal y, en los mamíferos, el desarrollo inicial de las glándulas mamarias. En las hembras de los mamíferos, tanto los estrógenos como la progesterona se encargan de preparar al feto para recibir al embrión en desarrollo. Estas hormonas están controladas por las **gonadotropinas de la hipófisis: la hormona folículo-estimulante (FSH)** y la **hormona luteinizante (LH)** (Figura 7-15). A su vez, la liberación de estas dos gonadotropinas está regulada por la **hormona liberadora de gonadotropinas (GnRH)**, producida por las células neurosecretoras del **hipotálamo** (p. 758 y Tabla 34-1). Por medio de este sistema de control, los factores ambientales como la luz, el estado de nutrición o el estrés pueden influir en los ciclos reproductores. Los estrógenos y la progesterona actúan mediante un sistema de retroalimentación sobre el hipotálamo y sobre la hipófisis anterior para que se mantengan unos niveles constantes de secreción de GnRH, FSH y LH (véase en el Capítulo 34 la discusión sobre los mecanismos de retroalimentación negativa de las hormonas).

El esteroide sexual masculino, la **testosterona**, (Figura 7-14) se produce en las **células intersticiales** de los testículos. La testosterona y su metabolito, la **dihidrotestosterona (DHT)**, son necesarias para el crecimiento y desarrollo de las estructuras sexuales accesorias del macho (pene, espermíodos y glándulas accesorias), de los caracte-

res sexuales secundarios masculinos (desarrollo de los huesos y de la musculatura, coloración del plumaje o del pelo, crecimiento de los cérvicos, y en el hombre, el tono de la voz) y para que el comportamiento reproductor del macho sea normal. El desarrollo de los testículos y la secreción de testosterona están controlados por la FSH y la LH, las mismas hormonas de la hipófisis anterior que controlan el ciclo reproductor de la hembra, y por la GnRH del hipotálamo. Igual que los estrógenos y la progesterona en la hembra; la testosterona y la DHT actúan, mediante un sistema de retroalimentación, sobre el hipotálamo y la hipófisis anterior, para regular la secreción de GnRH, FSH y LH.

Recientemente se ha identificado un péptido en el hipotálamo de las aves y los mamíferos que inhibe la secreción de GnRH y LH, lo que ha llevado a algunos investigadores a pensar que se ha descubierto una hormona inhibidora de la gonadotropina. No obstante, hacen falta más estudios antes de que se pueda asegurar que este péptido es un antagonista de la GnRH en todas las situaciones fisiológicas.

Tanto los ovarios como los testículos también producen otra hormona, la **inhibina**, un péptido, que es secretada por los folículos en desarrollo en la hembra y por las células de Sertoli (**células de soporte**) en el macho. Esta hormona también actúa como reguladora de la secreción de FSH por la hipófisis anterior mediante un sistema de retroalimentación negativa.

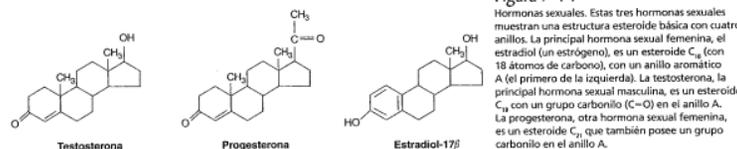
## El ciclo menstrual

El ciclo menstrual (*L. mensis*, mes) en la especie humana consta de dos fases en el interior del ovario, la fase folicular y la fase lútea, y de tres fases que ocurren en el útero, la fase menstrual, la fase proliferativa y la fase de secreción (Figura 7-15). La menstruación (el "período" o "regla") señala la **fase menstrual**, cuando parte del revestimiento del útero (endometrio) degenera y se desprende, produciéndose la hemorragia menstrual. Mientras tanto, en el ovario se está produciendo la **fase folicular**, y hacia el día 3 del ciclo, los niveles en sangre de FSH y LH empiezan a aumentar lentamente, y casi inmediatamente algunos folículos ováricos empiezan a desarrollarse y a secretar estrógenos. A medida que el nivel de estrógenos en sangre se va incrementando, el endometrio interno empieza a engrosarse y las glándulas uterinas que hay en el endometrio aumentan de tamaño (**fase proliferativa**). Hacia el día 10, la mayor parte de los folículos ováricos, que empezaron a desarrollarse el día 3, comienzan a degenerar (se transforman en **atróficos**), quedando sólo uno de ellos (a veces quedan dos o tres) que continúa madurando hasta que toma el aspecto de una ampolla sobre la superficie del ovario. Este se conoce como folículo maduro o **folículo de De Graaf**. Durante la última parte de la fase folicular, el folículo de De Graaf secreta más estrógenos, así como inhibina. A medida que aumenta el nivel de inhibina, el de FSH disminuye.

En el día 13 o 14 del ciclo, el nivel de estrógenos, ahora elevado por los producidos por el folículo de De Graaf, hace que se produzca un aumento brusco de la cantidad de GnRH procedente del hipotálamo, lo que a su vez estimula a la hipófisis ante-

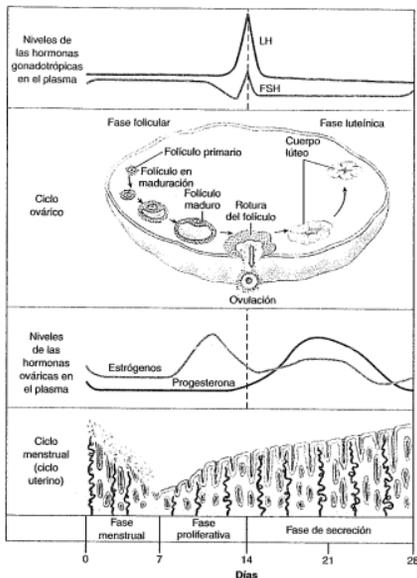
Figura 7-14

Hormonas sexuales. Estas tres hormonas sexuales muestran una estructura esteroidea básica con cuatro anillos. La principal hormona sexual femenina, el **estradiol** (un estrógeno), un esteroide C<sub>18</sub> (con 18 átomos de carbono), con un anillo aromático A (el primero de la izquierda). La testosterona, la principal hormona sexual masculina, es un esteroide C<sub>19</sub> con un grupo carbonilo (C=O) en el anillo A. La progesterona, otra hormona sexual femenina, es un esteroide C<sub>21</sub> que también posee un grupo carbonilo en el anillo A.



## Figura 7-15

Ciclo menstrual humano, en el que se representan los cambios de los niveles hormonales en sangre y el endometrio uterino a lo largo de los 28 días del ciclo ovárico. La FSH estimula la maduración de los folículos ováricos, que secretan estrógenos. Estos preparan el endometrio uterino y hacen que el nivel de LH aumente bruscamente, lo que provoca la ovulación y estimula al cuerpo lúteo a secretar progesterona y estrógenos. La producción de progesterona y estrógenos se mantendrá, únicamente, si el óvulo es fecundado; si no se produce el embarazo, los niveles de progesterona y estrógenos irán disminuyendo y se producirá la menstruación.



rior para que produzca más LH (y en menor medida también FSH). El aumento de LH provoca la rotura del folículo de mayor tamaño (ovulación), liberándose un óvulo desde el ovario. El óvulo es viable durante un período de aproximadamente 12 horas, durante las cuales puede ser fecundado por un espermatozoide. Durante la **fase lútea** ovárica, a partir de la pared del folículo que ha liberado el óvulo durante la ovulación, se forma un **corpus luteum** ("cuerpo lúteo" o "amarillo", por la apariencia que tiene en el ovario de la vaca) (Figuras 7-10 y 7-15). El cuerpo lúteo, como respuesta a la estimulación continua por parte de la LH, funciona temporalmente como una glándula endocrina y secreta progesterona (y, en los primates, también estrógenos). La progesterona ("antes de la gestación"), como su nombre indica, estimula al útero para que sufra los cambios que conducen a su maduración final y lo preparan para la gestación (**fase de secreción**). En este momento, el útero está completamente preparado para alojar y nutrir al embrión. Si no se produce la fecundación, el cuerpo lúteo degenera y, por tanto, deja de secretar hormonas. Dado que el revestimiento del útero (endometrio) depende de la progesterona y de los estrógenos para mantenerse, la disminución de los niveles de estas hormonas hace que el endometrio se malogre y se produzca la descarga menstrual.

Por regla general, los anticonceptivos orales (la "píldora") se preparan a base de una combinación de estrógenos y progesterona, que actúan disminuyendo la liberación de las gonadotropinas FSH y LH desde la hipófisis. Esto evita la maduración de los folículos ováricos y normalmente evita la ovulación. Este método de control de la natalidad es sumamente eficaz, con menos de un 1% de fallos, si se siguen con exactitud las pautas de administración. Desde hace poco tiempo, los estrógenos y la progesterona se administran mediante una inyección mensual (Lunelle), como parches cutáneos (Ortho Evra), o en forma de anillos vaginales (NuvaRing). La progesterona también actúa sobre el resto del aparato reproductor, haciéndolo poco adecuado para la supervivencia de los espermatozoides o de un óvulo fecundado. Este mecanismo ha sido aprovechado en los anticonceptivos a base de progesterona exclusivamente ("minipíldora", Depo-Provera), que pueden no llegar a producir el bloqueo del desarrollo folicular o de la ovulación; así como en los anticonceptivos postcoitales de emergencia, la "píldora del día después" (de libre dispensación en Estados Unidos para mujeres de más de 18 años).

Las GnRH del hipotálamo, así como la LH y la FSH de la hipófisis anterior, están controladas por los esteroides del ovario (y por la inhibición) mediante una **retroalimentación negativa**. Esta retroalimentación se produce durante todo el ciclo menstrual, salvo unos pocos días justo antes de la ovulación. Como se ha indicado antes, la ovulación se debe a los *altos niveles de estrógenos* que hacen que aumente bruscamente la producción de GnRH, LH y FSH. Los mecanismos de **retroalimentación positiva** como éste son bastante raros, ya que hacen que un fenómeno sobrepase el nivel de equilibrio (los mecanismos de retroalimentación se describen en el Capítulo 34, p. 756). En este caso, el proceso finaliza con la ovulación, ya que los niveles de estrógenos bajan bruscamente al liberarse un óvulo desde el folículo.

## Hormonas de la gestación y del parto en la especie humana

Si hay fecundación, generalmente se produce en el primer tercio del oviducto (**ampolla**) y el **zigoto** emigra desde aquí hasta el útero y se va dividiendo por mitosis hasta formar un **blastocisto** (Capítulo 8, p. 177) en el momento en que llega al útero. El blastocisto en desarrollo entra en contacto con la superficie uterina, aproximadamente a los 6 días, y se fija en el endometrio. Este proceso se conoce como **implantación**. El crecimiento del embrión continúa, produciéndose un **trofoblasto** de forma esférica. En este estado hay tres capas tisulares diferentes, el amnios, el corion y una masa de células internas, el embrión propiamente dicho (Figura 8-25, p. 178). El **corion** empieza a producir **gonadotropina coriónica humana (hCG)**, que aparece en el torrente circulatorio inmediatamente después de producirse la implantación. La hCG estimula al cuerpo lúteo para que siga sintetizando y liberando tanto estrógenos como progesterona (Figura 7-16).

La placenta representa el punto de unión entre el trofoblasto y el útero (la evolución y desarrollo de la placenta se describen en el Capítulo 8, p. 177). Además de funcionar como medio para el intercambio de materiales entre los torrentes circulatorios materno y fetal, la placenta también actúa como glándula endocrina. La placenta continúa secretando hCG y también produce estrógenos (principalmente estradiol) y progesterona. Hacia el tercer mes de la gestación, el cuerpo lúteo degenera en algunos mamíferos y entonces la placenta se convierte en la principal fuente de progesterona y estrógenos (Figura 7-17).

La preparación de las glándulas mamarias para que produzcan leche requiere de otras dos hormonas: la **prolactina (PRL)** y el **lactógeno placentario humano (hPL, o somatotropina coriónica humana)**. La PRL se produce en la hipófisis anterior, pero en la mujer no embarazada su secreción está inhibida. Durante el embarazo, los elevados niveles de progesterona y estrógenos disminuyen la señal inhibitoria, y la PRL empieza a aparecer en la sangre. Mientras dura la gestación, la placenta también produce PRL. La PRL, junto con el hPL, prepara las glándulas mamarias para la secreción de leche. La hPL, junto con la **hormona placentaria del crecimiento (hPGH)** y la hormona del crecimiento de la madre, también estimula el aumento de los nutrientes disponibles en la madre, de manera que se destine una mayor cantidad al embrión en desarrollo. La placenta también produce  $\beta$ -endorfina y otros opioides endógenos (Capítulo 33, p. 743) que regulan el apetito y el estado de ánimo durante el embarazo. Los opioides también pueden contribuir al bienestar y a aliviar algunas de las incomodidades que se producen durante los últimos meses del embarazo. Más tarde la placenta comienza a sintetizar **relaxina**; esta hormona contribuye a la dilatación de la pelvis, aumentando la flexibilidad de la sínfisis púbica y dilatando el cuello del útero (cérvix) (como preparación para el parto).

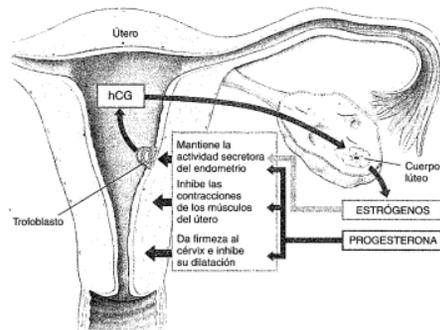


Figura 7-16

Los diferentes papeles de la progesterona y los estrógenos, durante el embarazo en la especie humana. Después de la implantación del embrión en el útero, el trofoblasto (el futuro embrión y la futura placenta), secreta gonadotropina coriónica humana (hCG), que mantiene el cuerpo lúteo hasta que, alrededor de la séptima semana del embarazo, comienzan a producir las hormonas sexuales, progesterona y estrógenos.

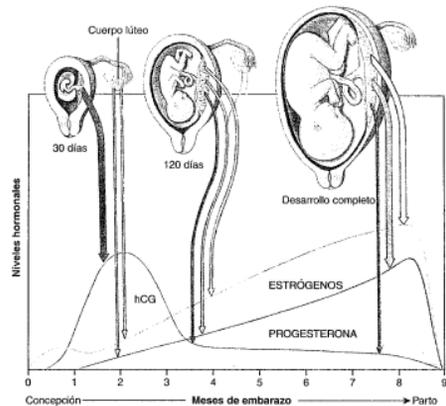


Figura 7-17

Niveles de liberación de hormonas desde el cuerpo lúteo y la placenta durante el embarazo. Los grosores de las flechas indican las cantidades relativas de hormonas liberadas. La gonadotropina coriónica humana (hCG) sólo es producida por la placenta. La síntesis de progesterona y estrógenos, durante el embarazo, pasa de producirse en el cuerpo lúteo a producirse en la placenta.

En la especie humana el nacimiento, o **parto**, se produce aproximadamente a los 9 meses de iniciarse el embarazo y comienza con una serie de contracciones rítmicas y fuertes de los músculos uterinos, denominadas **dolores del parto** (contracciones). Aún no se conoce totalmente la señal que provoca el comienzo del parto en la especie humana, pero parece que el proceso del parto se inicia por la acción de la **hormona liberadora de corticotropina placentaria (CRH)**. Inmediatamente antes del parto, la secreción de estrógenos, que estimulan las contracciones del útero, aumenta rápidamente mientras que el nivel de progesterona, que inhibe las contracciones uterinas, disminuye (Figura 7-17). Esto elimina el "bloqueo de la progesterona" que mantiene al útero "tranquilo" durante el embarazo. El nivel de las **prostaglandinas**, un gran grupo de hormonas (derivadas de ácidos grasos de cadena larga), también aumenta en este momento, haciendo al útero más irritable (para más detalles sobre las prostaglandinas, véase el Capítulo 34, p. 762). Finalmente, la dilatación del útero dispara una serie de reflejos nerviosos que estimulan la secreción de **oxitocina** por la hipófisis posterior. La oxitocina también estimula la contracción de los músculos lisos del útero, produciendo unos dolores de parto cada vez más fuertes y frecuentes. La secreción de oxitocina durante el parto es otro ejemplo de **retroalimentación positiva**. Todos estos acontecimientos terminan con el nacimiento del bebé.

El nacimiento, o **parto**, se produce en tres fases. En la primera (**dilatación**), el cuello del útero (cérvix) se ensancha por la presión que el bebé hace en su bolsa de líquido amniótico, que en

ese momento puede romperse (Figura 7-18B). En la segunda fase (**expulsión**), el bebé es empujado fuera del útero y a través de la vagina hacia el exterior (Figura 7-18C). En la tercera fase (**postparto**), la placenta es expulsada del cuerpo de la madre (**expulsión de la placenta**), generalmente dentro de los 10 minutos posteriores al nacimiento del niño (Figura 7-18D).

Los abortos espontáneos son bastante frecuentes y sirven como mecanismo para eliminar anomalías prenatales, como las debidas a daños cromosómicos o a otros errores genéticos, a daños causados por la acción de las drogas u otras toxinas, a anomalías inmunológicas o a las irregularidades hormonales en la preparación del útero. Las modernas pruebas hormonales ponen de manifiesto que aproximadamente el 30% de los zigotos fértiles sufren un aborto espontáneo antes o inmediatamente después de la implantación; estos abortos pasan desapercibidos para la madre, o simplemente se presentan como un breve "período menstrual" tardío. Cerca de otro 20% de los embarazos bien establecidos terminan en un aborto (que si es notado por la madre); por tanto, la tasa de abortos espontáneos es de alrededor del 50%.

Después del nacimiento, la verdadera secreción de leche es producida por la succión que el niño realiza del pezón, lo que produce la liberación refleja de oxitocina desde la hipófisis posterior, cuando la oxitocina llega a la glándula mamaria, causa la contracción de la

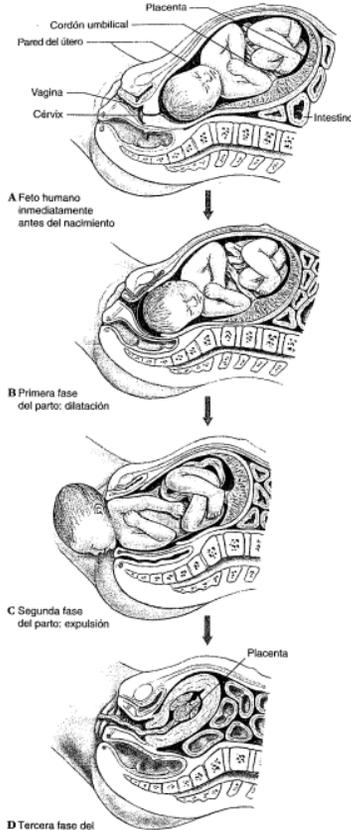


Figura 7-18

El parto en la especie humana.

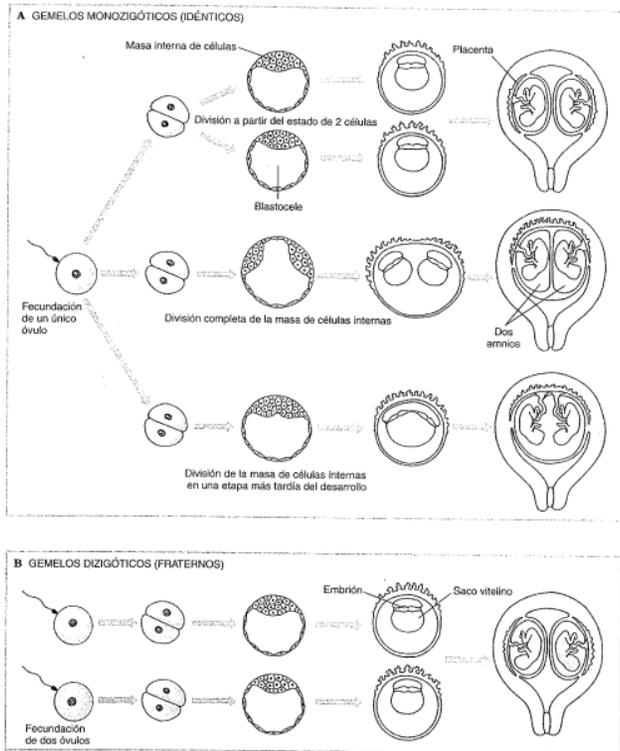
capa de músculos lisos de los conductos y senos de las glándulas mamarias y la salida de la leche. La succión también estimula la liberación de prolactina desde la hipófisis anterior, lo que a su vez hace que las glándulas mamarias sigan produciendo leche.

## Partos múltiples

Muchos mamíferos paren más de una cría (**multiáparos**), es decir, alumbran camadas; en una camada, cada miembro procede de un óvulo diferente. No obstante, hay muchos mamíferos que únicamente tienen una cría cada vez (**uniáparos**), aunque ocasionalmente puedan tener varias. El armadillo (*Dasypus*) es casi único entre los mamíferos, puesto que en cada parto tiene cuatro crías, todas del mismo sexo, bien machos o bien hembras, pero todas procedentes de un mismo cigoto.

Los gemelos humanos pueden proceder de un único cigoto (gemelos **idénticos** o **monozigóticos**; Figura 7-19A) o de dos cigotos (gemelos **no idénticos**, **disizigóticos** o **fraternos**, también llamados **mellizos**; Figura 7-19B). Los gemelos fraternos no se parecen entre sí más que los otros niños que hayan nacido en otros partos en el seno de la misma familia, pero los idénticos, por supuesto, son llamativamente parecidos y siempre del mismo sexo. En el caso de los partos triples, cuádruples o quintuples, pueden darse pares de gemelos idénticos, pero los otros bebés proceden, generalmente, de cigotos diferentes. Aproximadamente, el 33 % de los gemelos idénticos tienen placentas independientes, lo que indica que los blastómeros se separaron muy pronto, probablemente en el estado de dos células (Figura 7-19A, *arriba*). El resto de los gemelos idénticos comparten una única placenta, de lo que se deduce que la separación se produjo tras la formación de la masa celular interna (Figura 8-25, p. 180). Si la separación se produce después de la formación de la placenta, pero antes de que aparezca el amnios, los gemelos tendrán sacos amnióticos separados (Figura 7-19A, *centro*), como sucede en la mayoría de los gemelos idénticos. Finalmente, un porcentaje muy pequeño de gemelos idénticos comparten un único saco amniótico y una única placenta (Figura 7-19A, *abajo*), lo que indica que la separación se produjo pasado el noveno día de embarazo, ya que el amnios se forma aproximadamente entonces. En estos casos, los gemelos corren el riesgo de fusionarse, dando lugar a los conocidos gemelos siameses. Embriológicamente, cada gemelo fraterno o mellizo tiene su propia placenta y su amnios (Figura 7-19B).

La frecuencia de nacimientos de gemelos en comparación con los nacimientos de un solo individuo es, aproximadamente, de 1 por cada 86, la de nacimientos triples es de 1 por cada 86<sup>2</sup>, y la de los cuádruples de alrededor de 1 por cada 86<sup>3</sup>. La frecuencia de gemelos idénticos respecto al resto de nacimientos es aproximadamente la misma en todo el mundo, mientras que la frecuencia de gemelos fraternos varía con la raza y el país. En los Estados Unidos, las tres cuartas partes de los gemelos son disizigóticos (fraternos), mientras que en Japón solamente un poco más de la cuarta parte de los gemelos son disizigóticos. La tendencia a nacer gemelos fraternos (pero al parecer, no gemelos idénticos) tiende a seguir líneas familiares; la frecuencia de nacimientos de gemelos fraternos (pero no idénticos) también aumenta a medida que lo hace la edad de las madres.



**Figura 7-19**  
Formación de gemelos idénticos en la especie humana. **A**, Gemelos monozigóticos (idénticos). **B**, Gemelos dizigóticos (fraternos). Véase la explicación en el texto.

## RESUMEN

La reproducción es la producción de una nueva vida y proporciona la oportunidad para que pueda haber evolución. La reproducción asexual es un proceso rápido y directo, en el que un individuo produce copias genéticamente idénticas de sí mismo. Puede producirse por división, gemación, gemulación o fragmentación. La reproducción sexual implica la formación de células germinales (células sexuales o gametos), generalmente por parte de dos progenitores diferentes (reproducción biparental o bisexual), que al unirse (fecundación) dan lugar a un cigoto, a partir del cual se desarrollará un nuevo individuo. Las células germinales, los gametos, se forman por meiosis, reduciéndose el número de cromosomas al haploide y recuperándose el número diploide tras la fecundación. En la reproducción sexual se recombinan los caracteres de los progenitores, por lo que se establece y amplía la variabilidad genética, lo que es de gran importancia para la evolución. El hermafroditismo, esto es, la presencia de órganos masculinos y femeninos en un mismo individuo; y la partenogénesis, el desarrollo de un huevo sin fecundar, son dos alternativas a la reproducción biparental típica.

La reproducción sexual supone un elevado coste en tiempo y energía; requiere comportamientos cooperativos durante la cópula y supone un 50% de pérdida de la representación genética de cada progenitor en la prole. Generalmente se acepta que el sexo es necesario para que se mantenga la variabilidad en la descendencia, lo que puede contribuir a la supervivencia de una población frente a los cambios ambientales.

En los vertebrados, las células germinales primordiales se originan a partir del endodermo del saco vitelino y luego emigran al interior de las gónadas. En los mamíferos, las gónadas se desarrollan como testículos, en respuesta a una serie de estímulos masculinizantes codificados en el cromosoma Y del macho, y los conductos sexuales se masculinizan como respuesta a los estímulos sexuales de la circulación. Los órganos reproductores femeninos (ovarios, oviductos, útero y vagina) pueden desarrollarse en la hembra en ausencia de estos estímulos codificados en el cromosoma Y, aunque investigaciones recientes sugieren que una región del cromosoma X de las hembras podría tener un papel importante en la diferenciación de los órganos sexuales femeninos.

Las células germinales maduras en las gónadas mediante un proceso denominado gametogénesis (espermátogénesis en los machos y ovogénesis en las hembras), en el que hay tanto mitosis como meiosis. En la espermátogénesis, cada espermatozoo primario origina, por meiosis y crecimiento, cuatro espermatozoides móviles, cada uno de ellos con el número haploide de cromosomas. En la ovogénesis, cada ovocito primario origina un único óvulo maduro, inmóvil y haploide; el resto del material nuclear es desechado en los llamados cuerpos polares. Durante la ovogénesis, en el citoplasma del óvulo se acumula una gran cantidad de sustancias de reserva.

La complejidad de los órganos reproductores es sumamente variable, ya que puede ir desde lo que sucede en algunos invertebrados, como los anélidos poliquetos que carecen de órganos reproductores permanentes; hasta los complejos sistemas de los vertebrados y otros muchos invertebrados, en los que hay gónadas permanentes y diversos órganos accesorios para la transferencia, el almacenamiento y la nutrición de los gametos y embriones.

El aparato reproductor masculino humano está constituido por los testículos, compuestos de túbulos seminíferos, en los que se for-

man millones de espermatozoides, un sistema de conductos (eferentes y deferentes) que se unen a la uretra, una serie de glándulas (vesículas seminales, próstata y glándula bulbouretral), y el pene. El aparato reproductor femenino humano está formado por los ovarios, que contienen miles de óvulos en el interior de los folículos los ovocitos, por los que se desplazan los óvulos; el útero y la vagina.

La naturaleza estacional, o cíclica, de la reproducción en los vertebrados ha resultado del desarrollo de mecanismos hormonales precisos, que controlan la producción de células sexuales, indiquen la disponibilidad para el apareamiento y preparan a los conductos y glándulas para que se logre la fecundación de los óvulos. Los centros neurosecretorios del hipotálamo secretan hormona liberadora de gonadotropina (GnRH), que estimula a las células endocrinas de la hipófisis anterior para que liberen hormona folículo estimulante (FSH) y hormona luteinizante (LH), que a su vez estimulan a las gónadas. Los estrógenos y la progesterona en las hembras, y la testosterona y la dihidrotestosterona (DHT) en el macho, controlan el desarrollo de las estructuras sexuales accesorias y de los caracteres sexuales secundarios; además regulan la producción de GnRH, FSH y LH por el hipotálamo y la hipófisis anterior mediante un mecanismo de retroalimentación.

En el ciclo menstrual humano, los estrógenos inducen la proliferación inicial del endometrio uterino. Aproximadamente en la mitad del ciclo hay un aumento brusco de los niveles de GnRH y LH, lo que induce un incremento de la producción de estrógenos por el folículo (o folículos) en desarrollo, lo que a su vez estimula la ovulación y hace que el cuerpo lúteo produzca progesterona (y estrógenos en la especie humana), que termina de preparar al útero para la implantación. Si el óvulo resulta fecundado, el embarazo se mantiene gracias a las hormonas sexuales producidas por la placenta y por la madre. La gonadotropina coriónica humana (hCG) mantiene los niveles de secreción de progesterona y de estrógenos por parte del cuerpo lúteo, hasta que la placenta crece y empieza a producir progesterona, hCG, lactógeno placentario humano (hPL), hormona placentaria del crecimiento (hPGH), prolactina (PRL), opioides endógenos, hormona liberadora de corticotropina placentaria (CRH) y relaxina. Los estrógenos, la progesterona, la PRL y la hPL, así como la producción materna, estimulan el desarrollo de las glándulas mamarias y las preparan para la lactancia. La hPL, la hPGH y la hormona del crecimiento de la madre también aumentan la disponibilidad de nutrientes para el embrión en desarrollo.

El parto, al menos en la mayoría de los mamíferos, parece que se inicia por la liberación de CRH por la placenta. Además se produce una disminución del nivel de progesterona y un aumento del nivel de estrógenos, lo que provoca que los músculos del útero empiecen a contraerse. La oxitocina (producida por la hipófisis posterior) y las prostaglandinas uterinas hacen que el proceso continúe hasta que el feto, y posteriormente la placenta, son expulsados al exterior. La relaxina placentaria facilita el proceso del parto, permitiendo la expansión de la pelvis y la dilatación del cérvix.

En los mamíferos, los nacimientos múltiples pueden ser el resultado de la división de un cigoto, lo que da lugar a gemelos idénticos (monozigóticos), o de cigotos independientes, lo que produce gemelos fraternos (dizigóticos). En el hombre, los gemelos idénticos pueden tener placentas separadas o, lo que es más frecuente, compartir una única placenta, pero tener sacos amnióticos independientes.

## CUESTIONARIO

1. Defina la reproducción asexual y describa cuatro formas de reproducción asexual en invertebrados.
2. Defina la reproducción sexual y explique por qué la meiosis es uno de los principales acontecimientos de la misma.

- Explique por qué las mutaciones genéticas en los organismos asexuales conducen a cambios evolutivos más rápidos que en los organismos sexuales. ¿Por qué las mutaciones nocivas son más deletéreas en los organismos con reproducción asexual que en los que tienen reproducción sexual?
- Defina las dos alternativas a la reproducción biparental (hermafroditismo y partenogénesis) e indique un ejemplo concreto de cada una de ellas en el Reino Animal. ¿Qué diferencia hay entre la partenogénesis amictótica y la meiótica?
- Defina los términos dioico y monoico. ¿Puede utilizarse alguno de dichos términos para definir a un hermafrodita?
- Una paradoja de la reproducción sexual es que a pesar del desajuste que supone, el porqué de su existencia aún no está totalmente aclarado. ¿Cuáles son los inconvenientes del sexo? ¿Qué consecuencias tiene el sexo que lo hacen tan importante?
- ¿Qué es una línea celular germinativa? ¿Cómo pasan las células germinales desde una generación a la siguiente?
- Explique la forma en que una espermatogonia, que posee el número diploide de cromosomas, da lugar a cuatro espermatozoides, cada uno de ellos con una dotación haploide de cromosomas. ¿En qué se diferencia la ovogénesis y la espermatogénesis?
- Defina y diferencie los términos: ovíparo, ovovivíparo y vivíparo.
- Indique la situación general y la función de los siguientes estructuras reproductoras: túbulos seminíferos, conductos deferentes, uretra, vesículas seminales, próstata, glándulas bulbouretrales, folículo maduro, oviductos, útero, vagina y endometrio.
- ¿En qué se diferencian los dos tipos de ciclos reproductores (estral y menstrual) de los mamíferos?
- ¿Cuáles son las hormonas sexuales masculinas y cuáles son sus funciones?
- Explique cómo interactúan durante el ciclo menstrual las hormonas sexuales femeninas (GnRH, FSH, LH y estrógenos) para que se produzca la ovulación y la correspondiente formación del cuerpo lúteo.
- Explique cuál es la función del cuerpo lúteo en el ciclo menstrual. Si el óvulo es fecundado, ¿qué sucesos endocrinos se producen para que se mantenga el embarazo?
- Describe el papel de las diferentes hormonas que actúan durante el embarazo en la especie humana. ¿Qué hormonas preparan las glándulas mamarias para la lactancia y qué hormonas siguen siendo importantes durante este proceso?
- Si los gemelos humanos idénticos se desarrollan en placentas independientes, ¿cuándo podemos deducir que se separaron los embriones?, ¿cuándo se habrá producido la separación si los gemelos comparten una única placenta, pero se desarrollan en el interior de amnios diferentes?

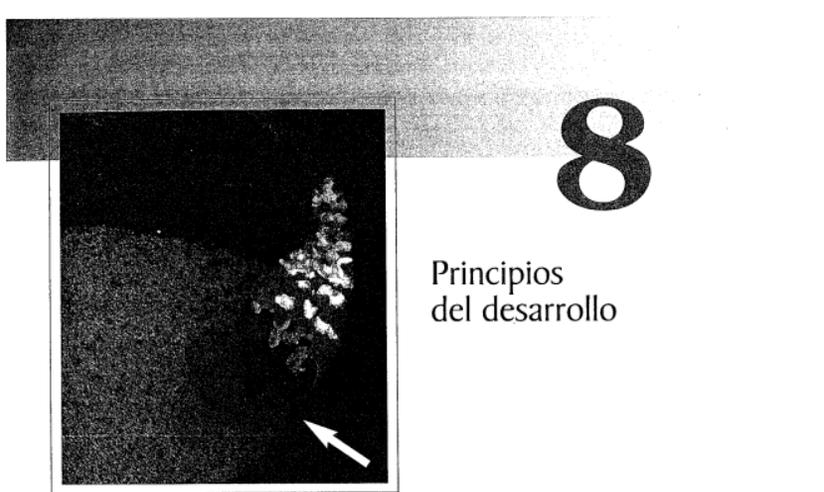
## BIBLIOGRAFÍA

- Cole, C. J. 1984. Unisexual lizards. *Sci. Am.* 250:94-100 (Jan.). *Algunas poblaciones de lagartos de cola de látigo del sudoeste americano están formadas exclusivamente por hembras que se reproducen sin tener contacto con machos.*
- Crews, D. 1994. Animal sexuality. *Sci. Am.* 270:108-114 (Jan.). *El sexo está genéticamente determinado en los mamíferos y en la mayoría de los vertebrados, pero no en muchos reptiles y peces que carecen de cromosomas sexuales. El autor describe la determinación no genética del sexo y sugiere un nuevo punto de vista para entender el origen de la sexualidad.*
- Crow, J. R. 1994. Advantages of sexual reproduction. *Developmental Genetics* 15:205-213. *Una excelente discusión de las ventajas e inconvenientes de la reproducción sexual, en la que se critican las diferentes hipótesis que se han propuesto al respecto. Fácil de leer.*
- Forsyth, A. 1986. A natural history of sex: the ecology and evolution of sexual behavior. New York, Charles Scribner's Sons. *Se trata de una recopilación, escrita de manera amigable, muy objetiva y precisa, sobre la vida sexual de los animales desde los protozoos al hombre, con numerosas ilustraciones comparativas. Muy recomendable.*
- Johnson, J., J. Canning, T. Kaneko, J. P. Pru, and J. L. Tilly. 2004. Germine stem cells and follicular renewal in the postnatal mammalian ovary. *Nature* 428: 145-150. *Nuevo y emocionante prueba de que las hembras de los mamíferos poseen una línea de células germinativas renovables, refutando una antigua hipótesis de la biología reproductiva.*
- Johnson, M. H., and B. J. Everitt. 2000. *Essential reproduction*, ed. 5. Oxford, U.K. Blackwell Sciences Ltd. *Un excelente tratado sobre la fisiología de la reproducción, con un inglés especial en la 3.ª edición.*
- Jones, R. E. 2006. *Human reproductive biology*, ed. 3. San Diego, Academic Press. *Tratado de fisiología reproductora humana.*
- Kinley, C. H., and K. G. Lambert. 2006. The maternal brain. *Sci. Am.* 294:72-79. *En esta excelente revisión se discute cómo las hormonas*

- secretadas durante el embarazo y la lactancia en los mamíferos parece que tienen unos efectos beneficiosos de larga duración sobre el cerebro que modifican las habilidades y los comportamientos asociados con el cuidado de la prole.*
- Kriegsfeld, L. J., D. F. Mei, G. E. Bentley, Y. Ushua, A. O. Mason, K. Inoue, K. Ukena, K. Tsutsui, and R. Silver. 2006. Identification and characterization of a gonadotropin-inhibitory system in the brains of mammals. *Proceedings of the National Academy of Science* 103:2410-2415. *Un trabajo de investigación original que presenta pruebas de la existencia de una hormona inhibidora de la gonadotropina que suprime la reproducción.*
- Lee, D. M., R. E. Yeoman, D. E. Battaglia, R. L. Souter, M. B. Zelinski-Wooten, J. W. Fenton, and D. P. Wolf. 2004. Live birth after ovarian tissue transplant. *Nature* 428:337-338. *Una nueva esperanza futura para los pacientes con cáncer que acaban siendo prematuramente estériles proporcionada por la reciente noticia del éxito de los trasplantes de tejido ovárico en monos.*
- Lombardi, J. 1998. *Comparative vertebrate reproduction*. Boston, Kluwer Academic Publishers. *Tratado muy completo de la fisiología reproductora de los vertebrados.*
- Maxwell, K. 1994. The sex imperative: an evolutionary tale of sexual survival. New York, Plenum Press. *Un divertido libro sobre el sexo en el Reino Animal.*
- Michod, R. E. 1995. *Evolution: a natural philosophy of sex*. Reading, Massachusetts, Addison-Wesley Publishing Company. *En esta atractiva libro, el autor propone que el sexo evolucionó como un modo de perpetuar las "errores" genéticos y evitar la homocigosidad.*
- Piñón, R. 2002. *Biology of human reproduction*. Sausalito, University Science Books. *Un examen actualizado de la fisiología reproductora humana.*
- Ridley, M. 2001. The advantages of sex. [www.plus.org/tefl/evolution/sex/advantage/](http://www.plus.org/tefl/evolution/sex/advantage/). *Un ensayo adaptado a partir de una publicación en New Scientist (4 Dec. 1993) en el que se resumen las hipótesis que se han propuesto sobre la evolución del sexo.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickman1p214c](http://www.mhhe.com/hickman1p214c), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.



Células del organizador de Spemann (color) migrando desde el labio dorsal (flecha) de una gástrula.

## El organizador primario

Durante la primera mitad del siglo XX, los experimentos del embriólogo alemán Hans Spemann (1869-1941) y de su discípula Hilde Proscholdt Mangold (1898-1924) iniciaron la primera de las dos épocas doradas de la embriología. Trabajando con salamandras, descubrieron que el tejido transplantado de un embrión a otro podía inducir el desarrollo de un órgano completo, como un globo ocular, en el lugar del trasplante. Este fenómeno se conoce como **organizador embrionario**. Mangold descubrió más tarde que un tejido en particular, el borde o labio dorsal de un estado embrionario denominado gástrula, podía inducir el desarrollo de una salamandra completa unida a la salamandra original por el lugar del trasplante. Este trabajo le valió a Spemann el Premio Nobel en Fisiología o Medicina en 1935, pero Hilde Mangold había fallecido a consecuencia de un accidente doméstico unas pocas semanas después de publicar el trabajo. Spemann denominó al tejido del labio dorsal del blastoporo **organizador primario**, hoy también conocido como **organizador de Spemann**. Las recientes investigaciones en biología molecular han inaugurado la segunda época dorada de la embriología, que sigue

vigente. Con ella estamos comenzando a comprender que la inducción se debe a la secreción de ciertas moléculas que desencadenan o reprimen la actividad de determinadas combinaciones de genes en las células vecinas. Por ejemplo, las células del organizador de Spemann emigran sobre la línea medio-dorsal, secretando proteínas con nombres como nogina, cordina y folostatina. Estas proteínas permiten a las células cercanas desarrollarse como tejido nervioso y otros tipos de tejidos a lo largo del dorso, y estos tejidos liberan a su vez proteínas que inducen el desarrollo de otras partes del cuerpo. Estas proteínas organizadoras no aparecen solamente en las salamandras; proteínas notablemente semejantes están también implicadas en el desarrollo de otros vertebrados e incluso de invertebrados. Como todos los animales parecen compartir mecanismos moleculares semejantes para su desarrollo, puede que hoy podamos comprender cómo los cambios en dichos controles del desarrollo conducen a la evolución de una gran variedad de animales. La investigación en este campo ha dado lugar a un interesante campo de estudio, denominado biología evolutiva del desarrollo.

8

## Principios del desarrollo

¿Cómo es posible que un minúsculo huevo humano fecundado, de forma esférica, difícilmente visible a simple vista, pueda transformarse en una persona única, totalmente formada y que consta de miles de millones de células, y que cada una de ellas cumpla un determinado papel funcional o estructural? ¿Cómo se controla esta maravillosa transformación? Obviamente toda la información necesaria debe originarse en el núcleo y en el citoplasma que lo rodea. Pero saber dónde reside el programa para el desarrollo es algo diferente a conocer cómo este sistema de control dirige la conversión de un huevo fecundado en un animal perfectamente constituido. A pesar de las intensas investigaciones de miles de científicos durante décadas, parecía hasta hace muy poco que la biología del desarrollo era la única de las ciencias biológicas que carecía de coherencia conceptual. Actualmente no es así. Durante las dos últimas décadas, la combinación de la genética con otras técnicas modernas de la biología molecular y celular ha desvelado la tan buscada explicación para el desarrollo animal. Las relaciones causales entre el desarrollo y la evolución también se han convertido en el foco de la investigación. Al fin parece que disponemos de un marco conceptual para los procesos del desarrollo.

## ANTIGUOS CONCEPTOS: PREFORMACIÓN CONTRA EPIGÉNESIS

Los primeros científicos y gente no versada especularon largamente acerca del misterio del desarrollo, mucho antes de que el proceso fuese sometido a las técnicas modernas de la bioquímica, la biología molecular, el cultivo de tejidos y la microscopía electrónica. Una creencia antigua y persistente era la de que el joven animal estaba preformado en el huevo, y que el desarrollo era simplemente una cuestión de crecimiento de lo que ya había allí. Algunos proclamaban que verdaderamente habían podido ver una miniatura del adulto en el huevo o en el espermatozoide (Figura 8-1). Incluso los más cautos argüían que todas las partes del embrión se encontraban en el huevo y solamente necesitaban crecer, pero como era tan pequeño y transparente, no podía verse. El concepto de **preformación** fue tercaamente aducido por la mayoría de los filósofos de la naturaleza de los siglos XVII y XVIII.

En 1759, el embriólogo alemán Kaspar Friedrich Wolff demostró claramente que en las primeras etapas del desarrollo del pollo



Figura 8-1

Niño preformado en un espermatozoide, como lo imaginó en el siglo XVII el histólogo holandés Niklaas Hartsoeker, uno de los primeros en observar espermatozoide con un microscopio construido por él mismo. Otras notables ilustraciones publicadas durante esta época dibujaban a veces la figura illevando un gorro de dormir

no había un embrión, sino solamente un material granular indiferenciado que acabaría disponiéndose en capas. Estas continuaban engrosando en algunos lugares y permanecían finas en otros, pliegándose y segmentándose, hasta que aparecía el cuerpo del embrión. Wolff llamó a este proceso **epigénesis** ('origen nuevo, o después de'), y desarrollaba la idea de que el huevo fecundado contiene solamente el material de construcción, que era ensamblado de una forma u otra por una fuerza exterior desconocida. Las creencias actuales sobre el desarrollo son esencialmente epigénéticas, aunque sabemos bastante más sobre lo que dirige el crecimiento y la diferenciación.

El desarrollo describe los progresivos cambios de un individuo desde su comienzo hasta la madurez (Figura 8-2). El desarrollo en los organismos pluricelulares sexuales generalmente empieza con el huevo fecundado, que se divide por mitosis para producir un embrión multicelular. Estas células sufren profundas reorganizaciones e interactúan unas con otras hasta producir el patrón general del organismo y todos los principales tipos de células de su cuerpo. Esta generación de la diversidad celular no se produce de una vez, sino que se forma como resultado de una **jerarquía de acontecimientos en el desarrollo**. Los diversos y concisos tipos celulares que constituyen el organismo no "aparecen" sencillamente en un punto, sino que surgen a partir de condiciones creadas en los estados precedentes. En cada etapa del desarrollo aparecen nuevas estructuras a partir de la interacción de nodos menos especializados. Cada subdivisión es más y más restrictiva, y lo establecido en cada etapa jerárquica limita aún más el destino final en el desarrollo. Pero una vez que unas células se implican en un proceso de diferenciación, quedan irrevocablemente comprometidas en él. Ya no dependen de las etapas precedentes, ni tienen opción de formar



Figura 8-2

Sucesos clave en el desarrollo animal.

algo diferente. Una vez que una estructura se ha comprometido, se dice que está **determinada**. Así pues, la diferenciación es progresiva y generalmente irreversible. Los dos procesos básicos responsables de esta subdivisión progresiva son la **localización citoplásmica** y la **inducción**. Trataremos de ambos a lo largo del capítulo.

## FECUNDACIÓN

El acontecimiento inicial del desarrollo en la reproducción sexual es la **fecundación**, la unión de los gametos masculino y femenino para formar un **zigoto**. Este proceso abarca dos cosas: permite la recombinación de los genes paternos y maternos, estableciendo así el número diploide de cromosomas originario y característico de la especie, y activa al huevo para iniciar el desarrollo. Sin embargo, no siempre es necesario el espermatozoide para iniciar el desarrollo. Los huevos de muchas especies pueden ser inducidos artificialmente a desarrollarse sin fecundación (parthenogénesis artificial), aunque en la gran mayoría de las ocasiones el embrión no progresará mucho en su desarrollo sin que aparezcan anomalías letales. Sin embargo, algunos animales son partenogénicos de un modo natural (p. 140). Entre ellos, unos tienen huevos que se desarrollan normalmente en ausencia de espermatozoides, y otros (algunos peces y salamandras) necesitan espermatozoides para la activación del óvulo, pero sin que proporcione material genético. Así pues, ni el contacto con el espermatozoide ni el genoma paterno son siempre esenciales para la activación del óvulo.

## Maduración del ovocito

Durante la ovogénesis, descrita en el capítulo precedente, el óvulo se prepara para la fecundación y para el comienzo de la segmentación. Mientras que el espermatozoide pierde todo su citoplasma y condensa su núcleo lo más posible, el óvulo aumenta de tamaño por la acumulación de reservas de vitelo para el crecimiento posterior. El citoplasma del óvulo también contiene grandes cantidades de RNA mensajero, ribosomas, RNA de transferencia, y otros elementos que serán necesarios para la síntesis de proteínas. Además, los óvulos de la mayoría de las especies tienen **determinantes morfológicos** que dirigirán la activación y la represión de genes específicos durante el desarrollo subsiguiente a la fecundación. El núcleo también crece rápidamente durante la maduración del óvulo, llenándose de RNA y adquiriendo un aspecto hinchado y tan diferente que recibe un nombre especial, **vesícula germinal**.

La mayor parte de esta intensa preparación tiene lugar durante una etapa de interrupción de la mitosis. En los mamíferos, por ejemplo, se produce durante la prolongada profase de la primera división meiótica. El ovocito está ahora dispuesto para las divisiones meióticas, esenciales para producir el pronúcleo femenino haploide que se unirá al correspondiente pronúcleo masculino haploide en la fecundación. Tras la resolución de la meiosis, el huevo se libera del exceso de material cromosómico en forma de corpúsculos polares (descritos en el Capítulo 7, p. 145). Una gran actividad de síntesis ha precedido a este estado. El ovocito es ahora un complejo sistema provisto de los materiales que, tras la fecundación, satisfarán las necesidades nutricionales del embrión y dirigirán su desarrollo durante la segmentación.

## Fecundación y activación

Nuestro conocimiento actual de la fecundación y la activación es en gran medida el producto de más de un siglo de investigación en

invertebrados marinos, principalmente el erizo de mar. Los erizos de mar producen gran cantidad de óvulos y espermatozoides, que pueden manejarse con facilidad en el laboratorio para su estudio. También se ha estudiado la fecundación en muchos vertebrados, y más recientemente, en los mamíferos, utilizando óvulos y espermatozoides de ratón, hámster y conejo.

## Contacto y reconocimiento del óvulo y el espermatozoide

Muchos peces y la mayoría de los invertebrados marinos simplemente expulsan sus óvulos y espermatozoides a la deriva en el océano. Aunque el óvulo es un gran blanco al que apunta el espermatozoide, el enorme efecto dispersante del océano y el limitado alcance del pequeño espermatozoide conspiran contra el encuentro de éste con el óvulo. Para aumentar la probabilidad de contacto, los óvulos de numerosas especies marinas liberan un factor quimiotáctico que atrae a los espermatozoides. La molécula quimiotáctica es específica de la especie, por lo que solamente tiene efecto sobre los espermatozoides de su misma especie.

En los óvulos del erizo de mar, el espermatozoide penetra primero en una capa gelatinosa que envuelve al óvulo, hasta llegar a la envuelta vitelina de éste, una delgada membrana situada inmediatamente por encima de la membrana plasmática del ovocito (Figura 8-3). En este punto, el saliente acrosomal de espermatozoide (Figura 8-4) libera una proteína de reconocimiento del óvulo que se fija a receptores específicos de la envuelta vitelina. Esto asegura que el óvulo solamente reconocerá los espermatozoides de su propia especie. Esto es importante en el ambiente marino, donde especies distintas pero estrechamente emparentadas pueden cruzar al mismo tiempo. Se han encontrado proteínas de reconocimiento semejantes en los espermatozoides de varias especies de vertebrados (incluidos los mamíferos), y probablemente se trata de una propiedad universal de todos los animales.

## Impedimento de la polispermia

En el punto de contacto del espermatozoide con la envuelta vitelina aparece un **cono de fecundación**, en el que se hunde posteriormente la cabeza del espermatozoide (Figura 8-4). Esto viene seguido inmediatamente de cambios importantes en la superficie del huevo,

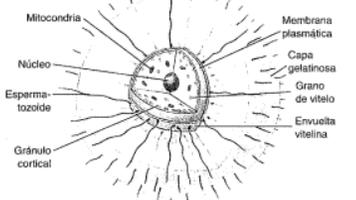


Figura 8-3

Estructura de un óvulo de erizo de mar en el momento de la fecundación.

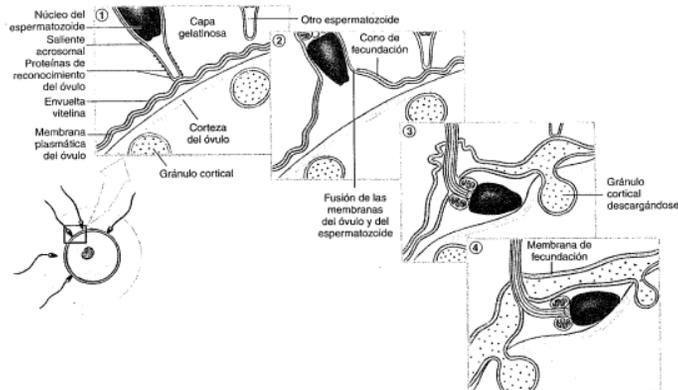


Figura 8-4

Secuencia del contacto y la penetración de un espermatozoide en un óvulo de erizo de mar.

que bloquean la entrada de otros espermatozoides, ya que, especialmente en los animales marinos, pueden rodear rápidamente al huevo en gran número (Figura 8-5). La entrada de más de un espermatozoide, o **polispermia**, debe evitarse debido a que la unión de más de dos núcleos haploides sería desastrosa para el desarrollo normal. En el erizo de mar, la entrada en el óvulo del primer espermatozoide va

seguida de modo instantáneo de un cambio de potencial eléctrico en la membrana ovular, que impide a los demás espermatozoides unirse a la membrana. A este fenómeno, llamado **bloqueo rápido**, le sigue la **reacción cortical**, en la que miles de gránulos corticales, repletos de enzimas y situados inmediatamente bajo la membrana del óvulo, se fusionan con ella y liberan su contenido en el espacio que queda entre dicha membrana y la envuelta vitelina (Figura 8-4). La reacción cortical crea un gradiente osmótico, por el que el agua fluye al interior de este espacio, elevando la envuelta y levantando así todos los espermatozoides unidos a ella, excepto el único que se ha fusionado a la membrana del óvulo. Una de las enzimas de los gránulos corticales hace que la envuelta vitelina se endurezca, por lo que pasa a denominarse **membrana de fecundación**. El bloqueo de la polispermia es ya completo. La secuencia temporal de todos estos sucesos se resume en la Figura 8-6. Los mamíferos tienen un sistema de seguridad similar, que se organiza en segundos tras la fusión de membranas del espermatozoide y el óvulo.

#### Fusión de los pronúcleos y activación del huevo

Una vez que las membranas del huevo y del espermatozoide se han fusionado, este pierde su flagelo, que se desintegra. La envuelta nuclear se rompe, lo que permite a la cromatina del espermatozoide expandirse a partir de su estado de condensación extrema. Este núcleo agrandado del espermatozoide, que recibe el nombre de **pronúcleo**, migra hacia el interior del óvulo, en busca del pronúcleo femenino. Su fusión forma el **núcleo del cigoto**, que es diploide. La fusión nuclear se lleva a cabo en unos 12 minutos en los huevos de erizo de mar (Figura 8-6), pero en los mamíferos requiere unos 12 horas.

Figura 8-5

Unión de espermatozoides a la superficie de un óvulo de erizo de mar. Solamente un espermatozoide atraviesa la superficie del óvulo; los otros quedan bloqueados por los rápidos cambios en la membrana del óvulo. Los espermatozoides que no han tenido éxito son rápidamente eliminados por la formación de la membrana de fecundación.

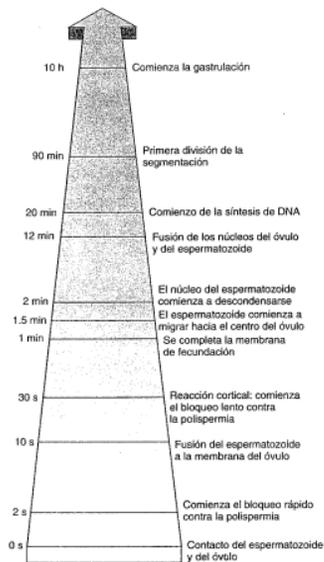
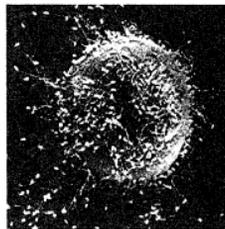


Figura 8-6

Secuencia temporal de los acontecimientos durante la fecundación y el desarrollo inicial en el erizo de mar.

La fecundación pone en marcha varios cambios importantes en el citoplasma del huevo, ahora llamado, con propiedad, cigoto, que se prepara así para la segmentación. Se eliminan uno o varios inhibidores que habían bloqueado el metabolismo, manteniendo al óvulo en un estado quiescente de animación suspendida. Inmediatamente se inicia una frenética síntesis de DNA y proteínas, para lo que se utiliza el abundante RNA mensajero almacenado previamente en el citoplasma del huevo. La fecundación también desencadena una casi total reorganización del citoplasma, en el que se encuentran los determinantes morfogenéticos que activarán o reprimirán genes específicos conforme avance el desarrollo embrionario. El movimiento del citoplasma recoloca los determinantes en nuevas y correctas disposiciones espaciales, esenciales para un desarrollo adecuado. A partir de aquí el cigoto inicia la segmentación.

En los huevos animales, la fecundación induce el aumento de la cantidad de iones calcio libres en el interior del citoplasma ovular. Este incremento del calcio intracelular libre regula los sucesos pos-

teriores del desarrollo y resulta esencial para que éste se produzca de forma normal en todos los taxones estudiados, aunque los mecanismos de control de los niveles de calcio varían. En algunos taxones, los iones de calcio se liberan desde reservas intracelulares, mientras que en otros el calcio penetra en la célula desde el exterior, a través de canales de calcio regulados eléctricamente (Capítulo 3, p. 49). Algunos organismos combinan ambos sistemas. La señal del calcio puede producirse en un solo impulso, como ocurre en los cigotos de las medusas, las estrellas de mar y las ranas, o en una serie de impulsos estrechamente espaciados, como se ha visto en los nemertinos, los poliquetos y los mamíferos. Los investigadores pensaban que el patrón de señales del calcio podía variar como parte de la dicotomía deuterostomática entre protóstomos y deuteróstomos, pero no es así. Incluso en una lista de taxones tan corta como la que hemos citado, los dos deuterostomos cordados muestran distintos patrones de liberación del calcio, lo que sugiere que los distintos patrones están relacionados más bien con el número y duración de los acontecimientos del desarrollo que requieren de señales de calcio.

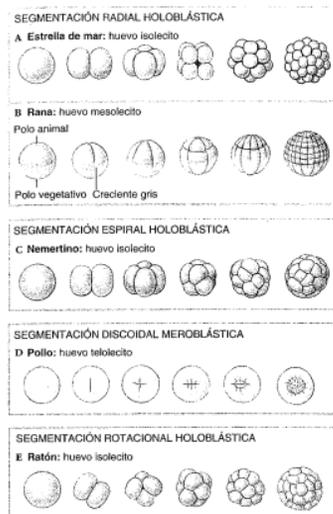
## SEGMENTACIÓN Y PRIMERAS FASES DEL DESARROLLO

Durante la segmentación, el cigoto se divide repetidamente para convertir la grande y pesada masa citoplásmica en un gran número de células manejables llamadas **blastómeros**. No hay aumento de tamaño durante este período, solamente subdivisión de la masa, que continúa hasta que se alcanza el tamaño normal de una célula **somática**. Al final de la segmentación, el cigoto se ha dividido en cientos o miles de células y se forma el estado de gástrula.

Antes de que comience la segmentación se puede observar un eje polo animal-polo vegetativo en el embrión. Este eje existe porque el vitelo, el alimento para el embrión en crecimiento, solamente se encuentra en un extremo, lo que establece la **polaridad** del embrión. El extremo con el vitelo es el **polo vegetativo**, y el opuesto el **polo animal** (Figura 8-7B); el polo animal contiene fundamentalmente citoplasma y muy poco vitelo. El eje polo animal-polo vegetativo proporciona un sistema de referencia en el embrión. La segmentación es generalmente una secuencia ordenada de divisiones celulares, de forma que una célula se divide para dar lugar a dos, cada una de las cuales se vuelve a dividir y forman cuatro, estas cuatro, ocho, y así sucesivamente. Durante cada división se hace patente en la célula un **surco de segmentación**. Este surco de segmentación puede ser paralelo o perpendicular al eje polo animal-polo vegetativo.

### Cómo afectan a la segmentación la cantidad y la distribución del vitelo

La cantidad de vitelo en el polo vegetativo varía entre los distintos taxones. Los huevos con muy poco vitelo distribuido uniformemente (Figura 8-7A, C, y E) se denominan **isolecitos** (*Gr. ísos, igual, + lekitos, vitelo*). Los huevos **mesolecitos** (*Gr. mesos, medio, + lekitos, vitelo*) tienen una cantidad moderada de vitelo concentrada en el polo vegetativo (Figura 8-7B), mientras que los huevos **teleolecitos** (*Gr. telos, extremo, + lekitos, vitelo*)



**Figura 8-7**  
Desarrollo inicial de una estrella de mar, una rana, un nemertino, un pollo y un ratón. Las zonas amarillas en los diagramas representan el vitelo.

presentan una gran cantidad de vitelo densamente concentrado en el polo vegetativo (Figura 8-7D). Los huevos **centrolecitos** tienen una gran masa central de vitelo.

La presencia de vitelo entorpece la segmentación en distintos grados; cuando hay poco vitelo, los surcos de segmentación se

extienden por completo a través del huevo en la segmentación **holoblastica** (*Gr. holos*, completo, + *blastos*, germen) (Figura 8-7A, B, C y E). Cuando hay mucho vitelo, la segmentación es **meroblastica** (*Gr. meros*, parte, + *blastos*, germen), con las células sobre una masa de vitelo sin dividir (Figura 8-7D). La segmentación meroblastica es incompleta porque los surcos de segmentación no pueden progresar a través de la densa masa de vitelo, y se detienen en el límite entre el citoplasma y el vitelo subyacente.

La segmentación holoblastica se produce en huevos isolecitos, y tiene lugar en los equinodermos, los tunicados, los celoflorocitados, los nemertinos y la mayoría de los moluscos, así como en los marsupiales y los mamíferos placentarios, incluido el hombre (Figura 8-7A, C y E). Los huevos mesolecitos también se segmentan holoblasticamente, pero la segmentación se produce más lentamente por el vitelo, dejando la zona vegetativa con unas pocas células grandes y llenas de vitelo, mientras que la zona animal presenta muchas células pequeñas. Los huevos de los anfibios (Figura 8-7B) ilustran este proceso.

La segmentación meroblastica tiene lugar en los huevos telolecitos y centrolecitos. En los huevos telolecitos de las aves, los reptiles, la mayoría de los peces, algunos anfibios, los moluscos cefalópodos y los mamíferos monotremas, la segmentación queda restringida al citoplasma de un estrecho disco sobre el vitelo (véase el desarrollo del pollo en la Figura 8-7D). En los huevos centrolecitos de los insectos y muchos otros artrópodos, la segmentación citoplásmica está limitada a una capa superficial del citoplasma libre de vitelo, mientras que el citoplasma interno, con abundante vitelo, permanece sin segmentar (Figura 8-7E).

La función del vitelo es nutrir al embrión. Cuando existe mucho vitelo, como en los huevos telolecitos, las crías muestran **desarrollo directo**, pasando del embrión a un adulto en miniatura. Cuando hay poco vitelo, como en los huevos isolecitos y mesolecitos, las crías forman diversos estados larvarios, capaces de alimentarse por sí mismas. En este **desarrollo indirecto**, las larvas son distintas de los adultos y deben sufrir una metamorfosis hasta el cuerpo del adulto (Figura 8-8). Existe otra forma de compensar la ausencia de vitelo: en la mayoría de los mamíferos, la madre nutre al embrión mediante una placenta.

### ¿Qué podemos aprender del desarrollo?

Los biólogos estudian el desarrollo por diferentes razones. Algunos estudios se centran en comprender cómo el cigoto, una única célula de gran tamaño, puede dar lugar a la multitud de partes corporales

en un organismo. Comprender los mecanismos del desarrollo requiere saber cómo la segmentación divide el citoplasma, cómo interactúan las distintas células y cómo procede la expresión génica. Estos asuntos se tratan en las páginas 170 a 174.

Otra razón para estudiar el desarrollo es estudiar los rasgos comunes entre los organismos. Las características comunes en los mecanismos del desarrollo se tratan en la página 174, pero también hay coincidencias entre los organismos en la secuencia de los sucesos del desarrollo. Todos los animales pluricelulares comienzan como cigotos, y todos pasan por la segmentación y los diversos estados subsecuentes. Los embriones de las esponjas, los caracoles y las ranas se diferencian en un momento determinado para dar lugar a adultos distintos. ¿Cuándo se produce esta divergencia? No todos los cigotos se segmentan de la misma forma, ¿hay tipos de segmentación característicos de grupos de animales en particular? Los tipos de segmentación caracterizan determinados grupos de animales, pero la forma de la segmentación se une a otros rasgos del desarrollo para constituir un conjunto de caracteres. Por tanto, es necesaria una panorámica de la secuencia del desarrollo para explicar los otros caracteres del conjunto.

De acuerdo con estos rasgos, se pueden hacer varios grupos con los 34 filios de animales pluricelulares. Mejor que intentar describir los detalles de los 34 filios, podemos interpretar estos filios como variaciones de un número mucho menor de formas de desarrollo. Los conjuntos de caracteres se tratan en la página 166 y en el Capítulo 9.

## PANORÁMICA DEL DESARROLLO TRAS LA SEGMENTACIÓN

### Blastulación

La segmentación subdivide la masa del cigoto hasta formar un grupo de células llamado **blástula** (*Gr. blastos*, germen, + *ula*, pequeño) (Figura 8-9). En los mamíferos, el conjunto de células recibe el nombre de **blastocisto** (Figura 8-13E). En la mayoría de los animales, las células se disponen alrededor de una cavidad hueca llena de fluido (Figura 8-9) denominada **blastocoele** (*Gr. blastos*, germen, + *koilos*, cavidad). Una blástula hueca puede recibir el nombre de **celoblastula** para distinguirla de una estereoblastula maciza; la exposición general que ofrecemos aquí asume que la blástula es hueca. En el estado de blástula, el embrión se compone desde unos pocos cientos de células hasta varios miles, preparadas para el desarrollo subsecuente. Ha habido un gran incremento del contenido total de

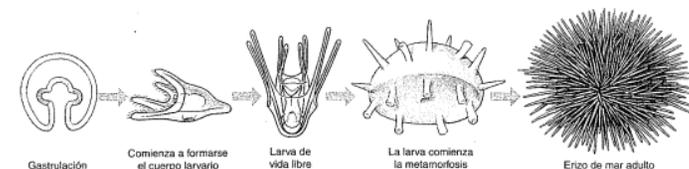
DNA, ya que cada uno de los núcleos de las numerosas células hijas contiene tanto DNA como el cigoto original. Sin embargo, el embrión no tiene ahora mayor tamaño que el cigoto.

La formación de un estado de blástula, con su única capa de células, tiene lugar en los animales pluricelulares. En todos los animales, excepto en las esponjas, el desarrollo continúa tras el estado de blástula hasta formar una o dos hojas embrionarias más en el estado de gástrula. Se creía que las esponjas completaban su embriogénesis con sólo una capa de células de la blástula, pero recientes trabajos demuestran que se generan capas externas e internas mediante migración celular en al menos algunas especies de esponjas (Figura 12-12). Es objeto de debate si tales capas son homólogas de las verdaderas hojas embrionarias de otros organismos. Estas hojas embrionarias aparecen en último término todas las estructuras del cuerpo del adulto; los derivados de las hojas embrionarias de los vertebrados se muestran en la Figura 8-26.

### Gastrulación y formación de dos capas embrionarias

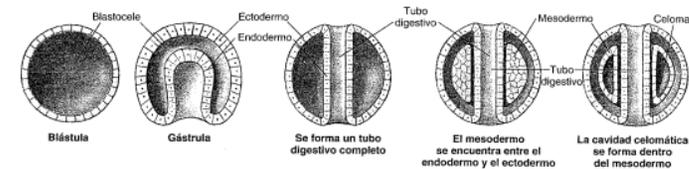
La gastrulación convierte la blástula esférica en una estructura más compleja y forma una segunda hoja embrionaria (Figura 8-9). Existen variaciones en este proceso (pp. 167-170). En algunos casos se forma una segunda capa cuando varias células migran al interior sin formar una cavidad, pero generalmente un lado de la blástula se dobla hacia adentro en un proceso conocido como invaginación. Esta entrada hacia el interior continúa hasta que la superficie que se introduce se extiende aproximadamente hasta un tercio de la distancia en el blastocoele, formando una nueva cavidad interna (Figura 8-9). Podemos imaginarlo como un globo en el que hacemos presión por un lado; la parte que empujamos forma una cavidad. Esta cavidad interna es la cavidad digestiva, denominada **arquenteros** (*Gr. archaios*, antiguo, + *enteron*, tubo digestivo) o **gastrocoele** (*Gr. gaster*, estómago, + *koilos*, cavidad), y se sitúa en el interior del blastocoele, ahora reducido. La abertura del tubo digestivo, por la que comenzó el proceso, es el **blastoporo** (*Gr. blastos*, germen, + *poros*, orificio).

El estado de gástrula (*Gr. gaster*, estómago, + *ula*, pequeño) tiene dos capas: una externa que rodea al blastocoele, llamada **ectodermo** (*Gr. ecto*, externo, + *deros*, piel), y una capa interna, que tapiza el tubo digestivo, llamada **endodermo** (*Gr. endon*, dentro, + *deros*, piel). Al formar una imagen mental del proceso del desarrollo, recuerde que los espacios o cavidades solamente pueden definirse por sus límites. Por ello, la cavidad digestiva es un espacio definido por el epitelio que la tapiza (Figura 8-9).



**Figura 8-8**

Desarrollo indirecto de un erizo de mar. Tras la gastrulación, se desarrolla una larva nadadora, que se alimenta y crece en aguas oceánicas libres. La larva sufrirá una metamorfosis hasta un diminuto erizo bentónico; este erizo se alimenta y crece, alcanzando la madurez sexual en esta forma.



**Figura 8-9**

Secuencia generalizada del desarrollo que muestra la formación de las tres hojas embrionarias y dos cavidades corporales que se mantienen en el adulto.

Esta cavidad digestiva solamente se abre en el blastoporo, por lo que se califica de ciega o **incompleta**. Cualquier cosa consumida por un animal con un tubo digestivo ciego debe ser digerida por completo, o los restos deben ser expulsados por la boca. Ciertos animales, por ejemplo, las anémonas de mar o los gusanos planos, tienen un tubo digestivo ciego. Sin embargo, la mayoría de los animales presentan un **tubo digestivo completo**, con una segunda abertura, el ano (Figura 8-9). El blastoporo forma la boca en organismos con un determinado conjunto de caracteres del desarrollo, pero se convierte en el ano en organismos que muestran otro conjunto de rasgos (Figura 8-10).

## Formación de un tubo digestivo completo

Cuando se forma un tubo digestivo completo, el movimiento hacia dentro del arquenterón continúa hasta que su extremo contacta con la pared ectodérmica de la gástrula. La cavidad del arquenterón se extiende a través del animal, y el ectodermo y el endodermo llegan a encontrarse. Esto da lugar a un tubo endodérmico, el digestivo, rodeado por el blastocelo y dentro a su vez del tubo ectodérmico formado por

la pared del cuerpo (Figura 8-9). El tubo endodérmico tiene ahora dos aberturas, el blastoporo, y una segunda abertura sin denominación que se formó al unirse el arquenterón con el ectodermo (Figura 8-9).

## Formación del mesodermo, la tercera hoja embrionaria

La gran mayoría de los animales pluricelulares pasan de una blástula a una gástrula, con la formación de dos hojas embrionarias. En una de las muchas incoherencias de la terminología biológica, no existe una denominación para los organismos con una sola hoja embrionaria, pero los animales que poseen dos se llaman **diblasticos** (Gr. *diplos*, doble, + *blastos*, germen). Son animales diblasticos las anémonas de mar y los ctenóforos. La mayor parte de los animales tienen una hoja embrionaria más y se conocen como **triblasticos** (L. *tris*, tres, + *blastos*, germen).

La tercera hoja, el **mesodermo** (Gr. *mesos*, medio, + *deros*, piel) se situará entre el ectodermo y el endodermo (Figura 8-9). El mesodermo se puede formar de dos maneras: a partir de una zona ventral cerca del labio del blastoporo aparecen unas células que proliferan en el espacio entre el arquenterón y la pared externa del cuerpo (Figura 8-13C), o bien la región central de la pared del arquenterón sobresale hacia fuera en el espacio entre el arquenterón y la pared externa del cuerpo (Figura 8-13A). Independientemente del método, las células iniciales del mesodermo proceden del endodermo. En unos pocos grupos, como los anfibios, parte de la tercera capa de células procede del ectodermo; esto se conoce como **ectomesodermo** (Gr. *ecto*, exterior, + *mesos*, medio, + *deros*, piel), para distinguirlo del verdadero mesodermo, formado a partir del endodermo.

Al final de la gastrulación, el ectodermo cubre al embrión, y el mesodermo y el endodermo se encuentran en su interior (Figura 8-9). Como resultado, las células tienen nuevas posiciones y nuevos "vecinos", con lo que las interacciones entre las células y las hojas embrionarias generarán nuevos rasgos del modelo corporal.

## Formación del celoma

Un **celoma** (Gr. *keleios*, cavidad) es una cavidad corporal limitada completamente por mesodermo; la banda de mesodermo con su celoma interno se encuentra en el interior del espacio ocupado previamente por el blastocelo (Figura 8-9). ¿Cómo ocurre esto? Durante la gastrulación, el blastocelo es ocupado, parcial o totalmente, por el mesodermo. La cavidad celomática aparece en el mesodermo por uno de los dos siguientes procesos: **esquizocelia** o **enterocelia**. Estos métodos se tratan más adelante y en la página 169. Un celoma formado por esquizocelia es funcionalmente equivalente a otro formado por enterocelia. El proceso por el que se forma el celoma es un

carácter heredado que resulta útil para agrupar animales de acuerdo con los conjuntos de caracteres del desarrollo mencionados anteriormente.

Cuando se completa la formación del celoma, el cuerpo tiene tres hojas embrionarias y dos cavidades (Figura 8-9). Una cavidad es el tubo digestivo, y la otra es la cavidad celomática, llena de líquido. El celoma, limitado por paredes mesodérmicas, ha ocupado por completo el blastocelo. El mesodermo que rodea al celoma producirá eventualmente capas de músculos, entre otras estructuras.

## CONJUNTOS DE CARACTERES DEL DESARROLLO

Existen dos grandes grupos de animales triblasticos, los **protóstomos** y los **deuteróstomos**. Estos grupos se distinguen por un conjunto de cuatro caracteres del desarrollo: (1) posición radial o espiral de las células durante la segmentación, (2) segmentación del citoplasma reguladora o en mosaico, (3) destino del blastoporo para dar lugar a la boca o al ano, y (4) formación del celoma esquizocelia o enterocelia. Los moluscos, las lombrices y muchos otros pertenecen a los protóstomos. Las estrellas de mar, los peces y las ranas, entre otros, son deuteróstomos.

## Desarrollo de los deuteróstomos

### Patrones de segmentación

La **segmentación radial** (Figura 8-10) recibe este nombre porque las células embrionarias se disponen con una simetría radial con respecto al eje polo animal-polo vegetativo. En la segmentación radial de las estrellas de mar el primer plano de división pasa exactamente por el eje, dando lugar a dos células hijas idénticas (llamadas blastómeros). En la segunda división se forman surcos simultáneamente en los dos blastómeros, también paralelos al eje polo animal-polo vegetativo, pero perpendiculares al surco de la primera división. Los siguientes surcos se forman a la vez en los cuatro blastómeros hijos, esta vez perpendiculares al eje polo animal-polo vegetativo, produciendo dos filas de cuatro células cada una. Cada hilera de células se sitúa exactamente sobre las células de la hilera subyacente (Figura 8-10). Las divisiones subsiguientes dan como resultado un embrión compuesto por varias hileras de células.

Una segunda característica de la segmentación se refiere al destino de blastómeros aislados y del citoplasma que contienen. Este rasgo no cobró importancia hasta que los biólogos llevaron a cabo experimentos con embriónes al comienzo de la segmentación. Imaginemos un embrión en el estado de cuatro células (Figura 8-10). En último término, todas las células de un organismo derivan de estas cuatro, pero quedando quedan determinados los productos de cada una de ellas? Si se quita una célula del grupo, ¿qué el resto seguir desarrollándose hasta formar un organismo normal?

La mayoría de los deuteróstomos tienen un **desarrollo regulador**, en el que el destino de cada célula depende más de sus interacciones con las células vecinas que de la porción de citoplasma que recibe durante la segmentación. En estos embriónes, y al menos al principio del desarrollo, cada célula es capaz de dar lugar a un embrión completo si se la separa del resto (Figura 8-11). En otras palabras, un blastómero temprano tiene originalmente la capacidad de seguir más de un patrón de diferenciación, pero la interacción

con otras células limita sus posibilidades. Si un blastómero resulta eliminado de un embrión temprano, el resto de los blastómeros pueden alterar sus destinos normales para compensar la pérdida y dar lugar a un embrión completo. Esta capacidad de adaptación se denomina desarrollo regulador.

### Destino del blastoporo

Un embrión **deuteróstomo** (Gr. *deuteros*, segundo, + *stoma*, boca) pasa por los estados de blástula y gástrula, y forma un tubo digestivo completo. El blastoporo forma el ano, y una segunda abertura, sin denominación, da lugar a la boca, como indica la etimología del nombre del grupo.

### Formación del celoma

La última característica de los deuteróstomos está relacionada con el origen del celoma. En la **enterocelia** (Gr. *enteros*, tubo digestivo, + *celios*, cavidad), el mesodermo y el celoma se forman a la vez. En la enterocelia, la gastrulación comienza en un lado de la gástrula que se introduce en el interior, para constituir el arquenterón o cavidad digestiva. Conforme el arquenterón continúa creciendo hacia dentro, sus paredes laterales se expanden formando un compartimiento celomático semejante a un saco (Figura 8-10). El compartimiento celomático se desprende para constituir un espacio limitado por el mesodermo que rodea al tubo digestivo (Figura 8-10). En este espacio se acumula líquido. Obsérvese que las células que forman el celoma durante la enterocelia proceden de una región

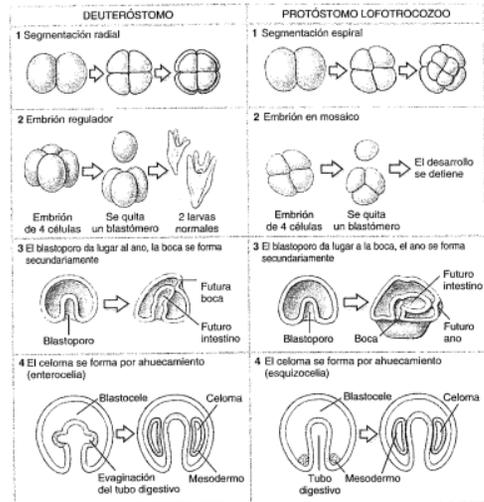


Figura 8-10

Tendencias del desarrollo en protóstomos lofotrocozoos (platelmintos, anélidos, moluscos, etc.) y deuteróstomos. Estas tendencias están muy modificadas en algunos grupos, como los vertebrados. La segmentación en los maníferos es rotacional, antes que radial; en los reptiles, las aves y muchos peces, la segmentación es discoidal. Los vertebrados también han desarrollado un mecanismo derivado de formación del celoma, que es básicamente esquizocelia.

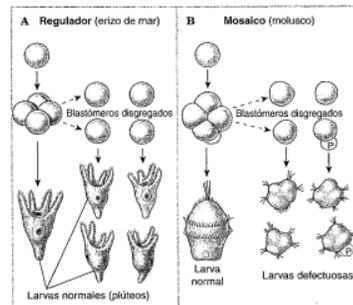


Figura 8-11

Desarrollos regulador y en mosaico. A, Desarrollo regulador. Cada uno de los blastómeros iniciales (como los del erizo de mar), cuando se separa de los demás, forma una pequeña larva pluteo. B, Desarrollo en mosaico. En un molusco, cuando los blastómeros se separan, cada uno da lugar a una parte del embrión. El mayor tamaño de algunas de las larvas defectuosas es debido a la formación de un lóbulo polar (LP), compuesto de citoplasma del polo vegetativo, que recibe únicamente este blastómero.

del endodermo distinta de la que configura el celoma durante la esquizocelia (Figura 8-10).

### Ejemplos del desarrollo de los deuteróstomos

Las líneas generales del desarrollo de los deuteróstomos que acabamos de ver varían en ciertos detalles según el animal estudiado. La presencia de grandes cantidades de vitelo en algunos embriones complica además la secuencia del desarrollo. Unos pocos ejemplos de secuencias específicas ilustrarán esta variación.

### Variaciones en la segmentación de los deuteróstomos

El patrón típico de los deuteróstomos es la segmentación radial, pero las ascidias (cordados tunicados) presentan **segmentación bilateral**. En los huesos de las ascidias, el eje anteroposterior queda definido antes de la fecundación por la distribución asimétrica de diversos componentes del citoplasma (Figura 8-12). El primer surco de división pasa por el eje polo animal-polo vegetativo, dividiendo el citoplasma asimétrico por igual entre los dos primeros blastómeros. De esta forma, la primera división separa en el embrión sus futuras mitades izquierda y derecha, lo que establece su simetría bilateral (de aquí la denominación de segmentación holoblastica bilateral). Cada sucesiva división se orienta de acuerdo con este plano de simetría, de manera que la mitad del embrión formado en un lado de la primera división es la imagen especular de la otra mitad, en el lado opuesto.

La mayoría de los mamíferos poseen huevos isocéticos y un tipo de segmentación exclusivo, que recibe el calificativo de **rotacional**, debido a la orientación respectiva de los blastómeros durante la segunda división de la segmentación (véase el desarrollo del ratón en la Figura 8-7E). La segmentación en los mamíferos es más lenta que en cualquier otro grupo animal. En el especie humana, la primera división se completa unas 36 horas después de la fecundación (en cambio, en los erizos de mar tarda aproximadamente una hora y media), y las divisiones subsiguientes se suceden a intervalos de 12 a 24 horas. Como en muchos otros animales, el primer plano de división en la segmentación sigue el eje polo animal-polo vegetativo y forma un embrión de dos células. Sin embargo, durante la segunda división uno de estos blastómeros se divide meridionalmente (es decir, por el eje polo animal-polo vegetativo), mientras que el otro lo hace ecuatorialmente (perpendicularmente al eje polo animal-polo vegetativo). De esta forma, el plano de división de un blastómero gira 90 grados con respecto al del otro blastómero, de donde deriva la denominación de segmentación rotacional. Además, las primeras divisiones son asincrónicas, no todos los blastómeros dividen a la vez. Por lo tanto, los embriones de los mamíferos no crecen regularmente de dos a cuatro y a ocho blastómeros, sino que muchas veces contienen un número impar de células. Tras la



Figura 8-12

Segmentación bilateral en embriones de ascidia. La primera división de la segmentación reparte el citoplasma, distribuido asimétricamente, por igual entre los dos primeros blastómeros, estableciendo los futuros lados derecho e izquierdo del animal adulto. La simetría bilateral del embrión se mantiene en las divisiones subsiguientes.

tercera división, las células adoptan repentinamente una configuración muy apretada, que se estabiliza mediante uniones celulares estrechas entre las células externas del embrión. Estas células externas constituyen el **trofoblasto**, que no es parte del embrión en sí mismo, sino que formará la porción embrionaria de la placenta cuando el embrión se implante en la pared uterina. Las células que dan lugar al embrión propiamente dicho son las células del interior, denominadas **masa celular interna** (véase el estado de blastula en la Figura 8-13E).

Los zigotos telocéticos de los reptiles, las aves y la mayoría de los peces se dividen por **segmentación discoidal**. Debido a la gran masa de vitelo de estos huevos meroblastísticos, la segmentación está limitada a un pequeño disco de citoplasma situado sobre una gran esfera de vitelo (véase el desarrollo del pollo, Figura 8-7D). Los primeros surcos de la segmentación dividen este disco de citoplasma para dar lugar a una única capa de células llamada blastodermo. Las siguientes divisiones escinden el blastodermo en cinco o seis capas de células (Figura 8-13D).

### Variaciones en la gastrulación de los deuteróstomos

En las estrellas de mar, la gastrulación comienza cuando todo el polo vegetativo de la blastula se aplana hasta constituir la **placa vegetativa** (una lámina de tejido epitelial). A esto le sigue un proceso llamado **invaginación**, en el que la placa vegetativa se pliega hacia dentro y se extiende en el interior del blastocelo aproximadamente un tercio de su longitud, creando el arquenterón (Figura 8-13A). La formación del celoma es una entocelia típica. A medida que el arquenterón continúa invaginándose hacia el polo animal, su extremo anterior se expande en dos divertículos saciformes, las **vesículas celomáticas**, que se separan posteriormente para dar lugar a los compartimientos celomáticos izquierdo y derecho (Figura 8-13A).

El **ectodermo** dará lugar al epitelio de la superficie corporal y al sistema nervioso. El **endodermo** se convertirá en epitelio digestivo. Las insaculaciones del arquenterón son el origen del **mesodermo**. Esta tercera hoja embrionaria formará el sistema muscular, el reproductor, el peritoneo (que tapiza las cavidades celomáticas) y las placas calcáreas del esqueleto de la estrella de mar.

Las ranas son deuteróstomos con segmentación radial, pero los movimientos morfogénicos de gastrulación están influidos en gran manera por la masa de vitelo inerte del hemisferio vegetativo del embrión. Las divisiones de la segmentación quedan retardadas en este hemisferio, de forma que la blastula resultante consiste en numerosas células de pequeño tamaño en el polo animal, y unas pocas células muy grandes en el polo vegetativo (Figuras 8-7B y 8-13B). La gastrulación en los anfibios comienza cuando las células situadas en el futuro dorso del embrión comienzan a hundirse hacia el interior (invaginarse) hasta constituir un blastoporo en forma de hendidura. Así, al igual que en las estrellas de mar, la formación del arquenterón se inicia por una invaginación, pero la gastrulación de los anfibios comienza en la zona marginal de la blastula, donde se unen los hemisferios animal y vegetativo y donde hay menos vitelo que en el polo vegetativo. La gastrulación progresa conforme las capas de células de esta zona marginal se pliegan hacia dentro sobre el labio del blastoporo y emigran al interior de la gástrula para formar el mesodermo y el endodermo (véase la figura introductoria del Capítulo 1, p. 159). Las tres líneas así formadas constituyen las capas estructurales primarias que tienen papeles cruciales en la posterior diferenciación del embrión.

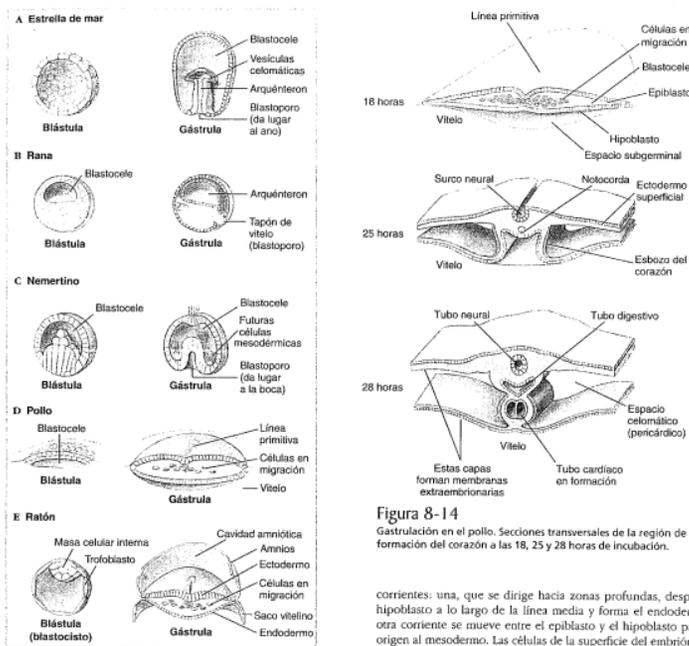


Figura 8-14

Gastrulación en el pollo. Secciones transversales de la región de formación del corazón a las 18, 25 y 28 horas de incubación.

corrientes: una, que se dirige hacia zonas profundas, desplaza al hipoblasto a lo largo de la línea media y forma el endodermo; la otra corriente se mueve entre el epiblasto y el hipoblasto para dar origen al mesodermo. Las células de la superficie del embrión constituirán el ectodermo. El embrión ya presenta tres capas embrionarias, que en este momento tienen forma de hojas o láminas, con el ectodermo encima y el endodermo debajo. Esta disposición cambia, sin embargo, cuando las tres capas embrionarias se separan del vitelo subyacente (Figura 8-14) doblandose hacia abajo para formar un embrión trilocular. Las células de la línea inferior excepto por un pedículo laminar en el centro del organismo en formación (Figura 8-22).

La gastrulación en los mamíferos es muy similar a la de las aves y reptiles (Figura 8-13E). Los movimientos de la gastrulación en la masa interna de las células producen una línea primitiva. Las células del epiblasto se mueven medialmente a través de la línea primitiva hacia el interior del blastocelo, y a continuación células aisladas migran lateralmente a través del blastocelo para formar el mesodermo y el endodermo. Las células del endodermo (derivadas del hipoblasto) forman un saco vitelino desprovisto de vitelo, ya que los embriones de mamífero obtienen los nutrientes directamente de la madre a través de la placenta.

### Figura 8-13

Gastrulación en los embriones de una estrella de mar, una rana, un nematino, un pollo y un ratón.

En los embriones de aves y reptiles (Figura 8-13D), la gastrulación comienza con un engrasamiento del blastodermo en el extremo caudal del embrión, que migra hacia delante para formar la **línea primitiva** (Figura 8-14). Ésta se convierte en el eje anteroposterior del embrión y en el centro del crecimiento temprano. La línea primitiva es homóloga a la del blastoporo del embrión de rana, pero en el pollo no se abre a la cavidad digestiva, porque lo impide la masa de vitelo. El blastodermo consiste en dos capas (epiblasto e hipoblasto) entre las que se encuentra el blastocelo. Las células de la capa superior, o epiblasto, migran como una lámina hacia la línea primitiva, se enrollan sobre el borde y se introducen como células individuales en el blastocelo. Estas células migradoras se separan en dos

Los anfibios, los reptiles y las aves, que tienen cantidades de vitelo moderadas o grandes concentradas en el polo vegetativo del embrión, han desarrollado patrones de gastrulación derivados, en los que el vitelo no interviene en el proceso. El vitelo es un impedimento para la gastrulación, y consecuentemente, ésta se produce alrededor (anfibios) o por encima (reptiles y aves) del vitelo vegetativo. Los huevos de los mamíferos son isocéticos, por lo que podría esperarse que presentasen un modelo de gastrulación similar al de las estrellas de mar. En vez de ello, tienen un patrón más cercano al de los huevos teleosteos. La mejor explicación para ello es el linaje común con aves y reptiles. Los reptiles, las aves y los mamíferos comparten un antecesor común cuyos huevos eran teleosteos. Por ello, los tres grupos heredaron sus respectivos patrones de gastrulación de dicho antecesor y los mamíferos desarrollaron después huevos isocéticos por manteniendo el modelo teleosteo.

Una complicación adicional de los vertebrados es que la formación del celoma se produce por una forma modificada de esquizocelia (Figura 8-10), no por enterocelia. Los cordados invertebrados forman su celoma por enterocelia, como es típico de los deuteróstomos.

## Desarrollo de los protóstomos

### Patrones de segmentación

La **segmentación espiral** (Figura 8-10) se da en la mayoría de los protóstomos. Se diferencia en dos importantes aspectos de la radial, en vez de dividirse según planos paralelos o perpendiculares al eje polo animal-polo vegetativo, el huevo se divide oblicuamente con respecto a dicho eje, dando lugar típicamente a cuarentas de células que se sitúan, no una sobre otras, sino sobre los surcos que separan las células contiguas, es decir, al tresbolillo. Esto hace que la capa superior de células aparezca desplazada (como en una espiral) con relación a la capa inferior de células (Figura 8-10). Además, los huevos con segmentación espiral "empaquetan" sus células como pompas de jabón, mucho más estrechamente de lo que lo hacen los embriones con segmentación radial, cuyas células simplemente se tocan unas a otras (Figura 8-10).

El **desarrollo en mosaico** caracteriza a la mayoría de los protóstomos (Figura 8-10). En él, el destino celular está determinado por la distribución en el citoplasma del huevo de ciertas proteínas y RNA mensajeros denominados **determinantes morfogénicos**. Conforme progresa la segmentación, estos determinantes morfogénicos se distribuyen desigualmente entre las células. Cuando un blastómero determinado se aísla del resto del embrión, sigue formando las estructuras características definidas por los determinantes morfogénicos que contiene (Figura 8-11). Si falta un blastómero en particular, el animal carece de las estructuras normalmente formadas por dicho blastómero, por lo que no puede desarrollarse con normalidad. Este patrón se denomina desarrollo en mosaico, porque el embrión parece ser un mosaico de partes autodiferenciadas.

### Destino del blastoporo

Un **protóstomo** (Gr. *protos*, primero, + *stoma*, boca) recibe este nombre porque el blastoporo da lugar a la boca, y la segunda abertura, sin denominación, se convierte en el ano.

### Formación del celoma

En los protóstomos se forma una banda de tejido mesodérmico alrededor del tubo digestivo antes de que aparezca el celoma. Cuando existe, la cavidad celomática se forma por **esquizocelia**. Para formar el mesodermo, unas células endodérmicas surgen ventralmente del labio del blastoporo (Figura 8-10) y se desplazan, por **ingresión**, al espacio entre las paredes del arquentero (endodermo) y la pared externa del cuerpo (ectodermo). Estas células se dividen y producen nuevas células, denominadas precusores mesodérmicos, entre las dos capas celulares existentes (Figura 8-13C). Al proliferar, estas células constituyen el mesodermo. Los embriólogos han estudiado detalladamente los linajes celulares y han establecido que en muchos organismos con segmentación espiral, como los platelmintos, los moluscos y otros animales semejantes, estos precusores mesodérmicos proceden de un gran blastómero, denominado célula 4d, que se encuentra en los embriones de entre 29 y 64 células.

Algunos embriones no desarrollan un celoma. Los platelmintos como *Planaria* llegan hasta el estado de gástrula temprana y forman una hoja mesodérmica como acabamos de describir. El mesodermo ocupa por completo el blastocelo y nunca aparece un celoma (Figura 9-3). Los animales sin celoma se denominan **acelomados**. En otros protóstomos, el mesodermo sólo tapiza una cara del blastocelo, dejando una cavidad blastocelica llena de fluido adyacente al tubo digestivo (Figura 9-3). Esta cavidad que rodea al digestivo recibe el nombre de **pseudoceloma** (Gr. *pseudós*, falso, + *keleios*, cavidad), está limitado en su cara interna por el epitelio digestivo, y en su cara externa por una capa de mesodermo yuxtapuesta al ectodermo. De esta forma, el pseudoceloma sólo tiene mesodermo en un lado, mientras que un verdadero celoma es una cavidad llena de líquido limitada completamente por mesodermo (Figura 9-3). Los modelos corporales acelomado y pseudocelomado se tratan con detalle en el Capítulo 9.

En los **celomados** protóstomos, como las lombrices de tierra y los moluscos, la hoja mesodérmica se forma como acabamos de describir, y el celoma se origina por **esquizocelia** (Gr. *schizain*, separar, + *keleios*, cavidad). El celoma aparece, como indica su etimología, cuando la banda mesodérmica alrededor del tubo digestivo se abre por el centro y se llena de líquido (Figura 8-10).

### Ejemplos de desarrollo protóstomo

Los protóstomos se dividen en dos clados. Uno de ellos, los **protóstomos linfozoos**, contiene a los gusanos segmentados, a los moluscos (caracoles, babosas, pulpos y demás) y a otros taxones menos conocidos. El nombre de este clado hace referencia a los toxos presentes en algunos miembros del grupo, una corona de tentáculos con forma de herradura llamada **lofoforo** (pp. 324-328), y una **larva trocófora** (p. 337). Los linfozoos presentan los cuatro rasgos protóstomos que ya hemos descrito (Figura 8-10). Generalmente forman el mesodermo a partir de la célula 4d.

El otro clado, los **protóstomos ecdisozoos**, incluye a los artrópodos (insectos, arañas, cangrejos y sus parientes), los gusanos redondos y otros taxones que mudan su exoesqueleto. El nombre de este clado hace referencia a la muda cíclica, el **ecdisis** (Gr. *ekdysin*, desnudar, pelar).

**Variaciones en la segmentación de los protóstomos**

La segmentación espiral es típica de los protóstomos, pero una clase

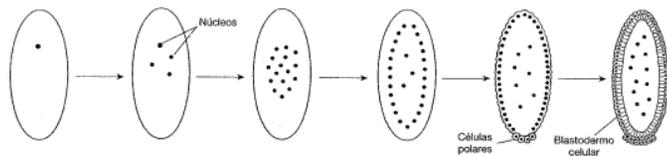


Figura 8-15

**Segmentación superficial** en un embrión de *Drosophila*. Mayormente, el núcleo del cigoto se divide repetidamente en el endoplasma rico en vitelo, mediante mitosis pero sin citocinesis. Tras varias mitosis, la mayoría de los núcleos migran a la superficie, donde se separan mediante citocinesis, dando lugar a células individuales. Algunos núcleos migran al polo posterior para formar las células germinales primordiales, llamadas células polares. Varios núcleos permanecen en el endoplasma donde regularán la degradación del vitelo. La etapa de blastómero celular corresponde al estado de blástula de otros embriones.

de moluscos muy especializada, los Cefalópodos, tiene una segmentación bilateral, como la de las ascidias, unos cordados (p. 167, Figura 8-12). Los pulpos, los calamares y las sepias pertenecen a los Cefalópodos.

Muchos ecdisozoos no presentan segmentación espiral; en algunos, la segmentación es radial y en otros, como en los insectos, la segmentación no es ni espiral ni radial.

Los huevos ecdisozoos de los insectos sufren una **segmentación superficial** (Figura 8-15), en la que una masa de vitelo central restringe la segmentación al borde citoplásmico del huevo. Este patrón es muy raro, porque la división del citoplasma (citocinesis) no se produce hasta que han tenido lugar muchos ciclos de división nuclear. Tras aproximadamente ocho ciclos mitóticos sin división del citoplasma (lo que da lugar a 256 núcleos), los núcleos migran a la periferia del huevo, libre de vitelo. Unos pocos núcleos en el extremo posterior del huevo quedan rodeados de citoplasma para formar las células polares, que darán lugar a las células germinales del adulto. Después, toda la membrana plasmática del huevo se pliega hacia dentro, aislando cada núcleo en una única célula, lo que da como resultado una capa de células periféricas alrededor de una masa central de vitelo (Figura 8-15). Como el vitelo es un impedimento para la segmentación, este proceso evita la división del mismo, limitando la partición del citoplasma a las zonas que no lo poseen.

### Variaciones en la gastrulación de los protóstomos

En la mayoría de los protóstomos, todas las células del mesodermo derivan de la célula 4d (p. 169), sin embargo, en algunos nemertinos (Figura 8-13C), el mesodermo deriva de un blastómero temprano. En muchos protóstomos ecdisozoos es difícil determinar el origen del mesodermo, debido a la modificación de los patrones de segmentación.

## MECANISMOS DE DESARROLLO

### Ecuivalencia nuclear

¿Cómo genera el embrión en desarrollo la multitud de tipos celulares de un organismo multicelular a partir del simple núcleo diploide del cigoto? Para muchos embriólogos del siglo *xx* solamente parecía haber una respuesta posible: conforme se sucedían las divisiones celulares, el material hereditario tenía que dividirse desigualmente

entre las células hijas. Según esta idea, el genoma se iba rompiendo gradualmente, aislandose en unidades cada vez más pequeñas hasta que finalmente quedaba solamente la información necesaria para los rasgos característicos de un único tipo celular. Esto se conoció como la hipótesis de Roux-Weismann, en honor a los dos embriólogos alemanes que desarrollaron el concepto.

Sin embargo, en 1892 Hans Driesch descubrió que si se separan las dos células de un embrión de erizo de mar, ambas daban lugar a larvas normales. Driesch dejó que ambas células contenían toda la información genética del cigoto original. Sin embargo, esto no fue suficiente para muchos, ya que todavía gran cantidad de embriólogos pensaron que, incluso aunque todas las células contuvieran genomas completos, los núcleos deberían modificarse progresivamente de alguna manera para deshacerse de la información que no fuera necesaria en el desarrollo de las células especializadas.

Los esfuerzos de Hans Driesch para alterar el desarrollo del huevo fueron descritos poéticamente por Peattie: "He aquí a Driesch sujetando entre dos placas de vidrio huevos del erizo de mar favorito de Loeb, apretándolos, rompiéndolos y deformándolos de todos los modos posibles. Y cuando finalmente dejó de abusar de ellos, iniciaron su desarrollo normal y ordenadamente. ¿Se puede concebir una máquina, preguntaba Driesch, que pudiera ser valiosa, sus partes desamadas y trasladadas, y que todavía funcionara con normalidad? Es inimaginable. Pero podemos decir del huevo, fecundado o no, que alaja vida latente, con todas las potencialidades presuntas por Aristóteles y con todos los acentos del escultor sobre las formas, sí, y con todo el poder de su brazo." De Peattie, D. D. 1935. *An Almanac for Moderns*. New York, G. P. Putnam Sons.

Con el cambio de siglo, Hans Spemann introdujo un nuevo punto de vista para comprobar la hipótesis de Roux-Weismann. Spemann puso ligaduras de caballo humano alrededor de huevos de triton cuando estaban a punto de dividirse; las apretó hasta que los huevos estaban casi, pero no del todo, separados en dos mitosis. El núcleo quedaba solamente en una mitad del huevo parcialmente dividido; el otro lado permanecía anclado, conteniendo solamente citoplasma. El cigoto completó su primera división de segmentación solamente en el lado que contenía el núcleo, la mitad anclada

permanecía sin dividirse. Eventualmente, cuando el lado nucleado se había dividido en 16 células, uno de los núcleos de la segmentación emigró atravesando el delgado puente citoplásmico hasta el lado anucleado. Inmediatamente este lado empezó a dividirse y se desarrolló normalmente.

Sin embargo, Spemann observó que a veces la mitad nucleada del embrión se desarrollaba solamente como una especie de esfera anormal de un tejido "gelatinoso". La explicación, según descubrió Spemann, depende de la posición de la media luna gris o creciente gris, un área libre de pigmentos que aparece en la Figura 8-7B. El creciente gris es necesario para el desarrollo normal porque es el precursor del organizador de Spemann del que se habla en la introducción de este capítulo (p. 158).

El experimento de Spemann demostró que cada blastómero contiene suficiente información genética para el desarrollo de un animal completo. En 1938 propuso otro experimento que demostraría que incluso las células somáticas de un adulto contienen un genoma completo. El experimento, que Spemann calificó de "algo fantástico" para la época, supondría extraer el núcleo de una célula hueco y sustituirlo por el núcleo de una célula somática de un individuo distinto. Si todas las células contuvieran la misma información genética que el zógote, el embrión debería desarrollarse como un individuo genéticamente idéntico a aquel del que proceden el núcleo. Hubo que esperar varias décadas para resolver las dificultades técnicas, pero el experimento se llevó a cabo con éxito en adultos, y hoy puede realizarse en diversos animales. Actualmente, el proceso se conoce familiarmente como **clonación**. Uno de los mamíferos clonados más famosos, la oveja Dolly, obtuvo el material genético de su núcleo de las glándulas mamarias de una oveja de seis años de edad.

Si todos los núcleos son equivalentes, ¿qué hace que algunas células se desarrollen como neuronas y otras como células musculares? En la mayoría de los animales, excepto en los insectos, hay dos formas fundamentales por las que las células alcanzan diferentes destinos durante el desarrollo: (1) separación citoplásmica de moléculas determinantes durante la segmentación y (2) interacción entre células vecinas (interacciones inductivas). Todos los animales utilizan ambos mecanismos en cierta medida para producir distintos tipos celulares. Sin embargo, en algunos animales domina la especificación citoplásmica, mientras que en otros prevalecen las interacciones inductivas.

## Especificación citoplásmica

Un huevo fecundado contiene componentes citoplásmicos distribuidos irregularmente en su interior. Se cree que estos distintos componentes citoplásmicos contienen determinantes morfogenéticos que controlan la diferenciación de la célula hacia un determinado tipo celular. Estos determinantes morfogenéticos se encuentran repartidos entre distintos blastómeros como resultado de la segmentación, de forma que el destino de cada célula queda especificado por el tipo de citoplasma que adquiere durante el desarrollo (véase el desarrollo en mosaico, p. 169).

Este proceso es especialmente evidente (y fácilmente observable) en algunas especies de tunicados en los que el huevo fecundado contiene hasta cinco tipos de citoplasma de distintos colores (Figura 8-12). Estos citoplasmas coloreados se separan en diferentes blastómeros que forman, en consecuencia, distintos tejidos y órganos. Por ejemplo, el citoplasma amarillo da lugar a células musculares, mientras que el citoplasma ecuatorial gris produce la notocorda

y el tubo neural. El citoplasma claro forma la epidermis larvaria y el citoplasma vegetativo gris da lugar al tubo digestivo.

## Inducción embrionaria

La **inducción**, o capacidad de algunas células de provocar una respuesta específica para el desarrollo de otras, es un fenómeno muy extendido en el desarrollo. Los experimentos clásicos, citados en la introducción de la p. 158, fueron hechos públicos por Hans Spemann y Hilde Mangold en 1924. Cuando un pedazo del labio dorsal del blastoporo de una gástrula de salamandra se traslada a una posición lateral o ventral en otra gástrula, se invagina y desarrolla una notocorda y somitos musculares. También induce al ectodermo del *hospedador* a formar un tubo neural. Eventualmente se desarrolla un sistema completo de órganos donde se ha colocado el injerto, que puede crecer hasta formar un embrión secundario casi completo (Figura 8-16). Esta criatura está compuesta en parte de tejido injertado y en parte de tejido inducido por el injerto.

Pronto se descubrió que sólo los injertos del reborde dorsal del blastoporo son capaces de inducir la formación de un embrión secundario completo o casi completo. Esta zona corresponde a áreas presuntivas de la notocorda, somitos musculares y placa preoral (p. 500). Y también se ha sabido que solamente el ectodermo del huésped puede desarrollar un sistema nervioso en el injerto, y que la capacidad reactiva es máxima en el estado precoz de gástrula y declina cuando el embrión receptor se hace más viejo.

Spemann llamó **organizador primario** al área del reborde dorsal del blastoporo, puesto que esta es la única región capaz de inducir el desarrollo de un embrión completo en el huésped. Asimismo, llamó al proceso **inducción primaria**, porque creyó que se trataba del primer

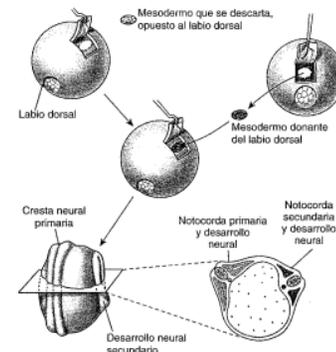


Figura 8-16 Experimento del organizador primario de Spemann y Mangold.

suceso inductivo del desarrollo. Estudios posteriores demostraron que muchos otros tipos celulares se originan por interacciones inductivas, un proceso denominado **inducción secundaria**.

Generalmente, las células que se han diferenciado actúan como inductoras de otras, indiferenciadas y adyacentes. La secuencia temporal es importante. Una vez que un inductor primario pone en marcha un patrón específico de desarrollo de un tejido, le siguen numerosas inducciones secundarias. Lo que resulta es un patrón sucesivo de desarrollo que implica no sólo a inductores, sino también a movimientos celulares, cambios en las propiedades adhesivas de la célula y proliferación celular. No hay un patrón de control general que dirija el desarrollo, sino más bien una secuencia de patrones locales en los que cada paso en desarrollo es una subunidad del otro. Al demostrar que cada etapa de la jerarquía del desarrollo es un paso preliminar necesario para la siguiente, los experimentos de inducción de Hans Spemann se cuentan entre los acontecimientos más importantes de la embriología experimental.

## EXPRESIÓN GÉNICA DURANTE EL DESARROLLO

Como cada célula, con escasas excepciones, recibe el mismo material genético, la especificidad y la inducción citoplásmicas deben implicar la activación de diferentes combinaciones de genes en distintas células. Por tanto, la comprensión del desarrollo embrionario es, en último término, un problema de comprensión de los procesos genéticos implicados. No es sorprendente que la genética del desarrollo se estudiara en primer lugar en el organismo modelo favorito de los genetistas, la mosca de la fruta *Drosophila*. Estos estudios se han repetido en otros animales, como el nematodo *Caenorhabditis elegans*, el pez cebra *Danio rerio*, la rana *Xenopus laevis*, el pollo *Gallus gallus* y el ratón *Mus musculus*. Estas investigaciones sugieren que la ejiénesis procede en tres etapas generales: la formación de patrones, la determinación de posición en el cuerpo y la inducción de las extremidades y los órganos adecuados para esa posición. Cada etapa está guiada por gradientes de productos génicos que funcionan como **morfógenos**.

## Formación de patrones

La primera etapa en la organización del desarrollo de un embrión es la formación de patrones: determinación de los ejes anteroposterior, bilateral (izquierdo-derecho) y dorsoventral. Como Spemann demostró en las salamandas, el eje anteroposterior del embrión está determinado por el organizador de Spemann, localizado en el creciente gris del zógote. En *Drosophila*, el eje anteroposterior está ya determinado incluso antes de la fecundación. Christiane Nüsslein-Volhard y sus colegas en Alemania encontraron que esta determinación se debe a un gradiente de mRNA segregado en el huevo por las células nodrizas de la madre. El extremo del huevo que recibe las mayores cantidades de este mRNA está destinado a ser el extremo anterior del embrión y, eventualmente, el del adulto. El mRNA se transcribe a partir de un gen llamado *bicoid* en las células nodrizas. Tras la fecundación del óvulo, el mRNA *bicoid* se traduce en una proteína morfógena llamada bicoid (escrito en redonda, no en cursiva) que se usa a ciertos otros genes. A su vez, los productos de esos genes inician una reacción en cascada que en último término provoca la aparición de las estructuras apropiadas. El gen *bicoid* es uno de los aproximadamente treinta genes maternos que controlan

la formación de patrones en el embrión. Algunos determinan el eje dorsoventral. El gen *short gastrulation* conduce al desarrollo de las estructuras ventrales, como el cordón neural.

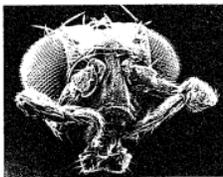
Uno de los descubrimientos más interesantes de la genética del desarrollo ha sido que los genes del desarrollo de los vertebrados y de otros muchos animales son similares a los de *Drosophila*, y se mantienen en una amplia gama de animales. Hay un gen parecido a *bicoid* que interviene en la formación de patrones en los vertebrados. Sin embargo, en los vertebrados, dicho gen, denominado *Pax2*, determina la posición de ciertos órganos internos en ambos lados del cuerpo. Las mutaciones del *Pax2* en ranas, pollos y ratones pueden hacer que el corazón y el estómago aparezcan en el lado derecho, en lugar de en el izquierdo. Tales mutaciones podrían ser también responsables de la inversión en la posición de órganos que a veces ocurre en los seres humanos. *Pax2* es a su vez activado por una proteína producida por el gen *sonic hedgehog* (*Shh*), similar a un gen de *Drosophila* llamado *hedgehog* (el nombre 'hedgehog', erizo o puercoespín en inglés, hace referencia al aspecto hisurto de los moscos que carecen del gen 'Sonic' es el nombre de un personaje de videojuegos, *Sonic the Hedgehog*). En los vertebrados, *sonic hedgehog* solamente está activo en el lado izquierdo del extremo anterior de la línea primitiva (Figura 8-13). *Short gastrulation* también tiene su equivalente en los vertebrados, el gen *chordin*, que produce una de las proteínas del organizador de Spemann.

En *Drosophila*, al igual que en otros artrópodos, en los anélidos, en los cordados y en otros muchos grupos, hay un importante aspecto de la formación de patrones a lo largo del eje anteroposterior: la **segmentación**, también llamada **metamería**. La segmentación es la división del cuerpo en segmentos o metámeros (Figura 9-6, p. 195). Los segmentos son idénticos al principio del desarrollo, pero más tarde, la activación de diversas combinaciones de genes hace que cada segmento forme diversas estructuras. Por ejemplo, el segmento anterior de los embriones de insectos formará las antenas, los ojos y las piezas bucales; mientras los segmentos posteriores darán lugar a las patas. Los segmentos son obvios en los insectos, pero en los cordados la segmentación sólo es aparente en los somitos que producen estructuras tales como las vértebras y las bandas musculares repetidas (míomeros) de los peces (Figura 24-24, p. 531). En *Drosophila*, el número y la orientación de los segmentos están controlados por genes de **segmentación**. Hay tres clases de genes de la segmentación: genes "gap", "pair-rule", y de la "paridad" de los segmentos. Los genes **gap** se activan primero, y dividen al embrión en regiones como cabeza, tórax y abdomen. Los genes **pair-rule** dividen estas regiones en segmentos. Finalmente, los genes de **polaridad de los segmentos**, como *hedgehog*, organizan las estructuras en cada segmento, de las anteriores a las posteriores.

## Genes homeóticos y *Hox*

Los genes de la segmentación parecen regular la expresión de otros genes, asegurando que sólo están activos en los segmentos adecuados. Estos genes específicos de los segmentos se denominan genes homeóticos. Las mutaciones de los genes homeóticos, o **mutacio-**

\* (V. del T.) Existe confusión en la literatura sobre las denominaciones de los genes que no están sometidos a casi ningún tipo de regulación o código. Para estos tres tipos de genes concretos, los nombres más extendidos son los que damos aquí, pero pueden encontrarse equivalencias en español más o menos acertadas, como "gen de la regla de los pares" o "gen de la regla de paridad".



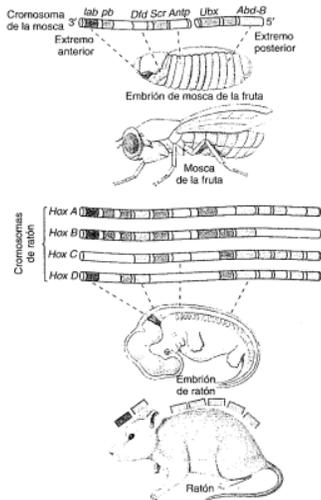
**Figura 8-17**  
Cabeza de una mosca de la fruta, con un par de patas en el lugar en que normalmente se encuentran las antenas. El gen homeótico *Antennapedia* normalmente regula el segundo segmento torácico (con patas), pero la mutación dominante de este gen conduce a este extraño fenotipo.

nes homeóticas, producen la formación de apéndices u otras estructuras en zonas del cuerpo que no les corresponden. Por ejemplo, en *Drosophila*, el gen homeótico *Antennapedia*, que promueve el desarrollo de las patas, sólo está activo normalmente en el tórax. Si una mutación homeótica activa el gen *Antennapedia* en la cabeza de una larva, el adulto tendrá patas en lugar de antenas (Figura 8.17). *Antennapedia* y otros genes homeóticos, así como muchos otros genes implicados en el desarrollo, contienen una secuencia de 180 pares de bases de DNA, llamada **homeosecuencia** ("homeo-box"). La homeosecuencia produce la zona de una proteína por la que ésta se une al DNA de otros genes, activando o bloqueando su expresión.

Hay otros genes, homeóticos o no, que se agrupan cerca de *Antennapedia* sobre el mismo cromosoma en *Drosophila* y que también incluyen una homeosecuencia. Los genes de estos grupos se denominan genes *Hox*. Los genes *Hox* no codifican extremidades u órganos concretos, sino que su función es especificar la situación en el cuerpo, a lo largo del eje anteroposterior. Es interesante que el orden de los genes *Hox* en el cromosoma es el mismo que el orden en que se expresan a lo largo del cuerpo (Figura 8-18). Uno de los descubrimientos más interesantes de finales del siglo XX fue que existen genes similares a los *Hox* de *Drosophila* en otros insectos, al igual que en los cordados y en otros animales no segmentados, como las hidras y los nematodos. También existen en plantas y levaduras, y quizás en todos los eucariotes. En los organismos distintos de *Drosophila*, tales genes se conocen como genes *Hox*, aunque actualmente todos los genes de este tipo se reúnen bajo esta denominación. La mayoría de los genes *Hox* aparecen agrupados sobre un cromosoma. Los mamíferos tienen cuatro grupos, cada uno en un cromosoma diferente, y cada uno con entre 9 y 11 genes *Hox*. Como en *Drosophila*, el orden de los genes *Hox* de un grupo es el mismo que el orden anteroposterior en que se expresan en el organismo.

## Morfogénesis de extremidades y órganos

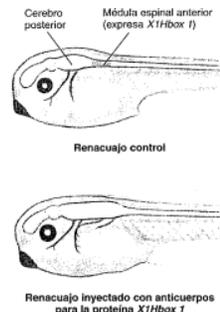
Los genes *Hox* y otros genes de homeosecuencia también tienen un papel en la configuración de órganos y miembros concretos. Como se muestra en las Figuras 8-18 y 8-19, por ejemplo, las regiones cerebrales y la identidad de los somitos están especificadas por determinados genes *Hox* y de homeosecuencia. Muchos



**Figura 8-18**

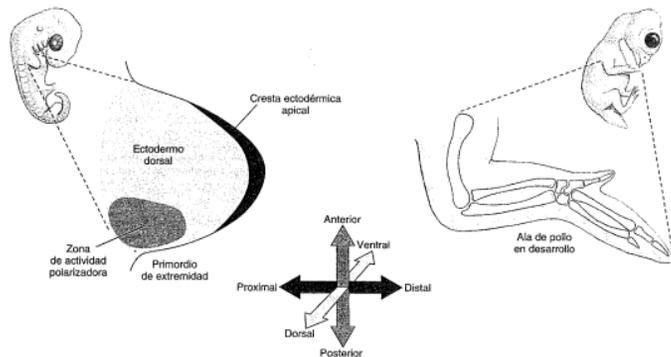
Homología de los genes *Hox* en insectos y mamíferos. Tanto en unos (mosca de la fruta) como en otros (ratón) controlan la subdivisión del embrión en regiones de distinto destino ontogénico a lo largo del eje anteroposterior. Los genes homeóticos se encuentran en un solo cromosoma de la mosca de la fruta, y en cuatro cromosomas distintos en el ratón. Aparecen señaladas en color las homologías entre ambos, y las partes del cuerpo en que se expresan. Las partes blancas denotan áreas en las que es difícil identificar homologías. Los genes *Hox* mostrados aquí son solamente una pequeña parte de todos los genes homeóticos.

otros genes del desarrollo que también están implicados en los patrones generales del cuerpo, contribuyen a conformar extremidades y órganos mediante la producción de gradientes de morfógenos. Un ejemplo, que ha sido estudiado por Cheryl Tickle y sus colegas en el *University College* de Londres, es la formación y el desarrollo de los esbozos de las extremidades en el pollo. Han descubierto que se puede inducir el crecimiento de un nuevo primordio de extremidad en el costado de un embrión mediante el implante de una bolita con factor de crecimiento de los fibroblastos (FGF, siglas en inglés de *fibroblast growth factor*). Este resultado supone que el desarrollo de los miembros normalmente se induce mediante la activación del gen para el FGF en las zonas adecuadas del organismo. El esbozo de miembro puede convertirse en un ala o en una pata según si el FGF se aplica en la parte anterior o en la posterior del pollo.



**Figura 8-19**

Alteración del desarrollo normal del sistema nervioso central de un renacuajo por la inhibición de una proteína reguladora de homeodominio. Cuando la proteína (codificada por una secuencia homeótica de DNA conocida por *X1Hbox 1*) fue inactivada por anticuerpos específicos contra ella, el área que debería haber formado la porción anterior de la espina dorsal se transformó en su lugar en la parte posterior del cerebro.



**Figura 8-20**

Morfogénesis de un esbozo de extremidad en un vertebrado. Se muestra el esqueleto del miembro en un pollo adulto para su comparación. Se establecen tres ejes en el primordio: un eje proximodistal por el factor de crecimiento de fibroblastos (FGF) procedente de la cresta ectodérmica apical; un eje anteroposterior por la proteína *sonic hedgehog* procedente de la zona de actividad polarizadora; y un eje dorsoventral por la proteína *Wnt7a* procedente del ectodermo dorsal.

El FGF también contribuye a dar forma al miembro. Está segregado por células de la **cresta ectodérmica apical** en el extremo del primordio. El FGF actúa como un morfógeno que crea un gradiente desde la cresta ectodérmica apical hasta la base del primordio. Este gradiente contribuye a establecer un eje proximodistal, uno de los tres ejes que guía el desarrollo de un miembro (Figura 8-20). Los dedos se desarrollan en el extremo del eje proximodistal con la mayor concentración de FGF. El eje anteroposterior está establecido por un gradiente de *sonic hedgehog*, y asegura que los dedos se formarán en el orden correcto. Finalmente, *Wnt7a*, una proteína producida por un gen semejante al gen *wingless*, que controla la polaridad de los segmentos en *Drosophila*, contribuye a determinar el eje dorsoventral. *Wnt7a* hace que el lado dorsal del ala o de la pata sea distinto del lado ventral.

## Biología evolutiva del desarrollo

Los zoológicos siempre han buscado en la embriología las claves de la historia evolutiva, o filogenia, de los animales. Los rasgos del desarrollo, como el número de hojas embrionarias o el destino del blastoporo, sugieren relaciones evolutivas entre filos diferentes. Los avances en la genética del desarrollo, como los descritos en la sección precedente, han hecho que la relación entre la evolución y el desarrollo sea aún más estrecha y han dado lugar a la aparición de una nueva disciplina, denominada biología evolutiva del desarrollo. La biología evolutiva del desarrollo, a menudo conocida familiarmente como *evo-devo*, se basa en el hecho de que la evolución

es esencialmente un proceso en el que los organismos se hacen diferentes como resultado de cambios en el control genético del desarrollo. El descubrimiento de que los genes que controlan el desarrollo son semejantes en animales tan distintos como las moscas de la fruta y los ratones indica esperanzadoramente que podremos reconstruir la historia evolutiva de los animales si comprendemos cómo llegó a diferir el funcionamiento de estos genes. La biología evolutiva del desarrollo ya ha aportado varios conceptos importantes a nuestra concepción de la evolución, pero el campo es tan nuevo que sería prematuro aceptar tales ideas como permanentes. Es mejor considerarlas como interrogantes para estudios posteriores.

**¿Los modelos de organización de los animales bilaterales son fundamentalmente similares?** Como se vio en el p. 172, el gen *chordin*, uno de los responsables del desarrollo del sistema nervioso en la región dorsal de las ranas, es semejante a *short gastrulation*, necesario para el desarrollo del cordón nervioso ventral en *Drosophila*. Además, el gen *discependaplegic* promueve el desarrollo dorsal en *Drosophila*, y un gen similar, *bone morphogenetic protein-4*, hace lo mismo ventralmente en las ranas. En otras palabras, los insectos y los anfibios, cuyos diseños corporales son tan distintos, en realidad comparten un control similar de sus patrones dorsoventrales, excepto que uno está "boca abajo" comparado con el otro. Estos descubrimientos han llevado a retomar una idea propuesta por primera vez en 1822 por el naturalista francés Etienne Geoffroy St. Hilaire, cuando se dio cuenta que al hacer la disección de una langosta situada "boca arriba", el cordón nervioso se encontraba sobre el tubo digestivo, y el corazón por debajo, como en un vertebrado en posición normal. La idea de que un vertebrado es como un invertebrado "boca abajo" fue rápidamente rechazada, pero actualmente los biólogos están considerando de nuevo si los modelos corporales de protostomos y deuterostomos están simplemente invertidos uno con respecto al otro.

**¿Puede deducirse la anatomía de las especies ancestrales extintas a partir de los genes del desarrollo compartidos por sus descendientes?** El hecho de que los patrones dorsoventrales sean similares en protostomos y deuterostomos sugiere que el antecesor común más reciente de ambas ramas tenía un modelo de organización dorsoventral similar, con un corazón y un sistema nervioso separados por el tubo digestivo. También se puede deducir, a partir de la semejanza de los grupos *Hox/box* en los insectos y los cordados, que el antecesor común más reciente de protostomos y deuterostomos pudo haber sido segmentado, y que tales segmentos se diferenciaron por la acción de genes similares. Puede que también tuviera ojos rudimentarios, como se deduce del hecho de que genes semejantes, *eyesless/Pax-6*, están implicados en la formación de los ojos en diversos protostomos y deuterostomos.

**¿La evolución progresa por la acumulación gradual de numerosas mutaciones pequeñas, o puede actuar a través de relativamente pocas mutaciones en unos cuantos genes del desarrollo?** El hecho de que la formación de patas o de ojos pueda inducirse mediante la mutación en un gen sugiere que éstos y otros órganos se desarrollan modularmente (p. 173). Si esto es así, se podrían haber adquirido o perdido miembros u órganos completos durante la evolución como resultado de una o unas pocas mutaciones, lo que desafiara la teoría de Darwin del gradualismo (p. 121). Si esto es correcto, entonces la evolución aparentemente rápida de numerosos grupos de animales durante los pocos millones de años de la explosión cámbrica se explicaría con mayor facilidad. En vez de necesitar la mutación de numerosos genes, cada una de ellas

con un pequeño efecto, la evolución de los distintos grupos podría ser el resultado de cambios en el ritmo, el número o la expresión de unos pocos genes del desarrollo.

## DESARROLLO DE LOS VERTEBRADOS

### La herencia común de los vertebrados

Un dato muy revelador de la herencia compartida por los vertebrados es su patrón de desarrollo común. Donde mejor se ve es en la gran semejanza de sus embriones tras el estado de gástrula (Figura 8-21). La similitud se produce en un breve momento del desarrollo, cuando los caracteres básicos compartidos por los cordados (tubo nervioso dorsal, notocordio, hendiduras faríngeas con arcos aórticos, corazón ventral y cola postanal) están presentes aproximadamente en la misma etapa del desarrollo. Este punto de igualdad, cuando los embriones son casi intercambiables, es de lo más extraordinario, si se tiene en cuenta la gran variedad de huevos y los muy diferentes tipos de desarrollo temprano que han convergido hacia un diseño común. Después, y conforme continúa el desarrollo, los embriones se diferencian en ritmo y en dirección, haciéndose reconocibles como miembros de su clase, después de su orden, luego de su familia y, finalmente, de su especie. La contribución fundamental del desarrollo de los vertebrados a nuestro conocimiento de la homología y la herencia evolutiva compartida se describe en el Capítulo 6, en la sección de Ontogenia, Filogenia, y Recapitulación, p. 116.

### Los amniotas y el huevo amniótico

Los reptiles, las aves y los mamíferos forman un grupo monofilético de vertebrados denominado **Amniotas**, porque sus embriones se desarrollan en el interior de un saco membranoso, el **amnios**. El amnios es una de las cuatro **membranas extraembrionarias** que componen un sofisticado sistema de sustento y protección en el **huevo amniótico** (Figura 8-22), que evolucionó cuando los primeros amniotas aparecieron a finales del Paleozoico.

El **amnios** es una bolsa llena de líquido que encierra al embrión y le proporciona un medio acuoso en el que flota, protegido de choques y adherencias.

La evolución de la primera membrana extraembrionaria, el **saco vitelino**, es en realidad millones de años anterior a la aparición de los amniotas. El saco vitelino, con su vitelo, es un carácter patente en todos los embriones de peces. Tras la eclosión, la larva de pez en crecimiento depende del vitelo restante para mantenerse hasta que comience a alimentarse por sí misma (Figura 8-23). El saco vitelino funciona de forma diferente en los animales que dan a luz a sus crías. En muchos vertebrados vivíparos de diferentes grupos, el saco vitelino se vasculariza y se asocia íntimamente con el tracto reproductor de la madre, permitiendo la transferencia de nutrientes y el intercambio de gases respiratorios entre la madre y el feto. Así se forma una placenta con saco vitelino. La masa de vitelo es una estructura extraembrionaria, ya que no es realmente una parte del embrión en sí, y el **saco vitelino** es una membrana extraembrionaria porque es una estructura accesoria que se desarrolla aparte del cuerpo del embrión y se desecha una vez que se ha consumido el vitelo.

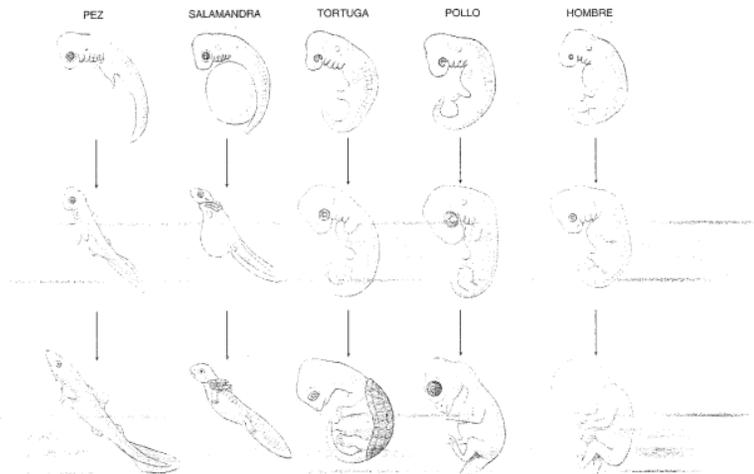


Figura 8-21

Embriones de vertebrados dibujados a partir de fotografías. Embriones tan distintos como los de un pez, un tritón, una tortuga, un ave y un ser humano muestran una gran semejanza tras la gastrulación. En este estado (fila de arriba) presentan rasgos comunes a todo el subfilo Vertebrados. Conforme avanza el desarrollo divergen, y cada uno se va haciendo más reconocible como miembro de su clase, orden, familia y especie respectivos.



Figura 8-22

Huevo amniótico en una etapa inicial del desarrollo, en el que se muestra un embrión de pollo y sus membranas extraembrionarias.

El **alantoides** es un saco que sale del tubo digestivo posterior y funciona como depósito de los desechos metabólicos que se acumulan durante el desarrollo, y como superficie respiratoria para el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono.

El **corion**, la membrana más externa, se encuentra justo bajo la cáscara del huevo y encierra a todo el sistema embrionario. Conforme el embrión crece y aumenta su demanda de oxígeno, el corion y el alantoides se fusionan para formar la **membrana corioalantoides**. Esta doble membrana está provista de una rica red vascular conectada a la circulación del embrión. Situada inmediatamente por debajo de la cáscara porosa, la membrana corioalantoides funciona como un "pulmón" provisional a través del cual se produce el libre intercambio de gases, anhidrido carbónico y oxígeno. Por tanto, el huevo amniótico proporciona un completo sistema de sustento vital

oviducto materno, parte del cual tuvo que dilatarse para formar un alojamiento a largo plazo para el embrión, el **útero**. A pesar de estas modificaciones, el desarrollo de las membranas extraembrionarias en los mamíferos placentarios es muy similar al de los amniotas que ponen huevos (comparar las Figuras 8-22 y 8-24).

Una de las cuestiones más intrigantes que plantea la placenta es ¿por qué no es rechazada inmunológicamente por la madre? Tanto la placenta como el embrión son genéticamente extraños para la madre porque contienen proteínas (el llamado complejo principal de histocompatibilidad, p. 775) distintas a las suyas. Cabría esperar que los tejidos uterinos rechazaran el embrión, al igual que la madre rechazaría un órgano trasplantado de su propio hijo. La placenta es el único trasplante extraño con éxito, o **alógrafa**, porque ha desarrollado medidas para suprimir la respuesta inmunitaria que aparecería normalmente contra el feto por parte de la madre. Determinados experimentos sugieren que el corion produce proteínas y linfocitos que bloquean la respuesta inmunitaria normal al suprimir la formación de anticuerpos específicos por parte de la madre.

Los primeros estados de la segmentación de los mamíferos, descritos en la Figura 8-13E, tienen lugar mientras el **blastocisto** baja por el oviducto hacia el útero, propulsado por mecanismos ciliares y por la peristalsis muscular. Cuando el blastocisto humano tiene unos seis días y está formado por unas 100 células, contacta con el endometrio uterino (el epitelio del útero) y se implanta (Figura 8-25). Al contactar, las células del trofoblasto proliferan rápidamente y producen enzimas que atacan y degradan el epitelio del endometrio, lo que permite al blastocisto hundirse en él. Para el undécimo o duodécimo día, el blastocisto está totalmente enterrado y rodeado por una "laguna" de sangre materna. El trofoblasto se hace más grueso, y

envía miles de diminutos salientes digitiformes, las **velosidades coriónicas**. Estos salientes se hunden a modo de raíces en el endometrio uterino después de que se haya implantado el embrión. A medida que se produce el crecimiento y las necesidades embrionarias de alimento e intercambio de gases aumentan, la gran proliferación de velosidades en la placenta incrementa enormemente su superficie. Aunque la placenta humana de un feto llegado a término sólo mida 18 cm de diámetro, su superficie absorbente total es aproximadamente de 13 m<sup>2</sup>; 50 veces la superficie de la piel en el niño recién nacido.

Dado que el embrión de los mamíferos está protegido y alimentado por la placenta en vez de nutrirse del vitelo almacenado, ¿qué ocurre con las cuatro membranas extraembrionarias que la heredad de los primeros amniotas? El amnios permanece sin modificar y es una cubierta acuática protectora en la que flota el embrión. El saco vitelino persiste lleno de líquido, aunque no contiene vitelo. Ahora tiene una nueva función: durante la primera parte del desarrollo es la fuente de células madre que dan lugar a la sangre, células linfáticas y gametos. Estas células madre posteriormente emigran al interior del embrión en desarrollo. En organismos como los mapaches y los ratones, un saco vitelino densamente vascularizado se implanta en el útero, junto con la típica placenta. Las otras dos membranas, alantoides y corion, se desinan totalmente a nuevas funcio-

nes. El alantoides pronto deja de utilizarse como almacén de residuos metabólicos, en lugar de esto, deviene el **cordón umbilical**, que relaciona física y funcionalmente al embrión con la placenta. El corion, por otro lado, constituye la mayor parte de la placenta misma. El resto de la placenta se forma a partir del endometrio uterino adyacente.

El embrión crece rápidamente y, al final de la cuarta semana de desarrollo en el hombre, todos los principales órganos del cuerpo han comenzado a formarse. En ese momento, el embrión mide unos 5 mm y pesa 0.02 g. Durante las dos primeras semanas de desarrollo (el **periodo germinal**) el embrión es bastante resistente a las influencias externas. Sin embargo, durante las siguientes ocho semanas, cuando se van a conformar la mayoría de los órganos y se delimitará la forma del cuerpo (el **periodo embrionario**), el embrión es más sensible a alteraciones que pueden causar malformaciones (como la exposición al alcohol o las drogas tomadas por la madre) que en cualquier otro periodo. El embrión pasa a ser **feto** aproximadamente a los dos meses tras la fecundación. Esto inicia el **periodo fetal**, que es fundamentalmente una fase de crecimiento, aunque algunos sistemas de órganos (especialmente los sistemas nervioso y endocrino) continúan su desarrollo. El feto crece desde aproximadamente 28 mm y 2.7 g a los 60 días, hasta unos 350 mm y 3000 g a término (9 meses).

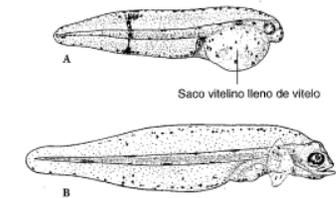


Figura 8-23

Larva de pez con su saco vitelino. A, La larva de un lenguado, de un día de vida, tiene un gran saco vitelino. B, Tras diez días de crecimiento, la larva ha desarrollado una boca, órganos sensoriales y un tubo digestivo. Agotadas sus reservas de vitelo, ahora debe procurarse su propio sustento para crecer y sobrevivir.

para el embrión, encerrado en una cáscara dura. El huevo amniótico es una de las adaptaciones más importantes aparecidas en la evolución de los vertebrados.

La evolución de un huevo amniótico con cáscara hizo que la reproducción necesitara de la fecundación interna. El macho debe introducir el espermia directamente en el tracto reproductor de la hembra, ya que los espermatozoides deben alcanzar el óvulo antes de que se forme la cáscara que lo envuelve.

## La placenta y el desarrollo temprano de los mamíferos

En vez de desarrollarse en el interior del huevo como el resto de los amniotas, los embriones de los mamíferos pusieron en práctica la recurrente estrategia de desarrollarse dentro del cuerpo de la madre. Ya hemos visto cómo la gastrulación de los mamíferos se parece mucho a la de los amniotas que ponen huevos. Los primeros mamíferos también ponían huevos, y aún hoy en día, hay mamíferos, los **monotremas** (el ornitorinco y el equidna) que ponen huevos con mucho vitelo, muy parecidos a los de las aves. En los **marsupiales** (mamíferos con marsupio, como las zarigüetas y los canguros), los embriones se desarrollan durante algún tiempo en el útero de la madre. Pero el embrión no "echa raíces" (no se implanta) en la pared uterina, y en consecuencia recibe poco alimento de su madre antes del nacimiento. Por tanto, las crías de los marsupiales nacen inmaduras y deben guarecerse en una bolsa de la pared abdominal de la madre, donde se alimentan con leche (la reproducción de los marsupiales se describe en las pp. 628-629).

Todos los restantes mamíferos, que componen el 94% de la clase Mamíferos, son **mamíferos placentarios**. Han desarrollado una **placenta**, una sorprendente estructura fetal a través de la cual se nutre el embrión. La evolución de este órgano fetal requirió una reestructuración sustancial, no sólo de las membranas extraembrionarias que forman la placenta, sino también del

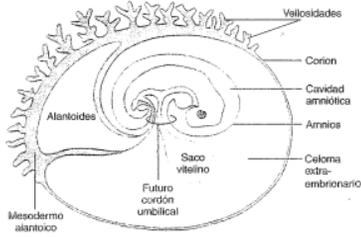


Figura 8-24

Esquema general de las membranas extraembrionarias de un mamífero, que muestra su desarrollo paralelo al del pollo (comprárese con la Figura 8-22). La mayor parte de las membranas extraembrionarias de los mamíferos han sido redirigidas hacia nuevas funciones.

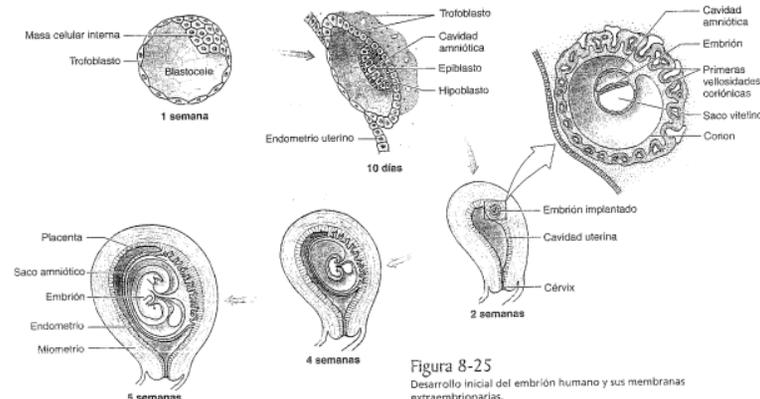


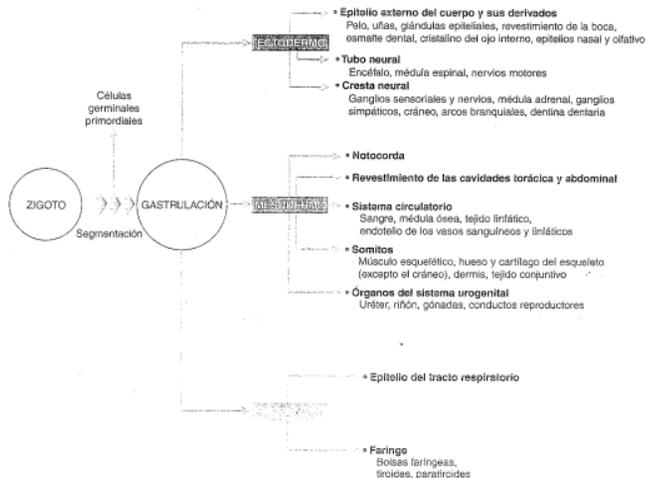
Figura 8-25

Desarrollo inicial del embrión humano y sus membranas extraembrionarias.

## DESARROLLO DE ÓRGANOS Y SISTEMAS

Durante la gastrulación se forman las tres capas germinales. Se diferencian, como ya se ha visto, primero en una masa celular primordial y luego en órganos y tejidos específicos. Durante este proceso, las células quedan progresivamente comprometidas hacia su diferenciación específica. Los derivados de las tres capas aparecen en la Figura 8-26.

La asignación de las primeras membranas embrionarias a "láminas germinales" específicas (no deben confundirse con las "células germinales", los óvulos y los espermatozoides) se hace por conveniencia de los embriólogos, y no tiene que ver con el embrión en sí. Mientras que las tres láminas germinales se diferencian normalmente en los tejidos y órganos que se describen aquí, no es la lámina germinal por sí misma la que determina la diferenciación, sino más bien la posición precisa de una célula embrionaria en relación con otras células.



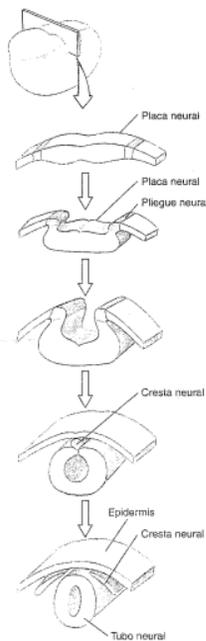
### Derivados del ectodermo: sistema nervioso y crecimiento de los nervios

El encéfalo, la médula espinal y casi todas las estructuras epiteliales del cuerpo derivan del ectodermo primitivo, y están entre los primeros órganos que aparecen. Inmediatamente sobre la notocorda, el ectodermo se enguasa para formar la **placa neural**. Los bordes de esta placa sobelesen, se pliegan y se unen por encima formando un largo tubo; el **tubo neural**. Este tubo da lugar a la mayor parte del sistema nervioso: anteriormente se ensancha y se diferencia en el encéfalo y los nervios craneales; posteriormente forma la médula espinal y los nervios motores. La mayor parte del sistema nervioso periférico deriva de las **células de la cresta neural**, que emigran antes de que el tubo neural se cierre (Figura 8-27). Entre la multitud de tipos celulares y estructuras diferentes que se originan en la cresta neural están partes de los nervios craneales, células de pigmento, cartilago y huesos de la mayor parte del cráneo, incluidas las mandíbulas, los ganglios del sistema nervioso autónomo, la médula de las glándulas adrenales y las contribuciones a otros diversos órganos endocrinos. El tejido de la cresta neural es exclusivo de los vertebrados y

fue probablemente de vital importancia en la evolución del cráneo y las mandíbulas de este grupo.

¿Cómo se forman los miles de millones de axones en el cuerpo? ¿Qué es lo que dirige su formación? Los biólogos estuvieron intrigados con estas preguntas, que no parecen tener fácil respuesta. Puesto que un axón único puede alcanzar más de un metro de longitud (por ejemplo, los nervios motores que corren desde la médula hasta los dedos de los pies) parecía imposible que una sola célula pueda alargarse de esta forma. La respuesta tuvo que esperar al desarrollo de uno de los más poderosos instrumentos de que disponen los biólogos, la técnica del cultivo celular.

En 1907, el embriólogo Ross G. Harrison descubrió que podía mantener neuroblastos (células nerviosas embrionarias) vivos



**Figura 8-27**  
Desarrollo del tubo y las crestas neurales a partir de la placa neural ectodérmica.

durante semanas fuera del cuerpo, colocándolos en una gota de linfa de rana pendiente de la parte inferior de un cubreobjetos. Observando a los nervios crecer diariamente, comprobó que cada fibra nerviosa procedía de una sola célula. A medida que las fibras se prolongan, los materiales para su crecimiento fluyen del centro del axón hacia el extremo en crecimiento, donde se incorporan en el nuevo protoplasma (Figura 8-28).

La segunda cuestión —¿qué dirige el crecimiento del nervio?— ha tardado más en resolverse. Una opinión que se aceptó bien hacia los años cuarenta fue la que estableció que el crecimiento del nervio es un proceso difuso y aleatorio. Se creyó que el sistema nervioso se forma como un entramado epitelial o página en blanco, que podría más tarde adquirir forma para usarse en un sistema funcional. El sistema nervioso parece increíblemente complejo para pensar que las fibras nerviosas pudieran encontrar su camino selectivamente hacia tantos destinos predeterminados. ¡Sin embargo, parece que esto es exactamente lo que hacen! Trabajos recientes sobre el sistema nervioso de los invertebrados indican que cada uno de los miles de millones de axones nerviosos adquiere una ficha de identificación química que, de algún modo, les dirige correctamente a lo largo de la vía adecuada. Hace muchos años, Harrison observó que un axón en formación terminaba en un "cono de crecimiento", a partir del cual se extendían gran cantidad de finas prolongaciones pseudopodiales que forman numerosos filamentos o filopodios (Figura 8-28). Investigaciones recientes han demostrado que el cono de crecimiento está dirigido por un conjunto de moléculas-guía, secretadas a lo largo de su ruta, y por el destino final del axón. Este sistema de indicadores químicos que debe, obviamente, estar dirigido genéticamente, es precisamente un ejemplo de la asombrosa precisión que caracteriza al proceso completo de diferenciación.

**Figura 8-28**  
Cono de crecimiento en el extremo de un axón en elongación. Los materiales para el crecimiento fluyen del axón al cono de crecimiento, del que se extienden numerosas prolongaciones pseudopodiales filiformes. Estas sirven como un sistema de guía para el avance del axón en desarrollo. Las flechas indican la dirección del crecimiento.

**Figura 8-26**

Derivados de las capas embrionarias en los mamíferos.

La técnica de cultivo de tejidos desarrollada por Ross G. Harrison es actualmente muy utilizada por científicos de todos los campos de la investigación biomédica, y no solamente por los embriólogos. El gran impacto de esta técnica se la produjo en los últimos tiempos. Harrison fue dos veces candidato al Premio Nobel (1917 y 1933), pero nunca le fue otorgado porque, irónicamente, se pensó que el método de cultivo de tejidos tenía "bastante poca importancia".

arco y su saco revestido de endodermio (el espacio entre dos arcos adyacentes) forman las mandíbulas superior e inferior y el lado interno de los vertebrados superiores. La segunda, tercera y cuarta bolsas branquiales contribuyen a formar las amígdalas, las glándulas paratiroideas y el timo. Así pues, podemos comprender por qué los arcos branquiales y otras estructuras de los peces aparecen en los embriones precoces de los mamíferos. La función original se ha perdido, pero las estructuras se conservan para nuevos usos. El gran conservadurismo de las primeras etapas del desarrollo embrionario nos ha proporcionado una visión telescópica de los orígenes de las nuevas adaptaciones.

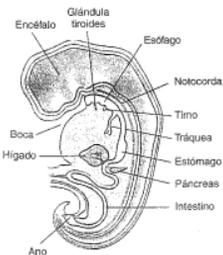
## Derivados del endodermio: tubo digestivo y arcos branquiales

En el embrión de rana, el intestino primitivo aparece durante la gastrulación al formarse la cavidad interna, o **arquentero**. A partir de esta cavidad endodérmica simple se desarrolla el revestimiento del tracto digestivo, de la faringe, de los pulmones, de la mayor parte del hígado y el páncreas, de las glándulas tiroideas y paratiroideas, y el timo (Figura 8-26).

En otros vertebrados, el **tubo digestivo** se forma a partir del intestino primitivo y constituye un reborde que sobresale del saco vitelino por crecimiento y plegue de la pared del cuerpo (Figura 8-29). Los extremos de ese tubo se abren al exterior y están revestidos de ectodermio, mientras que el resto del tubo lo está por el endodermio. Los **pulmones**, el **hígado** y el **páncreas** surgen del intestino anterior.

Entre los más intrigantes derivados del tracto digestivo se encuentran los arcos (branquias) y las bolsas faríngeas, que hacen su aparición en las primeras etapas embrionarias de todos los vertebrados (Figura 8-21). Durante el desarrollo, los sacos faríngeos tapizados por endodermio interaccionan con el ectodermio que los cubre para formar los arcos branquiales. En los peces, los arcos branquiales se desarrollan como branquias y estructuras que las soportan, y que sirven como órganos respiratorios. Cuando los primitivos vertebrados colonizaron la tierra, las branquias no se podían usar para la respiración aérea y fueron sustituidas por pulmones, desarrollados independientemente.

¿Por qué entonces persisten los arcos branquiales en los embriones de los vertebrados terrestres? Aunque los arcos branquiales no sirven para la función respiratoria ni en los embriones ni en los adultos de los vertebrados terrestres, permanecen como primordios necesarios para una gran variedad de otras estructuras. Por ejemplo, el primer



**Figura 8-29**  
Derivados del tubo digestivo de un embrión humano.

## Estructuras derivadas del mesodermio: tubo esquelético, movimiento y corazón

El mesodermio forma el esqueleto de los vertebrados, el tejido muscular, el sistema circulatorio, y los órganos urinarios y reproductores (Figura 8-26). Puesto que los vertebrados han aumentado en tamaño y complejidad, las estructuras esqueléticas, del movimiento y del transporte derivadas del mesodermio constituyen una parte aún mayor de la masa corporal.

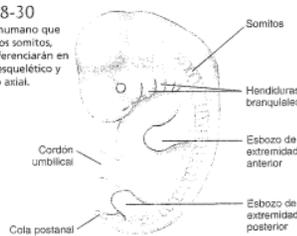
La mayoría de los **músculos** proceden del mesodermio, que se extiende a cada lado del tubo neural (Figura 8-30). Este mesodermio se divide en series longitudinales de somitos (36 en los seres humanos) que por delaminación, fusión y migración se convierten en el esqueleto axial, la dermis dorsal y los músculos de la espalda, la pared del cuerpo, y las extremidades.

El mesodermio primitivo da lugar al primer órgano funcional: el corazón embrionario. Guiados por el endodermio subyacente, dos grupos de células mesodérmicas precaridicas se desplazan igual que amebas hasta una posición central, a ambos lados del tubo digestivo primitivo. Estos grupos celulares se diferencian como un par de tubos de doble pared, que más tarde se fusionan en un único tubo fino y sencillo (Figura 8-14, p. 168).

Conforme las células se van agrupando, se hacen evidentes las primeras contracciones. En el nacimiento de pollo, un animal muy apropiado para los estudios de embriología experimental, el corazón primitivo late hacia el segundo día de los 21 del periodo de incubación, empieza a latir antes de que se hayan formado verdaderos vasos sanguíneos y antes de que haya sangrado que bombar. A medida que se desarrolla un primordio de ventrículo, las contracciones espontáneas de las células se combinan en un latido débil pero rítmico. Entonces se desarrollan nuevas cámaras, cada una con un latido intrínseco más rápido que el de su predecesora.

**Figura 8-30**

Embrión humano que muestra los somitos, que se diferenciarán en tejido esquelético y esqueleto axial.



Finalmente, un área especializada del músculo cardíaco, llamada **nodo atrioventricular**, da lugar al seno venoso y toma la completa dirección del latido (el papel del nodo atrioventricular en la excitación del corazón se describe en la p. 694). De este modo se constituye el **marcapasos** cardíaco primario. Cuando el corazón ha logrado un latido fuerte y eficaz se abren los canales vasculares dentro del embrión y a través del vello. Dentro de los vasos están las primeras células sanguíneas primitivas, suspendidas en el plasma.

La biología del desarrollo se ocupa de la aparición del orden y la complejidad durante el desarrollo de un nuevo individuo a partir de un huevo fecundado, y del control de este proceso. El primitivo concepto de la preformación del siglo xv dio paso a la teoría de la epigenesis, que mantiene que el desarrollo es la aparición progresiva de nuevas estructuras que surgen como producto de un desarrollo de un número diploide de cromosomas y activa el desarrollo del huevo. Tanto el óvulo como el espermatozoide han desarrollado mecanismos que facilitan una fecundación eficaz. El espermatozoide es, en esencia, un núcleo haploide muy condensado provisto de un flagelo locomotor. Muchos óvulos liberan atrayentes químicos para el espermatozoide, y la mayoría poseen receptores de superficie que solamente reconocen a los espermatozoides de su misma especie; todos presentan mecanismos para impedir la polispermia.

Durante la segmentación, el cigoto se divide rápidamente y, en general, de forma sincrónica, produciendo una blástula multicelular. La segmentación está en gran manera influida por la cantidad y distribución del vitelo en el huevo. Los huevos con poco vitelo, como los de la mayoría de los invertebrados marinos, se dividen por completo (holoblasticos) y generalmente presentan un desarrollo indirecto, con un estado larvario entre el embrión y el adulto. Los huevos con vitelo abundante, como los de las aves, los reptiles y la mayoría de los artrópodos sólo se dividen parcialmente (meroblasticos) y no suelen tener etapas larvares.

Los animales metazoos bilaterales se pueden dividir en dos grandes líneas basándose en diversos rasgos del desarrollo. Los protóstomos se caracterizan por la segmentación en mosaico, en la que la boca se forma en un sector del blastoporo embrionario. Los deuterozóos tienen una segmentación reguladora, y la boca se forma después que el ano y no a partir del blastoporo.

En la gastrulación, las células de la superficie del embrión migran hacia el interior de este para formar las capas germinales (endodermio, ectodermio y mesodermio). Al igual que la segmentación, la gastrulación se ve afectada en gran medida por la cantidad de vitelo.

A pesar de los distintos destinos de las células embrionarias, cada una de ellas contiene un genoma completo, y por tanto, la misma información. El desarrollo inicial a lo largo de la segmentación está regido por determinantes citoplásmicos derivados del genoma materno y localizados en el córtex del huevo. Conforme se acerca la gastrulación, el control pasa gradualmente de material a material a través de la mRNA.

La diferenciación armónica de los tejidos se produce en tres etapas generales: formación del patrón, determinación de la posición en el cuerpo, e inducción de los miembros y órganos apropiados en cada posición. Cada estado está guiado por morfógenos. La formación de patrones se refiere a la determinación de los ejes anteroposterior, dorsoventral y bilateral (izquierdo-derecho). En los anfibios, el eje anteroposterior está establecido por morfógenos

El temprano desarrollo del corazón y de la circulación es imprescindible para la continuación del desarrollo embrionario porque, sin circulación, el embrión no podría obtener los materiales para su crecimiento. El alimento es absorbido del vitelo y llevado al resto del cuerpo del embrión; el oxígeno es transportado a todos los tejidos y el dióxido de carbono y otros desechos se expulsan. El embrión depende totalmente de estos sistemas extraterrestres, y la circulación es el enlace vital que los relaciona.

como la cordina, del organizador de Spemann en el creciente gris del zigoto. En *Drosophila*, este eje está determinado por el morfógeno bicoid, transcrito a partir de mRNA materno depositado en el extremo anterior del huevo. En este y otros animales segmentados, los morfógenos activan genes que dividen el cuerpo en cabeza, tórax y abdomen, y después en segmentos orientados correctamente. Las estructuras apropiadas de cada segmento son inducidas luego por genes homeóticos, caracterizados por una secuencia específica de bases, llamada secuencia homeótica. Las mutaciones en los genes homeóticos producen el desarrollo de estructuras inadecuadas en un segmento: patas en la cabeza, por ejemplo.

La posición anteroposterior de un embrión está determinada por genes homeóticos y otros genes que contienen secuencias homeóticas, situados en grupos sobre determinados cromosomas. Estos genes, llamados genes *Hox*, existen no solamente en *Drosophila* y en los anfibios, sino a parecer en todos los animales. Cada gen *Hox* actúa en una zona concreta del cuerpo según su posición en el grupo. Así, un gen *Hox* en un extremo del grupo solamente actuará en el extremo anterior del embrión, produciendo morfógenos que son responsables de las estructuras propias de la cabeza. Los ejes dorsoventral e izquierdo-derecho están determinados de forma simétrica por morfógenos que solamente se producen en las regiones adyacentes del embrión. De forma semejante, los morfógenos guían el desarrollo de los miembros a lo largo de los tres ejes. Ha resultado que los morfógenos son notablemente similares en animales tan distintos como *Drosophila* y los anfibios. Estos hallazgos han dado lugar a la aparición de la biología evolutiva del desarrollo, que se basa en la idea de que la evolución de una gran variedad de animales ha sido el resultado de cambios en la posición y en el ritmo de relativamente pocos genes que controlan el desarrollo.

El estado de postgastrulación del desarrollo de los vertebrados representa una importante convergencia morfológica, en la que los vertebrados con mandíbulas, desde los peces hasta la especie humana, tienen caracteres comunes. Conforme avanza el desarrollo, estos rasgos van haciéndose cada vez más característicos de la especie.

Los anfibios son vertebrados terrestres que desarrollan membranas extraembrionarias durante su vida como embriones. Las

cuatro membranas son amnios, corion, alantoide y saco vitelino, cada una de ellas con una función específica de soporte vital para el embrión, que se desarrolla dentro de un huevo (como en los reptiles y las aves) o dentro del útero (mamíferos).

El embrión de los mamíferos es alimentado mediante la placenta, una compleja estructura materno-fetal que se forma en la pared uterina. Durante la gestación, la placenta se transforma en un órgano independiente, nutritivo, endocrino y regulador para el embrión.

Las hojas embrionarias formadas en la gastrulación se diferencian en tejidos y órganos. El ectodermio da lugar a la piel y al sistema nervioso; el endodermio se convierte en el tubo digestivo, la faringe, los pulmones y ciertas glándulas; y del mesodermio se formarán los órganos musculares, esqueléticos, circulatorios y excretorios.

## CUESTIONARIO

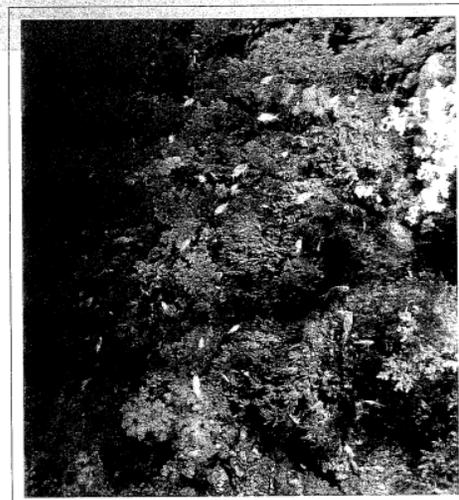
1. ¿Qué se conoce por epigenesis? ¿En qué difería el concepto de epigenesis de Kaspar Friedrich Wolff de la noción anterior de preformación?
2. ¿Cómo se prepara el óvulo durante la ovogénesis para la fecundación? ¿Por qué esta preparación es esencial para el desarrollo?
3. Describa los acontecimientos que se producen tras el contacto de un espermatozoide con un óvulo. ¿Qué es la polispermia y cómo se evita?
4. ¿Qué se conoce por "activación" en embriología?
5. ¿Cómo afecta la cantidad de vitelo a la segmentación? Compare las de una estrella de mar y un ave.
6. ¿Cuál es la diferencia entre la segmentación radial y la espiral?
7. ¿Qué otros rasgos distintivos del desarrollo se asocian a menudo con la segmentación espiral y la radial?
8. ¿Qué es el desarrollo indirecto?
9. Utilizando el embrión de una estrella de mar como ejemplo, describa la gastrulación. Explique cómo la masa inerte de vitelo afecta a la gastrulación en los embriónes de anfibios y aves.
10. ¿Cuál es la diferencia entre el origen esquizocélico y el enterocélico de la cavidad del cuerpo?
11. Describa dos aproximaciones experimentales diferentes que sirvan como prueba de la equivalencia nuclear en los embriones animales.
12. ¿Qué se conoce por "inducción" en el sentido usado en embriología? Describa el famoso experimento de Spemann y Mangold, y explique su trascendencia.
13. ¿Qué son los genes homeóticos y qué es la secuencia homeótica que contienen? ¿Qué son los genes *Hox*? ¿Cuál es el significado de su existencia, aparentemente universal, en los animales?
14. ¿Cuál es la prueba embriónica de que los vertebrados son un grupo monofilético?
15. ¿Cuáles son las cuatro membranas extraembrionarias del huevo amniótico de aves y reptiles, y cuál es la función de cada una de ellas?
16. ¿Cuál es el destino de las cuatro membranas extraembrionarias del huevo amniótico de los mamíferos placentarios?
17. Explique qué tiene que ver el "cono de crecimiento" que observó Ross Harrison en el extremo de fibras nerviosas en crecimiento, con la dirección de éste.
18. Cite dos sistemas orgánicos derivados de cada una de las tres capas embrionarias.
19. ¿Qué caracteres del desarrollo se utilizan para dividir a los animales en protóstomos y deuteróstomos?

## BIBLIOGRAFÍA

- Carroll, S.B., J.K. Grenier, and S.D. Weatherbee. 2005. From DNA to diversity: molecular genetics and the evolution of animal design, ed. 2. Malden, Massachusetts, Blackwell Publishing. *El modelo corporal de los animales se desarrolla mediante una jerarquía de interacciones genéticas. Conforme se van conociendo tales interacciones, los biólogos buscan puntos comunes en las "herramientas genéticas" de una amplia variedad de taxones.*
- Cibelli, J. B., R. P. Lanza, and M. D. West. 2002. The first human cloned embryo. *Sci. Am.* **286**:44-51 (Jan). *Describe la primera clonación de embriónes humanos, pero solo en el estado de seis células. Muchos científicos siguen siendo escépticos.*
- Degnan, B.M., S.P. Leys, and C. Laird. 2005. Sponge development and antiquity of animal pattern formation. *Integr. Comp. Biol.* **45**:335-341. *Tras la formación de la blastula en el embrión de una esponja, la migración celular produce una gástrula con dos capas, que desarrolla una tercera capa antes de convertirse en una larva nadadora libre. Si este patrón resulta ser general, sugiere que tanto el estado de blastula como el de gástrula estaban presentes en los metazoos ancestrales.*
- Gilbert, S.F. 2003. Developmental biology, ed. 7. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Contiene aspectos descriptivos y mecanísticos, buena selección de ejemplos de muchos grupos animales.*
- Gilbert, S.F., and A. M. Raumo (eds.) 1997. *Embryology: constructing the organism*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *La embriología de numerosos grupos animales.*
- Goodman, C. S., and M. J. Bastiani. 1984. How embryonic nerve cells recognize one another. *Sci. Am.* **251**:58-66 (Dec.). *La investigación con larvas de insectos demuestra que las neuronas en desarrollo siguen rutas marcadas con moléculas específicas.*
- Leys, S. P., and D. Enrique-Medrano. 2005. Gastrulation in calcareous sponges: in search of Haeckel's gastraea. *Integr. Comp. Biol.* **45**:342-351. *La migración de células durante la embriogénesis produce dos capas germinales (interpretadas como una gastrulación) en Sycon, una esponja calcárea. El patrón ancestral de gastrulación puede ser mediante migración en lugar de por invaginación, que se produce mucho más tarde durante la metamorfosis larvaria.*
- Nüsslein-Volhard, C. 1996. Gradients that organize embryo development. *Sci. Am.* **275**:54-61 (Aug.). *Un relato de la investigación del autor, ganadora del Nobel.*
- Rothenberg, S.E., and W. B. Trevathan. 2001. The evolution of human birth. *Sci. Am.* **285**:72-77 (Nov.). *Examina las razones por las que la especie humana es la única entre los primates que necesita asistencia durante el parto.*
- Wolpert, L. 1991. *The triumph of the embryo*. Oxford, Oxford University Press. *Escrito para los no especialistas, este libro proporciona detalles y profundidad para todos los biólogos interesados en el desarrollo.*

## PARTE TRES

# 3



Biodiversidad de un arrecife de coral.

- 9 El patrón arquitectónico de los animales
- 10 Taxonomía y filogenia de los animales
- 11 Grupos de protozoos
- 12 Los mesozoos y los parazoos
- 13 Los animales radiados
- 14 Los animales bilaterales acelomados
- 15 Los animales pseudocelomados
- 16 Los moluscos
- 17 Los anélidos y taxones próximos
- 18 Los ecdisozoos "menores"
- 19 Los trilobites, los quelicerados y los mirápodos
- 20 Los crustáceos
- 21 Los hexápodos
- 22 Los quetognatos, los equinodermos y los hemicordados
- 23 Los cordados
- 24 Los peces
- 25 Los primeros tetrapodos y los anfibios modernos
- 26 El origen de los amniotas y los reptiles no aviares
- 27 Las aves
- 28 Los mamíferos

## DE ZOOLOGÍA EN LÍNEA

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickman1p214e](http://www.mhhe.com/hickman1p214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.



Los pólipos de los cnidarios tienen simetría radial y un grado de organización celular-tisular. (*Dendronephthya* sp.).



## El patrón arquitectónico de los animales

### Nuevos diseños para la vida

Hoy en día los zoólogos reconocen 34 filos de animales multicelulares, cada uno de ellos caracterizado por un arquetipo o modelo de organización propio y por un conjunto de propiedades biológicas que lo distinguen de los demás filos. Casi todos ellos son supervivientes de los quizás 100 filos que aparecieron hace 600 millones de años, durante la «explosión cámbrica», el suceso evolutivo más importante en la historia geológica de la vida. En el corto espacio de tiempo de unos cuantos millones de años, se establecieron la inmensa mayoría de los arquetipos que conocemos actualmente, junto con otros de los que únicamente tenemos noticia a través del registro fósil. Al encontrarse con un mundo con muy pocas especies y muy poco, o nada, competitivo, estas nuevas formas de vida se diversificaron, produciendo nuevos diseños en la arquitectura animal. Las oca-

siones de especiación que siguieron a los principales sucesos de extinción solamente produjeron variaciones de patrones ya conocidos o existentes.

Los patrones establecidos, en forma de diferentes modelos de organización, se transmiten como un linaje, de una población ancestral a sus descendientes; los moluscos tienen una concha resistente, los miembros anteriores de las aves se transforman en alas. Estos rasgos ancestrales limitan el desarrollo morfológico de los descendientes, sea cual sea su forma de vida. Aunque el cuerpo de los pinguinos está modificado para la vida acuática, las alas y las plumas de sus ancestros nunca se adaptaron tan bien como las aletas y las escamas de los peces. A pesar de la evolución estructural y funcional, las nuevas formas están limitadas por los diseños de sus antecesores.

El lastimero inglés Samuel Butler proclamaba que el cuerpo humano no era más que «un par de pinzas situadas sobre un fuelle y una acerola, y todo el conjunto fijado sobre unos zancos». La mayoría de la gente, menos cínica que Butler, estaría de acuerdo en calificar al cuerpo como una complicadísima maravilla arquitectónica viviente. Lo que no es tan obvio, quizás, es que la arquitectura del hombre y la de la mayoría de los restantes animales se ajustan al mismo patrón establecido. La uniformidad básica de la organización biológica deriva de la ascendencia común de los animales y de su constitución celular básica. A pesar de las enormes diferencias en complejidad estructural de los organismos, desde el protozoo más simple hasta el hombre, todos ellos comparten un diseño material intrínseco y un modelo funcional fundamental. En esta introducción a los capítulos sobre diversidad (Capítulos 11-28), consideraremos el número finito de arquetipos\* que sustentan la aparente diversidad de las formas animales y examinaremos algunos de los rasgos arquitectónicos que comparten.

## LA ORGANIZACIÓN JERÁRQUICA DE LA COMPLEJIDAD ANIMAL

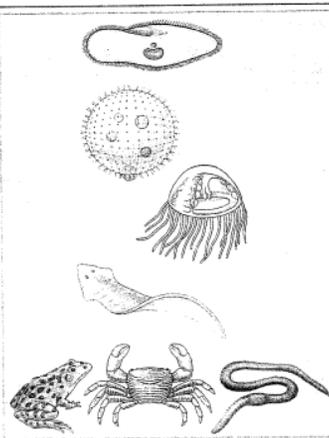
Se pueden reconocer cinco grados de organización entre los distintos grupos de organismos unicelulares y de metazoos (Tabla 9-1). Cada grado es más complejo que el precedente, y se construye sobre él según un sistema jerárquico.

Los grupos unicelulares son los organismos eucariontes más simples y representan el grado de organización *protoplásmico*. Estas formas unicelulares son, en cualquier caso, organismos completos que llevan a cabo todas las funciones vitales básicas, tal como las entendemos en los animales más complejos. Dentro de los límites celulares, presentan una organización sorprendente, con división de funciones, posesión de estructuras de soporte, mecanismos locomotores, fibillas y estructuras sensoriales simples. La diversidad que se aprecia en estos

TABLA 9-1

### Grados de organización en la complejidad de los organismos

1. **Grado de organización protoplásmico.** La organización protoplásmica caracteriza a los organismos unicelulares. Todas las funciones vitales se llevan a cabo en los límites de una única célula, la unidad fundamental de la vida. En el interior celular, el protoplasma está diferenciado en orgánulos capaces de desarrollar funciones especializadas.
2. **Grado de organización celular.** La organización celular es una agrupación de células funcionalmente diferenciadas. Es evidente una división del trabajo, de forma que algunas células están implicadas, por ejemplo, en la reproducción, mientras que otras lo están en la nutrición. Algunos flagelados, como *Volvox*, con células somáticas y células reproductoras, se encuentran en el grado celular de organización. Muchos áutotes también sitúan a las esponjas en este nivel.
3. **Grado de organización celular-tisular.** Un paso más consiste en la asociación de células similares en patrones definidos o capas para llevar a cabo una función común, constituyendo un **tejido**. Algunos autores consideran a las esponjas en este nivel, pero las medusas y sus parientes (Cnidarios) muestran más claramente el modelo tisular. Ambos grupos todavía pueden considerarse en gran parte situados en el nivel celular, porque la mayoría de sus células se encuentran dispersas, no organizadas en tejidos. Un excelente ejemplo de tejido en los cnidarios es la **red nerviosa**, en la que las células nerviosas y sus prolongaciones forman una estructura tisular clara, con funciones de coordinación.
4. **Grado de organización de tejidos-órganos.** La agrupación de tejidos en órganos es otra etapa en la complejidad. Los órganos generalmente están formados por más de un tejido y tienen funciones más especializadas que las de los tejidos. Este es el nivel de organización de los platemintos, en los que aparecen órganos definidos, como mandíbulas orales, probóscidas y órganos reproductores. En los platelmintos, los órganos reproductores han sobrepasado el grado de tejidos-órganos y se estructuran como un sistema reproductor.
5. **Grado de organización de órganos-sistemas.** Cuando varios órganos trabajan juntos para realizar funciones determinadas, llegamos al más alto nivel de organización, el sistema de órganos. Los sistemas están asociados con funciones corporales básicas, como la circulación, la respiración y la digestión. Los animales más simples con este grado de organización son los nemertinos, que poseen un sistema digestivo completo independiente del sistema circulatorio. La mayoría de los filos animales presentan este nivel de organización.



\* (W. del T.) Utilizaremos, en este capítulo especialmente, pero también a lo largo del libro, el término arquetipo como equivalente español del inglés *body plan* o del alemán *bauplan*. Este término, por otro lado equivalente a la expresión modelo de organización, se ajusta a la idea de patrón, modelo o diseño, y además tiene connotaciones temporales que se adaptan perfectamente a las concepciones filogenéticas que subyacen a los modelos morfológicos de los animales. Por otra parte, no es un término nuevo, ya fue introducido por Owen en el siglo XIX con un significado parecido.

organismos unicelulares se ha conseguido mediante la variación de patrones de estructuras subcelulares, orgánulos, y de la célula en su conjunto (Capítulo 11).

Los **metazoos**, o animales multicelulares, desarrollaron una mayor complejidad estructural al combinar las células en unidades mayores. Una célula de metazoos es una parte especializada del conjunto del organismo y, a diferencia de los seres unicelulares, es incapaz de llevar una vida independiente. Las células de un organismo multicelular están especializadas para cumplir los distintos objetivos que llevan a cabo los elementos subcelulares en las formas unicelulares. Los metazoos más simples muestran el grado de organización **celular**, en el que las células tienen división de funciones, pero en cambio no están estrechamente asociadas para llevar a cabo comidos colectivos (Tabla 9-1). En el **grado tisular**, más complejo, las células similares se agrupan y realizan sus funciones comunes como un conjunto altamente coordinado, denominado **tejido**. En los animales con organización del grado **tejidos-órganos**, los tejidos se disponen en unidades funcionales aún mayores, denominadas **órganos**. Generalmente un tipo de tejido se encarga de llevar el peso de la función primordial del órgano, como lo hace el tejido muscular en el corazón; otros tejidos (epitelial, conjuntivo, nervioso) tienen papeles de apoyo. Las células principales de un órgano reciben el nombre de **parénquima** (*Gr. para, al lado, + enchyma, infusión*). Los tejidos de soporte contienen el **estroma** (*Gr. stroma, tejido*). Por ejemplo, en el páncreas de los vertebrados, las células secretoras constituyen el parénquima; la cápsula y la estructura de tejido conjuntivo representan el estroma.

La mayor parte de los metazoos tienen un nivel de complejidad adicional, en el que distintos órganos actúan juntos como **sistemas orgánicos**. En los metazoos se pueden distinguir once tipos de sistemas orgánicos: esquelético, muscular, tegumentario, digestivo, respiratorio, circulatorio, excretor, nervioso, endocrino, inmunitario y reproductor. La enorme diversidad evolutiva de estos sistemas orgánicos es el objeto de estudio de los Capítulos 14 a 28.

## ARQUETIPOS DE LOS ANIMALES

Como ya se apuntó en la introducción de este capítulo, el modelo de organización ancestral limita la forma del linaje descendiente. Los arquetipos de los animales difieren en el grado de organización, en la simetría corporal, en el número de hojas embrionarias

y en el número de cavidades corporales. La simetría generalmente puede determinarse por el aspecto externo del animal, pero otros rasgos de organización habitualmente necesitan de un examen más detallado.

### Simetría animal

La simetría trata del equilibrio de las proporciones, o correspondencia en tamaño y forma de las partes o estructuras situadas en lados opuestos de un plano medio (plano de simetría).

La **simetría esférica** implica que cualquier plano que pase por el centro divide al cuerpo en mitades equivalentes o especulares (Figura 9-1, *izquierda*). Este tipo de simetría se encuentra principalmente en ciertas formas unicelulares, y es raro en los animales. Las formas esféricas son las mejor adaptadas para la flotación y para desplazarse por rodamiento.

La **simetría radial** (Figura 9-1, *centro*) aparece en formas que pueden quedar divididas en mitades semejantes por más de dos planos que contengan a su eje longitudinal. Se trata de las formas tubulares, de vasija o cuenco que aparecen en algunas esponjas y en las hidras, medusas, erizos de mar y similares, en las que un extremo del eje longitudinal es generalmente la boca (**la superficie oral**). En las formas sésiles, como las hidras y las anémonas de mar, el disco basal de fijación constituye la **superficie aboral**. Una variante de esta simetría es la **simetría birradial**, en la que sólo dos planos que pasan a través del eje oral-aboral producen mitades simétricas, debido a que alguna de las partes del animal es única o par, antes que radial. Los ctenóforos (p. 282), de formas más o menos globulares, pero con un par de tentáculos, son un buen ejemplo. Los animales radiales y birradiales son generalmente sésiles, flotadores pasivos o nadadores débiles. Los animales radiales, al carecer de los extremos anterior y posterior, interactúan con su entorno en todas direcciones, lo que constituye una ventaja en las formas sésiles, que se alimentan de presas que se acercan desde cualquier dirección.

Los dos filos de simetría primariamente radial en estado adulto, los Cnidarios y los Ctenóforos, se han denominado **Radiados**, aunque hay resultados filogenéticos que sugieren que este grupo no es monofilético (p. 285). Los equinodermos (estrellas de mar y demás parientes) son animales en principio bilaterales (sus larvas son bilaterales) que han adoptado la simetría radial al llegar al estado adulto.

En la **simetría bilateral** solamente un plano sagital puede dividir al animal en mitades especulares izquierda y derecha (Figura 9-1, *derecha*). La aparición de la simetría bilateral en la evolución animal constituyó un enorme avance, ya que los animales bilaterales están mucho mejor adaptados para moverse en una dirección determinada (hacia adelante) que los animales con simetría radial. Los animales bilaterales forman un grupo monofilético de filos denominado **Bilateria**.

La simetría bilateral está estrechamente ligada a la **cefalización**, la diferenciación de una cabeza. La concentración de tejido nervioso y órganos de los sentidos en la cabeza conlleva ventajas evidentes para un organismo que se desplaza por su medio con este extremo por delante. Esta es la disposición más eficaz de los sistemas de recepción y respuesta a estímulos ambientales. Generalmente la boca también se localiza en la cabeza, ya que gran parte de la actividad animal está dirigida a la consecución de alimento. La cefalización está siempre acompañada por una diferenciación a lo largo del eje anteroposterior, lo bien la evolución de este eje puede haber precedido a la cefalización.

Revisemos ahora algunos de los términos necesarios para señalar o localizar regiones en el cuerpo de los animales bilaterales (Figura 9-2). **Anterior**, designa el extremo cefálico o de la cabeza; **posterior**, el extremo opuesto, o **cola**; **dorsal**, el lado del **homo** y **ventral**, el del **vientre** o el **frente**. **Medial** se refiere a la línea media longitudinal del cuerpo; **lateral** a los lados. Las partes **distales** son las que se encuentran más lejos del centro del cuerpo que un punto de referencia; las **proximales** las que están más cerca. Un **plano frontal** (también llamado a veces plano coronal) divide a cada organismo longitudinalmente y contiene al eje izquierda-derecha; forma un ángulo recto con el **plano sagital**, que divide al animal en dos mitades, izquierda y derecha. El **plano transversal** contiene a los ejes dorsoventral e izquierda-derecha, y es perpendicular tanto al plano sagital como al frontal, lo que produce en el animal **mitades anterior y posterior** (Figura 9-2). En los vertebrados, **pectoral** designa la región del pecho o la soportada por las extremidades anteriores, y **pélvico** hace lo propio para las caderas o la area sobre las extremidades posteriores.

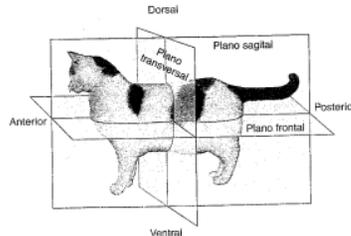


Figura 9-2

Los planos de simetría tal y como aparecen en un animal de simetría bilateral.

### Cavidades corporales y hojas embrionarias

Una cavidad corporal es un espacio interno. El ejemplo más simple es el espacio digestivo, pero la gran mayoría de los animales tiene una segunda cavidad, menos aparente, fuera del tubo digestivo. Cuando esta segunda cavidad está llena de líquido puede "acochar" y proteger al digestivo de fuerzas ejercidas sobre el organismo. En algunos animales, como las lombrices de tierra, también forma parte del esqueleto hidroestático y se usa para la locomoción.

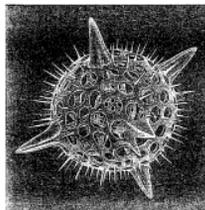
Los animales difieren en la presencia y en el número de cavidades internas. Las esponjas, en el grado de organización celular, no tienen cavidades corporales, ni siquiera una cavidad digestiva. Puesto que las esponjas comparten una misma secuencia de desarrollo con los demás metazoos ¿por qué carecen de cavidad digestiva? ¿En qué punto de la secuencia del desarrollo se forma el tubo digestivo? Las esponjas, como todos los metazoos, se desarrollan desde el cigoto hasta un estado de blástula. Una blástula esférica típica está compuesta por una capa de células que rodean a una cavidad llena de líquido (Figura 8-9). Esta cavidad, el **blastocelo**, no tiene abertura al exterior, por lo que no puede servir como digestivo. En las esponjas, tras la formación de la blástula, las células se reorganizan para constituir el animal adulto, como algunos investigadores argumentan que existe un estado de gástrula antes de la reorganización (véase la Figura 9-5 y el Capítulo 12).

En el resto de los animales, el desarrollo pasa desde el estado de blástula al de **gástrula** cuando una cara de la blástula se mete hacia dentro, creando una depresión (Figura 9-3). Esta depresión se convierte en el tubo digestivo, también conocido como **gastrocele** o **arquentero**. Su abertura externa es el **blastoporo**, que generalmente se convierte en la boca o en el ano del animal adulto. Las paredes del digestivo constituyen el **endodermo**, mientras que la capa externa de células, que rodean al blastocelo, constituye el **ectodermo** (Figura 9-3). Ahora el embrión tiene dos cavidades, un digestivo y un blastocelo. Animales como las esponjas y las medusas se desarrollan a partir de estas dos capas germinales y se denominan **diblasticos** (Figura 9-5). Típicamente estos animales tienen simetría radial en estado adulto. El blastocelo, lleno de líquido, persiste en algunos animales, pero en otros queda ocupado por una tercera hoja embrionaria, el **mesodermo**. Los animales que poseen ectodermo, mesodermo y endodermo se denominan **triblasticos** y son, en su mayoría, bilaterales.

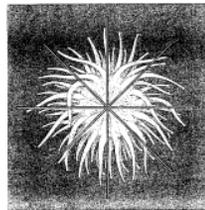
### Modos de formación del mesodermo

Las células que forman el mesodermo derivan del endodermo, pero hay dos maneras en las que puede formarse una capa intermedia de tejido mesodérmico. En los protostomos, el mesodermo se forma a partir de células endodérmicas que migran desde las proximidades del blastoporo al interior del blastocelo (Figura 9-3A). Tras ello, pueden aparecer tres modelos de organización diferentes: acoelomado, pseudocoelomado y celomado (Figura 9-3A).

En el modelo **acoelomado**, las células mesodérmicas llenan por completo el blastocelo, dejando al digestivo como única cavidad corporal (Figura 9-3A). La región entre la epidermis ectodérmica y el tracto digestivo endodérmico queda ocupada por una masa celular esponjosa, el **parénquima** (Figura 9-4). El parénquima deriva del tejido conjuntivo embrionario y es importante en la asimilación y el transporte del alimento, así como en la eliminación de los desechos metabólicos.



Simetría esférica



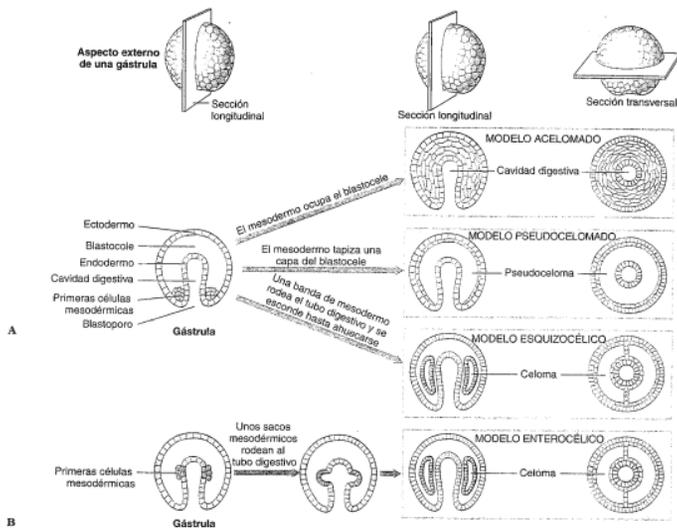
Simetría radial



Simetría bilateral

Figura 9-1

Simetría animal. Se ilustran organismos con simetría esférica, radial y bilateral.



**Figura 9-3** El mesodermo reside en diferentes partes de la gástrula durante la formación de los modelos de organización acelomado, pseudocelomado y esquizocelico (A). El mesodermo y el celoma se forman simultáneamente en el modelo enterocelico (B).

En el modelo **pseudocelomado**, la cara externa del blastocoele está tapizada por células mesodérmicas, dando lugar a dos cavidades: un blastocoele persistente y una cavidad digestiva (Figuras 9-3A y 9-4). El blastocoele pasa a denominarse entonces **pseudocoele**; el nombre significa "falso celoma" y hace referencia a que el mesodermo sólo reviste la cavidad parcialmente, en lugar de hacerlo por completo, como ocurre en el verdadero celoma.

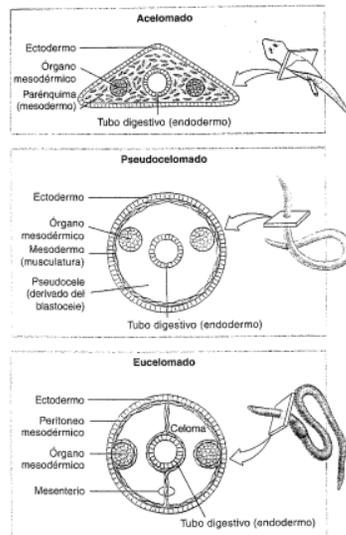
En el modelo **esquizocelico**, las células mesodérmicas llenan el blastocoele, formando una banda de tejido macizo alrededor del digestivo. Entonces, y mediante muerte celular programada, se abre un espacio *dentro* de la banda mesodérmica (Figura 9-3A). Este nuevo espacio es el celoma. El embrión tiene ahora dos cavidades, el digestivo y el celoma.

En los deuteróstomos, el mesodermo se forma según un modelo **enterocelico**, en el que las células de la porción central del epitelio digestivo comienzan a crecer hacia fuera en forma de sacos, expandiéndose en el blastocoele (Figura 9-3B). Las paredes del saco en expansión forman un anillo mesodérmico. Conforme los sacos se mueven hacia fuera, dejan un espacio en su interior, que constituye una cavidad celomática o celoma. Eventualmente, los sacos se desprenden

del epitelio digestivo, encerrando en su interior un celoma limitado por mesodermo por todos lados. Este celoma lleno por completo el blastocoele. El embrión tiene dos cavidades, el digestivo y el celoma.

Un celoma formado por **enterocelia** es funcionalmente equivalente a un celoma formado por **esquizocelia**, tal como aparecen en el plan de organización **eucelomado** (Figura 9-4). Ambas cavidades están limitadas por mesodermo y tapizadas por el **peritoneo**\*, una delgada membrana de células derivada del mesodermo (Figura 9-4). Los **mesenterios** mesodérmicos suspenden a los órganos en el celoma (Figura 9-4). No hay **peritoneo** en un pseudoceloma.

\* (W. del T.) Aunque el original inglés hace aquí referencia al peritoneo, el término estrictamente correcto es mesotelio (epitelio mesodérmico), más preciso. En realidad, el peritoneo es solamente una forma especializada de mesotelio, que se da en los vertebrados y en muy pocos grupos de invertebrados.



**Figura 9-4** Tipos del plan de organización acelomado, pseudocelomado y eucelomado, que se muestran en secciones transversales de animales representativos. Véase las disposiciones del parénquima, el peritoneo y los órganos corporales.

## Orígenes de los modelos de organización a partir del desarrollo

Los animales **triblásticos** siguen una de las distintas vías fundamentales de desarrollo para formar una blastula a partir de un cigoto (Figura 9-5). Las rutas más comunes son la segmentación espiral o la radial (Figura 8-10, p. 165).

La segmentación radial está acompañada típicamente por otros tres rasgos: el blastoporo da lugar al ano y una nueva abertura deviene la boca, el celoma se forma por enterocelia y el desarrollo es regulador (Figura 8-10, p. 165). Los animales con estas características son deuteróstomos (Figura 9-5, ruta inferior); este grupo incluye a los entozos de mar y a los cordados.

La segmentación espiral produce un embrión cuyo patrón de desarrollo difiere del descrito para los deuteróstomos: el blastoporo da lugar a la boca, el desarrollo es en mosaico (Figura 8-10, p. 165), y el mesodermo se forma a partir de una célula particular

del embrión, el blastómero 4º (p. 169). El cuerpo puede ser acelomado, pseudocelomado o celomado (Figura 9-5, ruta central). Si existe un celoma, se forma por esquizocelia. Los animales con estas características son los protóstomos lótotrocozoos; este grupo incluye a los moluscos y a los gusanos segmentados, entre otros (Figura 9-5).

Los lótotrocozoos se distinguen de los protóstomos ecdisozoos (no mostrados en la Figura 9-5) en los que la segmentación toma distintas formas, como un tipo espiral, una segmentación superficial en la que los núcleos proliferan dentro de un citoplasma común antes de separarse mediante múltiples divisiones citoplásmicas (Figura 8-15, p. 170) y un patrón inicialmente semejante a la segmentación radial. Los ecdisozoos pueden ser celomados o pseudocelomados; entre ellos se encuentran los insectos, los crustáceos y los nematodos.

## Diseño de un tubo digestivo completo y segmentación

Unos cuantos diblásticos y triblásticos tienen un tubo digestivo incompleto o ciego, en el que el alimento debe entrar y salir por la misma abertura, pero la mayoría mayoría de formas presenta un tubo digestivo completo (Figura 9-5). Un tubo digestivo completo hace posible el flujo unidireccional del alimento de la boca al ano. Un organismo construido de esta manera es esencialmente un tubo digestivo que se encuentra en el interior de otro tubo corporal. El diseño de un tubo dentro de otro tubo ha resultado ser muy versátil; los miembros de los filos animales más comunes, tanto vertebrados como invertebrados, siguen este modelo.

La **segmentación**, también llamada metamería, es otro rasgo común en los metazoos. La segmentación es la repetición seriada de unidades corporales a lo largo del eje longitudinal del organismo. Cada una de estas unidades se denomina **segmento** o **metámero**. En organismos como las lombrices de tierra y otros anélidos (Figura 9-6), en los que la metamería se presenta de forma más clara, la disposición segmentada afecta a estructuras, tanto internas como externas, de varios sistemas. Se da una repetición de músculos, nervios, vasos sanguíneos y sedas locomotoras. Otros órganos, como los sexuales, pueden repetirse solamente en unos cuantos segmentos. En muchos otros animales, incluido el hombre, la mayor parte de la organización segmental ha quedado enmascarada por cambios evolutivos.

La aparición de la segmentación en los modelos de organización fue un suceso evolutivo relevante. La segmentación permite una mayor movilidad corporal y una mayor complejidad estructural y funcional. Su potencial se pone ampliamente de manifiesto en el filo Artrópodos, el mayor conjunto de animales de la tierra. La segmentación se encuentra, además de en los Artrópodos, en los filos Anélidos y Cordados (Figura 9-6), aunque una segmentación del ectodermo y la pared del cuerpo puede aparecer en diversos grupos de animales. La importancia y el potencial de la segmentación se tratan en los Capítulos 17 y 18.

## COMPONENTES DEL CUERPO DE LOS METAZOOS

El cuerpo de los metazoos está formado por componentes celulares, derivados de las tres hojas embrionarias (ectodermo, mesodermo y endodermo), así como por componentes extracelulares.

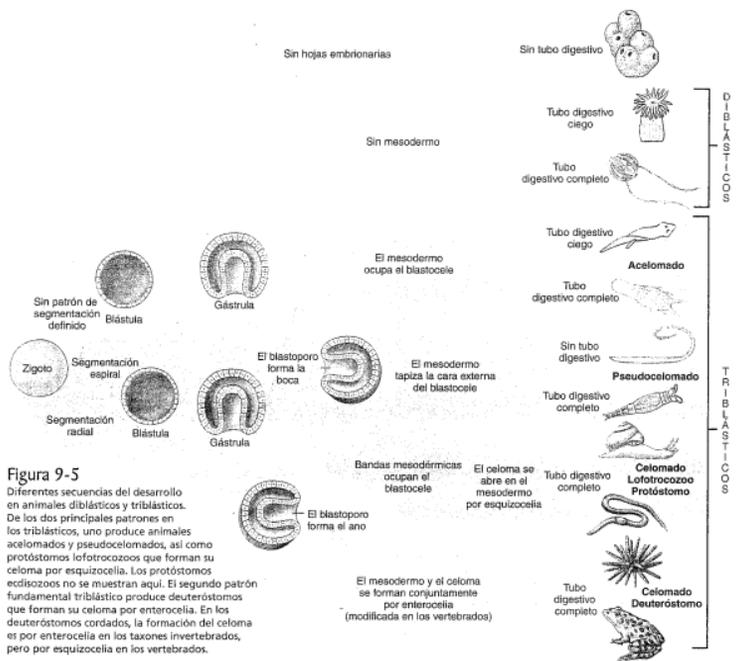


Figura 9-5

Diferentes secuencias del desarrollo en animales diblastóticos y triblastóticos. De los dos principales patrones en los triblastóticos, uno produce animales acelomados y pseudocelomados, así como protóstomos lofotrocozoos que forman su celoma por esquizocelia. Los protóstomos esquizocelos no se muestran aquí. El segundo patrón fundamental triblastótico produce deuteróstomos que forman su celoma por enterocelia. En los deuteróstomos cordados, la formación del celoma es por enterocelia en los taxones invertebrados, pero por esquizocelia en los vertebrados.

## Componentes extracelulares

Los animales metazoos presentan dos componentes celulares importantes: los fluidos corporales y los elementos estructurales extracelulares. En todos los eumetazoos, los fluidos corporales se subdividen en dos «compartimentos» fluidos: el constituido por los **espacios intracelulares**, dentro de las células corporales, y aquellos que ocupan el **espacio intercelular**, fuera de las células. En los animales con sistemas vasculares cerrados (como los gusanos segmentados y los vertebrados), los fluidos extracelulares se dividen a su vez en el **plasma sanguíneo** (la porción fluida de la sangre) y el **flujo intersticial**, también llamado fluido tisular, que ocupa el espacio alrededor de las células. Sin embargo, muchos invertebrados tienen sistemas circulatorios abiertos, sin una separación real entre el plasma sanguíneo y el fluido intersticial. Esas relaciones se verán con detalle en el Capítulo 31.

El término «intercelular», que significa «entre las células», no debe confundirse con el término «intracelular», que significa «dentro de las células».

Los elementos estructurales extracelulares constituyen el material de soporte del organismo, que incluye al tejido conjuntivo laxo (especialmente bien desarrollado en los vertebrados, pero presente en todos los metazoos), el cartilago (moluscos y cordados), el hueso (vertebrados) y la cutícula (arácnidos, nematodos, anélidos y otros). Estos elementos proporcionan estabilidad mecánica y protección (Capítulo 29). En algunos casos, también funcionan como depósito de sustancias o materiales para intercambio y sirven como medio para las reacciones extracelulares. La diversidad de los elementos esqueléticos extracelulares característica de los diferentes grupos de animales se describe en los Capítulos 15 a 28.

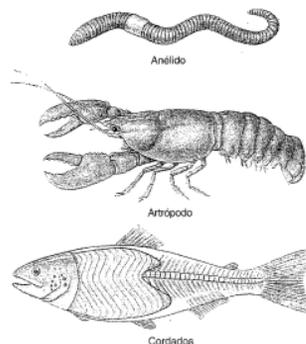


Figura 9-6

Filos segmentados. Estos filos han hecho uso de un importante principio natural: la metamería, o repetición de unidades estructurales. La segmentación en los anélidos y los artrópodos es homóloga, pero los cordados probablemente han desarrollado su segmentación de forma independiente. La segmentación proporciona una especialización más variada, ya que los segmentos, especialmente en los artrópodos, se modifican para llevar a cabo distintas funciones.

## Componentes celulares: los tejidos

Un **tejido** es un grupo de células similares (junto con sus correspondientes productos celulares) especializadas para llevar a cabo funciones comunes. El estudio de los tejidos se denomina **histología** (Gr. *hístos*, tejido, + *lógos*, estudio). Todas las células de los metazoos forman parte de algún tejido. A veces, las células de un mismo tejido pueden ser de diversos tipos, y ciertos tejidos tienen gran cantidad de materiales extracelulares.

Durante el desarrollo embrionario, las capas germinales se diferencian en cuatro clases de tejidos: epitelial, conjuntivo, muscular y nervioso (Figura 9-7). La lista es sorprendentemente corta, con sólo cuatro tipos básicos, que son capaces de satisfacer los diversos requerimientos de la vida animal.

## Tejido epitelial

Un **epitelio** es una capa celular que tapiza una superficie, externa o interna. Sobre la superficie del tejido, el epitelio forma una cubierta protectora. En el interior, los epitelios tapizan todos los órganos, así como los canales y conductos por los que se transportan diversos materiales y secreciones. Así, los iones y las moléculas deben pasar a través de las células epiteliales al moverse desde y hacia todas las células del organismo. En consecuencia, existe un gran número de moléculas transportadoras situadas en las membranas celulares (Capítulo 3). En muchas superficies, las células epiteliales se modifican para formar glándulas, productoras de moco lubricante o sustancias especializadas, como hormonas o enzimas.

Los epitelios se clasifican de acuerdo con la forma de sus células y el número de capas que presentan. Los epitelios simples (una sola capa de células; Figura 9-8) se encuentran en todos los metazoos, mientras que los epitelios estratificados (varias capas celulares; Figura 9-9) están restringidos casi exclusivamente a los vertebrados. Todos los tipos de epitelios están sustentados por una membrana basal subyacente, que es una condensación de la sustancia fundamental del tejido conjuntivo pero que se secreta tanto por células conjuntivas como epiteliales. Los vasos sanguíneos no penetran nunca en los tejidos epiteliales, por lo que éstos dependen de la difusión de oxígeno y nutrientes desde los tejidos adyacentes.

## Tejido conjuntivo

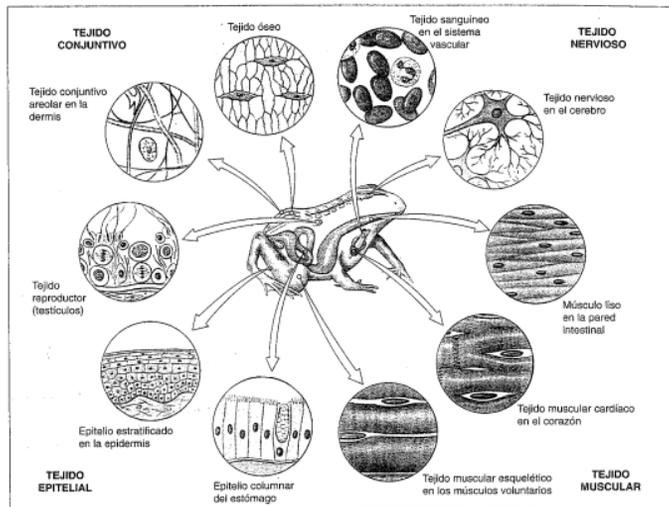
Los tejidos conjuntivos constituyen un grupo de tejidos diverso, con funciones de unión y soporte. Están tan extendidos que si se eliminara todos los restantes tejidos del cuerpo, todavía resultaría patente la forma de éste. El tejido conjuntivo se compone de células relativamente escasas, una gran cantidad de fibras extracelulares y un fluido, conocido como **sustancia fundamental**, en el que se encuentran incluidas estas últimas (el conjunto de ambos se denomina **matriz**). Se distinguen varias formas diferentes de tejido conjuntivo. En los vertebrados existen dos tipos de **tejido conjuntivo propiamente dicho**: el **tejido conjuntivo laxo**, compuesto por fibras y células errantes suspendidas en una sustancia fundamental gelatinosa, y el **tejido conjuntivo denso**, como el de los tendones y ligamentos, compuesto fundamentalmente de fibras estrechamente agrupadas (Figura 9-10). Gran parte del componente fibrilar del tejido conjuntivo está formado por **colágeno** (Gr. *kollos*, goma, + *genos*, origen o ascendencia), un material proteico de gran fortaleza elástica. El colágeno es la proteína más abundante del reino animal, y aparece en el cuerpo allí donde se requieren flexibilidad y resistencia. El tejido conjuntivo de los invertebrados, como el de los vertebrados, consiste en células, fibras y una matriz fundamental, y muestra una gran diversidad de estructuras, desde histologías altamente celulares hasta otras acelulares.

Otros tipos de tejido conjuntivo son la **sangre**, la **linfo**, los **fluidos tisulares** (considerados colectivamente como tejidos vasculares), el **tejido adiposo** (grasa), el **cartilago** y el **hueso**. El tejido vascular está compuesto por células peculiares en una matriz fundamental acuosa, el plasma. En condiciones normales, el tejido vascular carece de fibras. La composición de la sangre se trata en el Capítulo 31.

El **cartilago** es una forma semirígida de tejido conjuntivo, con fibras agrupadas estrechamente y embebidas en una matriz gelatinosa (Figura 9-10). El **hueso** es un tejido conjuntivo que contiene sales de calcio organizadas alrededor de fibras colágenas (Figura 9-10). La estructura del cartilago y del hueso se describe en la sección sobre el esqueleto, en el Capítulo 29.

## Tejido muscular

El músculo es el tejido más común del cuerpo de la mayoría de los animales. Con pocas excepciones, se origina a partir del mesodermo, y su unidad es la célula muscular o **fibra muscular**, especializada en la contracción. A través del microscopio luminoso, el **músculo estriado** presenta bandas transversales alternas, claras y oscuras (Figura 9-11). En los vertebrados se reconocen dos tipos de músculo estriado: el **músculo esquelético** y el **cardíaco**. En



**Figura 9-7**  
Tipos de tejidos en un vertebrado. Se muestra la localización de los tejidos en una rana.

los invertebrados se ha descrito un tercer tipo de músculo estriado, llamado **músculo de estricción oblicua**. El **músculo liso** (o músculo visceral), que carece de las típicas bandas alternas del músculo estriado, se encuentra tanto en los vertebrados como en los invertebrados, aunque se han descrito grandes diferencias entre ellos (Figura 9-11). El citoplasma, no especializado, de los músculos se llama **sarcoplasma**, y los elementos contráctiles del interior de la fibra reciben el nombre de **miofibrillas**. El movimiento muscular se trata en el Capítulo 29.

### Tejido nervioso

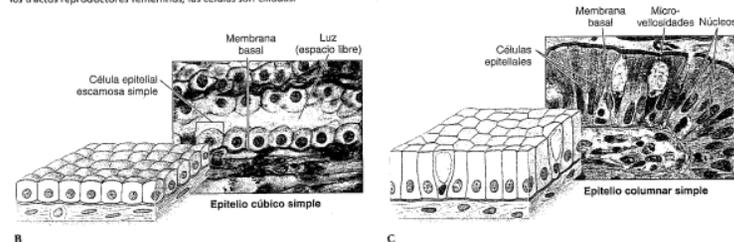
El tejido nervioso está especializado en la recepción de estímulos y en la conducción de impulsos de una parte del cuerpo a otra. Los dos tipos celulares básicos del tejido nervioso son las **neuronas** (Gr. *neuron*), la unidad funcional básica del sistema nervioso, y la **neuroglia** (Gr. *neuro*, + *glia*, *gloma*), una variedad de células no nerviosas que aíslan las membranas neuronales y desempeñan diversas funciones de soporte. La anatomía funcional de una célula nerviosa típica está esquematizada en la Figura 9-12. El funcionamiento del tejido nervioso se trata en el Capítulo 33.

## COMPLEJIDAD Y TAMAÑO CORPORALES

Los grados más complejos en la organización de los metazoos han permitido, y hasta cierto punto han provocado, la evolución de grandes tamaños corporales (Figura 9-13). El gran tamaño tiene diversas consecuencias, tanto físicas como ecológicas, para el organismo. Conforme los animales aumentan de tamaño, la superficie corporal crece mucho más despacio que el volumen corporal. Esto ocurre porque la superficie corporal aumenta con el cuadrado de la longitud ( $\text{longitud}^2$ ), mientras que el volumen (y con él la masa) aumenta con el cubo de la longitud ( $\text{longitud}^3$ ). En otras palabras, un animal grande tiene menos superficie con respecto a su volumen que otro animal con la misma forma pero de menor tamaño. La superficie de un animal grande puede resultar insuficiente para la respiración y la nutrición de células situadas profundamente en el interior del cuerpo. Existen dos posibles soluciones a este problema. Una es plegar o invaginar la superficie corporal, para aumentar su área útil o, como han hecho los platelmintos, aplanar el cuerpo en forma de cinta o de disco de manera que no haya ningún espacio interno lejos de la superficie. Esta solución permite al organismo crecer sin aumentar su complejidad interna. Sin embargo,

### Figura 9-8

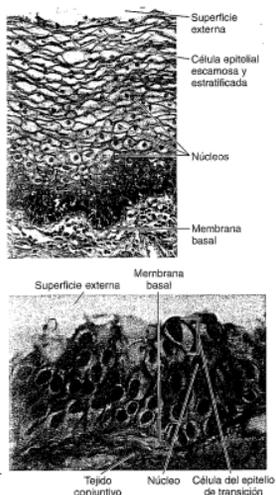
Tipos de epitelio simple. **A. Epitelio escamoso simple**, compuesto por células aplanadas que forman el fino tapizado de capilares sanguíneos, pulmones y otras superficies, en las que permite la difusión pasiva de gases y fluidos tisulares dentro y fuera de tales cavidades. **B. Epitelio cuboidal simple**, compuesto por células bajas de sección cuadrada. Los epitelios cúbicos generalmente limitan pequeñas conductos o tubulos, como los de los riñones y las glándulas salivales, y pueden tener una actividad secretora o de absorción. **C. Epitelio columnar simple**; se parece al epitelio cuboidal, pero las células son más altas y generalmente poseen núcleos alargados. Este tipo de epitelio aparece en superficies con gran capacidad de absorción, como el tracto intestinal de la mayoría de los animales. Las células presentan a menudo salientes digitiformes diminutos, denominados microvelosidades, que aumentan enormemente la superficie de absorción. En ciertos órganos, como en los tractos reproductores femeninos, las células son cilindricas.



la mayoría de los animales grandes han adoptado la segunda solución: el desarrollo de sistemas de transporte interno para acarrear nutrientes, gases y productos de desecho entre las células y el medio externo.

Un mayor tamaño protege al organismo ante cambios ambientales. Proporciona una mayor defensa ante los depredadores y posibilita tácticas ofensivas; también permite una utilización más eficaz de la energía metabólica. Un mamífero grande consume más oxígeno que uno pequeño, pero el coste de mantener la temperatura corporal es menor, por gramo de peso, para el mamífero grande que para el pequeño. Los animales grandes también pueden moverse con menor coste energético que los pequeños. Por ejemplo, un mamífero grande consume más oxígeno al correr que otro de menor tamaño, pero el coste energético de mover 1 g de su cuerpo a lo largo de una distancia determinada es mucho menor para el animal grande que para el pequeño (Figura 9-14). Por todas estas razones, las oportunidades ecológicas de los animales grandes son muy diferentes de las de los pequeños. Las grandes radiaciones adaptativas experimentadas por los taxones de animales de tamaño grande se detallarán más adelante en los capítulos correspondientes.

La tendencia del tamaño corporal a aumentar en las líneas de descendencia se conoce como *ley de Cope del aumento filético*, que recibe su nombre del paleontólogo y naturalista americano del siglo XIX Edward Drinker Cope. Cope se dio cuenta de que los linajes comienzan con pequeños organismos que dan lugar a otros mayores y, finalmente, a formas gigantes. Con frecuencia, estas últimas se extinguen, lo que supone una oportunidad para que nuevos linajes desarrollen a su vez formas cada vez más grandes. La regla de Cope se ajusta a los vertebrados que no vuelan y a muchos grupos de invertebrados, aunque la explicación lamarciana de Cope —los organismos evolucionarían siguiendo un impulso interno para alcanzar un mayor bienestar a través de un mayor tamaño— era absurda. Muchos taxones animales contienen linajes que muestran una miniaturización evolutiva, contradiciendo la ley de Cope, por ejemplo, los insectos.



**Figura 9-9**  
Tipos de epitelio estratificado.

Desde los organismos relativamente simples que constituyeron los comienzos de la vida en la Tierra, la evolución animal ha progresado a lo largo de una secuencia histórica de formas cada vez más complejas. Los órganos se integraron en células, las células en tejidos, los tejidos en órganos y los órganos en sistemas. Mientras que un protozoo lleva a cabo todas las funciones vitales dentro de los límites de una única célula, un animal multicelular evolucionado es un complejo de unidades subordinadas organizadas en niveles sucesivos.

Cada organismo ha heredado un modelo de organización descrito en términos de simetría corporal, número de hojas embrionarias, grado de organización y número de cavidades corporales. La mayoría de los animales presenta simetría bilateral, aunque en algunos grupos aparece simetría esférica o radial. La mayor parte de los animales son trilobásticos y se desarrollan a partir de tres hojas embrionarias, pero los cnidarios y algunas otras formas son diblásticos. Las esponjas carecen de hojas embrionarias y poseen un grado de organización celular, mientras que el resto de animales tiene un grado de organización tisular.

Todos los animales, salvo las esponjas, tienen una cavidad digestiva. En la mayor parte de ellos existe otra cavidad que rodea



Epitelio escamoso estratificado



Epitelio de transición relajado



Epitelio de transición estratido

**Epitelio estratificado escamoso.** Consiste en varias (de dos a muchas) capas de células adaptadas a la protección contra la abrasión mecánica. La capa basal de células sufre continuas mitosis, produciendo nuevas células que son desplazadas hacia la superficie, donde se desprenden y son reemplazadas por nuevas células procedentes de la base. Este tipo de epitelio limita la cavidad oral, el esófago y el canal anal de muchos vertebrados, así como la vagina de los mamíferos.

**Epitelio de transición.** Es un tipo especial de epitelio estratificado, adaptado a sufrir grandes dilataciones o estiramientos. Este tipo de epitelio se encuentra en el tracto urinario y la vejiga de los vertebrados. En su estado relajado parece estar compuesto por cuatro o cinco capas celulares, pero cuando se estira parece tener solamente dos o tres capas de células muy aplanadas.

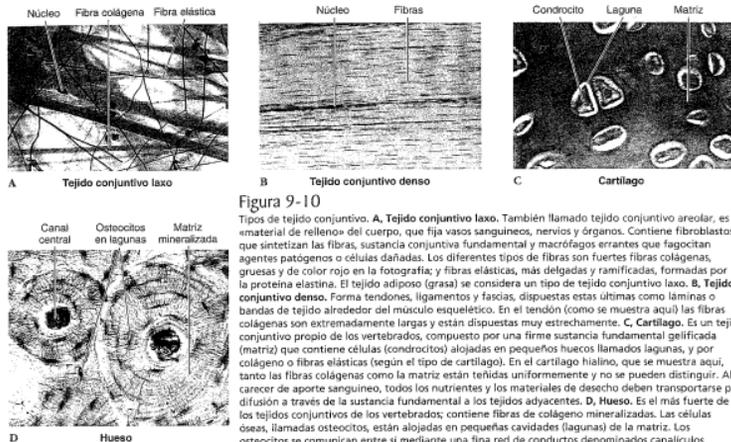


Epitelio de transición estratido

a la anterior. Esta segunda cavidad puede ser un pseudoceloma o celoma. Existen dos sistemas de formación del celoma, la enterocelia y la esquizocelia.

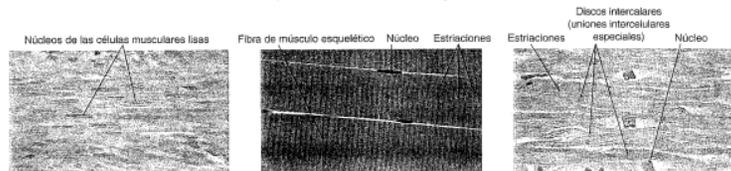
Los animales trilobásticos se dividen en protóstomos y deuterozóstomos, de acuerdo con su particular secuencia de desarrollo. A su vez, los protóstomos se dividen en tofotrocozoos y escliozoos, de acuerdo con caracteres del desarrollo más detallados. El cuerpo de los metazoos está formado por células, la mayoría de las cuales están funcionalmente especializadas, fluidos corporales, divididos en intracelulares y extracelulares; y elementos estructurales extracelulares, fibrosos o amorfos, que desempeñan diversas funciones en el espacio extracelular. Las células de los metazoos se organizan en diversos tejidos, cuyos tipos básicos son el epitelial, el conjuntivo, el muscular y el nervioso. Los tejidos se organizan a su vez en unidades funcionales mayores, denominadas órganos, y por último, los órganos se asocian para formar sistemas.

Una consecuencia del incremento en la complejidad anatómica es un aumento del tamaño corporal, lo que ofrece ciertas ventajas, como una depresión efectiva, un menor coste energético en la locomoción y una mejora de la homeostasis.



**Figura 9-10**

Tipos de tejido conjuntivo. **A, Tejido conjuntivo laxo.** También llamado tejido conjuntivo areolar, es el «material de relleno» del cuerpo, que fija vasos sanguíneos, nervios y órganos. Contiene fibroblastos que sintetizan las fibras, sustancia conjuntiva fundamental y macrófagos erantes que fagocitan agentes patógenos o células dañadas. Los diferentes tipos de fibras son fuertes fibras colágenas, gruesas y de color rojo en la fotografía; y fibras elásticas, más delgadas y ramificadas, formadas por la proteína elastina. El tejido adiposo (grasa) se considera un tipo de tejido conjuntivo laxo. **B, Tejido conjuntivo denso.** Forma tendones, ligamentos y fascias, dispuestas estas últimas como láminas o bandas de tejido alrededor del músculo esquelético. En el tendón (como se muestra aquí) las fibras colágenas son extremadamente largas y están dispuestas muy estrechamente. **C, Cartilago.** Es un tejido conjuntivo propio de los vertebrados, compuesto por una firme sustancia fundamental gelificada (matriz) que contiene células (condroctos) alojadas en pequeños huecos llamados lagunas, y por colágeno o fibras elásticas (según el tipo de cartilago). En el cartilago hialino, que se muestra aquí, tanto las fibras colágenas como la matriz están tejidas uniformemente y no se pueden distinguir. Al carecer de aporte sanguíneo, todos los nutrientes y los materiales de desecho deben transportarse por difusión a través de la sustancia fundamental a los tejidos adyacentes. **D, Hueso.** Es el más fuerte de los tejidos conjuntivos de los vertebrados; contiene fibras de colágeno mineralizadas. Las células óseas, llamadas osteocitos, están alojadas en pequeñas cavidades (lagunas) de la matriz. Los osteocitos se comunican entre sí mediante una fina red de conductos denominados canaliculos. Los vasos sanguíneos, muy abundantes en el hueso, están situados en canales mayores, como los canales centrales. El hueso se remodela continuamente a lo largo de la vida del animal, y puede autorrepararse incluso tras haber sufrido grandes daños.



**Músculo liso.** Es un músculo no estriado que se encuentra tanto en vertebrados como en invertebrados. Las células del músculo liso son tiras o bandas largas, de extremos aguzados, cada una de las cuales contiene un único núcleo. El músculo liso es el tipo más común de los vertebrados, en los que funciona como musculatura de la pared del cuerpo y limita conductos y esfínteres. En los vertebrados, el músculo liso tapiza las paredes de los vasos sanguíneos y rodea órganos internos, como el intestino y el útero. En los invertebrados se conoce como músculo involuntario, porque generalmente su contracción no se produce bajo control consciente.

**Figura 9-11**  
Tipos de tejido muscular.

**Músculo esquelético.** Es un tipo de músculo estriado que se encuentra tanto en vertebrados como en invertebrados. Está compuesto por fibras cilíndricas extremadamente largas, en realidad son células multinucleadas que pueden alcanzar de un extremo a otro el músculo. Observadas con el microscopio lumínico, las células parecen presentar una serie de bandas, llamadas estrías, en sentido transversal. El músculo esquelético se llama también músculo voluntario (en los vertebrados), ya que se contrae cuando es estimulado por los nervios bajo control cerebral consciente.

**Músculo cardíaco.** Es otro tipo de músculo estriado que solamente se encuentra en el corazón de los vertebrados. Las células son mucho más cortas que las del músculo esquelético y tienen un único núcleo por célula. El músculo cardíaco es una red ramificada de fibras en la que las células individuales están conectadas unas con otras mediante complejos de unión llamados discos intercalares. El músculo cardíaco se considera un músculo involuntario debido a que no requiere actividad nerviosa para estimular su contracción. En lugar de ello, la frecuencia cardíaca está controlada por células especializadas como «marcapasos», situadas en el propio corazón. No obstante, los nervios autónomos procedentes del cerebro pueden alterar la actividad de tales células.

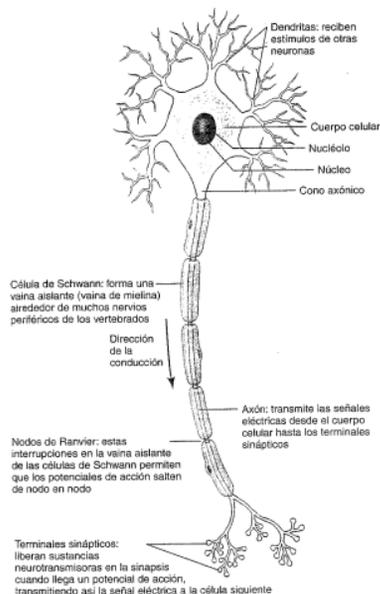


Figura 9-12

Anatomía funcional de una neurona. Del cuerpo celular, o soma, se extienden una o más **dendritas** (Gr. *dendron*, árbol), que reciben impulsos eléctricos desde los receptores u otras células nerviosas, y un único **axón** que transporta impulsos desde el cuerpo neuronal hasta otra célula nerviosa o un órgano efector. El axón recibe a menudo el nombre de **fibra nerviosa**. Los puntos de contacto de unos nervios con otros o con órganos efectores son uniones especializadas denominadas **sinapsis**.

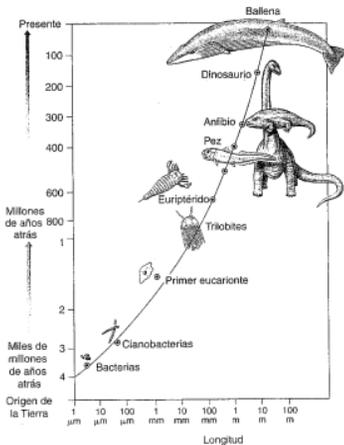


Figura 9-13

Gráfico que muestra la evolución del aumento de tamaño (longitud) en los organismos en diferentes periodos de la vida en la Tierra. Obsérvese que ambas escalas son logarítmicas.

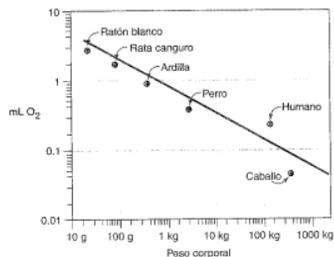


Figura 9-14

Coste neto de la carrera o galope para mamíferos de varios tamaños. Cada punto representa el coste (medido según la tasa de consumo de oxígeno) de mover 1 g de peso corporal a lo largo de 1 km. Este coste disminuye con el aumento de tamaño.

1. Cite los cinco niveles de complejidad en la organización de los organismos y explique cómo cada uno de ellos es más avanzado que el precedente.
2. ¿Puede sugerir por qué durante la evolución de linajes animales independientes ha habido una tendencia hacia el máximo aumento posible del tamaño corporal? ¿Es inevitable que la complejidad también aumente junto con el tamaño? ¿Por qué?
3. ¿Cuál es el significado de los términos *parvencima*-y *astro-* en cuanto a su relación con los órganos corporales?
4. Los fluidos corporales de los metazoos están separados en **compartimentos**. Nombre tales compartimentos y explique cómo difiere esta separación en animales con sistemas circulatorios abiertos y cerrados.
5. ¿Cuáles son los cuatro tipos principales de tejidos en el cuerpo de un metazoó?
6. ¿Cómo podría distinguirse entre un epitelio simple y uno **estratificado**? ¿Qué característica del epitelio **estratificado** podría explicar su presencia tapizando la cavidad bucal, el esófago y la vagina, en vez de un epitelio simple?
7. ¿Cuáles son los tres elementos del tejido conjuntivo? Cite algunos ejemplos de los diferentes tipos de tejido conjuntivo.
8. ¿Cuáles son los tres tipos de músculo que se encuentran en los animales? Explique cómo cada uno de ellos está especializado en distintas funciones.
9. Describa las principales características, estructurales y funcionales, de una neurona.
10. Asigne a cada grupo animal su arquetipo o modelo de organización correspondiente.
 

— Unicelular	a. Nematodos
— Agregado celular	b. Vertebrados
— Saco ciego, acelomado	c. Protozoos
— Tubo-en-un-tubo	d. Platemintos
— Pseudocoelomado	e. Esponjas
— Tubo-en-un-tubo, celomado	f. Anélidos
	g. Nematodos
11. Distinga entre simetría esférica, radial, birradial y bilateral.
12. Utilice los siguientes términos para identificar partes de su propio cuerpo y del de una rana: anterior, posterior, dorsal, ventral, lateral, distal, proximal.
13. ¿Cómo dividirían su cuerpo los planos frontal, sagital y transversal?
14. ¿Qué se entiende por **metamería**? Cite tres filas que la presenten.

Arthur, W. 1997. The origin of animal body plans. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *Explora los procesos genéticos, del desarrollo y de las poblaciones implicados en los aproximadamente 35 modelos de organización que surgieron en el pasado geológico.*

Baguna, J., and M. Ruizet. 2004. The dawn of bilaterian animals: the case of acelomorph flatworms. *Bioessays* 26:1046-1057. *Plantea las hipótesis para la transición entre los planos corporales radiales y bilaterales, y las pruebas que los apoyan.*

Cole, A. G., and B. K. Hall. 2004. The nature and significance of of invertebrate cartilages revisited: distribution and histology of cartilage and cartilage-like tissues within the Metazoa. *Zoology* 107:261-273. *Una discusión sobre estos tejidos, bien escrita y magníficamente ilustrada.*

Kessel, R.G. 1998. Basic medical histology: the biology of cells, tissues and organs. New York, Oxford University Press. *Un manual actual de histología animal.*

Martindale, M. Q., J.R. Finney, and J.Q. Henry. 2002. The Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 24: 358-365. *Examina las etapas embrionarias y la simetría en los celostomos y ctenóforos para reconstruir el origen de los animales de simetría bilateral.*

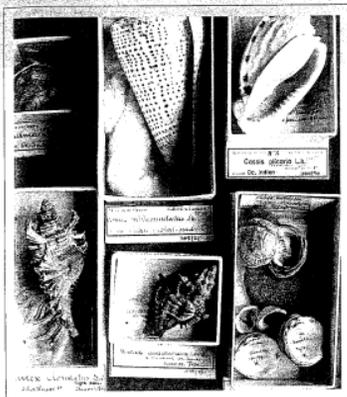
Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanipz14e](http://www.mhhe.com/hickmanipz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

McGowan, C. 1999. A practical guide to invertebrate mechanics. New York, Cambridge University Press. *El autor utiliza muchos ejemplos de su anterior libro, Diatoms to dinosaurs, para describir los principios de biomecánica subyacentes en la anatomía funcional. Incluye experimentos prácticos y ejercicios de laboratorio.*

Royuela, M., B. Frutle, M.I. Arenas, and R. Paniagua. 2000. Characterization of several invertebrate muscle cell types: a comparison with vertebrate muscles. *Microsc. Res. Tech.* 41:107-115. *Examina la ultraestructura de la musculatura lisa, estriada y oblicua para establecer criterios claros de clasificación.*

Weisich, U. and Storch, V. 1976. Comparative animal cytology and histology. London, Sidgwick & Jackson. *Histología comparada, con un buen tratamiento de los invertebrados. Existe una edición española de 1978, publicada por la editorial Omo, Bilbao.*

Willmer, P. 1990. Invertebrate relationships: patterns in animal evolution. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *El Capítulo 2 es una excelente discusión sobre la simetría animal, los patrones de desarrollo, el origen de las cavidades corporales y la segmentación.*



Conchas de moluscos de la colección de Jean Baptiste de Lamarck (1744 - 1829).

# 10

## Taxonomía y filogenia de los animales

### Orden en la diversidad

La evolución ha dado lugar a una enorme diversidad de especies en el reino animal. Los zoólogos han bautizado más de 1.5 millones de especies de animales, y se describen miles más cada año. Algunos zoólogos creen que las especies conocidas hasta hoy solamente constituyen el 20% de la totalidad de animales vivos y nuevos del 1% de todos los que han existido en el pasado.

A pesar de tales cifras, la diversidad animal no carece de límites. Muchas formas de animales no existen en la naturaleza, como se puede ver en los mitos del minotauro y de los caballos alados. La diversidad animal no obedece al azar, sino que tiene un orden definido. Los rasgos característicos del hombre y los del toro nunca aparecen juntos, como lo hacen en el mítico minotauro; ni los cuerpos de los caballos tienen alas de ave, como en el famoso Pegasus. El hombre, el toro, las aves y los caballos son diferentes grupos de animales, aunque comparten algunos caracteres importantes, como la posesión de vértebras y la homeotermita, como los distinguen de formas todavía más alejadas, como insectos o platelmintos.

Todas las culturas humanas clasifican a sus animales familiares de acuerdo con distintos modelos de la diversidad animal. Estas clasificaciones tienen muchos y variados propósitos. En ciertas sociedades, los animales pueden clasificarse de acuerdo con su utilidad o perjuicio para la actividad del hombre; otros pueden agrupar a los animales según sus papeles mitológicos. Los biólogos reúnen a los animales en un sistema de grupos relacionados jerárquicamente unos dentro de otros conforme a las relaciones evolutivas que se derivan de los modelos ordenados según los caracteres homólogos que comparten. Esta clasificación se denomina "sistema natural" porque refleja las relaciones existentes entre los animales zoológico sistemático tiene tres objetivos principales: descubrir todas las especies de animales, reconstruir sus relaciones evolutivas y, por último, reflejar estas relaciones mediante la construcción de un sistema taxonómico.

La teoría de Darwin de la ascendencia común (Capítulos 1 y 6) es el principio básico que guía nuestra búsqueda de un orden para la diversidad animal. La ciencia de la **taxonomía** ("principio o ley de la ordenación") produce un sistema formal para denominar y clasificar a las especies que refleje dicho orden. Los animales que tienen un antecesor común muy reciente comparten muchas características, y quedan agrupados juntos en nuestra clasificación taxonómica. La taxonomía es parte de una ciencia más amplia, la sistemática o biología comparada, que utiliza el estudio de la variación entre las poblaciones animales para intentar comprender sus relaciones evolutivas. Sin embargo, muchas prácticas de la taxonomía son restos relictos de puntos de vista preevolutivos, por lo que el ajuste de nuestro sistema taxonómico para que se adapte a la evolución ha dado lugar a muchos problemas y controversias. La taxonomía ha alcanzado actualmente un punto sorprendentemente activo y controvertido, en el que varios sistemas taxonómicos alternativos compiten para ser adoptados por los científicos. Para alcanzar a comprender esta controversia, se hace necesario revisar primero la historia de la taxonomía animal.

### LINNEO Y LA TAXONOMÍA

El filósofo y hóllogo griego Aristóteles fue el primero en clasificar a los organismos según sus semejanzas estructurales. El florecimiento de la Sistemática en el siglo XVIII culminó con el trabajo de Carolus Linnaeus\* (Figura 10-1), quien nos dotó de nuestro actual esquema de clasificación.

Linneo fue un botánico sueco de la Universidad de Uppsala. Era un hombre dotado de un gran talento para coleccionar y clasificar objetos, especialmente flores. Ideó un amplio sistema de clasificación, tanto para plantas como para animales. Este esquema, publicado en su gran obra *Systema naturae*, usaba la morfología (el estudio comparado de la forma de los organismos) para distribuir los ejemplares en las colecciones. Dividió al reino animal en especies y le dio a cada una un nombre distinto. Agrupó a las especies en géneros, los géneros en órdenes y los órdenes en clases. Al ser su conocimiento



Figura 10-1  
Carolus Linnaeus (1707 - 1778).  
Este retrato fue pintado cuando Linneo tenía 68 años de edad, tres antes de su muerte.

de los animales bastante limitado, sus categorías inferiores, como los géneros, eran muy amplias, e incluían animales con relaciones muy lejanas. Gran parte de su clasificación ha sufrido drásticas alteraciones, pero los principios básicos de su esquema siguen aún vigentes.

El sistema de Linneo para ordenar organismos en una serie ascendente de grupos incluidos unos en otros en sucesión siempre creciente es el **sistema jerárquico** de clasificación. Las categorías principales, o **taxones**, en las que se agrupan los organismos, fueron dotadas de **rango taxonómico** para indicar el grado en que pertenecían a otros grupos. La jerarquía de los rangos taxonómicos se ha ampliado considerablemente desde la época de Linneo (Tabla 10-1).

\*[M. del T.] Se ha respetado aquí la versión latina del nombre del naturalista sueco, tal como aparece en el original inglés y tal como firmaba sus escritos; sin embargo, el lector puede encontrarlo también como Carl von Linné o, más sencillamente, Linneo.

Tabla 10-1

Ejemplos de categorías taxonómicas				
Linnaean Rank	Hombre	Gorila	Rana leopardo	Langosta verde
Reino	Animalia	Animalia	Animalia	Animalia
Filo	Chordata	Chordata	Chordata	Arthropoda
Subfilo	Vertebrata	Vertebrata	Vertebrata	Uniramia
Clase	Mammalia	Mammalia	Amphibia	Insecta
Subclase	Eutheria	Eutheria	—	Pterygota
Orden	Primates	Primates	Anura	Orthoptera
Suborden	Anthropoidea	Anthropoidea	—	Ensifera
Familia	Hominidae	Hominidae	Bufo	Tettigoniidae
Subfamilia	—	—	Bufo	Phanogasterinae
Género	Homo	Gorilla	Rana	Scudderella
Especie	Homo sapiens	Gorilla gorilla	Rana sphenoccephala	Scudderella furcata
Subespecies	—	—	—	Scudderella furcata furcata

El sistema jerárquico de la clasificación aplicado a cuatro especies (el hombre, el gorila, la rana leopardo sureña y la langosta verde americana). Los taxones superiores tienen generalmente más contenido que los de menor nivel, aunque taxones en dos niveles diferentes pueden ser equivalentes en cuanto a contenidos. Las especies estrechamente relacionadas comparten una categoría taxonómica a un nivel más bajo que las especies lejanas. Por ejemplo, el hombre y el gorila se unen a partir del nivel suborden (Anthropoidea); ambos coinciden con la rana leopardo sureña en el nivel subfilo (Vertebrata), pero hay que llegar hasta el nivel reino (Animalia) para encontrar su punto de confluencia con la langosta verde americana. Los rangos linnaeanos obligatorios aparecen en negrita.

Actualmente consta de siete rangos obligados para el reino animal, en serie descendente: reino, filo, clase, orden, familia, género y especie. Todo organismo debe colocarse al menos en siete taxones, uno por cada rango obligado. Los taxónomos tienen la facultad de subdividir aún más estos siete rangos, para reconocer más de siete taxones (superclase, infraclassa, superorden, suborden, etc.) para cualquier grupo de organismos, en total hay más de 30 rangos taxonómicos reconocidos. En grupos muy grandes o complejos, como los peces o los insectos, estos rangos adicionales son necesarios para expresar (distintos grados de divergencia evolutiva. Desgraciadamente, también contribuyen a aumentar la complejidad del sistema.

La introducción de la teoría evolutiva en la taxonomía animal ha cambiado el papel del taxónomo desde la clasificación a la **sistemización**. La clasificación implica la construcción de clases, agrupaciones de organismos que poseen un rasgo común que define a la clase. Los organismos que poseen el carácter esencial son miembros de la clase por definición, y los que no lo poseen quedan excluidos de ella. Como las especies en evolución están siempre sujetas a cambios, la naturaleza estática de las clases las convierte en una base poco adecuada para una taxonomía de los sistemas vivos. La actividad de un taxónomo cuyas agrupaciones de especies representan unidades de descendencia evolutiva común es la sistemización, no la clasificación. Las especies asignadas a un grupo taxonómico incluyen al antecesor común más reciente del grupo y a sus descendientes, y por tanto forman una rama del árbol filogenético de los seres vivos. Las especies de un grupo así formado representan un sistema de ascendencia común, no una clase definida por la posesión de una característica determinada.

Como los rasgos de los organismos se heredan de las especies ancestrales a las descendientes, la variación de los caracteres se utiliza como un sistema de diagnóstico de la ascendencia común, aunque no hay ningún requisito por el que un carácter esencial se mantenga a través del sistema para que se reconozca como un taxón. El papel de los rasgos morfológicos o de otro tipo en la sistemización es por tanto fundamentalmente diferente del que los mismos caracteres tienen en la clasificación. En la clasificación, un taxónomo se pregunta si la especie que tiene que clasificar presenta los rasgos definitorios de una clase taxonómica concreta; en la sistemización, un taxónomo se pregunta si los caracteres de una especie confirman o rechazan la hipótesis de que descende del antecesor común más reciente de un determinado taxón. Por ejemplo, los vertebrados tetrapodos descendientes de un antecesor común que tenía cuatro extremidades, una condición que conservan muchos de sus descendientes, pero no todos. Aunque carecen de miembros, las cecílias (p. 458) y las serpientes (p. 575) son tetrapodos, porque forman parte de este sistema de ascendencia común; los otros rasgos morfológicos y moleculares que las agrupan respectivamente con los actuales anfibios y reptiles.

Aunque la estructura jerárquica de la clasificación lineal se mantiene en la taxonomía actual, los taxones son agrupaciones de especies relacionadas por su ascendencia evolutiva, diagnosticada por compartir caracteres homólogos. Cuando se asciende por la jerarquía taxonómica desde la especie hacia grupos mayores, cada taxón representa a los descendientes de un antecesor común, una rama mayor del árbol de la vida.

El sistema de Linneo para denominar las especies se conoce como **nomenclatura binominal**. Cada especie tiene un nombre latinizado compuesto por dos palabras (por eso se llama binominal al sistema) escritas en letra cursiva (subrayada si están manuscritas o mecanografiadas). La primera palabra es el nombre del **género**,

escrito con inicial mayúscula; la segunda es el **epíteto específico**, exclusivo de la especie dentro del género y escrito con inicial minúscula (Tabla 10-1).

El nombre genérico es siempre un sustantivo, y el epíteto específico es generalmente un adjetivo que debe concordar en género gramatical con el nombre genérico. Por ejemplo, el nombre científico de todos es *Turdus migratorius* (L. turdos, tordo, y *migratorius*, que migra). El epíteto específico nunca aparece aislado; para referirse a una especie debe usarse el nombre completo. Los nombres genéricos deben designar grupos determinados y únicos de organismos; no puede darse el mismo nombre a dos géneros de animales distintos. Sin embargo, se puede utilizar el mismo epíteto específico en géneros diferentes para denotar especies distintas. Por ejemplo, el picanudo de pecho blanco se llama *Sitta carolinensis*. El epíteto específico "carolinensis" aparece también en otros géneros, con el mismo significado de "propio de Carolina", como en *Poecile carolinensis* (gorrión de Carolina) y *Amolus carolinensis* (un lagarto verde). Todos los rasgos por encima de la especie se designan con un nombre de una sola palabra, escritos con inicial mayúscula.

Cuando una especie se divide en subespecies se utiliza una nomenclatura trinomial (véase el ejemplo de la langosta verde, Tabla 10-1, y el ejemplo de la salamandra, Figura 10-2); estas especies se denominan **políticas**. Los nombres genérico, específico y subespecífico se escriben en cursiva (subrayados si son manuscritos o mecanografiados). Una especie política contiene una subespecie cuyo nombre subespecífico es una repetición del epíteto específico y una o más subespecies adicionales de nombres diferentes. Así, para distinguir las variantes geográficas de *Ensatina eschscholtzii*, una subespecie recibe el nombre de *Ensatina eschscholtzii eschscholtzii*, mientras que para las otras seis subespecies se usan distintos nombres subespecíficos (Figura 10-2). Tanto el nombre genérico como el epíteto específico pueden abreviarse como se muestra en la Figura 10-2. El reconocimiento formal de subespecies ha perdido popularidad entre los taxónomos debido a que las fronteras entre subespecies son muy difíciles de precisar. El reconocimiento de subespecies está basado las más de las veces en caracteres superficiales, y no denota una unidad evolutiva real. Cuando estudios posteriores revelan, a menudo, que especies reconocidas como una auténtica especie de hecho, muchos autores piensan que las subespecies de *Ensatina eschscholtzii* son de hecho especies independientes. Por ello, la designación de subespecies debe tomarse como una información provisional, que indica el hecho de que el estatus de las poblaciones necesita de un estudio más detallado.

## EL CONCEPTO DE ESPECIE

En su discusión del libro de Darwin, *El origen de las especies*, en 1859, Thomas Henry Huxley se preguntaba: "En primer lugar, ¿qué es una especie? La pregunta es simple, pero la respuesta correcta es difícil, incluso si recurrimos a aquellos con más conocimientos sobre el particular." Hemos utilizado hasta aquí el término "especie" como si tuviera un significado simple y nada ambiguo, pero desafortunadamente, el comentario de Huxley es tan vigente hoy como lo era hace 150 años. Nuestra idea de la especie se la ha hecho más sofisticada, pero la diversidad de contextos y las diferencias y

desacuerdos que rodean su uso son tan evidentes hoy como lo eran en tiempos de Darwin.

A pesar de las diferencias, muy extendidas, sobre la naturaleza de la especie, los biólogos hacen repetida referencia a ciertos criterios importantes para identificarla. En primer lugar, y la **ascendencia común** es el núcleo de casi todos los conceptos modernos de especie. Los miembros de una especie deben poder rastrear su ascendencia hasta una población ancestral común, aunque no necesariamente hasta un único par de progenitores. Esto significa que las especies son entidades históricas. Un segundo criterio es que la especie debe ser el **más pequeño grupo distinguible** de organismos que comparten rasgos de ascendencia y descendencia. En otro caso sería difícil separar las especies de taxones superiores cuyos miembros también comparten una ascendencia común. Los caracteres morfológicos han tenido tradicionalmente una gran importancia a la hora de identificar a estos grupos, pero también se pueden utilizar rasgos cromosómicos y moleculares. Un tercer criterio importante es el de **comunidad reproductora**. Los miembros de una especie deben formar una comunidad reproductora que excluya a los miembros de otras especies. Para las poblaciones con reproducción sexual, la mezcla resulta crítica para el mantenimiento de una comunidad reproductora. Para los organismos cuya reproducción es estrictamente asexual, la comunidad reproductora implica la ocupación de un hábitat ecológico particular en un lugar determinado, de forma que una población reproductora responda de forma unitaria a las fuerzas evolutivas, como la selección natural y la deriva genética.

Cualquier especie tiene una distribución espacial, que se conoce como su **rango geográfico**; y una distribución temporal, denominada **duración evolutiva**. Las especies difieren mucho entre sí con respecto a ambos conceptos. Las especies con rasgos geográficos muy amplios o distribuidos por todo el globo se denominan **cosmopolitas**, mientras que las que presentan una distribución geográfica muy reducida reciben el calificativo de **endémicas**. Si una especie está restringida a un área muy pequeña en el espacio y en el tiempo, tendremos escasos problemas para reconocerla, y cualquier concepto de especie nos llevará a parecidas conclusiones. De hecho, tenemos pocas dificultades para distinguir las diferentes especies de animales que podemos encontrar en nuestros parques y bosques locales. Sin embargo, si comparamos las poblaciones locales de cada especie con otras situadas a miles de kilómetros, similares a ellas pero no idénticas, puede resultar difícil determinar si constituyen una única especie o bien dos diferentes (Figura 10-2).

A lo largo de la duración evolutiva de una especie, su rango geográfico puede cambiar varias veces. Un rango geográfico puede ser tanto continuo como discontinuo; en este último caso, existen áreas en el rango en las que la especie no está presente. Supongamos que encontramos dos poblaciones similares pero

no idénticas que viven a 500 kilómetros una de otra, sin que existan entre ellas poblaciones relacionadas. ¿Nos encontramos ante una única especie con una distribución disjunta, o bien se trata de especies diferentes aunque muy próximas? Supongamos que estas poblaciones han estado separadas históricamente desde hace 500 000 años. ¿Es este tiempo suficiente como para haber desarrollado comunidades reproductoras independientes, o todavía podemos seguir considerándolas una sola comunidad desde el punto de vista de la reproducción? Las respuestas a tales interrogantes no son precisamente fáciles de encontrar. Muchas de las discrepancias sobre los distintos conceptos de especie están relacionadas con la resolución de estos problemas.

## Concepto tipológico de especie

Antes de Darwin, las especies se consideraban como entidades independientes e inmutables, presentaban características fijas y esenciales (generalmente morfológicas) que representaban un patrón o arquetipo de origen divino. Esta práctica constituye el **concepto tipológico (o morfológico) de especie**. Los científicos reconocían a las especies formalmente mediante la designación de un **ejemplar tipo**,

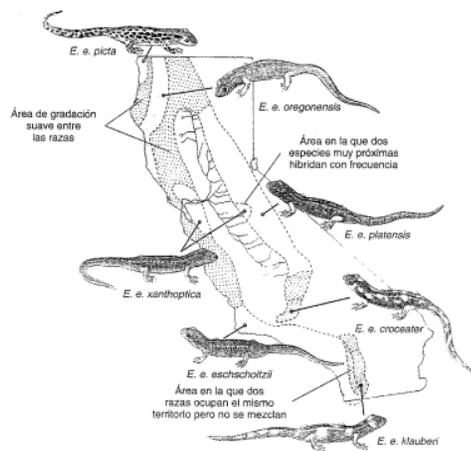


Figura 10-2

Variación geográfica de los patrones de color en las salamandras del género *Ensatina*. La categoría de especies de estas poblaciones ha confundido a los taxónomos durante generaciones, y continúa haciéndolo. Actualmente se reconoce una sola especie (*Ensatina eschscholtzii*) dividida en subespecies, como aparece en la figura. La hibridación es evidente entre las poblaciones más cercanas, pero estudios sobre variaciones proteómicas y de DNA muestran una gran cantidad de divergencia genética entre las distintas poblaciones. Además, las poblaciones de las subespecies *eschscholtzii* y *klauberi* se solapan sin mezclarse.

debidamente etiquetado y depositado en un museo para representar la forma o morfología ideal de la especie (Figura 10-3). Cuando un científico obtiene ejemplares adicionales y quería asignarles su especie correspondiente, consultaba los ejemplares tipo de las especies ya descritas; si los nuevos ejemplares poseían las características esenciales de un determinado ejemplar tipo, se les asignaba esa especie. Las diferencias menores se consideraban como imperfecciones accidentales, mientras que si existían variaciones importantes con respecto a los tipos conocidos, el científico podía optar por describir una nueva especie, designando su propio ejemplar tipo. De esta forma, el mundo vivo quedaba clasificado en especies.

Los evolucionistas descartaron el concepto tipológico de especie, aunque algunas tradiciones todavía persisten. Los científicos aún nombran a las especies mediante la descripción de ejemplares tipo depositados en los museos, y el ejemplar tipo es formalmente el portador del nombre de la especie. Igualmente, la morfología del organismo es todavía importante para reconocer a las especies; sin embargo, las especies ya no se consideran como clases definidas por la posesión de ciertos caracteres morfológicos. La base del concepto evolutivo del mundo es que las especies son entidades históricas cuyas propiedades están siempre sujetas a cambios. La variedad que se observa entre los organismos de una misma especie no es el resultado de manifestaciones más o menos imperfectas de un "tipo" esencial; el tipo en sí no es presente en la especie. En el mejor de los casos, el tipo corresponde a una forma media, en el sentido estadístico, que cambiará conforme la selección natural vaya actuando sobre la variedad de la especie a lo largo del tiempo. El ejemplar tipo únicamente sirve como guía de los rasgos morfológicos generales que podemos esperar encontrar en esa especie tal como la conocemos hoy en día.

La persona que describe por primera vez un ejemplar tipo y publica el nombre de una especie se denomina "autoridad". El nombre de esta persona y la fecha de la publicación se escriben muy frecuentemente a continuación del nombre de la especie. Así, *Diadelpis marsupialis* Linnaeus, 1758, nos indica que Linneo fue la primera persona en publicar el nombre de la zarigüeya. A veces, el estatus genérico de una especie se revisa con posterioridad a su descripción inicial; en tal caso, el nombre de la autoridad aparece entre paréntesis. El varano del Nilo se designa como *Varanus niloticus* (Linnaeus, 1766) porque la especie fue primeramente denominada por Linneo como *Lacerta nilotica*, y posteriormente encuadrada en un género distinto.

## Concepto biológico de especie

El concepto de especie inspirado en la teoría evolutiva de Darwin que se ha extendido más en la actualidad es el **concepto biológico de especie**, formulado por Theodosius Dobzhansky y Ernst Mayr. Este concepto tomó cuerpo durante las décadas de 1930 y 1940, en un período de síntesis evolutiva a partir de ideas anteriores, y ha sido perfeccionado y retocado varias veces desde entonces. En 1982, Mayr estableció el concepto biológico de especie como sigue: "Una especie es una comunidad reproductora de poblaciones (asíada de otras desde el punto de vista de la reproducción) que ocupa un nicho específico en la naturaleza." Hay que subrayar que aquí la especie se identifica de acuerdo con las propiedades reproductoras de las poblaciones y no según los caracteres específicos del organismo.



Figura 10-3

Ejemplares de aves en la Smithsonian Institution (Washington D.C.), algunos de los cuales fueron capturados originalmente por John A. Audubon, Theodore Roosevelt, John Gould y Charles Darwin.

Una especie es una **población reproductora** de individuos que tienen una ascendencia común y comparten caracteres de variación gradual. El estudio de la variedad poblacional en cuanto a morfología, estructura cromosómica y rasgos genéticos moleculares será de gran ayuda para evaluar los límites de las poblaciones reproductoras en la naturaleza. El criterio del "nicho" (Capítulo 38) reconoce que los miembros de una comunidad reproductora tienen también propiedades ecológicas comunes.

Ya que una comunidad reproductora debe mantener una cohesión genética, podemos esperar que la variación entre los organismos sea relativamente suave y continua dentro de cada especie, y discontinua o brusca entre especies distintas. Aunque la especie biológica se basa en las propiedades reproductoras de las poblaciones antes que en sus caracteres morfológicos, no obstante la morfología puede ayudarnos a distinguir especies. A veces, la categoría de especie debe evaluarse directamente, mediante cruzamientos experimentales. Sin embargo, esto sólo es posible en una minoría de los casos, y nuestras decisiones sobre la asignación de especies generalmente se llevan a cabo mediante el estudio de la variación de los caracteres. La variación en los caracteres moleculares es muy útil para identificar fronteras geográficas de comunidades reproductoras. Los estudios moleculares han revelado la presencia de **especies hermanas** o criplicas (p. 119), que son de morfología demasiado semejante como para distinguirlas como especies independientes basándose únicamente en los rasgos morfológicos.

El concepto biológico de especie ha sido fuertemente criticado debido a los diversos problemas que presenta. En primer lugar, el concepto carece de una dimensión temporal explícita. Proporciona los medios para diagnosticar el estatus de especie en poblaciones contemporáneas, pero no ofrece poca ayuda con respecto al estatus de poblaciones ancestrales en relación con sus descendientes evolutivos. Los defensores del concepto biológico de especie se niegan a menudo en desacuerdo sobre el grado de aislamiento reproductor necesario para considerar a dos poblaciones como especies independientes, lo que pone de manifiesto cierta ambigüedad en el concepto. Por ejemplo, si existe una hibridación limitada entre dos poblaciones en un área geográfica reducida, ¿debemos considerarnos como una única especie a pesar de las diferencias evolutivas entre ellas? Otro problema es que como el concepto biológico de especie pone énfasis en la reproducción como el criterio para

reconocer a una comunidad, niega la existencia de la especie en grupos de organismos que sólo se reproducen asexualmente. De cualquier forma, es práctica común en Sistemática describir especies en todos los grupos de organismos, independientemente de su forma de reproducción, sexual o asexual.

## El concepto evolutivo de especie

La dimensión temporal descrita anteriormente plantea problemas obvios al concepto biológico de especie. ¿Cómo podemos asignar ejemplares fósiles a especies actuales? Si seguimos una estirpe hacia atrás en el tiempo hasta dónde podemos ir antes de encontrar el límite de la especie? Si pudiéramos seguir una línea genealógica ininterrumpida en el tiempo hasta el punto en el que dos especies hermanas convergen en su ancestro común, ¿deberíamos haber cruzado en algún punto al menos un límite específico. Sin embargo, sería muy difícil decidir dónde trazar una frontera precisa entre las dos especies.

Para enfrentarse a este problema, Simpson propuso en la década de 1940 el **concepto evolutivo de especie**, al añadir una dimensión evolutiva temporal al concepto biológico de especie. Este concepto persiste hoy en día en una versión modificada. Una definición actual de la especie evolutiva es la siguiente: "un único linaje de poblaciones ancestro-descendiente que mantiene su identidad frente a otros linajes y que posee sus propias tendencias evolutivas y su destino histórico." Nótese que el criterio de la ascendencia común se mantiene aquí al exigir un linaje con una identidad histórica propia. La cohesión reproductora es el medio por el que una especie mantiene su identidad separada de otros linajes semejantes y persigue un destino evolutivo independiente del de otras especies. El mismo tipo de caracteres diagnósticos discutidos para el concepto biológico de especie serán de importancia para las especies evolutivas, aunque en la mayoría de los casos, y tratándose de fósiles, solamente serán accesibles los caracteres morfológicos. A diferencia del concepto biológico de especie, el concepto evolutivo puede aplicarse a animales con reproducción tanto sexual como asexual. En tanto un linaje en evolución mantenga la continuidad de sus caracteres diagnósticos, podrá ser reconocido como una especie. Los cambios bruscos en los rasgos característicos marcarán los límites de especies diferentes en el tiempo evolutivo.

## El concepto filogenético de especie

Por último, presentaremos aquí el **concepto filogenético de especie**. Según este concepto, la especie se define como un grupo irreducible (basal) de organismos, diagnósticamente distinguible de otros grupos semejantes y dentro del cual existe un patrón parental de ascendencia y descendencia. Este concepto pone énfasis en el criterio de la ascendencia común, y cubre tanto a los grupos de reproducción sexual como a los de reproducción asexual.

La especie filogenética es un único linaje principal sin ramificaciones detectables. En la práctica la principal diferencia entre los conceptos de especie evolutiva y especie filogenética es que este último hace hincapié en el reconocimiento como especie independiente de los más pequeños grupos de organismos que hayan experimentado un cambio evolutivo. El concepto evolutivo de especie agruparía en una única especie a poblaciones geográficamente disjuntas que muestren ciertas divergencias genéticas pero que se consideren similares en cuanto a sus "tendencias evolutivas". Por el contrario, el concepto filogenético de especie las consideraría

especies distintas. En general, se describiría un mayor número de especies utilizando el concepto filogenético de especie que usando cualquier otro, por lo que muchos taxónomos lo consideran poco práctico. Sin embargo, si se sigue estrictamente la sistemática cladista (p. 209), el concepto filogenético de especie es ideal, porque solamente este punto de vista genera unidades estrictamente monofiléticas en el nivel de especie.

El concepto filogenético de especie no contempla, intencionalmente, detalles del proceso evolutivo, y nos proporcionará un criterio que nos permita describir especies sin que sea necesario llevar a cabo estudios detallados sobre los procesos evolutivos. No obstante, los partidarios del concepto filogenético de especie no desprecian la importancia del estudio de los procesos evolutivos. Por el contrario, opinan que el primer paso en el estudio de estos procesos es tener una visión clara de la historia de la vida. Esto significa reconstruir el patrón de ascendencia común con el máximo detalle posible, comenzando con las unidades taxonómicas más pequeñas que presenten una historia de ascendencia común distinta a la de otras unidades semejantes.

## Dinamismo de los conceptos de especie

Las actuales discrepancias entre los distintos conceptos de especie no deben desanimar a nadie. Allí donde un campo de investigación científica entra en una fase de crecimiento dinámico, los viejos conceptos deben revisarse para ser perfeccionados o, en su caso, reemplazados por otros nuevos y más avanzados. El activo debate que se mantiene dentro de la sistemática demuestra que ésta ha adquirido una importancia sin precedentes en la biología. Al igual que la época de Thomas Henry Huxley fue un tiempo de grandes avances para la biología, hoy en día estamos viviendo un proceso semejante. Ambos períodos están marcados por reconsideraciones fundamentales sobre el concepto de especie. No podemos predecir qué concepto de especie será el que predomine dentro de diez años. Los investigadores cuyo interés son las ramificaciones de los linajes evolutivos, la evolución de barreras reproductoras entre poblaciones (p. 118), o las propiedades ecológicas de las especies pueden mostrarse favorables a distintos conceptos de especie. Sin embargo, las discrepancias entre los conceptos actuales nos conducen indefectiblemente al futuro. En muchos casos, los distintos conceptos pueden coincidir en la situación de las fronteras entre especies, y los desacuerdos pueden identificar casos particularmente interesantes de la actividad de la evolución. Para los que se asoman al estudio de la Zoología, la comprensión de los puntos de vista conflictivos es mucho más importante que aprender y adoptar un único concepto de especie.

## El código de barras del DNA

La **codificación de barras del DNA** es una técnica para identificar organismos y especies utilizando la información contenida en la secuencia de un gen estándar, presente en todos los animales. El gen mitocondrial que codifica la subunidad 1 de la citocromo c oxidasa (COI), que contiene unos 650 pares de bases de nucleótidos, es una región de "código de barras" estándar para los animales. Las secuencias de COI generalmente varían entre individuos de la misma especie, pero no mucho, de forma que la variación intraspecífica es mucho menor que las diferencias entre especies distintas. La codificación de barras del DNA se aplica a ejemplares de la naturaleza

tomando muestras de sangre o de otro tejido fácilmente obtenible. El método es también útil para ejemplares de museos, zoológicos, acuarios y colecciones de tejidos congelados. Las secuencias de DNA de tales fuentes se comparan con las "bibliotecas" públicas de identificadores de especies para asignar los ejemplares a especies conocidas. La codificación de barras de DNA no resuelve las controversias sobre el uso de los diferentes conceptos de especie, pero a veces permite identificar el origen de un ejemplar concreto en una determinada población local, lo que constituye una valiosa información con independencia del estatus de especie que un taxónomo asigne a dicha población.

## CARACTERES TAXONÓMICOS Y RECONSTRUCCIÓN FILOGENÉTICA

El principal objetivo de la sistemática es reconstruir el árbol evolutivo, o **filogenia**, que relaciona entre sí a todas las especies, actuales y extintas. Esto se lleva a cabo estudiando los rasgos de los organismos, formalmente denominados **caracteres**, que varían entre las especies. Un carácter es cualquier rasgo o cualidad que los taxónomos utilizan para estudiar la variación en y entre las especies. Los taxónomos eligen los caracteres observando patrones de similitud entre los organismos tanto en sus rasgos morfológicos como en los cromosómicos y los moleculares (p. 206), y, con menor frecuencia, en los ecológicos o del comportamiento. El análisis filogenético depende del hallazgo en los organismos de rasgos comparados que se han heredado de un antecesor común. La semejanza de caracteres que resulta de la ascendencia común se denomina **homología** (Capítulo 6). Sin embargo, el parecido no siempre refleja un origen común. La evolución independiente de caracteres similares en linajes independientes da lugar a patrones de semejanza entre organismos que no reflejan una ascendencia común, lo que complica el trabajo de los taxónomos. La similitud de caracteres que no implica un origen común se llama semejanza no homóloga u **homoplasia**. La endotermita de las aves y de los mamíferos es un ejemplo de homoplasia; este rasgo apareció de forma independiente en los linajes ancestrales de aves y mamíferos. La variación en otros caracteres muestra que las aves y los mamíferos no son parientes cercanos (p. 499). Como ejemplo de homoplasia molecular véase la interpretación del carácter 41 (p. 211) en el ensayo "Filogenia a partir de secuencias de DNA".

### Utilización de la variación en los caracteres para reconstruir la filogenia

Para reconstruir la filogenia de un grupo mediante la observación de caracteres que varían entre sus miembros, el primer paso es determinar cuál de las variantes que presenta cada carácter estaba presente en el antecesor común de todo el grupo. Este estado del carácter es **ancestral** para el grupo en conjunto. Suponemos entonces que el resto de las formas del carácter evolucionaron más tarde en el grupo, y son los que denominamos **estados derivados**. Determinar la **polaridad** de un carácter significa identificar cuál de los estados en estudio es ancestral y cuál o cuáles son derivados. Por ejemplo, si consideramos como un carácter la dentición de los vertebrados amnióticos (reptiles, aves y mamíferos), la presencia y la ausencia de dientes en las mandíbulas constituyen dos estados diferentes de dicho carácter. Los dientes no existen en las aves, pero están presen-

tes en los otros amniotas. Para evaluar la polaridad de este carácter debemos determinar qué estado del mismo, presencia o ausencia de dientes, apareció en el antecesor común más reciente de los amniotas, y qué estado se derivó subsiguientemente en el grupo.

El método que utilizamos para determinar la polaridad de la variación de un carácter se denomina **comparación con un grupo externo**. Se acude a otro grupo de organismos, bautizado como **grupo externo**, filogenéticamente cercano pero no incluido en el grupo en estudio. Podemos deducir que cualquier estado de un carácter que encontremos tanto en el grupo en estudio como en el grupo externo es ancestral para el grupo problema. Los anfibios y los diferentes grupos de peces óseos constituyen grupos externos adecuados para estudiar la variación de la dentición en los amniotas. Los anfibios y los peces óseos presentan generalmente dientes; por tanto, deducimos que la presencia de dientes es ancestral en los amniotas, y su ausencia, un carácter derivado. La polaridad de este carácter indica que los dientes se perdieron en la línea ancestral de las aves modernas. La polaridad de los caracteres se evalúa con mayor eficacia cuando se utilizan varios grupos externos. Todos los estados del carácter presentes en el grupo en estudio que no aparecen en grupos externos adecuados se consideran derivados.

Los organismos o especies que se comparan estados derivados de un carácter constituyen subconjuntos internos del grupo denominados **clados** (Gr. *klados*, rama). Un carácter derivado, compartido por los miembros de un clado, recibe formalmente el nombre de **sinapomorfia** (Gr. *synapsis*, unir, *juntar*, + *morphé*, forma). Los taxónomos utilizan las sinapomorfias para poner de manifiesto que un determinado conjunto de organismos constituye un clado. En los amniotas, la ausencia de dientes y la presencia de plumas son sinapomorfias que identifican a las aves como un clado. Un clado corresponde a una unidad de ascendencia evolutiva común; incluye a todos los descendientes de un determinado linaje ancestral. El esquema constituido por los estados derivados de todos los caracteres en nuestro grupo de estudio adoptará una disposición **no jerárquica**, en la que unos clados estarán incluidos en otros. Incluso el objeto debe ser la correcta identificación de todos los clados sucesivamente alojados unos dentro de otros en nuestro grupo de estudio. Así tendríamos un esquema completo de las relaciones de ascendencia común en el conjunto.

Los estados de caracteres ancestrales para un taxón se califican de **plesiomórficos**, y si son compartidos por varios organismos reciben el nombre de **plesiomorfias**. Sin embargo, y a diferencia de las sinapomorfias, las plesiomorfias no proporcionan información útil sobre la jerarquía de inclusión de unos clados en otros. En el ejemplo utilizado más arriba, encontraríamos que la presencia de dientes en las mandíbulas era plesiomórfica para los amniotas. Si agrupamos juntos a los mamíferos y los reptiles, que poseen dientes, para excluir a las aves, no obtenemos un clado válido. Las aves también descienden del antecesor común de reptiles y mamíferos, y deben quedar incluidas en cualquier clado en el que se encuentren los reptiles y los mamíferos. Por consiguiente, la incorrecta determinación de la polaridad de los caracteres puede producir errores en la deducción filogenética. Sin embargo, es importante hacer notar que estados de un carácter que son plesiomórficos en un nivel taxonómico pueden ser sinapomorfias en un nivel superior. Por ejemplo, la presencia de mandíbulas con dientes es una sinapomorfia de los vertebrados gnatoostomados (p. 511), un grupo que incluye a los amniotas más los anfibios, los peces óseos y los peces cartilaginosos, aunque los dientes se han perdido en las aves y en algunos otros gnatoostomados. Podemos entonces redefinir el objeto del análisis filogenético como la búsqueda del nivel taxonómico adecuado en el que determinado

estado de un carácter es una sinapomorfia. Tal estado del carácter se puede utilizar a este nivel para identificar un clado.

Esta jerarquía de clados se representa mediante diagramas o esquemas ramificados, denominados **cladogramas** (Figura 10-4; véase también la Figura 6-16). Los taxónomos hacen muchas veces una distinción técnica entre cladograma y **árbol filogenético**. Las ramas del cladograma son solamente un instrumento formal para indicar la jerarquía de unos clados con respecto a otros. El cladograma no es equivalente a un árbol filogenético, cuyas ramas representan linajes reales que existieron en el pasado evolutivo. Para llegar a obtener un árbol filogenético debemos añadir al cladograma información adicional importante sobre los antecesores, la duración de las líneas evolutivas o la cantidad de cambio evolutivo que se ha producido en ellas. No obstante, el cladograma se usa muchas veces como una primera aproximación a la estructura ramificada del correspondiente árbol filogenético.

### Fuentes de información filogenética

Los caracteres que se utilizan para construir cladogramas se encuentran en la morfología (incluida la embriología), la citología y la bioquímica comparada. La **morfología comparada** estudia las distintas formas y tamaños de las estructuras de los organismos animales, incluidos su origen y desarrollo. Se utilizan caracteres tanto anacro-



Figura 10-4

El cladograma como jerarquía de taxones incluidos unos dentro de otros. El anfibio es el grupo externo, y el grupo en estudio comprende cuatro vertebrados (carpa, lagarto, caballo y mono). Para generar este cladograma simple se han utilizado cuatro caracteres que varían entre los vertebrados: la presencia o ausencia de cuatro extremidades, huevos amnióticos, pelo y glándulas mamarias. Para todos estos caracteres, la ausencia es el estado ancestral en los vertebrados, porque ésta es la condición que aparece en el grupo externo, el anfibio; para cada carácter, la presencia es el estado derivado en los vertebrados. Como comparten la posición de cuatro extremidades y de huevos amnióticos, como sinapomorfias, el lagarto, el caballo y el mono forman un clado pariente de la carpa. Este clado se subdivide posteriormente por dos sinapomorfias (la presencia de pelo y de glándulas mamarias), que reúnen al caballo y al mono frente al lagarto. Sabemos, por comparación con animales aún más alejados, que la presencia de vértebras y mandíbulas constituyen sinapomorfias de los vertebrados, por lo que el anfibio, que carece de tales caracteres, queda fuera del clado de los vertebrados.

cópicos como microscópicos, lo que incluye los detalles de la estructura celular puestas de manifiesto por la histología. Como veremos en los Capítulos 23 a 28, las variables estructuras de los huesos del cráneo, de las extremidades y del tegumento (escamas, pelo, plumas) son particularmente importantes para la reconstrucción de la filogenia de los vertebrados. La morfología bioquímica se basa tanto en ejemplares vivos como en fósiles. La **bioquímica comparada** utiliza las secuencias de aminoácidos en las proteínas y las secuencias de nucleótidos en los ácidos nucleicos (Capítulo 5) para identificar caracteres variables y construir cladogramas (Figura 10-5). La secuenciación directa del DNA se aplica ya regularmente en los estudios filogenéticos; sin embargo, la comparación de secuencias proteicas es generalmente indirecta, e implica el uso de métodos inmunológicos o la utilización de aloenzimas (Figura 6-31), o incluso su deducción a partir de secuencias de DNA en los genes que codifican tales proteínas. Estudios recientes han demostrado que bio-

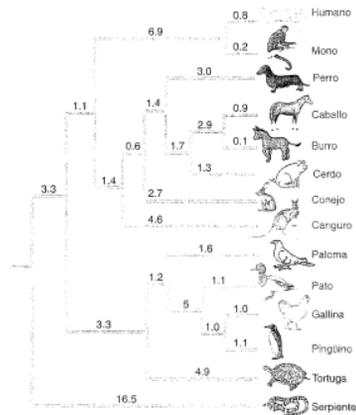


Figura 10-5

Árbol filogenético de algunos amniotas representativos basado en supuestas sustituciones de bases en el gen que codifica el citocromo c, una proteína respiratoria. Los números de las ramificaciones corresponden al número estimado de cambios mutacionales producidos en este gen a lo largo de la evolución de las distintas líneas. La publicación de este árbol por Fitch y Margolish en 1967 tuvo influencia al convencer a los sistemáticos de que las secuencias moleculares contenían información filogenética. Los trabajos subsiguientes confirman algunas hipótesis, incluido el monofiletismo de los mamíferos (azul) y las aves (rojo), mientras que rechazan otras; el canguro, por ejemplo, debería cuajar fuera de la rama que contiene al resto de los mamíferos estudiados.

química comparada puede aplicarse incluso a ciertos fósiles\*. La **citología comparada** se vale de las variaciones en número, forma y tamaño de los cromosomas y sus fragmentos (véase el Capítulo 3 y la p. 114) para obtener caracteres útiles para la construcción de cladogramas. La citología comparada utiliza casi exclusivamente especies vivas, no fósiles.

Para añadir una escala temporal, necesaria si queremos construir un árbol filogenético, es preciso consultar el registro fósil. Podemos buscar en los fósiles la primera aparición de caracteres morfológicos derivados para estimar los orígenes evolutivos de los clados que se distinguen por esos caracteres. La edad de un fósil que presente los caracteres derivados de un clado concreto puede determinarse mediante datación radiactiva (p. 109). En la Figura 25-3, p. 547, aparece un ejemplo de árbol filogenético construido mediante esta metodología.

También podemos utilizar datos de la bioquímica comparada para estimar las edades de diferentes linajes de un árbol filogenético. Algunas secuencias de DNA y proteínas muestran tasas de divergencia casi lineales a lo largo del tiempo evolutivo; por lo tanto, la edad del antecesor común más reciente de las dos especies es proporcional a las diferencias establecidas entre sus secuencias de proteínas o DNA. Podemos calibrar la evolución de las secuencias de estos polímeros midiendo su divergencia en especies cuyo antecesor común más reciente se ha datado mediante el registro fósil. Podemos entonces utilizar estas moléculas para estimar las edades de otras ramificaciones del árbol filogenético.

## TEORÍAS TAXONÓMICAS

Una teoría taxonómica establece los principios que rigen el reconocimiento y la jerarquización de grupos taxonómicos. Actualmente

\*UL del 7). La secuenciación de DNA fósil y su posterior manipulación genética es la idea básica que sirve de punto de partida a la novela "parque jurásico", de Michael Crichton, llevada al cine por S. Spielberg.

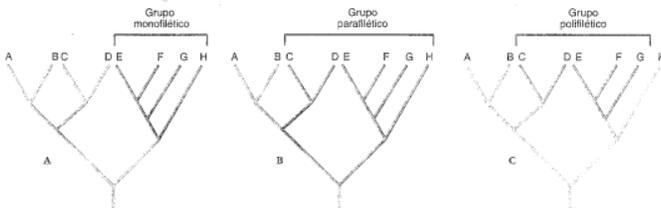


Figura 10-6

Relaciones entre la filogenia y los grupos taxonómicos, ejemplificada con la filogenia hipotética de ocho especies (A-H). A, **Monofiletismo**, un grupo monofilético contiene al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo y a todos sus descendientes. B, **Parafiletismo**, un grupo parafilético contiene al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo, pero no a todos sus descendientes. C, **Polifiletismo**, un grupo polifilético no contiene al antecesor común más reciente de todos sus miembros, lo que implica que el grupo tiene al menos dos orígenes filogenéticos independientes.

hay dos teorías taxonómicas populares o extendidas: (1) la taxonomía evolutiva tradicional y (2) la sistemática filogenética (cladística o cladismo). Ambas están basadas en principios evolutivos; sin embargo, vamos a ver cómo estas dos teorías difieren en la forma de utilización de los principios evolutivos. Estas diferencias tienen implicaciones importantes a la hora de investigar los procesos de la evolución.

La relación entre un grupo taxonómico y su correspondiente árbol filogenético o cladograma es importante para ambas teorías. Esta relación puede tomar tres formas: **monofiletismo**, **parafiletismo** y **polifiletismo** (Figura 10-6). Un taxón es monofilético si incluye al antecesor común más reciente del grupo y a todos los descendientes de tal antecesor (Figura 10-6A). Un taxón es parafilético si contiene al antecesor común más reciente de un grupo y a algunos, pero no todos, de sus descendientes (Figura 10-6B). Un taxón es polifilético si no incluye al antecesor común más reciente de todos los miembros del grupo; esto significa que el grupo ha tenido al menos dos orígenes evolutivos independientes, lo que a su vez implica la evolución independiente de características similares (Figura 10-6C). Tanto la taxonomía evolutiva como el cladismo solamente aceptan taxones monofiléticos, excluyendo a los grupos polifiléticos de sus clasificaciones. Sin embargo, difieren en la aceptación de agrupaciones parafiléticas, lo que conlleva implicaciones evolutivas importantes.

### Taxonómica evolutiva tradicional

La **taxonomía evolutiva** tradicional incorpora dos principios evolutivos diferentes para reconocer y jerarquizar taxones superiores: (1) la ascendencia común y (2) la cantidad de adaptación evolutiva, como queda reflejado en un árbol filogenético. Los taxones deben tener un único origen evolutivo y deben mostrar características adaptativas exclusivas.

El paleontólogo especializado en mamíferos George Gaylord Simpson (Figura 10-7) y Ernst Mayr (Figura 6-19) han tenido una gran influencia al desarrollar y formalizar la metodología de la taxonomía evolutiva. De acuerdo con Simpson y Mayr, una determinada



Figura 10-7

George Gaylord Simpson (1902-1984), formulador de los principios de la taxonomía evolutiva.

rama de un árbol evolutivo recibe la consideración de un taxón superior si representa una **zona adaptativa**. Simpson describe una zona adaptativa como "una reacción característica y una mutua relación entre el organismo y el entorno, un modo de vida y no un lugar donde se desarrolla la vida". Al introducir una nueva zona adaptativa mediante un cambio básico en la estructura del organismo, una población en evolución puede utilizar los recursos ambientales de forma completamente distinta.

Un taxón que representa una zona adaptativa concreta recibe el nombre de **grado**. Simpson cita el ejemplo de los pingüinos como una zona adaptativa bien delimitada entre las aves. El linaje ancestral inmediato a todos los pingüinos sufrió cambios fundamentales en la forma del cuerpo y de las alas para permitir el paso de la locomoción aérea a la acuática (Figura 10-8). Las aves acuáticas que pueden volar tanto en el aire como bajo el agua ocupan de algún modo una posición intermedia en hábitat, morfología y conducta entre las zonas adaptativas aérea y acuática. Por supuesto, las obvias modificaciones de las alas y la forma corporal de los pingüinos para la natación representan un nuevo grado de organización. Por lo tanto, los pingüinos se reconocen como un taxón bien definido dentro de las aves, la familia Spheniscidae. Cuanto más extensa sea la zona adaptativa ocupada por un grupo de organismos, mayor será el rango del taxón correspondiente.

Los taxones evolutivos pueden ser monofiléticos o parafiléticos. El reconocimiento de taxones parafiléticos requiere, sin embargo, la distorsión de los patrones de ascendencia común. Una clasificación según la taxonomía evolutiva de los primates antropoides constituye un buen ejemplo (Figura 10-9). Esta clasificación sitúa al hombre (género *Homo*) y sus

inmediatos antecesores fósiles en la familia Homínida, mientras que chimpancés (género *Pan*), gorilas (género *Gorilla*) y orangutanes (género *Pongo*) quedan ubicados en la familia Pongidae. Sin embargo, los géneros de póngidos *Pan* y *Gorilla* comparten con el hombre un antecesor común más reciente que con el restante género de póngidos, *Pongo*. Esto convierte a la familia Pongidae en parafilética, ya que no incluye al género humano, también descendiente del ancestro común de todos los póngidos (Figura 10-9). Los taxones evolutivos reconocen, no obstante, a los géneros de póngidos como un único grado, con nivel de familia, de primates herbívoros y arborícolas con capacidad mental limitada; en otras palabras, tienen la misma zona adaptativa con nivel de familia. El hombre es un primate omnívoro y terrestre con atributos mentales y culturales muy amplios, por lo que tiene una zona adaptativa propia con nivel de familia. Desgraciadamente, si queremos que nuestros taxones constituyan zonas adaptativas, podemos comprometer la intención de presentar eficazmente la ascendencia común.

Se ha desafiado a la taxonomía evolutiva tradicional desde dos posiciones opuestas. Una de ellas establece que, ya que puede ser muy difícil obtener o construir árboles filogenéticos, resulta poco práctico basar nuestro sistema taxonómico en la ascendencia común y la evolución adaptativa. Se nos dice que nuestra taxonomía debería basarse en algo más fácilmente medible, la semejanza general de los organismos, evaluada sin referencia o auxilio de la filogenia. Este principio se conoce como **taxonomía fenética**. La taxonomía fenética no ha tenido un fuerte impulso en la clasificación animal, y el interés de los científicos sobre este punto de vista ha declinado. A pesar de las dificultades para reconstruir la filogenia, los zoólogos siguen manteniendo éste como el objetivo central de su trabajo sistemático, y no tienen intenciones de apartarse de esta finalidad por razones metodológicas.

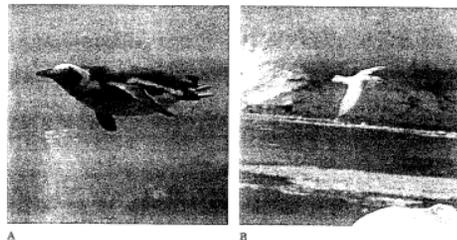


Figura 10-8

A, Pingüino. B, Petrel buceador. Los pingüinos (aves de la familia Spheniscidae) fueron reconocidos por George G. Simpson como una zona adaptativa independiente de las aves, debido a sus adaptaciones para el vuelo submarino. Simpson mantenía que la zona adaptativa ancestral de los pingüinos se parecía a la de los petreles buceadores, que presentan adaptaciones combinadas para el vuelo terrestre y el subacuático. Las zonas adaptativas de los pingüinos y los petreles buceadores son lo suficientemente distintas como para ser reconocidas taxonómicamente como familias separadas dentro de un mismo orden (Ciconiformes).

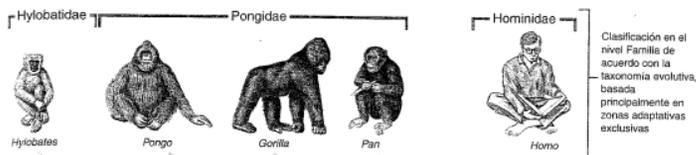


Figura 10-9

Filogenia y clasificación a nivel de familia de los primates antropoides. La taxonomía evolutiva agrupa a los géneros *Gorilla*, *Pan* y *Pongo* en la familia parafilética Pongidae, ya que comparten la misma zona adaptativa o grado de organización. El hombre (género *Homo*) está filogenéticamente más cerca de *Gorilla* y *Pan* que cualquiera de ellos lo está de *Pongo*, pero el hombre queda situado en una familia independiente (Hominoidea) porque representa un nuevo grado de organización. La taxonomía cladista no reconoce a la familia Pongidae por parafilética, e incluye a *Pongo*, *Gorilla*, *Pan* y *Homo* en la familia Hominoidea.

## Sistemática filogenética, cladística o cladismo

Una segunda, y más fuerte, respuesta a la taxonomía evolutiva es la conocida como **sistemática filogenética o cladismo**. Como indica el primer nombre, este enfoque pone énfasis en el criterio de la ascendencia común y, como expresa su segunda denominación, se basa en el cladograma del grupo en estudio. Este punto de vista taxonómico fue propuesto en 1950 por el entomólogo alemán Willi Hennig (Figura 10-10), por lo que a veces recibe el nombre de "sistemática hennigiana". Todos los taxones reconocidos por el sistema cladista deben ser monofiléticos. Ya vimos en la Figura 10-9 cómo el reconocimiento de las familias de primates Hominoidea y Pongidae por los taxónomos evolutivos distorsiona las relaciones genealógicas para subrayar la singularidad adaptativa de los homínidos. Como el ancestro común más reciente de la parafilética familia de los Pongidos es también el ancestro de los Homínidos, el reconocimiento de los Pongidos es incompatible con la taxonomía cladista. Para evitar la parafilía, los taxónomos cladistas no continúan utilizando la tradicional familia Pongidae, y colocan a chimpancés, gorilas y orangutanes junto a la especie humana en la familia Hominoidea. En este libro adoptamos la clasificación cladista.

El desacuerdo sobre la validez de los grupos parafiléticos puede parecer trivial en un principio, pero sus consecuencias se revelan claramente importantes si tratamos de la evolución. Por ejemplo, la opinión de que los peces fueron los antecesores a partir de los cuales evolucionaron los anfibios, que las aves descienden de los reptiles o que el hombre evolucionó a partir de los simios, puede proceder de un taxónomo evolutivo, pero carece de sentido para un cladista. De tales afirmaciones se deduce que un grupo descendiente (anfibios, aves o el hombre) evolucionó

a partir de ciertos miembros de un grupo ancestral al cual no pertenecen (peces, reptiles y simios, respectivamente). Automáticamente, esto convierte al grupo ancestral en parafilético, y de hecho, peces, reptiles y simios se consideran tradicionalmente como grupos parafiléticos. ¿Cómo se reconocen tales grupos parafiléticos? ¿Tienen caracteres distintivos que no son compartidos por el grupo descendiente?



Figura 10-10

Willi Hennig (1913-1976), entomólogo alemán que formuló los principios del cladismo.

## Filogenia a partir de secuencias de DNA

Un simple ejemplo ilustra el análisis cladístico de secuencias de DNA para examinar las relaciones filogenéticas entre especies. El grupo de estudio en este ejemplo son tres especies de camaleones, dos de la isla de Madagascar (*Bryobasys thibeti* y *B. brygooi*) y uno de Guinea Ecuatorial (*Chamaeleo feae*). El grupo externo es un lagarto del género *Uromastyx*, un pariente lejano de los camaleones. ¿Confirmarán o rechazarán los datos moleculares la hipótesis taxonómica previa de que los dos

camaleones de Madagascar están más próximamente relacionados entre sí que cada uno de ellos con el camaleón de Guinea?

La información molecular de este ejemplo procede de una parte de una secuencia de DNA mitocondrial (57 bases) de cada especie. Cada secuencia codifica los aminoácidos 221-239 de una proteína llamada "subunidad 2 de la NADH deshidrogenasa" en la especie respectiva. Estas secuencias de bases de DNA se alinean y numeran como sigue:

	10	20	30	40	50
<i>Uromastyx</i>	AAACCTTAAAGACACCAACCATATGAAACAACACCAACAATCAGGACACTAC				
<i>B. thibeti</i>	AAACCTCAAAATATACAACTCGATGAAACAACCACTCAACAGAAACATTTTAC				
<i>B. brygooi</i>	AAACCTCAAGACATACAAACAGCATGAATCTTCAACAACAACAATAATTCAC				
<i>C. feae</i>	AAACCTCAGAGACGCAACAACAATATGATCCACTCCCAACAACAACAACAATTT				

Cada columna de las secuencias alineadas constituye un carácter que toma uno de los cuatro estados, A, C, G o T (en quinto estado, la ausencia de base, no se contempla en este ejemplo). Solamente los caracteres que varían entre las tres especies de camaleones con-

tienen potencialmente información sobre qué par de especies está más estrechamente relacionado. Veintitrés de las 57 bases alineadas muestra variación *entre los camaleones*, como se muestra aquí en letra negra:

	10	20	30	40	50
<i>Uromastyx</i>	AAACCTTAAAGACACCAACCATATGAAACAACACCAACAATCAGGACACTAC				
<i>B. thibeti</i>	AAACCTCAAAATATACAACTCGATGAAACAACCACTCAACAGAAACATTTTAC				
<i>B. brygooi</i>	AAACCTCAAGACATACAAACAGCATGAATCTTCAACAACAACAATAATTCAC				
<i>C. feae</i>	AAACCTCAGAGACGCAACAACAATATGATCCACTCCCAACAACAACAACAATTT				

Para que sea útil en la construcción de un cladograma, un carácter debe mostrar estados derivados compartidos ("sinapomorfía"). ¿Cuál de estos 23 caracteres variables muestra sinapomorfías para los camaleones? Debemos buscar, en cada uno de los 23 caracteres variables, si uno de los estados observados en los camaleones

es compartido por el grupo externo, *Uromastyx*. Si es así, este estado se considera ancestral para los camaleones, y el (los) estado(s) alternativo(s), derivado(s). Se identifican caracteres derivados para 21 de los 23 caracteres identificados: los estados derivados aparecen en azul:

	10	20	30	40	50
<i>Uromastyx</i>	AAACCTTAAAGACACCAACCATATGAAACAACACCAACAATCAGGACACTAC				
<i>B. thibeti</i>	AAACCTCAAAATATACAACTCGATGAAACAACCACTCAACAGAAACATTTTAC				
<i>B. brygooi</i>	AAACCTCAAGACATACAAACAGCATGAATCTTCAACAACAACAATAATTCAC				
<i>C. feae</i>	AAACCTCAGAGACGCAACAACAATATGATCCACTCCCAACAACAACAACAATTT				

Véase que la polaridad es ambigua para dos caracteres variables (en las posiciones 23 y 54), cuyos estados alternativos en los camaleones no aparecen en el grupo externo.

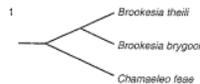
De los caracteres que muestran estados derivados, 10 de ellos presentan sinapomorfias entre los camaleones. Estos caracteres se marcan aquí con los números, 1, 2 ó 3 en la columna correspondiente.

	10	20	30	40	50
<i>Uromastyx</i>	AAACCTTAAAGACACCAACCATATGAAACAACACCAACAATCAGGACACTAC				
<i>B. thibeti</i>	AAACCTCAAAATATACAACTCGATGAAACAACCACTCAACAGAAACATTTTAC				
<i>B. brygooi</i>	AAACCTCAAGACATACAAACAGCATGAATCTTCAACAACAACAATAATTCAC				
<i>C. feae</i>	AAACCTCAGAGACGCAACAACAATATGATCCACTCCCAACAACAACAACAATTT				
	1	1	11	2	1 3 1 11

Los grupos parafiléticos se definen generalmente de forma negativa. Solamente se distinguen por la ausencia de caracteres presentes en un grupo descendiente, ya que cualquier rasgo compartido con su ancestro común estará también presente en sus descendientes (a menos que se haya perdido secundariamente). Por ejemplo, los simios son los primates superiores que no son humanos. De igual forma, los peces son aquellos vertebrados que carecen de las características propias de los tetrápodos (anfibios

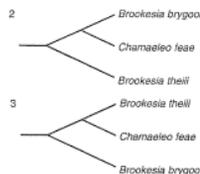
y amniotas). ¿Qué significa entonces decir que el hombre evolucionó a partir de los simios? Para un taxónomo evolutivo, los simios y el hombre constituyen diferentes zonas adaptativas o grados de organización; afirmar que el hombre procede de los simios significa que organismos bipedales, sin cola y con gran capacidad cerebral evolucionaron a partir de organismos arborícolas, con cola y de menor capacidad craneana. Sin embargo, para un cladista, la afirmación de que el hombre evolucionó a

Los ocho caracteres marcados como 1 muestran sinapomorfias que agrupan a las dos especies de Madagascar (*Brookesia thelli* y *B. brygooi*), con exclusión de la especie de Reunión *Chamaeleo favei*. Podemos representar estas relaciones con un cladograma:

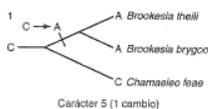


Podemos explicar la evolución de todos los caracteres que favorecen este cladograma situando un simple cambio mutacional en la rama ancestral de las dos especies de *Brookesia*. Ésta es la explicación más simple para el cambio evolutivo de estos caracteres.

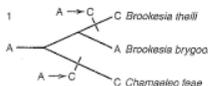
Los caracteres marcados como 2 y 3 no concuerdan con nuestro cladograma, sino que apoyan las siguientes relaciones:



Para explicar los cambios evolutivos en los caracteres que favorecen los cladogramas 2 y 3 utilizando el cladograma 1 necesitamos al menos dos cambios por carácter. De igual forma, si tratamos de explicar la evolución de los caracteres utilizando el cladograma 1 sobre los cladogramas 2 o 3, necesitamos al menos dos cambios para cada uno de estos caracteres. Estos dos cladogramas muestran el número mínimo de cambios necesarios para el carácter 2 (que favorece el cladograma 1) y el carácter 3 (que favorece el cladograma 3) sobre el cladograma 1, el estado ancestral de cada carácter se muestra en la base del árbol y los estados observados en cada especie, en los extremos de las ramas.



Carácter 5 (1 cambio)



Carácter 41 (2 cambios)

Los sistemáticos utilizan un principio llamado "de parsimonia" para resolver conflictos entre los caracteres taxonómicos como los que se muestran aquí. Escogemos como la mejor hipótesis de trabajo el cladograma que requiere la menor cantidad de cambios de carácter. Para el total de 10 caracteres filogenéticamente informativos, el cladograma 1 requiere un total de 12 cambios de estado del carácter (uno por cada uno de los 8 caracteres que lo favorecen y dos por cada carácter restante). Los cladogramas 2 y 3 necesitan al menos 19 cambios de estado, 7 pasos más que el cladograma 1. Al escoger este último, apuntamos que los caracteres que favorecen los cladogramas 2 y 3 muestran homoplasia en su evolución.

Las secuencias moleculares mostradas en este ejemplo confirman, por tanto, las predicciones de la hipótesis de paridad, basada en el aspecto y en la distribución geográfica de estos camaleones; es decir, que las especies de *Brookesia* comparten un antecesor común más reciente que cada uno de ellos lo hace con *Chamaeleo favei*.

Como ejercicio adicional, el lector puede comenzar a sí mismo con los 12 caracteres que varían entre los camaleones pero que no muestran compartir estados derivados sin ambigüedad sino igualmente compatibles con cada uno de los tres cladogramas posibles. Para cada carácter, busque el número mínimo total de cambios que deban producirse para explicar su evolución en cada cladograma. Compruebe, si realiza el ejercicio correctamente, que los tres cladogramas no difieren en el número mínimo de cambios necesarios para cada uno de los caracteres. Por esta razón, estos caracteres no presentan información filogenética por el criterio de parsimonia.

Datos tomados de Townsend, T., y A. Larson. 2002. Molecular phylogenetics and mitochondrial genomic evolution in the Chamaeleonidae (Reptilia, Squamata). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 23:22-36.

partir de los simios significa esencialmente que el hombre surgió a partir de una agrupación arbitraria de especies que carecen de los rasgos distintivos de los seres humanos, lo que constituye una afirmación trivial que no aporta información útil. Lo mismo sucederá, para un cladista, siempre que se intente derivar un grupo monofilético de otro parafilético, simplemente se proclama que un grupo descendiente ha evolucionado a partir de otro grupo

que no lo es. Los grupos ancestrales extintos son siempre parafiléticos, ya que excluyen a los descendientes que comparten con ellos un antecesor común. Aunque muchos de estos grupos son reconocidos por taxónomos evolutivos, ninguno de ellos lo es por los cladistas.

Los zoólogos construyen a menudo grupos parafiléticos porque están interesados en un grupo terminal y monofilético (por

ejemplo, el hombre) y quieren respuestas sobre sus orígenes. Muchas veces es conveniente agrupar organismos cuyas características sean equidistantes del grupo en estudio e ignorar sus rasgos exclusivos. En este sentido, es significativo que el hombre nunca se haya colocado en un grupo parafilético, mientras que la mayor parte del resto de los animales sí lo ha sido. Simios, reptiles, peces e insectos son todos ellos términos que tradicionalmente designan grupos parafiléticos formados por una combinación de varias "ramas laterales" que salen al paso cuando se rastrea hacia atrás la ascendencia del hombre en el árbol de los seres vivos. Una taxonomía así puede dar la impresión errónea de que toda la evolución no es sino una marcha progresiva hacia la humanidad o, si se trata de otros grupos, hacia aquella especie que el hombre designa como "la más avanzada". Esta forma de pensar es una reliquia de concepciones predarwinianas, que concebían una escala lineal en la naturaleza, con las criaturas "simples" en la base y el hombre en la cima, solamente por debajo de los ángeles. Sin embargo, la teoría de Darwin de la ascendencia común nos demuestra que la evolución tiene una estructura ramificada, sin escalas lineales en las que aumenta la perfección a lo largo de una sola rama. Cada ramificación presentará su propia mezcla de rasgos ancestrales y derivados. En el cladismo, este punto de vista está reforzado mediante el reconocimiento de taxones únicamente por sus caracteres exclusivos, y no porque carezcan de los rasgos propios de otros grupos.

Afortunadamente, hay una forma adecuada para expresar la ascendencia común de diversos grupos sin construir taxones parafiléticos, y consiste en encontrar lo que se denomina el **grupo hermano** o **taxón hermano** del taxón en estudio. Dos taxones monofiléticos diferentes se consideran grupos hermanos si comparten un antecesor común más reciente que el que tengan en común con cualquier otro taxón. El taxón hermano del hombre parece ser el chimpancé, con el gorila como taxón hermano del grupo formado por ambos, los orangutanes y el grupo hermano de ellos, el que contiene a la especie humana, a los chimpancés y a los gorilas, y los gibones constituyen el grupo hermano del clado formado por orangutanes, chimpancés, gorilas y el hombre (Figura 10-9).

## Estado actual de la taxonomía animal

La taxonomía formal de los animales que utilizamos hoy en día se estableció siguiendo los principios de la sistemática evolutiva y ha sido revisada recientemente en parte según los principios cladistas. La aplicación del cladismo tiene el efecto inicial de reorganizar los grupos parafiléticos con subgrupos monofiléticos, aunque el resto de la taxonomía permanece inalterada en su mayor parte. Sin embargo, una revisión exhaustiva de la taxonomía de acuerdo con los principios y reglas cladistas haría necesarios profundos cambios, uno de los cuales sería, casi con total seguridad, el abandono de los rangos de Linneo. Se está desarrollando un nuevo sistema denominado PhyloCode como una alternativa a la taxonomía lineal; este sistema sustituye los rangos lineales por códigos que indican la jerarquía subordinada de los grupos monofiléticos que aparecen en un cladograma. En nuestra revisión taxonómica, debemos utilizar en lo posible taxones monofiléticos, y por tanto acordes con los criterios tanto de la taxonomía evolutiva como de la cladista. No obstante, continuaremos usando los rangos lineales. En ciertos casos en los que taxones comúnmente reconocidos sean claramente parafiléticos, haremos notar este hecho y sugeriremos esquemas taxonómicos alternativos que contengan exclusivamente taxones monofiléticos.

Al estudiar los patrones de ascendencia, debemos evitar expresiones del tipo "los mamíferos descendientes de los reptiles", que suponen parafilatismo, y en su lugar especificar las pertinentes relaciones de los taxones hermanos. También debemos evitar el calificar a grupos animales como primitivos, avanzados, especializados o indiferenciados; esto es importante porque todos los grupos de animales poseen combinaciones de caracteres primitivos, avanzados, especializados o indiferenciados; es mejor utilizar tales términos para describir características específicas o concretas, no para calificar al grupo en su conjunto.

La revisión de la taxonomía evolutiva de acuerdo con los principios cladistas puede provocar confusión. Además de nuevos nombres taxonómicos, observamos denominaciones que ya conocemos pero utilizadas de forma extraña. Por ejemplo, el uso cladista de "peces óseos" incluye a anfibios y amniotas (y dentro de éstos, aves y mamíferos), además de a los animales acuáticos con aletas que normalmente conocemos como "peces". Cuando un cladista se refiere a los "reptiles", está incluyendo a las aves además de a serpientes, lagartos, tortugas y cocodrilos; sin embargo, excluye algunas formas fósiles, como los sarisápidos, que tradicionalmente se consideraban parte de los reptiles (Capítulo 26 a 28). Los taxónomos deben ser especialmente cuidadosos al utilizar estos términos, relativamente familiares, y especificar si se están refiriendo a los taxones evolutivos tradicionales o a los nuevos taxones cladistas.

## PRINCIPALES DIVISIONES DE LA VIDA

Desde los tiempos de Aristóteles hasta finales del siglo XIX era costumbre asignar cada organismo vivo a uno de los dos reinos aceptados: animal o vegetal. Sin embargo, el sistema de los tres reinos planteaba problemas. Aunque era fácil calificar a los organismos fotosintéticos y con raíces, como árboles, plantas con flores, musgos y líquenes como vegetales; y situar a los organismos móviles que capturan su propio alimento como gusanos, peces y mamíferos, entre los animales; los organismos unicelulares presentaban dificultades (Capítulo 11). Algunas formas eran reclamadas tanto por los botánicos para el reino vegetal como por los zoólogos para el animal. El ejemplo típico lo constituye *Euglena* (p. 225), que es móvil, como los animales; pero posee clorofila y realiza la fotosíntesis, rasgos que la plantean. Otros grupos, como las bacterias, se asignaban de forma aún más arbitraria al reino vegetal.

Se propusieron varios sistemas alternativos para resolver el problema de clasificación de los organismos unicelulares. En 1866 Haeckel creó el nuevo reino Protista para incluir a todos los organismos unicelulares. En un principio, las bacterias y las cianoficinas (algas verdeazuladas), formas que carecen de núcleo rodeado por una membrana, se incluyeron junto con los organismos unicelulares nucleados. Finalmente se reconocieron las importantes diferencias entre nucleadas, bacterias y cianoficinas, (procariotes) y el resto de los organismos, cuyas células tienen núcleos rodeados por membranas (eucariotes). En 1969, R. H. Whittaker propuso un sistema de cinco reinos que incorporaba la distinción básica entre procariotes-eucariotes. El reino Monera incluía a los procariotes. El reino Protista contenía a los organismos eucariotes unicelulares (protozoos y algas eucariotes unicelulares). Los organismos pluricelulares se dividieron en tres reinos de acuerdo con su modo de nutrición y otras diferencias de organización fundamentales. Los organismos multicelulares fotosintéticos, es decir, las plantas superiores y las algas multicelulares, se incluyeron en

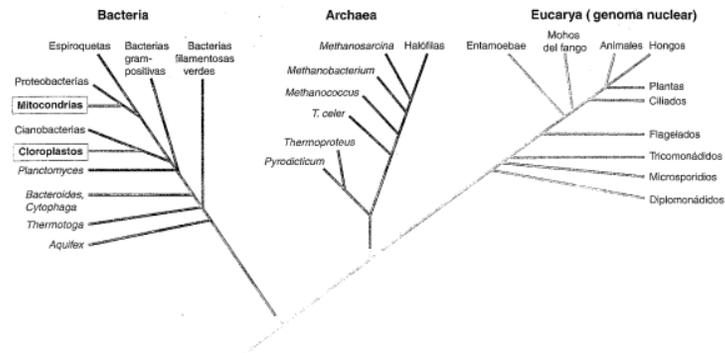


Figura 10-11

Panorámica filogenética de los tres dominios de la vida, Archaea, Bacteria y Eucarya, deducida a partir del análisis de genes que codifican comparaciones entre secuencias de RNA ribosómico. Debido a su origen endosimbionte (p. 34), los genomas de los orgánulos del dominio Eucarya (mitochondrias, cloroplastos) se encuentran filogenéticamente entre las bacterias, antes que en el clado que reúne todos los genomas nucleares eucariotes. Por tanto, dentro de los organismos del dominio Eucarya se incluyen componentes celulares de distintos orígenes evolutivos.

el reino Plantae. El reino Fungi abarcaba a hongos, levaduras y mohos, que obtienen su alimento por absorción. Los invertebrados (excepto los protozoos) y los vertebrados constituyen el reino Animalia. La mayoría de estas formas ingieren su alimento y lo digieren internamente, aunque algunas formas parásitas se nutren por absorción.

Todos estos sistemas se erigieron sin ningún tipo de referencia a las relaciones filogenéticas necesarias para construir taxonomías evolutivas o cladistas. Los sucesos evolutivos más antiguos en la historia de la vida han permanecido oscuros, porque las distintas formas de vida comparten muy pocos caracteres que se puedan comparar para reconstruir la filogenia. Sin embargo, y recientemente, se ha propuesto una clasificación cladista de todas las formas de vida, basada en información filogenética obtenida a partir de datos moleculares (la secuencia de nucleótidos del DNA que codifica el RNA ribosómico). De acuerdo con este árbol (Figura 10-11), Woese, Kandler y Wheelis (1990) reconocen tres dominios monofiléticos por encima del nivel del reino: Eucarya (todos los eucariotes), Bacteria (las bacterias verdaderas) y Archaea (otros procariontes, separados de las bacterias por la estructura de la membrana y la secuencia de RNA ribosómico). Estos autores no dividen los Eucarya en reinos, ya que si bien se pueden distinguir los reinos de Whittaker, Plantae, Animalia y Fungi, los Protista resultan ser un grupo parafilético (Figura 10-11).

Hasta fechas muy recientes, los protistas con rasgos animales se estructuraban tradicionalmente en cursos de Zoología, bajo la denominación de filo Protozoos, asociándolos a los conocimientos actuales y a los principios de la sistemática filogenética, esto signifi-

ca que se cometen dos errores: los "protozoos" no son ni animales ni constituyen un taxón monofilético válido en ningún nivel de la jerarquía lineal. De igual forma, el reino Protista es también inválido, porque no es monofilético. No obstante, y en cualquier caso, los protistas con rasgos animales, que hoy se dividen en siete filos independientes, son de gran interés para los estudiantes de Zoología, porque nos ofrecen un contexto filogenético importante para el estudio de la diversidad animal.

## PRINCIPALES SUBDIVISIONES DEL REINO ANIMAL

El filo es la mayor categoría taxonómica formal de la clasificación lineal del reino animal. Muchas veces, los filos de metazoos se agrupan y dan lugar a taxones informales, intermedios entre el filo y el reino. Las relaciones filogenéticas entre los filos de metazoos han resultado particularmente difíciles de resolver tanto por sus caracteres morfológicos como moleculares. Las agrupaciones tradicionales basadas en caracteres embriológicos y anatómicos que pueden revelar afinidades filogenéticas son las siguientes:

Tronco A (Mesozoa): filo Mesozoa.

Tronco B (Parazoa): filo Poríferos, las esponjas, y filo Filozoos.

Tronco C (Eumetazoa): el resto de filos.

Grado I (Radiata): filos Cnidarios y Ctenóforos.

Grado II (Bilateria): el resto de filos.

División A (Protostomia): caracteres en la Figura 10-12.

Acelomados: filos Platelminetos, Gnatosomélidos y Nematinos.

Pseudocelomados: filos Rotíferos, Gastrotricos, Kinorínchos, Nematodos, Nematomorfos, Acantocéfalos, Entoproctos, Priapulidos y Loricíferos. Eucelomados: filos Molluscos, Anélidos, Artrópodos, Equitíridos, Sipunculidos, Tardigrados, Onicóforos.

División B (Deuterostomia): caracteres en la Figura 10-12.

filos Foronídeos, Ectoproctos, Braquiópodos, Equinodermos, Quetognatos, Hemicordados, y Cordados.

Los resultados de la filogenia molecular han puesto en entredicho la situación de los mesozoos (Tronco A), sugiriendo que podrían haber derivado de los protostomos (Tronco C, Grado II, División

A). Los animales bilaterales normalmente se dividen en protostomos y deuterostomos, según su desarrollo embrionario (Figura 10-12). Sin embargo, algunos filos son difíciles de encajar en una de estas dos categorías porque presentan características de ambos grupos (Capítulo 15).

Los recientes estudios sobre filogenia molecular han amenazado la clasificación tradicional de los animales bilaterales (Bilateria), pero los resultados todavía no son lo suficientemente sólidos como para presentar una hipótesis precisa de las relaciones filogenéticas entre los filos de metazoos. Los resultados de la filogenia molecular sitúan en los protostomos a cuatro de los filos considerados anteriormente como deuterostomos (Braquiópodos, Quetognatos, Ectoproctos y Foronídeos). Éste es el esquema de la Figura 10-12. Además, las principales agrupaciones de filos de protostomos (acelomados, pseudocelomados y eucelomados) resultan no ser monofiléticas. En consecuencia, los protostomos se dividen en dos grandes grupos

PROTÓSTOMOS		DEUTERÓSTOMOS	
	Segmentación fundamentalmente espiral		Segmentación fundamentalmente radial
	El endomesodermo generalmente deriva de un blastomero particular, denominado 4d		El endomesodermo se forma por evaginación a partir del tubo digestivo primitivo
	En los protostomos otomados el celoma se forma por ahuecamientos en bandas mesodérmicas (esquizocelia)		Todos tienen celoma, que se forma por la fusión de sacos enterocólicos (excepto en los cordados, en que es esquizocelia)
	La boca procede del blastoporo o sus proximidades; el ano se forma de nuevo		El ano procede del blastoporo o de sus proximidades; la boca se forma de nuevo
	Desarrollo embrionario principalmente determinado (en mosaico)  Incluye los filos Platelminetos, Nemeríneos, Anélidos, Molluscos, Artrópodos, Foronídeos, Ectoproctos, Braquiópodos, Cordados y otros filos menores		Desarrollo embrionario indeterminado (de regulación)  Incluye los filos Equinodermos, Hemicordados y Quetognatos

Figura 10-12

Criterios básicos para distinguir entre las divisiones de los animales bilaterales. Las clasificaciones tradicionales sitúan a menudo a los filos Braquiópodos, Ectoproctos y Foronídeos como deuterostomos, pero hay análisis moleculares recientes que los alinean con los protostomos, como se muestra aquí. El filo Quetognatos sigue teniendo afinidades filogenéticas inciertas y podría quedar fuera de estos dos grupos.

monofíleticos, llamados Lofotrocozoos y Ecdisozoos. La reclasificación de los animales bilaterales queda como sigue:

Grado II: Bilaterales

División A (Protóstomos):

- Lofotrocozoos: filos Plutealintoes, Nemerintoes,
- Rotíferos, Gastrotrícos, Acantocéfalos,
- Moluscos, Anélidos, Equitúridos,
- Spinculídeos, Foronídeos,
- Ectoproctos, Endoproctos, Gnatostomídeos,
- Quetognatos y Briarquitopodos.

Ecdisozoos: filos Kinorinrícos, Nematodos, Nematomorfos, Priapúlidos, Artropodos, Tardigrados, Onicóforos, Loricíferos.

División B (Deuterostomos): filos Cordados, Hemicordados y Equinodermos.

Aunque son necesarios estudios adicionales para confirmar estas nuevas agrupaciones, organizaremos nuestro repaso a la diversidad animal de acuerdo con ellas.

La sistemática animal tiene tres objetivos fundamentales: (1) identificar todas las especies animales, (2) estudiar las relaciones evolutivas entre las especies, y (3) agrupar las especies animales en una jerarquía de grupos taxonómicos (taxones) que responda a las relaciones filogenéticas y las refleje. Los taxones están dotados de rango para incluir a uno dentro de otros: especie, género, familia, orden, clase, filo y reino. Todos estos rangos pueden subdividirse para incluir taxones inferiores. Los nombres de las especies son binomiales, con una primera denominación que designa el género al que pertenece la especie (con inicial mayúscula) seguida del epíteto específico (en minúsculas), ambos escritos en letra cursiva. Los taxones del resto de los rangos tienen nombres simples, no escritos en cursiva.

El concepto biológico de especie ha guiado el reconocimiento de la mayoría de las especies animales. La especie biológica se define como una comunidad reproductora de poblaciones (aislada de otras desde el punto de vista de la reproducción), que ocupa un nicho específico en la naturaleza. No es inmutable a través del tiempo, sino que cambia con el curso de la evolución. Debido a que el concepto biológico de especie puede resultar de difícil aplicación en dimensiones espaciales y temporales, y al excluir además a las formas con reproducción asexual, se han propuesto otros conceptos alternativos: el concepto evolutivo de especie y el concepto filogenético de especie. Ninguno de los tres es seguido de forma unánime por todos los zoólogos, pero sí que están de acuerdo en que una especie representa un linaje poblacional con una historia de ascendencia evolutiva independiente de la de otros linajes semejantes. Como se espera que los linajes de las especies se distingan entre sí por la secuencia de DNA del gen mitocondrial de evolución rápida COI, esta secuencia genética se utiliza como un "código de barras" diagnóstico para asignar ejemplares a las distintas especies.

Actualmente hay dos escuelas taxonómicas principales. La taxonomía evolutiva tradicional agrupa las especies en taxones superiores de acuerdo con los criterios de ascendencia común y evolución adaptativa; tales taxones tienen un único origen evolutivo y ocupan una zona adaptativa propia. Un segundo punto de vista, conocido

como sistemática filogenética o cladismo, atiende exclusivamente a la ascendencia común para agrupar a las especies en taxones superiores. Solamente los taxones monofíleticos (aquellos que tienen un único origen evolutivo y contienen a todos los descendientes del antecesor común más reciente del grupo) se utilizan en cladística. Además de los taxones monofíleticos, la taxonomía evolutiva reconoce ciertos taxones parafiléticos (con un único origen evolutivo, pero que excluyen a alguno de los descendientes del antecesor común más reciente del grupo). Los taxones polifíleticos (aquellos que tienen más de un origen evolutivo) son excluidos por ambas escuelas taxonómicas.

Tanto la taxonomía evolutiva como el cladismo requieren la comprobación de los patrones de ascendencia común entre las especies antes de erigir taxones de rango superior. Para ello se utiliza la morfología comparada (incluido el desarrollo embrionario), la citología y la bioquímica con el fin de reconstruir las relaciones jerárquicas entre los taxones que reflejen la ramificación de los linajes evolutivos a lo largo del tiempo. El registro fósil proporciona estimaciones de la edad de los linajes evolutivos. Conjuntamente, el registro fósil y los estudios comparados nos permiten reconstruir un árbol filogenético que representa la historia evolutiva del reino animal.

Tradicionalmente, todas las formas de vida se distribuyeron en dos reinos (animal y vegetal), pero recientemente se ha seguido un sistema de cinco reinos (animales, plantas, hongos, protistas y bacterias). Ninguno de estos sistemas se adapta a los principios ni de la taxonomía evolutiva ni de la cladista, ya que sitúan a los organismos unicelulares en grupos parafiléticos o polifíleticos. Según el conocimiento actual del árbol filogenético de la vida, los "prototozoos" no constituyen un grupo monofíletico y no pertenecen al mundo animal.

Las relaciones filogenéticas entre los filos animales se han aclarado con los estudios de filogenia molecular, aunque muchas de estas agrupaciones de alto nivel siguen siendo provisionales. Es particularmente controvertida la agrupación de los animales de simetría bilateral en los clados Deuterostomos, Protóstomos, Ecdisozoos y Lofotrocozoos.

7. ¿Cuántos clados diferentes de dos o más especies se pueden obtener para las especies A-H de la Figura 10-6A?
8. ¿Cuál es la diferencia entre un cladograma y un árbol filogenético? Dado un cladograma para un grupo de especies, ¿qué información es necesario añadir para obtener un árbol filogenético?
9. ¿Cuál es la diferencia de interpretación entre los taxónomos evolutivos y los cladistas en cuanto a la afirmación de que

el hombre desciende de los simios y éstos a su vez de otros primates?

10. ¿Que prácticas taxonómicas basadas en el concepto tipológico de especie persistan todavía en la sistemática actual? ¿Cómo ha cambiado su interpretación?
11. ¿Cuáles son los cinco reinos de Whittaker? ¿Por qué su reconocimiento entra en conflicto con los principios de la taxonomía cladista?

Aguinaldo, A.M.A., J. M. Turbeville, L.S. Linford, M. C. Rivera, J. R. Garey, R. A. Raff, and J. A. Lake. 1997. Evidence for a clade of neatenotes, arthropods and other molting animals. *Nature* 387:489-493. Este estudio de filogenia molecular respalda la clasificación tradicional de los animales bilaterales.

Avise, J.C. 2006. Evolutionary pathways in nature: a phylogenetic approach. Cambridge, U. K. Cambridge University Press. *Un tratamiento actual del comportamiento filogenético*

Eisenberg, M. (ed.). 1992. The units of evolution. Cambridge, Massachusetts, MIT Press. *Un extenso tratamiento de los conceptos de especie, que incluye aparatos de importantes trabajos sobre el problema.*

Eisenberg, M. 2001. The poverty of the Linnean hierarchy. Cambridge, U. K., Cambridge University Press. *Una crítica filosófica a la taxonomía lineana, que ilustra sus problemas con la taxonomía cladista.*

Felsenstein, J. 2002. Inferring phylogenies. Sunderland, Massachusetts Sinauer Associates. *Un tratamiento completo de los métodos filogenéticos.*

Hall, B. K. 1994. Homology: the hierarchical basis of comparative biology. San Diego, Academic Press. *Una colección de artículos que discute las diversas dimensiones de la homología, el concepto central de la biología comparada y la sistemática.*

Hull, D. L. 1988. Science as a process. Chicago, University of Chicago Press. *Un estudio de los métodos de trabajo de los sistemáticos, con una completa revisión de los principios de la taxonomía evolutiva, fenética y cladista.*

Maddison, W. P., and D. R. Maddison. 2003. MacClade version 4.06.

Sunderland, Massachusetts. Sinauer Associates, Inc. *Un programa de ordenador para Macintosh que realiza análisis filogenéticos de caracteres sistemáticos. El manual de instrucciones es por sí mismo un excelente introducción a los procedimientos filogenéticos. El programa es fácil de usar y muy adecuado para la enseñanza, además de ser un buen herramienta de análisis de datos reales.*

Mayr, E., and P.D. Ashlock. 1991. Principles of systematic zoology. New York, McGraw-Hill. *Un repaso detallado de los principios sistemáticos aplicados a los animales.*

Panchen, A. L. 1992. Classification, evolution and the nature of biology. New York, Cambridge University Press. *Exhaustiva explicación de las métodos y bases filosóficas de la clasificación biológica.*

Swofford, D. 2002. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) PAUP version 4. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un potente programa informático para construir árboles filogenéticos a partir de los datos.*

Valentine, J. W. 2004. On the origin of Phyla. Chicago, Illinois. Chicago University Press. *Análisis filogenético de los filos animales desde una perspectiva paleontológica.*

Wagner, G. P. (ed.). 2001. The character concept in evolutionary biology. San Diego, Academic Press. *Un completo tratamiento de los conceptos de carácter evolutivo.*

Woose, C.R., O. Kandler and M.L. Whetzel. 1990. Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 87: 4576-4579. *Proposición cladista para las nuevas divisiones taxonómicas de la vida.*

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/bickmanjz14e](http://www.mhhe.com/bickmanjz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

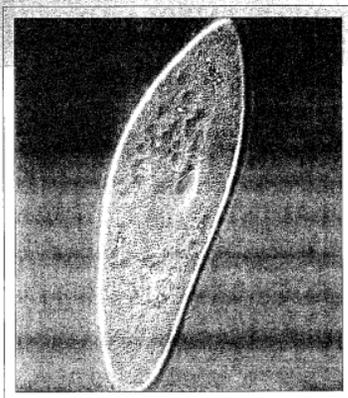
1. Enumere por orden de menor a mayor las principales categorías (taxones) del sistema de clasificación de Linneo tal como se aplica hoy a los animales.
2. Explique por qué el sistema de denominación de las especies ideado por Linneo es "binominal".
3. En qué se diferencia el concepto biológico de especie del concepto tipológico, más antiguo? ¿Por qué los biólogos evolutivos prefieren el primero?

4. ¿Qué problemas conlleva el concepto biológico de especie? ¿Cómo intentan otros conceptos de especie solventar dichos problemas?
5. ¿Cómo se reconocen los caracteres taxonómicos? ¿Cómo se utilizan para construir cladogramas?
6. ¿En qué se diferencian los taxones monofíleticos y polifíleticos? ¿Cómo afectan estas diferencias a la validez de los taxones para la taxonomía evolutiva y cladista?

## 11

## Grupos de protozoos

## • LOS EUKARIONTES UNICELULARES



Un paramecio.

## Aparición de los eucariontes y de una nueva forma de vida

La primera evidencia razonable de vida en la Tierra data de aproximadamente 3500 millones de años. Estas primeras células eran organismos procariontes, semejantes a bacterias. Los primeros procariontes desarrollaron una gran diversidad durante un enorme lapso de tiempo; sus descendientes actuales pertenecen a dos grupos, las eubacterias (Eubacteria) y las arqueas (Archaea). Uno de los linajes de los antiguos procariontes también dio lugar a la primera forma eucariote. Los pasos clave para la evolución de una célula eucariote a partir de un antecesor procarionte implican la simbiogénesis, un proceso en el que un procarionte engloba, pero no digiere, a otro. Llegó un momento en que la célula ingerida quedó reducida a un orgánulo dentro de la célula hospedadora. Tanto las mitocondrias como los plastos son productos eucariotes de la simbiogénesis.

Las mitocondrias se originaron a partir de un procarionte aerobio, capaz de obtener energía en presencia de oxígeno ambiental. Una bacteria anaerobia que englobara a esta forma aerobia conseguiría la capacidad de crecer en un entorno rico en oxígeno. La bacteria aerobia ingerida persistiría en el interior de la célula como una mitocondria, con su propio material genético. A lo largo del tiempo evolutivo, la mayoría de los genes de la mitocondria, aunque

no todos, acabaron residiendo en el núcleo de la célula hospedadora. Casi todos los eucariontes actuales tienen mitocondrias y son aerobios.

Los plastos de los eucariontes se originaron cuando una célula englobó a una bacteria fotosintética. Cuando un procarionte es ingerido y modificado para dar lugar a un orgánulo eucariote, decimos que el orgánulo se ha desarrollado por endosimbiosis primaria. Los cloroplastos de las algas rojas, las algas verdes y las plantas pluricelulares se han originado de esta forma. Sin embargo, en ciertos casos la célula eucariote puede obtener sus plastos de otra célula eucariote. Entonces se habla de endosimbiosis secundaria. Dos células similares pueden haberse originado de formas muy distintas, por lo que no es fácil discernir las relaciones evolutivas entre los muy diversos organismos unicelulares actuales.

El conjunto de organismos eucariontes unicelulares se conoce colectivamente como protozoos. La inclusión de la partícula "zoos" en el nombre hace referencia a dos rasgos "animales": la inexistencia de una pared celular y la presencia de al menos un estado móvil en el ciclo vital. Sin embargo, la distinción animal-planta en las formas unicelulares no es fácil, porque muchas formas móviles presentan plastos fotosintéticos. La miríada de maneras de vivir como un organismo unicelular es fascinante y seductora, pero llega a aturdir.

Un protozoos es un organismo completo en el que toda la actividad vital se lleva a cabo dentro de los límites de una sola membrana plasmática. Los protozoos se encuentran allí donde exista vida. Son muy adaptables, con una gran facilidad para pasar de un sitio a otro. En cualquier caso, necesitan humedad, ya vivan en el mar, en agua dulce, en el suelo, en la materia en descomposición o en plantas o animales. Pueden ser sésales o de vida libre, y constituyen el grueso del plancton flotante. La misma especie se encuentra muchas veces ampliamente separada en el espacio y en el tiempo; algunas especies han perdurado durante eras geológicas de más de 100 millones de años.

A pesar de su amplia distribución, muchos protozoos solamente pueden vivir con éxito entre estrechos márgenes ambientales. Las adaptaciones de las distintas especies son enormemente variables, y con frecuencia se producen sucesiones de especies conforme cambian las condiciones ambientales.

Los protozoos tienen un enorme papel en la economía natural; su fantástico número está atestigüado por los gigantescos depósitos oceánicos y del suelo, formados por sus esqueletos. Alrededor de 10 000 especies de eucariontes unicelulares son simbiositos que viven en o sobre animales o plantas, o incluso en otros protozoos. La relación puede ser **mutualista** (ambos se benefician), **comensal** (uno se beneficia, el otro permanece indiferente), o **parásita** (uno se beneficia a expensas del otro), según las especies implicadas. Algunas de las enfermedades más importantes del hombre y los animales domésticos están causadas por protozoos parásitos.

## ¿CÓMO DEFINIMOS A LOS GRUPOS DE PROTOZOOS?

Durante muchos años, todos los protozoos se situaban en un único filo formado por células eucariotas aisladas, pero los estudios filogenéticos han mostrado que tal agrupación no es monofilética. Las pruebas sugieren que tras el origen del primer eucariote se produjo una gran diversificación, que ha llevado a algunos biólogos a predecir la eventual emergencia de más de 60 clados eucariotes monofiléticos. Algunos clados, como los Opisthokontos, están ya bien establecidos (Figura 11-1). Este grupo, de gran tamaño, contiene a los animales pluricelulares (metazoos), a los cilióforos, a los cilióforos, a los hongos, entre otros (p. 228). Al igual que los Opisthokontos, el clado Viridiplantae tiene miembros tanto unicelulares como pluricelulares; este grupo comprende a las algas verdes, las briofitas y las plantas vasculares. El resto de los clados eucariotes contiene a organismos menos conocidos, muchos de los cuales se consideraron protozoos.

Los protozoos y las formas relacionadas han recibido diversos nombres. Generalmente son unicelulares, por lo que se acuñó el término Protoctista para incluir a los organismos relacionados, unicelulares y pluricelulares, en un solo grupo. Sin embargo, la denominación "protoctista" se utiliza mucho menos que "protista" o "protozoos". Protista es un término general que no distingue entre seres unicelulares semejantes a plantas o semejantes a animales, mientras que "protozoos" designa claramente un subgrupo de organismos unicelulares semejantes a animales.

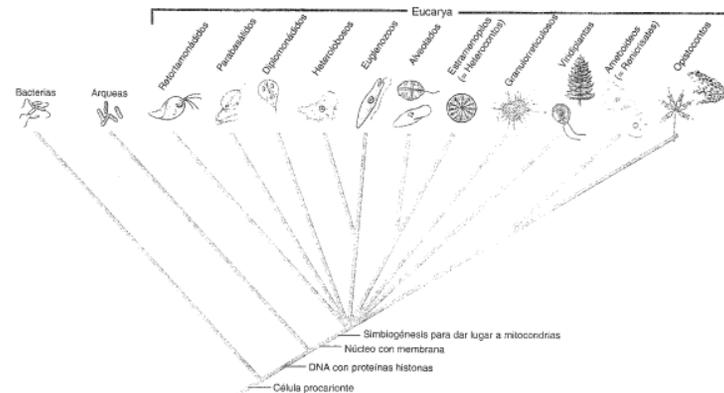


Figura 11-1

Cladograma que muestra dos principales ramas de procariontes y la diversificación de los eucariontes. Se muestran los clados eucariotes que contienen protistas, aunque algunos clados de amebas y otras formas no se recogen. El orden de ramificación está aún por determinar en la mayoría de los clados. El enorme clado Opisthokontae contiene a los cilióforos, los hongos y todos los animales multicelulares.

Ambos conceptos, la semejanza con animales o con plantas, hacen parcialmente referencia al sistema de obtención del alimento. Las plantas son típicamente **autótrofas**, lo que significa que sintetizan sus propios constituyentes orgánicos a partir de sustratos inorgánicos. La fotosíntesis es un tipo de autótrofia. Los animales son típicamente **heterótrofos**, lo que significa que incorporan moléculas orgánicas sintetizadas por otros organismos. Los protozoos heterótrofos pueden obtener su alimento en disolución o en forma de partículas. Las partículas de alimento se ingieren mediante **fagocitosis** a través de una invaginación de la membrana celular que las rodea (Figura 11-2). Los heterótrofos que se alimentan de partículas tienen una alimentación **fagotrófica** u **holozoica**, mientras que los que ingieren alimento en disolución son **osmótrofos** o **saprozooicos**.

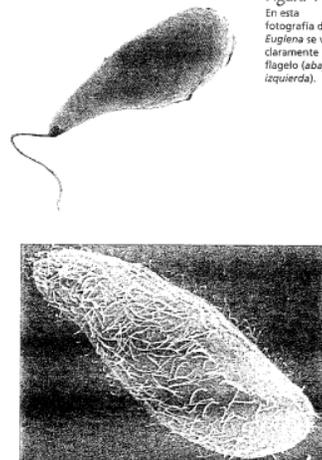
La distinción entre plantas y animales basada en las formas de nutrición se ajusta bien a las formas pluricelulares, pero no funciona tan bien con las unicelulares. Los protozoos autótrofos utilizan la energía lumínica para sintetizar sus moléculas orgánicas (fotoótrofos), pero muy a menudo practican también la fagotrofia y la osmotrofia. Incluso entre los heterótrofos, muy pocos son exclusivamente fagotrofos u osmótrofos. Una sola clase, Euglenoidea, (filo Euglenozoa) contiene ciertas formas que son fundamentalmente fotoótrofas, otras que son principalmente osmótrofas, y otras primariamente fagotrofas. Las especies de *Euglena* muestran una considerable variedad en sus capacidades de nutrición. Algunas requieren ciertas moléculas orgánicas preformadas, aunque son autótrofas, mientras que otras pierden sus cloroplastos si se las mantiene en la oscuridad,

con lo que pasan a ser osmótrofos permanentes. El modo de nutrición empleado por los organismos unicelulares es oportunista y muy variable, incluso en una misma especie, por lo que los rasgos de la nutrición han resultado ser poco fiables para definir grupos o subgrupos de protozoos.

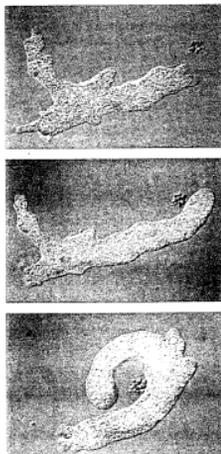
Originalmente, la forma de locomoción se utilizó para distinguir tres de las cuatro clases del tradicional filo Protozoos. Los miembros de una clase parásita, que se denominó Esporozoos, carecen de una estructura locomotriz, pero comparten un órgano para invadir las células hospedadoras. Los miembros de las otras tres clases tradicionales de protozoos difieren en sus medios de locomoción: los flagelados (Figura 11-3) utilizan **flagelos**, los cilados (Figura 11-4) se mueven gracias a su superficie cilada, y las amebas extienden sus **pseudópodos** (Figura 11-5) para trasladarse.

Típicamente, un flagelado tiene unos pocos flagelos largos, mientras que un cilado presenta muchos **cilios** cortos, aunque en realidad no existe una distinción morfológica entre cilios y flagelos, y algunos investigadores prefieren darles la denominación común de urdopilos.

**Figura 11-3**  
En esta fotografía de *Euglena* se ve claramente un flagelo (abajo, izquierda).



**Figura 11-4**  
Micrografía electrónica de barrido del cilado de vida libre *Tetrahymena thermophila*, que muestra filas de cilios ( $\times 2000$ ). El batido de un flagelo puede empujar al organismo o tirar de él a través del medio, mientras que los cilios lo propulsan con un mecanismo de "remo". La estructura de ambos es similar, ya sea con el microscopio electrónico de transmisión como con el de barrido.



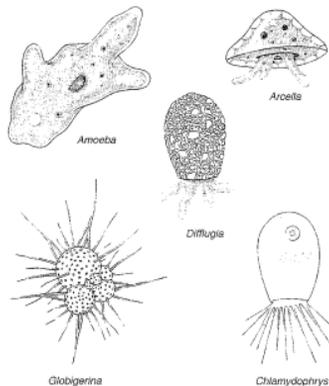
**Figura 11-5**

Movimiento amoebeo. A la izquierda y en el centro, la ameba extiende un pseudópodo hacia una colonia de *Pandanus*. A la derecha, la ameba rodea a la colonia antes de englobarla por fagocitosis.

dios (l. dim. de *unda, ola*; + *Gr. podos*, pie). Sin embargo, un cilio mueve el agua en dirección paralela a la superficie a la que está unido, mientras que un flagelo lo hace en dirección paralela a su propio eje. Las amebas son capaces de asumir formas corporales muy variadas (Figura 11-5) gracias al flujo de su citoplasma, que puede extenderse formando pseudópodos de diversas formas: **lobopodios** de extremos romos, **filopodios** delgados y terminados en punta, **rizopodios** como filamentos ramificados y **reticulopodios** en forma de filamentos anastomosados que constituyen una especie de red (Figura 11-6). Los **axopodios** son pseudópodos delgados y puntiagudos que contienen un filamento longitudinal central (axial) de microtubúlos (Figura 11-7).

Las amebas que forman caparazones se denominan **tecladas** (Figura 11-6). *Arcella* y *Diffugia* tienen su delicada membrana plasmática cubierta por una **teca** o concha protectora formada por material silíceo o quitinoso que puede reforzarse con granos de arena. Se mueven mediante pseudópodos que salen por las aberturas de la teca (Figura 11-6). Algunas amebas tecladas, muy abundantes, reciben el nombre de foraminíferos (*Globigerina*, Figura 11-6) o radiolarios (Figura 11-6). La denominación de helozoos (Figura 11-7) se aplica a las amebas de agua dulce con axopodios; pueden ser tecladas o no. Las amebas sin teclas se califican como desnudas.

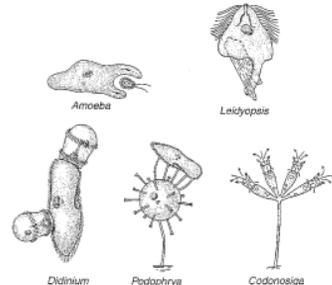
Para comprender las relaciones entre la amplia diversidad de formas unicelulares, la Sociedad de Protozoólogos ha examinado una



**Figura 11-6**  
Ejemplos de amebas. *Amoeba*, *Diffugia* y *Arcella* tienen lobopodios. *Chlamydomorphys* tiene filopodios. El foraminífero *Globigerina* muestra reticulopodios.

gran cantidad de información sobre la estructura, los ciclos vitales y la fisiología de los protozoos, y ha publicado en 1980 una nueva clasificación, en la que se reconocen siete filos. Tres filos contienen a los organismos más conocidos: los Apicomplexos contienen a los esporozoos y a las formas redicoronadas, los Cilifloros a los cilados, y los Sarcocistidios a las amebas y a los flagelados. Las amebas y los flagelados se agrupan juntos porque algunos flagelados podían formar pseudópodos, algunas especies de amebas tienen estados flagelados, y al menos una supuesta ameba era en realidad un flagelado sin flagelo. El filo Sarcocistidios se divide en dos subfilos: Los Sarcodinos comprenden a las amebas y los Mastigóforos contienen a los flagelados. Los Mastigóforos se dividen en Fitomastigóforos, semejantes a las plantas, y Zoomastigóforos, parecidos a los animales. Nuestra discusión previa sobre el modo de alimentación como carácter taxonómico debería hacer sospechar al lector que los Mastigóforos no son un clado monofilético. Sin embargo, los nombres son muy descriptivos, y uno se hace fácilmente a la idea de que un fitomastigóforo es un flagelado con plastos.

Los análisis moleculares, que utilizan secuencias de bases en los genes, particularmente el gen que codifica la subunidad menor del RNA ribosómico (p. 95), junto con los genes que codifican ciertas proteínas, han revolucionado nuestro concepto de las afinidades filogenéticas en los protozoos, y de hecho, en todos los eucariotes. Los nuevos nombres de los clados que se adjudican a las ramas procedentes de la filogenia molecular hacen difícil que quienes ya están familiarizados con los taxones de protozoos puedan reconocer a los integrantes de los grupos, pero el mantenimiento de las antiguas denominaciones hace imposible la lectura adecuada de las nuevas



**Figura 11-2**

Algunos métodos de alimentación de los protozoos. *Amoeba* rodea a un pequeño flagelado con pseudópodos. *Leidyostis*, un flagelado del intestino de las termitas, forma pseudópodos para ingerir virutas de madera. *Didinium*, un cilado, se alimenta sólo de *Paramecium*, que engulle con un citostoma temporal en su extremo anterior. A veces hay más de un *Didinium* alimentándose del mismo *Paramecium*. *Podophrya* es un cilado succionador. Sus tentáculos se agarra a su presa y succionan el citoplasma de ésta hasta el cuerpo de *Podophrya*, donde forma vacuolas alimenticias. *Codonosiga*, un flagelado sésil con un collar de microvellosidades, se alimenta de partículas en suspensión en el agua, que son dirigidas hacia el collar por el batido de su flagelo. Técnicamente, todos son casos de fagocitosis.

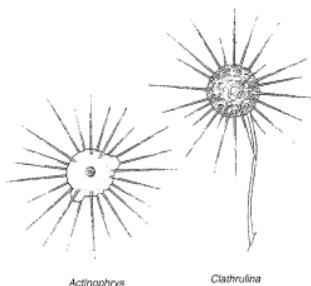


Figura 11-7  
Actinophrys y Cathulrina son amebas. Presentan axopodios.

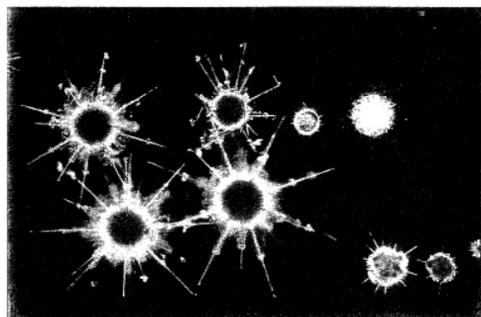


Figura 11-8  
Algunas amebas tecadas, como las que se muestran aquí, se denominan comúnmente radiolarios.

investigaciones. Por ello, en la sección filogenética al final del capítulo mantenemos el sistema de filios desarrollado en las micrografías extensas, como las de Hausmann y Hülsmann (1996) y adoptado por textos recientes, como el de Roberts y Janovy (2005). Sin embargo, al discutir determinados grupos de protozoos, también utilizamos algunos nombres de clados antiguos recientemente.

Algunos nombres tradicionales ya no representan grupos monofiléticos. Los análisis moleculares demuestran que la forma

ameboide ha evolucionado independientemente varias veces, al igual que las tecas; de forma que los animales llamados heliozoos se dividen en cinco clados, y los denominados radiolarios, en tres, de acuerdo con algunos autores. Entre las amebas tecadas, sólo los foraminíferos parecen ser un grupo monofilético; actualmente se encuadran en un grupo denominado Granuloreticulosos.

A pesar de su diversidad de formas, los filios de protozoos comparten un arquetipo o grado de organización básico, la célula eucariótica simple, y exhiben ampliamente su enorme potencial adaptativo. Se han descrito más de 64 000 especies, más de la mitad de las cuales son fósiles. Algunos investigadores estiman que puede haber unas 250 000 especies de protozoos. Aunque son unicelulares, los protozoos son organismos funcionalmente completos con multitud de estructuras microanatómicas muy complejas. Sus distintos orgánulos tienden a una mayor especialización que la existente en las células de organismos pluricelulares. Hay orgánulos que funcionan como esqueletos, estructuras sensoriales, mecanismos de conducción, etc. Estos orgánulos son objeto de un escrutinio más detallado, debido a su importancia funcional y porque las diferencias en la estructura de los orgánulos pueden proporcionar caracteres homólogos sobre los que basar las categorías taxonómicas.

## FORMA Y FUNCIÓN

### Locomoción

#### Cilios y flagelos

Un cilio o un flagelo tienen una estructura interna compleja. Cada cilio o flagelo contiene nueve pares de microtúbulos longitudinales dispuestos en círculo alrededor de un par central (Figura 11-9); esta disposición aparece en todos los cilios y flagelos del reino animal, con unas pocas excepciones notables. El tubo de microtúbulos "9 + 2" en un cilio o flagelo es su **axonema**; el axonema está cubierto por una membrana, continuación de la membrana celular que cubre el resto del organismo. Aproximadamente a la altura en la que el axonema se une al cuerpo celular, el par central de microtúbulos termina en una pequeña placa dentro del círculo de los nueve pares (Figura 11-9A). Más o menos al mismo nivel, un microtúbulo adicional se une a cada uno de los nueve pares, de forma que se constituye un corto tubo que se extiende desde la base del cilio o flagelo hacia el interior de la célula, y que consiste en nueve **tripletes** de microtúbulos. Este tubo de nueve tripletes se

llama **cinetosoma** (o **cuerpo basal**), y tiene exactamente la misma estructura que los **centríolos** que organizan el huso mitótico durante la división celular (Figura 3.14, p. 46). Los centriolos de ciertos flagelados pueden dar lugar a los cinetosomas, o bien los cinetosomas pueden funcionar como centriolos. Todos los cilios y flagelos tienen un cinetosoma en su base, independientemente de si pertenecen a un protozoo o a una célula de metazoos. Muchos metazoos pequeños utilizan los cilios no solamente para la locomoción, sino también para producir corrientes de agua para la alimentación y la respiración. Los movimientos ciliares son vitales para muchas especies en tareas como la manipulación del alimento, la reproducción, la excreción y la osmorregulación (como en los bulbos en llana, p. 296).

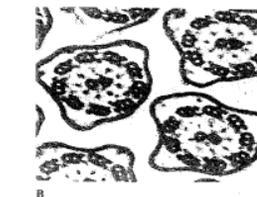
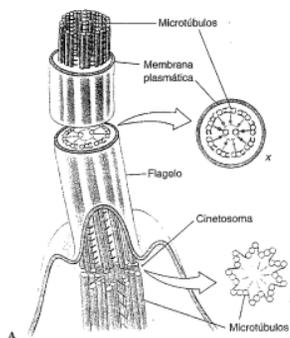


Figura 11-9  
A. El axonema de un flagelo está compuesto de nueve pares de microtúbulos más un par central, y está limitado por la membrana celular. El par central termina aproximadamente al nivel de la superficie celular en una placa basal (axonema). Los microtúbulos periféricos continúan hacia el interior un corto tramo, constituyendo dos de los tres en un triplete del cinetosoma (nivel y en A). B. Micrografía electrónica de una sección a través de varios cilios, correspondiente al nivel x en A. ( $\times 133,000$ )

La explicación vigente para el movimiento por cilios y flagelos es la **hipótesis del deslizamiento de los microtúbulos**. El movimiento está impulsado por la liberación de energía química de enlace del ATP (p. 62). En las micrografías electrónicas se observan dos pequeños brazos en cada uno de los pares de microtúbulos periféricos del axonema (nivel x en la Figura 11-9), cada uno de los cuales lleva la enzima adenosina trifosfatasa (ATPasa), que escinde el ATP. Cuando la energía de enlace del ATP se libera, los brazos "caminan" sobre uno de los filamentos del par adyacente, haciendo que se deslice con respecto al otro

filamento del par. La resistencia al cizallamiento, que hace que el axonema se doble cuando los filamentos se deslizan unos sobre otros, lo proporcionan unos "radios" situados desde cada doblete hasta el par central, que también son visibles en las micrografías electrónicas. Se ha comprobado de forma directa la hipótesis del deslizamiento de los microtúbulos mediante la unión de pequeñas partículas de oro a los microtúbulos del axonema, seguida de la observación microscópica del movimiento.

### Pseudópodos

Los pseudópodos son extensiones del citoplasma celular utilizados para la locomoción (Figura 11-10). El citoplasma no es homogéneo; a veces, las regiones periférica y central del citoplasma se pueden distinguir como **ectoplasma** y **endoplasma**, respectivamente (Figura 11-10). El endoplasma tiene un aspecto más granular y contiene al núcleo y al resto de los orgánulos. El ectoplasma es más transparente (hialino) bajo el microscopio lumínico, y contiene a las bases de cilios y flagelos. Muchas veces, el ectoplasma es más rígido y se encuentra en estado coloidal de gel, mientras que el endoplasma, más fluido, lo está en el de sol.

Los sistemas coloidales son suspensiones permanentes de partículas finamente divididas que no precipitan, como la leche, la sangre, el amoníaco, el jabón, la tista y la gelatina. En los sistemas vivos, los coloides son generalmente proteínas, lípidos y polisacáridos suspendidos en el fluido acuoso de las células (ctoplasma). Tales sistemas pueden sufrir transformaciones sol-gel según qué componente, el líquido o las partículas, se haga continuo. En el citoplasma en estado de sol, los sólidos están suspendidos en un líquido, y en el estado semi-sólido de gel, el líquido está suspendido en un sólido.

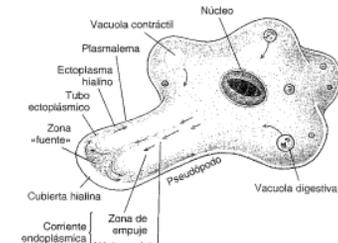


Figura 11-10  
Ameba en movimiento. Las flechas indican la dirección de las corrientes de protoplasma. El primer indicio de un nuevo pseudópodo es el engrosamiento del ectoplasma para formar una cubierta hialina clara, en la que fluye el endoplasma. Conforme el endoplasma llega al extremo delantero, se "derrama" y pasa a ectoplasma, formando un tubo externo rígido que se alarga mientras dura el flujo. Posteriormente, el ectoplasma pasa de nuevo a endoplasma fluido, realimentando el flujo. Hace falta un sustrato para el movimiento ameboso.

### Características de los eucariontes unicelulares

1. **Unicelulares**; algunos coloniales y varios con etapas pluricelulares en sus ciclos vitales.
2. En su mayoría **microscópicos**, aunque algunos son suficientemente grandes como para verse a simple vista.
3. Todos los tipos de simetría están representados en el grupo; forma variable o constante (**ovada**, **esférica** u otra).
4. **Carecen de hojas embrionarias**.
5. No existen tejidos ni órganos, pero poseen **órganulos especializados**; núcleo simple o múltiple.
6. Tanto la vida libre como el comensalismo, el mutualismo y el parasitismo están representados en los grupos.
7. **Locomoción por pseudópodos, flagelos, cilios** y movimientos celulares directos; algunos son sedentarios.
8. Algunos están provistos de un **exoesqueleto o endoesqueleto simple**, pero la mayoría son deseados.
9. **Todos los tipos de nutrición**: autótrofa (fabricación de los propios nutrientes por fotosíntesis), heterótrofa (dependencia de animales o plantas como alimento) y saprozoica (utilización de los nutrientes disueltos en el medio circundante).
10. Hábitat terrestre o acuático; modo de vida libre o simbiótico.
11. **Reproducción asexual** por fisión, gemación y entquistamiento, y **sexual** mediante conjugación o por singamia (unión de los gametos masculino y femenino para formar un cigoto).
12. El ejemplo más simple de división de funciones entre células se observa en ciertos protozoos coloniales, que presentan zooides (individuos) tanto somáticos como reproductores en la colonia.

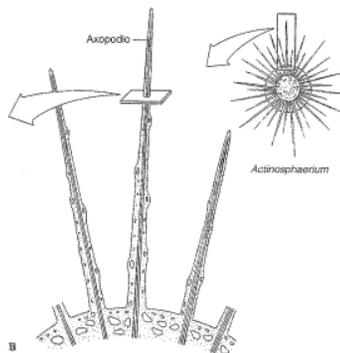
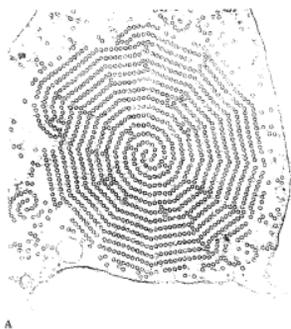


Figura 11-11

A. Micrografía electrónica de un axopodio de *Actinosphaerium nucleofilum* en sección transversal, obtenida según se muestra en el esquema B. El axonema del axopodio está formado por un haz de microtúbulos, entre tres y varios cientos según las especies. Algunas especies pueden extenderse o retraer sus axopodios con bastante velocidad. ( $\times 99\ 000$ )

La composición de los pseudópodos varía, y se pueden distinguir varios tipos. Los más comunes son los **lobopodios** (Figuras 11-5 y 11-10), extensiones gruesas y romas del cuerpo celular, que contienen tanto ectoplasma como endoplasma. Algunas amebas no extienden pseudópodos individuales, sino que, de forma característica, mueven todo el cuerpo como un único pseudópodo; esto se conoce como la forma **limax** (por un término de babosas, *limax*). Los **filopodios** son extensiones finas, generalmente ramificadas, que contienen solamente ectoplasma. Aparecen en algunas amebas, como *Euglypha* (Figura 11-17). Los **reticulopodios** (Figura 11-6) se distinguen de los filopodios en que los primeros se unen repetidamente hasta formar una especie de red, aunque algunos protozoólogos creen que la distinción entre reticulopodios y filopodios es artificial. Los miembros de la superclase Actinopoda tienen **axopodios** (Figura 11-11), que son pseudópodos largos y delgados soportados por varillas axiales de microtúbulos (Figura 11-11). Estos microtúbulos adoptan una disposición espiral o geométrica, según la especie, y constituyen el axonema del axopodio. Los axopodios pueden extenderse o retraerse, aparentemente mediante la adición o eliminación de material microtubular. Como los extremos pueden adherirse al sustrato, el organismo puede avanzar rodando, al acortar los axonemas "delanteros" y extender los "traseros". El citoplasma puede fluir a lo largo de los axonemas, hacia el cuerpo en un lado y en dirección opuesta en el otro.

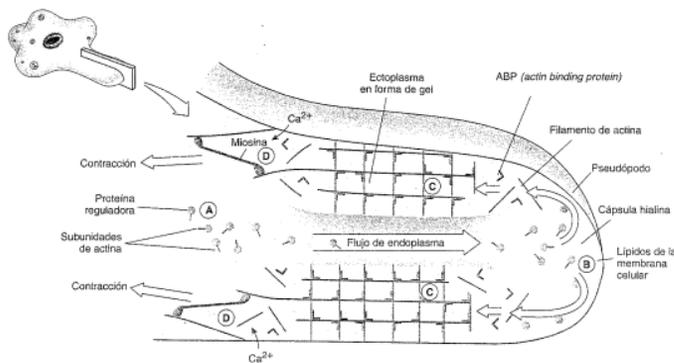


Figura 11-12

Mecanismo del movimiento por pseudópodos. En el endoplasma, las subunidades de actina se unen a proteínas reguladoras que impiden que se ensamblen (A). Bajo estimulación, las fuerzas hidrostáticas llevan las subunidades a través de un gel ligero hacia la cubierta hialina. Las subunidades de actina se liberan de las proteínas reguladoras por la acción de los lípidos de la membrana (B). Las subunidades se ensamblan rápidamente y, con la interacción de una proteína especial (ABP, *actin binding protein*), producen ectoplasma en forma de gel (C). En el extremo de tracción, los iones de calcio activan liberadoras de actina, deshaciendo la red lo suficiente como para que las moléculas de miosina tiren de ella (D). Las subunidades pasan por el tubo de ectoplasma para ser reutilizadas.

Aunque los pseudópodos son los principales medios de locomoción de las amebas, también se pueden formar en una gran variedad de protozoos flagelados, así como en las células ameboides de muchos invertebrados. De hecho, la mayor parte de las defensas contra ciertas enfermedades del cuerpo humano dependen de las células ameboides, los leucocitos o los glóbulos blancos, y hay células ameboides con funciones similares en muchos otros animales, tanto vertebrados como invertebrados.

Quando se empieza a formar un lobopodio típico aparece una extensión de ectoplasma denominada **cubierta hialina**, hacia la cual comienza a fluir el endoplasma (Figuras 11-10 y 11-12). El endoplasma que fluye contiene subunidades de actina unidas a proteínas reguladoras (ABP, del inglés *actin-binding protein*) que impiden que la actina polimerice. A medida que el endoplasma llega a la cubierta hialina, se extiende hacia la periferia. La interacción con los lípidos de la membrana celular libera a las subunidades de actina de sus proteínas reguladoras, lo que les permite polimerizar como filamentos de actina. Estos filamentos se unen y entrecruzan unos con otros mediante otra proteína ABP, hasta formar un gel semisólido, lo que transforma el ectoplasma en un tubo a través del cual fluye el endoplasma, extendiendo el pseudópodo. En el extremo "posterior" del gel, los filamentos se sueltan de éste por la acción de una proteína ABP liberadora de la actina, activada por iones de calcio; esto permite a la miosina asociarse a los filamentos y tirar de ellos. Así, la contracción del extremo "posterior" da lugar a una presión que fuerza al endoplasma fluido, junto con su ya disociadas subunidades de actina, de nuevo hacia la cápsula hialina.

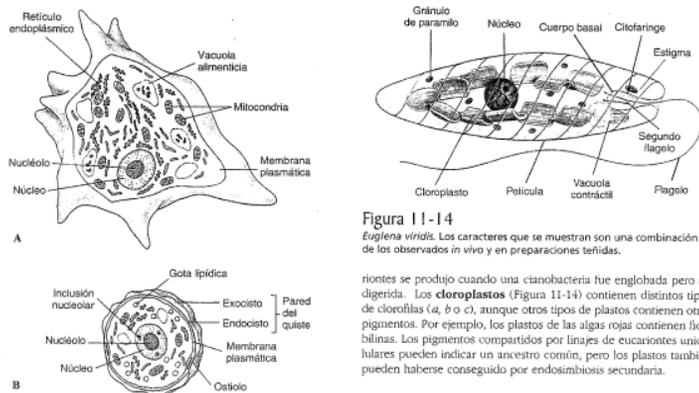
## Componentes funcionales de las células de los protozoos

### Núcleo

Al igual que en el resto de los eucariontes, el núcleo es una estructura rodeada por una membrana cuyo interior se comunica con el citoplasma mediante poros diminutos. En el interior del núcleo, el material genético (DNA) se organiza en forma de cromosomas. Excepto en la división celular, los cromosomas no se encuentran condensados de forma que sean distinguibles, aunque durante la fijación de las células para su observación mediante microscopía lumínica, el material cromosómico (cromatina) a menudo se apelmaza de forma irregular, dejando varias áreas del núcleo relativamente claras. El aspecto se ha descrito como **vesicular**, y es característico de muchos núcleos de protozoos (Figura 11-13). Las condensaciones de la cromatina pueden distribuirse a lo largo de la periferia del núcleo o internamente, según los patrones distintivos. En la mayoría de los dinoflagelados (p. 236), los cromosomas son visibles durante la interfase con el mismo aspecto que tendrían durante la profase de la mitosis.

También en el interior del núcleo se encuentran uno o dos **nucleólos** (Figuras 11-13 y 11-21). Los rasgos como la persistencia de los nucleólos durante la mitosis se utilizan para diferenciar clados de protozoos.

El **macronúcleo** de los ciliados se describe como **compacto o condensado** porque su material cromatínico se encuentra disper-



**Figura 11-13**  
Estructura de *Acanthamoeba palestinensis*. A, Forma que se alimenta activamente. B, Quiste.

sado lúmicamente, sin que aparezcan áreas claras con el microscopio lúmico (Figura 11-15).

### Mitocondrias

Una mitocondria es un orgánulo utilizado para la producción de energía en el que el oxígeno es el aceptor final de electrones (p. 67). Contiene DNA. La membrana interna de una mitocondria constituye las crestas (Figura 11-13), de formas variables; las hay planas, tubulares, dicoidales o ramificadas. La forma de las crestas se considera un carácter homólogo, y junto con otros rasgos morfológicos, se utiliza para describir clados de protozoos. En las células sin mitocondrias puede haber **hidrogenosomas**, que funcionan en ausencia de oxígeno y que se supone han evolucionado a partir de las mitocondrias. También parece que los **cinetoplastos** son derivados mitocondriales, pero funcionan asociados con un cinetosoma, el orgánulo basal de un flagelo.

### Aparato de Golgi

El aparato de Golgi es parte del sistema secretor del retículo endoplásmico. Los cuerpos de Golgi también se denominan **dictiosomas** en la literatura sobre los protozoos. Los **corpúsculos parabasales** son estructuras similares con funciones potencialmente semejantes.

### Plastos

Los plastos son orgánulos que contienen diversos pigmentos fotosintéticos. La incorporación original de un plasto a las células eucariotas se produjo cuando una cianobacteria fue englobada pero no digerida. Los **cloroplastos** (Figura 11-14) contienen distintos tipos de clorofilas (a, b o c), aunque otros tipos de plastos contienen otros pigmentos. Por ejemplo, los plastos de las algas rojas contienen ficobilinas. Los pigmentos compartidos por linajes de eucariotes unicelulares pueden indicar un ancestro común, pero los plastos también pueden haberse conseguido por endosimbiosis secundaria.

### Figura 11-14

*Euglena viridis*. Los caracteres que se muestran son una combinación de los observados *in vivo* y en preparaciones teñidas.

Bajo esta denominación se agrupan orgánulos rodeados de membrana que se utilizan para expulsar algo de la célula. La amplia variedad de estructuras eliminadas sugiere que no todos los extrusomas son homólogos. Los **tricocistos** de los ciliados (p. 233) son extrusomas.

### Extrusomas

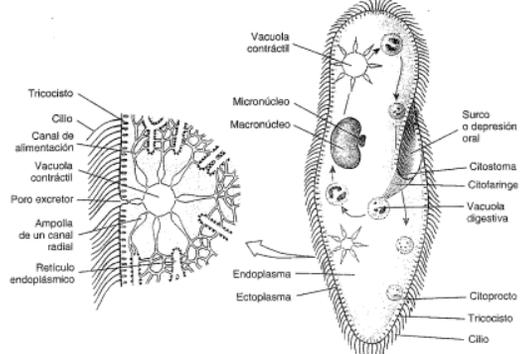
Bajo esta denominación se agrupan orgánulos rodeados de membrana que se utilizan para expulsar algo de la célula. La amplia variedad de estructuras eliminadas sugiere que no todos los extrusomas son homólogos. Los **tricocistos** de los ciliados (p. 233) son extrusomas.

### Nutrición

La nutrición holocóica implica fagocitosis (Figura 11-2), en la que se produce un entrante o invaginación en la membrana celular alrededor de la partícula de alimento. Conforme la invaginación penetra más profundamente en la célula, se independiza de la superficie (Figura 3-21). La partícula de alimento queda así alojada en el interior de una vesícula rodeada de membrana, la **vacuola digestiva o fagosoma**. Los lisosomas, pequeñas vesículas que contienen enzimas digestivas, se fusionan al fagosoma y vacían en él su contenido, con lo que comienza la digestión. Los productos digeridos son absorbidos a través de la membrana de la vacuola, por lo que ésta se va haciendo cada vez más pequeña. Cualquier material no digerible se expulsa al exterior mediante exocitosis, para lo que la vacuola se fusiona de nuevo con la membrana celular. En la mayoría de los ciliados, en muchos flagelados y en muchos apicomplexos, la fagocitosis se localiza en una estructura bien definida, el **citostoma** (Figura 11-15). En las amebas, la fagocitosis puede producirse en cualquier punto mediante el englobamiento de la partícula por pseudópodos. En las amebas con teca, las partículas deben ser ingeridas a través de una abertura en el caparazón. Los flagelados pueden formar un citostoma temporal, generalmente en una posición característica, o presentar un citostoma permanente, con una estructura especializada. Muchos ciliados tienen una formación exclusiva para la expulsión de los materiales de desecho, el **citopigio** o **citoprocto**, situado en un lugar determinado. En algunos, el citopigio es también el lugar por el que se expulsa el contenido de la vacuola contráctil.

### Figura 11-15

Izquierda, detalle de una vacuola contráctil (vesícula de expulsión de agua) de *Paramecium*. Apparently, el retículo endoplásmico recoge el agua y la vacía en canales de desagüe que la vierten en la vesícula. La vesícula se contrae para expulsar su contenido al exterior, funcionando por tanto como un orgánulo osmorregulador. Derecha, *Paramecium*; se muestra la citofaringe, las vacuolas digestivas y el núcleo.



La alimentación sprozoica puede producirse por pinocitosis o por el transporte de solutos directamente a través de la membrana celular externa. La pinocitosis y el transporte a través de la membrana se discuten en el p. 51. El transporte directo a través de la membrana puede ser por difusión, transporte facilitado o por transporte activo. Probablemente la difusión tenga muy poca o ninguna importancia en la alimentación de los protozoos, excepto posiblemente en algunas especies endosimbiosas. Algunas moléculas alimenticias importantes, como la glucosa y los aminoácidos, pueden incorporarse al interior de la célula por difusión facilitada y transporte activo.

Se ha demostrado que una sustancia estimuladora, o 'inductor', debe estar presente en el medio externo de muchos protozoos para que se inicie la pinocitosis. Varias proteínas actúan como inductores, pero ciertas sales y otras sustancias también pueden estimular la pinocitosis; parece que el inductor debe ser una molécula cargada positivamente. La pinocitosis tiene lugar en el extremo interior de la citofaringe, en los protozoos que poseen esta estructura.

### Excreción y osmorregulación

Con el microscopio lúmico se pueden ver vacuolas en el citoplasma de muchos protozoos, alguna de las cuales se llena periódicamente con sustancias fluidas que se expelen posteriormente. Hay importantes pruebas que confirman que tales **vacuolas contráctiles** (Figuras 11-10, 11-14 y 11-15) tienen una función principalmente osmorreguladora. Son más paucenas, y se llenan y vacían con mayor frecuencia en los protozoos dulcícolas que en las especies marinas o endosimbiosas, en las que el medio y el citoplasma son casi isomóticos (con la misma presión osmótica). Las especies más pequeñas, con un mayor cociente superficie/volumen, a menudo tienen una mayor frecuencia de llenado y expulsión de sus vacuolas contráctiles. Por

otra parte, la excreción de los desechos metabólicos se lleva a cabo casi enteramente por difusión. El producto final fundamental del metabolismo del nitrógeno es el amoníaco, que se difunde con facilidad hacia el exterior del pequeño cuerpo de los protozoos.

Aunque parece evidente que las vacuolas contráctiles extraen el exceso de agua que ha entrado por ósmosis en el citoplasma, no es fácil encontrar una explicación para esta extracción. Una hipótesis reciente sugiere que existen bombas de protones (p. 67) en la superficie de la vacuola y en los túbulos que irradian desde ella, que transportan activamente  $H^+$  y cotransportan iones bicarbonato ( $HCO_3^-$ ) (Figura 11-16), ambas partículas osmóticamente activas. Conforme estas partículas se acumulan en una vacuola, el agua fluye al interior. El fluido dentro de la vacuola permanecería isomótico con el citoplasma. Cuando finalmente la vacuola fusiona su membrana con la superficie de la célula y vacía su contenido al exterior, eliminaría agua,  $H^+$  y  $HCO_3^-$ . Estos iones pueden ser sustituidos inmediatamente por la acción de la anhidrasa carbónica como  $CO_2$  y  $H_2O$ . La anhidrasa carbónica se encuentra en el citoplasma de las amebas.

Algunos ciliados, como *Blepharisma*, tienen vacuolas contráctiles con mecanismos de llenado semejantes a los de las amebas. Otros, como *Paramecium*, poseen vacuolas contráctiles más complejas. En este último caso, las vacuolas contráctiles están localizadas en una posición específica bajo la membrana plasmática, comunican con el exterior mediante un poro "excretor" y están rodeadas por las ampollos o dilataciones de unos seis canales de drenaje (Figura 11-15). Estos canales, a su vez, se encuentran asociados a finos túbulos de unos 20 nm de diámetro, que conectan con los canales por un extremo durante el llenado de las ampollos, y por el otro con el sistema tubular del retículo endoplásmico. Las ampollos, y la vacuola contráctil están provistas de haces de filillas, que probablemente tienen algún papel en la contracción de estas estructuras. Cuando las ampollos se contraen, la vacuola se llena, y cuando la vacuola se contrae a su vez, para descargarse su contenido al exterior, las ampollos se desconectan de ella, lo que evita el refluj.

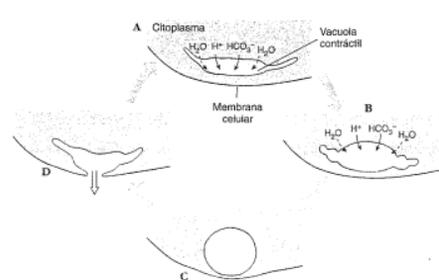


Figura 11-16

Mecanismo propuesto para el funcionamiento de las vacuolas contractiles. A, B, Las vacuolas están compuestas de un sistema de cisternas y tubos. Las bombas de protones de sus membranas transportan  $H^+$  y cotransportan  $HCO_3^-$  al interior de las vacuolas. El agua se difunde pasivamente para mantener una presión osmótica igual a la del citoplasma. Cuando la vacuola se llena (C), la membrana se fusiona con la superficie celular, expulsando agua,  $H^+$ , y  $HCO_3^-$ . D, Los protones y los iones bicarbonato son rápidamente sustituidos por la acción de la anhidrasa carbónica sobre el dióxido de carbono y el agua.

Los túbulos, las ampollas y las vacuolas pueden poseer bombas de protones para hacer fluir agua en su interior mediante el mecanismo descrito anteriormente.

## Reproducción

Los fenómenos sexuales están muy extendidos entre los protozoos, y pueden preceder a ciertas fases de la reproducción asexual, pero no existe desarrollo embrionario; los protozoos no tienen embriones.

Los rasgos esenciales de tales procesos sexuales son una división reductora del número de cromosomas a la mitad (número diploide a número haploide), el desarrollo de células sexuales (gametos) o al menos núcleos gaméticos y, generalmente, una fusión de los núcleos gaméticos (p. 236).

## Fisión

El proceso de multiplicación celular que se traduce en la aparición de más individuos recibe, al referirse a los protozoos, el nombre de fisión. El tipo de fisión más común es la **binaria**, de la que resultan dos individuos esencialmente idénticos (Figura 11-17). Cuando la célula hija es considerablemente más pequeña que la madre y posteriormente crece hasta el tamaño adulto, el proceso se llama **gemación**, y se da en varios cilidios. En la **fisión múltiple**, la división del citoplasma (citocinesis) está precedida por varias divisiones nucleares, de forma que se producen varios individuos simultáneamente (Figura 11-31). La división múltiple, o **esporogonía**, es común entre los Apicomplexos y en algunas amebas. Si la fisión múltiple está precedida o asociada a la unión de gametos, se conoce como **esporogonía**.

Todos los tipos de división anteriores están acompañados de alguna forma de mitosis (p. 52), que a veces es bastante diferente de la que se produce en los metazoos. Por ejemplo, la membrana nuclear persiste a menudo durante la mitosis, y el huso acromático puede formarse dentro del núcleo. No se han observado centriolos en la división nuclear de los cilidios; la membrana nuclear persiste en la mitosis micronuclear, con el huso acromático dentro del núcleo. El macronúcleo de los cilidios parece sencillamente alargarse, constriñerse y dividirse sin fenómeno mitótico reconocible alguno (**amitosis**).

## Procesos sexuales

Aunque todos los protozoos se reproducen asexualmente y algunos parecen ser exclusivamente asexuales, la existencia de fenómenos sexuales está muy extendida entre los protozoos, lo que pone de manifiesto su valor selectivo como medio de recombinación génica. Los núcleos de los gametos, o pronúcleos, que se fusionan en la fecundación para restituir el número diploide de cromosomas, aparecen generalmente en células gaméticas especiales. Cuando los gametos son

todos iguales se denominan **isogametos**, pero la mayor parte de las especies tienen dos tipos distintos o **anisogametos**.

En los animales, la meiosis tiene lugar durante o justo antes de la formación de los gametos (meiosis gamética p. 139). De hecho, éste es el caso de los Cilióforos y algunos grupos de flagelados y amebas. Sin embargo, en otros flagelados y en los Apicomplexos, las primeras divisiones tras la fecundación son meióticas (**meiosis zigótica**), y todos los individuos producidos asexualmente (por mitosis) en el ciclo vital hasta el siguiente cigoto son haploides. Se cree que la mayoría de los protozoos que no se reproducen sexualmente son haploides, pero esto es difícil de comprobar, ya que no hay meiosis. En algunas amebas (foraminíferos) se da una alternancia de generaciones haploides y diploides (**meiosis intermedia**), un fenómeno muy extendido entre las plantas.

La fecundación de un gameto por otro se conoce como **sigamia**, pero en los protozoos algunos fenómenos sexuales no necesitan éste proceso. Un ejemplo es la **autogamia**, en la que los núcleos gaméticos proceden de una meiosis y se unen para formar un cigoto dentro del mismo organismo que los produjo; otro ejemplo es la **conjugación**, en la que se produce un intercambio de ácidos nucleicos entre una pareja de organismos (conjugantes). La conjugación se describirá más adelante, al tratar de *Paramecium*.

## Enquistamiento y exquistamiento

Separados como están del medio externo únicamente por su delicada membrana celular, parece sorprendente que los protozoos tengan tanto éxito en hábitat sujetos a condiciones muchas veces extremas. Esto está directamente relacionado con su capacidad para formar **quistes**: formas durmientes caracterizadas por la posesión de cubiertas externas resistentes y por una paralización de la maquinaria metabólica. La formación de quistes es también importante para muchas formas parásitas, que deben sobrevivir en ambientes hostiles entre un hospedador y otro (Figura 11-13). Sin embargo, algunos parásitos no forman quistes, y aparentemente dependen de la transferencia directa entre hospedadores. Las fases reproductoras, como la fisión, la gemación y la sigamia, en ciertas especies pueden tener lugar en el interior del quiste. No se ha detectado enquistamiento en *Paramecium*, y es raro o no existe en las formas marinas.

Los quistes de ciertos protozoos del suelo y las aguas dulces tienen una resistencia sorprendente. Los del cilido del suelo *Colepoda* pueden sobrevivir durante 7 días en aire líquido y durante 3 horas a 100 °C. Se ha demostrado la supervivencia de quistes de *Colepoda* en suelo seco hasta durante 38 años, y los de un pequeño flagelado (*Pavlo*) pueden resistir hasta 49 años. Sin embargo, no todos los quistes tienen estas capacidades. Los de *Entamoeba histolytica* tolerarían la acidez gástrica, pero no la desecación, ni temperaturas superiores a los 50 °C o a la luz del sol.

Las condiciones que estimulan el enquistamiento no se han comprendido por completo, aunque en algunos casos la formación de quistes es cíclica y se produce en determinadas etapas del ciclo vital. En la mayoría de las formas de vida libre, los cambios ambientales adversos favorecen el enquistamiento. Estas condiciones pueden consistir en una deficiencia de alimento, desecación, incremento de la presión osmótica ambiental, disminución de la concentración de oxígeno o cambios de temperatura o de pH.

Durante el enquistamiento, algunos orgánulos como los cilios y flagelos se reabsorben, mientras el aparato de Golgi segrega el material de la pared, que es transportado hacia la superficie mediante vesículas y liberado por extrusión.

Aunque el estímulo exacto para el enquistamiento (salida del quiste) por lo general se desconoce, en aquellos protozoos en los que el quiste es una forma de resistencia, la vuelta de las condiciones favorables inicia el enquistamiento. En las formas parásitas, el estímulo para el enquistamiento puede ser más específico y necesitar de condiciones semejantes a las que se darían en el hospedador.

## PRINCIPALES GRUPOS DE PROTOZOOS

A la evolución de una célula eucarionte le siguió la diversificación en numerosos clados (Figura 11-1), alguno de los cuales incluye formas tanto unicelulares como pluricelulares. Clados de este tipo son los Opistocontos, las Viridiplantae y el clado de las algas rojas, tradicionalmente considerado como el filo Rodofitas. Las Rodofitas se clasifican como un clado de plantas porque sus miembros poseen plastos, no son heterótrofos y carecen de estados flagelados (el espermatozoido no es móvil) en el ciclo vital. Los clados que tratan de los miembros tradicionalmente considerados como protozoos, razón por la que incluiremos a las Viridiplantae, pero no a las Rodofitas.

## Opistocontos

Los Opistocontos constituyen un clado caracterizado por crestas mitocondriales aplanadas y un flagelo posterior en las formas flageladas, cuando éstas existen. Recientes comparaciones de secuencias proteicas entre taxones han identificado una clara secuencia de aminoácidos en una proteína (el factor de elongación 1- $\beta$ ) que es compartida tanto por los miembros unicelulares del clado como por los multicelulares. Las relaciones entre los distintos integrantes del clado, sugerida a partir de la secuenciación de diversas proteínas, se muestran en la Figura 11-18.

Los Opistocontos comprenden metazoos y hongos, así como determinados taxones unicelulares considerados tradicionalmente como protozoos. Los más conocidos entre ellos son los microsporidios y los dinoflagelados. Los microsporidios son parásitos intracelulares que actualmente se consideran como hongos especializados. Los Coanoflagelados (Figura 11-18) son protozoos solitarios o coloniales considerados como el taxón hermano más probable de los Metazoos. Se utilizan para comprobar las hipótesis sobre el origen de los animales pluricelulares, y específicamente para identificar rasgos del ancestro común más reciente de los animales y sus parientes unicelulares más cercanos (filo Pariferos, p. 247), debido a la gran semejanza entre las células de los coanoflagelados y los coanocitos de los esponjas.

Los Opistocontos también comprenden formas unicelulares menos conocidas, como los ictriosporidos (parásitos de animales a veces denominados DRIP), amebas nucleáridas, coraloquiridos y amebas dinoflageladas.

## Estramenopilos

Los miembros del clado Estramenopilos tienen crestas mitocondriales tubulares. Al igual que los opistocontos, poseen células flagela-

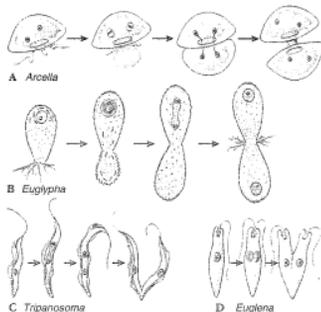


Figura 11-17

Fisión binaria en algunos sarcodinos y flagelados. A, Los dos núcleos de *Arcella* se dividen, a la vez que parte del citoplasma sale fuera y secreta una nueva cubierta para la célula hija. B, La testa de otro sarcodino, *Euglypha*, está formada por las placas secretadas. La secreción de estas placas para la célula hija comienza antes de que el citoplasma empiece a salir por la abertura. El núcleo se divide a la vez que se está formando la nueva testa. C, *Trypanosoma* tiene un cinetoplasto (parte de la mitocondria) cerca del cinetostoma de su flagelo, junto al extremo posterior del estado que se representa aquí. Todas estas estructuras deben replicarse antes de la división de la célula. D, División de *Euglena*. Comparar C y D con la Figura 11-27, división de un cilióforo.

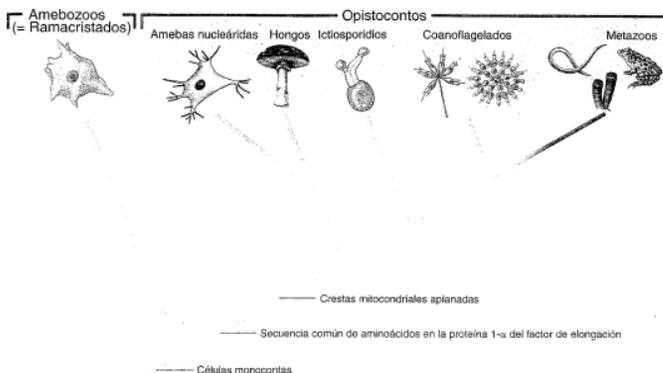


Figura 11-18

Una hipótesis sobre las relaciones de ciertos miembros de los Opistocontos: los coanoflagelados aparecen como el taxón hermano de los Metazoos. Los coanoflagelados que se ilustran son *Coanosaiga*, a la izquierda, y *Proterospingia*, a la derecha.

das, pero los estramenopilos son flagelados heterocontos (*Gr. hetero*, distinto, + *kontos*, polo). Tienen dos flagelos distintos, ambos insertados en el extremo anterior, en lugar del posterior como en los opistocontos (*Gr. opisth*, posterior). En los heterocontos, el flagelo dirigido hacia delante es largo y velludo, mientras que el otro es corto, liso y "cuelga" tras la célula. Este clado a veces recibe el nombre de Heterocontos (Heterokontia); el nombre estramenopilos (L. *stramen*, paja, + *pilos*, pelo) hace referencia a los pelos tripartitos y tubulares que cubren el flagelo. Este clado contiene algas pardas, algas amarillas y diatomeas, todas ellas formas semejantes a plantas que obtienen energía mediante plastos, pero también están presentes formas similares a animales. Los oplanoides, un grupo de parásitos animales que se tomaron por cilíados modificados, y algunos heliozoos (p. 243) se cuentan entre los organismos agrupados en los Estramenopilos.

## Viridiplantae

El clado Viridiplantae contiene algas verdes unicelulares y pluricelulares, briofitas y plantas vasculares. Los cloroplastos presentan clorofilas *a* y *b*. Los zoólogos colocaron a la rama flagelada y semejante a las plantas de este linaje en la clase Fitomastigóforos. Sin embargo, otros biólogos reunían a las algas verdes, unicelulares y pluricelulares, en el filo Clorofitas.

## Filo Clorofitas

Este grupo contiene algas unicelulares autótrofas, como *Chlamydomonas* (Figura 11-19) y formas coloniales como *Gonium* (Figura 11-19) y *Volvox* (Figura 11-20). *Volvox* se estudia frecuentemente

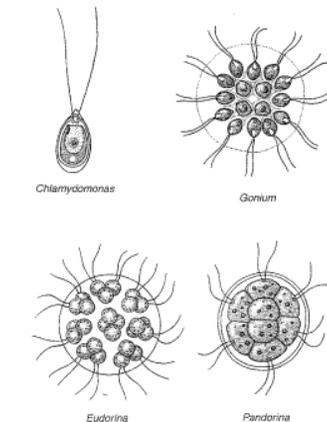


Figura 11-19

Ejemplos del filo Clorofitas. Todos son fotoautótrofos.

en los cursos introductorios porque su modo de desarrollo es en cierto modo similar al desarrollo embrionario de algunos metazoos. La forma básica de *Volvox*, una esfera de células hueca, recuerda a la blástula de los metazoos, lo que ha sugerido a algunos autores que el primer metazoos fue un flagelado no fotosintético cuya organización corporal era semejante a la de *Volvox*.

*Volvox* (Figura 11-20) es una esfera verde y hueca, que puede alcanzar un diámetro de 0.5 a 1 mm. Es una colonia de muchos miles de zooides (hasta 50 000) embebidos en la superficie de una bola gelatinosa. Cada célula se parece mucho a un euglenóido (p. 231), con un núcleo, un par de flagelos, un gran cloroplasto y estigma rojo. Un estigma es una fovea pigmentaria poco profunda que sólo permite que la luz procedente de una única dirección estimule un receptor sensible a la luz. Las células adyacentes están unidas unas a otras mediante bandas de citoplasma. En uno de los polos (generalmente hacia donde se mueve la colonia), los estigmas son ligeramente mayores. La acción coordinada de los flagelos hace que la colonia se mueva girando sobre sí misma.

En *Volvox* se produce una división de funciones hasta el extremo de que muchas de las células son células somáticas dedicadas a la nutrición y a la locomoción, mientras que unas pocas células germinales situadas en la mitad posterior son las encargadas de la reproducción. La reproducción puede ser sexual o asexual, y en ambos casos, solamente ciertas células de posición ecuatorial o posterior participan en la formación de la siguiente generación.

La polaridad original de las células en la colonia de *Volvox* es tal que los flagelos están dirigidos hacia la cavidad anterior del organismo

en desarrollo. Para acabar con los flagelos dirigidos hacia fuera, de forma que sea posible la locomoción, la colonia completa debe desplegarse (como un dedo de guante) de dentro a fuera. Este proceso, llamado inversión, es  *muy inusual*. De todos los restantes organismos vivos, solamente las esponjas (filo Poríferos) tienen un proceso de desarrollo comparable.

La reproducción asexual en *Volvox* tiene lugar mediante divisiones mitóticas repetidas de una de las células germinales hasta formar una esfera hueca de células, con los extremos flagelados de éstas hacia el interior. Entonces la esfera se revuelve sobre sí misma dentro a fuera hasta formar una colonia hija semejante a la colonia parental. En el interior de la colonia madre se forman varias esferas hijas antes de que aquella se rompa y éstas queden libres en el exterior.

En la reproducción sexual, alguno de los zooides se diferencia en macrogametos y microgametos (Figura 11-20). Los macrogametos (óvulos) son de mayor tamaño, pero menos numerosos, y están cargados con sustancias alimenticias para la nutrición del joven organismo. Los microgametos, mediante divisiones repetidas, forman haces o esferas de pequeños espermatozoides flagelados que, tras madurar, abandonan la colonia madre y nadan hasta encontrar un óvulo maduro. Tras la fecundación, el cigoto segrega una cubierta dura y espinosa a su alrededor. Cuando quedan libres por la rotura de la colonia parental, los cigotos permanecen quiescentes durante el invierno. En el interior de su cápsula, el cigoto sufre repetidas divisiones, dando lugar a una pequeña colonia que ciclo-

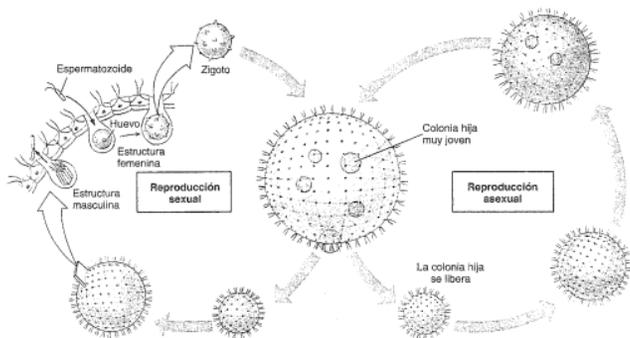


Figura 11-20

Ciclo vital de *Volvox*. La reproducción sexual tiene lugar en primavera y verano, cuando las células reproductoras especializadas, que son diploides, se dividen para formar colonias jóvenes que permanecen dentro de la colonia madre hasta que son suficientemente grandes para sobrevivir. La reproducción sexual tiene lugar fundamentalmente en otoño, cuando se desarrollan las células sexuales, haploides. Los huevos fecundados pueden enquistarse para pasar el invierno, desarrollándose hasta colonias maduras en primavera. En algunas especies las colonias tienen sexos separados; en otras, tanto óvulos como espermatozoides se producen en la misma colonia.

siona en primavera. Después pueden producirse varias generaciones asexuales durante el verano, antes de que tenga lugar de nuevo la reproducción sexual.

El orden al que pertenece *Volvox* (*Volvocida*) incluye a muchos flagelados dulciacuicolas, la mayoría de ellos verdes y con una pared de celulosa a través de la que sobresalen dos flagelos cortos. Muchas formas son coloniales (Figura 11-19, *Pandorina*, *Eudorina*, *Gonium*), en las que un único organismo contiene más de una célula, pero sin que existan tipos celulares independientes, somáticos o ni reproductores.

## Filo Euglenozoa

Los Euglenozoa (Figura 11-21) son generalmente considerados como un grupo monofilético, ya que comparten la persistencia de los núcleos durante la mitosis y las crestas mitocondriales discoidales. Los miembros de este filo tienen una serie de microtúbulos longitudinales inmediatamente bajo la membrana celular, que la refuerzan para constituir una **película**. El filo está dividido en dos subfilos, los Euglenidos y los Cinetoplastidos. Los Cinetoplastidos reciben este nombre debido a la presencia de un orgánulo exclusivo, el cinetoplasto. Se trata de una mitocondria modificada, asociada con un cinetosoma, que lleva un gran disco de DNA. Los cinetoplastidos son todos parásitos, tanto de plantas como de animales.

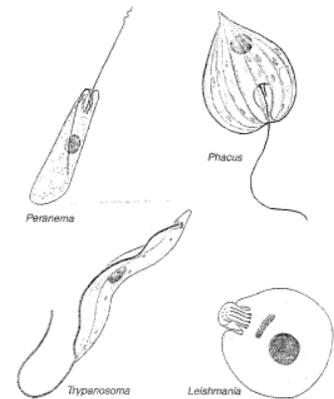


Figura 11-21

Ejemplos del filo Euglenozoa. *Peranema* es incoloro, de vida libre y fagotrofo, y *Phacus* es verde, de vida libre y fototrófico. *Trypanosoma* y *Leishmania* son parásitos, y algunas especies son causa de graves enfermedades para el hombre y los animales domésticos. *Leishmania* se muestra en su forma intracelular, sin flagelo externo.

## Subfilo Euglenidos

Los euglenidos, anteriormente incluidos en los Fitomastigóforos, tienen cloroplastos con clorofila *b*. Estos cloroplastos están rodeados por una doble membrana y probablemente se han adquirido por endosimbiosis secundaria.

*Euglena viridis* (Figura 11-14) es un flagelado representativo que se estudia muchas veces en cursos de introducción a la zoología. Su hábitat natural son arroyos y charcos con considerable vegetación. Estos organismos son ahuecados y de unos 60  $\mu$ m de longitud, aunque algunas especies de *Euglena* son menores y otras más grandes (*E. oxyuris* tiene 500  $\mu$ m de largo). Inmediatamente bajo la membrana externa de *Euglena* se encuentran bandas proticas y microtúbulos, que constituyen la película. En *Euglena* la película es lo suficientemente flexible como para permitir que se doble, aunque en otros euglenidos puede ser más rígida. Un flagelo se extiende desde la **citofaringe**, en forma de botella y situada en el extremo anterior, mientras que un segundo flagelo, mucho más corto, no llega a salir de ésta. En la base de cada flagelo se encuentra un cinetosoma o cuerpo basal, y una **vacuola contráctil** viene a la citofaringe. Una mancha ocular roja, o estigma, parece funcionar en la orientación hacia la luz. En el interior del citoplasma se encuentran cloroplastos ovales que contienen clorofila y confieren al organismo su color verde. Los **cuerpos de paramilón** son masas, de distintas formas, de un material de reserva parecido al almidón.

La nutrición de *Euglena* es generalmente autótrofa (holofítica), pero si se mantiene al organismo en la oscuridad, hace uso de la alimentación saprozoica, absorbiendo nutrientes a través de su superficie corporal. Se pueden conseguir mutantes de *Euglena* que han perdido permanentemente su capacidad fotosintética. Aunque *Euglena* no ingiere alimento sólido, algunos euglenidos son fagotróficos. *Peranema* tiene un citosoma que se abre a lo largo de la citofaringe.

*Euglena* se reproduce por fisión binaria y puede enquistarse para sobrevivir ante condiciones ambientales adversas.

## Subfilo Cinetoplastidos

Algunos de los protozoos parásitos más importantes son cinetoplastidos. Muchos de ellos pertenecen al género *Trypanosoma* (*G. trypanon*, barreno, taladro, + *soma*, cuerpo) (Figura 11-21) y viven en el sangre de peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Algunos son patógenos, pero otros producen enfermedades graves en el hombre y los animales domésticos. *Trypanosoma brucei gambiense* y *T. brucei rhodesiense* provocan la enfermedad del sueño en el hombre, mientras que *T. brucei brucei* causa una dolencia análoga en los animales domésticos. Todos ellos están transmitidos por la mosca tsé-tsé (*Glossina* spp.). *Trypanosoma brucei rhodesiense*, el más virulento de los trypanosomas de la enfermedad del sueño, y *T. b. brucei* tienen reservorios naturales (el antílope y otros mamíferos salvajes) a los que, aparentemente, no afecta el parásito. Se diagnostican unos 10 000 nuevos casos de enfermedad del sueño cada año, de los cuales aproximadamente la mitad son fatales, y gran parte del resto sufre daños cerebrales permanentes.

*Trypanosoma cruzi* produce en el hombre la enfermedad de Chagas, en América Central y del Sur, y es transmitido por la picadura de chinches reduvidas (*Triatominae*, en inglés llamadas "kissing bugs" porque habitualmente pican a su víctima en la cara mientras duerme). La forma aguda de la enfermedad de Chagas es especialmente común y grave entre los niños menores de cinco años, mien-

tras que la forma crónica se encuentra más a menudo en los adultos. Los síntomas son fundamentalmente el resultado de disfunciones del sistema nervioso central y periférico. Hay entre dos y tres millones de personas en América Central y del Sur que sufren la enfermedad de Chagas crónica, y 45 000 de ellas mueren cada año.

Varias especies de *Leishmania* (Figura 11-21) son patógenas para el hombre. Algunas producen una grave afección visceral, especialmente del hígado y del bazo, otras causan lesiones desfiguradoras en las mucosas de nariz y garganta, y en los casos más leves, úlceras cutáneas. Todas ellas son transmitidas por las moscas de la arena. La leishmaniasis visceral y la leishmaniasis cutánea son comunes en ciertas regiones de África y Asia, mientras que la forma mucocutánea se encuentra en América Central y del Sur.

## Filo Retortamonádidos y Diplomonádidos

Este filo se ha dividido en dos clados, Retortamonádidos y Diplomonádidos. Los Retortamonádidos comprenden parásitos y comensales unicelulares, como *Chilomastix* y *Retortamonas*. Carecen de mitocondria y aparato de Golgi, por lo que los biólogos se preguntan si no se diferenciarán del principal linaje de los eucariotes antes de la simbiosis mitocondrial. Los Diplomonádidos, que una vez fueron un subgrupo de los Retortamonádidos, también carecen de mitocondrias, y se ha supuesto que constituyen una rama que divergió muy pronto del linaje eucariote. Sin embargo, recientes investigaciones han demostrado que los genes mitocondriales están presentes en el núcleo celular, lo que hace más plausible que la falta de mitocondrias se deba a una pérdida secundaria y no constituya un rasgo primario.

*Giardia*, un diplomonádido, es un parásito bien conocido (Figura 11-22). Algunas especies se encuentran en el tracto digestivo de la especie humana, pero otras aparecen en aves y anfibios. A menudo no provocan síntomas, pero pueden producir una diarrea intensa, aunque no fatal. Los quistes son excretados con las heces, y son ingeridos por los nuevos hospedadores, a menudo a través de aguas contaminadas.

*Giardia lamblia* generalmente se transmite a través de depósitos contaminados por aguas residuales. La misma especie, sin embargo, vive en una gran cantidad de mamíferos, aparte del hombre. Los castores son una importante fuente de infección en las montañas del oeste de los Estados Unidos. Cuando uno ha recorrido muchos kilómetros en un día caluroso, puede ser muy tentador llenar la cantimplora en un estanque de aguas claras, que ha quedado embalsada por un dique de castores. Así se han producido muchos casos de infección. En España la lamblia (o giardiasis) es endémica en Galicia.

## Alveolados

El clado Alveolados, a veces considerado como un superfilo, contiene tres filos tradicionales relacionados por compartir la presencia de **alvéolos**, sacos rodeados de membrana situados bajo la membrana celular. En los Cilióforos (Figura 11-23), los alvéolos producen películas; en los Dinoflagelados, un grupo de flagelados acorazados (Figura 11-29), los alvéolos dan lugar a placas de la teca, y en los

\*Rogers, A. J. 1999. *Amer. Nat.* 154 (suplemento):S146-S163.

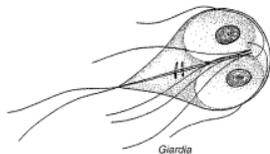


Figura 11-22

*Giardia lamblia* a menudo produce diarrea en la especie humana.

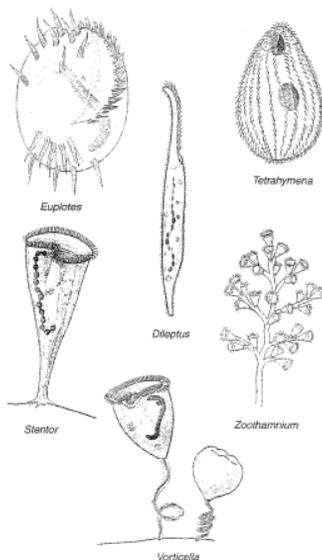


Figura 11-23

Algunos ciliados representativos. *Euplotes* tiene cílios erguidos que utiliza para desplazarse. Las fibras contráctiles del ectoplasma de *Stentor* y el pedúnculo de *Vorticella* permiten una extensión y una contracción muy grandes. Obsérvese el macronúcleo, largo y curvado, de *Euplotes* y *Vorticella*, y el atrorradial de *Stentor*.

Apicomplejos, que comprenden a las especies parásitas intracelulares llamadas previamente esporozoos (Figura 11-30), los alvéolos tienen funciones estructurales.

### Filo Cilióforos

Los ciliados (Figura 11-23) se denominan así porque su superficie está cubierta por cilios que batan de forma coordinada y rítmica. La disposición de los cilios varía dentro del filo, e incluso algunos carecen de cilios en estado adulto, aunque sí los tienen en otras etapas del ciclo vital. En general, los ciliados son de mayor tamaño que el resto de los protozoos, con un rango que oscila entre 10 µm y 3 mm de longitud. La mayoría de los ciliados son de vida libre, en hábitat marinos o dulcícolas, pero también existen formas comensales y parásitas. Generalmente son solitarios y móviles, pero algunos son sésiles y otros coloniales. Los ciliados son los protozoos estructuralmente más complejos, con una amplia variedad de especializaciones.

La película de los ciliados puede consistir solamente en la membrana celular, o en algunas especies, constituir una armadura gruesa. Los cilios son cortos, y generalmente dispuestos en hileras longitudinales o diagonales. Pueden cubrir toda la superficie del organismo o estar restringidos a la región oral o a ciertas bandas. En algunas formas, los cilios están fusionados en hojas o láminas llamadas **membranas ondulantes**, que, en **membranas**, de menor tamaño, a veces utilizadas para introducir alimento en la **ctófaringe**. En otras formas, pueden existir cilios fusionados formando penachos erectos denominados **ciros**, que se emplean para la locomoción en el caso de los protozoos reptantes (Figura 11-23).

Un sistema de fibras, aparentemente estructural, además de los cintosomas, constituye la **infraclación**, inmediatamente bajo la película (Figura 11-24). Cada cilio finaliza bajo la película en un cinto, de cada uno de los cuales surge una fibrilla que pasa a lo largo y por debajo de las filas de cilios, reuniéndose con otras fibrillas de la misma fila. Los cilios, los cintoomas y otras fibrillas de cada fila constituyen una **cineta** (Figura 11-24). Parece que todos los ciliados tienen un sistema de cinetas, incluso aquellos que carecen de cilios en alguna fase de su ciclo vital. Aparentemente, parece que la infraclación no sirve para coordinar el batido ciliar, como se

pensó en un principio. La coordinación del movimiento ciliar probablemente se produce por ondas de despolarización de la membrana celular, que se desplazan hacia atrás, de forma similar a como lo hace un impulso nervioso.

Los ciliados son siempre multinucleados, con al menos un **macronúcleo** y un **micronúcleo**, aunque puede haber muchos de cada tipo. Aparentemente, el macronúcleo es responsable de las funciones metabólicas y del desarrollo, y de mantener los caracteres viables, como el aparato pelicular. La forma del macronúcleo varía entre las distintas especies (Figuras 11-15 y 11-23). El micronúcleo participa en la reproducción sexual y da lugar a un macronúcleo tras el intercambio de material micro nuclear entre individuos. Los micronúcleos se dividen mitóticamente, mientras que los macronúcleos lo hacen amitóticamente (p. 227).

Algunos ciliados tienen unos curiosos cuerpos diminutos en su ectoplasma, entre las bases de los cilios. Un ejemplo son los **tricoístos** (Figuras 11-15 y 11-24) y los **toxicístos**. Bajo estimulación mecánica o química, estos corpúsculos lanzan, como en un disparo, una estructura larga y filamentosa. El mecanismo de expulsión no se conoce. La función de los tricoístos se supone que es defensiva, aunque no está muy claro. Cuando un paramecio es atacado por un *Didinium*, lanza sus tricoístos, aunque con poco éxito. Los toxicístos, sin embargo, expulsan un veneno que paraliza a las presas de los ciliados carnívoros. Estructuralmente, son completamente distintos de los tricoístos. Muchos dinoflagelados también tienen tricoístos.

La mayoría de los ciliados son holozoicos. Casi todos ellos poseen un citostoma (boca), que en algunas formas es una simple abertura, y en otras está conectada a una "garganta" o surco cilado. En algunos, la boca está reforzada por salientes rígidos en forma de bastón, los triquitos, que sirven para ingerir presas muy grandes, en otros, como en los paramecios, las corrientes de agua provocadas por los cilios llevan partículas de alimento de tamaño microscópico hacia la boca. *Didinium* tiene una prolongación a modo de trompa para atrapar a los paramecios de los que se alimenta (Figura 11-21). Los surcos paralizan a sus presas y digieren sus contenidos a través de tentáculos tubulares, mediante un mecanismo de alimentación complejo que parece combinar la fagocitosis con la acción de los microtúbulos deslizantes en los tentáculos (Figura 11-2).

**Suctores** Los suctores son ciliados en los que los jóvenes presentan cilios y son libres y nadadores, mientras que los adultos desarrollan un pedúnculo de fijación, se hacen sésiles y pierden sus cilios. No tienen citostoma, pero se alimentan mediante tentáculos largos, finos y tubulares. Los suctores capturan presas vivas, generalmente ciliados, a través del extremo de uno de sus tentáculos y las paralizan. El citoplasma de la presa fluye entonces por el tentáculo captor, mediante un complejo mecanismo alimentario que parece combinar la fagocitosis con la acción deslizante de los microtúbulos en los tentáculos (Figura 11-2). Al final se forman vacuolas digestivas en el suctor.

Uno de los mejores lugares para encontrar suctores dulcícolas son las algas que crecen sobre el caparazón de los galápagos. Géneros comunes sobre tortugas son *Anatima* (sin pedúnculo ni teca) y *Spatulophrya* (con pedúnculo y teca). Otros representantes dulcícolas son *Polyphrya* (Figura 11-24) y *Dendrosoma*. *Actinotopsis* y *Ephelota* son formas de agua salada.

Entre los suctores parásitos hay que incluir a *Trichophrya*, cuyas especies se encuentran en diversos invertebrados y peces de agua dulce; *Allantostoma*, que se presenta en el intestino de ciertos mamíferos; y *Sphaerosphrya*, que vive sobre *Stentor*.

**Ciliados simbiotes** Muchos ciliados simbiotes viven como comensales, pero algunos pueden ser peligrosos para sus hospedadores. *Balanidium coli* vive en el intestino grueso del hombre, los cerdos, las ratas y muchos otros mamíferos (Figura 11-25). Parece haber cepas específicas para cada hospedador, de forma que el parásito no se transmite con facilidad de una especie a otra. La transmisión se produce por contaminación fecal del alimento o del agua. Generalmente los organismos no son patógenos, pero en el hombre y vacas invaden el epitelio intestinal, produciendo una disentería similar a la causada por *Entamoeba histolytica* (p. 242). La enfermedad puede ser grave, e incluso fatal. Las infecciones son comunes en ciertas regiones de Europa, Asia y África, pero son raras en los Estados Unidos.

Otras especies de ciliados viven en otros hospedadores. *Entodinium* (Figura 11-25) pertenece a un grupo de estructura muy compleja, que vive en el tracto digestivo de los rumiantes, donde puede ser muy abundante. *Nyctotena* habita en el colon de sapos y ranas. En los peces dulcícolas, tanto salvajes como de acuario, *Ichthyophthirius* produce una enfermedad conocida por muchos acuicultores como "ick". Si no se trata, puede producir la pérdida de costosos ejemplares exóticos.

**Ciliados de vida libre** Entre los ciliados más llamativos y conocidos hay que citar a *Stentor* (Gr. heraldo de voz potente), con

(\*W. del T.) La palabra "ick" es una típica voz del inglés de Norteamérica y procede de "ich", apócope de "ichthyologist" (ictólogo e experto en peces), y, por extensión, "ichthyophthirius", enfermedad causada por las "ladillas de los peces".

aspecto de trompeta y solitario, con un macronúcleo de forma arrojada (Figura 11-23); *Vorticella* (L. dim. de *ortex*, pedículo), con aspecto de campana y unido al sustrato por un pedúnculo contráctil (Figura 11-23) *Euploes* (Gr. eu, verdadero, + *plous*, nadador) y con cuerpo aplastado y grupos de cilios fusionados (ciros) que funcionan como patas. Los paramecios son abundantes en estanques y corrientes lentas con plantas acuáticas y materia orgánica en descomposición. Trataremos a *Paramecium* con más detalle, como ciliado de vida libre representativo.

**Forma y función de Paramecium** El paramecio se describe a menudo como con aspecto de zapallito. *Paramecium caudatum* tiene una longitud de 150 a 300 µm y es algo redondeado por su extremo anterior, mientras que el parte posterior es más aguzada (Figura 11-15). El organismo tiene un aspecto asimétrico debido a que el **surco oral** marca una depresión que se dirige oblicuamente hacia atrás por su lado ventral.

La **película** es una membrana clara y elástica, que puede estar ornamentada por surcos o salientes en forma de papilas (Figura 11-24), y toda su superficie está cubierta de cilios dispuestos en hileras longitudinales. Directamente bajo la película se encuentra una porción de **ectoplasma** claro, que rodea a una gran masa de **endoplasma** granular. Embodidos en el ectoplasma e inmediatamente bajo la superficie se encuentran los **tricoístos** (Figura 11-24), que alternan con las bases de los cilios. La infraclación únicamente puede verse con la ayuda de métodos de fijación y tinción especiales.

En el extremo del surco oral el **ectostoma** conduce hacia una **ctófaringe** o "garganta", de forma tubular. En el recorrido de ésta, una serie de cilios modificados forma una membrana ondulante que determina el movimiento del alimento hacia la boca. El material fecal se descarga mediante un **citoporo**, situado posteriormente respecto al surco oral (Figura 11-15). Dentro del ectostoma hay vacuolas digestivas que contienen el alimento, en varios estadios de digestión. Existen dos **vacuolas pulsátiles**, cada una de las cuales consiste en un espacio central rodeado de varios **canales radiales** (Figura 11-15), que reocogen líquido y lo vuelven hacia el interior de la parte central de la vacuola. La excreción y la osmoregulación se han descrito en el p. 226.

*Paramecium caudatum* tiene dos núcleos un gran **macronúcleo** arritornado y un **micronúcleo** más pequeño, situado en una depresión del primero. Estos núcleos pueden verse, por lo general, solamente en ejemplares teñidos. El número de macronúcleos varía en las diferentes especies. *P. multimicronucleatum* puede tener hasta siete.

Los paramecios son holozoicos, se alimentan de bacterias, algas y otros pequeños organismos. Los cilios del surco oral acumulan partículas junto con los agua hacia el citostoma, desde el que la membrana ondulante las transporta hasta la ctófaringe. A partir de

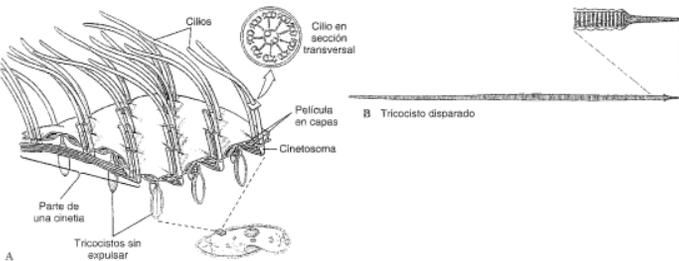


Figura 11-24  
Infraclación y estructuras asociadas en los ciliados. A, Estructura de la película y su relación con el sistema de infraclación. B, Tricoísto disparado.

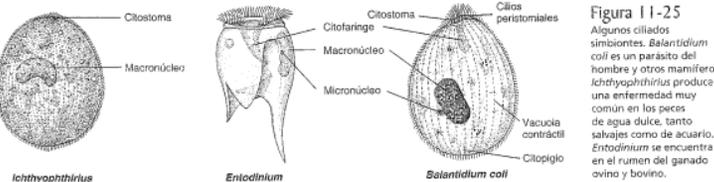


Figura 11-25  
Algunos ciliados simbiotes. *Balanidium coli* es un parásito del hombre y otros mamíferos. *Ichthyophthirius* produce una enfermedad muy común en los peces de agua dulce, tanto salvajes como de acuario. *Entodinium* se encuentra en el rumen del ganado ovino y bovino.

ésta, el alimento se recoge en vacuolas digestivas localizadas en el endoplasma. Las vacuolas digestivas circulan a través del endoplasma según una ruta definida (cicloosis), mientras el alimento es digerido por las enzimas del endoplasma. Las partes no digeridas son expulsadas al exterior por el citoprocto.

El cuerpo del paramecio es elástico, lo que permite a estos organismos doblarse y deslizarse a través de intersticios estrechos. Sus cilios pueden batir tanto hacia delante como hacia atrás, de forma que el protozoo puede nadar en cualquier dirección. Los cilios baten oblicuamente, lo que provoca un giro del organismo a lo largo de su eje longitudinal. En el surco oral, los cilios son más largos y batien más vigorosamente que en el resto, por lo que el extremo anterior del cuerpo se dobla en sentido aboral. Como resultado de todos estos factores, *Paramecium* progresa hacia delante con un patrón helicoidal (Figura 11-26A).

Cuando un cilado, como un paramecio, entra en contacto con una barrera o un estímulo químico molesto, invierte el batido de sus cilios y retrocede un poco, para después doblar el extremo anterior a la vez que pivota sobre el posterior. Esto se llama **reacción de huida** (Figura 11-26B). Puede continuar cambiando de dirección para mantenerse alejado del estímulo nocivo, y puede reaccionar de forma similar para mantenerse cerca de otro estímulo, esta vez atractivo. El paramecio puede también cambiar su velocidad de natación. ¿Cómo "sabe" el paramecio cuándo cambiar de dirección o alterar su velocidad? Curiosamente, las reacciones del organismo dependen de los efectos del estímulo sobre la diferencia de potencial eléctrico a través de su membrana. Los paramecios se hiperpolarizan ligeramente frente a sustancias o estímulos atractivos, y se despolarizan frente a los repelentes, que provocan la reacción de huida. La hiperpolarización incrementa la frecuencia de batido hacia delante, mientras que la despolarización produce la inversión del batido ciliar y la natación hacia atrás.

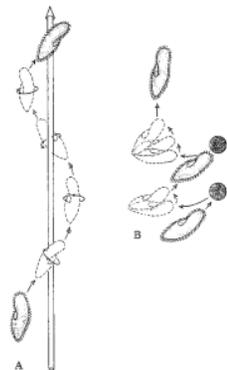


Figura 11-26

A, Patrón de natación espiral de *Paramecium*. B, Reacción de huida de *Paramecium*.

Las repuestas locomotoras, por las cuales un organismo se orienta más o menos continuamente con respecto a un estímulo, se denominan *taxis* o *tactismos*. El movimiento hacia el estímulo es una *taxis* positiva; si el movimiento es de separación, el *tactismo* es negativo. Ejemplos de ello son la *temotaxis*, respuestas al calor; las *fotoaxis*, respuestas a la luz; las *gimnotaxis*, respuestas al contacto; las *quimio-taxis*, respuestas a las sustancias químicas; las *reotaxis*, respuestas a las corrientes de aire o de agua; las *galvanotaxis*, respuestas a la corriente eléctrica; y las *geotaxis*, respuestas a la fuerza de la gravedad. Algunos estímulos no producen una respuesta orientada, sino simplemente un cambio de movimiento: más velocidad, giros al azar más frecuentes, o retardo y cese del movimiento. Tales respuestas se conocen como *cinetias*. La reacción de huida del paramecio es una *taxis* o una *cinetias*?

**Reproducción en Paramecium** Los paramecios solamente se reproducen por fisión binaria transversal respecto a las cintetas (filas de cilios), pero existen ciertas formas de fenómenos sexuales denominados *conjugación* y *autogamia*. En la **fisión binaria**, el micronúcleo se divide mitóticamente en dos micronúcleos hijos, que se desplazan hasta extremos opuestos de la célula (Figura 11-27). El macronúcleo se alarga y se divide amitóticamente.

La **conjugación** tiene lugar periódicamente en los cilados. Consiste en la unión temporal de dos individuos que intercambian material cromosómico (Figura 11-28). Durante la unión, sus macro-

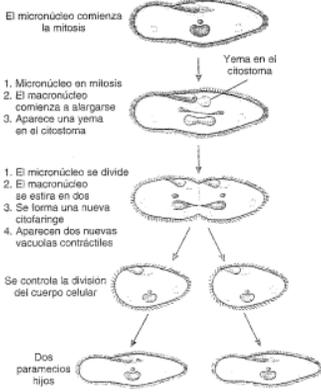


Figura 11-27

Fisión binaria de un cilífero (*Paramecium*). La división se produce a través de filas de cilios.

núcleos se desintegran y los micronúcleos de cada individuo sufren una meiosis, dando lugar a cuatro micronúcleos haploides, tres de los cuales degeneran (Figura 11-28A-C). El micronúcleo restante se divide entonces en dos pronúcleos haploides, uno de los cuales se intercambia con el otro conjugante. Los pronúcleos se fusionan para

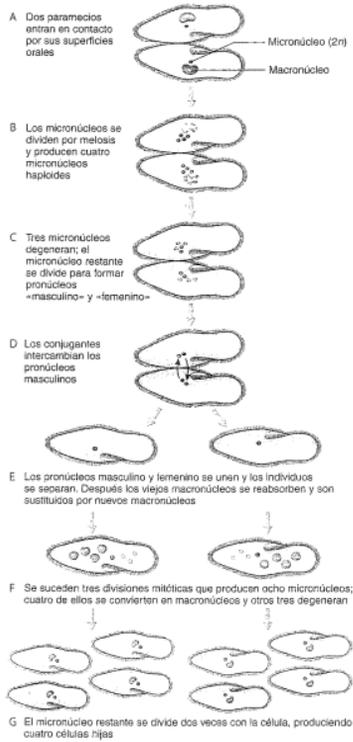


Figura 11-28

Esquema de la conjugación en *Paramecium*.

restablecer el número diploide de cromosomas, lo que va seguido de varios sucesos nucleares adicionales, detallados en la Figura 11-28. Tras este complicado proceso, los individuos pueden continuar reproduciéndose por fisión binaria sin necesidad de conjugación.

El resultado de la conjugación es similar a la formación del cigoto, porque cada exconjugante contiene material hereditario procedente de dos individuos. La ventaja de la reproducción sexual es que permite la recombinación génica, aumentando así la variabilidad genética de la población. Si bien los cilados en cultivos clonales pueden reproducirse indefinidamente sin conjugación, parece que el stirpe llega eventualmente a perder vigor. La conjugación puede restablecer la vitalidad de la stirpe. Los cambios estacionales, o el deterioro de las condiciones ambientales generalmente estimulan la reproducción sexual.

La **autogamia** es un proceso de autofecundación, semejante a la conjugación salvo que no existe intercambio de núcleos. Después de la desintegración del macronúcleo y las divisiones meióticas del micronúcleo, se originan dos pronúcleos haploides, que se unen para formar un sincario homogamético (Capítulo 5, p. 81).

### Filo Dinoflagelados

Los dinoflagelados son otro grupo que anteriormente se incluyó en los Fitoplanctófitos, y alrededor de la mitad son fotoautótrofos, como cromatófitos que llevan clorofila. El resto son incoloros y heterótrofos. Se cree que los dinoflagelados ancestrales eran heterótrofos y que algunos adquirieron cloroplastos por endosimbiosis a partir de diversas algas. Ecológicamente, algunas especies se encuentran entre los productores primarios más importantes de los ecosistemas marinos. Normalmente tienen dos flagelos, uno ecuatorial y otro longitudinal, cada uno de ellos alojado al menos parcialmente en surcos del cuerpo (Figura 11-29). Éste puede estar desnudo o cubierto por placas de celulosa o valvas. Muchas especies pueden ingerir sus presas a través de una región bucal situada entre las placas de la parte posterior del cuerpo. *Ceratium* (Figura 11-29) por ejemplo, tiene una gruesa cubierta con largas espinas por las que se extiende

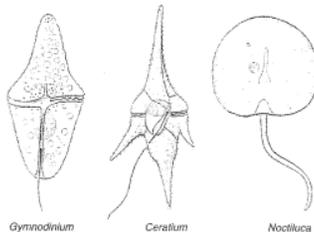


Figura 11-29

Ejemplos del filo Dinoflagelados. *Gymnodinium* no tiene placas de celulosa. Algunos miembros de su familia son autótrofos, y otros flagelatos. *Ceratium* presenta placas y es a la vez autótrofo y flagelato. *Noctiluca* es totalmente flagelato, puede ser muy largo (más de 1 mm de ancho) y tiene un largo tentáculo relacionado con la alimentación.

el cuerpo, pero puede capturar alimento con los pseudópodos posteriores e ingerirlo entre las placas flexibles del surco posterior. *Noctiluca* (Figura 11-29), un dinoflagelado incoloro, es un depredador voraz con un tentáculo largo y móvil, cerca de cuya base emerge su único y corto flagelo. *Noctiluca* es uno de los muchos organismos marinos que produce luz (bioluminiscencia).

Varios grupos de fitoflagelados son productores primarios del plancton (p. 834), tanto marino como dulciacuicola; sin embargo, los dinoflagelados son los más importantes, particularmente en el mar. Hay unos dinoflagelados, denominados zooxantelas, que viven en asociación mutualista en las tejidos de ciertos invertebrados, como otros protozoos, anémonas de mar, corales cálizos y pécoros, y moluscos bivalvos. La asociación con los corales cálizos tiene importancia ecológica y económica, ya que solamente los corales con zooxantelas pueden formar arrecifes coralinos (Capítulo 13).

Los dinoflagelados pueden producir daños a otros organismos, como cuando constriñen una "mareja roja". Aunque este nombre se aplicó originalmente a situaciones en las que los organismos se reproducían con tal profusión que el agua tomaba color rojo, actualmente se denomina mareja roja a cualquier caso de proliferación que produzca niveles detectables de sustancias tóxicas. El agua puede estar roja, marón, amarilla o sin ningún color en absoluto. Las sustancias tóxicas no son, en apariencia, dañinas para el organismo que las produce, pero son extremadamente venenosas para los peces y para otros organismos marinos. Hay varios tipos distintos de dinoflagelados y una especie de cianobacteria responsable de las marejas rojas. Este fenómeno ha producido considerables pérdidas económicas para la industria pesquera, especialmente la marisquera. Existe otro flagelado que produce una toxina que se concentra en la cadena trófica, especialmente en grandes peces de los arrecifes coralinos. La enfermedad que provoca en el hombre tras la ingestión de estos peces se conoce como ciguatera.

*Plasmodium falciparum* es una de las varias especies relacionadas de dinoflagelados que puede afectar a los peces de aguas salobres a lo largo de la costa atlántica de los Estados Unidos hasta el sur de Carolina del Norte. La mayor parte del tiempo, *Plasmodium* se alimenta de algas y bacterias, pero alguna sustancia de los productos de excreción de grandes bancos de peces hace que libere una poderosa toxina de corta duración. La toxina puede irritar o matar a los peces, produciendo a menudo lesiones cutáneas. *Plasmodium* presenta formas ameboides y flageladas entre sus más de 20 morfotipos; algunas formas se alimentan de los tejidos y de la sangre de los peces. Aunque no tiene cloroplastos, puede secretarles de las algas que le sirven de presa y obtiene energía de ellos a corto plazo. Este fascinante grupo de especies no se descubrió hasta 1988.

### Filo Apicomplejos

Todos los apicomplejos son endoparásitos, con hospedadores en muchos filos animales distintos. La presencia de una cierta combinación de orgánulos, el **complejo apical**, distingue a este subfilo (Figura 11-30A). El complejo apical solamente está presente en determinados estados del desarrollo de estos organismos; por ejemplo, **merozoítos** y **esporozoítos** (Figura 11-31). Algunos de sus estructuras, particularmente las **ropias** y **micronemas**, contribuyen aparentemente a la penetración en las células o los tejidos del hospedador.

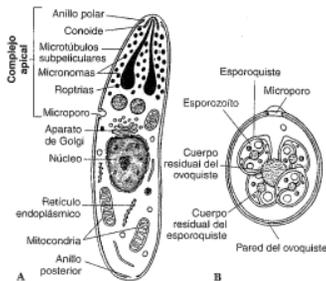


Figura 11-30

A. Esquema de un esporozoito o merozoito de un apicomplejo a microscopía electrónica, que muestra el complejo apical. El anillo polar, el conoide, los micronemas, las roptrias, los microtubulos subpelliculares y el mircoporo (citostoma) se consideran como componentes del complejo apical. B. Ovoquist infectivo de *Eimeria*. El ovoquist es la forma de resistencia y ha sufrido división múltiple tras la formación del zigoto (esporogonia).

Los orgánulos locomotores son menos patentes en este grupo que en otros protozoos. En algunas etapas intracelulares aparecen pseudópodos, y los gametos de ciertas especies son flagelados. Delgadas fibrillas contráctiles pueden formar ondas de contracción a través de la superficie, para impulsar al organismo por un medio líquido.

El ciclo vital incluye generalmente reproducción sexual y asexual, y a veces aparece un hospedador intermediario invertebrado. En cierto punto de su ciclo vital, el organismo desarrolla una **espora (ovoquist)**, que es infectiva para el nuevo hospedador y con frecuencia está revestida de una resistente cubierta protectora. En el tradicional filo Protozoos, los Apicomplejos se encuentran en la clase Esporozos, por lo que este nombre se aplica a veces aquí, pero también puede referirse a otros taxones formadores de esporas sin relación con ellos.

**Clase Coccidios** Los coccidios son parásitos intracelulares de invertebrados y vertebrados, y el grupo incluye especies de gran importancia médica y veterinaria. Veremos tres ejemplos: *Eimeria*, que generalmente afecta a las aves; *Toxoplasma*, que produce la toxoplasmosis, una enfermedad de los gatos y de la especie humana; y *Plasmodium*, el organismo causante de la malaria.

**Especies de Eimeria.** El nombre "coccidiosis" solamente se aplica a las enfermedades infecciosas producidas por *Eimeria* o *Isospora*. El hombre se infecta ocasionalmente por *Isospora*, pero la enfermedad está poco extendida. Sin embargo, una infección causada por *Isospora* puede ser muy grave en los enfermos de SIDA. Algunas especies de *Eimeria* pueden producir enfermedades graves en ciertos animales domésticos. Los síntomas son generalmente diarrea o disentería graves.

*Eimeria tenella* es muchas veces fatal para el ganado joven, en el que produce patógenos intestinales graves. Los organismos sufren esquizogonia (p. 227) en las células intestinales, produciendo finalmente gametos. Tras la fecundación, el zigoto forma un ovoquist que sale del hospedador con las heces (Figura 11-30B). La esporogonia tiene lugar en el ovoquist y fuera del hospedador, originándose ocho esporozoítos en cada ovoquist. La infección se produce cuando un nuevo hospedador ingiere accidentalmente un ovoquist esporulado y los esporozoítos quedan libres por la acción de las enzimas digestivas.

**Toxoplasma gondii.** Un ciclo vital semejante se produce en *Toxoplasma gondii*, parásito de los gatos, pero esta especie produce también etapas extraintestinales. Cuando animales como roedores, ganado vacuno y ovino, el hombre y otros mamíferos, incluso también aves, ingieren esporozoítos, éstos atraviesan el intestino y se reproducen asexualmente con rapidez en diversos tejidos. Si el hospedador desencadena una respuesta inmunitaria, la reproducción de los parásitos se ralentiza, quedando encerrados en **quistes**. Los zoítos, llamados **bradizoítos**, se acumulan en gran número en cada quiste. Los bradizoítos pueden infestar a otros hospedadores, como los gatos, donde inician el ciclo intestinal cuando el animal ingiere una presa infectada. Los bradizoítos permanecen viables y con capacidad infecciosa durante meses o años, y se calcula que un tercio de la población humana es portadora de quistes con bradizoítos. La ruta normal para la infestación en el hombre parece ser el consumo de carne insuficientemente cocinada.

En el hombre, *Toxoplasma* tiene poco o ningún efecto, excepto en pacientes con SIDA o en mujeres embarazadas, particularmente en el primer trimestre. En este caso aumentan en gran manera las probabilidades de un defecto de nacimiento en el recién nacido: se cree que el 2% de los casos de retraso mental en los Estados Unidos están producidos por toxoplasmosis congénitas. La toxoplasmosis también es una complicación grave en las personas con deficiencia inmunitaria, tanto por el consumo de drogas como por el SIDA. En tales pacientes, la rotura de un quiste, que podría ser tratada fácilmente en una persona con un sistema inmunitario normal, resulta ser una amenaza letal.

**Plasmodium: el organismo de la malaria.** El coccidio mejor conocido es *Plasmodium*, el organismo causante de la enfermedad infecciosa más importante del hombre: la **malaria o paludismo**. Se trata de una enfermedad muy grave, difícil de controlar y muy extendida, particularmente en los países tropicales y subtropicales. Hay cuatro especies de *Plasmodium* que afectan al hombre: *P. falciparum*, *P. vivax*, *P. malariae* y *P. ovale*. Aunque cada una de ellas produce su cuadro clínico particular, las cuatro tienen ciclos de desarrollo similares en sus hospedadores (Figura 11-31).

El parásito es transportado por mosquitos (*Anopheles*), que inyectan al hombre los esporozoítos con su saliva mientras pican. Los esporozoítos penetran en las células del hígado e inician la esquizogonia. Los productos de esta división pueden penetrar en otra célula hepática para repetir el ciclo esquizogónico o, en el caso de *P. falciparum*, invadir los eritrocitos siguiendo tres rutas: un único ciclo en el hígado. El período en el que los parásitos están en el hígado es el **período de incubación**, que se prolonga durante 6 a 15 días, según la especie de *Plasmodium*.

Los **merozoítos** liberados en el hígado como resultado de la esquizogonia penetran en los glóbulos rojos, donde comienzan una

serie de ciclos esquizogónicos. Cuando invaden las células, pasan a ser **trofozoítos** ameboides, que se alimentan de hemoglobina. El producto final de la digestión de la hemoglobina por el parásito es un pigmento oscuro e insoluble, la **hemozoina**. La hemozoina se acumula en la célula hospedadora, se libera cuando se produce la siguiente generación de merozoítos y se acumula eventualmente en el hígado, el bazo y otros órganos. El trofozoito crece en el interior de la célula y sufre esquizogonia, produciendo de 6 a 36 merozoítos según la especie, que vuelven a infectar a nuevos eritrocitos. Cuando el hemozoina contiene los merozoítos se rompe, libera los productos metabólicos del parásito, que se habían acumulado en su interior. La liberación de estas sustancias extrañas en la circulación del paciente produce la fiebre y los escalofríos propios de la malaria.

Aproximadamente el 16% de los adultos de los Estados Unidos están infestados por *Toxoplasma gondii*, no existen síntomas porque el parásito es mantenido a raya por nuestro sistema inmunitario. Sin embargo, *T. gondii* es una de las infecciones oportunistas más importantes en los pacientes con SIDA. La infestación latente se activa aproximadamente en el 5% a 15% de los enfermos con SIDA, a menudo en el cerebro y con graves consecuencias. Otro coccidio, *Cryptosporidium parvum*, se observó por primera vez en el hombre en 1976. Sabemos que es una de las principales causas de diarrea en todo el mundo, especialmente entre los niños de países tropicales. Se han producido brotes a través del agua en los Estados Unidos, y la diarrea puede necesitar tratamiento de por vida en pacientes inmunodeprimidos (como es el caso del SIDA). Las tasas de infestación en 2005 rondan los 3 casos por cada 100 000 habitantes. El bilito coccidio patógeno en aparecer ha sido *Cyclospora cayentensis*. Su tasa de infestación en los Estados Unidos en 2005 era de unos 0,2 casos por cada 100 000 habitantes, con la diarrea como síntoma más común. La infestación generalmente se produce por la ingestión de agua o alimentos contaminados.

Como la población de esquizontes en maduración en los eritrocitos está hasta cierto punto sincronizada, los episodios de escalofríos y fiebre tienen una periodicidad característica según cada una de las especies de *Plasmodium*. En *P. vivax* (terciaria benigna), y en *P. ovale*, las esporas se producen cada 48 horas en *P. malariae* (cuartana), cada 72 horas en *P. falciparum* (terciaria maligna) aproximadamente cada 48 horas, aunque la sincronización en esta especie está menos marcada. Con las primeras tres especies, los pacientes generalmente se recuperan de la infección, pero la mortalidad puede ser muy alta en los casos no tratados de infección por *P. falciparum*. A veces se producen complicaciones graves, como la **malaria cerebral**. Desgraciadamente, *P. falciparum* es la especie más común, responsable del 50% de los casos de malaria en todo el mundo. Ciertos genes, como por ejemplo el gen de la hemoglobina en la anemia falciforme (p. 100) y en *P. vivax* confieren a sus portadores cierta resistencia a la malaria.

Tas venos células de esquizogonia en los eritrocitos, la infección de nuevas células por algunos merozoítos produce **microgametocitos** y **macrogametocitos**, en vez de otra generación de merozoítos. Cuando un mosquito ingiere los gametocitos de la sangre del paciente, maduran como **gametos**, y se produce la fecundación. El zigoto se convierte en un **ovocineto** móvil, que penetra en la pared del estómago del mosquito y forma el **ovoquist**. En el interior del ovoquist tiene lugar la esporogonia

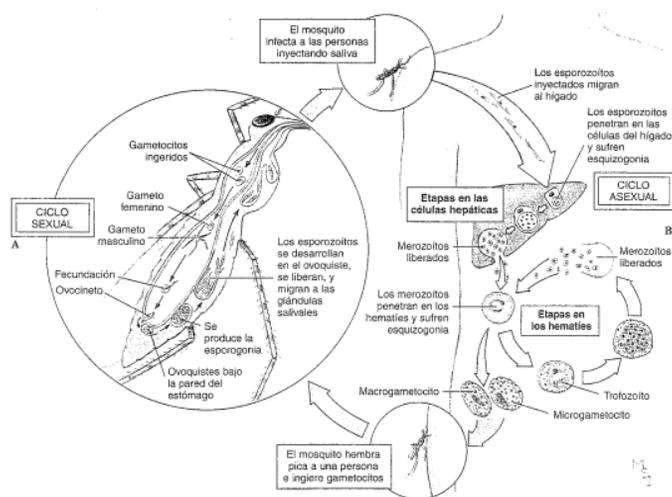


Figura 11-31

Ciclo vital de *Plasmodium vivax*, uno de los protozoos (clase Coccidios) causantes del paludismo o malaria en el hombre. A, Ciclo sexual, que produce esporozoitos en el cuerpo del mosquito. La meiosis tiene lugar inmediatamente después de la formación del cigoto (meiosis zigótica). B, Los esporozoitos infectan a una persona y se reproducen asexualmente, primero en las células del hígado y después en los glóbulos rojos de la sangre. El paludismo es transmitido por el mosquito *Anopheles*, que succiona los gametocitos y, después, al picar a otra persona, deposita esporozoitos en la nueva picadura.

nia, en la que se producen miles de esporozoitos. El ovocelato se rompe, y los esporozoitos migran a las glándulas salivales, para ser transferidos a otro ser humano por la picadura del insecto. El desarrollo en el interior del mosquito puede durar de 7 a 18 días, pero puede ser más largo si el tiempo es frío.

El 41% de la población humana del planeta vive en zonas afectadas por la malaria. La eliminación de los mosquitos y de sus lugares de puesta mediante insecticidas, drenajes y otros métodos han sido eficaces en el control de la malaria en ciertas áreas. Sin embargo, las dificultades para llevar a cabo estas tareas en lugares remotos, y la adquisición de resistencia a los insecticidas por los mosquitos y a los fármacos antimalaria por *Plasmodium* (especialmente *P. falciparum*) significan que la malaria continuará siendo una enfermedad grave para el hombre durante largo tiempo. Las estimaciones globales de fallecimientos causados por la malaria varían entre 700 000 y más de 2 millones, de los que el 75% son niños africanos.

Otras especies de *Plasmodium* parasitan aves, reptiles y mamíferos. Las de las aves se transmiten principalmente por el mosquito *Culex*.

Una enfermedad es cualquier alteración o trastorno que pueda reconocerse por un conjunto determinado de signos y síntomas. La epidemiología es el estudio de los factores que influyen en la transmisión, la distribución geográfica, la incidencia y la prevalencia de una enfermedad. La epidemiología de las enfermedades parasitarias a menudo está relacionada con las malas condiciones sanitarias y la contaminación del agua y los alimentos por los estados infectivos. Pero éste no es el caso de las enfermedades transmitidas por insectos, como la malaria. La transmisión y distribución de la malaria, así como de sus períodos de reproducción, alimentación e inactividad. El clima (que hace que el mosquito pueda reproducirse y alimentarse a lo largo de todo el año) es importante, al igual que la prevalencia en las personas infectadas (especialmente en los individuos asintomáticos). No tiene nada que ver con la pobreza o con una inadecuada gestión de las basuras y los residuos.

## Clasificación de los fillos de Protozoos

Esa clasificación sigue fundamentalmente la de Hausman y Hülsman (1996) y es una forma abreviada de la de Roberts y Janovy (2005). Supone un gran salto con respecto a las anteriores ediciones de *Zoología: principios integrales*. Con escasas excepciones, sólo incluíamos taxones de ejemplos que se citan en el capítulo.

Hay sólidas pruebas de que el filo Sarcomonastigóforos y sus subfilos correspondientes no son válidos. Las últimas monografías consideran a las amebas repartidas entre varios taxones con diversas afinidades, no todas ellas definidas todavía. Los organismos previamente asignados al subfillo Sarcodinos del filo Sarcomonastigóforos deberían reorganizarse en fillos que, si más no obstante, las amebas constituyen diversos grupos morfológicamente claramente reconocibles, que utilizaremos a conveniencia del lector, sin asignarles nivel taxonómico específico.

**Filo Clorofitas (Chlorophyta)** (Gr. *chloros*, verde, + *phyton*, planta). Algas unicelulares y pluricelulares, clorofitas *a* y *b* como pigmentos fotosintéticos, almidón como reserva (caracteres comunes con las plantas "superiores": brotistas y plantas vasculares); todos con estadios biflagelados; flagelos lisos y de igual longitud; la mayoría fototaxotrófos de vida libre. Ejemplos: *Chlamydomonas*, *Volvox*. Miembros de este filo se sitúan en el clado Viridiplantae.

**Filo Retortamonádidos (Retortamonada)** (L. *retortans*, retorcido hacia atrás, + *monas*, uno, unidad). Sin mitoccondrios ni aparato de Golgi; tres flagelos anteriores y uno recurrente, hacia atrás, alojados en surcos; parásitos intestinales o de vida libre en entornos anóxicos. Este filo está dividido en dos clados con dos géneros en el clado Retortamonádidos.

**Clase Diplomonádidos (Diplomonada)** (Gr. *diploos*, doble, + *monas*, unidad). Uno o dos carionastigotes (grupo de carionomas con un núcleo); mastigotes individuales con entre uno y cuatro flagelos; huso mitótico intranuclear; con quistes; de vida libre o parásitos. Nueve géneros de diplomonádidos comprenden el clado Diplomonádidos.

**Orden Diplomonádidos (Diplomonadida)** Dos carionastigotes, cada uno con cuatro flagelos, uno recurrente; con diversas bandas microtubulares. Ejemplo: *Giantia*.

## Parabasáilidos

El clado de los Parabasáilidos contiene diversos miembros del filo Axostilados. Los miembros de este filo tienen un eje o barra esquelético compuesto de microtúbulos, el *axostilo*, que se extiende a lo largo del eje longitudinal del cuerpo. Los parabasáilidos, tradicionalmente incluidos en la clase Parabasales, poseen una región modificada del aparato de Golgi denominada cuerpo parabasal.

Gran parte del trabajo sobre la estructura de los parabasáilidos se ha realizado sobre especies del género *Trichomonas*, un organismo patógeno del hombre y otros animales. Algunos trichomonádidos (Figura 11-32) tienen importancia médica y veterinaria. *Trichomonas vaginalis* infecta el tracto urogenital del hombre y se transmite por vía sexual. No produce síntomas en los varones, pero sí es la causa más común de vaginitis en la mujer. *Pentatrichomonas hominis* vive en el ciego y el colon de las personas, y *Trichomonas tenax* se encuentra en la boca, aparentemente son inoocuos. Otras especies de trichomonádidos están ampliamente distribuidas en todas las clases de vertebrados y en muchos invertebrados.

**Filo Axostilados (Axostylata)** (Gr. *axos*, eje, + *stylon*, barra, estilete). Con un axostilo de microtúbulos.

**Clase Parabasáilidos (Parabasalia)** (Gr. *para*, al lado, + *basis*, base). Con grandes aparatos de Golgi asociados con el carionastigote; hasta miles de flagelos. *Trichomonas* y dos formas más constituyen el clado Parabasáilidos.

**Orden Trichomonádidos (Trichomonadida)** (Gr. *trichos*, pelo, + *monas*, unidad). Típicamente al menos varios cinesomas asociados con las raíces filares características de los trichomonádidos; con cuerpos parabasiales; huso mitótico extranuclear; con hidrogenosomas, sin reproducción sexual; raramente con verdaderos quistes; todos pirátidos. Ejemplos: *Dientamoeba*, *Trichomonas*.

**Filo Euglenozoos (Euglenozoa)** (Gr. *euglen*, verdadero, perfecto, + *zōon*, cavidad, fosa, + *zōon*, animal). Con microtúbulos corticales; flagelos a menudo con barras parabasiales (estructuras en forma de barra que acompañan al axostoma en el flagelo); mitoccondrios con crestas discoidales; núcleos persistentes durante la mitosis. Este filo es sinónimo del clado Euglenozoa.

**Subfillo Euglenídeos (Euglenida)** Con microtúbulos subpelliculares que refuerzan la película.

**Clase Euglenoídeos (Euglenoida)** (Gr. *euglen*, verdadero, perfecto, + *glene*, cavidad, fosa, + *oides*, forma de, tipo de). Dos flagelos heterocantos (flagelos con distintas estructuras) que surgen de la citofaringe apical; algunas especies con estigmas fotosintéticos y cloroplastos. Ejemplo: *Euglena*.

**Subfillo Cinetoplistos (Kinetoplasta)** (Gr. *kinetos*, movimiento, + *plastos*, formado). Con una sola mitocondria que contiene un gran disco de DNA; barra parabasal.

**Clase Tripanosomídeos (Trypanosomatida)** (Gr. *trypanos*, barrenar, + *soma*, cuerpo). Uno o dos flagelos que surgen de una cavidad; flagelos típicamente con barras parabasiales paralelas al axostoma; mitocondria única (no funcional en algunas formas) que se extiende a lo largo del cuerpo como un tubo, lizo o red de tubos ramificados, generalmente con un solo y conspicuo cinetoplasto situado

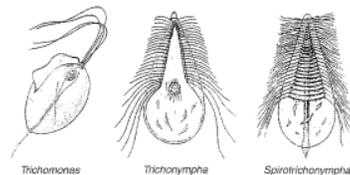


Figura 11-32

Estos tres organismos pertenecen al clado Parabasáilidos. *Trichomonas vaginalis* se transmite sexualmente y es una causa frecuente de vaginitis en las personas. *Trichonympha* y *Spirotrichonympha* son simbiontes mutualistas de las termitas.

cerca de los cinesomas flagelares; aparato de Golgi situado en la región de la fosa flagelar, no conectado a los cinesomas ni a los flagelos, todos parásitos. Ejemplos: *Leishmania*, *Trypanosoma*.

**Filo Apicomplejos (Apicomplexa)** (L. apex, extremo, + complex, grado en torno). Conjunto exclusivo de orgánulos (complexo apical) asociado con el extremo anterior en algún estado del desarrollo; cilios y flagelos inexistentes excepto en los microgametos flagelados de algunos grupos; a menudo con quistes; todos parásitos. Este filo se encuentra dentro del clado Alveolados.

**Clase Gregarinas (Gregarina)** (G. gregarus, que forma mandas o grupos). Los gamontes maduros (individuos que producen gametos) son grandes y extracelulares; los gametos son similares en forma y tamaño; los zigocitos forman oocistos dentro de los hospederos; estos son parásitos del tubo digestivo o de la cavidad corporal de ciertos invertebrados; el ciclo vital sólo tiene un hospedador. Ejemplos: *Monocystis*, *Gregarina*.

**Clase Coccidios (Coccidia)** (G. coccus, núcleo, grano). Gamontes maduros pequeños, infectan intracelulares; ciclo vital con merogonia, gametogonia y esporogonia; la mayoría de las especies viven en invertebrados. Ejemplos: *Cryptosporidium*, *Cyclospora*, *Eimeria*, *Toxoplasma*, *Plasmodium*, *Babesia*.

**Filo Cilióforos (Ciliophora)** (L. ciliium, pestaña, + G. phora, llevar). Con cilios o ctenidias ciliosas en al menos una de las fases del ciclo vital; dos tipos de núcleos, con raras excepciones; división binaria, transversal respecto a las líneas de cilio; pero también puede haber pluripartición y gemación; la reproducción sexual implica conjugación, autogamia y citogamia; nutrición heterótrofa; existen típicamente vacuolas contractiles; la mayor parte de las especies de vida libre, pero hay muchas comensales y otras parásitas. (Es un grupo muy grande, actualmente dividido por la clasificación de la Sociedad de Protozoólogos en tres clases y numerosos órdenes y subórdenes. Las clases se distinguen por los caracteres típicos de los patrones de cilación, especialmente alrededor del citostoma, por el desarrollo del citostoma y por otros rasgos.) Ejemplos: *Paramecium*, *Colpoda*, *Tetrahymena*, *Balanitidium*, *Stentor*, *Blepharisma*, *Epiditium*, *Euploea*.

## Amebas

Las amebas se encuentran tanto en agua dulce como salada, y en los suelos húmedos. Algunas son planctónicas, mientras otras prefieren tener un sustrato. Algunas pocas son parásitas. La mayoría se reproducen por fisión binaria. También se dan la esporulación y la gemación.

La nutrición de las amebas es holotrófica; es decir, ingieren y digieren alimentos líquidos y sólidos. La mayoría de las amebas son omnívoras y se alimentan de algas, bacterias, protozoos, rotíferos y otros organismos microscópicos. Una ameba puede ingerir alimento con cualquier parte de su superficie corporal, simplemente produciendo un pseudópodo que atrapa el alimento (fagocitosis). La partícula de alimento englobada, junto con algo de agua ambiental, constituye una vacuola digestiva que transportan las corrientes del endoplasma. Conforme se produce la digestión en el interior de la vacuola por la acción enzimática, el agua y los materiales digeridos pasan al citoplasma. Los restos sin digerir son expulsados al exterior a través de la membrana plásmica.

La forma de los pseudópodos que produce cada especie de ameba se ha utilizado como un carácter para la clasificación. En particular, la presencia de actinópodos (p. 223), reforzados por ejes

*Vorticella*, *Caraciium*, *Trichodina*, *Podoprya*, *Ephelota*. Este filo se encuentra en el clado Alveolados.

**Filo Dinoflagelados (Dinoflagellata)** (G. dinos, que gira, + flagellum, látigo). Típicamente con dos flagelos, uno transversal y otro "colgante"; cuerpo generalmente con surcos transversales y longitudinales, cada uno con un flagelo; cromoplastos amarillos o pardo oscuro, ocasionalmente verdes o verdeazulados, con clorofilas a y c núcleo único entre los eucariotes por tener cromosomas que carecen de histonas o tienen muy pocas; mitosis intranuclear, forma corporal a veces como células aisladas; vida libre, planctónicas, parásitos o mutualistas. Ejemplos: *Zooxanthella*, *Gyrodinium*, *Noctiluca*, *Pyrodinium*. Este filo se encuentra en el clado Alveolados.

**Amebas** Aunque los miembros de los antiguos Sarcodina no forman un grupo monofilético, los consideramos bajo esta denominación informal con fines de simplicidad. Las amebas se mueven por pseudópodos o mediante un flujo protoplásmico sin pseudópodos concretos; los flagelos, cuando existen, están restringidos a estados temporales del desarrollo, cuerpo desnudo, o bien con tecas o esqueletos internos o externos; reproducción asexual por fisión, la sexualidad, si existe, está asociada con gametos flagelados o, más raramente, ameboides; la mayoría de vida libre.

**Rizópodos** Locomoción por lobopodios, filopodios (pseudópodos delgados que a menudo se ramifican pero no se fusionan), o por flujo protoplásmico sin producción de pseudópodos. Ejemplos: *Ameoba*, *Entamoeba*, *Diffugia*, *Arcebia*, *Ciliamphipoda*. Estas amebas se distribuyen en diversos clados.

**Granuloreticulosos** Locomoción por reticulopodios (delgados pseudópodos que se ramifican y anastomosan); incluye a los foraminíferos. Ejemplos: *Globigerina*, *Vermetulina*. El clado Granuloreticulosos contiene a estos animales.

**Actinópodos** Locomoción por axopodios; incluye a los radiolarios y los heliozoos. Ejemplos: *Actinophrys*, *Clathrinella*. Estas amebas están distribuidas en diversos clados.

de microtúbulos, se ha utilizado para distinguir a los actinópodos de otras amebas, no los actinópodos. Estos términos descriptivos se siguen utilizando.

## Amebas no actinópodos

Las amebas no actinópodos pueden formar lobopodios, filopodios o rizópodos (p. 220). Hay muchas especies de amebas rizópodos; por ejemplo, la enorme *Chaos carolinense* y otras especies más pequeñas, como *Ameoba verrucosa*, con pseudópodos cortos, y *A. radiosa*, con muchos pseudópodos delgados. *Ameoba proteus*, la especie de ameba más estudiada, también tiene rizópodos.

*Ameoba proteus* vive en arroyos tranquilos y estanques de aguas claras, a menudo en aguas someras, sobre la vegetación o sobre lajas rocosas. Raramente se encuentra libre en el agua, ya que necesita un sustrato sobre el que deslizarse. Su forma es irregular, debido a su capacidad de emitir lobopodios en cualquier punto del organismo. Son incoloras, con un diámetro máximo de 250 a 600  $\mu\text{m}$ . A diferencia de *Euglena*, la película únicamente está formada por la membrana celular, el ectoplasma y el endoplasma son muy aparentes,

y orgánulos como el núcleo, la vacuola contractil, las vacuolas digestivas y pequeñas vesículas se pueden observar fácilmente con el microscopio luminoso. Las amebas viven sobre algas, protozoos, rotíferos o incluso otras amebas, de las que se alimentan por fagocitosis. Una ameba puede sobrevivir durante muchos días sin alimentarse, pero durante ese período disminuye de tamaño. El tiempo que una vacuola alimenticia invierte en la digestión varía con el tipo de alimento, pero generalmente oscila entre 15 y 30 horas. Cuando la ameba alcanza su tamaño definitivo, se divide por fisión binaria con mitosis típica.

**¿Cómo clasificamos a las amebas?** La clasificación de las amebas varía conforme los investigadores tratan de combinar caracteres morfológicos, como la forma de los pseudópodos o de las crestas mitocondriales, con los datos moleculares, como las secuencias de las proteínas. Un grupo taxonómico erigido sobre la base de un carácter puede no coincidir con el grupo formado de acuerdo con otro rasgo. No obstante, parece que existen algunos patrones de datos combinados que configuran dos grupos de no actinópodos.

Un grupo de amebas, conocido como Heterolobosos, Amebelloidales o Esquizoprotistas, tiene estados ameboides y flagelados en su ciclo vital. Un representante de este grupo es *Naegleria fowleri*, un organismo de vida libre procedente de aguas termales que produce meningitis amebias (meningoencefalitis amebias primaria) si penetra en el organismo humano. Las especies que ocasionan enfermedades en las personas se utilizan frecuentemente como referencias para los estudios filogenéticos, porque están disponibles con más facilidad que sus parientes de vida libre.

Los miembros de los Heterolobosos poseen crestas mitocondriales discoidales al igual que los Euglenozoa, por lo que se ha propuesto el nombre Discicristados para el grupo formado por estos dos taxones. Las comparaciones de secuencias proteicas también apoyan una estrecha relación entre estos grupos. Sin embargo, puede que se requiera un nuevo nombre para el grupo debido a la presencia de crestas mitocondriales discoidales en organismos que no pertenecen a estos dos taxones.

Las amebas que forman lobopodios constituyen los Lobosos; un ejemplo es la familia *Acanthamoeba* (Figura 11-13). Este grupo también incluye a miembros de los Entamebídeos. Tienen crestas mitocondriales ramificadas, una característica que comparan con los molcos del fango (Micetozoa). Basándose en la presencia de crestas mitocondriales ramificadas, los Lobosos y los Micetozoa se reunieron en el clado Ramificados. Las comparaciones de secuencias proteicas también unen a los Micetozoa y a los Lobosos, pero los investigadores denominan al grupo en su conjunto Amebozoos. Los estudios comparados de la secuencia de proteínas sitúan a los Amebozoos/Ramificados como el taxón hermano de los Opistocontos.

**Entamebas** Las amebas entozoicas, es decir, las que viven en el interior del hombre y los animales, son miembros del clado Lobosos. Tienen pseudópodos ramificados, lo que las hace amebas rizópodos. Al igual que otros diversos taxones de protozoos, carecen de mitocondrias.

Hay muchas amebas entozoicas, la mayor parte de las cuales viven en el intestino del hombre o de otros animales. *Entamoeba histolytica* es el rizópodo más importante parásito del hombre. Vive en el intestino grueso y puede invadir la pared intestinal mediante la secreción de enzimas que la atacan. Si esto ocurre, puede producirse una disentería amebiana grave, a veces fatal. Estos organismos pue-

den ser transportados por la sangre hasta el hígado u otros órganos, donde causan abscesos. Muchas personas infectadas muestran pocos o ningún síntoma, pero son portadoras y transmiten los quistes con sus heces. La diagnosis se complica por la existencia de una especie no patógena, *E. dispar*, que es morfológicamente idéntica a *E. histolytica*. La infección se extiende a través del agua contaminada o de alimentos con quistes. *Entamoeba histolytica* se encuentra en todo el mundo, pero la amebiasis clínica es prevalente en áreas tropicales y subtropicales.

Otras especies de *Entamoeba* que se encuentran en el hombre son *E. coli*, del intestino, y *E. gingivalis*, de la boca. Ninguna de estas especies causa daños.

Otro grupo de amebas entozoicas son las Entamebas. *Entamoeba blattae* es un endocoeloceno en el intestino de las cucarachas, y otras especies emparentadas se encuentran en las termitas. Hay pruebas que sugieren que estos animales pertenecen a un clado distinto de las Entamebas.

**Granuloreticulosos** Las amebas de este clado emiten delgados pseudópodos a través de aberturas situadas en el caparazón, que después se ramifican y anastomosan hasta formar una red protoplásmica (reticulopodios) en la que atrapan a sus presas. En esta red se digieren las presas capturadas, y los productos de la digestión son transportados al interior por el flujo de protoplasma.

La mayor parte son foraminíferos, un antiguo grupo de rizópodos teccados que se encuentran en todos los océanos, con unos pocos representantes en aguas dulces y salobres. La mayoría de los foraminíferos viven en el fondo del océano en números increíbles, en lo que quizás constituye la mayor biomasa de todos los grupos animales del planeta. Sus tecas o caparazones son de numerosos tipos (Figuras 11-6 y 11-33). La mayoría de sus caparazones son multicamerales y están constituidos por carbonato cálcico, aunque a veces utilizan sílice y otros materiales extraños. Los ciclos vitales de los foraminí-

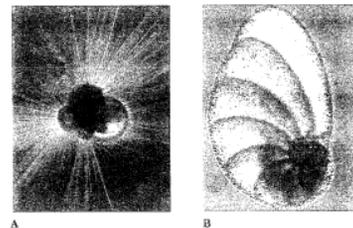


Figura 11-33

A, Foraminífero vivo, con sus pseudópodos extendidos fuera del caparazón. B, Caparazón del foraminífero *Vermetulina striata*. Los foraminíferos (clase Granuloreticulosa) son protozoos marinos ameboides, que segregan un caparazón calcáreo dividido en muchas cámaras en el que vive, emitiendo pseudópodos a través de poros para formar una capa exterior. En principio el animal tiene una sola cámara, y conforme crece, produce una sucesión de cámaras cada vez mayores, proceso que continúa durante toda su vida. Muchas foraminíferos son planctónicas, y cuando mueren, sus caparazones se incorporan al limo del fondo marino.

ros son complejos, ya que implican múltiples divisiones y alternancia de generaciones diploides y haploides (meiosis intermedia).

Los foraminíferos existen desde épocas precámbricas y han dejado excelentes registros fósiles: en muchos casos, sus caparazones diuros han permanecido inalterados. Muchas de las especies extintas son muy semejantes a las actuales. Fueron especialmente abundantes durante los periodos Cretácico y Terciario. Algunos se encuentran entre los mayores protozoos que han existido nunca, con tamaños de hasta 100 mm de diámetro o más.

Durante incontables millones de años, los caparazones de los foraminíferos muertos han ido cayendo al fondo de los océanos para formar un sustrato o barro calcáreo, de sustancias calcáreas o silíceas. Gran parte de este barro oceánico está formado únicamente por caparazones del género *Globigerina*, especialmente abundante en el océano Atlántico.

Del mismo interés, pero de importancia práctica incluso mayor, son los depósitos de calizas y yesos que se formaron por la acumulación de estos organismos cuando el mar cubrió lo que es actualmente tierra. Más tarde, por un levantamiento del fondo marino y otros acontecimientos geológicos, estas rocas sedimentarias emergieron como tierra firme. Los depósitos calizos de muchas áreas de Inglaterra, como los blancos acantilados de Dover, se formaron de esta manera. Las pirámides de Egipto se construyeron con piedras estradas de lechos calizos formados por una inmensa población de foraminíferos que floreció a principios del Terciario.

Como los fósiles de foraminíferos y radiolarios pueden estudiarse mediante perforaciones geológicas, su identificación tiene una considerable importancia para los geólogos del petróleo en cuanto a la correlación de estratos rocosos.

## Amebas actinópodos

Es un grupo polifilético de amebas tiene axopodos (Figuras 11-7 y 11-11). Los nombres heliozoos y radiolarios son descriptivos y se aplican a muchas de estas amebas, pero los taxones que se situaban antes en cada grupo ahora están ampliamente dispersos, con los heliozoos divididos entre cinco clados y los radiolarios en tres.

El nombre heliozoos se aplica a amebas de agua dulce con o sin teca (Figura 11-7). Buenos ejemplos son *Actinoptera*, que con su milímetros de diámetro puede observarse a simple vista, y *Actinophrys* (Figura 11-7), de solamente 50  $\mu$ m de diámetro; ambas carecen de caparazón. *Clathralina* (Figura 11-7) segrega un caparazón reticulado.

El término radiolario se refiere a amebas tecadas marinas cuyos intrincados esqueletos especializados son de gran belleza (Figura 11-34). Los protozoos más antiguos que se conocen se encuentran entre estos actinópodos marinos. Los radiolarios son casi todos pelágicos (viven en aguas libres). La mayoría son planctónicos y viven en aguas costeras, aunque otros son propios de aguas profundas. El cuerpo está dividido por una cápsula central que separa una zona interna de citoplasma y otra externa. La cápsula central, que puede ser esférica, ovoide o ramificada, está perforada para permitir la continuidad del citoplasma. El esqueleto está compuesto de sílice, sulfuro de estroncio, o una combinación de sílice y materia orgánica, y generalmente presenta espigas en disposición radial, que se extienden a través de la cápsula desde el centro del cuerpo. En la superficie, el caparazón puede fusionarse a las espigas.

Alrededor de la cápsula hay una masa de citoplasma espumoso, del que surgen los axopodos (p. 223). Estos son pegajosos para atrapar a las presas, que son transportadas por el flujo de citoplasma hacia la cápsula central para ser digeridas. En un lado del eje del axopodo, el ectoplasma se mueve hacia fuera, hacia el ápice, mientras que en el otro lado le hace hacia dentro, hacia el caparazón.

Los radiolarios pueden tener uno o varios núcleos. Su ciclo vital no se conoce por completo, pero se han observado en ellos procesos de fisión binaria, gemación y esporulación.

Los protozoos más antiguos que se conocen se encuentran entre los radiolarios debido a sus caparazones silíceos relativamente solubles. Generalmente se encuentran a grandes profundidades (4600 a 6100 m), principalmente en los océanos Pacífico e Índico. El barro de radiolarios probablemente cubre entre 5 y 8 millones de kilómetros cuadrados, con un espesor de entre 700 y 4000 m. Bajo ciertas condiciones, el barro de radiolarios forma rocas silíceas. En las rocas terciarias de California se encuentran gran cantidad de radiolarios fósiles, y la identificación de especies, al igual que ocurre con los foraminíferos, es importante para los geólogos del petróleo para la correlación de edades de los estratos rocosos.

## FILOGENIA Y RADIACIÓN ADAPTATIVA

### Filogenia

Los estudios moleculares han revolucionado nuestros conceptos sobre la filogenia de los protozoos. Ahora parece que los eucariotes ancestrales se diversificaron en muchos clados distintos, aunque el orden de ramificación se conoce aún muy poco. Muchos caracteres utilizados en los análisis filogenéticos incluyen de rasgos estructurales de los orgánulos de los protozoos. Sin embargo, hay que distinguir entre un orgánulo antiguo, formado mediante simbiosis con los procariontes, de un orgánulo adquirido recientemente, a través de simbiosis secundarias entre eucariotes. La ausencia de un orgánulo como una mitocondria puede ser significativa, pero solamente si tenemos la capacidad de distinguir en cada caso si había mitocondrias que después se perdieron o si nunca existieron. Los estudios detallados del genoma nuclear y de los plásmidos genéticos, como las enzimas mitocondriales producidas por los genes nucleares, pueden distinguir entre la ausencia primaria de una estructura y su pérdida

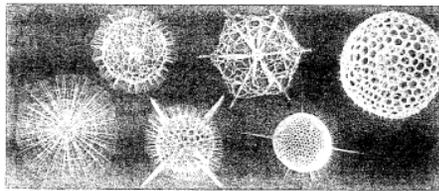


Figura 11-34

Tipos de caparazones de radiolarios. En su estudio de estas preciosas formas, recogidas en la famosa expedición del *Challenger*, entre 1872 y 1876, Haeckel desarrolló los actuales conceptos de simetra.

secundaria. Hoy se asume que todos los protozoos sin mitocondrias tenían antecesoros que sí poseían estos orgánulos.

Los plastos son otro carácter variable de los protozoos que promueve interesantes resultados para elucidar las relaciones filogenéticas. Sin embargo, la presencia de determinados plastos en una amplia variedad de eucariotes uni y multicelulares, aparentemente no relacionados, creó mucha confusión hasta que se hizo evidente que al primer suceso de endosimbiosis con una cianobacteria le siguieron otras endosimbiosis secundarias y terciarias, que transfirieron plastos entre los linajes de eucariotes. Un patrón desconocido de transferencias endosimbióticas, en combinación con los resultados de nuevas pruebas moleculares, sugiere que muchos linajes de eucariotes se pueden haber combinado en unos pocos supergrupos. Los miembros de algunos de estos supergrupos se muestran en la Figura 11-1: los estramonioides y los alveolados forman el supergrupo Cromalveolados; los Opisthokonts y los Amoebozoos se combinan como Unikonts; el nombre hace referencia al único flagelo de las células flageladas. Se han creado dos supergrupos más, que no aparecen en la Figura 11-1, combinando taxones que se han tratado en este texto con otros que no hemos discutido: las Viridiplantae se combinan con el clado de las algas rojas y las Glaucocitonas para formar el supergrupo Plantae; los Glaucometabolos se unen con los Radiolarios y otros organismos lamelares cercozoos en el supergrupo Rizario. No hay base consistente para un quinto supergrupo, los Excavados, cuyos

El conjunto de organismos unicelulares y con rasgos "animales" se incluyó antes en el filo Protozoos. Actualmente se considera que el "filo" estaba compuesto de varios filos con diversas relaciones filogenéticas. El término "protozo" se sigue manteniendo por conveniencia para referirse a todos estos organismos, tan diversos. En ellos se pone de manifiesto el gran potencial adaptativo de este modelo estructural básico de célula eucariota única. Ocupan un vasto conjunto de nichos y hábitat, y muchas especies tienen orgánulos complejos y especializados.

Todos los protozoos tienen uno o varios núcleos, y éstos a menudo se presentan al microscopio lumínico con aspecto vesicular. Los ameboides y los ciliados son compactos. A menudo existen núcleos en los núcleos. Muchos protozoos tienen orgánulos semejantes a los que se encuentran en las células de los metazoos.

El movimiento por pseudópodos o ameboides, que es un modo de locomoción y de captura de alimento de los protozoos, tiene un papel vital y constituye en los metazoos un mecanismo de defensa. Este movimiento tiene lugar mediante el ensamblaje de subunidades de actina en microfibrilares y la interacción de éstas con la proteína ABP con la miosina, lo que requiere un gasto energético procedente del ATP. El movimiento ciliar es igualmente importante, tanto en los protozoos como en los metazoos. Actualmente, el mecanismo más comúnmente aceptado para interpretar el movimiento ciliar es la hipótesis de los microtúbulos deslizando.

1. Explique por qué un protozoos puede ser muy complejo, aunque esté formado por una sola célula.
2. Distinga entre los siguientes filos de protozoos: Euglenozoa, Apicomplexa, Ciliophora, Dinoflagellata.
3. Distinga entre núcleos vesiculares y compactos.

miembros comparten un surco alimentario característico. Si las investigaciones posteriores validan este grupo, incluiría los cinco clados restantes de la Figura 11-1 (Retortamonadida, Parabasalida, Diplomonadida, Heterolobos y Euglenozoa) junto con otros taxones que no hemos tratado aquí. Suponiendo que estos supergrupos resisten nuevas investigaciones, el siguiente paso es determinar el orden de ramificación y diversificación entre ellos. Una hipótesis que ya se discute es que los Unikonts son el taxón hermano del resto de los grupos combinados.

### Radiación adaptativa

En este capítulo se ha descrito, en parte, el amplio espectro adaptativo de los protozoos. Las formas ameboides presentan formas tanto raras como deslizando, desnudas o planctónicas, tales como los foraminíferos y los radiolarios, con complejos y llamativos caparazones. Hay muchas especies simbioses de amebas. De modo similar, los flagelados muestran adaptaciones a una amplia variedad de hábitat, a lo que se añade la variabilidad de la capacidad fotosintética de muchos grupos.

Con un patrón corporal unicelular, la división del trabajo y la especialización de los orgánulos alcanza un máximo en los clados, que resultan así los más complejos de los protozoos. Los apicomplexos han adoptado especializaciones para el parasitismo intracelular.

Los protozoos pueden ser holotíficos (autótrofos), holozoicos (heterótrofos) o saprofitos. El exceso de agua que entra en el cuerpo de los protozoos es expulsado por medio de vacuolas pulsátiles (vesículas de expulsión de agua). La respiración y la eliminación de desechos tienen lugar a través de toda la superficie del cuerpo. Los protozoos se reproducen asexualmente por bipartición (fisión binaria), división múltiple (pluripartición) o gemación; los mecanismos de reproducción sexual son también comunes. La formación de quistes, bajo el estímulo de condiciones ambientales adversas, es un importante mecanismo adaptativo de muchos protozoos.

A la evolución de la célula eucariota le siguió la diversificación en muchos clados, algunos de los cuales contienen formas unicelulares y planctónicas. Los clados se han identificado en parte de acuerdo con los rasgos moleculares, y pueden contener conjuntos de animales de filos tradicionales. Los miembros de algunos filos pueden ser especies fotoautótrofos, como las Clorofitas, los Euglenozoa y los Dinoflagellata. Algunos miembros de esos grupos son organismos planctónicos muy importantes. Los Euglenozoa incluyen muchas especies no fotosintéticas, algunas de las cuales producen gases endémicos en la especie humana, como la enfermedad del sueño de África y el medicamento de Chagas. Todos los apicomplexos son parásitos, como *Plasmodium*, causante de la malaria. Los cilióforos se mueven por medio de cilios o de orgánulos ciliares. Son un grupo grande y diverso, y muchos de ellos tienen estructuras complicadas. Las amebas se mueven mediante pseudópodos y actualmente están repartidas en varios filos.

4. Explique la transición de endosimbiosis a ectoplasma en el movimiento ameboides. ¿Cuál es la hipótesis actual sobre el papel de la actina en el movimiento ameboides?
5. Distinga entre lobopodio, filopodio, reticulopodio y axopodio.

6. Compare la estructura del axonema de un cilio con la de un cinetostoma.
7. Exponga la hipótesis del deslazamiento de los microtúbulos.
8. Explique cómo se alimentan los protozoos, cómo digieren su comida, como osmoregular y cómo respiran.
9. Distinga los siguientes conceptos: fisión binaria, gemación, fisión múltiple, y reproducción sexual y asexual.
10. ¿Qué valor tiene el enquistamiento para la supervivencia?
11. Compare a los protozoos autótrofos con los heterótrofos, y cite ejemplos de ambos.
12. Nombre tres tipos de amebas y sus hábitat correspondientes.
13. Describa el ciclo vital general de los organismos productores de la malaria. ¿Cómo se explica el rebrote de la malaria en los títanos años?

14. ¿Cuál es la importancia de *Toxoplasma* para la salud pública, y cómo resultan infestadas las personas? ¿Qué importancia tienen *Cryptosporidium* y *Cyclospora* para la salud pública?
15. Defina lo siguiente en los ciliados: macronúcleo, micronúcleo, pellicula, membrana ondulante, cirro, infraciliación, tricocistos, conjugación.
16. Describa las etapas de la conjugación en los ciliados.
17. ¿Qué indicios hay de que los apicomplejos descienden de un antecesor fotoautótrofo?
18. Explique las diferencias entre la endosimbiosis primaria y la secundaria.

Allen, R. D. 1987. The microtubule as an intracellular engine. *Sci. Am.* 256:42-49 (Feb.). La acción de los microtúbulos es responsable del movimiento de los cromosomas durante la mitosis y del movimiento peroxisomal de filopodios y retículo endoplásmico.

Balcer, S. L., A. J. Roger, I. Sen, Siefert, and W. F. Doolittle. 2000. A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* 290:973-976. Los datos de secuenciación de genes que codifican distintos proteínas indican que hay 13 reinos de organismos.

Burkholder, J. M. 2002. *Plasmodium* complex. En C. Bannan (ed.), *Encyclopedia of environmental microbiology* pp. 2431-2447. New York, Wiley Publishers. Un buen resumen de recientes trabajos sobre el hábitat y el ciclo vital de *Plasmodium*, con sus efectos sobre los peces, el marisco y las personas.

Cavalli-Sforza, T. 1999. Principles of protein and lipid targeting in secondary symbioses: euglenoid, dinoflagellate and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *J. Euk. Microbiol.* 46:347-356. Muchos organismos son el producto de una simbiosis secundaria (un eucarionte es consumido por otro eucarionte, ambos producto de una simbiosis primaria, y el simbiote se convierte en un orgánulo), pero también se ha producido la simbiosis terciaria (el producto de la simbiosis secundaria se convierte a su vez en simbiote... y en orgánulo).

Harper, J. T., E. Waanzler, and P. J. Keeling. 2005. On the monophyly of Chromalveolates using a six-protein phylogeny of eukaryotes. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 55:467-496. Apoyó el establecimiento de un gran clado que uno a *trixomonads* y *alveolates*.

Hanson, G. 1978. Mosquitoes, malaria and man: a history of the hostilities since 1880. New York, E.P. Dutton. *Una historia fascinante y bien contada*.

Hasanama, K. and N. Hatanama. 1996. Protozoology. New York, Thieme Medical Publishers, Inc. *Éste es el tratamiento más actualizado y completo disponible antes de la publicación de Lee et al. (2000)*.

Keeling, P. J. 2004. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *Am. J. Bot.* 91:1481-1493. Una brillante descripción de la evolución de los plastos con pruebas de la endosimbiosis primaria, secundaria y terciaria.

Keeling, P. J., G. Burger, D. J. Durnford, B.F. Lang, R. W. Lee, R. E. Pealman, A. J. Roger, and M. W. Gray. 2005. The tree of eukaryotes. *Trends Ecol. Evol.* 20:670-676. Apoyó la existencia de cinco grandes grupos eucariontes.

Keeling, P. J., M. A. Laker, and J. D. Palmer. 2000. Evidence from beta-tubulin phylogeny that microsporidia evolved from within the fungi. *Mol. Biol. Evol.* 17:23-31. Los microsporidios *han resultado ser un grupo de hongos, y no un linaje independiente de eucariontes*.

Lee, J. J., G. F. Leedale, and P. Bradbury (eds). 2000. An illustrated guide to the protozoa, ed. 2, 1432 pp. 2 vols. Lawrence, Kansas: Society of Protozoologists. *Ésta guía, muy esperada, se publicó en 2002. Es una referencia esencial para los estudiosos de los protozoos*.

Maguila, L. and K. V. Schwartz. 1998. Five kingdoms: an illustrated guide to life on earth, ed. 3. New York, W. H. Freeman and Company. *Algunas de las mejoras de clasificación de este libro no están al día, tiene buenas descripciones de muchos taxones, descripciones claras de morfología básica y fotografías e ilustraciones útiles*.

Patterson, D. J. 1999. The diversity of Eucaryotes. *Amer. Nat.* 154 (supplement): S90-S214. *Presenta una proporcional descripción morfológica y sinapomorfias de muchos clados que contienen protozoos*.

Roberts, L. S., and J. J. Janney, Jr. 2005. Foundations of parasitology, ed. 7. Dubuque, Iowa, McGraw-Hill Higher Education. *Información aúgena y puesta al día sobre los protozoos parásitos*.

Roger, A. J. 1999. Reconstructing early events in eukaryotic evolution. *Amer. Nat.* 154 (supplement):146-163. *Se discuten los indicios para determinar si la existencia de ultracandinas es primaria o debida a una pérdida secundaria*.

Sleigh, M.A. 1989. Protozoa and other protists. London, Edward Arnold. *Versiona extensa y puesta al día de The biology of protozoa del mismo autor*.

Steinrück, E. T., J. Wright, and S.L. Bullock. 2006. The protistan origins of animals and fungi. *Mol. Biol. Evol.* 23:93-106. Los *Oparochonta constituyen un clado bien establecido cuyos miembros comparten una corta secuencia de aminoácidos en el factor de elongación 1-alfa*.

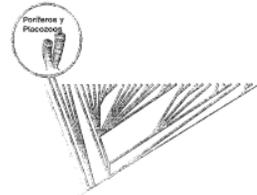


*Aplysina fistularis*, una demoesponja caribeña.

# 12

## Las esponjas y Los placozoos

- FILO PORÍFEROS: ESPONJAS
- FILO PLACAZOOS



### Los orígenes de la pluricelularidad

Las esponjas son los animales pluricelulares más simples. Como la célula es la unidad elemental de la vida, los organismos mayores que los organismos unicelulares surgieron como agregados de tales unidades. La naturaleza ha experimentado con la producción de grandes organismos sin diferenciación celular (como, por ejemplo, ciertas algas marinas unicelulares de gran tamaño), pero tales casos son la excepción. La pluricelularidad presenta múltiples ventajas frente a un simple incremento en la masa de una única célula. Como la superficie celular intercambia moléculas con el medio, dividir una masa en unidades más pequeñas incrementa la superficie útil para las actividades metabólicas. Es imposible mantener un cociente superficie/masa en límites operativos simplemente aumentando el tamaño de un orga-

nismo unicelular. Por tanto, la pluricelularidad es un camino con grandes posibilidades adaptativas hacia el aumento del tamaño corporal.

Curiosamente, aunque las esponjas son pluricelulares, su organización es muy diferente a la de otros metazoos. El cuerpo de una esponja es un conjunto de células empujadas en una matriz gelatinosa soportada por un esqueleto de proteínas y diminutas espículas agudas. Debido a que las esponjas no se parecen ni se comportan como otros animales, resulta comprensible que los zoológicos no las aceptaran plenamente como animales hasta bien entrado el siglo XIX. No obstante, las pruebas moleculares han demostrado que las esponjas están agrupadas filogenéticamente con los demás metazoos.

## EL ORIGEN DE LOS METAZOOS

La evolución de la célula eucariótica fue seguida por su diversificación en muchos linajes (Figura 11-1). Los descendientes modernos de estos linajes incluyen a los protozoos unicelulares (Capítulo 11), así como a las colonias, a las plantas y a los animales pluricelulares. Colectivamente, denominamos **metazoos** a los animales pluricelulares. Estos, junto con los hongos, los coanoflagelados y algún otro grupo están dentro del clado Opisthokonts (Figura 11-18). Todavía se discute sobre cuál es el taxón que forma el grupo hermano de los metazoos, aunque algunas filogenias que utilizan caracteres moleculares sitúan a los coanoflagelados en esta posición.

Los **coanoflagelados** son eucariotas acuáticos solitarios o coloniales, en los que cada célula porta un flagelo rodeado de un collar de microvellosidades. El batido del flagelo dirige el agua al interior del collar, en el que las microvellosidades recolectan diminutas partículas, generalmente bacterias. Muchos coanoflagelados son sésiles y vivenijos sobre superficies duras, si bien algunas especies se sitúan a colonias flotantes de diatomeas para así alimentarse en el agua, aunque no nadan. La nutrición es efectiva en *Protoperipora*, una forma colonial inusual que se impulsa a través del agua utilizando los flagelos.

Las células de los coanoflagelados merecen atención por su importante parecido con los coanocitos, las células encargadas de la alimentación en las esponjas (p. 248). Es muy interesante encontrar una célula con collar, utilizada en la alimentación por filtración, en una colonia de protozoos y en una esponja, cuyos linajes ancestrales representan una temprana divergencia del linaje del resto de los animales pluricelulares (véase el cladograma del interior de la cubierta). ¿Fue el coanocito de la esponja heredado de un antecesor común con los coanoflagelados? Los argumentos contra esta hipótesis incluyen la observación de que los coanocitos solamente aparecen en las esponjas adultas y no son parte de la secuencia temprana del desarrollo. En cambio, las células flageladas collar se desarrollan como coanocitos después de la metamorfosis larvaria. También aparecen células con collar en ciertos corales y en algunos equinodermos, de manera que si fueron parte del linaje de los metazoos más tempranos, esta morfología se ha debido de perder o suprimir en la mayoría de los taxones. A pesar de estas objeciones, hay otro claro eslabón entre los coanoflagelados y los metazoos: las proteínas utilizadas por los coanoflagelados coloniales para la comunicación y adhesión celular son homólogas a las que utilizan los metazoos en la comunicación célula-célula.<sup>3</sup> Todavía es objeto de discusión la morfología de los primeros metazoos.

En otra aproximación a los orígenes de los metazoos, los investigadores conciben formas de transición entre los presuntos antecesores de los protozoos y los metazoos más sencillos. Está claro que nuestra elección de determinados protozoos como punto de partida, así como de ciertos metazoos como destino final, determinará los hipótesis pasos en la evolución. Existen dos esquemas evolutivos bien conocidos: uno comienza en un protozoo cilíndrico multinucleado, mientras que el otro lo hace con una colonia de protozoos flagelados similar a *Volvox*, aunque sin capacidad fotosintética.

Los seguidores de la **hipótesis del cilindro sincitial** creen que los metazoos surgieron de un antecesor compartido con los cilíndricos unicelulares. El antecesor común de los metazoos adquirió múltiples

núcleos dentro de una membrana celular única y luego se compartimentó y consiguió la condición pluricelular. Está aceptado que la forma corporal del antecesor se parecía a la de los modernos cilíndricos y por ello tendrían hacia una simetría bilateral. Por tanto, los primeros metazoos podrían haber sido bilaterales y similares a algunos platelmintos actuales. Existen varias objeciones a esta hipótesis. En ella se ignora la embriogénesis de los platelmintos, en la que no existe nada semejante al proceso de la ceulización, no explica la presencia de espermatozoides flagelados en los metazoos y, tal vez lo más importante, deduce que la simetría radiada de los cnidarios ha derivado de una simetría bilateral primaria.

La **hipótesis del flagelado colonial**, propuesta por primera vez en 1874 por Haeckel, es el esquema clásico, que, tras varias revisiones, todavía tiene muchos seguidores. Según esta hipótesis, los metazoos derivaron de un antecesor organizado como una colonia de células flageladas, esférica y hueca. Las células individuales dentro de la colonia se fueron diferenciando hacia papeles funcionales específicos (células reproductoras, nerviosas, somáticas, etc.); de este modo se subordina la independencia celular a la prosperidad de la colonia en su conjunto. La forma de la colonia ancestral era al principio de simetría radiada, recordando al estado de blastula. Este hipótesis antecesor fue denominado blastea. Inspirado en el modelo de la secuencia del desarrollo embrionario de los animales actuales, Haeckel desarrolló la hipótesis de que pudieron haber existido formas ancestrales similares a una gástrula. Desemñó a este antecesor "gástrula". Los cnidarios, con su simetría radial, pudieron haber evolucionado a partir de esta forma.

La mayoría de las hipótesis acerca del origen de los metazoos asumen que todos los metazoos constituyen un grupo **monofilético**. La idea de que esponjas, cnidarios y tenofores evolucionaron separadamente de los metazoos triblásticos no está apoyada por las pruebas moleculares. Los datos de la comparación de secuencias de RNA de la subunidad menor del ribosoma y de las semejanzas en las complejas rutas metabólicas en los metazoos indican que éstos no han tenido un **origen polifilético**.

Las pruebas moleculares no apoyan la hipótesis del cilindro sincitial y sitúan a los cilíndricos en un clado distinto al de los opisthokonts. La posición de los metazoos dentro de los Opisthokonts, junto con coanoflagelados como *Colodopsis* y *Protoperipora* (Figura 11-18), proporciona la base general para la hipótesis del flagelado colonial.

Sin embargo, recientes aproximaciones al problema del origen de los metazoos dedican menos atención a las transiciones morfológicas que a la caracterización de los componentes reguladores del genoma de los primeros metazoos. Como ya se dijo, las instrucciones genéticas para las proteínas marcadoras celulares antedatan la transición de formas unicelulares a pluricelulares. ¿Qué otros transmisores o morfógenos tuvieron los primeros metazoos? Una manera de descubrir la respuesta es comparar los genomas o proteomas de los metazoos más sencillos, como las esponjas, con los de los taxones más complejos.

Las esponjas adultas tienen cuerpos muy sencillos, son agregados de varios tipos diferentes de células, coanocitos incluidos, mantenidos juntos por una matriz extracelular. El cuerpo de una esponja no es simétrico; no tiene ni boca ni tubo digestivo. Así, suponemos que tienen una arquitectura genética sencilla, quizás recordando de los primeros animales. Sorprendentemente, el genoma de las esponjas contiene muchos elementos que codifican partes de las rutas reguladoras de los metazoos más complejos, lo que incluye a las proteínas implicadas en el modelado espacial, como las que especifican en

la larva un polo anterior y otro posterior. Este descubrimiento ha conducido a algunos biólogos a plantear la hipótesis de que las esponjas modernas son morfológicamente menos complejas que sus antecesores.

Hipótesis similares se han aplicado a otro filo de animales simples que se verá en este capítulo. Los miembros de los Plazoos (p. 257) tienen el genoma nuclear más pequeño y el mayor genoma mitocondrial de todos los metazoos conocidos. Su genoma mitocondrial circular comparte algunas características con grupos externos a los metazoos, como los hongos quitinosos y los coanoflagelados, pero también caracteres derivados de los metazoos.

Es importante recordar que los organismos que ahora vemos son producto de millones de años de evolución, ya que los antecesores de sus clados divergieron de los de otros metazoos. Esperamos encontrar genes únicos para cada filo, junto con los homólogos a los grupos externos a los metazoos y a los genes compartidos con los metazoos más complejos. Las funciones de los genes pueden haber cambiado según evolucionaron nuevas morfologías y hay aún mucho por entender sobre las formas modernas de los dos filos que vemos. El cuerpo de un plazooso es al menos tan rompecabezas como el de una esponja; no podemos encontrar en ninguno de ellos cabeza ni cola.

## FILO PORÍFEROS: ESPONJAS

La mayoría de los animales se mueven para buscar el alimento, pero en cambio, una esponja sésil (Figura 12-1) dirige el alimento y el agua al interior de su cuerpo. La entrada del agua a través de miles de diminutos poros se refleja en el nombre del filo, Poríferos (*L. poros, poro, + fera* que lleva). Las esponjas utilizan para mover el agua una "célula con collar" flagelada, el **coanocito** (Figura 12-2). El batido de muchos diminutos flagelos, uno por coanocito, obliga al agua a pasar por cada célula, repartiéndolo el alimento y el oxígeno, así como transportando los desechos. El cuerpo de la esponja está diseñado como un eficaz filtro acuático para extraer las partículas suspendidas del agua circundante.

La mayoría de las más de 15 000 especies de esponjas son marinas, unas pocas son de aguas salobres y cerca de 150 especies viven en agua dulce. Las esponjas marinas son abundantes en todos los mares y a todas las profundidades. El tamaño de las esponjas varía

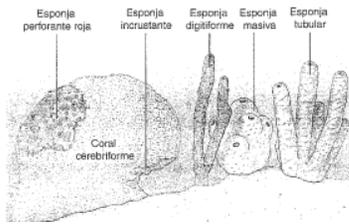


Figura 12-1

Algunas formas y modos de crecimiento de las esponjas.

## Características del filo Poríferos

1. Pluricelulares; el cuerpo está formado por la agregación de varios tipos de células diferenciadas para realizar diversas funciones; algunas de esas células se organizan en tejidos incipientes de bajo nivel de integración.
2. Cuerpo perforado por poros (ostios), con canales y cámaras que forman un sistema único de **corrientes de agua** de las que las esponjas dependen para su suministro de alimento y de oxígeno.
3. Todos acuáticas; la mayoría marinas.
4. Con simetría radiada o sin simetría.
5. Superficie externa de pináculos aplanados; la mayor parte de las cavidades internas tapizadas por células flageladas con collar (coanocitos) que provocan las corrientes de agua; una matriz proteica gelatinosa denominada mesenquima contiene amebocitos de varios tipos y elementos esqueléticos.
6. Esqueleto de espículas cristalinas, calcáreas o silíceas con colágeno diversamente modificados (esponjina).
7. No tienen verdaderos órganos ni tejidos; la digestión es intracelular; la excreción y la osmoregulación son por simple difusión.
8. Apparentemente, las reacciones a los estímulos son locales e independientes en la organización celular de las esponjas, pero hay señales eléctricas en las esponjas vitreas sencillas; probablemente carecen de sistema nervioso.
9. Todos los adultos son sésiles y viven fijos al sustrato.
10. La reproducción asexual es por gemación o por gástrulas, y la reproducción sexual mediante óvulos y espermatozoides; en la mayoría las larvas flageladas nadan libremente.

desde unos pocos milímetros al de las grandes esponjas masivas que pueden llegar a superar los 2 m de diámetro. Muchas especies de esponjas tienen colores brillantes debido a los pigmentos de las células dermales. No son infrecuentes las esponjas rojas, amarillas, naranjas, verdes o moradas.

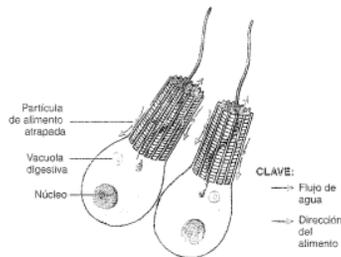


Figura 12-2

Los coanocitos de las esponjas tienen un collar de microvellosidades que rodean al flagelo. El batido del flagelo dirige el agua a través del collar (flechas azules), donde el alimento es atrapado por las microvellosidades (flechas rojas).

<sup>3</sup>King, N., C. T. Hittinger, and S. B. Carroll. 2003. Science 301:361-363.

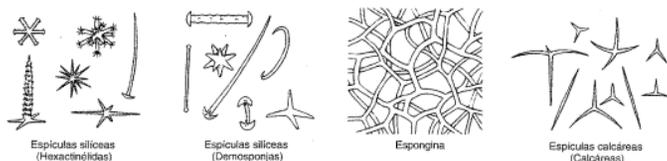


Figura 12-3

Diversas formas de espículas, muchas de sorprendente belleza y complejidad, soportan el cuerpo de la esponja. En algunas esponjas las fibras de esponjina proporcionan el soporte.

Si bien las larvas nadan libremente, los adultos se encuentran siempre fijos, casi siempre sobre rocas, conchas, corales u otros objetos sumergidos. Algunas perforan agujeros en las conchas o en las rocas; otras incluso crecen en la arena o en el fango. Algunas, incluidas las más simples, tienen una simetría radiada, pero muchas son de forma totalmente irregular. Algunas se alzan erguidas desde el fondo, otras son ramificadas o lobuladas, y otras planas e incluso incrustantes (Figura 12-1). Su modo de crecimiento a menudo depende del tipo de sustrato, la dirección y la velocidad de las corrientes del agua, y la posibilidad de espacio disponible, con lo cual la misma especie puede presentar aspectos marcadamente diferentes bajo condiciones ambientales distintas. En aguas calmas pueden crecer mucho y mantenerse más erguidas que las que se desarrollan en aguas muy movidas.

Muchos animales como camarones, mudibranchios, ácaros, briozoos y peces viven como comensales o parásitos en el interior o exterior de las esponjas. Las más grandes tienen a albergar a una gran variedad de invertebrados comensales. Por otra parte, las esponjas crecen sobre muchos otros animales vivos, como moluscos, cirripodos, braquiópodos, corales o hidroides. Algunos camarones colocan trozos de esponja sobre su caparazón para ocultarse y protegerse de los depredadores. Aunque ciertos peces de arrecife pacen sobre esponjas de aguas someras, la mayoría de los posibles depredadores parecen encontrar en las esponjas sabores desagradables. Este efecto antidepredador es debido al olor nocivo de las esponjas y a su complicado entramado esquelético.

La trama esquelética de una esponja puede ser fibrosa, rígida, o ambas cosas. Cuando está presente el esqueleto rígido, consiste en estructuras de soporte silíceas o calcáreas denominadas **espículas** (Figura 12-3). La parte fibrosa del esqueleto está formada por fibrillas de colágeno en la matriz intercelular de la esponja. Una forma de colágeno, tradicionalmente conocida como **esponjina** (Figura 12-3), se presenta en distintos tipos que se diferencian en su forma y composición química (por ejemplo como fibras, filamentos o masas que rodean a las espículas).

Las esponjas son un grupo antiguo, con abundantes restos fósiles registrados desde el Cámbrico, e incluso, según suponen algunos autores, desde antes del Precámbrico. La clasificación se basa en la forma y la composición química de las espículas. Los poríferos actuales se han distribuido tradicionalmente en tres clases: Calcáreas, Hexactinélidas y Demosponjas (Figura 12-4). Los miembros de las Calcáreas tienen típicamente espículas de carbonato cálcico cristalino, con uno, tres o cuatro radios. Las Hexactinélidas son las

llamadas esponjas vítreas; tienen espículas silíceas de seis radios, distribuidos en tres planos perpendiculares entre sí. Los miembros de las Demosponjas tienen un esqueleto de espículas silíceas, de esponjina o de ambas. Se estableció una cuarta clase, Esclerosponjas, para albergar esponjas con esqueleto calcáreo nativo y espículas de sílice. Algunos zoológicos creen que las especies conocidas de esclerosponjas se pueden situar en las clases tradicionales de esponjas (Calcáreas y Demosponjas); de esta manera es innecesaria una nueva clase.

### Forma y función

Las esponjas se alimentan fundamentalmente de las partículas suspendidas recogidas del agua bombeada a través del sistema de cana-

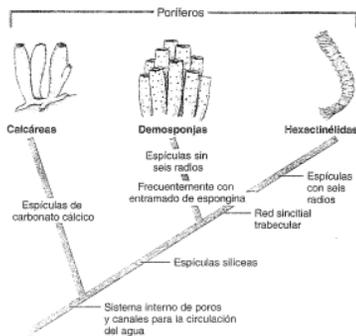


Figura 12-4

Cladograma que muestra las relaciones evolutivas entre las tres clases de esponjas con representantes actuales.

les interno. El agua entra en los canales a través de multitud de diminutos poros inhalantes que hay en el **pinacodermo**, la capa más externa de células. Los poros inhalantes, denominados **ostiolos** (Figura 12-5), tienen un diámetro medio de 50  $\mu\text{m}$ . En el interior del cuerpo, el agua se dirige hacia los coanocitos, donde las partículas de alimento son capturadas en el collar de estas células (Figura 12-2). El collar está formado por salientes digitiformes, denominados microfovelosidades, separadas entre sí 0,1  $\mu\text{m}$ . El uso del collar como un filtro es una forma de **alimentación suspensiva**.

Las esponjas toman de manera no selectiva las partículas de alimento de tamaño comprendido entre 0,1  $\mu\text{m}$  y 50  $\mu\text{m}$  (trozos de detritos, organismos planctónicos y bacterias). Las partículas más pequeñas son ingeridas mediante **fagocitosis** por los coanocitos y representan alrededor del 80% del carbono orgánico particulado. Los coanocitos pueden tomar por **pinocitosis** moléculas de proteínas. Otros dos tipos de células, los **pinacocitos** y los **arqueocitos**,

también intervienen en la alimentación de la esponja (p. 253). Las esponjas también pueden absorber nutrientes disueltos en el agua. La captura del alimento depende del movimiento del agua a través de la esponja. Hay tres diseños principales del cuerpo de una esponja, que se diferencian en la situación de los coanocitos. El más simple es el sistema de canales **asconoide**, en el que los coanocitos están en una gran cámara denominada **espongocela**; en el sistema **siconoide** los coanocitos quedan en los canales, y en el sistema **leuconoide** los coanocitos se encuentran en cámaras diferenciadas (Figura 12-5). Estos tres diseños muestran un aumento en la complejidad y eficacia del sistema de bombeo del agua, pero no implican una secuencia evolutiva. El grado de construcción leuconoide es de claro valor adaptativo; tiene la mayor proporción de superficie flagelada por volumen dado de tejido celular; así cumple eficazmente con las demandas de alimento. En las esponjas, este grado leuconoide ha evolucionado independientemente muchas veces.

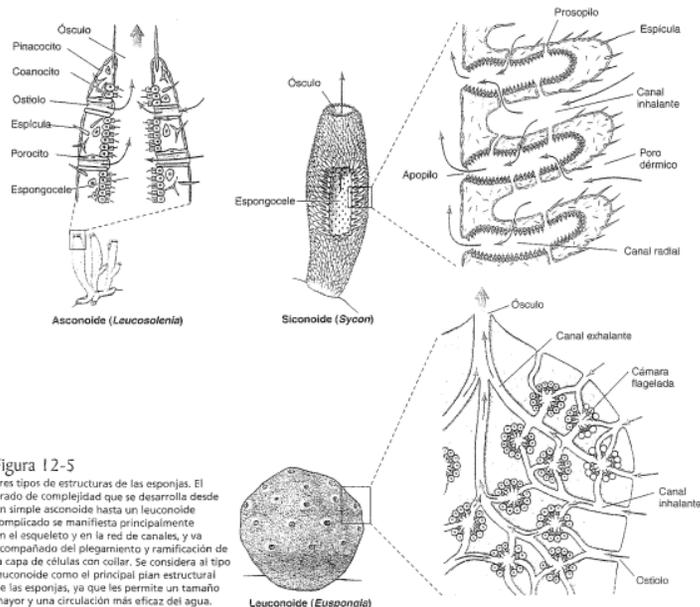


Figura 12-5

Tres tipos de estructuras de las esponjas. El grado de complejidad que se desarrolla desde un simple asconoide hasta un leuconoide complicado se manifiesta principalmente en el esqueleto y en la red de canales, y va acompañado del plegamiento y ramificación de la capa de células con collar. Se considera al tipo leuconoide como el principal plan estructural de las esponjas, ya que les permite un tamaño mayor y una circulación más eficaz del agua.

### Tipos de sistemas canaliculares

**Asconoides** Las esponjas asconoides tienen el tipo más simple de organización. El agua entra en la esponja a través de poros dermiales microscópicos (ostiolos) debido al batido del flagelo de un gran número de coanocitos. Estos coanocitos tapizan la cavidad interna denominada espongocele. Como los coanocitos filtran el agua y extraen de ella las partículas de alimento, el agua usada es expulsa a través de un oscúlo grande y único (Figura 12-5). Este diseño tiene varias limitaciones, porque los coanocitos revisten el espongocele y sólo pueden recolectar el alimento del agua directamente adyacente a sus paredes. Si el espongocele es amplio, la mayoría del agua y del alimento resultan inaccesibles a los coanocitos. Por eso, las esponjas asconoides son pequeñas y con forma de tubo. Como ejemplo examine una *Leucosolenia* (*Gr. leucos*, blanco, + *solen*, tubo): sus individuos, de cuerpo estrecho y tubular, crecen en agua someras en grupos fijados por un estolón común, o tallo, sobre objetos (Figura 12-5). *Clathrina* (*L. clathra*, celosía), otra esponja asconóide, está formada por tubos de color amarillo brillante entrelazados (Figura 12-6). Las esponjas asconoides solamente se encuentran en la clase Calcarea.

**Siconoides** Las esponjas siconoides parecen en cierto modo una versión ampliada de las esponjas asconoides. Tienen un cuerpo tubular y un único oscúlo, pero la pared del cuerpo, que es realmente la que tapiza el espongocele, es más gruesa y compleja que la de las asconoides. Se ha plegado hacia fuera para formar canales tapizados por coanocitos (Figura 12-5). El plegado de la pared del cuerpo formando canales aumenta la superficie, y por tanto el área cubierta por coanocitos. Los canales son de diámetro pequeño si se comparan con un espongocele asconóide, de manera que el agua contenida en un canal es accesible a los coanocitos.

El agua entra al cuerpo siconóide a través de los ostiolos y pasa al interior de los canales inhalantes. Luego se filtra por medio de diminutas aberturas o **prosoplios** al interior de los **canales radiales** (Figura 12-7). Aquí, el alimento es ingerido por los coanocitos. El batido del flagelo de los coanocitos fuerza al agua utilizada a pasar a través de poros internos, o **apoplios**, al interior del espongocele.



Figura 12-6  
*Clathrina canariensis* (Clase Calcarea) es común en las cuevas y bajo cornisas de los arrecifes caribeños.

Obsérvese que la captura del alimento no se produce en el interior del espongocele del siconóide, ya que éste está tapizado por células de tipo epitelial en lugar de las células flageladas presentes en los asconoides. Después de que el agua utilizada alcanza el espongocele, sale del cuerpo a través del oscúlo. Como ejemplo, examine en la Figura 12-5 *Sycon* (*Gr. sykon*, higo).

Durante el desarrollo, las esponjas siconoides pasan por un estado asconóide; después, los canales flagelados se forman por evaginación de la pared del cuerpo. Su desarrollo proporciona la prueba de que las esponjas siconoides han derivado de un tronco ancestral de tipo asconóide, pero la condición siconóide no es homóloga entre las esponjas que la poseen. La organización siconóide se encuentra en la clase Calcarea y en algunos miembros de la clase Hexactinellida.

**Leuconoides** La organización leuconóide es la más compleja y la mejor adaptada para incrementar el tamaño de la esponja. En el diseño leuconóide, la superficie de las regiones con coanocitos que recolectan el alimento está muy ampliada; aquí los coanocitos tapizan las paredes de pequeñas cámaras que pueden filtrar todo el agua presente de manera efectiva (Figura 12-5). El cuerpo de la esponja tiene un número inmenso de estas diminutas cámaras. Gru-

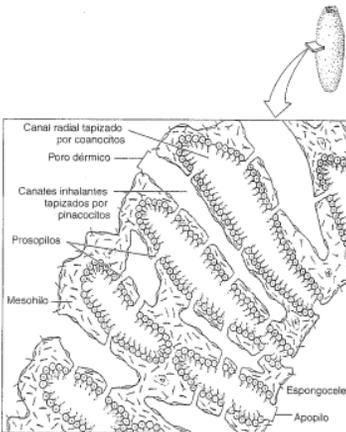


Figura 12-7  
Sección transversal de la pared del cuerpo de una esponja *Sycon*, que muestra los coanocitos y los canales. Obsérvese que los coanocitos no tapizan el espongocele.

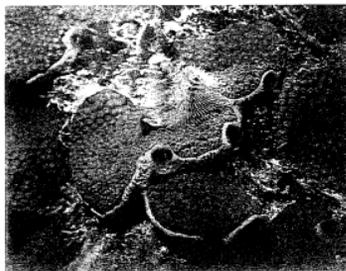


Figura 12-8

Esta esponja naranja, *Mycale laevis*, crece a menudo bajo colonias planas del coral *Montastrrea annularis*. Se pueden ver los grandes oscúlos de la esponja en los bordes de las placas. A diferencia de otras esponjas, *Mycale* no perfora el esqueleto del coral, sino que, en realidad, puede protegerlo de la invasión de especies más destructivas. Se pueden observar también, sobresaliendo por encima de la colonia de coral, las radiolas rosadas de un gusano "árbol de Navidad", *Spirobranchus giganteus* (filo Anélidos, clase Poliquetos). A la derecha del citado gusano aparece una esponja rojiza no identificada.

pos de cámaras flageladas se llenan de agua procedente de canales inhalantes y descargan el agua en canales exhalantes que finalmente conducen hacia el oscúlo (Figura 12-8).

Una esponja bombea una cantidad muy considerable de agua. *Leuconia* (*Gr. leucos*, blanco), por ejemplo, es una pequeña esponja leuconóide de unos 10 cm de altura y 1 cm de diámetro. Se estima que el agua, que penetra a través de unos 81 000 canales inhalantes, circula por ellos a una velocidad de 0.1 cm/s. Sin embargo, puesto que el agua pasa a las cámaras flageladas, con mayor diámetro que los canales, el agua fluye por ellas más lentamente, a 0.001 cm/s. Tal ritmo de flujo permite ampliar la oportunidad de captura del alimento por los coanocitos. *Leuconia* tiene más de 2 millones de cámaras flageladas, donde tiene lugar la recogida del alimento.

Una vez que el alimento es extraído del agua, ésta forma la corriente de salida. El flujo de salida contiene todo el volumen de agua que ha entrado en la esponja a través de los miles de canales inhalantes y la abandona a través de un poro de salida cuya superficie transversal es muchas veces menor que la superficie total de todos los canales inhalantes. El tamaño relativamente pequeño del poro de salida, junto con el gran volumen de agua utilizado, da como resultado una velocidad de salida muy grande. En *Leuconia*, todo el agua sale a través de un único oscúlo a una velocidad de 8.5 cm/s, un chorro con fuerza capaz de llevar el agua utilizada y los desechos lo suficientemente lejos como para evitar ser refiltrada.

Algunas esponjas grandes pueden filtrar 1500 litros de agua al día, pero a diferencia de *Leuconia*, la mayoría de las formas leuconoides forman grandes masas con numerosos oscúlos (Figuras 12-5

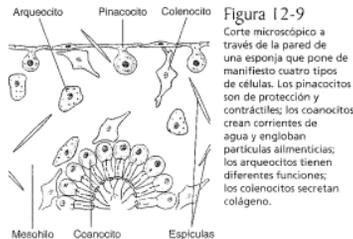


Figura 12-9

Corte microscópico a través de la pared de una esponja que pone de manifiesto cuatro tipos de células: Los pinacocitos son de protección y contráctiles; los coanocitos crean corrientes de agua y engloban partículas alimenticias; los arqueocitos tienen diferentes funciones; los colenocitos secretan colágeno.

y 12-8), de manera que el agua sale por muchos sitios. La mayoría de las esponjas son de tipo leuconóide; gran parte de las especies de Calcarea tienen cuerpos leuconoides y en las otras clases es el tipo más común.

### Tipos de células en el cuerpo de una esponja

Las células de las esponjas se disponen en una unión laxa dentro de una matriz gelatinosa llamada **mesohlio** o **mesenquima** (Figura 12-9). El mesohlio es el "tejido conjuntivo" de las esponjas; en él se encuentran varios tipos de células ameboides, fibrilares y elementos esqueléticos. La ausencia de tejidos u órganos significa que todos los procesos fundamentales deben suceder a nivel celular. La respiración y la excreción tienen lugar por difusión en cada célula; en las esponjas de agua dulce, el exceso de agua es eliminado por arqueocitos y coanocitos mediante vacuolas contráctiles.

Las únicas actividades y respuestas visibles en las esponjas, aparte de la propulsión del agua, son ligeras alteraciones en la forma, y en el cierre y apertura de los poros inhalantes y exhalantes. Los poros inhalantes pueden cerrarse como respuesta a una sedimentación intensa o a otras condiciones que reduzcan la eficacia de la alimentación. La respuesta más común es el cierre del oscúlo. Estos movimientos son muy lentos, pero el hecho de que haya respuestas de todo el cuerpo en animales que carecen de organización superior a nivel celular es desconcertante. Apparentemente, la excitación se extiende célula a célula mediante un mecanismo desconocido; se han sugerido el estímulo mecánico y las señales moleculares, posiblemente hormonas. Se ha demostrado la comunicación eléctrica a través del tejido sincitial de las esponjas hexactinellidas (p. 256), pero no se ha encontrado nada semejante en las esponjas celulares. Algunos zoológicos apuntan la posibilidad de coordinación por medio de sustancias transportadas por las corrientes de agua, y otros han intentado, sin demasiado éxito, demostrar la presencia de células nerviosas. Aunque no se han encontrado células nerviosas, sí hay otros tipos celulares.

**Coanocitos** Los coanocitos, que tapizan las cámaras y canales flagelados, son células de aspecto ovaladas con un extremo hinchado en el mesohlio y el otro extremo saliente. El extremo que sobresale lleva un flagelo rodeado por un collar (Figuras 12-9 y 12-10). El collar está formado por microvelosidades adyacentes.

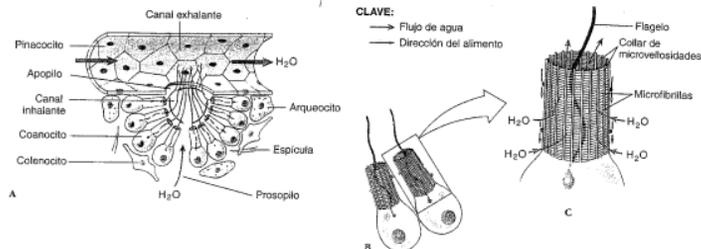


Figura 12-10

Captura del alimento por las células de la esponja. A, Sección longitudinal de los canales que muestra la estructura celular y la dirección de la corriente de agua. B, Dos coanocitos. C, Estructura del collar. Las flechas finas indican el movimiento de las partículas alimenticias.

conectadas entre sí por delgadas microfibrillas, de manera que forma un mecanismo de filtración fino para recoger y seleccionar las partículas de alimento que haya en el agua (Figura 12-10B). El batido del flagelo impulsa el agua a través del collar, que funciona como una especie de colador, y la impulsa hacia la abertura del ápice del collar. Las partículas demasiado grandes para pasar por el collar quedan atrapadas por la base, donde son fagocitadas por el cuerpo celular del coanocito. Las partículas más grandes han sido ya rechazadas debido al pequeño tamaño de los poros dermales y de los prosopilos. El alimento captado por estas células pasa a los arqueocitos vecinos para su digestión. Así, la digestión es completamente intracelular, de manera que no hay cavidad digestiva extracelular. Los coanocitos también intervienen en la reproducción sexual.

**Arqueocitos** Los arqueocitos son células ameboides que se mueven a través del mesohilo (Figuras 12-9 y 12-10) y llevan a cabo un cierto número de funciones. Pueden fagocitar partículas en el pinacodermo y recubrirlos de los coanocitos para su digestión. Aparentemente pueden diferenciarse en cualquier de los tipos celulares más especializados de la esponja. Algunos, llamados esclerocitos, segregan las espiculas; otros, denominados esponocitos, producen las fibras de esponjina del esqueleto, y los colenocitos segregan fibrillas de colágeno (p. 192). Los lofoцитos producen grandes cantidades de colágeno, pero se diferencian de los colenocitos por su morfología.

**Pinacocitos** Lo más próximo a un verdadero tejido en las esponjas se encuentra en la disposición de los pinacocitos del pinacodermo (Figuras 12-9 y 12-10). Un auténtico tejido está formado por un grupo de células que realizan una función; un epitelio consiste en una capa de células especializadas que descansan sobre una membrana basal. Los pinacocitos son células de tipo epitelial, planas y delgadas, que cubren las superficies externas y ciertas superficies internas. Algunas tienen forma de T y sus cuerpos celulares se extienden dentro del mesohilo. Una capa de pinacocitos no constituye un epitelio porque en las esponjas no hay membrana basal. Sin embargo,

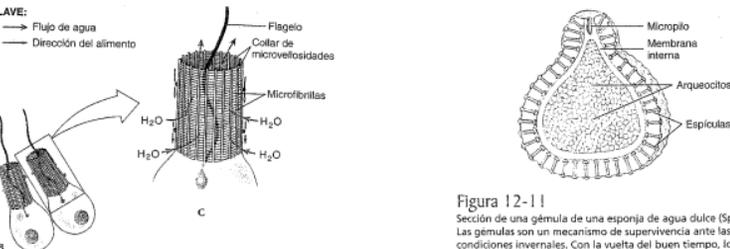


Figura 12-11

Sección de una gémula de una esponja de agua dulce (Spongillidae). Las gémulas son un mecanismo de supervivencia ante las duras condiciones invernales. Con la vuelta del buen tiempo, los arqueocitos salen por el micropilo para formar una nueva esponja.

el pinacodermo está lo suficientemente especializado como para ser considerado por algunos autores como un tejido incipiente (p. 192).

En la superficie de la esponja los pinacocitos pueden tomar partículas de alimento por fagocitosis. Los pinacocitos son algo contráctiles, pueden ayudar a regular la superficie externa de la esponja. Algunos pinacocitos se modifican como mioctos contráctiles, que generalmente se disponen en círculos en torno a los oscúlos o a los poros, en donde pueden intervenir en la regulación de la corriente de agua.

### Independencia celular: regeneración y embriogénesis somática

Las esponjas tienen una enorme capacidad para reparar sus heridas y restaurar partes perdidas, un proceso denominado regeneración. La regeneración no implica una reorganización de todo el animal, sino únicamente de la parte dañada. Sin embargo, las células o trocitos de esponja que participan en la embriogénesis somática sufren una reorganización completa de su estructura y su función. Si se corta una esponja en pequeños fragmentos, o si las células de una esponja se separan por completo y se las deja que lleguen a formar pequeños grupos o agregados, se pueden formar nuevas esponjas a partir de estos fragmentos o agregados celulares. Este proceso se ha denominado embriogénesis somática, que implica una reorganización completa de las estructuras y funciones de las células o de los fragmentos de tejido. Asistidas de la influencia de las células adyacentes, pueden desarrollar su propio potencial para cambiar la forma o la función hasta desarrollarse como un nuevo organismo.

En este campo se han realizado muchos trabajos experimentales. Este proceso de reorganización aparece en distintas esponjas de complejidades diferentes. Todavía hay cierta discusión acerca de cuál es el mecanismo que causa la adhesión de las células, y la participación que juega cada tipo de célula en los procesos formativos.

La regeneración que sigue a la fragmentación es uno de los medios de reproducción asexual, un proceso en el que el genotipo de la esponja existente es copiado en otros cuerpos fisiológicamente

diferentes. La reproducción asexual también puede producirse por formación de yemas. Las yemas externas, después de haber alcanzado un cierto tamaño, pueden desprenderse del cuerpo que las originó y flotar hasta formar una nueva esponja, o bien pueden permanecer unidas para formar colonias. Las yemas internas o gémulas (Figura 12-11) se forman en esponjas de agua dulce y en algunas esponjas marinas. En ellas los arqueocitos se reúnen en masas en el mesohilo y quedan rodeados por una sólida cubierta de esponjina con espiculas silíceas. Cuando el individuo progenitor muere, las gémulas sobreviven y permanecen en estado de vida latente; de esta manera se conserva la vida de la especie durante los periodos de heladas o de intensa sequía. Luego, las células del interior de las gémulas salen a través de una abertura especial, el micropilo, y desarrollan nuevas esponjas. Así pues, la gemación en las esponjas de agua dulce (Espongillidos) es una adaptación a los cambios estacionales. Las gémulas son también un medio de colonización de nuevos hábitat, puesto que pueden ser difundidas por medio de las corrientes o transportadas por otros animales. Qué impide a las yemas proliferar durante la estación adversa en vez de quedar en estado de vida latente? Algunas especies segregan una sustancia que inhibe la germinación precoz de las yemas, de forma que éstas no germinan mientras permanecen protegidas por el cuerpo del progenitor. Otras especies pasan por un periodo de maduración cuando las temperaturas son bajas (como en el invierno) antes de germinar.

Parece que en las esponjas marinas las yemas son también una adaptación para soportar el frío del invierno; ésta es la única forma en la que *Halyskella loosanoffi* sobrevive durante la época más fría del año en la zona norte de su área de distribución.

### Reproducción sexual

En la reproducción sexual la mayoría de las esponjas son monoicas (tienen gametos masculinos y femeninos en el mismo individuo). Los espermatozoides se producen a partir de la transformación de los coanocitos. En las esponjas calcáreas, y al menos en algunas demosponjas, los ovocitos también se desarrollan a partir de los coanocitos; en otras demosponjas, los ovocitos aparentemente derivan de los arqueocitos. La mayor parte de las esponjas son vivíparas, es decir, después de la fecundación retienen el zigoto en su interior, le alimentan y luego liberan una larva ciliada. En estas esponjas, un

### Clasificación de los Poríferos

**Clase Calcáreas** (*L. calcis, calcio*) (**Calciesponjas**). Tienen espiculas de carbonato cálcico que a menudo forman una corona alrededor del oscúlo (principal orificio de salida del agua). Las espiculas son aciculares, o con tres o cuatro radios, están representados los tres tipos de sistemas canaliculares (asconóide, siconoide y leuconóide), todas marinas. Ejemplos: *Sycon*, *Leucosolenia*, *Clathrina*.

**Clase Hexactinélidas** (*Gr. hex, seis, + áctis, rayo, + L. -ellus, sufijo diminutivo*) (**Hilalosponjas**) (Esponjas vítreas). Tienen espiculas silíceas con seis radios que se disponen en ángulos rectos entre sí desde un punto central; las espiculas a menudo se unen para formar un retículo; el cuerpo generalmente es cilíndrico o con forma de embudo; las cámaras flageladas tienen una disposición siconoide simple o leuconóide; viven principalmente en aguas profundas, todas marinas. Ejemplos: regadera de Filipinas (*Euplectella*), *Hyalonema*.

**Clase Demosponjas** (*Gr. demos, pueblo, + spongos, esponja*). Tienen espiculas silíceas que no son de seis radios, o esponjina, o ámbos. Sistemas de canales del tipo leuconóide; una familia es de agua dulce; todas las demás son marinas. Ejemplos: *Thalassia*, *Cliona*, *Spongobalia*, *Myxaria*, *Potterion*, *Callyspongia* y todas las esponjas de baño.

individuo deja los espermatozoides en el agua y éstos son recogidos en el sistema de canales de otro. Aquí son fagocitados por los coanocitos, que se transforman en células transportadoras para llevar los espermatozoides a través del mesohilo hasta los ovocitos. Otras esponjas son ovíparas y liberan en el agua tanto óvulos como espermatozoides. La larva de vida libre y nadadora de la mayoría de las esponjas es una **parenuquima** de cuerpo compacto (Figura 12-12A). Las células flageladas, dirigidas hacia el exterior, migran hacia el interior después de que la larva se ha fijado y darán lugar a los coanocitos de las cámaras flageladas.

Las esponjas calcáreas y unas pocas demosponjas tienen un modelo de desarrollo muy extraño. Aparece una blástula hueca, denominada estonoblastóula (Figura 12-12B), con células flageladas dirigidas hacia el exterior. Después, la blástula se vuelve *dactyla afuera* (**inversión**), quedando entonces los extremos flagelados de las células dirigidas hacia el exterior! Las células flageladas (**micrómeros**) de la larva están en un extremo y las células no flageladas, más grandes, (**macrómeros**) en el otro. En contraste con otros ambientes de marzotozo, los micrómeros se invaginan y quedan recubiertos por los macrómeros. Los micrómeros flagelados dan lugar a los coanocitos, los arqueocitos y los colenocitos de la nueva esponja, y las células no flageladas originan el pinacodermo y los esclerocitos.

### Clase Calcáreas (Calciesponjas)

Se denominan así a las esponjas con esqueleto calcáreo, es decir, con espiculas de carbonato cálcico. Las espiculas son rectas (monotomas) o bien tienen tres o cuatro radios. Estas esponjas tienen a ser pequeñas, de 10 cm o menos de altura, y a tener una forma tubular o de vasija. Pueden presentar una estructura asconóide, siconoide o leuconóide. Aunque muchas son de colores apa-

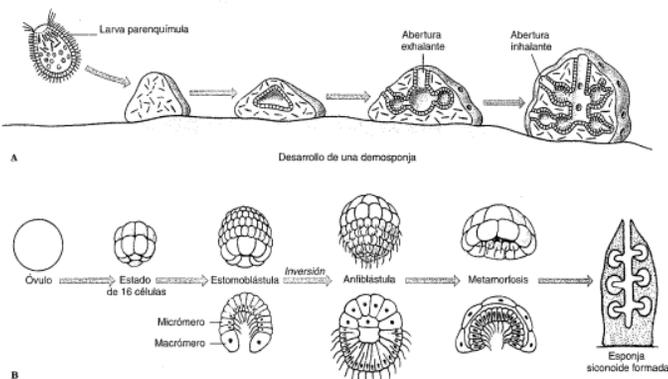


Figura 12-12  
A, Desarrollo de las esponjas. B, Desarrollo de la esponja siconoide *Sycon*.

gados, hay algunas de color amarillo brillante, rojo, verde o violáceo. *Leucosolenia* y *Sycon* (llamadas a menudo *Scypha* o *Grantia* por las compañías comerciales) son formas de aguas marinas someras de uso común en el laboratorio (Figura 12-5). *Leucosolenia* es una pequeña esponja asconóide que crece dando lugar a colonias ramificadas, generalmente a partir de una malla de tubos estacionales horizontales (Figura 12-5). *Clathrina* es una pequeña maraña de tubos (Figura 12-6). *Sycon* es una esponja solitaria que puede vivir aislada o formando racimos por gemación. El animal siconoide típico tiene forma de vasija y una longitud de entre 1 y 3 cm, con una corona de espículas retreas alrededor del ósculo que impiden la entrada de pequeños animales en su interior.

### Clase Hexactinélidas (Hialosponjas): esponjas vítreas

Las esponjas vítreas constituyen la clase Hexactinélidas (o Hialosponjas). Casi todas son de aguas profundas y sólo se recolectan mediante dragado. La mayoría de ellas tiene simetría radiada, con cuerpos en forma de embudo o vasija que están generalmente fijados al sustrato mediante tallos de espículas radicales (Figura 12-13, *Euplectella*) (neologismo del Gr. *eupléktos*, bien tejido). Alcanzan tamaños que oscilan desde 7.5 cm hasta más de 1.3 m de largo. Su característica distintiva es el esqueleto constituido por espículas silíceas de seis radios, que generalmente están unidas entre sí formando una estructura reticular de aspecto vítreo.

La estructura de sus tejidos difiere mucho de las otras esponjas, lo que ha llevado a algunos científicos a situar a las hexactinélidas en un subfilo distinto al del resto de las esponjas. El cuerpo de una

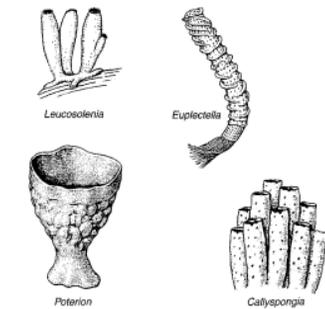


Figura 12-13  
Algunas formas del cuerpo en las esponjas. *Euplectella* es una Hexactinélida, *Poterion* y *Callyspongia* son Demosponjas, y *Leucosolenia* es una Calcárea.

hexactinélida está constituido por un único tejido sinicial continuo (un tejido no dividido en células independientes) denominado **red trabecular**. La red trabecular es el mayor tejido sinicial continuo conocido en los Metazoos. Presenta dos capas entre las que se encierra un delgado mesho de colágeno, así como elementos celulares como arqueocitos, esclerocitos y **coanoblastos**. Los coanoblastos están asociados con las cámaras flageladas donde la capa de la red trabecular se separa con una **red primaria** (lado inhalante) y una **red secundaria** (lado azial o exhalante) (Figura 12-16). La red primaria lleva los coanoblastos esféricos, cada uno de los cuales tiene una o más prolongaciones que se extienden a los **cuerpos con collar**, las bases de los collares también están soportadas por la red primaria. Cada cuerpo presenta un collar y su flagelo se extiende al interior de la cámara flagelada a través de una abertura en la red secundaria. El agua es dirigida hacia el espacio que hay entre las redes primaria y secundaria, pasa a través de los prosopeilos de la red primaria y luego por los collares a la luz de la cámara flagelada. Los cuerpos con collar no participan en la fagocitosis; ésta se produce en las prolongaciones de las redes primaria y secundaria.

La naturaleza sinicial de estas raras esponjas se produce un origen sinicial para los metazoos, pero esta idea es rechazada por los detalles del desarrollo. El tejido reticular se forma después del desarrollo embrionario y la formación de la blastula típicos. Más allá

del estado de 32 células, las nuevas células permanecen conectadas por puentes citoplásmicos y el sinicial se forma mediante una combinación de fusión celular y envoltamiento. Por ello, el animal inicialmente es celular.

El entramado reticular de espículas que presentan muchas esponjas vítreas es de una exquisita belleza, tal es el caso de *Euplectella*, o regadera de Filipinas (Figura 12-13), un ejemplo clásico de hexactinélida.

### Clase Demosponjas

Este grupo comprende más del 95% de las especies de esponjas conocidas, que incluye casi todas las de mayor tamaño. Las espículas son silíceas, pero no hexaradiadas, y pueden estar unidas entre sí por *spongina* o bien faltar por completo. Las llamadas esponjas de baño *Spongia* e *Hippospongia*, pertenecen al grupo de las denominadas esponjas cóncavas, que tienen esqueletos de espongina y carecen por completo de partículas silíceas. Todos los representantes de esta clase tienen estructura leucóide, y todos son marinos excepto una familia, la de los Espongílicos, que son esponjas de agua dulce.

Las demosponjas marinas son extremadamente variadas y pueden tener formas y colores muy llamativos (Figura 12-5). Algunas son incrustantes, otras altas y digitiformes, y otras bajas y extendidas; algunas perforan conchas y otras tienen forma de abanico, vasija, almohadilla o esteroideal (Figura 12-15). Algunas esponjas tropicales pueden alcanzar varios metros de diámetro.

Las esponjas dulciacuícolas están ampliamente distribuidas en lagunas y corrientes de aguas bien oxigenadas, donde se incrustan en tallos de plantas y en viejas piezas de madera sumergida. Pueden parecerse a un fragmento de espuma, estar perforadas, y tener un color verdoso o pardoáceo. Son géneros comunes *Spongia* (L. Spongia, del Gr. *spongia*, esponja) y *Mytilus*. Las esponjas de agua dulce son muy comunes en pleno verano, aunque algunas se encuentran más fácilmente en el otoño. Se reproducen sexualmente, pero existen genotipos que también pueden reproducirse asexualmente a partir de gémulas. Se mueren y desintegran al final del otoño, dejando gémulas formadas asexualmente para pasar el invierno y comenzar las poblaciones del siguiente año.

### Filogenia y diversificación adaptativa

#### Filogenia

Las esponjas se originaron antes del Cámbrico. Los arrecifes primitivos del Paleozoico fueron ocupados por dos grupos de organismos con aspecto de esponjas calcáreas. El Devónico vio el rápido desarrollo de muchas esponjas vítreas. Los estudios filogenéticos<sup>2</sup> que utilizan los datos de las secuencias de la subunidad mayor del rRNA, de la subunidad pequeña del rRNA, y de la proteína quinasas C, indican que las esponjas con espículas calcáreas de la clase Calcáreas pertenecen a un clado diferenciado del de las esponjas con espículas silíceas de las clases Demosponjas y Hexactinélidas. Para las Esponjas Calcáreas se dan dos situaciones. En una, las esponjas Calcáreas son un taxón hermano del clado de las esponjas

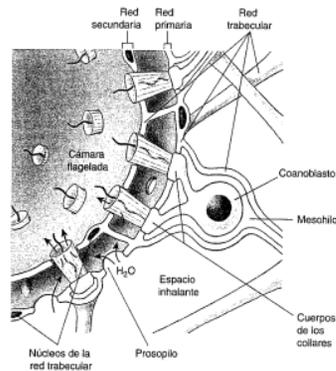


Figura 12-14  
Esquema de parte de una cámara flagelada de las Hexactinélidas. Las redes primaria y secundaria son ramas de la red trabecular, que es sinicial. Los cuerpos celulares de los coanoblastos y sus prolongaciones están en la red primaria y se encuentran embudidos en un fino mesho de colágeno. Las prolongaciones de los coanoblastos terminan en los cuerpos del collar, cuyos collares se extienden a través de la red secundaria. La acción flagelar impulsa al agua (flechas) que filtra a través de las microvellosidades del collar (Figura 12-16).

<sup>2</sup> Borchiellini, C., M. Manuet, E. Alivón, N. Boury-Esnault, J. Vairelet, and Y. Le Parco. 2001. *Evol. Biol.* 14:171-179. Medina, M., A. G. Collins, J. D. Silberman, and M. L. Sogin. 2001. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:9707-9712.

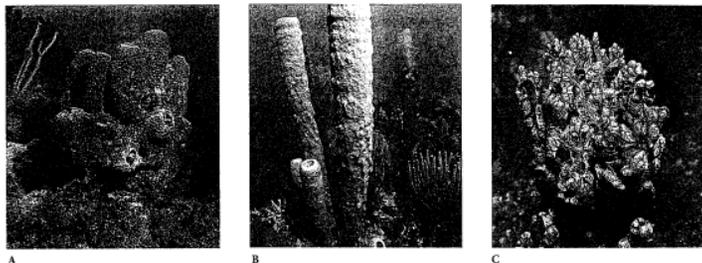


Figura 12-15

Demosponjas marinas en arrecifes coralinos del Caribe. A, *Pseudoacarina crassa*, una esponja coloreada que crece a profundidades moderadas. B, *Aplysina fistularis* es alta y tubular. C, *Monanchora unguifera*, con la ofiura comensal, *Ophiotrix swensoni* (Filo Equisemidae, clase Ofiuroidea).

silíceas, como puede observarse en la Figura 12-4; y en la otra, el filo Poríferos es parafilético porque las "esponjas" calcáreas están más estrechamente relacionadas con otros taxones de metazoos que con las esponjas silíceas. Se necesitan más datos para aclarar esta situación.

### Diversificación adaptativa

Los poríferos son un grupo de gran éxito evolutivo, que incluye varios miles de especies y una gran diversidad de hábitat marinos y de agua dulce. Su diversificación se basa fundamentalmente en su sistema de corrientes de agua, único en el reino animal, y sus diversos grados de complejidad. Sin embargo, entre las demosponjas silíceas, y más concretamente en una familia de esponjas que viven en cuevas submarinas pobres en nutrientes, ha aparecido un nuevo modelo de alimentación. Estas esponjas de aguas profundas tienen una fina capa de diminutas espículas ganchudas que cubren sus cuerpos, muy ramificados. La capa de espículas enreda los apéndices de los diminutos crustáceos que nadan cerca de la superficie de la esponja. Estas esponjas son carnívoras, no suspensivas, si bien algunas pueden aumentar su dieta con nutrientes obtenidos por simbiosis con bacterias metanotóxicas. La presencia de espículas silíceas típicas identifica a estos animales claramente como esponjas, pero carecen de coanocitos y de canales internos.

La ausencia de coanocitos en estas especies es un rasgo indudable para los estudiantes que aprenden a identificar esponjas, pero los estudiosos de la evolución deberían sentirse fascinados por ello. El tortuoso camino tomado por una rama del linaje de las esponjas ilustra de manera clara la naturaleza no direccional de la evolución. Para que inicialmente colonizaran estos hábitat pobres en nutrientes, el antecesor de este grupo debería haber tenido al menos un sistema de alimentación alternativo, o carnívoro o quimioautótrofo, siempre a punto. Presumiblemente, después de que el método alternativo para la captura de alimento estuviera en uso, los coanocitos y el sistema de canales internos dejaron de formarse. Si en este linaje

hay más modificaciones del cuerpo, finalmente no deberíamos reconocer a los descendientes como esponjas. Imagínese como podría verse la estirpe si las espículas se perdieran a favor de una mayor importancia de la simbiosis bacteriana y comenzara a entender por qué a veces es difícil rastrear la evolución morfológica o identificar a los parientes más cercanos de ciertos animales.

### FILO PLACOZOOS

Este nombre (*Gr. plax, plaxos*, tableta, placa, + *zoon*, animal) fue propuesto por K. G. Grell en 1971 para incluir una única especie, *Trichoplax adhaerens* (Figura 12-16A), una delicada forma marina (2 a 3 mm). El cuerpo es laminar y carece de simetría, de órganos, y de sistemas muscular y nervioso. También carece tanto de membrana basal como de matriz extracelular, dos características que han sido consideradas como marcas de los metazoos. El cuerpo de los placozoos se compone de un epitelio dorsal de células de revestimiento y esférulas brillantes, y un epitelio ventral grueso con células monociladas (células cilíndricas) y células glandulares no cilíadas (Figura 12-16B). El espacio entre los epitelios contiene células "fibrosas" dentro de un sincitio contráctil. Morfológicamente se pueden distinguir cuatro tipos celulares, pero los estudios de expresión génica sugieren la presencia de un quinto tipo.

Los placozoos se deslizan sobre el alimento, secretan las enzimas digestivas y luego absorben los productos. En el laboratorio, se alimentan de materia orgánica y pequeñas algas.

No se conoce bien el ciclo vital de los placozoos. Se dividen asexualmente por gemación y producen estados "nadadores." Aunque no se ha observado reproducción sexual, en el laboratorio los animales desarrollan huevos. Los estudios genéticos de los placozoos de diferentes sitios muestran que hay ocho linajes diferentes, equivalentes a especies, si bien morfológicamente no se pueden distinguir. Se ha deducido que hay reproducción sexual a partir de pruebas moleculares sobre la diversidad genética dentro del clado.

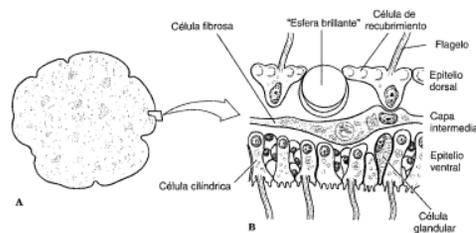


Figura 12-16

A, *Trichoplax adhaerens* es un animal marino de aspecto laminar de unos 2 ó 3 mm de diámetro. El único miembro del filo Placozoos tiene las características más primitivas entre los animales metazoos conocidos. B, Sección de *Trichoplax adhaerens* que pone de manifiesto su estructura histológica.

Las esponjas (filo Poríferos) son un grupo marino numeroso con algunos representantes de agua dulce. Tienen varias células especializadas, pero no están organizadas en tejidos u órganos. Dependiendo del batido flagelar de sus coanocitos para la circulación del agua a través de sus cuerpos, que es fundamental para conseguir el alimento y para el intercambio de gases respiratorios. Están sostenidas por esqueletos secretados de colágeno fibrilar, colágeno en forma de grandes fibras o filamentos (espongina), espículas silíceas o calcáreas, o en la mayoría de las especies, una combinación de espículas y espongina.

Las esponjas se reproducen asexualmente por gemación, fragmentación y gémulas (yemas internas). La mayor parte de las esponjas son monoicas, aunque no producen simultáneamente espermatozoides y ovocitos. La embriogénesis es inusual, con una migración de células flageladas desde la superficie hacia el interior (parenquima) o la producción de una anfiblástula con inversión y crecimiento de

los macrómeros por encima de los micrómeros. Las esponjas tienen una gran capacidad de regeneración.

Las esponjas son un antiguo grupo, en apariencia un pariente filogenéticamente remoto de otros metazoos, pero la evidencia molecular sugiere que son un grupo hermano de los Eumetazoos. Su radiación adaptativa está basada en la elaboración de un sistema de circulación del agua y de alimentación por filtración, excepto para una familia de esponjas, en la que la alimentación por filtración ha sido sustituida por la carnivoría y en la que la simbiosis bacteriana supone un aporte nutritivo extra.

El filo Placozoos tiene solamente un único representante, un pequeño organismo marino laminar. También tienen sólo dos capas de células, con una capa fibrosa sincitial entre ellas. Algunos autores consideran que estas capas son homólogas al ectodermo y el endodermo de los metazoos superiores. Los estudios genéticos indican que hay ocho especies de placozoos.

1. Describa brevemente y compare la hipótesis cilíada sincitial, la hipótesis colonial flagelada, y el origen polifilético de los metazoos. ¿Cuál de las hipótesis parece más compatible con los datos disponibles?
2. Cite ocho características de las esponjas.
3. Describa brevemente los tipos de organización asconóide, siconóide y leuconóide de las esponjas.
4. ¿Qué tipo de organización corporal de las esponjas es más eficaz y posibilita un mayor tamaño?
5. Defina lo siguiente: ostio, ósculo, espongocele, apopio, prosopio, espículas.
6. Defina lo siguiente: pinacocitos, coanocitos, arqueocitos, esclerocitos, espongoctos, colenocitos.

7. ¿Qué material se encuentra en el esqueleto de todas las esponjas?
8. Describa los esqueletos de cada una de las clases de esponjas.
9. Describa cómo se alimentan, reparan y excretan las esponjas.
10. ¿Qué es una gémula?
11. ¿Por qué se distinguen las esponjas vitreas de las esponjas con cuerpos celulares?
12. ¿Cuál es el posible antecesor de las esponjas? Justifique la respuesta.
13. Describa el modelo de organización de un placozoos.
14. ¿Qué caracteres hacen a los placozoos interesantes desde una perspectiva filogenética?

Grell considera a *Trichoplax* un diblástico (p. 192), con un epitelio dorsal que representa un ectodermo y un epitelio ventral que representa un endodermo debido a su función alimentaria. Recientes estudios de expresión génica sostienen estas homologías. Se está estudiando el origen de la capa fibrosa intermedia. Como este grupo comienza a comprenderse mejor, la ramificación para los grupos de placozoos y los dos filos de diblásticos (Capítulo 13) podrá ser aclarada dentro de poco. En la actualidad, presentamos la ramificación de los placozoos, los ciliarios y los ctenóforos como una politonía (véase el cuadro de la contraportada).

Bergquist, P.R. 1978. Esponges. Berkeley, University of California Press.

*Excelente monografía sobre la estructura, clasificación, evolución y biología general de las esponjas.*

Bond, C. 1997. Keeping up with the sponges. *Nat. Hist.* **106**: 22-25. *Las esponjas no están fijadas en una posición permanente; al menos algunas pueden desplazarse sobre el sustrato. Halcóna boanensis puede desplazarse 4 mm por día.*

Borchellini, C., M. Manuel, E. Allvon, N. Boury-Esnault, J. Vacelet, and Y. Le Parco. 2001. Sponge paralogy and the origin of Metazoa. *J. Evol. Biol.* **14**:1171-1179. *Los resultados de este estudio sugieren que los miembros de la clase Calcarea están más estrechamente relacionados con otros metazoos que con las esponjas silíceas.*

Grell, K.G. 1982. Plúceos. In S.P. Parker (ed.), *Synopsis and classification of living organisms*, vol. 1. New York: McGraw-Hill Book Co. *Resumen de las características de los plúceos.*

Hooper, J.N.A., and R.W.M. van Soest (eds) 2002. *Systema Porifera: a guide to the classification of sponges*. New York: Kluwer Academic/Plenum. *Un gran y extenso trabajo sobre la sistemática y la biología de las esponjas.*

King, N., C. T. Hittinger, and S. B. Carroll. 2003. Evolution of key cell signaling and adhesion protein families predates the origin of animals. *Science* **301**:351-363. *Las células de los animales pluricelulares deben agruparse y comunicarse. En las metazoos, las proteínas responsables de estas funciones son homólogas de las de los cilióforos.*

Lays, S. P., and A. E. Ereskovsky. 2006. Embryogenesis and larval differentiation in sponges. *Can. J. Zool.* **84**: 262-287. *Una revisión del desarrollo de las esponjas con técnicas sofisticadas y excelentes fotomicrografías.*

Lays, S. P., and R. W. Metc. 2006. Physiology of coordination in sponges. *Can. J. Zool.* **84**:289-306. *Investigaciones recientes muestran cómo se comunican las células de las esponjas.*

Medina, M., A. G. Collins, J.D. Silberman, and M. L. Sogin 2001. Evaluating hypotheses of basal animal phylogeny using complete sequences of large and small subunit rDNA. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* **98**:9707-9712. *Los datos moleculares apoyan la posición de las esponjas calcáreas en una rama distinta a la de las esponjas silíceas.*

Nielsen, C. 1995. *Animal evolution: interrelationships of living phyla*. Oxford, Oxford University Press. *Se discuten algunos esquemas de la evolución de los metazoos utilizando formas ancestrales hipotéticas.*

Schierwater, B. 2005. My favorite animal. *Trichoplax adhaerens*. *Bioessays* **27**:1294-1302. *Una descripción personal de la fascinación del autor por este animal.*

Vacelet, J. and N. Boury-Esnault. 1995. Carnivorous sponges. *Nature* **373**:333-335. *Un fascinante artículo sobre la alimentación de estas esponjas. Trabajos posteriores demuestran que las bacterias metanotóficas simbióticas proporcionan una segunda fuente de alimentación para estas esponjas.*

Vogel, S. 1981. *Life in moving fluids: the physical biology of flow*. Princeton, Princeton University Press. *Una discusión general clara de cómo el flujo de agua afecta al diseño animal, con referencias específicas al movimiento del agua en el cuerpo de la esponja.*

Wood, R. 1990. Reef-building sponges. *Am. Sci.* **78**:224-235. *El autor presenta pruebas que demuestran que los escleroporos concavos pertenecen a las clases Calcarea o Demospongia, y que no es necesario una clase Escleroporonia diferenciada.*

Wyvetl, R. C. 1999. Video and electron microscopy of particle feeding in axandrich cultures of the hexactinellid sponge. *Rhabdocalanus distans*. *Invert. Biol.* **118**:236-242. *La fijación de la red muestra los ctenóforos siso la red trófica, especialmente la red primaria. El autor sitúa a las Hexactinellidae en el sífilo Symplozonia y al resto de las poríferas en el sífilo Cellularia.*

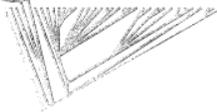


Tentáculos del coral Tubastraea coccinea del Caribe.

# 13

## Los animales radiados

- FILO CNIDARIOS
- FILO CTENÓFOROS



## Una diminuta arma mágica

Aunque los miembros del filo Cnidarios tienen una organización más elevada que las esponjas, son animales relativamente simples. La mayoría son sésiles; aquellos que no se fijan al sustrato, como las medusas, sólo pueden nadar débilmente. Ninguno puede perseguir a sus presas. Por ello, podríamos tener la falsa impresión de que los cnidarios están en este mundo para proporcionar comida fácil a otros animales. Lo cierto es, sin embargo, que muchos cnidarios son eficaces depredadores, capaces de matar y devorar presas mucho más organizadas, más rápidas y más inteligentes. Esto es posible porque poseen tentáculos cargados con diminutas y sofisticadas armas denominadas nematocitos.

Como el nematocito es secretado dentro de la célula que lo contiene, está dotado de potencial energía para su descarga. Es como si una factoría fabricara un cañón que saliera de la cadena

de montaje listo y cargado con un proyectil en la recámara. Al igual que un cañón cargado, un nematocito completo solamente necesita un pequeño estímulo para dispararse. Pero en vez de una bala, el nematocito dispara un diminuto filamento. Con una velocidad de dos metros por segundo y una aceleración de 40 000 veces la de la gravedad, penetra instantáneamente en la presa y le inyecta una toxina paralizante. Si un pequeño animal es lo suficientemente desafortunado como para rozar uno de sus tentáculos, se encuentra repentinamente acerbillo por cientos, o quizá miles, de nematocitos y es rápidamente inmovilizado. Algunos filamentos de nematocitos pueden penetrar en la piel humana, produciendo desde una leve comezón hasta un gran dolor, e incluso la muerte, según la especie. Una diminuta, pero también temible, arma mágica.

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanpz14e](http://www.mhhe.com/hickmanpz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

Los dos filos que se tratarán en este capítulo son diblásticos (véase el cladograma de la contraportada), lo que significa que tienen dos capas de células embrionarias, ectodermo y endodermo, a partir de las cuales se desarrollan las estructuras del adulto. Las dos capas se producen en el desarrollo embrionario al pasar de la blástula, de una sola capa de células, a la gástrula (Capítulos 8 y 9). En los diblásticos adultos, la epidermis deriva del ectodermo, y la capa linfante de la cavidad digestiva, o gastrodermis, deriva del endodermo. Este modelo de organización contrasta ampliamente con el modelo de las esponjas, en las que no hay capas de células ni cavidad digestiva.

Un nuevo estado del desarrollo, la gastrulación, caracteriza a los diblásticos y origina las capas celulares de los animales adultos. Por eso, se supone que no hay pruebas de la existencia de capas celulares en ningún estado del desarrollo de las esponjas o de los placozos. No obstante, como se menciona en el Capítulo 12, recientes trabajos sobre el desarrollo de las esponjas sugieren que las capas celulares se desarrollan en las larvas para desaparecer en el adulto, que se vuelve un agregado de distintos tipos celulares no organizados en capas. No se conocen las secuencias del desarrollo de los placozos, aunque algunos biólogos consideran que en estado adulto tienen dos capas equivalentes a las derivadas del ectodermo y del endodermo. Por ello, podría ser apropiado añadir más filos a la categoría de diblásticos si se consideran otros estados distintos al del adulto, o se establecen nuevas homologías.

Actualmente, los filos de diblásticos son Cnidarios y Ctenóforos. Los organismos adultos de ambos filos manifiestan una simetría radial o birradial (p. 187) y no presentan cefalización. Las familias anémonas de mar y las medusas son cnidarios, y algunos lectores pueden conocer a los ctenóforos como medusas con peines o nueces de mar.

## FILO CNIDIARIOS

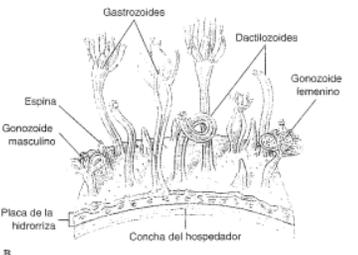
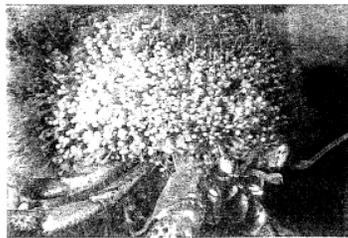
El filo Cnidarios (Gr. *Cnide*, ortiga, + *L. aria* (sufijo pl.), parecido a o relacionado con) es un interesante grupo con más de 9000 especies. Incluye algunas de las criaturas más extrañas y hermosas; hidróideos ramificados con aspecto de plantas; anémonas de mar como flores; medusas; y aquellos que ejercen de arquitectos del

fondo marino, como los corales córneos (abánicos de mar, lítigos de mar y otros) y los corales pétreos, que han construido sus alojamientos calcáreos durante cientos de años y han producido los grandes arrecifes e islas de coral (p. 279).

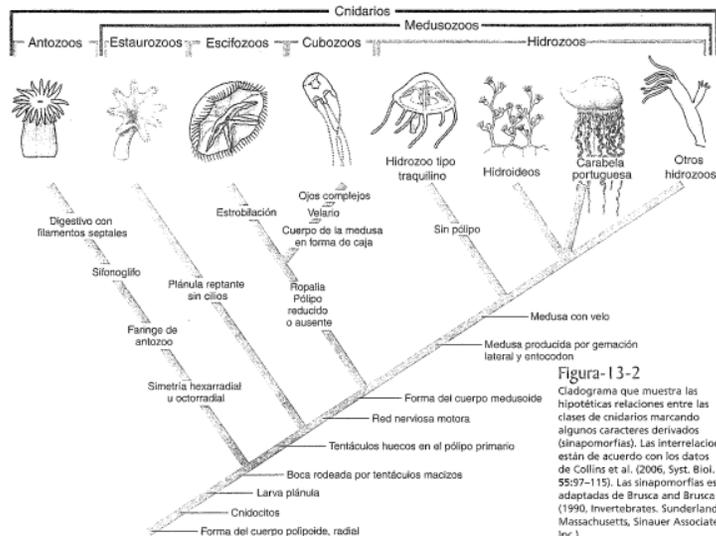
El filo toma su nombre de las células llamadas **cnidocitos**, que contienen orgánulos (cnidos) característicos de este filo. El tipo más común de cnido es el **nematocisto**, que se describe más adelante. Los cnidocitos son formados exclusivamente por los cnidarios, aunque algunos ctenóforos, moluscos y turbelarios los almacenan y utilizan sus estructuras punzantes para su propia defensa.

Los cnidarios son un grupo antiguo, con el registro fósil más extenso entre los metazoos, pues se remonta a más de 700 millones de años. Están ampliamente distribuidos en los hábitat marinos, y hay unos pocos de agua dulce. Son más abundantes en hábitat marinos poco profundos, especialmente los de las regiones tropical y templada. No hay especies terrestres. Los hidróideos coloniales se encuentran generalmente adheridos a conchas de moluscos, rocas, muelles y otros animales en aguas costeras poco profundas, aunque algunas especies se encuentran a grandes profundidades. Las medusas flotantes y nadadoras se hallan en mares abiertos y lagos, con frecuencia lejos de la costa. Las colonias flotantes, como la carabela portuguesa y *Velella* (L. *velum*, velo, = *eliza*, sufixo dim.), tienen flotadores o velas, gracias a los cuales son arrastradas por el viento. Aunque principalmente son sésiles o como mucho pueden desplazarse lentamente o nadar despacio, los cnidarios son depredadores bastante eficaces para otros organismos más veloces y complejos.

A veces los cnidarios viven en simbiosis con otros animales, a menudo como comensales sobre la concha u otras superficies de su hospedador. Ciertos hidróideos (Figura 13-1) y anémonas de mar viven comúnmente sobre las caracolas ocupadas por cangrejos ermitaños, a los que proporcionan cierta protección frente a los depredadores. En los tejidos de los cnidarios, especialmente en algunas hidras de agua dulce y en los corales formadores de arrecifes, suelen vivir algas en simbiosis. La presencia de las algas en estos corales limita su presencia a aguas relativamente poco profundas y claras, donde hay suficiente luz para las necesidades fotosintéticas del alga. Este tipo de grupo son un componente esencial de los arrecifes de coral, y los arrecifes son hábitat extremadamente importantes en las aguas tropicales. Más adelante, en la página 279, se tratarán los arrecifes de coral.



**Figura 13-1**  
A, Un cangrejo ermitaño con sus cnidarios comensales. La concha del caracol hospedador está cubierta por pólipos del hidróideo *Hydractinia milleri*. El cangrejo consigue cierta protección frente a los depredadores, y los cnidarios un desplazamiento gratuito y porciones de alimento de la comida de su hospedador. B, Parte de la colonia de una *Hydractinia*, con los tres tipos de zooides y el estolon hidróulico (a partir del cual crece).



**Figura 13-2**

Cladograma que muestra las hipotéticas relaciones entre las clases de cnidarios marcando algunos caracteres derivados (sinapomorfias). Las interrelaciones están de acuerdo con los datos de Collins et al. (2006, Syst. Biol. 55:97-115). Las sinapomorfias están adaptadas de Brusca and Brusca (1990, Invertebrates, Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.).

Aunque muchos cnidarios tienen escasa importancia económica, los arrecifes de coral son una destacada excepción. Los peces y otros animales asociados con los arrecifes suministran cantidades sustanciales de alimento para el hombre, y los arrecifes tienen importancia económica como atracción turística. El coral noble se utiliza para fabricar joyas y adornos, y las rocas coralinas sirven para realizar construcciones.

Tradicionalmente se han reconocido cuatro clases de Cnidarios (Figura 13-2): Hidrozoos (la clase más variable, que incluye hidróideos, corales de fuego, la carabela o fragata portuguesa, y otros), Escifozoos (las «verdaderas» medusas), Cubozoos (cubomedusas), y Antozoos (la clase mayor, incluye anémonas, corales pétreos, corales blandos, y otros). Hoy día se propone una quinta clase, Estaurozoos (Staurzoos), debido a que en las recientes filogenias se muestra que las estauromedusas no pertenecen a los Escifozoos. Estos animales singulares no forman una medusa, sin embargo el extremo del cuerpo termina en una región parecida a una medusa (p. 273).

## Forma y función

### Dimorfismo y polimorfismo en los Cnidarios

Uno de los más interesantes, y a veces más complicados, aspectos de este filo es el dimorfismo y el frecuente polimorfismo que manifiestan muchos de sus miembros. Todas las formas de cnidarios se

ajustan a uno de dos tipos morfológicos (**dimorfismo**): un **pólipo**, o forma hidróide, que está adaptado a una vida sésil o sedentaria, y una **medusa**, que está adaptada para la flotación o en una vida nadadora libre (Figura 13-3).

Superficialmente, el pólipo y la medusa son muy diferentes, pero en realidad cada uno de ellos ha conservado el modelo corporal en forma de saco, que es básico en el filo (Figura 13-5). Una medusa es esencialmente un pólipo no fijado, con la porción tubular ensanchada y aplanada en forma de campana.

**Pólipos** La mayoría de los pólipos tienen cuerpos tubulares. Una boca rodeada por tentáculos define el extremo oral del cuerpo. La boca conduce a un digestivo ciego o **cavidad gastrovascular** (Figura 13-3). El extremo aboral del pólipo generalmente está fijado al sustrato por un disco pedio u otro medio.

Los pólipos se pueden reproducir asexualmente por gemación, fisión o por laceración pedal. En la **gemación** se forma una protuberancia de tejido en una parte del pólipo viviente y se desarrollan una boca funcional y tentáculos (Figura 13-14). Si una yema se desprende del pólipo que la formó, da lugar a un clon. Si una yema permanece fijada al pólipo que la formó dará lugar a una colonia y el alimento puede ser compartido a través de una cavidad gastrovascular común (Figuras 13-1 y 13-7). Los pólipos que no producen yemas son solita-

### Características del filo Cnidarios

1. Presentan **cnidocitos**, que generalmente alojan orgánulos punzantes denominados **nematocistos**.
2. Completamente acuáticos, algunos de agua dulce pero la mayoría marinos.
3. **Simetría radial** o birradial alrededor de un eje longitudinal con extremos **oral** y **aboral**; sin cabeza definida.
4. Dos tipos de individuos: **pólipos** y **medusas**.
5. Cuerpo con dos capas (**diblasticos**), con epidermis y gastrodermis, derivadas respectivamente del ectodermo y el endodermo embrionarios.
6. Mesoglea, una matriz extracelular ("gelatinosa") que queda entre las capas del cuerpo; la cantidad de mesoglea es variable, en algunos mesoglea con células y tejido conjuntivo ectodérmicos.
7. Digestivo incompleto, denominado **cavidad gastrovascular**; a menudo ramificada o dividida por septos.
8. **Digestión extracelular** en la cavidad gastrovascular y digestión intracelular en las células de la gastrodermis.
9. Tentáculos extensibles, por lo general rodean a la boca o a la región oral.
10. Sistema muscular con células del tipo **epiteliomuscular** formado por una capa externa de fibras longitudinales en la base de la epidermis y una interna de fibras circulares en la base de la gastrodermis, en los cnidarios más complejos hay modificaciones de este modelo, así como en las medusas de los hidrozooz (fibras musculares ectodérmicas independientes).
11. Los órganos sensoriales incluyen estocásticos bien desarrollados (según del equilibrio) y ocelos (órganos foveosensoriales), ojos complejos en los Cubozoa.
12. **Plexo nervioso** con sinapsis simétricas y asimétricas; conducción difusa, en las medusas de los hidrozooz hay dos anillos nerviosos.
13. Reproducción asexual por gemación en los pólipos que dan lugar a clones y colonias; algunas colonias muestran **polimorfismo**.
14. En todas las medusas y en algunos pólipos existe reproducción sexual mediante gametos, monocitos y dioicos, segmentación holoblastica indeterminada; la forma larvaria es la plánula.
15. Sin sistemas excretorio ni respiratorio.
16. Sin cavidad celotónica.

**Observe que aquí el polimorfismo se refiere a más de una forma estructural de los individuos dentro de la especie, en contraste con el término utilizado en genética (p. 127), que se refiere a las diferentes formas alélicas de un gen en una población.**

rios, otros forman colonias o clones. A veces, cuando una colonia se fragmenta, la distinción entre colonias y clones no es clara.

Una cavidad gastrovascular compartida permite la especialización de los pólipos. Muchas colonias incluyen distintos tipos morfológicos de pólipos, cada uno especializado en una determinada función, como la alimentación, la reproducción o la defensa (Figura 13-1). Dichas colonias presentan **polimorfismo** (no se debe confundir con el uso de este término en la genética de poblaciones, introducido en el Capítulo 6). En la clase Hidrozooz, los **hidrantes**, o pólipos alimentadores, se distinguen fácilmente de los reproductores, o **gonangios**, por carecer estos últimos de tentáculos. Los gonangios habitualmente forman medusas.

Otros métodos de reproducción asexual de los pólipos son la fisión, mediante la cual un individuo se divide por la mitad cuando un lado del pólipo tira en sentido contrario del otro, o la laceración pedia,

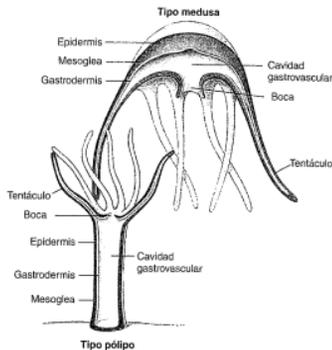


Figura 13-3

Comparación entre los individuos de tipo pólipo y medusa.

por la que el tejido que rodea al disco pedio forma nuevos pólipos diminutos. La laceración pedia y la fisión son comunes en las anémonas de mar, de la clase Antozoa.

**Medusas** Las medusas generalmente son nadadoras libres y tienen cuerpo con forma de campana o paraguas (Figuras 13-3 y 13-10). A menudo exhiben una simetría tetraémera, por lo que las partes del cuerpo se disponen en cuantos. La boca suele estar en el centro del lado cóncavo (subumbrelar), y puede desplazarse hacia la parte inferior de unos lóbulos rizados que se extienden muy lejos de la umbrela o campana (Figura 13-17). Los tentáculos se prolongan hacia el exterior desde la periferia de la umbrela. Las medusas tienen estructuras sensoriales para la orientación (estocásticos) y para la recepción de la luz (ocelos). Por medio de un anillo nervioso que hay en la base de la umbrela se integra la información sensorial y hay una respuesta motora; en las medusas de los hidrozooz hay dos de estos anillos (Figura 13-11).

Las medusas de la clase Escifozooz a menudo se denominan esclifomedusas, mientras que a las de la clase Hidrozooz se las conoce como hidromedusas. Las hidromedusas difieren de las esclifomedusas porque presentan un velo, un pliegue horizontal del borde de la umbrela que se extiende hacia el interior de la cavidad umbrelar (Figura 13-11). El velo aumenta la velocidad de salida del agua desde la cavidad subumbrelar, lo que hace más eficaz cada pulsación.

### Ciclos vitales

En el ciclo vital de un cnidario los pólipos y las medusas tienen papeles diferentes. La secuencia particular de formas en el ciclo vital varía según las diversas clases de cnidarios, pero por lo general, un zigoto da lugar a una larva plánula móvil. La plánula se asienta en una superficie dura y por metamorfosis da lugar a un pólipo. Un pólipo puede formar otros pólipos asexualmente, pero con el tiempo produce medusas libres nadadoras por reproducción asexual (Figuras 13-7 y 13-19). Los pólipos producen medusas por gemación o por otros métodos

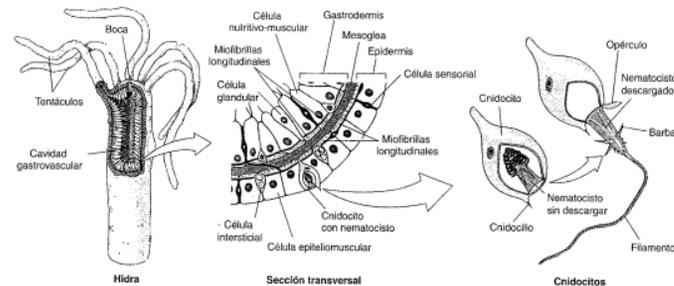


Figura 13-4

A la derecha, estructura de una célula urticante. En el centro, una parte de la pared del cuerpo de una hidra. Los cnidocitos que contienen nematocistos se originan de células intersticiales de la epidermis.

especializados como la **estrobilación** (p. 272). Las medusas se reproducen sexualmente y son dioicos.

Un ciclo que contiene tanto a un pólipo fijado como a una medusa nadadora, permite al organismo aprovechar tanto el medio pelágico (la masa de agua) como el bentónico (el fondo). Estos ciclos se dan en las verdaderas medusas de la clase Escifozooz, en las que las medusas son grandes y conspicuas, y los pólipos generalmente muy pequeños. La mayoría de los hidrozooz de la clase Hidrozooz también se caracterizan por un estado de pólipo estático, a menudo en colonias, y un estado pelágico de medusa.

Sin embargo, hay muchas variaciones sobre el modelo generalizado. En algunos hidrozooz, la colonia de pólipos no es estática, sino que va a la deriva en la superficie del océano. La carabela portuguesa, *Physalia*, es uno de estos navegantes, que utiliza un pólipo inflado como un flotador lleno de gas (Figura 13-15). Otras colonias son conjuntos tanto de pólipos como de medusas cuyas umbrelas pulsátiles impulsan a la colonia por el agua.

Algunos ciclos vitales no incluyen a las medusas. Se cree que los Antozoa se separaron de un antecesor de los otros cnidarios antes de que evolucionase la medusa en la rama más tardía (Figura 13-2), pero otros cnidarios, probablemente perdieron de forma secundaria la forma de medusa, incluido el hidrozooz *Hydra*. En *Hydra*, el mecanismo de pérdida no está claro, pero en otros hidrozooz se puede deducir un modo de pérdida comparándolos con las formas modernas. La mayoría de los hidrozooz liberan medusas que luego tendrán gametos, pero hay algunas formas que forman medusas pero no las liberan de sus colonias. Entonces, los gametos se forman en las medusas retenidas en la colonia de pólipos. En algunas especies solamente se forma una especie de copia que rodea a las gónadas (Figura 13-9), y en otras, las gónadas se forman directamente en la colonia sin que existan tramas de medusas. Estos últimos organismos representan una forma extrema de reducción y retención de la medusa.

### Pared del cuerpo

El cuerpo de los cnidarios comprende una epidermis externa, derivada del ectodermo, y una gastrodermis interna, derivada del endodermo,

con una mesoglea entre ellas (Figura 13-3). La gastrodermis tapiza la cavidad digestiva e interviene principalmente en la digestión. En los pólipos del hidrozooz solitario *Hydra*, la capa epidérmica contiene varios tipos celulares (Figura 13-4), entre ellos células epiteliomusculares, intersticiales, glandulares, sensoriales y nerviosas (pp. 269-270), así como cnidocitos (p. 265). Los cuerpos de los cnidarios se extienden, contraen, doblan y laten, todo ello en ausencia de verdaderas células musculares derivadas del mesodermo. En su lugar, la mayor parte de la epidermis está formada por células epiteliomusculares que sirven para revestir y para la contracción muscular (Figura 13-5). Las bases de casi todas estas células se extienden paralelas al tentáculo o al eje corporal, y contienen miofibrillas; forman el equivalente funcional de una capa de músculos longitudinales próximos a la mesoglea. La contracción de estas fibrillas acortan el cuerpo o los tentáculos.

La mesoglea se sitúa entre la epidermis y la gastrodermis, y se fija en ambas capas (Figura 13-3). Es gelatinosa, y las células epidérmicas y gastrodérmicas invian prolongaciones dentro de ella. En los pólipos la mesoglea es una capa continua que se extiende por el cuerpo y los tentáculos, más fina en éstos y más gruesa en la porción del tronco. Esta disposición permite a la región pedia, en

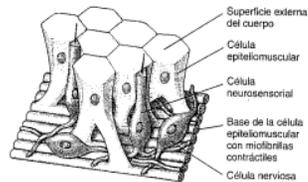


Figura 13-5

Células epiteliomusculares y nerviosas de hidra.

la base del animal, resistir una gran tensión mecánica y dar a los tentáculos una mayor flexibilidad.

La mesoglea contribuye al soporte del cuerpo y actúa como un tipo de esqueleto elástico. En la clase Antozooz, la mesoglea es consistente y posee células ameboides. La capa de mesoglea es también muy gruesa en las medusas de los escifozoos, con células ameboides y fibras. La umbrela tiene una consistencia firme, a pesar de que entre un 95% y un 90% de la gelatinosa mesoglea es agua. La boyante masa de mesoglea "gelatinosa" caracteriza a las verdaderas medusas. La mesoglea de la umbrela de las hidromedusas es mucho más delgada y carece de células ameboides o fibras.

### Cnidocitos

Como atestiguan diversas pruebas, muchos cnidarios son depredadores muy eficaces de presas mucho más grandes e inteligentes que ellos. Esta depredación eficaz es posible por el amplio equipamiento de los tentáculos con un tipo celular exclusivo, el cnidocito (Figura 13-4). Los cnidocitos se originan en invaginaciones de las células ectodérmicas y, en algunas formas, en las células endodérmicas. Cada cnidocito produce uno de los más de 20 tipos diferentes de orgánulos denominados **cnidos** (Figura 13-6) que son descargados por la célula. Durante su desarrollo, el cnidocito se denomina **cnidoblasto**. Cuando su cnido se ha descargado, el cnidocito es absorbido y reemplazado.

Uno de los tipos de cnido, el **neumatocisto** (Figura 13-4), es utilizado para inyectar una toxina utilizada para la captura de las presas y como defensa. Los **neumatocistos** son finas cápsulas compuestas por un material semejante a la quitina, y contienen una "hebra" tubular enrollada, o filamento, que es una continuación del extremo estre-

chado de la cápsula. Este último está recubierto por una pequeña tapa u **opérculo**. El interior del filamento no descargado puede llevar minúsculas pílas o espinas. No todos los **neumatocistos** tienen pílas o inyectan veneno. Algunos, por ejemplo, no penetran en la presa sino que se retraen rápidamente como un resorte después de la descarga, apretando y sujetando una parte de la presa capturada en el filamento enrollado (Figura 13-6). Los **neumatocistos** adhesivos generalmente no se descargan para la captura de alimento, sino que son utilizados para la fijación y la locomoción.

Excepto en los Antozooz, los cnidocitos están provistos de un **cnidocilio** en forma de gabillo, que es un cilio modificado. Los cnidocitos de los antozooz tienen un mecanoreceptor ciliado algo diferente. En algunas anémonas, y quizá en otros cnidarios, pequeñas moléculas orgánicas de la presa simulan los mecanoreceptores, sensibilizando al animal en la frecuencia de vibración producida por la natación de la presa. La estimulación táctil produce la descarga del **neumatocisto**.

El mecanismo de descarga del **neumatocisto** es muy interesante. Pruebas recientes indican que la descarga se debe a una combinación de fuerzas tensionales generadas durante la formación del **neumatocisto**, y a la asombrosa presión osmótica que hay en el interior del **neumatocisto**: 140 atmósferas. Cuando se estimula su descarga, la alta presión osmótica interna hace que el agua se precipite dentro de la cápsula. El opérculo se abre, y el rápido incremento de la **presión hidrostática** dentro de la cápsula empuja con gran fuerza al filamento y éste se evagina hacia el exterior. En el extremo evertido del filamento, las pílas se extienden hacia fuera como diminutas varillas con forma de espadas. Esta diminuta pero terrible arma inyecta veneno cuando penetra en la presa.

Obsérvese de nuevo la diferencia entre presión osmótica e hidrostática (p. 49). El **neumatocisto** no necesita realmente alcanzar 140 atmósferas de presión hidrostática en su interior, ya que tal presión indudablemente le haría explotar. Como el agua se precipita en su interior durante la descarga, la presión osmótica baja rápidamente mientras la presión hidrostática aumenta.

Los **neumatocistos** de la mayoría de los cnidarios no son perjudiciales para el hombre, y en el peor de los casos pueden ser una molestia. No obstante las picaduras de la carabela portuguesa (Figura 13-15) y de ciertas medusas son muy dolorosas y, en algunos casos, peligrosas (véase nota, p. 273).

### Alimentación y digestión

Los pólipos son habitualmente carnívoros, capturan las presas con sus tentáculos y, a través de la boca, las pasan a la cavidad gastrovascular para digerirlas. En *Hydra*, los tentáculos son huecos y su cavidad comunica con la cavidad gastrovascular. Dentro de ésta, las células glandulares descargan enzimas sobre el alimento para iniciar la digestión extracelular, mientras que la digestión intracelular tiene lugar en la gastrodermis (p. 264).

Los pólipos de una colonia de hidrozooz capturan y digieren la presa extracelularmente, luego pasan el material digerido a la cavidad gastrovascular común, donde tiene lugar la digestión intracelular (p. 266). En las hidromedusas, el tipo de alimento y el sistema digestivo son similares a los del pólipo. No obstante, el cuerpo está orientado con la boca hacia abajo en el centro de la umbrela; la boca se encuentra en el extremo de un tubo denominado **manubrio** (Figura 13-11).

Las escifomedusas son generalmente más grandes que las hidromedusas, aunque su forma básica es similar. El extremo de la boca se prolonga como un manubrio, que a menudo presenta cuatro bracos orales rizados, a veces denominados lóbulos bucales, y que sirve para capturar e ingerir la presa (Figura 13-19).

Los pólipos de los Antozooz, como las anémonas de mar, son carnívoros, se alimentan de peces o de casi cualquier otro animal de tamaño conveniente. Pueden extender o contraer sus tentáculos en la búsqueda de pequeños vertebrados e invertebrados, a los que venen con los tentáculos y **neumatocistos** y conducen a la boca. Una pocas especies se alimentan de grandes presas. Los corales suplementan su nutrición asimilando el carbono de sus algas simbiotas (p. 289).

### Plexo nervioso

El plexo nervioso de los cnidarios es uno de los mejores ejemplos de sistema nervioso difuso en el reino animal. Este plexo de células nerviosas se encuentra en la base de la epidermis y de la gastrodermis, formando dos redes nerviosas interconectadas. Las prolongaciones nerviosas (axones) terminan en sinapsis con otras células nerviosas, o en uniones con células sensoriales u órganos efectores (neumatocisto o células epitelio-musculares). Los potenciales de acción nerviosos son transmitidos de una célula a otra mediante la liberación de un neurotransmisor desde pequeñas vesículas de un lado de la sinapsis o unión (p. 731). La transmisión unidireccional entre las células nerviosas en los animales superiores está asegurada, ya que las vesículas sólo se localizan en un lado de la sinapsis. No obstante, los plexos nerviosos de los cnidarios son peculiares, porque muchas de las sinapsis tienen vesículas neurotransmisoras en ambos lados, permitiendo la transmisión a través de la sinapsis en ambas direcciones. Otra peculiaridad de los nervios de los cnidarios es la ausencia de material envoltivo (mielina) en los axones.

Las células nerviosas del plexo efectúan sinapsis con las células sensoriales delgadas que reciben estímulos externos, y uniones con las células epitelio-musculares y los **neumatocistos**. Las fibras contráctiles de las células epitelio-musculares, junto con la combinación célula nerviosa del plexo célula sensorial, se designan a menudo como **sistema neuromuscular**, un importante suceso en la evolución del sistema nervioso. El plexo nervioso se originó tempranamente en la evolución de los metazoos, y filogenéticamente nunca se ha perdido por completo. Los anélidos lo tienen en sus sistemas digestivos. En el aparato digestivo del hombre está representado por los plexos nerviosos de su musculatura. Los rítmicos movimientos peristálticos del estómago y del intestino están coordinados por esta réplica del plexo nervioso de los cnidarios.

Los cnidarios no tienen concentraciones locales de células nerviosas, que se pudieran aproximar a un sistema nervioso central. Sin embargo, algunos argumentan que el sistema de plexo y anillo nerviosos de las medusas es tan efectivo como un sistema nervioso central cuando procesan y responden a los estímulos tridimensionales del medio. En las escifomedusas y las medusas de los cubozoos, los nervios se agrupan en los órganos sensoriales marginales denominados **ropalías**, que alojan quimiorreceptores, estatócitos y, frecuentemente, ocelos. Los plexos nerviosos forman dos o más sistemas, que incluyen sistemas de conducción rápida para coordinar los movimientos de natación, y uno más lento para coordinar los movimientos de los tentáculos.

En las hidromedusas se forman dos anillos nerviosos por condensación del plexo nervioso endodérmico, que quedan en el margen de la umbrela. Los anillos nerviosos procesan la información procedente de los órganos sensoriales y responden a los cambios en la dirección de la natación, el ritmo de las pulsaciones y la posición de los tentáculos.

### Clase Hidrozooz

La mayoría de los hidrozooz son marinos y coloniales, y el ciclo de vida típico incluye un estado pólipico, asexual, y un estado medusa, sexual, por ejemplo en un hidrozooz marino colonial como *Obelia* (Gr. *obelias*, torca).

### Colonias de hidroides

Un hidroide típico tiene una base, un tallo, y uno o más zooides terminales. La base por la que la colonia se fija al sustrato consiste en un esclon con forma de raíz, o **hidrorrizo** (Figura 13-11), el cual parten uno o más tallos denominados **hidrocables**. La parte celular viva del hidrocable es un **cenosaco** tubular (Figura 13-7), formado por las tres capas típicas de los cnidarios, que rodean al celenteron (cavidad gastrovascular). La cubierta protectora del hidrocable es una funda quitinosa unida o **perisarco**. Los pólipos individuales, o zooides, están unidos al hidrocable, y muchos de ellos son pólipos alimentadores denominados **hidrantes** o **gastrozooides**. Éstos pueden ser tubulares, con forma de botella o de vaso, pero todos tienen una boca terminal y un círculo de tentáculos. En las formas recadas, como *Obelia*, el perisarco se continúa a modo de copa protectora alrededor del pólipo, dentro de la cual puede retraerse para su protección (Figura 13-7). En otras, el pólipo está desnudo (**atecados**) (Figura 13-8), y en ciertos casos el perisarco constituye una película fina y poco aparente.

Los hidrantes capturan e ingieren las presas: diminutos crustáceos, gusanos y larvas, y proporcionan alimento para toda la colonia. Tras realizarse una digestión extracelular en el hidrante, el caldo digestivo pasa a la cavidad gastrovascular común, donde es captado por las células gastrodémicas, en las que tiene lugar la digestión intracelular.

La circulación dentro de la cavidad gastrovascular es una función realizada por la gastrodermis cilada, aunque también ayudan las contracciones rítmicas y las pulsaciones del cuerpo de los hidroides.

Los hidroides coloniales producen nuevos individuos a partir de yemas, aumentando así el tamaño de la colonia. Por gemación se originan nuevos pólipos alimentadores y también yemas de medusa en la colonia. En *Obelia*, estas yemas de medusa se forman a partir de un pólipo reproductor denominado **gonangio**. Las jóvenes medusas abandonan la colonia como individuos nadadores libres que maduran y producen gametos (óvulos y espermatozoides) (Figura 13-7). En algunas especies las medusas permanecen fijas a la colonia y liberan sus espermatozoides desde ella. En otras especies, las medusas no se desarrollan nunca y los gametos son producidos por gonoforos masculinos y femeninos (Figura 13-9). De la embriogénesis del cigoto se origina una larva planaria cilada que nada durante algún tiempo. Después se fija al sustrato y se forma un diminuto pólipo que origina, por gemación, la colonia hidroide, completando así el ciclo.

Las medusas de los hidroides son generalmente más pequeñas que las de los escifozoos, oscilando entre 2 ó 3 mm a varios centímetros de diámetro (Figura 13-10). El borde de la campana se mete hacia dentro formando un **velo** con forma de estante, que cierra parcialmente el lado abierto de la campana y se utiliza para nadar (Figura 13-11). Las pulsaciones musculares que llenan y vacían alternativamente la campana impulsan al animal, con el lado aboral por delante, a modo de una débil "propulsión a chorro". Los tentáculos unidos al borde de la campana son ricos en **neumatocistos**.

La boca, que se abre en el extremo de un **manubrio** colgante, conduce a un estómago y a cuatro canales radiales que comunican

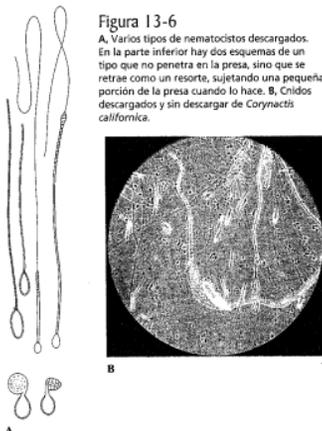


Figura 13-6

A, Varios tipos de **neumatocistos** descargados. En la parte inferior hay dos esquemas de un tipo que no penetra en la presa, sino que se retrae como un resorte, sujetando una pequeña porción de la presa cuando lo hace. B, Cnidos descargados y sin descargar de *Corynactis californica*.

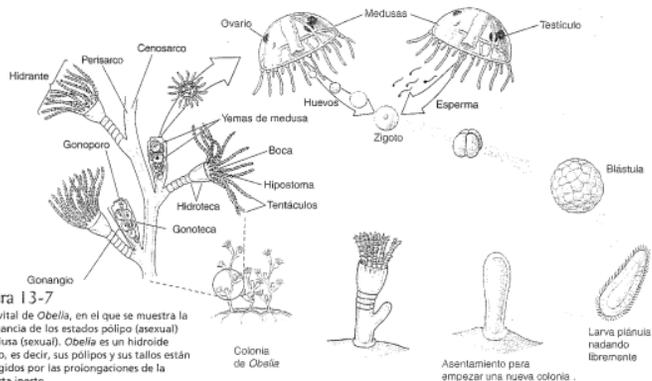


Figura 13-7

Ciclo vital de *Obelia*, en el que se muestra la alternancia de los estados pólipa (asexual) y medusa (sexual). *Obelia* es un hidroide tecado, es decir, sus pólipos y sus tallos están protegidos por las prolongaciones de la cubierta inerte.

con un canal anular alrededor del borde de la campana, y éste se comunica con los tentáculos huecos. Así, la cavidad gastrovascular se continúa desde la boca hasta los tentáculos, y todo el sistema está tapizado por gastrodermis. La nutrición es semejante a la de los hidrantes.

El plexo nervioso se concentra generalmente en dos anillos nerviosos en la base del velo. El borde de la campana presenta células sensoriales y, por lo común, también lleva dos clases de órganos sensoriales: **estatócitos**, que son pequeños órganos del equilibrio (Figura 13-11B), y **ocelos**, que son órganos fotosensibles.

En una especie (*Podocoryne carnea*) se ha investigado los papeles que desempeñan el ectodermo y el endodermo durante la formación de la hidromedusa. En este caso, como es habitual para un hidrozoos, a los lados del gonoporo, por gemación lateral, se producen las yemas de medusa. Las yemas tienen tres capas celulares: ectodermo, endodermo y una única derivada del ectodermo denominada **entocodon**. Partes del entocodon se diferencian en músculos lisos y estriados. Además, los músculos lisos del velo y de los tentáculos se originan a partir del ectodermo. Recordemos que los cnidarios carecen de verdadero músculo derivado mesodérmicamente, que utilizan las células mioepiteliales para la contracción de los pólipos y de las medusas de los hidrozoos. La presencia de músculo liso y estriado en las medusas de los hidrozoos es sorprendente, como lo es el origen ectodérmico de estos músculos. El potencial significativo de este descubrimiento se discute en la página 285.



A

### Medusas de agua dulce

La medusa de agua dulce *Craspedacusta sowerbii* (Figura 13-12) (orden Hidrozoales) puede haber evolucionado de antecesores marinos en el río Yangsé de China. Esta interesante forma se encuentra ahora en muchas partes de Europa, en los Estados Unidos y en parte



Figura 13-8

Hidroideos atecados. **A**, *Ectopleura integra*, un pólipo solitario con hidrantes desnudos y gonóforos. **B**, *Corymorpha* es un hidroide solitario. Produce medusas libres nadadoras, cada una con un único tentáculo rastrero.

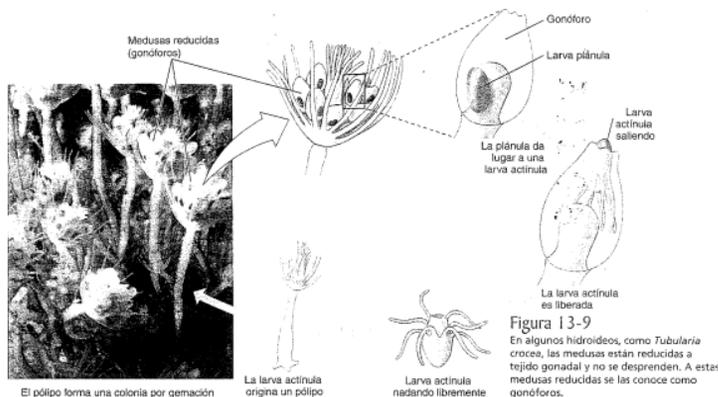


Figura 13-9

En algunos hidrozoos, como *Tubularia crocea*, las medusas están reducidas a tejidos gonadales y no se desprenden. A estas medusas reducidas se las conoce como gonóforos.

de Canadá, introducida probablemente con cargamentos de plantas acuáticas. La medusa puede alcanzar un diámetro de 20 mm.

La fase pólipa de este animal es diminuta (2 mm) y tiene una forma muy simple, sin perisarcio ni tentáculos. Aparece en colonias de unos pocos pólipos. Durante mucho tiempo no se reconoció su relación con la medusa, de manera que al pólipo se le dio un nombre aparte, *Microhydra rufes*. Debido a su relación con la medusa y a la ley taxonómica de prioridad, ambos, pólipo y medusa, deberían llamarse *Craspedacusta* (neolatín: *craspedon*, velo; + *Gr.*, *hydra*, ampolla).

El pólipo tiene tres formas de reproducción asexual, tal como se muestra en la Figura 13-12.

### Hydra: un biórozo solitario de agua dulce

La hidra común de agua dulce (Figura 13-13) es un pólipo solitario y uno de los pocos cnidarios encontrados en agua dulce. Su hábitat normal es la parte inferior de las hojas acuáticas y espadañas que ocupan charcas y arroyos de agua limpia y fresca. La familia de la hidra se encuentra en todo el mundo, con 16 especies en América del Norte. Se han estudiado muy bien los miembros de esta familia y se sabe bastante acerca de su hábitat y modelo de organización.

El cuerpo de la hidra puede extenderse hasta lograr una longitud de 25 a 30 mm, o contraerse hasta quedar como una pequeña masa gelatinosa. Tiene el aspecto de un tubo cilíndrico con el extremo aboral alargado, formando un delgado tallo, que termina en un disco basal o **disco pedo** para la fijación. A diferencia de los pólipos coloniales, que están fijos permanentemente, la hidra puede moverse libremente por deslizamiento de su disco basal, ayudada por las secreciones mucosas; o bien puede desplazarse curvándose y apoyando sus tentáculos sobre el sustrato. Incluso puede plegarse sobre sí misma y, formando una burbuja de gas en su disco basal, flotar hacia la superficie.

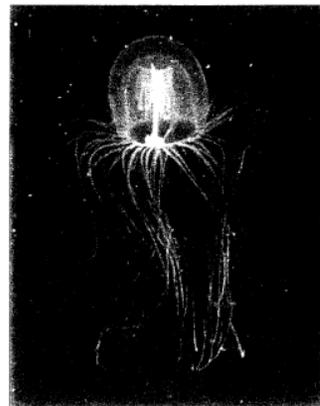


Figura 13-10

Esta campana *Polyrorchis penicillatus*, fase medusa de un pólipo siconoico.

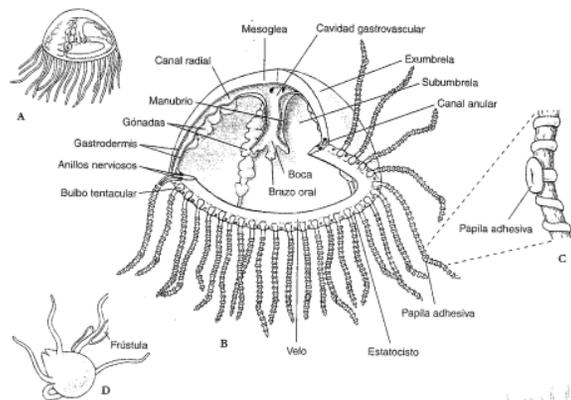


Figura 13-1

Estructura de *Gonionemus*. A, Medusa con la disposición tetramérica típica. B, Vista de una sección que muestra la morfología. C, Parte de un tentáculo con sus almonadillas adhesivas y sus filamentos nematocísticos. D, Póipo diminuto, o estado hidroide, que se desarrolla de la larva plánula. Puede producir más póipos por gemación (frústulas), o producir yemas de medusa.

**Alimentación y digestión** Las hidras se alimentan de pequeños crustáceos, anélidos y larvas de insectos. La boca, localizada en una elevación cónica denominada **hipostoma**, está rodeada por 6 a 10 tentáculos huecos que, como el cuerpo, puede extenderse enormemente cuando el animal está hambriento.

La boca se abre en la **cavidad gastrovascular** que comunica con las cavidades de los tentáculos. Una hidra espera a sus presas con los tentáculos extendidos (Figura 13-13). Las presas que rozan sus tentáculos pueden encontrarse atronadas por baterías de nematocísticos que las paralizan, aunque sean mayores que la hidra. Los tentáculos se mueven hacia la boca, que se ensancha lentamente. La boca, bien lubricada con las secreciones mucosas, se desliza sobre la presa, la rodea y la engulle por completo.

El activador que realmente causa la apertura de la boca es la forma reducida del glutatión, que se encuentra, en alguna medida, en todas las células vivas. El glutatión es liberado por la presa a través de las heridas producidas por los nematocísticos, pero la hidra sólo devora aquellas animales que liberan suficiente sustancia como para activar su respuesta alimentaria. Este mecanismo explica cómo la hidra distingue entre *Daphnia*, que le gusta, y algunas otras formas que rechaza. Si ponemos glutatión en el agua que contenga hidras, cada una de ellas realizará los movimientos de alimentación aunque no haya presas.

Dentro de la cavidad gastrovascular, las células glandulares desechan enzimas sobre el alimento. La digestión se inicia en la cavidad gastrovascular (digestión extracelular), aunque muchas de las partículas de alimento son dirigidas por los pseudópodos hacia el interior de las células nutritivo-musculares de la gastrodermis, donde tiene lugar la digestión intracelular. Las células ameoboides pueden llevar partículas no digeridas hacia la cavidad gastrovascular, donde finalmente son expulsadas junto con otros materiales no digeribles.

Las **células nutritivo-musculares** son, por lo general, células columnares altas con bases que se extienden lateralmente y que

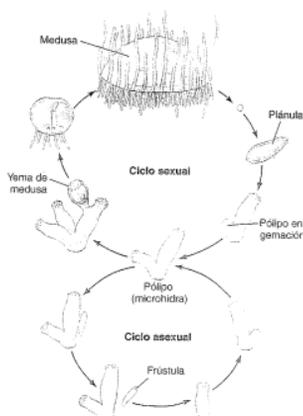


Figura 13-12

Ciclo vital de *Craspedocysta*, un hidrozoo de agua dulce. El póipo tiene tres métodos de reproducción asexual: por gemación de nuevos individuos, que pueden permanecer adheridos al progenitor (formación de una colonia); por construcción de una larva tipo plánula no cilidada (frústula), que puede moverse libremente y generar nuevos póipos; y por la producción de yemas de medusa que desarrollan medusas sexuales.

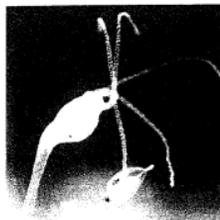


Figura 13-13

Una hidra captura una pulga de agua desprevinida con los nematocísticos de sus tentáculos. Esta hidra ya tiene en su interior otra pulga de agua ingerida previamente.

contienen miofibrillas. Éstas son perpendiculares al eje del cuerpo o de los tentáculos, y forman una capa de musculatura circular. No obstante, esta capa muscular es muy débil en la hidra, y la extensión longitudinal del cuerpo y de los tentáculos se lleva a cabo principalmente mediante un incremento del volumen de agua en la cavidad gastrovascular. El agua es conducida a través de la boca mediante el batido de los cilios de las células nutritivo-musculares. De este modo, el agua de la cavidad gastrovascular funciona como un **esqueleto hidrostático**. Los dos cilios del extremo libre de cada célula también sirven para la circulación del alimento y de los fluidos en la cavidad digestiva. A menudo, las células contienen un gran número de vacuolas digestivas. Las células en la hidra verde (*Chlorohydra*) (*Ch. chloros*, verde, + *hydra*, monstruo mítico con nueve cabezas que matara Hércules) llevan algas verdes (zoocloras, filo Chlorofyta), que dan a las hidras su coloración. Posiblemente sea éste un caso de mutualismo, ya que las algas utilizan el dióxido de carbono de la respiración de la hidra para formar los compuestos orgánicos útiles para el hospedador. A cambio, las algas reciben refugio y probablemente otros beneficios fisiológicos.

Las **células intersticiales** están esparcidas entre las bases de las células nutritivas. Se transforman en otros tipos celulares cuando es necesario.

No hay cnidocitos en la gastrodermis.

**Epidermis** La capa epidérmica contiene células epitelio-musculares, intersticiales, glandulares, cnidocitos, y células nerviosas y sensoriales. Las **células epitelio-musculares** forman la mayor parte de la epidermis y sirven como cubierta y para la contracción muscular (Figura 13-5). Las bases de la mayoría de estas células se extienden paralelas a los tentáculos o al eje del cuerpo y contienen miofibrillas, de modo que forman una capa de musculatura longitudinal próxima a la mesoglea. La contracción de estas fibras acorta el cuerpo o los tentáculos.

Las **células intersticiales** son células indiferenciadas que se encuentran entre las bases de las células epitelio-musculares. La diferenciación de las células intersticiales da lugar a cnidoblastos, células sexuales, yemas, células nerviosas y otros tipos, pero generalmente no produce células epitelio-musculares (que se reproducen por sí mismas).

Las **células glandulares** son células altas que se encuentran alrededor del disco basal y de la boca, y secretan una sustancia adhesiva para la fijación y, a veces, una burbuja de gas para la flotación (Figura 13-14).

Hace 230 años, Abraham Trembley se sorprendió al descubrir que las secciones aisladas del tallo de la hidra podían regenerarse y formar cada una de ellas un animal completo. Desde entonces se han publicado unas 2000 investigaciones sobre la hidra, convirtiéndose este organismo en un modelo clásico para el estudio de la diferenciación morfológica. Los mecanismos que regulan la morfogénesis tienen gran importancia práctica, y la simplicidad de las hidras se presta para estas investigaciones. Se han descubierto las sustancias que controlan el desarrollo (morfogénesis), así como las que determinan qué extremo del pedúnculo cortado desarrollará la boca y los tentáculos. Estas sustancias pueden presentarse en las células en concentraciones extremadamente bajas ( $10^{-10}$  M).

Los **cnidocitos** se extienden por toda la epidermis. La hidra tiene tres tipos funcionales: los que penetran en la presa e inyectan el veneno (penetrantes, Figura 13-4); los que envuelven y envuelven a la presa (envolventes); y los que secretan una sustancia adhesiva utilizada en la locomoción y la fijación (glutinantes).

Las **células sensoriales** están dispersas entre las demás células de la epidermis, especialmente cerca de la boca y de los tentáculos y en el disco basal. El extremo libre de cada célula sensorial lleva un flagelo, que es el receptor sensorial para los estímulos químicos y mecánicos. El otro extremo se ramifica en finas prolongaciones que forman sinapsis con las células nerviosas.

Las **células nerviosas** de la epidermis son generalmente multipolares (tienen muchas prolongaciones), aunque en los cnidarios más organizados pueden ser bipolares (con dos prolongaciones). Sus prolongaciones (taxones) forman sinapsis con las células sensoriales y otras células nerviosas, y uniones con las células epitelio-musculares y los cnidocitos. Hay sinapsis unidireccionales (morfológicamente asimétricas) y bidireccionales con otras células nerviosas.

## Reproducción

Las hidras se reproducen sexual y asexualmente. En la reproducción asexual, las yemas aparecen como evaginaciones de la pared del cuerpo y desarrollan hidras jóvenes que finalmente se desprenden del progenitor. La mayor parte de las especies son dioicas. Las gónadas temporales (Figura 13-14) generalmente aparecen en el otoño, estimuladas por las temperaturas más bajas y, quizá también, por la reducida aireación de las aguas estancadas. Cuando están presentes, los testículos y los ovarios aparecen en la superficie del cuerpo como proeminentes (redondeados) (Figura 13-14). Por lo general, los huevos maduran en el ovario de uno en uno y son fecundados por los espermatozoides vertidos en el agua.

Los zigotos sufren una segmentación holotípica que forma una hístula hueca. La parte interna de la hístula se delimita para formar el endodermio (gastrodermis), y la mesoglea se deposita entre el ectodermio y el endodermio. Antes de separarse del progenitor, se forma un quiste alrededor del embrión que le permitirá sobrevivir durante el invierno. Las hidras jóvenes surgen en primavera, cuando el tiempo es favorable.

## Otros hidrozooos

Los miembros de los órdenes Sifonóforos y Condóforos se encuentran entre los hidrozooos más especializados. Constituyen colonias polimórficas flotantes o nadadoras formadas por varios tipos de póipos y medusas modificadas.

Hay varios tipos de individuos póipos. Los gastrozoides son póipos alimentadores con un único tentáculo largo que parte de



Figura 13-14  
Hidra con una yema en desarrollo y un ovario.

su base. Algunos de estos largos tentáculos urticantes se separan del gastrozoide y entonces se les denomina **dactilozooides** o tentáculos pescadores. Estos aguijonean a la presa y la levantan hasta la boca de los pólipos alimentadores. Entre los individuos medusoides modificados están los **gonóforos**, que son pequeños sacos que contienen ovarios o testículos.

*Physalia* (Gr. *physalis*, vejiga), la carabela portuguesa (Figura 13-15), es una de dichas colonias, con un flotador indistinto en tonos azules y rosas que es arrastrado por las corrientes superficiales de los mares tropicales. Muchas son empujadas hacia la orilla de la costa este de los Estados Unidos. Los tentáculos largos y gráciles, en realidad zooides, están cargados de nematocitos y pueden producir picaduras dolorosas. Se cree que el flotador, denominado **pneumatóforo**, se ha originado del pólipo larvario original. Contiene un saco, lleno de un gas similar al aire, que procede de la pared del cuerpo. El flotador actúa como una «rodaja-portadora» de futuras generaciones de individuos formados por gemación y que quedan suspendidos en el agua. Algunos de los sifonóforos, como *Stephalia* y *Nectalia*, poseen cámaras natorias y flotador.

Existe una interesante relación mutualista entre *Physalia* y el pequeño pez llamado *Nemata* (Gr. *parosot*), que nada con absoluta seguridad entre los tentáculos de la primera. No está claro por qué el pez no es picado y matado por los nematocitos, pero como sucede con el pez payaso, que se verá más adelante, *Nemata* posiblemente está protegido por el moco de su piel que no provoca la descarga de los nematocitos.

Otros hidrozoides segregan esqueletos calcáreos masivos, que recubren a los verdaderos corales (Figura 13-16). A veces reciben el nombre de **hidrocóralos**.

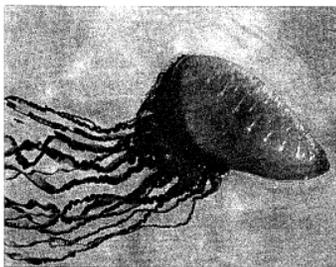


Figura 13-15

Una colonia de carabela portuguesa, *Physalia physalis* (orden Sifonóforos, clase Hidrozoides), encallada en aguas someras. Las colonias van a menudo a la deriva hacia las playas de los océanos meridionales, donde suponen un riesgo para los bañistas. Cada colonia formada por individuos pólipo y medusa está integrada para actuar como un único individuo. Una sola colonia puede tener como mucho unos 1000 zooides. Los nematocitos segregan una potente neurotoxina.

### Clase Escifozoos

Esta clase (Gr. *scyphos*, copa) incluye muchas de las grandes medusas o «animales copa». Su coloración puede oscilar desde incócolora a matices de naranja intenso y rosa. Unas pocas, como *Cyanea* (Gr. *kyanos*, sustancia azul oscuro) pueden alcanzar un diámetro de campana que supera los 2 m, y tentáculos de 60 a 70 m de longitud (Figura 13-17), pero la mayoría flutúa entre 2 y 4 cm de diámetro. La mayor parte son arrastradas por las corrientes o flotan en mar abierto; no obstante, algunas se encuentran a profundidades de 3000 m. El movimiento se produce por pulsaciones rítmicas de la campana.

Las campanas de las diferentes especies tienen grosores distintos, ya que pueden presentar desde una forma de platillo a una forma globosa o de casco, pero nunca tienen velo. Los tentáculos que rodean a la campana o umbrela pueden ser numerosos o no, y cortos como en *Aurelia* (L. *aureum*, oro; Figura 13-18) o largos como en *Cyanea*. El borde de la umbrela es festoneado; generalmente cada incisión, o muesca, lleva un par de **pedalia** y entre ellas se encuentra un órgano sensorial denominado **ropalia** (nematocito). *Aurelia* tiene ocho de estas incisiones. Algunos escifozoos tienen 4, otros 16. Cada ropalia tiene forma de raza y contiene un estatocisto hueco para el equilibrio y una o dos foveas revestidas de epitelio sensorial. En algunas especies las ropalias también llevan ocelos.

El **sistema nervioso** de los escifozoos es un plexo nervioso, con una red subumbrelar que controla las pulsaciones de la campana y otra, más difusa, que regula reacciones locales como la alimentación.

Los tentáculos, el manubrio, y a menudo toda la superficie del cuerpo, están bien provistos de nematocitos que pueden causar picaduras dolorosas. No obstante, la función principal de los nematocitos de los escifozoos no es atacar al hombre sino paralizar a las presas, que son conducidas hacia los lóbulos bucales con la ayuda de los otros tentáculos, o por flexión del borde de la umbrela.

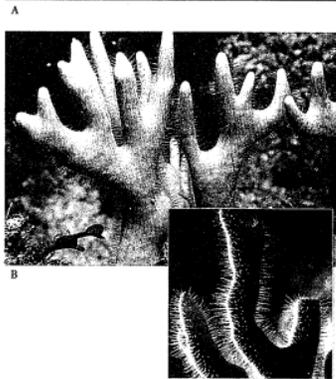
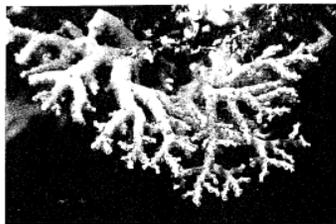


Figura 13-16

Estos hidrozoides forman esqueletos calcáreos que se parecen al de los autócticos corales. A, *Syastrea roseus* (orden Sifonóforos) se encuentra generalmente en cuevas y grietas en los arrecifes de coral. Estas frágiles colonias sólo se ramifican en un plano y pueden ser de color blanco, rosa, púrpura, o rojo con los extremos blancos. B, Las especies de *Millepora* (orden Milleporina) forman colonias ramificadas o aplanadas, y a menudo crecen sobre los esqueletos córneos de las gorgonias (p. 280), como se ve aquí. Están generosamente dotadas de nematocitos que producen una sensación de quemadura en la piel humana, lo que justifica su nombre común «coral de fuego». La foto insertada muestra los tentáculos extendidos.

La boca se sitúa en el centro de la subumbrela. El manubrio suele ser alargado y forma cuatro **brazos orales** que son utilizados en la captura e ingestión de la presa. La boca conduce al estómago.

Internamente, el estómago de los escifozoos se expande en cuatro **bolsas gástricas** en las que la gastrodermis se evagina en pequeños salientes tentaculares denominados **filamentos gástri-**

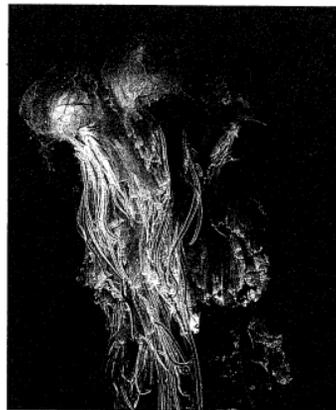


Figura 13-17

Medusa gigante, *Cyanea capillata* (orden Semeostomos, clase Escifozoos). Una especie del Atlántico Norte del género *Cyanea* tiene una campana que sobrepasa los 2 m de diámetro. Los pescadores la conocen como «burbuja de mar».

**cos**. Estos están cubiertos de nematocitos que paralizan a algunas de las presas que aún pudieran estar vivas. Las hidromedusas carecen de filamentos gástricos. Desde las bolsas, se ramifica un sistema complejo de **canales radiales** hacia un **canal anular** periférico que forma parte de la cavidad gastrovascular.

*Aurelia*, la familiar medusa luna (Figura 13-18), se alimenta de pequeños animales planctónicos. Sus medusas, de 7 a 10 cm de diámetro, se encuentran en aguas tanto de las costas del este como del oeste de los Estados Unidos. El alimento queda pegado al moco de la superficie umbrelar y es llevado hacia las «bolsas alimentarias» del borde umbrelar mediante cilios. Desde aquí los lóbulos orales ciliosos llevan el alimento a la cavidad gastrovascular. En la gastrodermis, los cilios mantienen una corriente de agua que conduce el alimento y el oxígeno al estómago y expulsa las heces.

Los sexos están diferenciados con las gónadas localizadas en las bolsas gástricas. La fecundación es interna; el esperma es transportado al interior de la bolsa gástrica de la hembra mediante corrientes ciliosas. Los cigotos se pueden desarrollar en el agua del mar o cibararse en los pliegues de los brazos orales. La larva plánula ciliosa se fija y desarrolla un **escifostoma**, una forma parecida a la hidra (Figura 13-19). Por un proceso de **estrobilación**, el escifostoma de *Aurelia* forma una serie de yemas con forma de cuenco, las **efíras**, y pasa a denominarse **estrobilo** (Figura 13-19). Cuando las efíras se desprenden, se convierten en medusas maduras.



Figura 13-18

La medusa luna *Aurelia aurita* (clase Escifozoos) tiene una distribución cosmopolita. Se alimenta de organismos planctónicos atrapados en el moco de su umbrella.

Aunque el ciclo vital descrito es típico de los escifozoos, existen variaciones en esta clase. En unas pocas especies la larva forma directamente una medusa y falta el estado de pólipo.

Los escifozoos *Cassiopeia* y *Rhizostoma* también muestran formas corporales singulares. Los que visitan Florida suelen asombrarse de la "medusa invertida", *Cassiopeia* (L. reina mística de Etiopía), que generalmente se encuentra apoyada sobre su extenuada en lagunas poco profundas, en contraste con las comensales generalmente nadadoras de las medusas. También tiene una inusual boca muy ramificada. Una boca de forma similar se puede ver en *Rhizostoma* (Gt. *rbiza*, raíz, + *stoma*, boca), de aguas más frías. Ambos animales pertenecen a un grupo de escifozoos sin tentáculos en el borde umbrelar y con una característica estructura oral y braquial. Durante el desarrollo, los bordes de los lóbulos orales se pliegan y se fusionan, formando canales (**brazos o canales braquiales**) que se ramifican mucho. Estos canales se abren en la superficie a intervalos frecuentes por poros denominados «bocas», mientras que la boca original se obtiene al fusionarse los lóbulos orales. Los organismos planctónicos atrapados en el moco de los «escaridos»-brazos son transportados hacia la boca y suben por los canales braquiales a la cavidad gástrica mediante cilios. El borde umbrelar de *Cassiopeia* se contrae unas 20 veces por minuto, creando corrientes de agua que conducen el plancton para que contacte con el moco y los nematocitos de sus lóbulos orales. En sus tejidos hay abundantes dinoflagelados simbiticos (p. 237) (**zooxantelas**). Por la forma en que toma el sol en aguas someras, *Cassiopeia* recuerda a una flor en más de un aspecto.

### Clase Estauzoos

Generalmente a los animales de esta clase se les denomina estauromedusas y han sido previamente consideradas como escifozoos inusuales, incluso aunque su ciclo no incluya la fase de medusa. El cuerpo de un pólipo solitario es pedunculado (Figura 13-20) y utiliza un disco adhesivo para fijarse a las algas y a otros objetos del fondo marino. El

extremo superior del pólipo recuerda a una medusa, aunque interpretaciones previas han apuntado que el fondo de la "medusa" recuerda a un pólipo. El extremo superior del pólipo tiene ocho prolongaciones ("brazos"), que rodean a la boca y terminan en grupos de tentáculos. Los pólipos se reproducen sexualmente. Se desarrolla una larva plánula no nadadora que directamente se transforma en un nuevo pólipo.

### Clase Cubozoos

Esta clase era considerada hasta hace poco como un orden (Cubo-medusas) de los Escifozoos. La forma predominante es la medusoides (Figura 13-21), el polipoide es inconspicuo y, en muchos casos, desconocido. Algunas medusas de cubozoos pueden alcanzar hasta 25 cm de altura, aunque la mayoría está entre 2 y 3 cm. La sección transversal de la cúpula es casi cuadrangular, y en el borde umbrelar de cada esquina del cuadrado se encuentra un tentáculo o un grupo de ellos. En la base de cada tentáculo se diferencia una lámina fuerte denominada **pedalia** (Figura 13-21). Existen opalias, cada una de las cuales aloja seis ojos además de otros órganos sensoriales. De cada uno de los tres tipos de ojos hay dos copias: dos forman el oculo y un sofisticado ojo en cámara, con cristalino celular y córnea. El borde umbrelar no es festoneado y el margen de la subumbrela se pliega hacia el interior para formar un **velario**. Éste funciona como el velo de las medusas de los hidrozoos, incrementando la eficacia de la natación, aunque estructuralmente es distinto. Las cubomedusas son grandes nadadoras y depredadoras voraces, alimentándose principalmente de peces de áreas costeras que los manglares. Las picaduras producidas por algunas especies pueden ser fatales para el hombre.

El ciclo vital completo sólo se conoce en una especie, *Tripedalia cystophora* (L. tr. tres, + Gt. *pedalium*, talón). El pólipo es diminuto (1 mm de altura), solitario y sésil. Produce nuevos pólipos mediante yemas laterales, que se desprenden y se alejan. Los pólipos no producen efrías, sino que pasan directamente a medusas por metamorfosis.

*Chironex fleckeri* (Gr. *cheir*, mano, + *nestis*, nadador) es una cubomedusa conocida como la víspaga de mar. Su picadura es bastante peligrosa y a veces mortal. La mayoría de los casos mortales se han producido en las aguas tropicales australianas, generalmente a consecuencia de picaduras masivas. Los testigos han descrito a las víctimas cubiertas por «nietos» y metros de cordones hémicos y pegajosos. Las picaduras son muy dolorosas, y la muerte, si ocurre, sobreviene en cuestión de minutos. Si en 20 minutos tras la picadura la persona no muere, es posible que se recupere por completo.

### Clase Antozoos

Los antozoos, también denominados «animales fijos», son pólipos con esta apariencia (Figura 13-22). No presentan estado de medusa. Los antozoos son todos marinos y se encuentran tanto en aguas profundas como superficiales, en mares polares y tropicales. Varían mucho en tamaño, y pueden ser solitarios o coloniales. Muchas formas están provistas de esqueleto.

La clase tiene tres subclases: **Hexacorales** (o **Zoantarios**), formada por anémonas, corales duros y otros; **Ceriantariarios**, que sólo incluyen a las anémonas tubos y a los corales esponjosos; y **Octocorales** (**Alcionarios**), que comprenden los corales córneos y blandos, como los abanicos de mar, las plumas de mar, los penestamentos de mar y otros. Los zoantarios y los ceriantariarios presentan una estructura

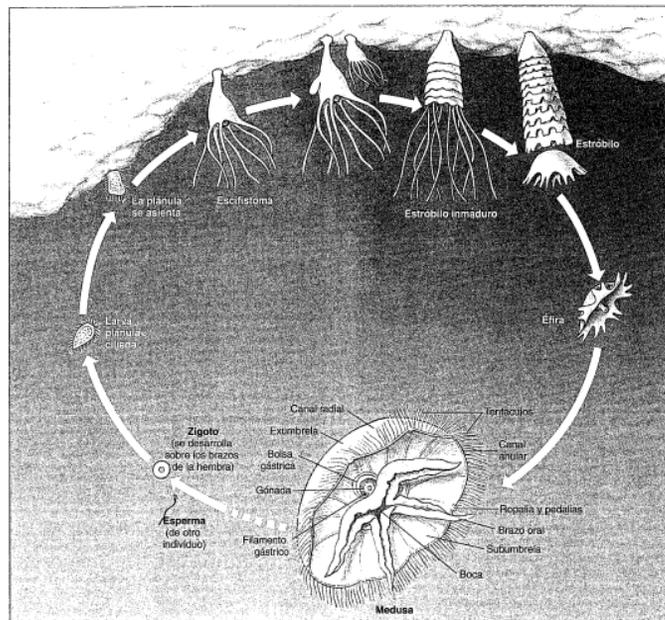


Figura 13-19

Ciclo vital de *Aurelia*, una medusa marina de los escifozoos.

**hexámera** (de seis o múltiplo de seis) o simetría polimera, y tienen tentáculos tubulares simples que se disponen en uno o más círculos alrededor del disco oral. Los alcionarios son **octómeros** (estructurados sobre un modelo de ocho) y siempre tienen ocho tentáculos pinnados (con forma de pluma) dispuestos alrededor del borde del disco oral (Figura 13-23).

La cavidad gastrovascular es amplia y está dividida por septos, o mesenterios, que son invaginaciones de la pared del cuerpo. Allí donde un mesenterio se extiende hacia el interior de la cavidad gastrovascular desde la pared del cuerpo, se produce otro diazometaliente opuesto; por eso se dice que son **parieta**. En los **Hexacorales**, los septos no sólo son pares simétricos, sino que también son **pares** (Figura 13-24). La disposición de la musculatura varía según

los grupos, pero generalmente presentan musculatura circular en la pared del cuerpo, y longitudinal y transversal en los septos.

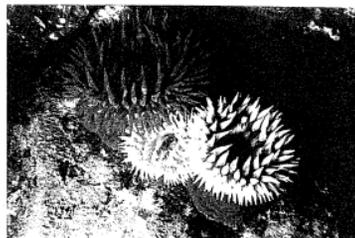
La mesoglea es un mesenquima que contiene células ameboides. Hay una tendencia general hacia la simetría birradial en la disposición septal y en la forma de la boca y la faringe. No hay órganos especiales para la respiración o la excreción.

### Anémonas de mar

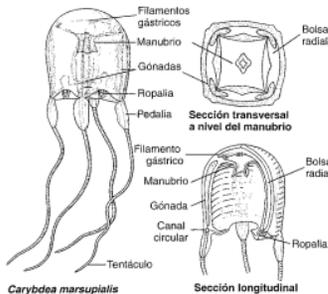
Las anémonas (orden Actinarios) son más grandes y macizas que los pólipos de los hidrozoos (Figura 13-22). La mayoría oscilan entre 5 y 100 mm de diámetro, y entre 5 y 200 mm de longitud, aunque en algún caso son mucho mayores. Algunas anémonas están visto-



**Figura 13-20**  
*Thaumatoctopus hexaradiatus* es un ejemplo de la clase Esterozoos.



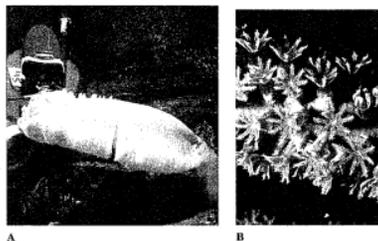
**Figura 13-22**  
Las anémonas de mar son los familiares y colorados «animales flora de charcas, rocas y pilotes de la zona intermareal. No obstante, la mayoría son submareales y su bello aspecto no queda a la vista del hombre. Estas son las anémonas rosas, *Tealia piscivora* (subclase Zoantarios, clase Antozoos).



**Carybdea marsupialis**  
**Figura 13-21**  
*Carybdea*, una cubomedusa.

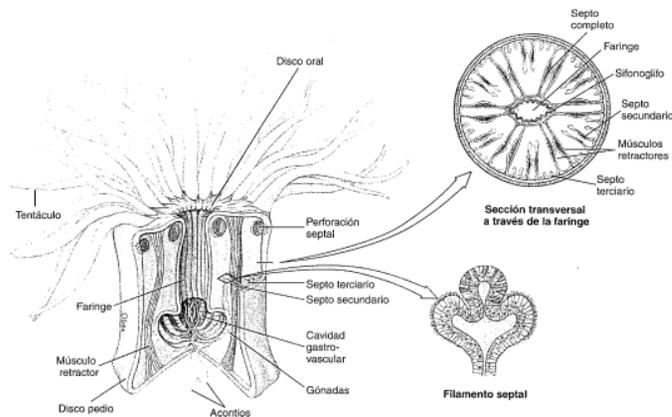
samente coloreadas. Se encuentran en las costas de todo el mundo, especialmente en aguas cálidas. Se fijan por sus discos basales a conchas, rocas, madera o a cualquier sustrato sumergido que puedan encontrar. Algunas excavan en los fondos fangosos o arenosos.

Las anémonas tienen una forma cilíndrica, con una corona de tentáculos dispuestos en uno o más círculos alrededor de la boca, situada en el **disco oral** (Figura 13-24). La boca, con forma de hendidura, conduce a una **faringe**. En uno o ambos extremos de la boca hay un surco cilíado denominado **sifonogilo**, que se extiende por dentro de la faringe. Por una parte, el sifonogilo crea una corriente de agua hacia el interior de la faringe, y por otra, los caños de la faringe dirigen el agua hacia fuera. La corriente así creada transporta oxígeno y expulsa los desechos, y también ayuda al mantenimiento de la presión del fluido



**Figura 13-23**  
**A**, Pluma de mar *Plotosarcus gurneyi* (orden Pennatuláceos, clase Antozoos). Las plumas de mar son colonias que habitan en fondos blandos. La base del cuerpo «caroso» del pólipa primario está enterrada en el fondo. Este da lugar a numerosas ramificaciones con pólipos secundarios. **B**, Vista parcial de una gorgonia. Son patentes los tentáculos pinnados característicos de la subclase Alcionarios.

interno, proporcionando un esqueleto hidrostático que sirve, a falta de un esqueleto verdadero, de soporte para los músculos antagonistas. La faringe conduce a una amplia **cavidad gastrovascular** que está dividida en seis cámaras radiales por seis pares de **septos primarios (completos)**, o **mesentéricos**, que se extienden verticalmente desde la pared del cuerpo hacia la faringe (Figura 13-24). Las aberturas que existen entre las cámaras (perforaciones septales) en la parte superior de la faringe contribuyen a la circulación del agua. Hay septos más pequeños (**incompletos**) que subdividen parcialmente las grandes cámaras y proporcionan un aumento de la superficie de la cavidad gastrovascular. El borde libre de cada septo incompleto forma una especie de cordón sinuoso llamado **filamento mesentérico**, que contiene nematocitos y células glandulares para



**Figura 13-24**  
Estructura de una anémona de mar. Los extremos libres de los septos y los acontios tienen nematocitos que completan la paralización de la presa iniciada por los tentáculos.

la digestión. En algunas anémonas (como *Metridium*) los extremos inferiores de los filamentos mesentéricos se prolongan en los **acontios** unas hebras también cargadas con nematocitos y células glandulares, que pueden salir al exterior a través de la boca o de poros de la pared del cuerpo para contribuir a la defensa o ayudar a sujetar a las presas. Los poros también colaboran en la descarga rápida del agua del cuerpo cuando el animal se encuentra en peligro, lo que hace que se contraiga y disminuya su tamaño.

Las anémonas son carnívoras, se alimentan de peces o de cualquier animal vivo (y a veces muerto) que tengan un tamaño adecuado. Algunas especies se mantienen de pequeñas presas que capturan mediante corrientes ciliares.

En muchos zoantarios, el comportamiento alimentario está bajo control químico. Algunos responden al glutatión reducido, pero en otros están implicados dos componentes: la asparagina, el activador alimentario, que hace que los tentáculos se plieguen hacia la boca, y el glutatión reducido, que induce la deglución del alimento.

La musculatura en las anémonas está bien desarrollada, pero su disposición es bastante diferente de la de los hidruzoos. En la mayoría de las especies, las fibras longitudinales de la epidermis sólo se encuentran en los tentáculos y en el disco oral, mientras que los fuertes músculos de la columna son gastrodémicos y se localizan en los septos (Figura 13-24). Los músculos gastrodémicos circulares de la columna están bien desarrollados.

La mayor parte de las anémonas pueden deslizarse sobre sus discos pedios. Pueden expandir y estrir sus tentáculos en busca de pequeños vertebrados e invertebrados, que son recogidos por los tentáculos y los nematocitos, y transportados a la boca. Cuando

se les molesta, las anémonas se contraen e invaginan sus tentáculos y el disco oral. Algunas son capaces de nadar una cierta distancia mediante movimientos rítmicos de flexión, lo que puede ser un mecanismo para escapar de enemigos como las estrellas de mar y los nudibranchios. *Stomphia*, por ejemplo, al contacto con una estrella de mar depredadora, soltará su disco pedio y se arrastrará o nadará para escapar (Figura 13-25). Esta reacción de huida no sólo es provocada por el contacto con la estrella, sino también por la exposición a sustancias exudadas por la estrella o extractos de sus tejidos. Los exudados de la estrella de mar contienen saponinas esteroides que son tóxicas e irritan a casi todos los invertebrados. Los extractos emitidos por los nudibranchios también pueden provocar esta reacción en las anémonas.

Las anémonas forman algunas relaciones mutualistas interesantes con otros organismos. Muchas especies albergan dinoflagelados (zooxantelas) dentro de sus tejidos, de forma similar a la asociación coral duro-zooxantelas (p. 280), y las anémonas se benefician de los productos de la fotosíntesis de las algas. Algunas anémonas se fijan habitualmente a las conchas ocupadas por ciertos cangrejos ermitaños. El ermitaño fomenta la relación buscando su especie favorita, que reconoce al tacto, y da masaje a la anémona hasta que la desprende; luego el cangrejo aprieta a la anémona contra su caparazón hasta que está firmemente fijada. El cangrejo recibe de la anémona cierta protección contra los depredadores, y a cambio, la anémona consigue transporte gratuito y partículas de alimento dejadas caer por el cangrejo.

Cientos peces damisela (peces payaso) (familia Pomacéntridos) forman asociaciones con grandes anémonas, especialmente

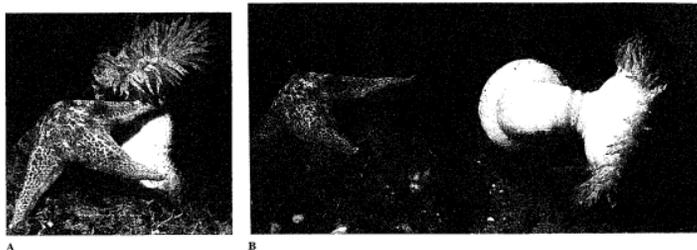


Figura 13-25

A, Una anémona de mar que nada. B, Cuando es atacada por la estrella de mar depredadora *Dermasterias*, la anémona *Stomphia didemon* (subclase Zoantarios, clase Antozoos) se desprende del fondo y rueda o nada espasmódicamente hasta un lugar seguro.

en aguas tropicales indopacíficas (Figura 13-26). Una desconocida propiedad del moco de la piel del pez hace que los nematocistos de la anémona no se descarguen, pero si algún otro pez tiene la desgracia de rozarse con sus tentáculos se convertirá fácilmente en su alimento. Obviamente, la anémona ofrece refugio al pez payaso, y el pez puede ayudarla ventilar con sus movimientos, mantener a la anémona libre de sedimentos, y hasta puede atraer a una víctima incauta que busque la misma protección.

Algunas anémonas tienen sexos separados, mientras que otras son hermafroditas. Las especies monoicas son **protándricas** (producen primero el esperma y luego los huevos). Las gónadas se localizan en los bordes de los septos y la fecundación es externa o tiene lugar en la cavidad gastrovascular. Del cigoto se desarrolla una larva ciliada. La reproducción asexual generalmente se produce por **fragmentación del disco pedio** o por fisión longitudinal y, ocasionalmente, por división transversal o por gemación. En la fragmentación pedial, se rompen pequeños trozos del disco pedio mientras el animal se mueve, y cada uno de los fragmentos regenera una pequeña anémona.



Figura 13-26

El pez payaso (*Amphiprion chrysopterus*) anida en los tentáculos de su anémona hospedadora. Los peces payaso no sufren picaduras de su hospedador, pero pueden hacer que se confíen otros peces y se conviertan en presas para la anémona.

### Corales Hexacoralarios

Los Hexacorales pertenecen al orden Escleractinia. A veces son conocidos como corales verdaderos o pétreos, y pueden describirse como anémonas de mar en miniatura que viven sobre copas calcáreas que ellos mismos secretan (Figuras 15-27 y 13-28). La cavidad gastrovascular del pólipos del coral, al igual que la de las anémonas, está subdividida por septos dispuestos en múltiplos de seis (hexámeros) y sus tentáculos huecos rodean a la boca, pero no hay sifonoglofo.

En lugar de un disco pedio, la epidermis secreta la copa esqueleítica caliza, incluidos los escleroseptos, que se introducen dentro del pólipos entre los verdaderos septos (Figura 13-28). Los pólipos vivos pueden retraerse en la copa protectora cuando no se alimentan. Puesto que el esqueleto se secreta por debajo del tejido vivo y no hacia su interior, el material calcáreo es un exoesqueleto. En muchas colonias de corales el exoesqueleto puede hacerse masivo después de muchos años, con la parte viva del coral formando una lámina de tejido sobre su superficie (Figura 13-29). Las cavidades gastrovasculares de los pólipos están todas conectadas a través de esta lámina de tejido.

Se reconocen otros tres pequeños órdenes de Zoantarios.

### Anémonas tubo y corales espinosos

Los miembros de la subclase Ceriantipararios tienen septos impares. Las anémonas tubo (orden Ceriantarios) (Figura 13-30) son individuos solitarios que viven en sedimentos blandos, enterrados hasta el nivel del disco oral. Ocupan tubos, dentro de los cuales se pueden retraer, contruidos mediante secreciones mucosas y filamentos de orgánulos parecidos a los nematocistos. Los corales espinosos o negros (orden Antipararios) (Figura 13-31) son coloniales y viven fijados a un sustrato firme. Su esqueleto es de un material córneo y tiene espinas. Ambos órdenes tienen un número pequeño de especies y están limitados a las aguas marinas cálidas.

### Corales Octocoralarios

Los Octocorales (Alcionarios), tienen una estricta simetría octómera, con ocho tentáculos pinnados y ocho septos completos no pareados (Figura 13-23). Son todos coloniales y las cavidades gastrovasculares

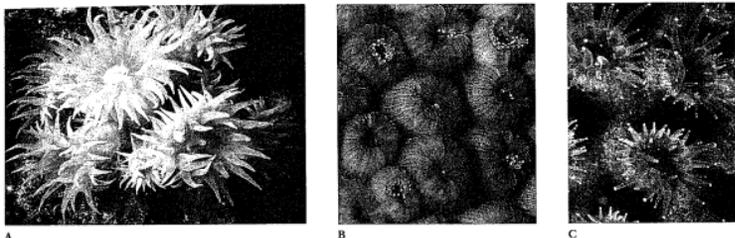


Figura 13-27

A, Coral copa *Tubastraea* sp. Sus pólipos forman asociaciones que se parecen a grupos de anémonas. Aunque se encuentra con frecuencia en los arrecifes coralinos, *Tubastraea* no es un coral constructor de arrecifes (hermatíptico) y no presenta en sus tejidos zooxantelas simbióticas. B, Los pólipos de *Montastrea cavernosa* se repliegan herméticamente durante el día, pero se extienden para comer durante la noche, como en C (subclase Hexacorales).

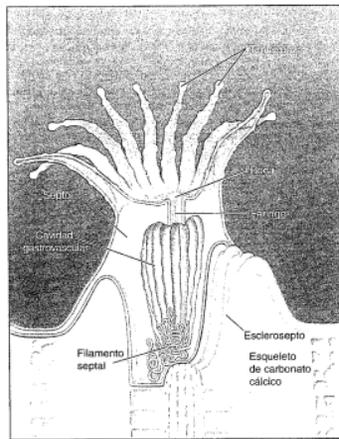


Figura 13-28

Pólipos de un hexacoral (orden Escleractinios) en el que se muestran la copa calcárea (exoesqueleto), la cavidad gastrovascular, los escleroseptos, los septos mesentéricos y los filamentos septales.

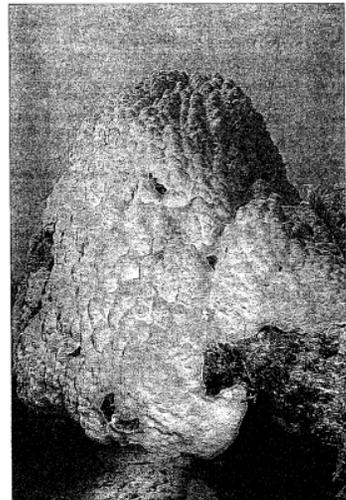


Figura 13-29

Coral roca, *Montastrea annularis*, (subclase Hexacorales, clase Antozoos). Las colonias pueden crecer hasta 3 m de altura.



Figura 13-30

Una anémona tubo (subclase Ceriantipararios, orden Ceriantarios) extiende sus tentáculos por la noche. Su disco oral lleva tentáculos largos alrededor del borde, y cortos alrededor de la boca.

de los pólipos se comunican a través de un sistema de tubos gastrodémicos denominados **solenios** (Figura 13-32). En la mayoría de los octorales los solenios atraviesan una amplia mesoglea (**cenénquima**), y la superficie de la colonia está cubierta por la epidermis. El esqueleto se segrega en el cenénquima y puede estar formado por espiculas calcáreas, sueltas o fusionadas, por una proteína córnea, o por una combinación de ambos tipos. De este modo, el esqueleto que soporta a la mayoría de los alcionarios es un endoesqueleto. La variación del modelo de esqueleto entre las especies de alcionarios presta una gran diversidad a la forma de las colonias: desde corales blancos como *Dendronephthya* (Figura 13-33), que tiene sus espiculas esparcidas por el cenénquima, a los abanicos de mar y otras gorgonias, con un soporte axial resistente (Figura 13-34), o el del coral órgano, que tiene sus espiculas soldadas. El coral pensamiento *Renilla* (*L. ren*,

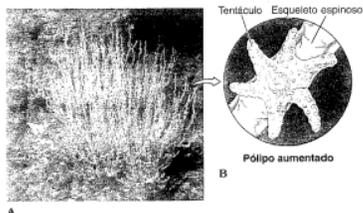


Figura 13-31

A. Colonia de *Antipathes*, un coral negro o espinoso (orden Antipararios, subclase Ceriantipararios, clase Antozoo). La mayoría se encuentran en aguas profundas en los trópicos; segregan un esqueleto proteico duro que puede ser utilizado en joyería. B. Los pólipos de los antipararios tienen seis tentáculos simples, no retráctiles. El nombre de corales espinosos se debe a las prolongaciones espinosas del esqueleto.

*riñón*, + *illa*, suñjo) es una colonia que recuerda a la flor que le da nombre; la colonia está sustentada por un pedúnculo corto introducido en el fondo marino, y sus pólipos están embebidos en el lado superior carnoso. *Phyllosarcus* (*Gr. phylon*, pluma, + *sarcos*, carne) una pluma de mar, es un miembro del mismo orden y puede alcanzar una longitud de 50 cm (Figura 13-23).

La elegante belleza de los alcionarios, con tonos amarillos, rojos, naranjas y púrpuras, contribuye a crear los «jardines submarinos» de los arrecifes de coral.

### Arrecifes de coral

La mayoría de los estudiantes habrán visto fotografías o películas que dan una idea del vibrante colorido y vida que se encuentra en los arrecifes de coral, e incluso algunos habrán tenido la fortuna de poder visitarlos. Los arrecifes de coral se encuentran entre los ecosistemas más productivos y mantienen una gran diversidad de formas de vida, sólo comparable a las de las selvas tropicales. Son grandes formaciones de carbonato cálcico (piedra caliza) situadas en mares tropicales poco profundos, depositadas por organismos vivos durante miles de años; las plantas y los animales vivos están confinados a la capa superior del arrecife, donde añaden carbonato cálcico al depositado por sus predecesores. Los organismos más importantes que precipitan

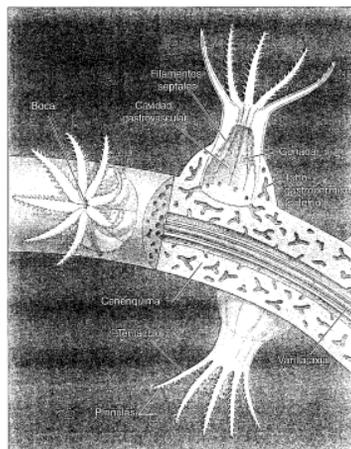


Figura 13-32

Pólipos de un octoral. Observe los ocho tentáculos pinnados, el cenénquima y los solenios. Tienen un endoesqueleto formado por espiculas calcáreas y, con frecuencia, por un material córneo de naturaleza proteica que forma un eje axial.



Figura 13-33

El coral blanco *Dendronephthya* sp. (orden Alcionales, subclase Alcionarios, clase Octorales) en un arrecife coralino del Pacífico. Su llamativo color varía del rosa y amarillo al rojo brillante, y contribuye en gran medida a la coloración de los arrecifes del Indopacífico.

carbonato cálcico del agua del mar para formar los arrecifes son las escleractinias, **corales hermatípicos** (constructores del coral) (Figura 13-20) y las **algas coralinas**. Estas últimas no sólo contribuyen a la masa total de carbonato cálcico, sino que la precipitación del material ayuda a mantener unido el arrecife. Algunos octorales e hidrozoo, especialmente *Millepora* spp. (*L. mille*, mil, + *porus* poro), el coral de fuego, (Figura 13-16B) contribuyen en alguna medida a proporcionar material calcáreo, y una enorme variedad de otros organismos lo hacen con pequeñas cantidades. No obstante, los corales hermatí-



A



B



C

Figura 13-34

Las colonias de gorgonias, o corales córneos, subclase Octorales, clase Antozoo son conspicuos componentes de la fauna del arrecife. Estos ejemplos son del Pacífico oeste. A. *Gorgonia* roja, *Melithaea* sp. B. Abanico de mar, *Subergorgia yucca*. C. Coral látigo rojo, *Elysella* sp.

(*Gr. hermia*, soporte, montículo, + *tygus*, tipo) parecen esenciales para la formación de los grandes arrecifes, ya que éstos no existen donde no hay tales corales.

Los corales hermatípicos requieren calor moderado, luz, y la salinidad de un agua marina no diluida. Esto limita a los arrecifes coralinos a aguas poco profundas, a una latitud entre 30° norte y 30° sur, y los excluye de áreas con flujos de agua fría o zonas cercanas a las desembocaduras de los principales ríos, con acompañamiento de baja salinidad y alta turbidez. Estos corales requieren luz, ya que tienen dinoflagelados mutualistas (zooxantelas) viviendo en sus tejidos. Las microscópicas zooxantelas son muy importantes para los corales; su fotosíntesis y la fijación del dióxido de carbono proporcionan moléculas nutritivas para sus hospedadores, reciclan componentes de desecho de fósforo y nitrógeno que de otro modo se perderían, y aumentan la capacidad del coral para depositar carbonato cálcico.

Los corales hermatípicos raramente viven por debajo de 30 metros de profundidad, ya que las zooxantelas son vitales para ellos, y el agua absorbe luz. Es interesante que algunos depósitos pétreos de arrecifes de coral, particularmente alrededor de las islas y atolones de los alrededores del Pacífico, alcancen un gran espesor, hasta miles de metros. Sin duda, los corales y otros organismos no podrían haber crecido desde el fondo del mar, en la oscuridad abisal, y haber alcanzado las aguas poco profundas donde podría penetrar la luz. Charles Darwin fue el primero en comprender que tales arrecifes comenzaban su crecimiento en *aguas poco profundas* alrededor de las islas volcánicas, después, como éstas se sumergieron lentamente, el crecimiento de los corales se mantuvo con la tasa de hundimiento: así se justifica la profundidad de los depósitos.

## Clasificación del filo Cnidarios

Actualmente las pruebas morfológicas y moleculares indican que los miembros del primitivo filo Mixozoos, por lo general parásito de peces, son de hecho cnidarios altamente evolucionados. En este momento, no podemos situarlos con seguridad en la siguiente clasificación, es posible que sean hidrozoides o que constituyan una clase diferenciada.

**Clase Hidrozoides** (*Gr. hydra, serpiente de agua, + zóon, animal*). Solitarios o coloniales; pólipos asexual y medusa sexual, aunque uno de los dos tipos puede faltar; hidrantes sin mesenterios; medusas (cuando se presentan) con velo; de agua dulce y marinos. Ejemplos: *Hydra, Obelia, Physalia, Tubularia*.

**Clase Escifozoos** (*Gr. skypba, copa, + zóon, animal*). Solitarios; estado pólipo reducido o ausente; medusa con forma de campana sin velo; mesogloa gelatinosa muy engrosada; borde de la campana o umbrela típicamente con ocho escotaduras provistas de órganos sensoriales; todos marinos. Ejemplos: *Aurelia, Cassiopeia, Rhizostoma*.

**Clase Estauzoides** (*Gr. staurus, a través, + zóon, animal*). Solitarios; solamente pólipos; sin medusas; la superficie oral del pólipo se extiende en ocho grupos de tentáculos; fijación mediante un disco adhesivo; todos marinos. Ejemplos: *Haliclatis, Lucernaria*.

<sup>1</sup>Siddall, M. E., et al. 1995. *J. Parasitol.* 81:961-967

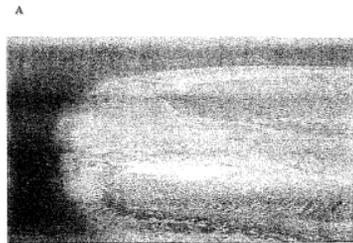
**Clase Cubozoos** (*Gr. kybos, cubo, + zóon, animal*). Solitarios; estado pólipo reducido; sección transversal de la campana de la medusa cuadrada; con tentáculos o grupos de tentáculos suspendidos de un pedículo con forma de hoja en cada esquina de la umbrela; borde de la umbrela enteros, sin velo aunque con velario; todos marinos. Ejemplos: *Tripedalia, Carybdea, Chironex, Chiropsalmus*.

**Clase Antozos** (*Gr. anthos, flor, + zóon, animal*). Todos pólipos; sin medusas; coloniales o solitarios; cavidad gastrovascular subdividida al menos por ocho mesenterios o septos provistos de nematocitos; gónadas endodérmicas; todos marinos.

**Subclase Hexacorales** (*Gr. hex, seis, + korallion, coral*) (*Zoantharia*). Con tentáculos simples no ramificados; mesenterios por pares; antenomas de mar, corales duros y otros. Ejemplos: *Metridium, Anthopleura, Tridna, Astrangia, Acropora*.

**Subclase Ceriantipararios** (Neolanti: combinación de Ceriantaria y Antipararia). Con tentáculos simples no ramificados; mesenterios impares; antenomas bules y corales negros y espinosos. Ejemplos: *Ceriantbus, Antipathe, Stichopathe*.

**Subclase Octocorales** (*Gr. octo, ocho, + korallion, coral*) (*Alcyonarios*). Con ocho tentáculos piramidales; ocho mesenterios impares; corales cónicos y blandos. Ejemplos: *Tubipora, Alcyonium, Gorgonia, Plexaura, Renilla*.



**B**  
Figura 13-35  
A, Perfil de un arrecife de barrera. B, Vista desde el aire de una porción de atón. A la izquierda, el frente del arrecife descendiendo en el agua profunda (azul oscuro); a la derecha, una laguna.

Se reconocen varios tipos de arrecifes de coral. Los **arrecifes frangeantes** están próximos a masas de tierra sin una laguna o con una laguna estrecha entre ellos y la costa. Un **arrecife de barrera** (Figura 13-35) se extiende casi paralelo a la costa y tiene una laguna más ancha y más profunda que la del arrecife frangeante. Los **atolones** son arrecifes que rodean a una laguna pero no a una isla. Estos tipos de arrecifes descienden bastante abruptamente en el agua profunda por el lado que da al mar. Los **bancos de arrecifes** aparecen a cierta distancia por detrás de la pendiente que da al mar en algunos arrecifes de barrera o en los atolones. El Banco arrecife de la Gran Barrera, que se extiende 2027 km de longitud y a más de 145 km de la costa del norte de Australia, realmente es un complejo de varios tipos de arrecifes.

Los arrecifes frangeantes, de barrera, y los atolones tienen zonas diferenciadas que se caracterizan por tener distintos grupos de corales y otros animales. El lado del arrecife que da al mar es el **frente del arrecife** o **talud anterior** (Figura 13-35); es más o menos paralelo a la masa de tierra y perpendicular a la dirección predominante de las olas. Se inclina según descende hacia el fondo del mar, a veces suavemente al principio y después bruscamente. Hay grupos característicos de corales escleractinos que crecen en la profundidad del talud, a gran distancia de la cresta, y en las zonas intermedias. A poca profundidad o ligeramente emergente, hacia la cima de la parte frontal de arrecife, está la **cresta del arrecife**. La parte superior del frente y la cresta soportan la gran fuerza de las olas, y deben absorber mucha energía durante las tormentas; entonces son arrebancados pedacitos de coral y otros organismos y arrojados hacia la **laguna del arrecife**, que descende hacia la laguna. La parte llana del arrecife recibe así un suplemento de material calcáreo que, eventualmente, se transforma en arena coralina. La arena se estabiliza por el crecimiento de plátanos como la hierba de tortuga y las algas coralinas, y se cementa finalmente en la masa del arrecife por la precipitación de carbonatos. Un arrecife no es una pared intacta que da al mar, sino que es muy irregular, con surcos, cuevas, aberturas, canales que lo atraviesan desde la laguna

hasta el frente, y oquedades profundas con forma de copa (agujeros azules). Los octocorales tienden a crecer en estas superficies que están más protegidas de la fuerza de las olas, así como en la laguna y las zonas profundas del talud anterior del arrecife. Otros muchos organismos habitan en lugares oscuros como cuevas o grietas.

Un enorme número de especies e individuos de diversos grupos de invertebrados y de peces pueblan el ecosistema del arrecife. Por ejemplo, hay 500 especies comunes de peces en los arrecifes del Caribe, y más de 1200 en el complejo del arrecife de la Gran Barrera de Australia. Es maravilloso que tal diversidad y productividad pueda mantenerse, ya que los arrecifes están bañados por las aguas pobres en nutrientes del océano abierto. Aunque en el ecosistema entran relativamente pocos nutrientes, se desperdicia poco, ya que los organismos interactivos son muy eficaces en el reciclado. Incluso las heces liberadas por los peces, cuando nadan sobre los corales, son consumidas por éstos!

A pesar de su gran valor intrínseco y económico, los arrecifes corales de muchas regiones están siendo castigados en la actualidad por diversos factores, la mayoría de origen humano. Por ejemplo, el enriquecimiento con nutrientes (de los fertilizantes agrícolas que son arrastrados por las aguas de riego y lluvia desde las tierras cercanas) y la pesca de los peces herbívoros, lo que contribuye a un crecimiento excesivo de las algas. Los pesticidas, así como los sedimentos procedentes de campos cultivados y dragados, y vertidos de petróleo, también degradan el arrecife. Cuando dicho estrés ambiental no mata directamente a los corales, puede hacer a los organismos más susceptibles a las numerosas enfermedades que se han observado en los últimos años en el coral. Los arrecifes de coral parecen sufrir los efectos del calentamiento global. Cuando el agua que rodea a los arrecifes se hace más caliente, los corales expelen sus zooxantelas (coral "blanqueado") por razones todavía no claras. Los ejemplos de coral blanqueado están aumentando en todo el mundo. Además, el aumento de las concentraciones atmosféricas de dióxido de carbono (de la combustión de los combustibles) tiende a acidificar el agua oceánica, lo cual hace que los corales tengan una mayor dificultad metabólica para precipitar el CaCO<sub>3</sub>.

## FILO CTENÓFOROS

Este filo (*Gr. kteis, ktenas, peine, + phora, pl. de llevar*) comprende menos de 150 especies. Todas son formas marinas que se encuentran en todos los mares, especialmente en aguas cálidas. Deben su nombre a las ocho filas de láminas con forma de peine que usan para la locomoción. Los nombres comunes para los ctenóforos son nubes de mar y nubesas con peines.

Los ctenóforos son animales nadadores libres, excepto unas pocas formas reptantes y sésales. Aunque son delicados nadadores y viven generalmente en la superficie del agua, a veces se encuentran a considerable profundidad. Con frecuencia están a merced de las mareas y de las fuertes corrientes, pero escapan de las tormentas saltando hacia abajo. Aunque en el agua en calma pueden permanecer en posición vertical con pequeños movimientos, cuando se mueven emplean sus peines (o paletas natatorias) para propulsarse con el extremo oral dirigido hacia delante.

Echando un vistazo a *Pleurobrachia* (Figura 13-36), resulta clara a simetría bilateral debido a la presencia de dos tentáculos. No hay abeza, pero sí es patente un eje oral-aboral. La boca conduce a una

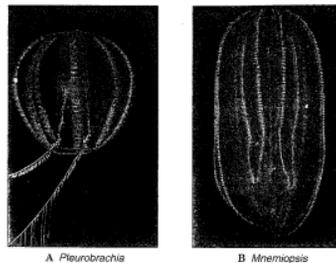


Figura 13-36

A, El ctenóforo *Pleurobrachia* sp. (orden Gidiopoides). Su frágil belleza es especialmente evidente por la noche, cuando sus peines o paletas natatorias presentan luminiscencia. B, *Mnemiopsis* sp. (orden Lobadoides).

faringe que se continúa en un digestivo ramificado que termina con un poro anal. El cuerpo es transparente y tiene una capa gelatinosa, derivada del ectodermo y del endodermo embriónicas, situada entre las dos capas de tejidos azules. La capa gelatinosa contiene un extenso grupo de fibras musculares; las fibras se distribuyen en bandas radiales y también en bandas meridionales y latitudinales alrededor del cuerpo. También hay fibras musculares en los tentáculos extendibles.

Los tentáculos de los ctenóforos capturan pequeños organismos planctónicos, como copépodos, de las aguas circundantes. Arrastran por el agua los tentáculos extendidos, y con ellos atrapan las presas que pasan gracias a unas células epidérmicas pegajosas denominadas **coloblastos** (Figura 13-37C). Los coloblastos contienen un material adhesivo que se descarga en contacto con la presa; ésta se une al adhesivo y el resto del coloblasto permanece unido al tentáculo. Luego forran los tentáculos en la boca, con lo que el alimento queda listo para entrar al sistema digestivo.

Los ctenóforos que tienen los tentáculos cortos pueden recoger el alimento mediante los cilios de la superficie del cuerpo. Los ctenóforos sin tentáculos se alimentan de otros animales gelatinosos como medusas, salpas (p. 503) u otros ctenóforos. La presa puede ser engullida por completo o dividida en partes pequeñas, como los tentáculos. Algunos ctenóforos que se alimentan de cnidarios toman de sus presas los tentáculos sin descargarse y los incorporan a sus tejidos epiteliales para su propia defensa. Así, el ctenóforo *Haebelia rubra* (nombre dedicado al zoológico alemán del siglo XIX, Ernst Haeckel), consume de esta manera tentáculos de hidromedusas.

A los ctenóforos se les dividió en dos clases: Tentaculata y Nuda. Basándose en pruebas que indican que las clases no son grupos monofiléticos, la mayor parte de los biólogos muestran la diversidad de los ctenóforos agrupándolos en siete órdenes. Las pruebas moleculares y morfológicas indican que hay un orden (Gyldipodi) polifilético. Dentro de los Cnidarios, una familia pariente está relacionada con algún miembro del orden Beroides (Figura 13-39), mientras que otros podrían formar nuevas clases. Hasta que se formulen las nuevas clases no discutiremos sobre los subgrupos de ctenóforos. Se puede obtener un esquema fundamental del modelo ctenóforo del estudio de *Pleurobrachia* y unas pocas especies más.

**Tipo representativo: Pleurobrachia**

*Pleurobrachia* (Gr. *pleuron*, lado, + *L. brachia*, brazos) tiene de 1.5 a 2 cm de diámetro (Figura 13-36). El polo oral contiene la boca y el polo aboral tiene un órgano sensorial, el **estatocisto**.

**Peines o paletas natatorias**

En la superficie hay ocho bandas equidistantes denominadas **filas de peines**, que se extienden como meridianos desde el polo aboral y terminan antes de alcanzar el polo oral (Figura 13-37). Cada banda está formada por láminas transversales de largos cilios fusionados llamadas **peines** (o **paletas natatorias**) (Figura 13-37D). Los ctenóforos se propulsan batiendo los cilios de los peines; el batido de cada fila de peines comienza en el extremo aboral y progresa sucesivamente hacia el extremo oral. Normalmente, las ocho filas batien al unisono. El animal se desplaza así con la boca hacia adelante. También puede nadar hacia atrás invirtiendo la dirección de la onda.

**Tentáculos**

Los dos **tentáculos** son largos, macizos y muy extensibles, y pueden retraerse dentro de un par de **vainas tentaculares**. Cuando están completamente extendidos, pueden medir 15 cm de largo.

La superficie de los tentáculos lleva **coloblastos**, o células adhesivas (Figura 13-37C), que segregan una sustancia pegajosa que utilizan para capturar y retener pequeños animales.

**Pared del cuerpo**

Las capas celulares de los ctenóforos generalmente son como las de los cnidarios. Entre la epidermis y la gastrodermis hay un **colénquima** gelatinoso que llena la mayor parte del interior del cuerpo, y contiene fibras musculares y células ameboides. Aunque derivan de células ectodérmicas, las células musculares son diferentes y no son porciones contractiles de células epitelio-musculares (en contraste con las de los cnidarios).

**Sistema digestivo y alimentación**

El **sistema gastrovascular** está formado por una boca, una faringe, un estómago y un sistema de canales gastrovasculares que se ramifican a través del colénquima hacia las láminas de peines, vainas tentaculares y otras partes (Figura 13-37). Hay dos canales ciegos que terminan cerca de la boca, y un canal aboral que pasa cerca del estatocisto y se divide en dos pequeños **canales anales**, a través de los cuales se expulsan los materiales no digeridos. La digestión es extracelular e intracelular.

**Características del filo Ctenóforos**

- Ocho filas de paletas (peines) distribuidas radialmente alrededor del cuerpo.
- Coloblastos**, células adhesivas que utilizan para capturar las presas, presentes en la mayoría.
- Exclusivamente marinos.
- Simetría birradial**; la disposición de los canales internos y la posición del par de tentáculos convierte la simetría radial en una combinación de simetría radial y bilateral.
- Cuerpo generalmente con forma elipsoidal o esférica, con lados oral y aboral; cabeza no definida.
- Cuerpo del adulto con una capa media gelatinosa que contiene células musculares; la derivación de esta capa muscular media es controvertida (ectodérmica vs. endodérmica) y afecta al estatus de dilatórico o de trilobático.
- Digestivo completo; la boca se abre hacia una faringe; el digestivo tiene una serie de **canales gastrovasculares** ramificados; el digestivo termina en un **poro anal** o por la boca.
- Digestión extracelular** en la faringe.
- En la mayoría hay dos tentáculos extensibles.
- Contracciones musculares por **fibras musculares (células)**, no por células miosépiales.
- El sistema nervioso consiste en un plexo subepidérmico que se concentra alrededor de la boca y por debajo de las paletas natatorias; un **órgano sensorial aboral** (estatocisto).
- Reproducción; la mayoría son monoicos; gónadas (de origen endodérmico) en las paredes de los canales digestivos que van por debajo de las filas de paletas natatorias; segmentación reguladora o en mosaico; larva cidipode.
- Sin sistema respiratorio.
- Sin cavidad celomática.



Figura 13-38

Una larva cidipode.

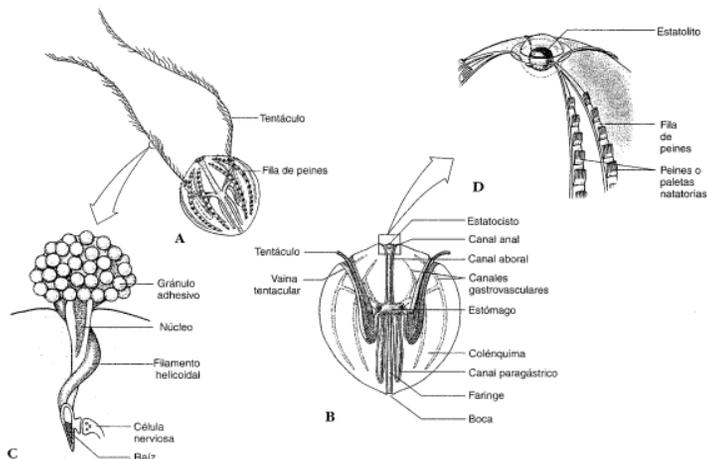


Figura 13-37

El ctenóforo *Pleurobrachia*. A, Vista externa. B, Cortado por la mitad. C, Coloblasto, célula adhesiva de los ctenóforos. D, Parte de las filas de peines o paletas natatorias, cada una de ellas formada por filas transversales de largos cilios fusionados.

de peines y retrocede; estos peines son muy sensibles al tacto, lo que provoca con frecuencia que se retraigan dentro del cuerpo.

**Reproducción y desarrollo**

*Pleurobrachia*, al igual que otros ctenóforos, es monoico. Las gónadas se localizan en el revestimiento de los canales gastrovasculares que se encuentran debajo de los peines. Los huevos fecundados salen al exterior a través de la epidermis.

La segmentación de los ctenóforos varía según las líneas celulares. En unos casos, es determinada (en mosaico), ya que las diversas partes del cuerpo del animal que se formarán a partir de estos blastómeros se establecen tempranamente en la embriogénesis. Si se elimina uno de los blastómeros en los primeros estados, el embrión resultante será deficiente. En cambio, otras líneas celulares son como las de los cnidarios, en los que el desarrollo es regulador (indeterminado). La **larva cidipode** (Figura 13-38), nadadora libre, se parece superficialmente al ctenóforo adulto y se desarrolla directamente.

**Otros Ctenóforos**

Los ctenóforos son criaturas frágiles y bellas. Sus cuerpos transparentes resplandecen como un cristal fino, iridiscentes y brillantes durante el día y luminiscentes por la noche.

Uno de los ctenóforos más conocidos es *Beroë* (L. una ninfa), con no más de 100 mm de longitud y 50 mm de ancho (Figura 13-39A). Es cónico o con forma de dedo y aplanado en el

**Respiración y excreción**

Tanto la respiración como la excreción se realizan a través de la superficie del cuerpo.

**Sistemas nervioso y sensorial**

Los ctenóforos tienen un sistema nervioso similar al de los cnidarios. Forma un plexo subepidérmico que se concentra debajo de cada una de las láminas de peines, pero no existe un control central como el que se encuentra en animales más complejos.

El órgano sensorial, situado en el polo aboral, es un estatocisto (Figura 13-37B y D). El estatocisto calcáreo está sostenido por penachos de cilios, y todo ello se encuentra encerrado en un receptáculo con forma de campana. Los cambios de posición del animal modifican la presión del estatocisto sobre los penachos de cilios. El órgano sensorial también está implicado en la coordinación del batido de las filas de peines, pero no en el inicio de su movimiento.

La epidermis de los ctenóforos tiene abundantes células sensoriales, por lo que los animales son sensibles a los estímulos químicos y de otro tipo. Cuando un ctenóforo se pone en contacto con un estímulo desfavorable, a menudo invierte el batido de sus láminas

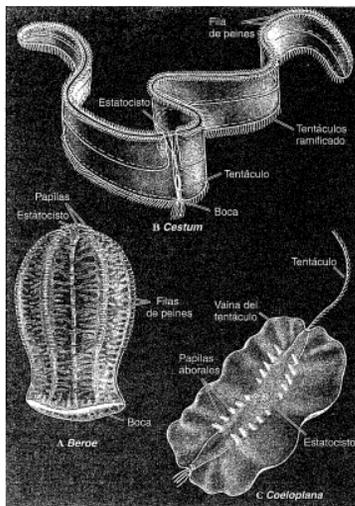


Figura 13-39

Diversidad en el filo Ctenophora. A, *Beroe* sp. (orden Beroidae), B, *Cestum* sp. (orden Cestidae), C, *Coeloplana* sp. (orden Plactinellidae).

plano tentacular. En *Beroe* este plano queda definido por el lugar donde deberían tener los tentáculos, ya que tiene una gran boca pero carece de aquéllas. El animal es de color rosa o pardo rojizo. Su pared corporal está recorrida por una extensa red canalicular formada por la unión de los canales meridianos y paraxiales.

Ctenóforos muy modificados como *Cestum* (L. cestus, cinturón) utilizan movimientos sinusoides del cuerpo así como los peines para nadar. El cinturón de *Venus* (*Cestum*, Figura 13-39B) está muy comprimido en el plano tentacular. Tiene forma de cinta y puede sobrepasar 1 m de largo, con un elegante aspecto cuando nada en dirección oral. *Ctenoplana* (*Gr. ktemos*, peine, + *L. planus*, plano) y *Coeloplana* (*Gr. Koilos*, hueco, + *L. planus*, plano) (Figura 13-39C), son ctenóforos muy modificados y raros, pero interesantes porque tienen cuerpos discoidales aplanados en el eje oral-aboral y están adaptados para reparar más que para nadar. Un ctenóforo común a lo largo de las costas del Atlántico y del Golfo es *Mnemiopsis* (*Gr. mneme*, memoria, + *opsis*, apariencia) (Figura 13-36B), que tiene un cuerpo comprimido lateralmente con dos grandes lóbulos orales y tentáculos sin vainas.

Casi todos los ctenóforos producen destellos luminiscentes por la noche, especialmente formas como *Mnemiopsis* (Figura

13-35B). Los brillantes destellos que se ven por las noches en los mares del sur a menudo son producidos por miembros de este filo.

Desde los años ochenta la explosión de las poblaciones de *Mnemiopsis leidyi* ocurrida en el mar Negro y en el mar de Azov ha llevado a las pesquerías de la zona a una decadencia catastrófica. Los ctenóforos, introducidos inadvertidamente desde las costas americanas con el agua del lastre de los barcos, se alimentan de zooplancton, incluidos pequeños crustáceos, y huevos y larvas de peces. La población de *M. leidyi*, normalmente inofensiva, es frenada en el Atlántico por ciertos depredadores especializados, pero la introducción de estos depredadores en el mar Negro comporta un particular peligro. No obstante, la introducción accidental en el mar Negro de otro ctenóforo depredador como *Beroe ovata*, ha resultado ser el primer responsable del declive de *M. leidyi* en ausencia de otros depredadores.

## FILOGENIA Y DIVERSIFICACIÓN ADAPTATIVA

### Filogenia de los diblásticos

Los dos filos que se discuten en este capítulo han sido tradicionalmente considerados como animales diblásticos y radialmente simétricos cuya organización corporal es distinta a la de las esponjas y a la de los animales trilásticos, que tienen una simetría bilateral y que comprenden el resto de los Metazoos. Las sólidas y claras diferencias entre las condiciones de los diblásticos y los trilásticos están volviéndose más difusas por los detallados estudios morfológicos y por los estudios de expresión génica. Tanto cnidarios como ctenóforos tienen una capa media gelatinosa rodeada por una capa externa (epidermis) derivada del ectodermio, y una limitante digestiva interna derivada del endodermio. Este modelo corporal es claramente diblástico, pero es un problema la presencia de células en el interior de la capa media gelatinosa. Si las células de la capa media derivan del endodermio, entonces representan una capa mesodérmica verdadera, del tipo que se ve en los trilásticos. Si las células de la capa media derivan del ectodermio, entonces la derivación de esta capa media no es la misma que en la mayoría de los trilásticos; algunos investigadores llaman a esta capa ectomesodérmica.

En la mayoría de los cnidarios hay relativamente pocas células dentro de la mesoglea, de manera que la naturaleza blástica de este grupo no necesita demasiada discusión. Sin embargo, durante el desarrollo de la medusa de un hidrozoo, la formación del entodermio, una capa externa, ha llevado a sugerir que algunos cnidarios son trilásticos. Aumenta más la controversia el hecho de que uno de los productos del entodermio es músculo estriado. Se considera que los músculos liso y estriado son auténticas células musculares, diferentes a las células epitelio-musculares contractiles de otros cnidarios. En los trilásticos, los músculos auténticos se producen a partir de células mesodérmicas, sin embargo, el entodermio de los hidrozoo es de origen ectodérmico, como lo son otras células de músculo liso presentes en la medusa del hidrozoo.

En el mesodermio de los trilásticos, ciertos genes se expresan durante la formación del músculo; pruebas de la expresión génica

en la medusa de los hidrozoo muestran que genes homólogos a los del mesodermio de los trilásticos se expresaron en el endodermio blástico. Esto no sorprende porque el mesodermio es un derivado endodérmico. Sin embargo, resulta sorprendente encontrar también un gen asociado con el músculo mesodérmico, que en los hidrozoo se expresa durante la formación del músculo ectodérmico. ¿Qué significa todo esto? Dado que la verdadera formación del músculo a partir del ectodermio se produce en una parte del ciclo vital de una clase de cnidarios, bien podría representar un origen independiente del músculo en una rama del linaje diblástico, pero la interpretación de estos resultados está todavía lejos de establecerse.

El reciente examen del desarrollo de los ctenóforos conduce a la observación de que las células musculares de la capa media se originan a partir de células endodérmicas, en lugar de células ectodérmicas, como inicialmente se había señalado. Si estudios posteriores confirman el origen endodérmico de las células musculares, entonces los ctenóforos deberían ser trilásticos, en el mismo sentido que los animales con simetría bilateral.

Podría parecer que la designación de la simetría del cuerpo como radial o bilateral debería ser más directa que la aparición del número de hojas embrionarias. No obstante, también esto es muy discutido. El cnidario adulto claramente posee simetría radial, como el ctenóforo adulto. Sin embargo, estudios de la larva plúmula de los cnidarios muestran que nadan con un lado consistentemente dirigido hacia delante. Si el extremo de delante es considerado "anterior", entonces la larva tiene diferenciado un eje anteroposterior. La larva plúmula se posa sobre un sustrato duro con el extremo anterior, que sirve como extremo de fijación. El borde opuesto de la larva se vuelve el extremo oral del pólipo en desarrollo.

Recordemos que los genes *Hox* son extremadamente conservadores en la mayoría de los Metazoos, y controlan la expresión de otros genes que determinan el eje del cuerpo y la morfogénesis a lo largo del eje corporal (p. 172). Los Cnidarios no tienen genes *Hox* anterior, central y posterior como los tienen la mayor parte de los trilásticos; sin embargo, tienen algunos genes homólogos a los genes *Hox* anterior y posterior (carecen de genes *Hox* centrales). En el pólipo de una anémona de mar, ¿dónde están expresados los genes homólogos a los genes *Hox* anteriores, de los trilásticos? ¿Están expresados en el lado oral o en el aboral? ¿Están expresados en el extremo oral del pólipo. Estos resultados son desconcertantes y enigmáticos. ¿Los cnidarios con simetría radial tienen un antecesor con simetría bilateral, o el potencial genético para la simetría bilateral depende del modelo bilateral? En estos momentos, la respuesta no es clara.

El lector puede haber notado otra curiosidad en lo expuesto anteriormente: en la metamorfosis, el extremo nadador anterior de la larva se fija al sustrato y se transforma en el lado aboral del pólipo. Este lado es donde se ve la expresión del gen *Hox* posterior. ¿Significa esto que la orientación de la larva está inversamente relacionada con la orientación del pólipo? No se sabe, pero en las esponjas, en las que en el adulto no se diferencian ejes corporales, la larva también tiene un lado con el que nada hacia delante. ¿Con qué lado se fija al sustrato? En la esponja *Sycon raphanus* las larvas generalmente se fijan por el lado que en la natación queda dirigido hacia delante, pero a veces lo hacen por el lado opuesto o, incluso ocasionalmente, por un lateral. En la mayoría de los animales trilásticos con simetría bilateral, el eje anteroposterior del adulto es siempre manifiesto en estado larvario, así que hay poca base para la comparación

con esponjas y cnidarios. Dada la discusión precedente, quizás no sorprenda que el orden de ramificación para los filos blásticos no esté aún determinado. Por ello presentamos una politonía para las ramas de cnidarios, ctenóforos y placozos.

### Filogenia de los cnidarios

Se pueden encontrar potenciales antecesoros de los orgánulos característicos de los cnidarios, los nematocitos, en algunos grupos de formas unicelulares; por ejemplo, los tricocistos y toxicocitos de los cilíados, y los tricocistos de los dinoflagelados (p. 233). De hecho, algunos dinoflagelados tienen orgánulos cuya estructura se parece enormemente a los nematocitos.

Las relaciones entre las clases de cnidarios son aún controvertidas. Un campo fascinante para la especulación es el referido a la estructura del ciclo vital ancestral de los cnidarios: ¿Qué fue primero, el pólipo o la medusa? De dos importantes hipótesis existentes, una asume que el cnidario basal fue un hidrozoo semejante a un traquilino con un estado medusa; la otra, que el cnidario basal fue un pólipo de antozoo sin una medusa en su ciclo vital.

Si los cnidarios ancestrales tuvieron ciclos semejantes a los hidrozoo del tipo de los traquilinos, la medusa derivaría directamente de una forma larvaria por metamorfosis, sin la intervención de un pólipo. Según esta hipótesis, la fase pólipo se añadió posteriormente en la historia evolutiva, lo que explica por qué algunos biólogos consideran al pólipo como un segundo estado larvario. No obstante, las pruebas moleculares sugieren que los Antozoo es el único hermano del resto del filo Cnidarios (Figura 13-2). El desarrollo de las medusas se convertiría después en una sinapomorfía de las otras clases, con una pérdida subsecuente de un estado pólipo en los antecesoros de los traquilinos. Una característica que encaja bien con esta hipótesis es la posesión compartida de un genoma mitocondrial lineal en los grupos con medusas: los antozoo y todos los demás metazoos tienen un genoma mitocondrial circular, considerado la condición ancestral. Presentamos el taxón Meduzozoo como combinación de todas las clases con medusas en sus ciclos vitales.

### Diversificación adaptativa

Ningún filo se ha desviado de su modelo estructural básico. En los cnidarios, tanto el pólipo como la medusa están contruidos sobre el mismo esquema. Así mismo, los ctenóforos han adoptado la disposición de los peines y su simetría birradial.

Sin embargo, los cnidarios han desarrollado un gran número de individuos y especies, demostrando un sorprendente grado de diversidad si se considera la simplicidad de su modelo corporal básico. Son depredadores eficaces, y muchos se alimentan de presas bastante más grandes que ellos. Algunos están adaptados para alimentarse de pequeñas partículas. La forma de vida colonial está bien explorada, con algunas colonias que alcanzan grandes tamaños, como en los corales, y otras como los sifonoforos, que presentan un polimorfismo asombroso y una gran especialización de individuos dentro de la colonia.

Los ctenóforos han añadido la distribución de las partes nartatorias, los peines y su simetría birradial pero varían en la forma del cuerpo y la presencia o ausencia de tentáculos. Unos pocos han adoptado la vida reptante o sésil.

Los filos Cnidarios y Ctenóforos tienen una simetría radial primaria; la simetría radial es una ventaja para los organismos sésiles o que flotan libres, ya que los estímulos ambientales les llegan de todas las direcciones por igual. Los cnidarios son, sorprendentemente, eficaces depredadores, ya que poseen orgánulos urticantes denominados nematocitos. Ambos filos son esencialmente diblásticos (algunos triblásticos, dependiendo de la definición de mesodermo), con una pared del cuerpo formada por epidermis y gastrodermis separadas por una mesoglea. La cavidad digestivo-respiratoria (gastrovascular) tiene boca y ano en los cnidarios, pero hay un poro anal en los ctenóforos. Los cnidarios poseen un nivel de organización tisular. Tienen dos tipos corporales básicos (polipoide y medusoides), y en muchos hidrozoides y escifoceos el ciclo incluye al meduso, con reproducción asexual, y a la medusa, con reproducción sexual.

Su orgánulo exclusivo, el cnido, se forma a partir de un cnidoblasto (del cual deriva el cnidocito) y se encuentra enrollado dentro de una cápsula. Cuando se descargan, algunos tipos de cnidos, llamados nematocitos, penetran en la presa e inyectan veneno. La descarga se efectúa al incrementarse la presión hidrostática interna por la alta presión osmótica del interior de la cápsula.

La mayoría de los hidrozoides son coloniales y marinos, pero otros son dulcícolas, como las hidras de agua dulce que se muestran habitualmente en las clases prácticas. Las hidras tienen una forma polipoide típica pero no son coloniales y carecen de estado de medusa. La mayor parte de los hidrozoides marinos son colonias ramificadas formadas por muchos pólipos (hidantes). Las medusas de los hidro-

zoos pueden nadar libremente o permanecer unidas a la colonia.

Los escifoceos son las medusas típicas, en las que la forma predominante es la medusoides, y muchos tienen un estado polipoide poco aparente. Los Estaurozoides son una nueva clase erigida para contener las estauromedusas, anteriormente consideradas como un grupo de escifoceos. Los cubozoos son predominantemente medusoides, dentro de los cuales se incluyen las peligrosas avispas de mar.

Los antozoides son todos marinos y polipoide; no tienen estado medusoides. Las subclases más importantes son: Hexacorales (con simetría hexámera o polímera) y Octocorales (con simetría octómera). Los órdenes más numerosos de los hexacorales contienen las anémonas de mar, solitarias y sin esqueleto; y los corales pétreos, que son principalmente coloniales y secretan un exoesqueleto calcáreo. Los corales pétreos son los componentes básicos de los arrecifes coralinos, que constituyen un hábitat de gran belleza, productividad e importante valor ecológico y económico. Los octocorales agrupan a los corales blandos y córneos, muchos de los cuales son importantes y bellos componentes de los arrecifes.

Los ctenóforos son birradiales y nadan mediante ocho filas de peines. Los colobolatos, con los que capturan las presas, son característicos de este filo.

Los cnidarios y los ctenóforos posiblemente han derivado de un antecesor parecido a la larva plánuca de los cnidarios. A pesar de su nivel de organización relativamente simple, los cnidarios constituyen un filo importante económica, ambiental y biológicamente.

Buddemeir, R.W., and S.V. Smith. 1999. Coral adaptation and acclimatization to oceanic temperature paradox. *Amer. Zool.* **39**: 1-9. *El primero de una serie de trabajos de esta emisión que tratan de los efectos climáticos y los cambios de temperatura en los arrecifes.*

Joates, M. M. 2003. Visual ecology and functional morphology of Cubozoa (Cnidaria). *Integr. Comp. Biol.* **43**: 542-548. *Recoge la información sobre los tres tipos de ojos de los cubozoos.*

Jollina, A. G., P. Schuchert, A. C. Marques, T. Janikowsky, M. Medina, and B. Schierwater. 2006. Mesozoozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Syst. Biol.* **55**:97-115. *Los autores exponen un cladograma de trabajo de las principales taxones de cnidarios, incluida la clase Estaurozoa.*

Trussland, C.J., B.G. Hatcher, and S.V. Smith, 1991. Role of coral reefs in global ocean production. *Coral Reefs* **10**:55-64. *Debido a que reciclan una amplia cantidad de nutrientes en el arrecife, su producción de energía está para exportar es menor. No obstante, tienen un papel importante en la precipitación del carbono inorgánico por procesos de retención biológica.*

Timmer, J.R., K. Pang, P. Burton, D. Paulson, and M. Q. Martindale. 2004. Origins of bilateral symmetry: Hox and Dpp expression in sea anemones. *Science* **304**:1335-1337. *La homología sugerida entre el lado oral de una anémona marina y la región anterior de un triblástico basada en la expresión génica Hox. Varios trabajos y comentarios que han seguido a la publicación de este artículo ofrecen una discusión completa.*

Uchingson, R., and G. Kelleher. 1992. Crown-of-thorns starfish management conundrums. *Coral Reefs* **11**:53-56. *El primer artículo de una edición completa sobre estrellas de mar. Acanthaster planci, un depredador de corales. En 1990 (p. 447) se dedicó otra edición entera a este depredador.*

Lesser, M. P. 1997. Oxidative stress causes coral bleaching during exposure to elevated temperatures. *Coral Reefs* **16**: 187-192. *Se prueba que los tipos reactivos de moléculas de oxígeno, quizás producidos por las zooxantelas, producen daños en las células y la expulsión de las zooxantelas. El incremento de la temperatura o de las radiaciones UV pueden inducir el estrés de las zooxantelas.*

Martindale, M. Q., K. Pang, and J. R. Timmer, 2004. Investigating the origins of triploblasty: "mesodermal" gene expression in a diploblastic animal, the sea anemone *Nematostella vectensis* (phylum Cnidaria: class Anthozoa). *Development* **131**:2463-2474. *Una discusión sobre el problema del entodermo como mesodermo primitivo en los cnidarios, con ilustraciones y fotos que muestran la expresión génica durante el desarrollo.*

Pennisi, E. 1998. New threat seen from carbon dioxide. *Science* **279**:980. *El incremento del CO<sub>2</sub> atmosférico acidifica el agua oceánica, haciendo más difíciles a los corales el depósito de CaCO<sub>3</sub>. Si el CO<sub>2</sub> se duplicase en los próximos 70 años, como se espera, la formación de corales disminuirá un 40%, y un 75% si se duplica otra vez.*

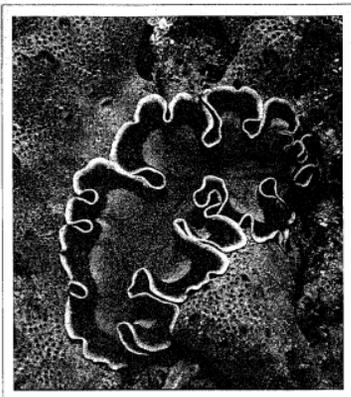
Podar, M. S., H. D. Hadjick, M. I. Sogin, and G. R. Harbison. 2001. A molecular phylogenetic framework for the phylum Ctenophora using 18S rRNA genes. *Mol. Phylogenes. Evol.* **21**:218-230. *De los estudios morfológicos y moleculares surgen relaciones evolutivas semejantes entre los órdenes de ctenóforos.*

Rosenberg, E., and Y. Loya. 1999. *Vibrio shiloi* is the etiological (causative) agent of *Oculina patagonica* bleaching: general implications. *Biol. Encounters* **25**:8-10. *Estos investigadores consideran que el blanqueamiento del coral se debe a las bacterias, no precisamente la de O. patagonica. La bacteria referida por ellos (Vibrio shiloi) necesita elevadas temperaturas.*

1. Explique la ventaja selectiva de la simetría radial para los animales sésiles y de vida flotadora.
2. ¿Cuáles son las características más importantes que diferencian al filo Cnidarios de otros filos?
3. Nombre y diferencie las clases del filo Cnidarios.
4. Distinga las formas pólipos y medusa.
5. Explique los mecanismos de descarga de los nematocitos. ¿De qué modo puede mantenerse una presión hidrostática de una atmósfera dentro del nematocito hasta que recibe un estímulo de expulsión?
6. ¿Qué característica inusual tiene el sistema nervioso de los cnidarios?
7. ¿Por qué una hidra resulta atípica como hidrozoides?
8. Nombre y cite las funciones de los principales tipos celulares de la epidermis y la gastrodermis de una hidra.
9. ¿Qué estimula el comportamiento alimentario de una hidra?
10. Defina los siguientes términos relativos a los hidroides: hidromorfa, hidrocálea, cenosarco, persarco, hidrante, gonangio, manubrio.
11. Dé un ejemplo de una colonia de hidrozoides flotante y muy polimórfica.
12. Distinga los siguientes términos entre sí: estocástico y ropalia; escifomedusas e hidromedusas; escifostoma, estrobilo y efrata; velo, velario y pedalia; Hexacorales y Octocorales.

13. Defina los siguientes términos relacionados con las anémonas: sifonogilios; septos primarios o mesenterios; septos incompletos; filamentos septales; acontios; laceración pedia.
14. Describa tres interacciones específicas de las anémonas con organismos que no son presas.
15. Compare el esqueleto de los corales zooantarios y alcionarios.
16. Los arrecifes de coral generalmente se limitan a distribuciones geográficas de aguas marinas poco profundas. ¿Cómo explica esta observación?
17. Específicamente ¿qué tipos de organismos son más importantes en el depósito de carbonato cálcico en los arrecifes de coral?
18. ¿Cómo contribuyen las zooxantelas al bienestar de los corales hemimórficos?
19. Distinga los siguientes términos entre sí: arrecife franjeante, arrecife de barrera, atolones, arrecifes de bajo.
20. ¿Cuáles son las características más importantes del filo Ctenóforos que los distinguen de otros filos?
21. ¿Cómo nadan los ctenóforos y cómo obtienen su alimento?
22. Compare los cnidarios y los ctenóforos, cite cinco características semejantes y cinco diferentes.
23. Generalmente se consideran diblásticos a los cnidarios y a los ctenóforos pero, ¿por qué algunos biólogos los etiquetan como triblásticos?

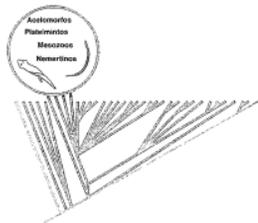
Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/bickmanip214e](http://www.mhhe.com/bickmanip214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.



Thyasanozoön nigropapillosum, un turbelario marino (orden Polidictoides).

## Los platelmintos, los mesozoos y los nemertinos

- FILO ACELORMORFOS
- FILO PLATELMINTOS
- FILO MESOZOOS
- FILO NEMERTINOS



### Yendo hacia delante

Para la mayoría de los cnidarios y los ctenóforos un lado del animal es tan importante como cualquier otro para detectar una presa que puede venir en cualquier dirección. Pero si un animal busca activamente su comida, un lugar para guardarse o habitar, y una pareja para reproducirse, requiere una serie distinta de estrategias y una nueva organización. El movimiento activo y dirigido es más preciso con un cuerpo alargado, con una cabeza anterior y una cola posterior. Además, una parte del cuerpo queda hacia arriba (dorsal), mientras que otra, especializada en la locomoción, queda hacia

abajo (ventral). El resultado es un animal de simetría bilateral, cuyo cuerpo puede dividirse en dos partes, que son imágenes especulares, solamente por un plano de simetría. Además, como es mejor saber dónde se va que dónde se ha estado ya, los órganos de los sentidos y los centros de control nervioso tienden a concentrarse en la cabeza. Esto se conoce como cefalización. La cefalización y la simetría bilateral primaria aparecen juntas en la mayoría de los animales más complejos que las esponjas, los cnidarios y los ctenóforos.

En este capítulo se tratan cuatro filos. A diferencia de los diblásticos, los miembros de tres de los cuatro filos tienen **simetría bilateral** y **organización triblástica**. Este plan corporal está presente en las formas modernas o ancestrales de todos los metazoos que se van a tratar. El cuerpo es triblástico, ya que hay una capa germinal media, el mesodermo, derivada del endodermo. Las tres capas germinales, ectodermo, endodermo y mesodermo, originan todas las estructuras corporales de los adultos (véase la p. 179 para más información de los derivados típicos de estas capas).

Los miembros del filo Mesozoos no tienen capas corporales laramente definidas y su desarrollo no incluye la gastrulación. Sin embargo, estos animales son parásitos muy especializados, de tal forma que algunos investigadores argumentan que los cuerpos simples en las formas actuales derivan de antecesores de vida libre más complejos. Los estudios moleculares indican que los mesozoos poseen algunos marcadores genéticos y bioquímicos presentes en los animales triblásticos. Su posición en el cladograma de las guardas anteriores refleja este hecho.

Los miembros de dos de los filos triblásticos de simetría bilateral ratados aquí tienen cuerpos **acelomados** (Gr. *a*, no, + *kōiloma*, avidad). Un celoma es una cavidad que se desarrolla por completo dentro del mesodermo (p. 165). Los acelomados no tienen celoma. Los lectores recordarán que los diblásticos también carecen del celoma, pero no se consideran acelomados ya que el término solamente se utiliza para los animales que poseen mesodermo. En la mayoría de los análisis, los taxones de los acelomados no forman un grupo monofilético, de modo que esta denominación solamente se utiliza para describir un determinado plan corporal.

Los acelomados típicos sólo tienen un espacio interno, la cavidad digestiva (Figura 14-1). El espacio entre la epidermis y el revestimiento de la cavidad digestiva está relleno con un **parénquima** celular derivado del mesodermo. El parénquima es una trama de tejido «empaquetado» que contiene más células y fibras y menos matriz extracelular (ECM) que la mesoglea de los cnidarios. Los órganos son otro derivado mesodérmico que incrementa la complejidad interna de los triblásticos. Esta complejidad se observa en los miembros de los filos acelomados: Acelomorfos y Platelmintos.

Algunos miembros de los Acelomorfos son típicamente acelomados, ya que carecen de cavidad digestiva. En estos pequeños gusanos, las partículas de alimento entran a través de la boca y se desplazan en el interior de una masa celular o sincitial derivada del endodermo. En el interior del endodermo puede formarse una cavidad digestiva temporal.

Un animal acelomado típico tiene una cavidad digestiva, reversida por células derivadas del endodermo, y rodeada por una masa de tejido derivado del mesodermo. Un animal **celomado** típico tiene una cavidad digestiva rodeada por una masa mesodérmica que aloja un **celoma** lleno de fluido. Como se describe en el Capítulo 9, hay dos modos de formación del celoma. En la esquizocelia, el celoma se forma cuando una banda sólida de mesodermo que rodea el tubo digestivo se separa y ahueca, originando un espacio donde



Figura 14-1  
Organización corporal de un acelomado (sección transversal).

se acumula el líquido. En la enterocelia, el celoma se forma como una evaginación del revestimiento endodérmico del tubo digestivo, encerrando una cavidad celómica.

Cada uno de estos métodos de formación del celoma aparece en unión con otros caracteres del desarrollo, para formar series de caracteres (Figura 8-10) que definen los dos clados de metazoos: **Protóstomos** y **Deuteróstomos** (véase el cladograma de las guardas anteriores). Los miembros de los protóstomos tienen segmentación espinal o centrolectica y no segmentación radial. La segmentación es en mosaico y no reguladora. El blastoporo embrionario se convierte en la boca y no en el ano, como en los deuteróstomos, y cuando está presente el celoma, se forma por esquizocelia y no por enterocelia. La mayoría de los filos de metazoos triblásticos pertenecen a uno de esos clados. Los Platelmintos son acelomados protóstomos, mientras que los miembros del filo Nemertinos, tratados al final de este capítulo, son celomados protóstomos con sistemas de órganos. Sin embargo, este capítulo comienza con el filo Acelomorfos, cuyos miembros probablemente han divergido de la principal línea de evolución de los metazoos bilaterales antes de la evolución de protóstomos o deuteróstomos (véase el cladograma de las guardas anteriores).

### FILO ACELORMORFOS

Los acelomorfos (Figura 14-2) son pequeños gusanos planos de menos de 5 mm de longitud. El término «gusano» se ha utilizado ampliamente para referirse a animales invertebrados bilaterales, alargados y sin apéndices. En un tiempo, los zoólogos consideraron que los gusanos constituían un grupo (Vermes) por sí mismos, que incluía un conjunto de formas muy diversificadas. No obstante, los zoólogos todavía se refieren, por tradición, a varios de estos grupos como gusanos planos, gusanos acintados, gusanos redondos y gusanos segmentados.

Los acelomorfos viven generalmente en sedimentos marinos, aunque algunas especies son pelágicas. Hay algunas especies en aguas salobres. La mayoría de los acelomorfos son de vida libre, aunque algunos son simbiosios y otros parásitos. Este grupo contiene aproximadamente 350 especies.

Los miembros del filo Acelomorfos fueron al principio situados en la clase Turbellarios, dentro del filo Platelmintos (p. 292). Dos órdenes de Turbellarios, los Acelos y los Nemertodermátidos, ahora constituyen dos subgrupos dentro del filo Acelomorfos.



Figura 14-2  
Gusano acelo muerto, *Waminoa* sp. sobre un coral burbuja, *Plerogyra sinuosa*.

Los acelomorfos tienen una epidermis celular ciliada. La capa de parénquima contiene una pequeña cantidad de ECM y musculatura circular, longitudinal y diagonal.

El sistema digestivo de algunos acelomorfos se abre en la boca, seguida de una faringe y un saco digestivo. No hay ano. En muchos acelos, no existe tubo digestivo ni faringe, de tal forma que la boca se continúa con una masa de células derivadas del endodermo o en una masa sincitial endodérmica (Figura 14-3). Cuando el alimento pasa a espacios temporales, las células gastrodémicas fagocíticas digieren el alimento intracelularmente.

Los acelomorfos son monoicos. Los órganos reproductores femeninos producen al mismo tiempo los gametos y el alimento para los huevos; los huevos ricos en vitelo producidos se denominan huevos **endolecitos**. Después de la fecundación, algunas o todas las etapas de la segmentación producen un patrón doble-espiral de nuevas células. Este patrón doble-espiral puede ser un rasgo morfológico que defina a los acelomorfos, aunque se requieren más estudios que lo confirmen.

Otros rasgos característicos propuestos para los acelomorfos son bioquímicos (patrones de neurotransmisores) o están relacionados con detalles de la estructura celular, como la formación de una red de raias ciliares interconectadas a partir de los cilios de la epidermis.

Los acelomorfos tienen un planete eje anteroposterior, pero el conjunto difuso de células nerviosas en el extremo anterior del cuerpo carece de los ganglios típicos de un "verdadero" cerebro. Los acelomorfos tienen una disposición radial de los nervios corporales, en lugar de un patrón en escalera como se observa en las planarias dentro del filo Platelminetos. La estructura de los estatocistos de los acelomorfos difiere de la de los platelmintos.

## Filogenia de los Acelomorfos

Varios estudios filogenéticos que utilizan caracteres moleculares (por ejemplo, el genoma mitocondrial y los genes de la miosina II descri-

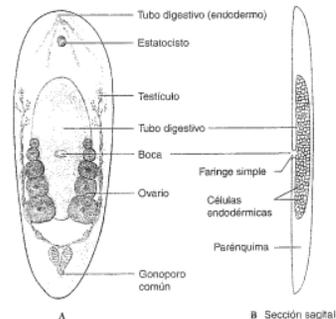


Figura 14-3

A, Platelminto acelomorfo. B, Sección sagital en la que se muestra la cavidad digestiva rellena de células endodérmicas.

## Características del filo Acelomorfos

1. Las raias de los cilios epidérmicos forman una red interconectada.
2. Totalmente acuáticos, algunos en aguas salobres, la mayoría en sedimentos marinos.
3. La mayoría son de vida libre, algunos comensales o parásitos.
4. **Simetría bilateral**, concentración anterior de células nerviosas, **cuerpo aplanado dorsoventralmente**.
5. El cuerpo del adulto tienen tres capas (**triblástico**).
6. Cuerpo aplanado, ECM reducida.
7. Epidermis celular.
8. Tubo digestivo ausente, cuando hay, es incompleto y en forma de saco.
9. Las células musculares **mesodérmicas** originan los músculos longitudinales, circulares y diagonales.
10. Sistema difuso de neuronas anteriores conectadas a cordones nerviosos de disposición radial.
11. Órganos sensoriales que incluyen estatocistos (órganos del equilibrio) y ocelos.
12. Reproducción asexual por fragmentación.
13. Reproducción sexual monoica, mediante gónadas bien desarrolladas, conductos y órganos accesorios, fecundación interna, segmentación a la cabeza.
14. Sin sistemas excretor ni respiratorio.

ben a los acelomorfos como triblásticos de simetría bilateral que han divergido muy temprano. Los acelomorfos sólo tienen cuatro o cinco genes *Hox*; a diferencia de los Platelmintos de vida libre, que tienen siete u ocho genes de este tipo.

## CLADOS DENTRO DE LOS PROTÓSTOMOS

La mayoría de los metazoos triblásticos se dividen en dos grandes clados o superfilos: los Protóstomos y los Deuteróstomos (véase el cladograma de las guardas anteriores). La división en estos dos grupos se basa principalmente en rasgos del desarrollo (p. 166), aunque los dos grupos se observan también en la mayoría de las filogenias que utilizan caracteres moleculares.

Los Protóstomos se dividen en dos grandes clados: **Lofotrocozoos** y **Ecdisozoos**. El primer filo de protóstomos que se trata es el de los Platelmintos y el resto de los filos incluidos en este capítulo pertenecen a los Lofotrocozoos. El conjunto de filos considerado ahora como perteneciente a los lofotrocozoos aparece primero como un clado en las filogenias moleculares. Antes de la construcción de estas filogenias, los biólogos diferenciaban grupos dentro de los protóstomos basándose en el plan corporal. Se asumió que los taxones de los acelomorfos estaban tan estrechamente relacionados entre sí como los celomados protóstomos.

Las filogenias moleculares agrupaban a los taxones de acelomorfos y celomados juntos dentro de los protóstomos, en lugar de dividir a los protóstomos en dos subconjuntos con caracteres moleculares distintos. Los miembros de cada subconjunto comparten algunos caracteres morfológicos. Los miembros de los **Ecdisozoos** poseen una cutícula que se muda a medida que el cuerpo crece. Los miembros de los **Lofotrocozoos** comparten, o bien una singular estructura alimentaria en forma de heretruda, el **lofotrofo** (p. 324), o una forma larvaria particular llamada **trocófora** (véase la p. 337).

Las larvas trocóforas son diminutas, translúcidas y con forma de peonza (Figura 16.7). Tienen un prominente círculo de cilios y a veces uno o dos círculos accesorios. Las trocóforas aparecen en el desarrollo temprano de muchos representantes marinos de los Anélidos y los Molluscos, y se admite que son primitivas para estos grupos. Larvas similares a las trocóforas aparecen en algunos representantes marinos de los filos Platelminetos, Nemertinos, Equitridos y Sipuncúlidos, entre otros.

## FILO PLATELMINETOS

Los miembros del filo Platelminetos (*Gr. platys*, aplanado, + *helminx*, gusano) se denominan comúnmente **gusanos planos**. El tamaño de los platelmintos varía desde un milímetro, o menos, a muchos metros de longitud en algunas tenias, aunque la mayoría miden entre 1 y 3 cm. Sus cuerpos aplanados pueden ser como una hoja delgada y amplia, o largos y con forma de cinta. Los platelmintos incluyen formas de vida libre, tales como las comunes planarias (Figura 14-4), así como formas parásitas como las duelas y las tenias.

Puesto que no hay una característica única (sinapomorfía) común a todo el filo, algunos autores argumentan que el filo Platelminetos no es válido por no ser monofilético. Sin embargo, hay un rasgo característico para el clado de los parásitos, dentro de los Platelmintos. Los parásitos comparten una cubierta corporal externa denominada **tegumento sincitial** o **neodermis**, que se diferencia de la epidermis celular ciliada de la mayoría de las formas de vida libre. Algunos rasgos morfológicos de las formas de vida libre sugieren un antecesor compartido con las formas parásitas. El amplio

debate sobre la naturaleza de este grupo de gusanos sigue pendiente de resolver, por lo que se continúa considerándolos como un filo.

Los Platelmintos se dividen en cuatro clases (Figura 14-5): Turbellarios, Trematodos, Monogenetos y Cestodos. La clase Turbellarios incluye formas de vida libre y algunas similitudes o parásitos. La mayoría están adaptados a deslizarse sobre los fondos de las aguas marinas o dulces, viviendo bajo piedras y otros objetos duros. Las planarias dulcícolas pueden encontrarse en arroyos, estanques, o incluso en fuentes termales. Las planarias terrestres se encuentran en lugares húmedos bajo piedras o troncos. La clase Turbellarios es considerada como un taxón parafilético (p. 294) y espera una completa revisión.

Todos los miembros de las clases Monogenetos, Trematodos (las duelas) y Cestodos (las tenias) son parásitos. Muchos de los monogenetos son ectoparásitos, pero todos los trematodos y los cestodos son endoparásitos. Muchas especies tienen ciclos vitales indirectos con más de un hospedador; el primer hospedador es con frecuencia un invertebrado, y el hospedador definitivo es generalmente un vertebrado. El hombre sirve como hospedador para cierto número de especies.

Muchos animales tratados en este capítulo y en los Capítulos 11, 15, 17, 18, 19, 20 y 21 son parásitos. La humanidad ha sufrido durante siglos a causa de sus parásitos y los de los animales domésticos. Las pulgas y las bacterias se aliaron para destruir a un tercio de la población europea durante el siglo XVII, y la malaria, la esquistosomiasis y la enfermedad del sueño africano han enviado a millones de personas a la tumba. Incluso hoy día, en muchas partes del mundo, después de estuosos campañas contra la fiebre antrax, la malaria y las infecciones de gusanos, las enfermedades parasitarias junto con las deficiencias nutricionales son los principales agentes de mortalidad humana. En los últimos 50 años, las guerras civiles y los cambios del medio provocados por el hombre han conducido a un resurgimiento de la malaria, la tripanosomiasis así como la leishmaniasis, así como al aumento global de los nematodos intestinales.

## Forma y función

### Epidermis, músculos

La mayoría de los turbelarios tiene una epidermis celular ciliada que descansa en una membrana basal. Contiene **rabditos** en forma de varilla que, cuando se descargan en el agua, se hinchan y forman una funda mucosa protectora alrededor del cuerpo. En la superficie de la epidermis se abren células mucosas glandulares (Figura 14-6). En la epidermis de la mayoría de los órdenes de turbelarios se encuentran órganos adhesivos de **glandula orbis**. Estos órganos constan de tres tipos celulares: células glandulares viscosas, células de liberación y células de anclaje (Figura 14-7). Las secreciones de las células viscosas filan las microvelosidades de las células al sustrato, y las secreciones de las células de liberación proporcionan un mecanismo químico de rápido desprendimiento.

A diferencia de la epidermis celular ciliada de la mayoría de los turbelarios, los adultos de las tres clases parásitas tienen una cubierta corporal no ciliada, denominada **tegumento sincitial** (Figura 14-8). El término **sincitial** significa que hay muchos núcleos en el interior de una única membrana celular. Puede parecer que en las clases parásitas, ha aparecido una cubierta corporal completamente nueva, pero hay algunos turbelarios de vida libre con una epidermis atípica.

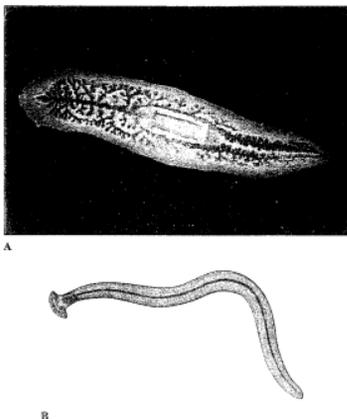


Figura 14-4

A, Planaria tenida. B, *Bipolium*, una planaria terrestre.

### Características del filo Platelminetos

1. Sin rasgos característicos.
2. En ambientes marinos, dulcicuosales y terrestres húmedos.
3. La mayoría de los Turbellarios son de vida libre; las clases Monogenetos, Trematodos y Cestodos son totalmente parásitos.
4. **Simetría bilateral**, polaridad definida de los extremos anterior y posterior. **Cuerpo aplano dorsoventralmente**.
5. Tres capas germinales en el adulto (**trilobsticos**)
6. Cuerpo aplanado.
7. La epidermis puede ser celular o sincitial (ciliada en algunos); con **rabdites** en la epidermis de la mayoría de los Turbellarios; la epidermis es tegumento sincitial en Monogenetos, Trematodos, Cestodos y algunos Turbellarios.
8. Tubo digestivo incompleto, puede ser ramificado. No existe en los Cestodos.
9. Sistema muscular en principio en forma de funda o vaina de origen mesodérmico; debajo de la epidermis hay capas de fibras circulares, longitudinales y, a veces, oblicuas.
10. Sistema nervioso formado por un par de **ganglios anteriores**, con **cordones nerviosos longitudinales** conectados por nervios transversales y localizados en el mesénquima en la mayoría de los casos.
11. Órganos sensoriales que incluyen estaciosticos (órganos del equilibrio) y ocelos.
12. Reproducción asexual por fragmentación o otros métodos como parte de los ciclos de vida complejos de los parásitos.
13. La mayoría de las formas son monoicas; sistema reproductor complejo; en general con gónadas, conductos y órganos accesorios bien desarrollados; fecundación interna; desarrollo directo en las formas de vida libre nadadoras y en aquellas con un único hospedador en el ciclo vital; en general indirecto en los parásitos internos en las que puede haber un ciclo vital complicado, que en muchos parásitos internos implica a varios hospedadores.
14. Sistema excretor formado por dos canales laterales con ramas que llevan **células flámigeras (protonefridios)**; falta en algunas formas primitivas.
15. Sistemas respiratorio, circulatorio y esquelético inexistentes; canales linfáticos con células libres en algunos trematodos.

Algunos turbelarios tienen una epidermis sincitial y otros tienen una epidermis sincitial "húndida", en la que los cuerpos celulares (que contienen los núcleos) están localizados bajo la membrana basal de la epidermis. Los cuerpos celulares comunican con el citoplasma superficial (citoplasma cilial) mediante extensiones que se dirigen hacia la superficie. Estas extensiones se fusionan para formar la capa sincitial, tal como ocurre en la formación del tegumento sincitial. El término "húndido" es impropio, ya que el citoplasma superficial surge a partir de las extensiones hacia la superficie de los cuerpos celulares y no porque los cuerpos celulares se "hundían" hasta situarse bajo la membrana basal.

Los adultos de Trematodos, Monogenetos y Cestodos poseen una cubierta sincitial que carece de cilios y se designa como tegumento (Figura 14-8). Las formas larvarias de muchos de estos grupos son ciliadas, pero la cubierta ciliada se desprende cuando el parásito contacta con el hospedador. Se ha sugerido que el desprendimiento epidérmico es un mecanismo de evasión ante la respuesta inmunitaria del hospedador. El desarrollo del tegumento tiene lugar a medida que se desprenden varias capas superficiales; eventualmente, las extensiones citoplásmicas fusionadas de los cuerpos celulares situados bajo la membrana basal se convierten en la cubierta superficial del cuerpo.

El tegumento se denomina a veces **neodermis** y su presencia compartida entre los parásitos es la base para unificar a los Trematodos, Monogenetos y Cestodos en el clado **Neodermados** (Figura 14-5).

En los endoparásitos, el tegumento es resistente al sistema inmunitario del hospedador y resiste a los jugos digestivos en las tenias y otros parásitos que vivan en el tubo digestivo de los hospedadores. La naturaleza sincitial del tegumento puede significar una mayor resistencia, ya que no hay uniones franqueables entre las células. El tegumento puede ser tanto absorbente como secretor. Se ha observado que el tegumento de una tenia libera enzimas que reducen la eficacia del sistema digestivo del hospedador. El tegumento de las tenias absorbe los nutrientes de la cavidad digestiva del hospedador; las tenias carecen de boca y de tubo digestivo.

Por debajo de la membrana basal de la pared del cuerpo de los turbelarios hay capas de **fibras musculares** que se disponen circular, longitudinal y diagonalmente. Una red de células **parenquimáticas**, desarrolladas a partir del mesodermo, llenan los espacios entre los músculos y los órganos viscerales. Las células parenquimáticas en algunas planarias, tal vez en todas, no son células independientes, sino las porciones no contractiles de las células musculares.

### Nutrición y digestión

En general, el tubo digestivo de los platelmintos, excepto el de los cestodos que carecen de él, consta de una boca, una faringe y un intestino (Figura 14-9). En los turbelarios, tales como la planaria *Dugesia*, la faringe se encuentra encerrada en una **vaina faríngea** (Figura 14-9) y desemboca posteriormente justo en el interior de la boca, a través de la cual puede salir. El intestino tiene tres ramas o troncos muy ramificados, uno anterior y dos posteriores. El conjunto forma una **cavidad gastrovascular** revestida de epitelio columnar (Figura 14-9).

Las planarias son principalmente carnívoras, alimentándose especialmente de pequeños crustáceos, nematodos, roedores e insectos. Pueden detectar el alimento a cierta distancia mediante los quimiorreceptores. Enredan a sus presas en las secreciones de las células glandulares mucosas y de los rabdites. Una planaria agarra sus presas con su extremo anterior, enrolla su cuerpo alrededor de la presa, extiende su probóscide y absorbe el alimento en pequeñas cantidades.

Las secreciones intestinales contienen enzimas proteolíticas para la **digestión extracelular**. Los trozos de alimento son succionados al interior del intestino, donde las células fagocíticas de la gastrodermis completan la digestión (**intracelular**). El alimento no digerido se expulsa a través de la faringe. Los monogenetos y los trematodos raspan las células hospedadoras y se alimentan de los desechos y los fluidos corporales. La boca de trematodos y monogenetos generalmente desemboca en el extremo anterior del cuerpo, o cerca de él, en una faringe muscular no extensible (Figuras 14-10 y 14-18). Posteriormente el esófago comunica con un intestino ciego, generalmente con forma de Y, aunque puede estar muy ramificado o no, según las especies.

Por carecer de tracto digestivo, los cestodos tienen que depender de la digestión del hospedador, y la absorción se limita a pequeñas moléculas del tracto digestivo de los hospedadores.

### Excreción y osmorregulación

El sistema excretor elimina los desechos del cuerpo, mientras que el sistema osmoregulador controla el equilibrio hídrico. El sistema osmoregulador es muy común en los animales dulcicuosales, en los que gradientes de concentración entre los fluidos internos y el medio externo ocasionan un hinchamiento a medida que entra el agua a través de

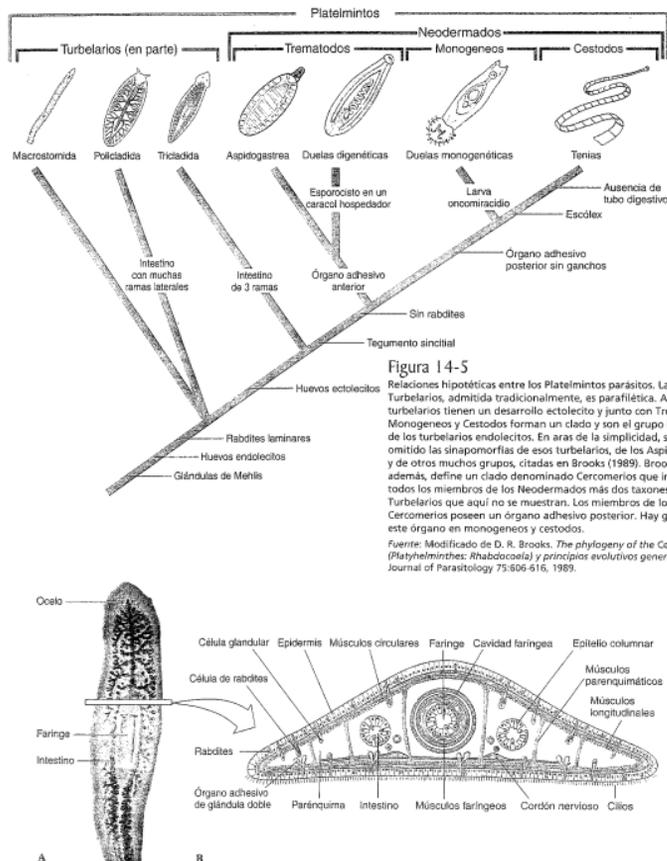


Figura 14-5

Relaciones filogenéticas entre los Platelmintos parásitos. La clase Turbellarios, admitida tradicionalmente, es parafilética. Algunos turbelarios tienen un desarrollo ectolecito y junto con Trematodos, Monogenetos y Cestodos forman un clado y son el grupo hermano de los turbelarios endolectos. En aras de la simplicidad, se han omitido las sinapomorfias de esos turbelarios, de los Aspidogastros y de otros muchos grupos, citadas en Brooks (1989). Brooks además, define un clado denominado **Cercomerios** que incluye todos los miembros de los Neodermados más dos taxones de Turbellarios que aquí no se muestran. Los miembros de los Cercomerios poseen un órgano adhesivo posterior. Hay ganchos en este órgano en monogenetos y cestodos.

Fuente: Modificado de D. R. Brooks. *The phylogeny of the Cercomeria (Platyhelminthes: Rhabdocoela) y principios evolutivos generales*. Journal of Parasitology 75:606-616, 1989.

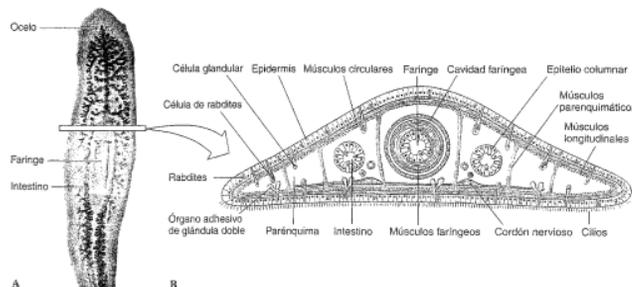


Figura 14-6

Sección transversal de una planaria a través de la región faríngea, en la que se muestran las relaciones de las estructuras del cuerpo.

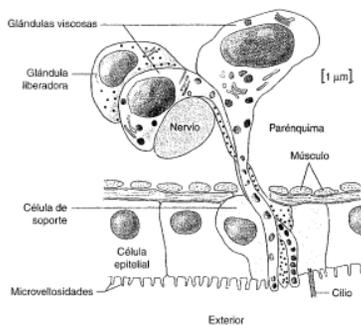


Figura 14-7

Reconstrucción de una glándula adhesiva doble del turbelario *Haplopharynx* sp. Hay dos glándulas viscosas y una de liberación, localizadas por debajo de la pared del cuerpo. Las células de anclaje están situadas en el interior de la epidermis, y una de las glándulas viscosas y la de liberación están en contacto con un nervio.

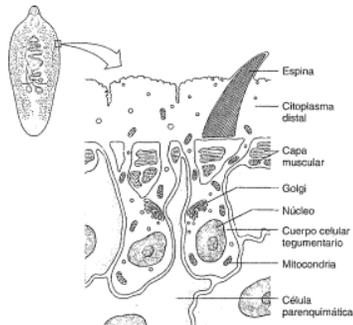


Figura 14-8

Esquema de la estructura del tegumento del trematodo *Fasciola hepatica*.

las membranas corporales permeables (p. 668). El exceso de agua se elimina, generalmente, por el sistema osmorregulador. En ocasiones, el sistema osmorregulador y el excretor se combinan cuando los productos de desecho están disueltos en el agua que se elimina del cuerpo. Los platelmintos tienen un sistema de **protonerfidos** (Figura 14-9A) que puede utilizarse tanto para la excreción como para la osmorregulación. Aunque excretan cantidades pequeñas de amoníaco a través de los protonerfidos, la mayoría de los desechos metabólicos se eliminan por difusión a través de la pared del cuerpo.

Los **protonerfidos** de los platelmintos (órganos excretorios y osmorreguladores con su extremo interno cerrado) presentan **células flamígeras** (Figura 14-9A). La célula flamígera tiene forma de copa con un penacho de cilios que se extienden desde su cara interna. En algunos turbelarios y en todos los Neodermados los protonerfidos forman un **entramado**, esto es, el borde de la copa se continúa en expansiones en forma de dedo que se entrelazan con prolongaciones similares de una célula tubular. El espacio (hizo) encerrado por la célula tubular se continúa en conductos colectores que finalmente se abren al exterior mediante poros. El batido de los flagelos (que recuerda a una llama vacilante) impulsa el fluido hacia los conductos colectores y proporciona una presión negativa para extraer líquido a través de delicadas interconexiones del entramado. Generalmente la pared del conducto fuera de la célula flamígera posee pliegues o microvellosidades que probablemente actúan en la realización de ciertos iones o moléculas.

En las planarias, los conductos colectores se anastomosan en una red a lo largo de cada lado del animal (Figura 14-9) y pueden vaciarse a través de muchos nefridioporos. Se puede decir que este sistema es principalmente osmorregulador, ya que en los turbelarios marinos, que no tienen que expulsar un exceso de agua, está reducido o no existe.

Los protonerfidos de las células flamígeras están presentes también en los taxones parásitos. Los monogéneos generalmente tienen dos poros excretores que desembocan lateralmente. Los conductos colectores de los trematodos vacían en una vejiga que se abre al exterior por un poro terminal (Fig. 14-10). En los cestodos hay dos canales excretores principales a cada lado del cuerpo, que se extienden a lo largo de éste (Figura 14-22). Se unen en el último segmento (proglótide, p.303) para formar una vejiga excretora que desemboca en un poro terminal. Cuando el proglótide terminal se desprende, los dos canales desembocan por separado. Los desechos metabólicos se eliminan en gran parte por difusión a través de la pared del cuerpo.

### Sistema nervioso

El sistema nervioso más primitivo de los platelmintos se encuentra en algunos turbelarios, es un **plexo nervioso subepidérmico** parecido

al plexo nervioso de los cnidarios. Otros turbelarios tienen, además del plexo nervioso, de uno a cinco pares de **cordones nerviosos longitudinales** situados bajo la capa muscular. Los turbelarios más evolucionados tienden a tener un menor número de cordones. Las planarias de agua dulce tienen un par ventral (Figura 14-9B). El cerebro conectivo forman un modelo de tipo escalera de cuerda. El cerebro es una masa bulbosa de células ganglionares que surgen anteriormente desde el cordón nervioso ventral. Se pueden distinguir diversos tipos de neuronas: sensoriales, motoras y de asociación, lo que constituye un importante avance en la evolución del sistema nervioso.

### Órganos sensoriales

La locomoción activa en los turbelarios se ve favorecida no sólo por lacefalización del sistema nervioso, sino también por los avances en el desarrollo de los órganos de los sentidos. Los **ocelos**, manchas oculares sensibles a la luz, son comunes en los turbelarios (Figura 14-9A), los monogéneos y las larvas de los trematodos.

Las células táctiles y quimiorreceptoras son abundantes por el cuerpo, y en las planarias forman órganos definidos en las aurículas (lóbulos con aspecto de orejas a los lados de la cabeza). Algunos también tienen estatócitos para el equilibrio y reorceptores para apreciar la dirección de la corriente. Abundan los terminales sensoriales alrededor de la ventosa oral de los trematodos, del escólex (p. 303) de los cestodos y alrededor de los poros genitales en ambos grupos.

### Reproducción y regeneración

Muchos turbelarios se reproducen tanto asexualmente (por fisión) como sexualmente. Asexualmente, las planarias de agua dulce simplemente se construyen por detrás de la faringe y se separan en dos animales, cada uno de los cuales regenera las partes perdidas, es un sistema rápido para incrementar la población. La densidad de población reducida va seguida de un incremento en la tasa de división. En algunas formas en las que hay bipartición, los individuos no se separan enseguida, sino que permanecen unidos formando cadenas de zooides (Figura 14-11).

La considerable capacidad de regeneración de las planarias ha proporcionado un interesante sistema para estudios experimentales del desarrollo. Por ejemplo, una porción extraída de la mitad de una planaria puede regenerar una nueva cabeza y una nueva cola. No obstante, la porción mantiene su polaridad original: en el extremo anterior crece la cabeza y en el posterior la cola. Si se añade un extracto de la cabeza a un medio de cultivo que contenga animales decapitados, impedirá la regeneración de nuevas cabezas; esto sugiere que las sustancias de una región impedirán la regeneración de la misma región en otra parte del cuerpo.

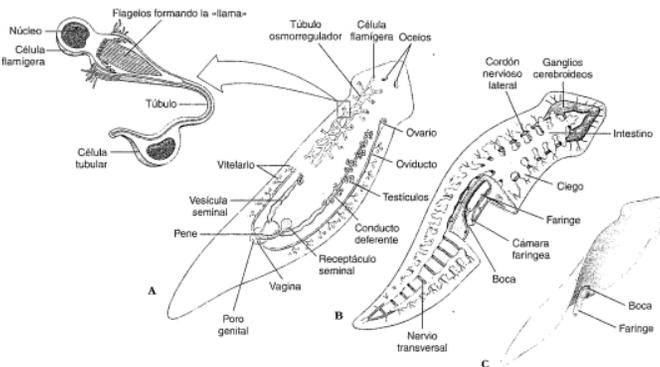


Figura 14-9

Estructura de una planaria. A, Sistemas reproductor y osmorregulador, mostrados en parte. El esquema de la izquierda corresponde a una célula flamígera. B, Diagrama del tubo digestivo y del sistema nervioso en escalera. Se muestra la faringe en posición de reposo. C, Faringe extendida a través de la boca ventral.

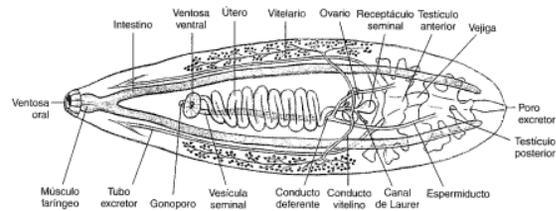


Figura 14-10

Estructura de la dueta del hígado del hombre, *Clonorchis sinensis*.

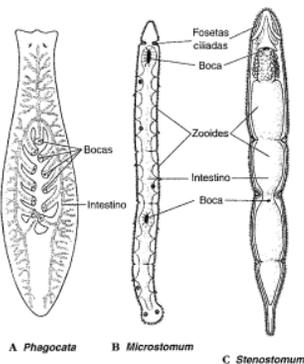


Figura 14-11

Algunos pequeños turbelarios de agua dulce. **A**, *Phagocata* tiene numerosas faringes. **B** y **C**, La división incompleta produce una serie de zooides que permanecen unidos durante algún tiempo.

Los trematodos se reproducen asexualmente en los caracoles, sus hospedadores intermediarios. Los detalles de sus asombrosos ciclos vitales se describen en la p. 298. Algunos cestodos juveniles presentan reproducción asexual por gemación, hospedadores produciendo cientos, o en algunos casos, miles de descendientes (p. 306).

Casi todos los turbelarios son monoicos (hermafroditas) pero practican la fecundación cruzada. En algunos turbelarios el vitelo para nutrir a los embriones en desarrollo está contenido en la propia célula huevo (**endolecito**), y la embriogénesis muestra la segmentación espiral típica de los protostomos (p. 169). La posesión de huevos endolecitos se considera un carácter ancestral en los platelmintos. Otros grupos de turbelarios más los trematodos, monogéneos y cestodos, comparten una condición derivada en la que los gametos femeninos contienen poco o nada de vitelo, y éste es proporcionado por células procedentes de órganos denominados **vitelarios**. Las células vitelinas son conducidas hasta la unión con el **oviducto** por medio de **viteloductos** (Figuras 14-9 y 14-10). Por lo general, un determinado número de células vitelinas rodea al zigoto dentro de la cáscara del huevo; el desarrollo es así **ectolecito**. La segmentación se ve afectada de tal manera que no se puede distinguir un modelo de segmentación espiral. El conjunto formado por las células vitelinas y el zigoto, rodeado por la cáscara del huevo, se desplaza por el útero y finalmente es liberado a través de un poro genital común o de un poro uterino independiente (Figura 14-10).

El acceso al vitelo en los huevos endolecitos es problemático para el embrión en desarrollo, pero las capas epidérmicas más externas de algunos embriones proliferan hacia el exterior rodeando el vitelo. A medida que durante el desarrollo se desprende la capa epidérmica más externa, las sucesivas capas internas van rodeando y consumiéndose el vitelo. Se ha propuesto la hipótesis de que el

desprendimiento de las capas epidérmicas para permitir el consumo de vitelo en los turbelarios ectolecitos constituye la base evolutiva de la eliminación de las capas epidérmicas larvares a medida que se forma el tegumento sincital.

Los órganos reproductores masculinos presentan uno, dos o más **testículos** conectados a **vasos eferentes** que se unen para formar un único **vaso deferente**. Éste generalmente conduce a una **vesícula seminal** y de aquí a un **pene** semejante a una papila, o a un órgano copulador extensible denominado **círculo**.

Durante la época de reproducción, los turbelarios desarrollan tanto órganos masculinos como femeninos, que generalmente desembocan en un poro genital común (Figura 14-9A). Después de la cópula, uno o más huevos fecundados y algunas células con vitelo se encierran en un pequeño capullo. Los capullos se fijan mediante pequeños pedúnculos a la cara inferior de piedras o plantas. Los embriones emergen como jóvenes que parecen adultos maduros. En algunas formas marinas, a partir del embrión se desarrolla una larva cilada que nada libremente y es muy similar a la larva trocófora de otros miembros de los Lofotrocozoos.

Los monogéneos emergen como larvas nadadoras que se fijan al hospedador siguiente y se desarrollan como individuos jóvenes. Las larvas de los trematodos emergen del huevo como larvas ciladas que penetran en un hospedador intermediario, un caracol; o bien pueden eclosionar solamente después de ser ingeridas por el caracol. La mayoría de los cestodos sólo eclosionan después de ser consumidos por un hospedador intermediario. Muchos animales sirven como hospedadores intermediarios, y según las especies de cestodos, se requieren uno o más hospedadores intermediarios específicos para poder completar el ciclo vital.

## Clase Turbellarios

La mayoría de los turbelarios son gusanos de vida libre con una longitud compendida entre 5 mm, o menos, y 50 cm. Pueden encontrarse bajo objetos tanto en hábitat marinos como terrestres y dulcecicuales. En los Estados Unidos hay alrededor de seis especies de turbelarios terrestres. La boca se encuentra en el lado ventral y conduce a una cavidad digestiva, a menudo a través de una faringe. Con frecuencia se distingue a los turbelarios basándose en la forma del digestivo (presente o ausente; simple o ramificado; patrón de ramificación) y de la faringe (simple; plegada; bulbosa). Excepto para el orden Polidáctidos (*Gr. poly*, muchos, + *daílos*, rama) los turbelarios con huevos endolecitos tienen un digestivo sencillo, o no lo tienen, y la faringe es simple. En unos pocos turbelarios existe una faringe reconocible. Los polidáctidos tienen una faringe plegada y el digestivo con muchas ramas (Figura 14-12). Incluyen a muchas formas marinas de tamaño variable a grande (desde 3 mm hasta más de 40 mm) (Figura 14-13), y la gran ramificación del intestino está correlacionada con el tamaño. Los miembros del orden Tricladidos (*Gr. tres*, tres, + *daílos*, rama), que son ectolecitos e incluyen a las planarias de agua dulce, tienen un intestino de tres ramas (Figura 14-12).

La mayoría son formas reproductoras para lo que combinan los movimientos ciliares y musculares. Las planarias muy pequeñas se mueven mediante cilios. Otras lo hacen por deslizamiento, con la cabeza ligeramente levantada sobre una yema mucosa secretada por las glándulas adhésivas marginales. El batido de los cilios epidérmicos arrastra al animal a través de la yema mucosa, mientras que se puede ver cómo pasan desde la cabeza hacia atrás ondas musculares rítmicas. Los grandes polidáctidos y los turbelarios terrestres se arrastran mediante ondulaciones musculares, de un modo semejante al de los caracoles.

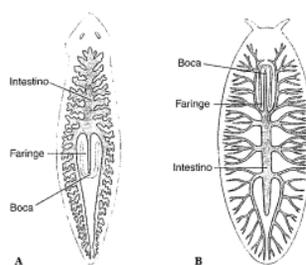


Figura 14-12

Esquema del tubo digestivo en dos órdenes de turbelarios. **A**, Tricladidos. **B**, Polidáctidos.

## Clase Trematodos

Todos los trematodos son duelas parásitas y, cuando son adultos, casi todos se encuentran como endoparásitos de vertebrados. Tienen fundamentalmente forma de hoja con una o más ventosas pero carecen del opisthaptor presente en las duelas monogéneas (p. 303). Algunas adaptaciones estructurales al parasitismo son evidentes: diversas glándulas de penetración o glándulas que producen el material del quiste; órganos de fijación como ventosas o ganchos y una capacidad reproductora incrementada. Por otra parte, los trematodos comparten varias características con los turbelarios ectolecitos, como un tubo digestivo bien desarrollado, aunque con la boca en el extremo anterior, o cefálico, y sistemas reproductor, excretor y nervioso similares, así como una musculatura y un parénquima que solo están modificados ligeramente en comparación con los turbelarios. Los órganos de los sentidos están poco desarrollados.

De las subclases de los Trematodos, los de los Aspidogastros es la menos conocida. La mayoría de los parásitos de este grupo tienen un único hospedador, generalmente un molusco. Si hay un segundo hospedador, generalmente es un pez o una tortuga. La subclase de los Digéneos (*Gr. díis*, doble, + *gamos*, raza) es la más grande y mejor conocida, con muchas especies de importancia médica y económica.

### Subclase Digéneos

Con raras excepciones, los trematodos digéneos tienen un ciclo vital complejo, siendo el primer hospedador (**intermediario**) un molusco, y el hospedador **definitivo** (en el que tiene lugar la reproducción sexual, a veces denominado **último** hospedador u hospedador final), un vertebrado. En algunas especies interviene un segundo hospedador intermediario, incluso a veces un tercero. El grupo se ha diversificado ampliamente y sus miembros parasitan a casi todos los tipos de vertebrados. Los digéneos viven, según las especies, en una gran variedad de localizaciones en su hospedador: todo el tubo digestivo, el sistema circulatorio, y los tractos respiratorio, urinario y reproductor.

Uno de los fenómenos biológicos más asombrosos del mundo es el ciclo vital de los digéneos. Aunque los ciclos de las diferentes especies varían mucho en sus detalles, un ejemplo típico incluiría los



Figura 14-13

*Pseudoberoas hancockanus*, un turbelario marino polidáctido. Los polidáctidos marinos son a menudo grandes y de colores vistosos. También aparecen en la fotografía los polipos naranjos de *Tubastrea aurea*, un coral hermatípico, y *Aequidium crinitum*, un tunicado colonial (Capítulo 23) que tiene un aspecto cartilaginoso.

siguientes estados: adulto, huevo (embrión encapsulado), miracidio, esporocisto, redia, cercaria y metacercaria (Figura 14-14). El huevo encapsulado o larva, pasa generalmente del hospedador definitivo a sus heces y debe alcanzar el agua para su desarrollo posterior. En ella, eclosiona dando lugar a una larva cilada de vida libre, el **miracidio**, que penetra en los tejidos de un caracol, donde se transforma en un **esporocisto**. El esporocisto se reproduce asexualmente para producir más esporocistos o cierto número de **redias**. Éstas, a su vez, se reproducen asexualmente para formar más redias o para producir **cercarias**. De esa forma, un único huevo puede dar lugar a un enorme número de descendientes. La cercaria emerge del caracol y puede tanto penetrar en el hospedador definitivo (por ejemplo, la duela de la sangre *Schistosoma mansoni*), o penetrar en un segundo hospedador intermediario (por ejemplo, la duela del pulmón *Paragonimus westermani*), o se encuentra en la vegetación u otros objetos para convertirse en **metacercaria**, que esencialmente son las duelas juveniles. Cuando el hospedador definitivo come una metacercaria, el joven mira a lugar donde se produce la infección final y se desarrolla el adulto.

Algunos de los parásitos humanos y de los animales domésticos más importantes pertenecen a los Digéneos (Tabla 14-1). El primer ciclo vital digenético investigado fue el de *Fasciola hepatica* (*F. fasciola*, pequeño haz, banda), que causa «putrefacción del hígado» en ovejas y otros rumiantes. El adulto de la duela vive en los canalículos biliaricos del hígado y sus huevos pasan a las heces. Después de la eclosión, el miracidio penetra en un caracol y se transforma en esporocisto. Hay dos generaciones de redias, y la cercaria se enjasta en la vegetación. Cuando las ovejas u otros rumiantes (y a veces el hombre) comen la vegetación infestada, las metacercarias se desmenuzan y crecen, dando lugar a duelas jóvenes.

***Clonorchis sinensis*: duela del hígado del hombre.** *Clonorchis* (*Gr. clon*, rama, + *orchis*, testículos) es la duela más importante del hígado del hombre, y es común en muchas regiones del Oriente, especialmente en China, sur de Asia y Japón. Con frecuencia también infecta gatos, perros y cerdos.

## Clasificación del filo Platemintzo

**Clase Turbellarios** (l. *turbellae* [pl.], agitación, movimiento, + *aria*, como o relacionado con): **las planarias**. En general, formas de vida libre con cuerpos aplanados y blandos; cubiertas de epidermis ciliada que contiene células secretoras y corpúsculos con forma de varilla (rabdites); boca generalmente en la superficie ventral, a veces cerca del centro del cuerpo, sin cavidad del cuerpo excepto lagunas intercelulares en el parénquima; la mayoría hermafroditas, pero algunos tienen división asexual. Un taxón parafilético en espera de revisión.

Ejemplos: *Dugesia* (planaria), *Micrasteron*, *Planocera*.

**Clase Trematodos** (Gr. *trematodes*, con agujeros, + *eidés*, forma): **las duelas digenéticas**. Cuerpo cubierto por un tegumento sincitial sin cilios; con forma de hoja o cilindrada; con ventosas oral y ventral, generalmente sin ganchos, tubo digestivo en general con dos ramas; la mayoría monoicos; desarrollo indirecto, el primer hospedador es un molusco, el último hospedador en general es un vertebrado; parásitos en todas las clases de vertebrados. Ejemplos: *Rasciola*, *Chionorchis*, *Schistosoma*.

**Clase Monogénicos** (Gr. *monó*, uno, + *géné*, origen, nacimiento): **las duelas monogénicas**. Cuerpo de los adultos cubierto por un tegumento sincitial sin cilios, en general, en forma de hoja o cilindrada; órgano posterior de fijación con ganchos, ventosas o garras, generalmente en combinación; monoicos; desarrollo directo, con un único hospedador normalmente con una larva cilíada de vida libre; todos parásitos; la mayoría en la piel o en las branquias de peces. Ejemplos: *Doctylogyrus*, *Polystoma*, *Gyrodactylus*.

**Clase Cestodos** (Gr. *cestis*, cinta/rón, + *eidés*, forma): **las tenías**. Cuerpo cubierto por un tegumento sincitial no cilíado; forma general del cuerpo acortado; esclotes con ventosas o ganchos, a veces ambos, para la fijación; cuerpo generalmente dividido en series de proglótides, sin órganos adhesivos; en general monoicos; larvas con ganchos; parásitos del tubo digestivo de todos los vertebrados, desarrollo indirecto con dos o más hospedadores; el primer hospedador puede ser vertebrado o invertebrado. Ejemplos: *Diplobothrium*, *Hymenolepis*, *Taenia*.

**Estructura.** Estos gusanos varían entre 10 y 20 mm de longitud (Figura 14-10). Su estructura es en casi todo la típica de muchos trematodos. Tienen una **ventosa oral** y una **ventosa ventral**. El **digestivo** consta de faringe, un esfíngulo muscular y dos ciegos intestinales largos sin ramificar. El **sistema excretor** está formado por dos túbulos procelofrónicos, con ramificaciones provistas de células flangeadas. Los dos túbulos se unen para formar una vejiga mediana que desemboca al exterior. El sistema nervioso, como el de otros platelmintos, está compuesto por dos ganglios cerebroides conectados a cordones longitudinales que tienen conexiones transversales.

Como es común en las duelas, casi el 80% del cuerpo está dedicado al aparato reproductor. El **sistema reproductor** es hermafroditas y complejo. Está compuesto por dos **testículos** ramificados que se unen para formar un **vaso deferente**, éste se ensancha en una **vesícula seminal**. La vesícula seminal conduce a un **conducto eyaculador** que termina en la abertura genital. El sistema femenino contiene un ovario ramificado con un corto **oviducto**, al que se unen los conductos del **receptáculo seminal**, el **vitelario** y el **oviposito**. El oviposito está rodeado de una masa glandular, la **glándula de Mehlis**, de función desconocida, desde la que sale hacia el poro genital un **lítero** muy plegado. La fecundación cruzada entre los individuos es común,

y el esperma se almacena en el receptáculo seminal. Cuando se libera un óvulo desde el ovario, se une con un espermatozoide y un grupo de células vitelinas y es fecundado. Las células vitelinas liberan un material proteico que se estabiliza por una reacción química y forma la cáscara del huevo, se le añaden las secreciones de las glándulas de Mehlis, y el huevo pasa al útero.

**Ciclo vital.** El hábitat normal de los adultos son los conductos hepáticos humanos y de otros mamíferos que se alimentan de peces (Figura 14-14). Los huevos, que contienen un miracidio cada uno, se vierten al agua con las heces, pero no eclosionan hasta que no han sido ingeridos por un caracol *Parafossarulus* u o género afines. Los huevos, no obstante, pueden vivir durante algunas semanas en el agua. En el caracol, el miracidio penetra en los tejidos y se transforma en el esporocisto (una estructura en forma de bolsa con células germinales embrionarias), que produce una generación de redías. La redia es alargada, con un tubo digestivo, un sistema nervioso, un sistema excretor y muchas células germinales en fase de desarrollo. La redia pasa al hígado del caracol, donde las células germinales continúan su desarrollo y producen cercarias con forma de renacuajo. Estos dos estados asexuales en el hospedador intermediario pertenecen a un único miracidio que ha dado lugar a unas 250 000 cercarias infectivas.

La cercaria escapa al agua, nada hasta que se encuentra con un pez de la familia Ciprinidos, y entonces perfora bajo las escamas hasta llegar al músculo. Aquí las cercarias piden sus colas y se enquistan como metacercarias. Si un mamífero come pescado infectado, crudo o poco cocinado, el quiste de la metacercaria se disuelve en el intestino y la ceca joven migra por el conducto biliar, donde se transforma en adulto. Aquí las duelas pueden vivir entre 15 y 30 años.

El efecto de las duelas en el hombre depende principalmente de la extensión de la infestación, que origina dolores abdominales y otros síntomas. Si la infección es intensa, puede causar una grave cirrosis del hígado y conducir a la muerte del paciente. Los casos se diagnostican a través del examen de las heces. La desintoxicación de los caracoles portadores es de los estados larvarios es un buen método de control. Sin embargo, el método más simple para impedir la infección es asegurarse de cocinar suficientemente el pescado.

**Schistosoma: duelas de la sangre.** El esquistosomiasis, infección por duelas de la sangre del género *Schistosoma* (Gr. *schistos*, dividido, + *soma*, cuerpo), se distingue como una de las principales enfermedades infecciosas del mundo, con 200 millones de personas afectadas. La enfermedad se ha difundido extensamente en gran parte de África y parte de Sudamérica, el Pacífico, China Meridional y Sudeste Oriente. El antiguo nombre genérico es *Bilharzia* (de Theodor Bilharz, parásitólogo alemán que descubrió *Schistosoma haematobium*) y la infección fue llamada bilharziasis, un nombre utilizado todavía en muchos sitios.

Las duelas de la sangre difieren de muchas otras duelas en que son dioicas, y tienen dos ramas del tubo digestivo unidas en un único tubo en la parte posterior del cuerpo. El macho es ancho y macizo, con un surco ventral largo por detrás de la ventosa ventral, el **canal ginecóforo**. Éste rodea a la hembra, larga y delgada (Figura 14-15).

Tres especies son responsables de la mayor parte de las esquistosomiasis en el hombre: *Schistosoma mansoni*, que originalmente vive en los vasos que irrigan el intestino grueso; *S. japonicum*, que se encuentra frecuentemente en los capilares del intestino delgado; y *S. haematobium*, que vive en los capilares de la vejiga urinaria. *S. mansoni* es común en zonas de África, Brasil, norte de Sudamérica y las

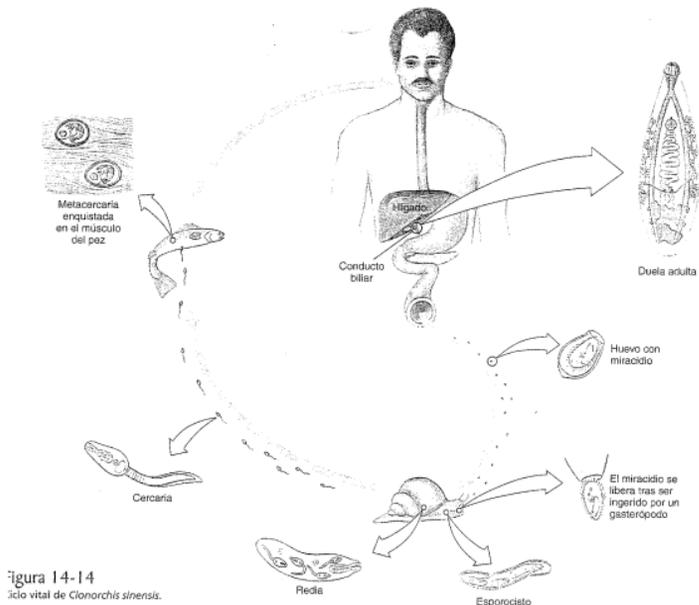
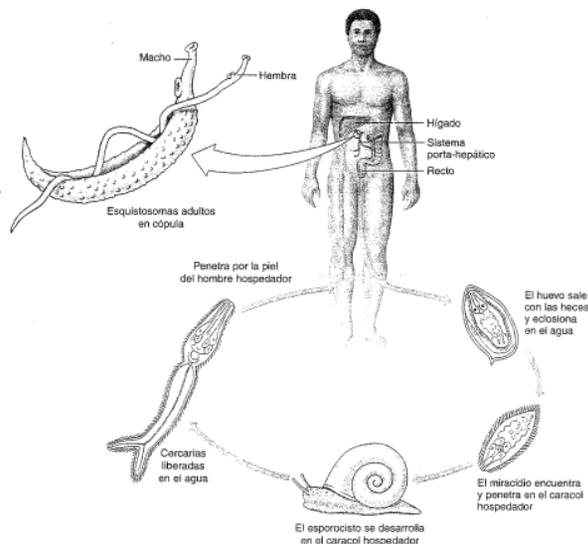


Figura 14-14  
Ciclo vital de *Clonorchis sinensis*.

TABLA 14-1	
Ejemplos de duelas que parasitan al hombre	
Nombres comunes y científicos	Medios de infestación; distribución y incidencia en el hombre
Duelas de la sangre ( <i>Schistosoma</i> spp.) hay tres especies predominantes, existen otras.	La cercaria del agua penetra en la piel; 200 millones de personas infestadas por una o más especies
<i>S. mansoni</i>	África, América Central y América del Sur
<i>S. haematobium</i>	África
<i>S. japonicum</i>	Asia oriental
Duelas del hígado ( <i>Chionorchis sinensis</i> )	Al comer metacercarias en pescado crudo; unos 30 millones de casos en Asia Oriental.
Duelas del pulmón ( <i>Paragonimus</i> spp.), siete especies, la de mayor incidencia es <i>P. westermani</i>	Al comer metacercarias en caracoles dulcícolas crudos; Asia y Oceanía; África Subsahariana América Central y América del Sur; varios millones de casos en Asia.
Duela intestinal ( <i>Fasciolopsis buski</i> )	Al comer metacercarias en la vegetación acuática; 10 millones de casos en Asia Oriental.
Duela del hígado de la oveja ( <i>Fasciola hepatica</i> )	Al comer metacercarias en la vegetación acuática; amplia incidencia en la oveja y el ganado vacuno; ocasionalmente en el hombre.

## Figura 14-15

A. Macho y hembra adultos de *Schistosoma japonicum* en cópula. El macho tiene un canal ginecóforo alargado que rodea a la hembra. En general, el hombre es el hospedador del parásito adulto, principalmente en África, aunque también aparece en Sudamérica y en alguna otra parte. El hombre se infecta cuando se baña en aguas infestadas de cercarias. B. Ciclo vital de *Schistosoma mansoni*.



Indias Occidentales; los principales hospedadores intermedios son los caracoles del género *Biomphalaria*. *S. haematobium* está extendido predominantemente en África, y utiliza caracoles de los géneros *Bulinus* y *Physopsis* como principales hospedadores intermedios. *S. japonicum* está confinado al Extremo Oriente y sus larvas se hospedan en algunas de las especies del género *Oncomelania*.

Desgraciadamente, algunos proyectos que intentan elevar el nivel de vida en algunos países tropicales, como el de la Gran Presa de Aswan en Egipto, han incrementado el predominio de la esquistosomiasis al crear más hábitat para el caracol hospedador intermedio. Antes de que fuera construida la presa, las 500 millas del río Nilo entre Aswan y El Cairo estaban sujetas a inundaciones anuales; la alternancia de inundaciones y sequías mataba muchos caracoles. Cuatro años después de que se terminara la presa, el predominio de la esquistosomiasis se había incrementado siete veces a lo largo de este tramo de río. El predominio en los pescadores de alrededor del lago por encima de la presa aumentó desde un nivel muy bajo a un 76%.

El modelo de ciclo vital de las duelas de la sangre es similar en todas las especies. Los huevos se expulsan con las heces o con la orina

humana; si llegan al agua, eclosan produciendo miracidios cilados, que deben encontrar en pocas horas al tipo requerido de caracol para sobrevivir. En el caracol se transforman en esporocistos, que producen otra generación de esporocistos. Estos últimos originan directamente las cercarias, sin formación de reatas. Las cercarias salen del caracol y nadan hasta que entran en contacto con la piel desnuda del hombre; penetran en ella perdiendo sus colas en el proceso, y alcanzan un vaso sanguíneo por el que entran al torrente circulatorio. No existe estado de metacercaria. Los esquistosomas jóvenes se dirigen a los vasos sanguíneos del sistema porta hepático y pasan un período de desarrollo en el hígado antes de migrar a sus localizaciones características. Conforme la hembra adulta libera los huevos, son empujados de algún modo a través de los capilares del intestino o de la vejiga; se expulsan con las heces o la orina, según las especies. Muchos huevos no siguen este difícil camino, y son arrastrados por el flujo sanguíneo desde el hígado a otras áreas, donde se convierten en centros de inflamación y de reacciones tisulares (véase la Figura 35-7).

Los huevos de los parásitos producen los principales efectos de la esquistosomiasis. En *Schistosoma mansoni* y *S. japonicum* los huevos producen ulceración y abscesos en la pared intestinal, así como diarrea hemorrágica y dolor abdominal. De forma similar, *S. haematobium* produce ulceración de la pared de la vejiga,

con hematuria y micciones dolorosas. Los huevos, arrastrados al hígado o a otros lugares, causan síntomas asociados con los órganos donde se alojan. Cuando permanecen retenidos en el lecho capilar del hígado, impiden la circulación y producen cirrosis, una reacción fibrilar que interfiere con la función hepática (Figura 14-16). De las tres especies, *S. haematobium* es considerada como la menos grave y *S. japonicum* como la más peligrosa. El pronóstico es difícil en las infecciones graves por *S. japonicum* sin tratamiento precoz.

El mejor control se efectúa educando a la población para eliminar sus deposiciones higiénicamente, un problema difícil para la gente pobre que habita en condiciones primitivas o insalubres.

El mejor control de la esquistosomiasis es el tratamiento adecuado de los desechos corporales, aunque se han propuesto otras estrategias que han tenido distinta fortuna: la quimioterapia, el control del vector y la vacuna. El desarrollo de esta última es objeto de muchas investigaciones, pero todavía no se dispone de una vacuna eficaz. El control de los vectores por gestión ambiental y por medios biológicos parece prometedor. El control biológico incluye la introducción de especies de caracoles, cangrejos y peces que se alimenten de los caracoles vectores. Sin embargo, el control biológico intentado para otras especies frecuentemente está lleno de impactos ambientales inesperados. En algunos casos, el control biológico ha proporcionado a largo plazo más problemas que las especies causantes sometidas a control. Muchos biólogos consideran tales introducciones como de riesgo extremo y opinan que deberían suprimirse.

**Esquistosomiasis de la piel (sarna del nadador).** Son varias las especies de esquistosomas que producen un sarpullido o dermatitis cuando sus cercarias penetran en un hospedador en el que son incapaces de continuar su desarrollo. Las cercarias de varios géneros cuyos hospedadores normales son pájaros norteamericanos causan dermatitis en los bañistas de los lagos del norte; la gravedad del sarpullido aumenta con el número creciente de contactos con los organismos, o sensibilización.

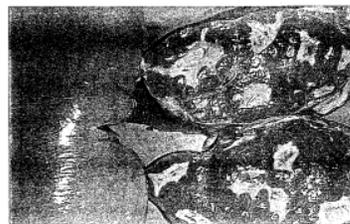


Figura 14-16

Corte superficial de un hígado en el que se ven algunos casos de fibrosis. El paciente tenía 27 años y murió de hematemias (vomitando sangre) asociada con inflamación del hígado y del bazo. En la autopsia aparecieron alrededor de 180 parejas adultas de *Schistosoma mansoni*. Cortada de A.W. Cheever/From H. Zaiman, A Pictorial Presentation of Parasites.

Después de la penetración, las cercarias se fijan y mueren por los mecanismos inmunitarios del hospedador, y liberan sustancias alérgicas que producen la dermatitis. La situación es así una molestia que una seria amenaza contra la salud, pero podría representar pérdidas económicas a las personas que dependen de los negocios turísticos de alrededor de los lagos infestados.

**Paragonimus: duela del pulmón.** Se conocen varias especies de *Paragonimus* (*Gc. para.* cerca de, + *gonimus*, generata), una duela que vive en el pulmón de diversos mamíferos hospedadores. *Paragonimus westermani* (Figura 14-17), encontrada en Oriente, sudoeste del Pacífico y algunas partes de Sudamérica, parasita un cierto número de carnívoros silvestres, hombres, cerdos, y roedores. Sus huevos son expulsados en el esputo al toser, tragados y eliminados con las heces. Los zigotos se desarrollan en el agua y el miracidio penetra en un caracol hospedador. Dentro del caracol, los miracidios dan lugar a los esporocistos, que a su vez darán lugar a las reatas. Las cercarias abandonan las reatas y luego son expulsadas en el agua o ingeridas directamente por los cangrejos de agua dulce que hacen presa de los caracoles infectados. La metacercaria se encuentra en cangrejos dulcícolas, y la infestación se adquiere al ingerir cangrejos crudos o poco cocinados. La infección produce síntomas respiratorios, con dificultades respiratorias y tos crónica. Los casos mortales son corrientes. Una especie muy cercana, *P. hellicotti*, se encuentra en el visón y en animales similares de Norteamérica, pero sólo se ha registrado un caso en el hombre. Su metacercaria se encuentra en los cangrejos de río.

**Otros trematodos.** *Fasciolopsis buski* (*L. fasciola*, pequeño huz, + *opsis*, apariencia) parasita el intestino del hombre y del cerdo en la India y en China. Los estados larvarios aparecen en varias especies de caracoles planorbios, y la cercaria se enguista en las castañas de agua, una vegetación acuática ingerida cruda por hombres y cerdos.

*Leucochloridium* se caracteriza por sus notables esporocistos. Los caracoles (*Succinea*) ingieren vegetación infestada con huevos pro-

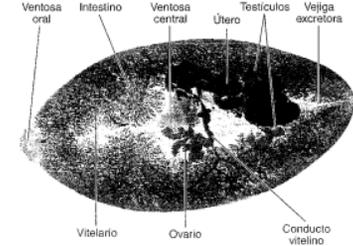


Figura 14-17

La duela del pulmón *Paragonimus westermani*. Los adultos alcanzan los 2 cm de longitud. Los huevos que se descartan con el esputo o las heces eclosan produciendo miracidios de vida libre que penetran en los caracoles. Las cercarias entran desde los caracoles a los cangrejos de agua dulce y se enguistan en los tejidos blandos. El hombre se infecta comiendo cangrejos mal cocinados o bebiendo agua que contenga larvas liberadas de los cangrejos muertos.

cedentes de excrementos de pájaros. Los esporocistos se agrandan y se ramifican, y la cercaria se enquista dentro del esporocisto. El esporocisto se introduce en la cabeza y en los tentáculos del caracol, que se vuelven claramente rayados con bandas naranjas y verdes, y laten a intervalos frecuentes. Los pájaros son atraídos por los tentáculos agrandados, ingieren los caracoles, y así se completa el ciclo vital.

### Clase Monogeneos

Las duelas monogénicas se han considerado por tradición como un orden de los Trematodos, pero los datos moleculares y morfológicos confirman que presentan suficientes diferencias como para ser clasificados aparte. El análisis cladista las sitúa próximas a los cestodos y algunos autores argumentan que cestodos y duelas monogénicas son taxones hermanos, ambos poseen órganos de sujeción posteriores, con ganchos. Son todas parásitas, principalmente de banquetas y superficies externas de los peces. Una pocas se encuentran en las veigas unitarias de ranas y tortugas, y se ha citado una en el ojo de un hipopótamo. Aunque los monogeneos están muy extendidos y son comunes, parece que causan poco daño a sus hospedadores en condiciones naturales. No obstante, como otros numerosos organismos patógenos de peces, se convierten en una seria amenaza cuando sus hospedadores están amontonados, como por ejemplo en una piscifactoría.

Los ciclos vitales de los monogeneos son directos, con un único hospedador. De los huevos eclosiona una larva ciliada, el **oncomiracidio**, que se fija al hospedador. El oncomiracidio lleva unos ganchos en

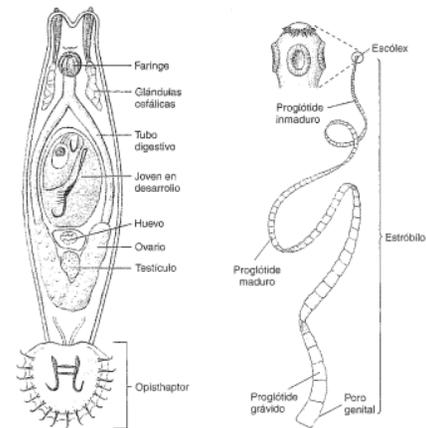


Figura 14-18

Vista ventral de una duela monogénica, *Gyrodactylus cylindroformis*.

su parte posterior que en muchas especies se transforman en un gran órgano fijador posterior (**opisthaptor**) del adulto (Figura 14-18). Dado que el monogeneo debe adherirse al hospedador y resistir la fuerza del agua que fluye sobre las agallas o la piel, la radiación adaptativa ha producido una amplia colección de opisthaptores en diferentes especies. Los opisthaptores pueden llevar ganchos grandes y pequeños, ventosas y grasas, que con frecuencia se combinan entre sí.

### Clase Cestodos

Los cestodos, o tenias, difieren en muchos aspectos de las clases precedentes. Generalmente tienen cuerpos largos y planos compuestos de un **escólex**, para la sujeción al hospedador, seguido por una serie lineal de juegos de órganos reproductores o **proglótidos** (Figura 14-9). El escólex está provisto de ventosas u órganos parecidos a ventosas y, frecuentemente, con ganchos o tentáculos espinosos (Figura 14-19) y está limitado, por lo general, en sus extremos anterior y posterior por zonas de musculatura débil, marcadas externamente por surcos. Las tenias carecen por completo de tubo digestivo, pero tienen músculos bien desarrollados y sus sistemas excretor y nervioso son en cierto modo similares a los de otros platelmintos. No hay órganos especiales, pero tienen terminaciones sensoriales en el tegumento que son cilios modificados (Figura 14-20).

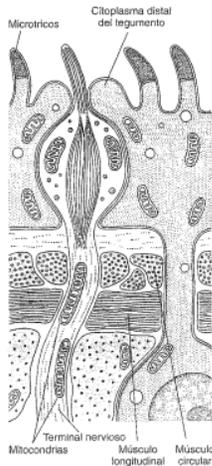


Figura 14-20

Esquema de una sección longitudinal a través de una terminación sensorial del tegumento de *Echinococcus granulosus*.

Como en los Monogeneos y los Trematodos, no hay cilios móviles externos en el adulto, y el tegumento tiene una citoplasma distal con cuerpos celulares hundidos debajo de la capa muscular superficial (Figura 14-20). No obstante, en contraste con los monogeneos y los trematodos toda su superficie está cubierta por pequeños salientes semejantes a las microvelosidades del intestino delgado de los vertebrados (p. 48). Estos **microtrios** aumentan mucho la superficie del tegumento y son una adaptación vital del cestodo, ya que deben absorber todos los nutrientes a través del tegumento.

La subclase Eucestodos comprende la gran mayoría de especies en la clase. La parte principal del cuerpo, la cadena de proglótidos, se denomina **estrobilo** (Figura 14-19). Generalmente hay una zona **germinativa**, justo por detrás del escólex, donde se forman nuevos proglótidos. Conforme se diferencian éstos en la parte anterior, cada proglótido individual se desplaza posteriormente en el estrobilo, y sus gónadas maduran.

A diferencia del resto de los platelmintos, muchos cestodos pueden autofecundarse, aunque la norma general sea la mutua fecundación cruzada cuando haya parejas disponibles. Cada proglótido contiene un sistema reproductor masculino y otro femenino completos, y durante la fecundación cruzada, el esperma de cada estrobilo es transferido al otro. Sin embargo, se sabe que muchas tenias se doblan sobre sí mismas de manera que dos proglótidos del mismo individuo puedan fecundarse entre sí. El embrión, que tiene cáscara, se forma en el útero del proglótido y, o bien es expulsado a través del poro uterino, o bien el proglótido completo se separa del animal en zonas entre proglótidos donde la musculatura es más débil.

El cuerpo de las tenias es extraño por la ausencia de muchas características típicas. No tienen cabeza y el escólex, utilizado para la fijación, es un resto de la parte posterior del cuerpo primitivo. Por ello, los Cestodos y los Monogeneos comparten un órgano de fijación posterior con ganchos. También son desecables: la ausencia de tubo digestivo y la absorción de nutrientes a través del tegumento que ya se han mencionado.

Algunos zoológicos han sostenido que la formación de los proglótidos de los cestodos representa la verdadera segmentación (metameria), pero en este libro no seguimos ese punto de vista. La segmentación de los cestodos se considera mejor como una réplica de los órganos sexuales que incrementa la capacidad reproductora, y no está relacionada con la metameria encontrada en los Anélidos, los Artrópodos y los Cordados (pp. 190 y 381).

Los parasitólogos conocen más de 1000 especies de cestodos que infestan a casi todas las especies de vertebrados. Con raras excepcio-

nes, los cestodos requieren al menos dos hospedadores, y el adulto es un parásito del tubo digestivo de los vertebrados. Con frecuencia uno de los hospedadores intermedios es un invertebrado. En conjunto, estos animales son capaces de infectar a la mayoría de las especies de vertebrados. Normalmente, los adultos causan poco perjuicio a sus hospedadores. Los cestodos más comunes encontrados en el hombre se citan en la Tabla 14-2. A continuación se describen de forma más detallada los ciclos de vida de varias especies comunes.

### UN PRODIGIO SIN TUBO DIGESTIVO

Aunque carecen del fuerte esqueleto

que asociamos con la mayoría de los grandes organismos,

las tenias son muy largas

llegando a medir lo que su hospedador.

Monótonas secciones del cuerpo en una flexible producción lineal tienen conexiones nerviosas y excretoras

y los medios para combinarse sexualmente y para criar a una incontable descendencia.

Pero no tienen tubo digestivo

para hacer su propia digestión o vivir en libertad,

ni para saborear una comida de principio a fin.

Copyright © 1975 by John M. Burns. Reimpreso con autorización del autor de *BioGraffiti: A Natural Selection*, de John M. Burns. Publicado en rústica por W. W. Norton & Company, Inc., 1981.

### Taenia saginata: tenia de la vaca

**Estructura** *Taenia saginata* (Gr. *taima*, banda, cinta) se conoce como la tenia de la vaca, pero el estado adulto vive en el intestino del hombre. La forma juvenil se encuentra principalmente en el tejido intermuscular del ganado. El adulto maduro puede sobrepasar la longitud de 10 m. Su escólex tiene cuatro ventosas para fijarse a la pared intestinal, pero no ganchos. El escólex está conectado por un cuello corto con el estrobilo, que puede estar compuesto de un máximo de 2000 proglótidos. Los proglótidos grávidos, que llevan larvas infestantes provistas de cáscara (Figura 14-21), se desprenden y expulsan con las heces.

Cestodos comunes del hombre	
Nombres comunes y científicos	Medio de infección; incidencia en el hombre
Cestodo de la vaca ( <i>Taenia saginata</i> )	Al comer carne de vaca poco cocinada, la más común de todas las tenias del hombre.
Cestodo del cerdo ( <i>Taenia solium</i> )	Al comer cerdo poco cocinado; menos común que <i>T. saginata</i> .
Tenia de los peces ( <i>Diphyllobothrium latum</i> )	Al comer pescado crudo o mal cocinado, común en la región de los Grandes Lagos en Estados Unidos y en otras áreas del mundo donde se come pescado crudo.
Tenia del perro ( <i>Dipylidium caninum</i> )	Por hábitos no higiénicos de los niños, (los jóvenes en pulgas o piojos); frecuencia moderada.
Cestodo enano ( <i>Hymenolepis nana</i> )	Jóvenes en el estrobilo de la harina; común.
Tenia del quiste hidatídico ( <i>Echinococcus granulosus</i> )	Quiétes de los jóvenes en el hombre; infestación por contacto con los perros; común en cualquier sitio donde el hombre está en estrecha relación con perros y rumanes.
Tenia del quiste hidatídico multilocular ( <i>Echinococcus multilocularis</i> )	Infestación por contacto con zorros; menos común que el hidatídico unilocular.

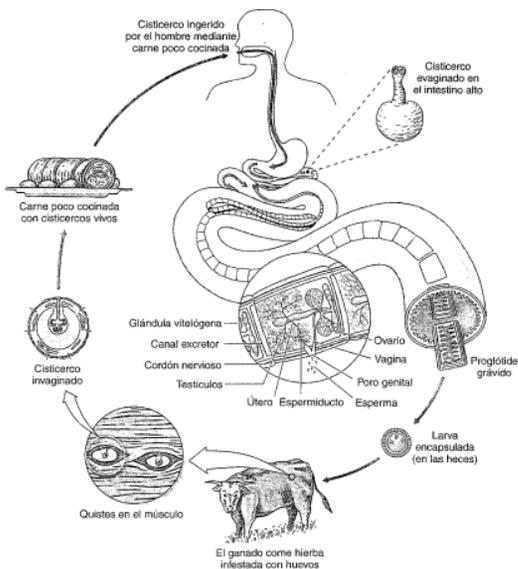


Figura 14-21

Ciclo vital de la tenia de la vaca, *Taenia saginata*. Los proglótilos maduros se desprenden del intestino humano, abandonan el cuerpo con las heces, y se esparcen por la hierba y se ingeridos por el ganado. Los huevos eclosionan en el intestino de la vaca, liberando oncosferas, que penetran en los músculos y se enquistan desarrollando una vesícula. El hombre come carne de vaca infestada poco cocinada y los cisticeros se liberan en el intestino, donde se fijan a sus paredes, forman un estrobilo y maduran.

Aunque los cestodos carecen de verdadero metamerismo, hay repetición de los sistemas reproductivo y excretor en cada proglótide. Los canales excretores del escólex se prolongan a lo largo de todo el cuerpo mediante un par de canales excretores dorsolaterales y otro par ventrolateral. Estos pares de canales están conectados por un canal transversal cerca del lado posterior de cada proglótide. Presentan dos **cordones nerviosos** longitudinales, que desde un **anillo nervioso** en el escólex, recorren posteriormente los proglótilos (Figura 14-22). Cada proglótide maduro contiene también músculos y parénquima, así como un juego completo de órganos masculinos y femeninos similares a los de los trematodos.

En este grupo de tenias, el vitelario es una **glándula vitelógena** única y compacta localizada justo por detrás de los ovarios. Cuando los proglótilos maduros se desprenden y son expulsados con las heces, generalmente alcanzan la vegetación cercana. Los proglótilos se rompen al secarse, y después los embriones se esparcen por el

suelo y la hierba, de donde pueden ser recogidos por el ganado que se alimenta de ella. El embrión puede permanecer viable en la hierba hasta cinco meses.

**Ciclo vital** (oncosferas) eclosionan al ser tragadas por el ganado y utilizan sus ganchos para perforar la pared intestinal y pasar a los vasos sanguíneos o linfáticos. Finalmente alcanzan la musculatura, donde se enquistan y transforman en **gusanos vesiculosos** (las formas juveniles se denominan **cisticercos**); aquí desarrollan un escólex invaginado pero permanecen quiescentes. Cuando un hospedador apropiado ingiere la carne infestada, la pared del quiste se disuelve, el escólex se evagina y se fija a la mucosa intestinal, empezando a desarrollarse nuevos proglótilos. Para que se forme un animal adulto se necesitan dos o tres semanas. Cuando una persona está infestada con uno de estos cestodos espulsa diariamente con las heces numerosos proglótilos maduros, aunque a veces salen al exterior desliziándose por el ano. El hombre se infesta comiendo carne asada, filetes y carnes a la parrilla poco cocinadas. Considerando que un 1% del ganado americano está infestado, que el 20% de todo el ganado sacrificado no es inspeccionado oficialmente, y que hasta en la carne inspeccionada, una cuarta parte de las infestaciones pasan inadvertidas, no resulta sorprendente que la infestación por tenias sea común. No obstante, puede evitarse cocinando bien la carne.

### Otros cestodos

#### *Taenia solium*: tenia del cerdo.

El adulto de *Taenia solium* (*Gr. taína*, banda, cinta) vive en el intestino delgado del hombre, mientras que los individuos jóvenes viven en la musculatura del cerdo. El escólex tiene ventosas y ganchos dispuestos en su extremo (Figura 14-19), el resto del ciclo vital de este cestodo es similar al de la tenia de la vaca, excepto en que el hombre se infesta comiendo cerdo poco cocinado.

*Taenia solium* se considera más peligrosa que *T. saginata*, ya que tanto el cisticero como el adulto pueden desarrollarse en el hombre. Si los huevos o los proglótilos son ingeridos accidentalmente por el hombre, los embriones liberados migran a algún órgano y forman cisticercos (Figura 14-23), condición a la que se denomina **taeniosis**. Los ojos o el cerebro constituyen lugares comunes de infestación, lo que produce ceguera, serios síntomas neurológicos o la muerte.

*Diphyllobothrium latum*: tenia de los peces. El adulto de *Diphyllobothrium latum* (*Gr. dis*, doble, + *phyllo*, hoja, + *bothrium*, agujero, zarpa) se encuentra en el intestino del

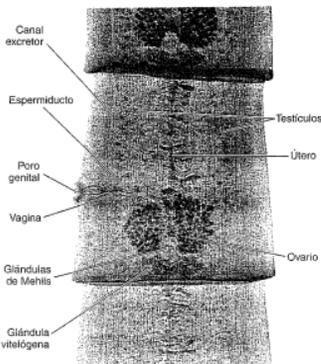


Figura 14-22

Microfotografía de un proglótide maduro de *Taenia pisiformis*, tenia del perro. También se muestran porciones de otros dos proglótilos.

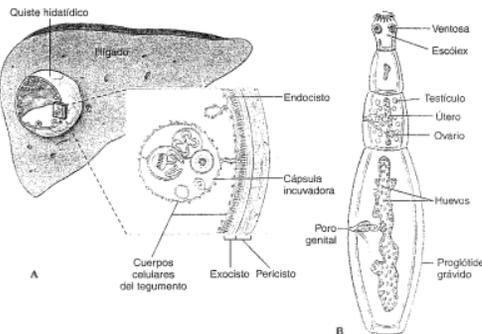


Figura 14-24

*Echinococcus granulosus*, tenia del perro, que puede ser peligrosa para el hombre. A, Quiste hidatídico completo encontrado en ganado bovino, ovejas, cerdos y, a veces, en el hombre; produce la enfermedad hidatídica o hidatidosis. El hombre adquiere la enfermedad por falta de higiene en su relación con perros. Cuando los huevos son ingeridos, las larvas liberadas se enquistan, por lo general en el hígado, los pulmones y otros órganos. Las cápsulas que contienen escólices se forman en la capa interna de cada quiste. El quiste crece desarrollando otros quistes con cápsulas. Pueden crecer durante años, hasta alcanzar el tamaño de una pelota de baloncesto, haciendo necesaria la cirugía. B, El adulto vive en el intestino del perro o de otro carnívoro.

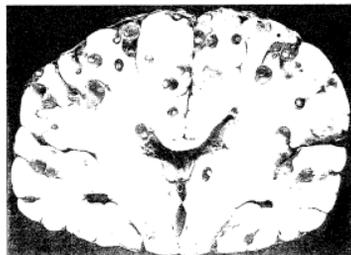


Figura 14-23

Sección transversal del cerebro de una persona que murió de cisticercosis cerebral, una infección por cisticercos de *Taenia solium*.

hombre, los perros, los gatos y otros mamíferos; los estados inmaduros aparecen en crustáceos y peces. Es el mayor de los cestodos que infestan al hombre, alcanzando hasta 20 metros de longitud. Las infestaciones por la tenia de los peces pueden producirse en cualquier lugar del mundo donde las personas coman pescado crudo; en los Estados Unidos las infestaciones son más comunes en la zona de los Grandes Lagos. En Finlandia puede causar una anemia grave, pero al parecer esto no ocurre en otras regiones.

#### *Echinococcus granulosus*: tenia del quiste hidatídico unilocular.

*Echinococcus granulosus* (*Gr. echinos*, erizo, + *bothos*, pepita) (Figura 14-24B), una tenia del perro, causa la hidatidosis en el hombre, una enfermedad grave de muchas partes del mundo. El gusano adulto se desarrolla en los cánchilos y los ejemplares jóvenes se encuentran en más de 40 especies de mamíferos, incluyendo el hombre, los monos, las ovejas, los renos y el ganado bovino. Así, en este caso, el hombre puede servir como último hospedador. El estado juvenil es un tipo especial de cisticero denominado **quiste hidatídico** (*Gr. hydatis*, vesícula acuosa). Su crecimiento es lento, pero puede hacerlo durante mucho tiempo, hasta 20 años, y alcanzar el tamaño de una pelota de baloncesto en un lugar no restringido como el hígado. Si el hidátide crece en un lugar crítico como el corazón o el sistema nervioso central, pueden aparecer síntomas graves en poco tiempo. El quiste principal mantiene una cámara simple o unilocular, pero en su interior

brotan nuevos quistes que contienen cada uno miles de escólicis. Cada escólic produce un individuo cuando sea ingerido por un ciánido. El único tratamiento es la extracción quirúrgica del hidátide.

## Filogenia y diversificación adaptativa de los Platelminintos

### Filogenia

Aunque parece claro que los Turbellarios son parafiléticos, por el momento mantenemos el grupo porque presentar una clasificación basada en una aplicación estricta del cladismo requeriría introducir taxones y caracteres que quedan fuera del alcance de este libro y todavía no son comunes en la literatura zoológica habitual. Por ejemplo, los turbellarios ectolectos deberían estar junto a los trematódos, los monogénicos y los cestodos en un grupo hermano de los turbellarios endolectos (Figura 14-5).

Algunas sinapomorfias, incluida la arquitectura única del tegumento, indican que los nematódos (trematódos, monogénicos y cestodos) forman un grupo monofilético, lo que está confirmado por la secuencia de datos de algunos de los diferentes marcadores moleculares.<sup>2</sup>

Las características del antecesor común más reciente de todos los animales bilaterales han sido objeto de un gran debate. Algunos investigadores creen que un antecesor planuloide (quizás uno muy similar a la larva planula de los cnidarios) puede haber dado origen a una rama de descendientes sésiles o flotadores libres y radiales, que originaron los Cnidarios, y a otra rama que adquirió hábitos reptadores y simetría bilateral. La simetría bilateral es una ventaja selectiva para los animales reptantes y nadadores, ya que las estructuras sensoriales se concentran en el extremo anterior (cefalización), que es el primero que encuentra los estímulos ambientales. Esta forma antecesora podría haber tenido un cuerpo sencillo con un tubo digestivo ciego, quizás muy similar al cuerpo de un platelminto acelomórfico.

### Diversificación adaptativa

De todas formas, el que los Platelminintos sean un grupo monofilético válido permanece como sujeto de debate, aunque hay pocos argumentos en contra de que los Turbellarios son un grupo parafilético en espera de revisión. Hay pocas dudas de que el modelo platelminto ha tenido éxito y que los descendientes de los antiguos gusanos planos han radiado ampliamente. Los descendientes de aquellos platelmintos han tenido particularmente éxito como parásitos, y muchos grupos de platelmintos se han especializado ampliamente para una existencia parásita.

## FILO MESOZOOS

El nombre de Mesozoos (Gr. *mesos*, en medio de, + *zōon*, animal) fue acuñado por un antiguo investigador (van Beneden, 1876), quien consideró que el grupo era un «estadio perdido» entre los protozoos y los metazoos. Estos animales diminutos, cilíndricos y de aspecto vermiforme, representan un nivel de organización extremadamente simple. Todos los mesozoos viven como parásitos o simbiontes de invertebrados marinos, y la mayoría de ellos mide entre 0.5 y 7 mm

de largo. Casi todos tienen sólo de 20 a 30 células dispuestas fundamentalmente en dos capas. Estas capas no son homólogas de las capas germinales de los metazoos superiores.

Hay dos clases de Mesozoos, los Rombozosos y los Ortonectidos, pero se diferencian tanto entre sí que muchos autores consideran que deberían situarse en filos distintos.

Los Rombozosos (Gr. *rhombos*, punta aguda, + *zōon*, animal) viven en los riñones de los cefalópodos bentónicos (pulpos, sepias y calamares, que se deslizan sobre los fondos marinos), donde aparentemente no causan daño al hospedador. Los adultos, llamados **vermiformes** (o nematógenos), son largos y delgados (Figura 14-25). En su interior las células reproductoras dan origen a larvas vermiformes que crecen y después se reproducen. Cuando la población llega a amontonarse, las células reproductoras de algunos adultos se desarrollan como estructuras de tipo gonadal que producen gametos masculinos y femeninos. Los cigotos se desarrollan para dar larvas infusoriformes cilíadas y diminutas (0.04 mm) (Figura 14-25B), completamente distintas de los progenitores. Éstas son expulsadas con la orina del hospedador hacia el mar. El resto del ciclo se desconoce, ya que las larvas infusoriformes no infestan inmediatamente a un nuevo hospedador.

Los Ortonectidos (Gr. *ortos*, recto, + *nectos*, nadador) (Figura 14-26) parasitan gran variedad de invertebrados, como ollurios, moluscos bivalvos, poliquetos y nemertinos. El ciclo biológico comprende fases sexuadas y asexuadas. La fase asexuada es completamente distinta de la de los rombozosos. Consiste de una masa de protoplasma multinucleado que forma un **plasmodio**, el cual finalmente dará origen por división a machos y hembras.

## Filogenia de los Mesozoos

Hay todavía mucho que aprender sobre estos misteriosos y diminutos parásitos, pero probablemente una de las cuestiones más intrigantes es la posición de los mesozoos en el panorama evolutivo. Algunos investigadores consideran que pueden ser platelmintos primitivos o degenerados, e incluso creen que podrían incluirse en el filo Platelminintos. Las pruebas moleculares actuales agrupan a los mesozoos con los platelmintos en el superfilo Lofotrocozoos. Sin embargo, una filogenia molecular que incluye un ortonectido y dos especies de un subgrupo de rombozosos, los diciémidos, no muestra que los miembros de las dos clases sean taxones hermanos, de manera que el filo podría no ser monofilético.

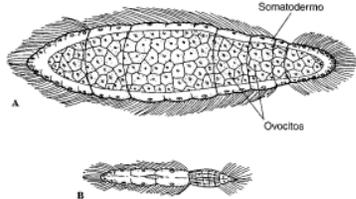
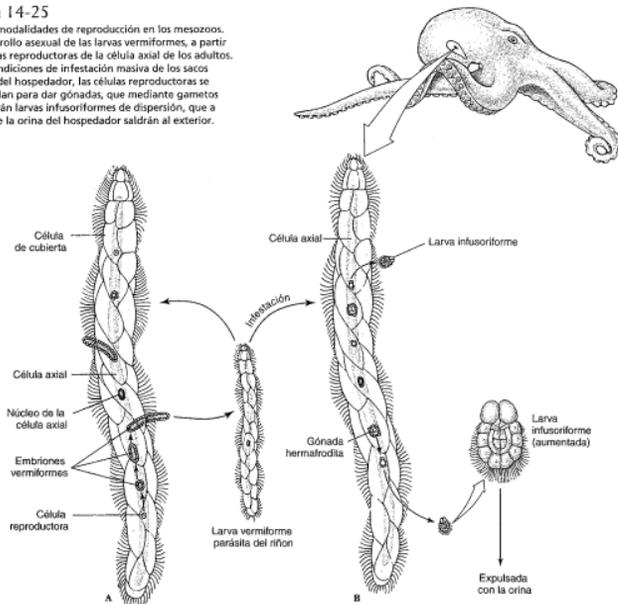
## FILO NEMERTINOS (RINCOCELOS)

Los Nemertinos se llaman con frecuencia «gusanos cinta». Su nombre (Gr. *Nemertes*, una de las Nereidas, la infalible) hace referencia a la puntería infalible de la proboscidea, un largo tubo muscular (Figuras 14-27 y 14-28). El filo se denomina también Rincoceolos (Gr. *rhynchos*, pico, + *koilos*, hueco), lo que también se refiere a la proboscidea. Son gusanos con forma de cinta o de hilo. Casi todos son marinos y algunos viven en tubos gelatinosos que ellos secretan. El grupo contiene unas 1000 especies, prácticamente todas marinas.

En general, los nemertinos miden menos de 20 cm de longitud, aunque unos pocos alcanzan varios metros (Figura 14-29). Se han citado ejemplares de *Lineus longistissimus* (L. *linea*, filamento) que estirados alcanzan los 60 m de longitud! A menudo presentan colo-

## Figura 14-25

Las dos modalidades de reproducción en los mesozoos. **A**, Desarrollo asexual de las larvas vermiformes, a partir de células reproductoras de la célula axial de los adultos. **B**, En condiciones de infestación masiva de los sacos renales del hospedador, las células reproductoras se desarrollan para dar gónadas, que mediante gametos producen larvas infusoriformes de dispersión, que a través de la orina del hospedador saldrán al exterior.



## Figura 14-26

**A**, Hembra y **B**, macho de ortonectido (*Rhopalura*). Este mesozo parasita a turbellarios, moluscos, anélidos y ollurios. Su estructura comprende una única capa de células cilíadas epiteliales, que rodean una masa interna de células sexuales.

## Figura 14-27

*Amphiporus bimaculatus* (filo Nemertinos), puede alcanzar de 6 a 10 cm de longitud, aunque hay otras especies que pueden medir varios metros. La proboscidea de este ejemplar se encuentra parcialmente extendida en el extremo del cuerpo; la cabeza se advierte por la presencia de dos manchas pardas. El animal está fotografiado sobre el fronde de un alga.



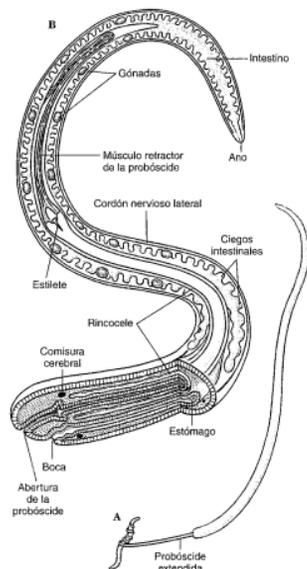


Figura 14-28

A, *Amphiporus*, con la proboscide extendida para capturar la presa. B, Estructura de una hembra del nemertino *Amphiporus* (esquema). Vista dorsal para mostrar la proboscide.

res brillantes, aunque muchos son mates o pálidos. Algunos viven en los geles gelatinosos secretados por ellos mismos.

Con pocas excepciones, el modelo general del cuerpo de los nemertinos es similar al de los turbelarios. Como en éstos, la epidermis es cilada y tiene muchas células glandulares. Hay células en llama en el sistema excretor. En muchos nemertinos, incluido *Linus*, se han encontrado rabdites, pero algunos trabajos sugieren que no son homólogos de los rabdites de los platelmintos. Los nemertinos también difieren de los platelmintos en su sistema reproductor. Son principalmente dioicos. En las formas marinas hay una larva cilada que tiene cierta semejanza con las larvas trocóforas de anélidos y moluscos.

Los nemertinos presentan algunos caracteres derivados que no tienen los platelmintos. El más obvio es la **proboscide** eversible y su vaina, que no tienen equivalentes entre los platelmintos. *Gorgonorynchus* (Gr. *Gorgon*, nombre de un monstruo hembra de aspecto horrible, + *rynchos*, pico, hocico) es un género raro, en el que la

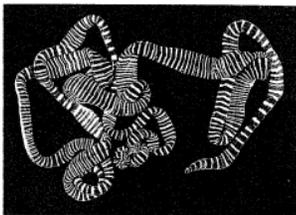


Figura 14-29

*Basoediscus* es un género de nemertinos que generalmente mide varios metros de longitud. Esta especie, *B. mexicanus*, es de las Islas Galápagos.

proboscide está dividida en muchas otras que forman un conjunto de estructuras vermiformes cuando están extendidas. Otra diferencia es la presencia de **ano** en el adulto, con lo que tienen un **tubo digestivo completo**. Un sistema digestivo con ano es más eficaz, porque no se necesita expulsar los materiales de desecho a través de la boca. Los nemertinos son también los animales más simples con **aparato circulatorio vascular cerrado**.

Unos cuantos nemertinos aparecen en suelos húmedos y en agua dulce. *Prasostoma rubrum* (Gr. *pro*, antes, delante de, + *stoma*, boca), que tiene 20 mm de longitud o menos, es una especie dulcícola bien conocida. La mayor parte de los nemertinos son marinos, en la bajamar se encuentran con frecuencia enrollados bajo las piedras. Parece probable que sean activos en la pleamar y permanezcan quietos en la bajamar. Algunos nemertinos como *Cerebratulus* (L. *cerebrum*, cerebro, + *ulus*, sufijo dim.) viven con frecuencia en conchas vacías de moluscos. Las especies pequeñas viven entre las algas o pueden encontrarse nadando cerca de la superficie del agua. Los nemertinos se recogen con frecuencia con dragados realizados a profundidades de 5 a 8 m o mayores.

Aunque unos pocos son comensales o parásitos, la mayoría son depredadores de invertebrados pequeños. Una pocas especies se han especializado en comer los huevos (considerados como ectoparásitos) de los cangrejos braqueros, y un gran número pueden consumir todos los embriones de su presa.

### Forma y función

Muchos nemertinos son difíciles de estudiar porque son largos y frágiles. *Amphiporus* (Gr. *amphi*, ambos lados de, + *poros*, poro), que aquí se considera como un tipo representativo, es una forma pequeña que mide entre 2 y 10 cm de longitud (Figura 14-28). Su pared del cuerpo comprende una epidermis cilada y capas de musculatura circular y longitudinal (Figura 14-30). La locomoción se realiza principalmente por deslizamiento sobre una pista mucosa, aunque las especies más grandes se mueven mediante contracciones musculares. Algunas especies grandes incluso son capaces de nadar con movimientos ondulatorios cuando son amenazadas.

La boca es anterior y ventral y el tubo digestivo completo se extiende a lo largo del cuerpo para terminar en el ano. General-

### Características del filo Nemertinos

1. **Proboscide eversible**, alojada en una cavidad (rincocelo) por encima del tubo digestivo, carácter exclusivo de los nemertinos.
2. En ambientes marinos, dulceacuícolas y terrestres húmedos.
3. Principalmente de vida libre, con unas pocas especies parásitas.
4. Simetría bilateral, cuerpo muy contractil, cilindrónico anteriormente y aplanado posteriormente.
5. Cuerpo **triblástico**, parénquima del adulto, que es en parte gelatinoso.
6. El rincocelo es un verdadero celoma, pero su posición inusual y su función en el mecanismo de la proboscide plantea la cuestión de si es homólogo al celoma de otros protostomos.
7. Epidermis con cilios y células glandulares; con rabdites en algunos.
8. **Sistema digestivo completo** (boca a ano).
9. Musculatura de la pared del cuerpo con una capa externa circular y otra interna longitudinal, con fibras diagonales entre las dos, a veces con una capa circular adicional por debajo de la capa longitudinal.
10. Sistema nervioso en general con un cerebro tetrabloado conectado a cordones nerviosos longitudinales pares o, en algunos, a cordones mediosales y medioventrales.
11. Con **fosetas ciladas sensoriales** o **hendiduras cefálicas** a cada lado de la cabeza, que comunican el exterior con el cerebro; **lagunas táctiles** y **ocelos** (en algunos).
12. **Reproducción asexual** por fragmentación.
13. Sexos separados con gónadas simples; **reproducción asexual** por fragmentación; unos pocos hermafroditas; **larva ptilidio** en algunos.
14. Sistema excretor formado por **dos canales enrollados, ramificados** y con **células flamígeras**.
15. **Sistema circulatorio con dos o tres vasos longitudinales**.
16. Sin sistema respiratorio.

mente no hay músculos intrínsecos en la pared del tubo digestivo, en su lugar los cilios mueven el alimento a través del intestino. La digestión es principalmente extracelular, en la *digestiva*.

Las presas favoritas de la mayoría de los nemertinos son los anélidos y otros invertebrados pequeños. Según las especies, las dietas pueden ser muy especializadas o extremadamente variadas. Algunas especies parece que son capaces de detectar a las presas solamente cuando chocan con ellas. Cuando encuentran a la presa, el nemertino la agarra con su trompa, que se encuentra en una cavidad propia, el **rincocelo**, por encima del tracto digestivo (pero no conectado con él). La proboscide es un largo tubo muscular cerrado, que sale por el

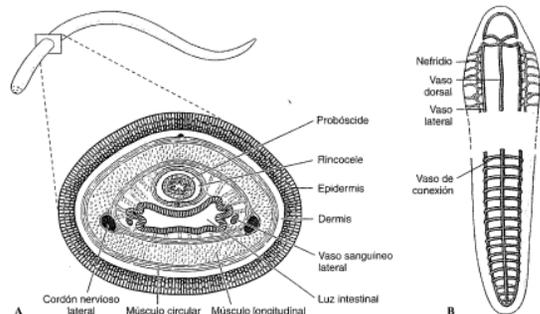


Figura 14-30

A, Esquema de un corte transversal de un nemertino hembra. B, Sistema excretor y circulatorio de un nemertino. Los bulbos flamígeros a lo largo de los conductos nefridiales están estrechamente asociados con los vasos sanguíneos laterales.

llamado poro de la proboscide, y se encuentra situada en el extremo anterior por encima de la boca (Figura 14-28). La presión ejercida por los músculos sobre el líquido del rincocelo hace que la larga trompa salga rápidamente a través del poro de la proboscide. La evasión de ésta deja expuestas barbas agudas llamadas estiletes (ausentes en algunos nemertinos). La proboscide, cubierta por ella una secreción tóxica (Figura 14-28). Luego retrae su proboscide, dirige su presa hacia la boca y la traga.

Los nemertinos tienen un verdadero sistema circulatorio, la sangre fluye gracias a la combinación de las paredes contractíles de los vasos y a los movimientos generales del cuerpo. El resultado es un flujo irregular, y a menudo de direcciones inversas en los vasos. Existen entre dos y muchos protoráfridos con bulbos flamígeros estrechamente asociados con el sistema circulatorio, de manera que su función parece ser auténticamente excretora (para eliminar los desechos metabólicos), en contraste con el papel aparentemente osmoregulador en los Platelmintos.

Los nemertinos tienen un par de ganglios nerviosos y uno o más pares de cordones nerviosos longitudinales conectados por nervios transversales.

Algunas especies se reproducen asexualmente por fragmentación y regeneración. A pesar de ser un filo relativamente pequeño, muestran una sorprendente variedad de estrategias reproductivas. La mayoría de las especies son dioicas y la fecundación es frecuentemente externa, aunque se conocen muchas excepciones. Algunas especies son hermafroditas y otras presentan fecundación interna, e incluso algunas tienen desarrollo oovivíparo.

## Clasificación del filo Nemertinos

**Clase Anopla** (Gr. *anoplos*, armado). Probóscide generalmente armada con espolillos, boca abierta delante del cerebro. Ejemplos: *Amphiporus*, *Prestonia*.

**Clase Anopla** (Gr. *anoplos*, no armado). La probóscide carece de espolillos, la boca se abre debajo o por detrás del cerebro. Ejemplos: *Cerebratulus*, *Tabulanus*, *Lineus*. Se discute la validez de la clase Anopla porque algunos autores argumentan que es un grupo parafilético.

## Filogenia de los Nemertinos

Se ha debatido acerca de la posición filogenética de los nemertinos. Al igual que otros protozoos, ciliocofos, los nemertinos tienen segmentación espiral. El desarrollo tardo varía en el filo, algunos trabajos han descrito una formación típica del mesodermo a partir del endodermo, así como ejemplos de formación del mesodermo a partir del ectodermo.

Los nemertinos tienen una gran variedad de formas larvares, y en algunas especies, todos los estados del desarrollo tienen lugar en el interior de la envuelta del huevo. Se han discutido mucho las relaciones evolutivas entre las diversas formas larvares y la trocografía.

Los Acelomorfos y los Platelminios son los filos más simples con simetría bilateral, una condición de valor adaptativo para los animales activos reptantes o nadadores. Son acelomados, triblásticos y con un nivel de organización de órganos y sistemas. Los miembros de los Acelomorfos tienen sistemas nervioso y digestivo muy sencillos, algunos carecen por completo de tubo digestivo.

La superficie externa de los turbelarios está cubierta por un epitelio celular, ciliado al menos en parte, que contiene numerosas células mucosas y rabdites en forma de varilla, que actúan juntos en la locomoción. Los miembros de las demás clases de platelmintos presentan un tegumento sinicial no ciliado, con un citoplasma distal vesicular y cuerpos celulares debajo de las capas musculares superficiales. En la mayoría la digestión es extracelular e intracelular, los cestodos deben absorber nutrientes predigeridos a través del tegumento, ya que carecen de tracto digestivo. La osmorregulación se realiza mediante las células flamíferas de los protonemfros, y la expulsión de los desechos metabólicos y la respiración se efectúa por difusión a través de la pared del cuerpo. Los platelmintos tienen un sistema nervioso de tipo escalera, con neuronas motoras, sensoriales y de asociación. La mayor parte de los platelmintos son hermafroditas y muchos también se reproducen asexualmente.

La clase Turbellarios es un grupo parafilético, con miembros en su mayoría carnívoros y de vida libre. Los trematodos digéneses tienen un molusco como hospedador intermediario y casi siempre un vertebrado como hospedador definitivo. La enorme tasa de reproducción asexual que tiene lugar en el hospedador intermediario aumenta la probabilidad de que alguno de los descendientes alcance al hospedador definitivo. Aparte del tegumento, los digéneses comparten muchos rasgos estructurales básicos con los turbelarios. Los digéneses incluyen muchos parásitos importantes del hombre y los animales domésticos. Contratan con los monogé-

nes, que son importantes parásitos de peces y tienen un ciclo vital directo (sin hospedador intermediario).

Los platelmintos y los ciliarios proceden, probablemente, de un antecesor común planolideo, algunos de cuyos descendientes se volvieron sésales o biotadores de vida libre (y radiales (ciliarios), y otros reptantes y bilaterales (platelmintos).

El análisis secuencial de rDNA, así como algunos criterios morfológicos y del desarrollo, sugieren que los Acelos, considerados hasta ahora como un orden de los turbelarios, divergieron de un antecesor compartido con otros Bilaterales y constituyen el grupo hermano de todos los otros filos bilaterales.

Los miembros del filo Mesozoos son animales de organización muy simple, parásitos del riñón de los moluscos cefalópodos (clase Bombzoos) o de otros grupos de invertebrados (clase Ortoncodos). Tienen sólo dos capas celulares, pero no son Ortoncodos de las capas germinales de los metazoos superiores. Tienen un ciclo de vida completo, que todavía no se conoce totalmente. Su organización sencilla puede haber derivado de un antecesor tipo platelminto de organización más compleja.

Los miembros de los Nemertinos tienen un tubo digestivo completo con uno y un verdadero aparato circulatorio. Son animales de vida libre, principalmente marinos, y carecen sus presas masticándolas con su larga probóscide extensible. La cavidad de la probóscide, el rinceocele, parece ser una verdadera cavidad celómica.

nees, que son importantes parásitos de peces y tienen un ciclo vital directo (sin hospedador intermediario).

Los platelmintos y los ciliarios proceden, probablemente, de un antecesor común planolideo, algunos de cuyos descendientes se volvieron sésales o biotadores de vida libre (y radiales (ciliarios), y otros reptantes y bilaterales (platelmintos).

El análisis secuencial de rDNA, así como algunos criterios morfológicos y del desarrollo, sugieren que los Acelos, considerados hasta ahora como un orden de los turbelarios, divergieron de un antecesor compartido con otros Bilaterales y constituyen el grupo hermano de todos los otros filos bilaterales.

Los miembros del filo Mesozoos son animales de organización muy simple, parásitos del riñón de los moluscos cefalópodos (clase Bombzoos) o de otros grupos de invertebrados (clase Ortoncodos). Tienen sólo dos capas celulares, pero no son Ortoncodos de las capas germinales de los metazoos superiores. Tienen un ciclo de vida completo, que todavía no se conoce totalmente. Su organización sencilla puede haber derivado de un antecesor tipo platelminto de organización más compleja.

Los miembros de los Nemertinos tienen un tubo digestivo completo con uno y un verdadero aparato circulatorio. Son animales de vida libre, principalmente marinos, y carecen sus presas masticándolas con su larga probóscide extensible. La cavidad de la probóscide, el rinceocele, parece ser una verdadera cavidad celómica.

Los miembros del filo Mesozoos son animales de organización muy simple, parásitos del riñón de los moluscos cefalópodos (clase Bombzoos) o de otros grupos de invertebrados (clase Ortoncodos). Tienen sólo dos capas celulares, pero no son Ortoncodos de las capas germinales de los metazoos superiores. Tienen un ciclo de vida completo, que todavía no se conoce totalmente. Su organización sencilla puede haber derivado de un antecesor tipo platelminto de organización más compleja.

Los miembros de los Nemertinos tienen un tubo digestivo completo con uno y un verdadero aparato circulatorio. Son animales de vida libre, principalmente marinos, y carecen sus presas masticándolas con su larga probóscide extensible. La cavidad de la probóscide, el rinceocele, parece ser una verdadera cavidad celómica.

Los miembros de los Nemertinos tienen un tubo digestivo completo con uno y un verdadero aparato circulatorio. Son animales de vida libre, principalmente marinos, y carecen sus presas masticándolas con su larga probóscide extensible. La cavidad de la probóscide, el rinceocele, parece ser una verdadera cavidad celómica.

Los miembros de los Nemertinos tienen un tubo digestivo completo con uno y un verdadero aparato circulatorio. Son animales de vida libre, principalmente marinos, y carecen sus presas masticándolas con su larga probóscide extensible. La cavidad de la probóscide, el rinceocele, parece ser una verdadera cavidad celómica.

1. ¿Por qué la simetría bilateral tiene valor adaptativo para los animales activamente móviles?
2. Empareje los términos de la columna de la derecha con las clases de la columna izquierda:
  - \_\_\_ Turbellarios      a. Endoparásito
  - \_\_\_ Monogéneses    b. Vida libre y comensal
  - \_\_\_ Trematodos     c. Ectoparásito
  - \_\_\_ Cestodos
3. Describa el plan corporal de un turbelario típico.
4. Diferencie dos mesozoos mediante los cuales los platelmintos proporcionan el vicio a sus huéspedes. Evolutivamente, para los platelmintos, ¿cuál es ancestral y cuál derivado?
5. ¿Qué comen las planarias (platelmintos tricládidos) como digerir el alimento?
6. Describa brevemente el sistema osmorregulador, el sistema nervioso y los órganos sensoriales de los turbelarios, los trematodos y los cestodos.
7. Compare la reproducción asexual de los turbelarios tricládidos, los Trematodos y los Cestodos.
8. Compare el ciclo de vida típico de los monogéneses con el de un trematodo digénes.
9. Describa y compare el tegumento de la mayoría de los turbelarios y las otras clases de Platelmintos. ¿El tegumento

- proporciona la prueba de que trematodos, monogéneses y cestodos forman un clado dentro de los Platelmintos? ¿Por qué?
10. Responda a las siguientes preguntas respecto a *Clonorchis* y *Schistosoma* (a) ¿Cómo infestan al hombre? (b) ¿Cuál es su distribución geográfica? (c) ¿Cuáles son las principales enfermedades que producen?
  11. ¿Por qué es más peligrosa la infestación de *Taenia solium* que la de *Taenia saginata*?
  12. Cite dos cestodos que tengan al hombre como hospedador intermediario.
  13. Defina los términos siguientes referidos a los cestodos: escólex, microcotilo, proglótidos, estrobilo.
  14. Señale tres diferencias entre nemertinos y platelmintos.
  15. Una prueba reciente sugiere que los miembros de los Acelomorfos constituyen un grupo hermano de todos los demás Bilaterales. ¿En qué se diferencian los miembros de este grupo de los protozoos típicos?
  16. Los Nemertinos poseen una cavidad corporal formada por esquizocelia. ¿Cuál es esa cavidad, y en qué se diferencia de la cavidad de la mayoría de los animales celomados?
  17. ¿En qué se diferencian, desde el punto de vista morfológico, los mesozoos del resto de los filos tratados en este capítulo?

Brooks, D.R. 1989. The phylogeny of the Cercomera (Platyhelminthes, Rhynchocela) and general evolutionary principles. *J. Parasitol.* 75:606-616. *Análisis cladístico de los platelmintos parásitos.*

Bugata, J., and M. Ruitort. 2004. The dawn of bilaterian animals: the case of acelomorph flatworms. *Bioessays* 26:1046-1057. *Pruebas genéticas y morfológicas de que los acelomados son animales de simetría bilateral que divergieron muy pronto.*

Desowitz, R.S. 1981. *New Guinea tapeworms and Jewish grandmothers.* New York: W.W. Norton & Company. *Relación de parásitos y enfermedades parasitarias del hombre. Entresueño e instructivo. Recomendado para todos los estudiantes.*

Harek, B., D. Van Schynkel, C. M. Adema, L. L. Lewis, and E. S. Loker. 1996. The phylogenetic position of *Rhopalaria opinoosoma* (Orthoncoda) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis. *Mol. Biol. Evol.* 13:1187-1191. *Los miembros orthoncodos se alinean con los animales triblásticos y no constituyen el taxón hermano de los rhabdocelos.*

Kobayashi, M., H. Furuya, and P. W. H. Holland. 1999. Dicyemids are higher animals. *Nature*. 401:762. *El análisis de la secuencia de los genes para la protina Hox muestra que los mesozoos son miembros del superfilo Lophozoa y que han derivado de un grupo ancestral más complejo que ha sufrido una simplificación durante su evolución al parasitismo. "No son animales primitivos ni basales y no debieron excursionar de los Metazoos".*

Lvams, M.K. and K. Roelke. 1999. A molecular test of platyhelminth phylogeny: inferences from partial 28S rDNA sequences. *Invert. Biol.*

118:42-56. *Este trabajo no establece una posición basal para los Acelos y presenta pruebas de que los Monogéneses son parafiléticos.*

Roberts, L. S. and J. Janovy, Jr. 2000. Foundations of parasitology, ed. 6. Dubuque, Iowa: McGraw-Hill Higher Education. *Importante y reciente lectura de los platelmintos parásitos.*

Ruiz-Trillo, I., M. Ruitort, D. Timoth, J. Little-Wood, E.A. Hermiud, and Bugata. 1999. Aceli flatworms: earliest Platyhelminthes. *Science* 285:1919-1923. *Argumentos por los que los Acelos se consideran como grupo hermano del resto de los Bilaterales.*

Stickland, G.T. 2000. *Human's tropical medicine and emerging infectious diseases*, ed. 8. Philadelphia, W.B. Saunders Company. *Una fuente de información valiosa sobre parásitos de importancia médica.*

Telford, M.J., A. E. Lockyear, C. Garwigite-Finch and D. T. Littlewood. 2003. Coarsened large and small subunit ribosomal RNA phylogenies support a basal position of the acelomate flatworms. *Proc. R. Soc. London B* 270:1077-1083. *Una revisión actual de las pruebas moleculares que apoyan la salida de los Acelos de los Platelmintos.*

Turberville, J. M. 2002. Progress in nemertean biology: development and phylogeny. *Invert. and Comp. Biol.* 42:692-703. *Una discusión de las características de los Nemertinos que sugiere un antecesor compartido con los Platelmintos y otros filos de Lophozoa.*

Tyler, S., and M. S. Tyler. 1997. Origin of the epidermis in parasitic Platyhelminthes. *Int. J. Parasit.* 27:715-738. *Descripción del remplazo epidérmico como tipo de tegumento en los Nematodos.*

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickman12e](http://www.mhhe.com/hickman12e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

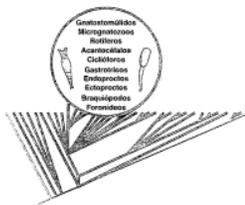
## 15

## Los gnatíferos y los lofotrocozoos menores

- FILO GNATOSTOMÚLIDOS
- FILO MICROGNATOZOOS
- FILO ROTÍFEROS
- FILO ACANTOCÉFALOS
- FILO CICLIÓFOROS
- FILO GASTROTRICOS
- FILO ENDOPROCTOS
- FILO ECTOPROCTOS
- FILO BRAQUIÓPODOS
- FILO FORONÍDEOS



Colonias de ectoproctos y otros animales incrustantes en el casco de un barco.



## Algunos experimentos evolutivos

El periodo Cámbrico, hace unos 535 a 530 millones de años, fue una época muy productiva de la historia evolutiva. Durante los 3000 millones de años anteriores, la evolución había dado lugar a poco más que a los procariontes y los eucariontes unicelulares. Entonces, en el espacio de unos pocos millones de años, aparecieron todos los filos principales de invertebrados y, probablemente, también los filos menores. Esto constituyó la «explosión cámbrica», el mayor acontecimiento evolutivo que ha conocido el mundo animal. De hecho, el registro fósil sugiere que en la era Paleozoica existieron más filos de los que viven actualmente, y que algunos desaparecieron en los grandes periodos de extinción que «puntuaron» la evolución de la vida en la Tierra desde ese

momento. La mayor de estas interrupciones fue la extinción del Pérmico, hace unos 230 millones de años.

La evolución ha producido muchos «modelos experimentales». Algunos de ellos desaparecieron porque fueron incapaces de sobrevivir a las condiciones cambiantes. Otros dieron lugar a especies abundantes y dominantes, cuyos individuos pueblan la Tierra hoy en día. Otros se diversificaron, pero poco, con un pequeño número de especies persistentes. Los miembros de estos filos son interesantes ya que ocupan hábitat especializados, como por ejemplo, entre los granos de arena, y a menudo tienen morfologías poco habituales. Las relaciones entre estos grupos han sido, y siguen siendo, objeto de grandes controversias.

Los Protóstomos son un gran clado, a veces considerado como un superfilo, cuyos miembros comparten algunos caracteres del desarrollo, como la formación de la boca a partir del blastoporo embrionario. Los filos de protóstomos se subdividen en dos principales clados: Lofotrocozoos y Ecdisozoos. Los embriones de los Lofotrocozoos muestran generalmente una segmentación espiral en mosaico.

La mayoría de los filos de Lofotrocozoos descritos en el Capítulo 14 presentan un plan corporal de acelomado. Algunos filos de Lofotrocozoos descritos en este capítulo también tienen este plan, pero otros poseen cuerpos **pseudocelomados** (Gr. *pseudo*, falso, + *celoma*, cavidad).

Un cuerpo pseudocelomado contiene una cavidad interna que rodea al tubo digestivo, pero esta cavidad no está completamente revestida con mesodermo, como ocurre en un animal celomado (Figura 15-1). Un pseudoceloma es un blastoceloma embrionario que persiste durante todo el desarrollo, lo que induce a algunos a describir a los animales con este plan corporal como blastocelomados. Hay una capa mesodérmica en el revestimiento externo de la cavidad, pero la envuelta endodérmica del tubo digestivo constituye el revestimiento interno del pseudoceloma (p. 189).

El pseudoceloma puede estar lleno de líquido o puede contener una matriz gelatinosa con algunas células mesenquimáticas. Compare con el celoma algunas funciones: espacio para el desarrollo y diferenciación de los sistemas digestivo, excretor y reproductor, un método simple de circulación y distribución de materiales por todo el cuerpo, un lugar de almacenaje de productos de desecho que serán descargados mediante conductos excretorios, y un soporte hidrostático.

Muchos pseudocelomados son bastante pequeños, por lo que la función más probable de este pseudoceloma sea permitir la circulación interna, en ausencia de un verdadero sistema circulatorio.

En este capítulo se tratan cuatro filos de pseudocelomados, que pertenecen a un pequeño clado, cuyos antecesores poseían mandíbulas cuticulares complejas. El clado se denomina Gnatíferos, y sus miembros son los filos Gnatostomúlidos, Micrognatozoos, Rotíferos y Acantocéfalos (Figura 15-2).

En este capítulo se tratan también otros seis filos de Lofotrocozoos. Los miembros de los Gastrotricos son diminutos animales acuáticos que pueden estar relacionados con los gnatíferos. La situación de

los Cíclíforos y de los Endoproctos todavía se debate, pero las filogenias basadas en caracteres moleculares los sitúan en los Lofotrocozoos, junto con tres taxones que poseen un órgano denominado **lofoforo**: Ectoproctos, Braquiópodos y Foronídeos. Un lofoforo es una estructura alimentaria en forma de herradura, provista de tentáculos, que se ha utilizado en ocasiones para unir a estos tres filos en un clado, Lofotrocozoos, pero no todos los investigadores conciben que esta estructura sea homóloga en todos ellos. A medida que los planes corporales y los patrones de desarrollo de estos pequeños, pero fascinantes animales, se vuelvan a examinar, su situación filogenética puede cambiar.

## CLADO GNATÍFEROS

Los Gnatíferos, igual que los Acantocéfalos, poseen pequeñas mandíbulas cuticulares con una microestructura homóloga (Figura 15-2). El número de pares de estas mandíbulas varía dentro del clado. Los miembros de los Gnatostomúlidos, los Micrognatozoos y los Rotíferos son diminutos animales acuáticos de vida libre. Los Acantocéfalos son endoparásitos con forma de gusano, que viven como adultos en peces y otros vertebrados.

Probablemente los Rotíferos y los Acantocéfalos sean taxones hermanos, y juntos forman un clado denominado Sindermados. Sus relaciones filogenéticas se descubrieron primero con las filogenias moleculares y llevaron a los morfólogos a revisar de nuevo a los Acantocéfalos, para buscar la prueba de que estos parásitos podrían ser rotíferos muy especializados. Hay pocas semejanzas externas entre los rotíferos de vida libre y los gusanos endoparásitos, pero ambos tienen una epidermis sinicial **eutética**. La eutelia se refiere a la constancia en el número de núcleos; un ejemplo es la descripción de un número constante de núcleos en varios órganos de una especie de rotíferos: E. Martini (1912) menciona que siempre encuentra 183 núcleos en el cerebro, 39 en el estómago y 172 en el epitelio de la corona. A pesar de que comparan la estructura de la epidermis, la unión de estos dos taxones morfológicamente tan dispares en el taxón Sindermados es todavía muy controvertida.

## FILO GNATOSTOMÚLIDOS

Los gnatostomúlidos son animales delicados con aspecto de gusano que miden menos de 2 mm de longitud (Figura 15-3). La primera

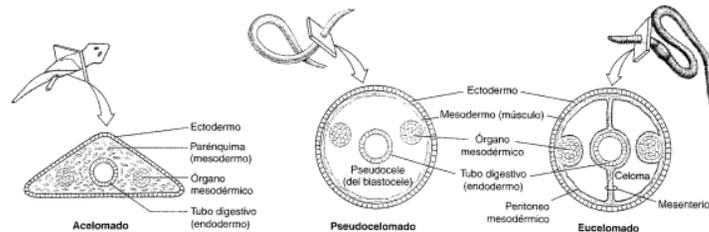


Figura 15-1

Modelos estructurales de animales acelomados, pseudocelomados y eucelomados.

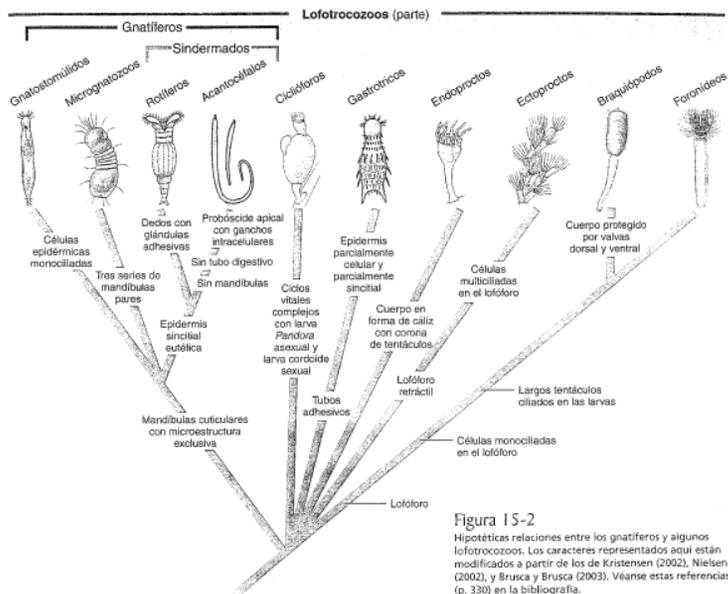


Figura 15-2

Hipótesis relaciones entre los gnatíferos y algunos lofotrocozoos. Los caracteres representados aquí están modificados a partir de los de Kristensen (2002), Nielsen (2002), y Brusca y Brusca (2003). Véanse estas referencias (p. 330) en la bibliografía.

especie de gnatostomúlido (*Gr. gnathos*, mandíbula, + *stoma*, boca, + *ulus*, sufijo dimin.) se observó en 1928 en el mar Báltico, pero su descripción no se publicó hasta 1956. Desde entonces se han encontrado en muchas partes del mundo y se han descrito unas 80 especies de 18 géneros.

Viven en los espacios intersticiales de los sedimentos de arena muy fina de la costa, y en el cieno desde el nivel intermareal hasta varios cientos de metros de profundidad, pudiendo soportar condiciones de muy bajo contenido en oxígeno. A menudo se encuentran en gran número y con frecuencia asociados con gastrotrícos, nematodos, cilios, tardigrados y otras pequeñas formas.

Los gnatostomúlidos pueden desizarse, nadar en giros y espirales, y doblar la cabeza a uno y otro lado. La epidermis es cilada, aunque cada célula epidermica tiene un único cilio, una condición que rara vez se encuentra en los lofotrocozoos, excepto en algunos gastrotrícos (p. 321). El sistema nervioso está parcialmente descrito y parece estar básicamente asociado con las fosetas ciladas y los cilios sensoriales de la cabeza.

Los gnatostomúlidos se alimentan raspando del sustrato las bacterias y hongos mediante un par de mandíbulas situadas en la faringe. A continuación de la faringe hay un sencillo saco digestivo ciego. Algunos morfólogos han sugerido que la banda de tejido que conecta la parte posterior del tubo digestivo con la epidermis es un resto del primitivo tubo digestivo completo, aunque esta hipótesis necesita más fundamento.

El cuerpo es acelomado, con un parénquima poco desarrollado. No hay sistema circulatorio, por lo que los gnatostomúlidos probablemente dependan de la difusión para las funciones circulatoria, excretora y el intercambio gaseoso.

La descripción de los sistemas reproductores y el comportamiento de apareamiento de estos gusanos no son completos. Los gnatostomúlidos son fundamentalmente hermafroditas prótericos o simúlticos, y parecen tener una fecundación cruzada mutua que se produce internamente. Se cree que los animales fecundados producen un único zigoto que se desarrollará mediante segmentación espiral.

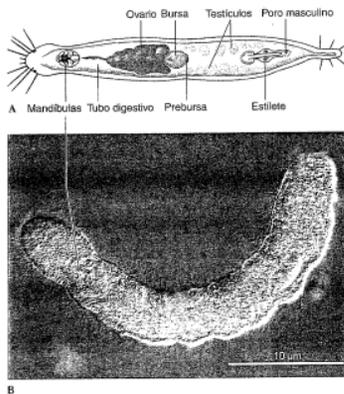


Figura 15-3

*Gnathostomula jenneri* (Filo Gnatostomúlidos) es un pequeño miembro de la fauna intersticial que habita entre los granos de arena o de fango. Las especies de esta familia se encuentran tanto en aguas someras como a varios cientos de metros de profundidad. *G. jenneri* es abundante en los sedimentos próximos a las galerías de los poliquetos marinos en el mar del Norte. Su ecología es muy similar a la de *G. jenneri* de las costas atlánticas de Norteamérica.

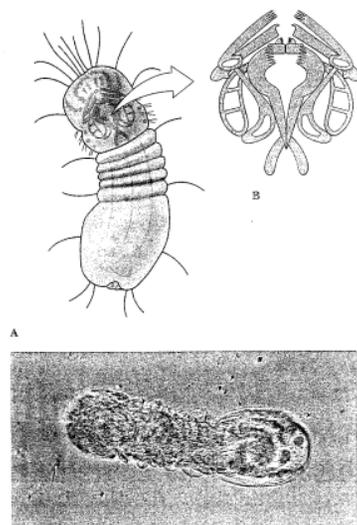


Figura 15-4

A, *Limnognathia maerski*, un micrognatozoos. B, Detalle de las complejas mandíbulas. C, Ejemplar vivo. Este animal se encontró sobre el musgo en un manantial de agua dulce en Disko Island, Groenlandia. Nada o se desliza consumiendo bacterias, algas verde-azules y diatomeas.

## FILO MICROGNATOZOOS

a primera y única especie de micrognatozoos, *Limnognathia maerski*, se recogió en Groenlandia en 1994, aunque no se describió formalmente hasta el año 2000. Los micrognatozoos son diminutos animales asexuales (viven entre los granos de arena) con un tamaño de 142  $\mu\text{m}$  de largo. El cuerpo consta de cabeza con dos regiones, tórax y abdomen con una corta cola (Figura 15-4). La epidermis celular tiene placas dorsales, pero carece de placas ventrales. Estos animales se desplazan mediante cilios y también poseen en la parte ventral una almohadilla ciliar adhesiva que produce goma.

Hay tres pares de mandíbulas complejas. Tras la boca se encuentra un tubo digestivo relativamente sencillo. El año sólo se abre al exterior periódicamente. Hay dos pares de protonocefálicos.

No se conoce bien el aparato reproductor. Sólo se han observado los órganos reproductores de la hembra, por lo que quizás estos animales se reproduzcan por partenogénesis. No se han descrito ni la segmentación embrionaria ni el desarrollo posterior.

## FILO ROTÍFEROS

El nombre de los rotíferos (*L. rota*, rueda, + *fera*, los que llevan) proviene de la **corona** cilada característica que cuando bate da con frecuencia la impresión de una rueda girando (Figura 15-5). Los rotí-

feros oscilan entre 40  $\mu\text{m}$  y 3 mm de longitud, pero la mayoría oscilan entre 100 y 500  $\mu\text{m}$ . Hay cerca de 2000 especies de rotíferos.

Los rotíferos están adaptados a muchos tipos de condiciones ecológicas. La mayoría de las especies son bentónicas y viven en el fondo o en la vegetación de las charcas, o a lo largo de las orillas de los lagos, donde nacen o se arrastran sobre la vegetación. Algunas especies viven en la capa de agua que existe empaquetando las arenas de las playas (meiofauna). Las formas pelágicas (Figura 15-6b) son comunes en aguas superficiales de lagos y estanques. Algunos especies son epizoiticas (viven sobre el cuerpo de otro animal) o parásitas.

Algunos rotíferos tienen formas extrañas (Figura 15-6i), a menudo relacionadas con su modo de vida. En general, los rotíferos son globosos y con forma de saco; los reptantes y los nadadores son algo alargados y con forma de gusano; y los sésiles suelen tener forma de saco con una epidermis engrosada por fuera (loriga). Algunos son coloniales.

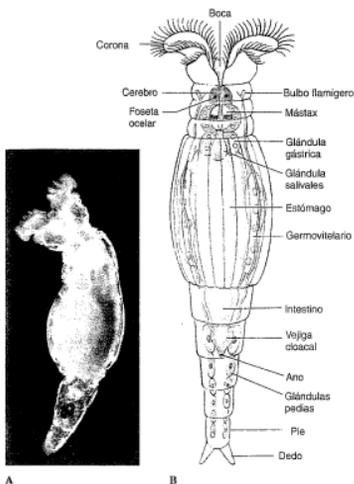


Figura 15-5

A. Un ejemplar vivo de *Philodina*, un rotífero común. B. Estructura de *Philodina*.

Muchas especies de rotíferos pueden soportar períodos de desecación, durante los cuales parecen granos de arena. Mientras están desecados, los rotíferos son muy tolerantes a las condiciones extremas. Por ejemplo, algunas de las especies que habitan en los musgos han permanecido secas durante 4 años, para luego revivir al añadir agua. Otros rotíferos han sobrevivido a temperaturas frías de hasta  $-372^{\circ}\text{C}$  y se han reactivado posteriormente con éxito.

## Forma y función

### Caracteres externos

El cuerpo de un rotífero está formado por una cabeza provista de una corona cilíada, un tronco y una cola posterior, o pie. Está cubierto por una cutícula no cilíada, excepto en la corona. Uno de los géneros mejor conocidos es *Philodina* (Gr. *philos*, amigo de, + *dinos*, girar) (Figura 15-5).

La corona cilíada rodea un área central de la cabeza, no cilíada, que puede llevar cerdas sensoriales o papilas. El aspecto de la cabeza depende del tipo de corona que lleve, generalmente algún tipo de círculo, o un par de discos troceles (coronales) (el término *rostral* proviene de una palabra griega que significa rueda). Los cilios de la corona batan en sucesión, dando la impresión de una rueda giratoria

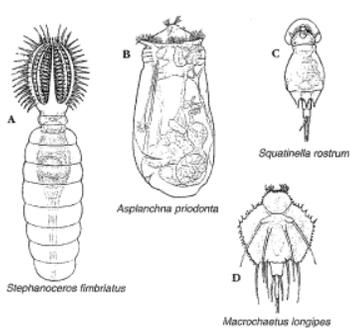


Figura 15-6

Diversidad de formas en los rotíferos. A, *Stephanoeceros* tiene cinco largos lóbulos coronales digitiformes con mechones de cerdas cortas. Captura sus presas cerrando el embudo cuando los organismos de los que se alimenta nadan en su interior, las cerdas de los lóbulos impiden que las presas escapen. B, *Asplanchna* es un género depredador que caza de pie. C, *Squatinella* tiene una extensión semicircular transparente, con forma de caperuza no retráctil. D, *Macrochaetus* es aplandido dorsoventralmente.

o de un par de ellas. La boca está situada en la corona, en la cara medioventral. Los cilios de la corona se utilizan para la locomoción y para la alimentación.

El tronco puede ser alargado, como en *Philodina* (Figura 15-5), o sacciforme (Figura 15-6). Contiene los órganos visuales y con frecuencia lleva antenas sensoriales. La pared del cuerpo de muchas especies está anillada superficialmente, lo que parece una segmentación. Aunque algunos rotíferos segregan una verdadera cutícula, todos tienen una capa fibrosa dentro de su epidermis, en algunos esta capa es bastante gruesa y forma una especie de escudo o *loriga*, que a veces está dividida en placas o anillos.

El pie es más estrecho y por lo general lleva de uno a cuatro dedos. Su cutícula puede estar anillada y retraerse telescópicamente. El pie es un órgano de fijación y contiene glándulas pedias que segregan un material adhesivo utilizado por las formas sésiles y reptantes. En algunas formas el pie se adelgaza gradualmente (Figura 15-5) y en otras de una manera brusca (Figura 15-6). En las formas pelágicas nadadoras, el pie está por lo general reducido. Los rotíferos se mueven mediante reptación ayudados por el pie, con movimientos parecidos a los de las sanguijuelas, o mediante natación gracias a los cilios de la corona, o bien por ambos métodos.

### Caracteres internos

Por debajo de la cutícula se encuentra la epidermis sinicial, que secreta la cutícula, y bandas de músculos subepidérmicos, algunos circulares, otros longitudinales, y otros que cruzan el pseudocole

hacia los órganos viscerales. El pseudocole es amplio y ocupa el espacio situado entre la pared del cuerpo y las vísceras. Está lleno de líquido, con algunas bandas musculares y una red de células ameboides mesenquimáticas.

El tubo digestivo es completo. Algunos rotíferos comen arrastrando pequeñas partículas orgánicas o algas hacia la boca con el batido de los cilios de la corona. Los cilios son capaces de desmenujar las partículas más grandes o inapropiadas. La faringe (mástax) dilatación de una porción muscular que está equipada con mandíbulas duras (trofi) para succionar y moler las partículas alimenticias. En los suspensivos el mástax muele y tritura, y en las especies depredadoras trocea y rasta. La faringe, en masticación constante, es con frecuencia una característica distintiva de estos animales. Las especies carnívoras se alimentan de protozoos y de pequeños metazoos que capturan enguldiéndolos o sujetándolos. Las especies enguldiadoras tienen un área con forma de embudo alrededor de la boca. Cuando las pequeñas presas nadan hacia el interior del embudo, los lóbulos se pliegan hacia dentro, las capturan y las retienen hasta que son arrastradas hacia la boca y la faringe. Las especies cazadoras tienen trofos que se pueden sacar y usar como pinzas para asir la presa, llevándola al interior de la faringe, y entonces la perforan y dividen de modo que las porciones comestibles puedan ser consumidas y el resto eliminado. Se cree que las glándulas salivales y gástricas segregan enzimas para la digestión extracelular. La absorción se produce en el estómago.

El sistema excretor consta habitualmente de un par de túbulos protonefrídicos, cada uno con unas células flagimaras que descargan en una vesícula común. La vesícula se vacía mediante pulsaciones en la cloaca, en la que también se abren el intestino y los oviductos. El ritmo rápido de pulsación del protonefrídico, de una a cuatro veces por minuto, podría indicar que los protonefrídicos son importantes órganos osmoreguladores. Apparently, el agua entra a través de la boca en lugar de atravesar la epidermis; incluso las especies marinas vacían sus vesículas a intervalos frecuentes.

El sistema nervioso consta de un cerebro bilobulado, dorsal con respecto al mástax, que envía pares de nervios a órganos sensoriales, mástax, músculos y vísceras. Los órganos sensoriales incluyen manchas oculares (en algunas especies como *Philodina*), cerdas sensoriales, papilas, foveas cilíadas y antenas dorsales.

## Reproducción

Los rotíferos son dioicos y por lo general los machos son más pequeños que las hembras. Sin embargo, a pesar de tener sexos diferenciados, en la clase Bdeloidea no se conocen los machos y en los Monogonontos parece que sólo existen durante unas pocas semanas al año.

El sistema reproductor femenino de los bdeloideos y de los monogonontos consta de ovarios combinados con glándulas de vielo (garmovitelarios) y oviductos que abren en la cloaca. El vielo es suministrado al óvulo en desarrollo por medio de un flujo a través de puentes citoplasmáticos, en lugar de por células de vielo independientes como en los Platinelintos ectocelicos.

El término «mítico» (Gr. *mitos*, mezclado) se refiere a la capacidad de los huevos haploides de ser fecundados (eso es, «mezclados») por los espermatozoides masculinos para formar un embrión diploide. Los huevos amícticos («sin mezcla») son ya diploides y solamente pueden desarrollarse por partenogénesis.

## Clasificación del filo Rotíferos

La clasificación de los rotíferos sigue siendo objeto de debate.

Algunos autores sostienen que Sesonoides y Bdeloidea son órdenes de la clase Digononotus. Otros opinan que los Acantocéfalos son una clase del filo Rotíferos. Hasta que esta cuestión se resuelva, continuamos presentando el esquema de clasificación tradicional.

**Clase Sesonoides** (Gr. *seson*, vasija de barro, *eidos*, forma). Marinos; formas alargadas; corona vestigial; sexos de tamaños y formas similares; hembras con un par de ovarios sin vitelario; género único (*Seson*) con dos especies; epizoicos en branquias de crustáceos (*Nabalta*).

**Clase Bdeloidea** (Gr. *bdelia*, sanguivela, + *eidos*, forma).

Formas nadadoras o reptantes; extremo anterior, corona normalmente con un par de discos troceles, no se conocen machos; partenogénéticos; dos garmovitelarios. Ejemplos: *Philodina* (Figura 15-5), *Rotaria*.

**Clase Monogonontos** (Gr. *monos*, uno + *gonos*, glándula sexual primaria). Formas nadadoras o sésiles; garmovitelario único; machos enanos; huevos de tres tipos (amícticos, micticos y dumícticos). Ejemplos: *Asplanchna* (Figura 15-6B), *Epibranca*.

En los Bdeloideos (*Philodina* por ejemplo), todas las hembras son partenogénéticas y producen huevos diploides que ecllosionan dando lugar a hembras diploides. Estas alcanzan la madurez en unos pocos días. En la clase Sesonoides, las hembras producen huevos haploides que deben ser fecundados y que se desarrollan como machos o como hembras. En cambio, en los Monogonontos las hembras producen dos tipos de huevos (Figura 15-7). Durante la mayor parte del año, las hembras diploides producen huevos amícticos diploides con una cáscara delgada, que se desarrollan partenogénicamente como hembras (amícticas) diploides. No obstante, estos rotíferos viven con frecuencia en charcas temporales o en lagos y son cíclicos en sus modelos reproductores. Ciertos factores ambientales, como el hacinamiento, la dieta o el fotoperíodo (según las especies), pueden inducir a los huevos amícticos a desarrollarse como hembras micticas que producirán huevos haploides con una cáscara delgada. Si estos huevos no son fecundados, darán lugar a machos haploides, pero si son fecundados, se rodean de una cáscara espesa y resistente y se convierten en huevos micticos que entran en un período latente. Sobreviven al invierno («huevos de invierno») o hasta que las condiciones ambientales sean apropiadas de nuevo, y entonces ecllosionan dando lugar a hembras diploides. Con frecuencia, los huevos en estado latente se dispersan por el aire o por medio de las aves, lo que explica la peculiar distribución de los rotíferos.

El aparato reproductor masculino consta de un solo testículo y un conducto espermatógeno cilíado que continúa hasta el poro genital (en general, los machos carecen de cloaca). El final del conducto está especializado como órgano copulador. La cloaca es generalmente hipodérmica, eso es, el pene puede penetrar por cualquier parte de la pared del cuerpo de la hembra, e inyecta el esperma directamente en el pseudocole. El zigoto sufre segmentación espiral modificada.

Las hembras nacen con los caracteres del adulto y sólo necesitan unos pocos días de crecimiento para alcanzar la madurez. Con frecuencia los machos no crecen y son sexualmente maduros cuando ecllosionan.

comunes en agua dulce, pero muchas especies viven en aguas salobres o incluso en los musgos o suelos húmedos. En contraste, son más bien escasas las especies estrictamente marinas.

Según el esquema tradicional de clasificación de la página 318, los Rotíferos comprenden tres clases, aunque algunos autores consideran a los Seisoniceros y a los Bdeloicos como dos órdenes dentro de una clase denominada Digononotos. Otros dividen al filo en dos clases: una que contiene a los Seisoniceros y a la otra, denominada Eumrotatorios, a los Bdeloicos y a los Monogononotos.

En algunas filogenias moleculares, los gusanos de cabeza espínosa, llamados acantocéfalos (ver más adelante) surgen con los Rotíferos. La idea de que estos endoparásitos especializados son rotíferos muy especializados<sup>4</sup> es muy controvertida, pero si su posición se afirma con otra serie de datos, se podría considerar al filo Acantocéfalos como una clase de Rotíferos. Por el momento, consideramos a los Acantocéfalos como el taxón hermano de los Rotíferos.

## FILO ACANTOCÉFALOS

Los miembros del filo Acantocéfalos (*Gr. akantba*, espina o gancho, + *Aphalé*, cabeza) son conocidos vulgarmente como los "gusanos de cabeza espínosa". El nombre del filo deriva de una de sus características más distintivas, una proboscide cilíndrica invaginable provista de espinas curvas, con la que se sujetan al intestino del hospedador (Figura 15.8). El filo es cosmopolita y se conocen más de 1100 especies, muchas de las cuales parasitan peces, aves y mamíferos. Todos los acantocéfalos son endoparásitos, y los adultos viven en el intestino de los vertebrados. Según las especies de acantocéfalos, las larvas se desarrollan en artrópodos, tanto crustáceos como insectos.

El tamaño de algunas especies oscila entre menos de 2 mm y más de 1 m de longitud, siendo la hembra mayor que el macho. Por lo general el cuerpo es aplanado bilateralmente, con numerosos sacos laterales. Habitualmente son de color crema, pero pueden ser amarillentos o pardos como resultado de la absorción de pigmentos del contenido intestinal.

## Forma y función

En vivo, el cuerpo es algo aplanado; no obstante, es bastante común que los individuos que se han tratado con agua corriente antes de la fijación tengan el cuerpo turbulento y cilíndrico (Figura 15.8C).

La pared del cuerpo es sinicial y su superficie está perforada por pequeñas cavidades de 4  $\mu$ m a 6  $\mu$ m de profundidad, que incrementan mucho el área de la superficie tegumentaria. Un 80% aproximadamente del grosor del tegumento consiste en una zona de fibrillas radiales que contienen un sistema lagunar de canales ramificados rellenos de líquido (Figura 15.8A y B). El intercambio de gases, de nutrientes y de desechos tiene lugar principalmente a través de la pared del cuerpo por difusión. En el interior del cuerpo, el sistema lagunar facilita la difusión. Curiosamente, los músculos de la pared del cuerpo tienen aspecto de tubos y están rellenos de fluido. La luz de los músculos se continúa con el sistema lagunar; por lo tanto, la circulación del fluido lagunar podría transportar nutrientes y evacuar productos de excreción de los músculos. No presentan corazón ni sistema circulatorio, y la contracción muscular sirve para mover el

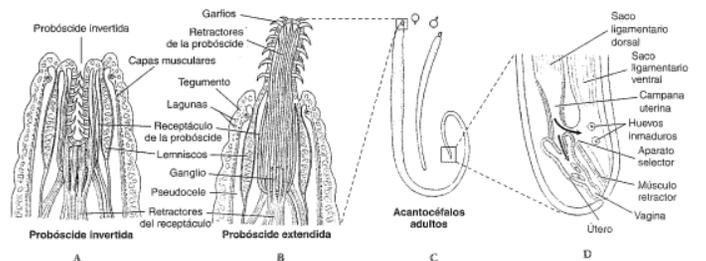


Figura 15-8

Estructura de un acantocéfalo (filo Acantocéfalos). A y B, Proboscide retractil espínosa mediante la cual el parásito se fija al intestino del hospedador y con la que frecuentemente succiona grandes cantidades de alimento. C, Aparato digestivo. D, Aparato genital. E, Acantocéfalo vivo con la proboscide evertida. D, Tipicamente el macho es más pequeño que la hembra. E, Esquema del aparato genital de una hembra de acantocéfalo. Es un mecanismo peculiar para separar los huevos maduros fecundados de los inmaduros. Los huevos que contienen larvas entran en la campana uterina y pasan desde el útero al exterior. Los huevos inmaduros se desvían al interior del saco ligamentario ventral o al pseudocele para continuar su desarrollo.

fluido lagunar a través de los canales y los músculos. De esta forma, el líquido lagunar, que también se infiltra en la mayoría de los tejidos del cuerpo, parece actuar en estos animales de manera semejante a un sistema circulatorio inusual. Presentan en la pared del cuerpo una musculatura longitudinal y circular.

La proboscide, que lleva hileras de espinas curvas, está fija en la región del cuello (Figura 15-8) y puede retraerse al interior de un receptáculo de la proboscide mediante músculos especiales. Fijados a la región del cuello (pero no dentro de la proboscide) hay dos sacos hidráulicos alargados (lemniscos) que pueden servir como reservorios de fluido lagunar; de la proboscide cuando este órgano está invaginado, o ayudar al intercambio gaseoso entre el cuerpo y la proboscide; no obstante, su función exacta permanece desconocida.

Carecen de sistema respiratorio. El sistema excretor, cuando existe, está formado por un par de protonefridios con células flageladas. Estas unidades forman un tubo común que desemboca en el conducto espermático o en el útero.

El sistema nervioso tiene un ganglio central en el interior del receptáculo de la proboscide, y nervios que parten hacia ésta y hacia el cuerpo. Hay terminaciones sensoriales en la proboscide y en la zona genital. Sin embargo, como ocurre en muchos endoparásitos obligados, en estos animales tanto el sistema nervioso como los órganos sensoriales están muy reducidos.

Como los acantocéfalos no tienen tubo digestivo, deben absorber todos los nutrientes a través de su tegumento. Pueden absorber varias moléculas mediante mecanismos de transporte de membrana específicos, y otras sustancias pueden atravesar su membrana tegumentaria por difusión. El tegumento contiene algunas enzimas, como las peptidásicas, que pueden romper varios dipéptidos, y los aminoácidos son entonces absorbidos por el animal. Al igual que los cestodos (p. 303), los acantocéfalos requieren un hospedador con una dieta de

carbohidratos, pero su mecanismo de absorción de la glucosa es diferente. Tan pronto como la glucosa es absorbida, se fosforila y se fragmenta rápidamente, de tal forma que se crea un "sumidero" metabólico de la que puede fluir la glucosa del medio. La glucosa difundida bajo el gradiente de concentración en el interior del animal, ya que es constantemente eliminada a medida que entra.

Los acantocéfalos son óvulos. Los machos tienen un par de testículos, cada uno con un conducto deferente y un conducto eyaculador común que termina en un pene pequeño. Durante la cópula, el esperma se inyecta en la vagina a través del conducto genital y se introduce en el pseudocele de la hembra.

En la hembra, el tejido del ovario en el saco ligamentario se escinde para formar esferas ovocitos que se desprenden y quedan flotando libres en el pseudocele. Uno de los sacos ligamentarios conduce a una campana uterina con forma de saco; ésta recibe a los huevos embrionados con cáscara que están en desarrollo y los pasa hacia el útero (Figura 15-8). Aquí opera un interesante y único aparato selectivo. Los embriones totalmente desarrollados son ligeramente más largos que los inmaduros y son dirigidos al útero, mientras que los huevos inmaduros son retenidos para fomentar la maduración. Los huevos embrionados con cáscara, que son descartados con las heces del vertebrado hospedador, no eclosionan hasta que no son ingeridos por el hospedador intermedario.

Habitualmente ninguna especie parasita al hombre, aunque en alguna rara ocasión se han dado casos de infestación humana por especies que aparecen con frecuencia en otros hospedadores. *Macracanthobrychius binidivius* (*Gr. makros*, largo, grande, + *akantba*, espina, pincho, + *rhynchios*, pico) se encuentra en todo el mundo en el intestino delgado de los cerdos y, ocasionalmente, de otros mamíferos. Para *M. binidivius*, el hospedador intermedario es una de las varias especies de larvas de escarabajos que habitan en el suelo, especialmente las de los escarabajos. Con frecuencia las larvas del

Figura 15-7

La reproducción de algunos rotíferos (clase Monogononotos) es partenogénica durante la parte del año en que las condiciones ambientales son apropiadas. Como respuesta a ciertos estímulos, las hembras comienzan a producir huevos haploides (N). Si el huevo haploide no es fecundado, eclosionan machos haploides. Estos proporcionan esperma para fecundar otros huevos haploides, que posteriormente dan lugar a huevos diploides (2N), que en estado latente pueden resistir los rigores del invierno. Cuando vuelven las condiciones apropiadas, los huevos en estado latente continúan su desarrollo y eclosionan como hembras.

## Filogenia de los rotíferos

Los rotíferos son un grupo cosmopolita de unas 2000 especies, algunas de las cuales se encuentran en todo el mundo. No obstante, recientes trabajos moleculares han comenzado a cuestionar la afinidad taxonómica de ciertos grupos y las distribuciones mundiales de algunas resultan un artefacto de las semejanzas morfológicas en lugar de reflejar un parentesco taxonómico. Los rotíferos son más

escarabajo de junio (*Phyllaphaga*) son hospedadores. En ellos la larva (**acantor**) perfora el intestino y se transforma en joven (**cistacanto**). El cerco se infesta al comer los escarabajos. Las infestaciones múltiples pueden causar daños considerables en el intestino del cerdo y provocar perforaciones. Con sus probóscidos espinosos, los acantocéfalos se fijan a sus hospedadores al penetrar en la pared intestinal. En muchos casos producen una pequeña inflamación en el hospedador, pero la respuesta inflamatoria en determinadas especies es intensa. La infestación por estos gusanos puede producir dolores agudos, particularmente si perforan por completo la pared intestinal. Las infestaciones múltiples pueden causar serios daños en el intestino del cerdo y producir perforaciones.

### Filogenia de los Acantocéfalos

Basándose principalmente en la forma y la organización de las espinas de la probóscide, los acantocéfalos se han dividido tradicionalmente en tres clases: Arquiactocéfalos, Eucantocéfalos y Paleocantocéfalos. Trabajos moleculares recientes sugieren que el estatus de filo de este grupo no es seguro, y que de hecho los acantocéfalos son una clase muy especializada de rotíferos. Esto ha promovido importantes discusiones entre los zoólogos de los invertebrados. Si los acantocéfalos evolucionaron junto con los Rotíferos, podría ser posible trazar alguna evolución en la evolución del parasitismo, desde un antecesor rotífero a un acantocéfalo. Sin embargo, aún se discute cuál de las clases de rotíferos contiene a los animales más estrechamente relacionados con los acantocéfalos. Algunas características morfológicas compartidas se han identificado en miembros de Seisonáceos y Eurrotarios. Si los caracteres moleculares nuevos apoyaran una determinada ruta evolutiva, podríamos explicar finalmente cómo surgen los parásitos y qué animales fueron los hospedadores antecesores.

## FILO CICLIÓFOROS

En diciembre de 1995, P. Funch y R.M. Kristensen comunicaron que habían encontrado unas pequeñas criaturas muy extrañas adheridas a las piezas bucales de la cigala (*Aëthya norvegicus*). Los animales eran diminutos, de tan sólo 0,35 mm de largo por 0,10 mm de ancho, y no pertenecían a ningún filo conocido. Recibieron el nombre de *Symbion pandora*, el primer miembro del filo Ciclióforos (Figura 15-9). Se han encontrado otras dos especies en otras especies de cigalas, aunque no se han descrito oficialmente.

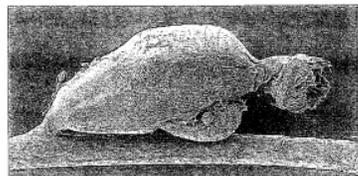


Figura 15-9

*Symbion pandora*, un ciclofóro que vive sobre las sedas de los apéndices bucales de las cigalas.

Los ciclofóros tienen un hábitat muy especializado, viven en las piezas bucales de crustáceos decápodos marinos en el hemisferio norte. Se sujetan a las sedas de las piezas bucales con un disco adhesivo situado en el extremo del pedúnculo acelular. Se alimentan recogiendo bacterias o fragmentos de alimento que gotean de sus cigalas hospedadoras, mediante una corona de cilios compuestos que rodea la boca.

El plan corporal es relativamente sencillo. Tras la boca hay un tubo digestivo en forma de U que termina en el ano, que se abre fuera de la corona de cilios. El cuerpo es acelomado, la epidermis es ciliar y está cubierta por una cutícula.

Su ciclo vital tiene fases sexuales y asexuales. Los animales que se alimentan producen yemas internas, denominadas larvas Pandora, que al ser liberadas, se convierten en nuevas formas que se alimentan. Estos miembros clónicos ocupan rápidamente las zonas libres de las piezas bucales de la cigala. Esta gemación también se utiliza para producir nuevas estructuras alimentarias y sistemas digestivos a partir del animal que se alimenta; el sistema digestivo existe degenera y es sustituido por otro a partir de una yema interna.

Como inicio de la reproducción sexual, se producen larvas machos y hembras. A partir de un individuo que se alimenta, se libera una larva macho que cae sobre otro animal que aloja una larva hembra. La larva macho produce muchos secundarios con óvulos reproductivos. La fecundación interna tiene lugar cuando un macho secundario copia con una larva hembra que ha abandonado el cuerpo del animal que se alimenta. Tras la fecundación del huevo, en el interior de la madre se desarrolla una larva corolide que acaba por consumirla. La larva corolide nada hacia una nueva cigala hospedadora, donde produce por gemación interna un animal que se alimenta. Después, este animal, también por gemación interna, produce un conjunto de nuevos animales que se alimentan.

Las relaciones con los otros filos son controvertidas. Funch y Kristensen consideran a estos organismos como protóstomos, y la mayoría de los análisis los sitúan en los Lofotrocozoos, a veces dentro o al lado de los Gnatíferos.

## FILO GASTROTRÍCOS

Los gastrotrícos (Gr. *gaster*, gaster, estómago, vientre, + *trichis*, tri-choi, pelo) incluyen pequeños animales aplanados, ventralmente inferiores a 1 mm de longitud, las especies más grandes de gastrotrícos pueden alcanzar los 3 mm. Superficialmente, los gastrotrícos a veces se parecen a los rotíferos, pero sin corona ni mástax, y con cerdas y escamas características en el cuerpo. Se encuentran generalmente deslizando en el fondo, en alguna planta acuática, o en un sustrato animal, por medio de sus cilios ventrales, o forman parte de la meiotana de los espacios intersticiales que quedan entre las partículas del sustrato.

Los gastrotrícos se encuentran tanto en agua dulce como salada o salada. Las 450 especies o más están repartidas por igual en estos medios. Muchas especies son cosmopolitas, pero sólo unas pocas se encuentran simultáneamente en las aguas dulces y en el mar. Todavía queda mucho por saber de su distribución y biología.

### Forma y función

Los gastrotrícos (Figuras 15-10 y 15-11) generalmente son alargados, con una superficie dorsal convexa que lleva un entramado de cerdas, espinas o escamas, y una superficie ventral plana y ciliada. Las células de la superficie ventral pueden ser monociliadas o multiciliadas.

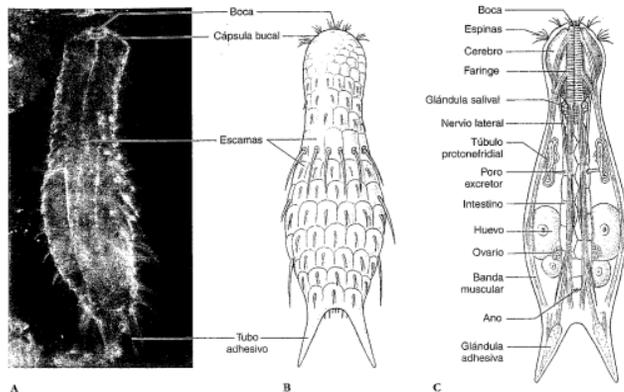


Figura 15-10

Ejemplar vivo *Chaetonotus simrothii*, un gastrotríco común. B, Cara dorsal. C, Estructura interna, vista ventral.

liadas. La cabeza es frecuentemente lobulada y ciliada, y en algunas especies el extremo caudal puede estar muy alargado o bifurcado.

Por debajo de la cutícula se encuentra una epidermis sinclinal, aunque hay algunas regiones celulares. La musculatura longitudinal está mejor desarrollada que la circular y en la mayor parte de los casos es lisa. Los tubos adhesivos segregan una sustancia para la fijación. Existe un sistema de glándula doble para adherirse y soltarse, similar al descrito para los Tuberularios (p. 292).

En los gastrotrícos no hay estructuras circulatorias ni respiratorias especializadas; en estos diminutos animales, el intercambio respiratorio se realiza por simple difusión. Algunas especies parecen ser capaces de tener respiración anaerobia. El tubo digestivo es completo y está compuesto de boca, faringe muscular, estómago-intestino y ano (Figura 15-10C). La alimentación consiste en algas, protozoos y detritos que son dirigidos hacia la boca por los cilios de la cabeza. La digestión parece que es extracelular, si bien se sabe poco del mecanismo exacto de digestión y absorción de los nutrientes. Los protonéfridos presentan **solenocitos** en lugar de células flámigeras. Los solenocitos tienen un único flagelo encerrado en un cilindro de vainillas citoplásmicas y se diferencian de los múltiples flagelos de los bulbos en flama. En los gastrotrícos no hay cavidad corporal, los órganos internos están almacenados estrechamente en un cuerpo compacto.

Su sistema nervioso incluyó un cerebro situado cerca de la faringe y un par de cordones nerviosos laterales. Las estructuras sensoriales son similares a las de los rotíferos, excepto en que por lo general carecen de ojos, aunque algunas especies tienen ojos pigmentados (ocelos) en el cerebro. Las cerdas sensoriales, a menudo concentradas en la cabeza, son cilios modificados cuya función es principalmente táctil.

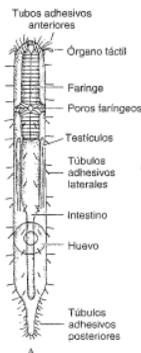


Figura 15-11

gastrotrícos del orden Macrotrósidos. A, *Macrotrósidos*. B, *Turbanella*.

Los gastrótricos generalmente son hermafroditas, aunque el aparato genital masculino de algunos es rudimentario, por lo que son funcionalmente hembras partenogenéticas. Al igual que los rotíferos, algunos gastrótricos producen huevos de rápido desarrollo y cáscara fina, y huevos durmientes con una cáscara gruesa. Estos últimos pueden resistir condiciones ambientales duras y sobrevivir en estado latente durante algunos años. No está bien estudiada la segmentación, aunque parece radial. El desarrollo es directo y los jóvenes tienen la misma forma que los adultos. Con frecuencia, el crecimiento y la madurez son rápidos y los jóvenes recién nacidos generalmente alcanzan la madurez sexual a los pocos días.

## FILO ENDOPROCTOS

Los Endoproctos (*Gr. entos*, dentro de, + *proctos*, ano) son un pequeño filo de alrededor de 150 especies de diminutos animales sésiles que externamente recuerdan a los cnidarios hidroides, pero que poseen tentáculos cilíndricos que tienden a enrollarse hacia dentro (Figura 15-12B y C). La mayoría de los endoproctos son microscópicos y ninguno tiene más de 5 mm de longitud. Son formas sésiles y pedunculadas, algunos son coloniales y otros solitarios. Todos son filtradores.

Con la excepción del género *Urnatella* (*U. urna*, urna, + *ellus*, sufijo diminutivo), que es de agua dulce, todos los endoproctos son formas marinas que tienen una distribución amplia desde las regiones polares hasta los trópicos. La mayoría de las especies marinas están restringidas a las aguas salobres y a las costas y, con frecuencia, crecen en conchas y algas. Algunos son comensales de anélidos marinos. Viven entre la zona intermareal hasta los 500 m de profundidad. Los endoproctos dulcícolas se encuentran bajo las piedras en los corrientes. *U. gracilis* es la única especie común de agua dulce de Norteamérica (Figura 15-12A).

## Forma y función

El cuerpo, o **calíz**, de un endoprocto tiene forma de copa, con una corona o círculo de tentáculos cilíndricos, y puede estar fijo al sustrato por un único pedúnculo y un disco de fijación con glándulas adhesivas, como en las formas solitarias *Loxostoma* y *Zacoemella* (*Gr. loxos*, encurvado, + *soma*, cuerpo) (Figura 15-12B), o por dos o más pedúnculos en las coloniales. Por lo general, en los endoproctos los movimientos son restringidos, pero *Loxostoma*, que vive en los tubos de los anélidos marinos, se ha descrito como bastante activo, moviéndose libremente sobre el anélido y su tubo.

La pared del cuerpo está formada por una cutícula, una epidermis celular y una musculatura longitudinal. Tanto los tentáculos como el pedúnculo son prolongaciones de la pared del cuerpo. Los tentáculos que forman la corona, entre 8 y 30, pueden moverse individualmente y poseen cilios en sus superficies laterales e internas. Los tentáculos pueden curvarse hacia el interior para cubrir y proteger a la boca y al ano, pero no pueden retraerse dentro del calíz. El intestino tiene forma de U y es cilíndrico, y tanto la boca como el ano se abren en el interior de la corona de tentáculos. Los endoproctos son **suspensores** (se alimentan por **filtración ciliar**). Los largos cilios presentes en los lados de los tentáculos mantienen una corriente de agua que aporta protozoos, diatomeas y partículas de detritus que se mueven entre los tentáculos. Los cilios cortos de las superficies internas capturan el alimento y lo dirigen hacia la boca. La digestión y la absorción tienen lugar en el estómago y el intestino antes de que los desechos sean descartados por el ano.

El pseudoceles se encuentra relleno por un parénquima gelatinoso en el que están embebidos un par de pronefridios y sus conductos, que se unen para desembocar cerca de la boca. Hay un **ganglio nervioso** bien desarrollado en la cara ventral del estómago, y la superficie del cuerpo lleva cerdas y fuestas sensoriales. Carecen de órganos circulatorios y respiratorios. El intercambio de gases se

produce a través de la superficie del cuerpo, probablemente en gran parte a través de los tentáculos.

Algunas especies son dioicas, pero muchas son monoicas, y lo más frecuente es que sean protándricas; es decir, la gónada produce en primer lugar el espermia y más tarde los huevos. Las formas coloniales pueden tener zooides hermafroditas o dioicos y las colonias incluso contener individuos de ambos sexos. Los gonoductos desembocan en el interior del círculo de tentáculos.

Los huevos fecundados se desarrollan en una depresión, o bolsa incubadora, situada entre el gonoporo y el ano. Los endoproctos tienen un modelo de segmentación espiral modificado con blastómeros en mosaico. La gástrula se forma por invaginación. La larva, parecida a una trocófora (p. 337) es cilíndrica y nadadora. Tiene un penacho apical de cilios en el extremo anterior y una corona cilíndrica alrededor del borde ventral del cuerpo. Eventualmente, la larva se fija al sustrato y sufre una inversión para formar el zooido adulto.

## LOFOFORADOS

Los tres últimos filos tratados en este capítulo son los taxones más controvertidos dentro de los Protostomos. Las pruebas de que Ectoproctos, Braquiopodos y Foronídeos pertenecen al subgrupo de los lofozoos, dentro de los protostomos (Figura 15-3) se fundamentan en los análisis de la secuencia de los genes que codifican la subunidad pequeña del rRNA. Algunos datos del desarrollo coinciden con los datos moleculares: en los foronídeos, el blastoporo se convierte en la boca, lo que es característico de los protostomos, pero en los braquiopodos, el blastoporo desaparece y tanto la boca como el ano se desarrollan a partir de aberturas nuevas. La segmentación en los ectoproctos parece ser en mosaico, otro rasgo de los protostomos.

Otros aspectos del desarrollo apoyan la inclusión de estos tres taxones dentro de los Deuterostomos: en los tres filos, la segmentación es radial y todos tienen un celoma que se desarrolla por enterocelia. Como en algunos deuterostomos, el celoma está dividido en tres cavidades, **protocelo**, **mesocelo** y **metacelo**.

Los tres filos poseen un aparato cilíndrico para la alimentación, denominado **lofoforo** (*Gr. lofobos*, cresta o penacho, + *phoresis*, llevar). Un lofoforo está formado por un conjunto de tentáculos cilíndricos que surge de una cresta o reborde (un pliegue de la pared del cuerpo) (Figura 15-3). Los tentáculos son huecos y contienen una prolongación del mesocelo. Así, las delgadas paredes cilíndricas de los tentáculos no sólo son un eficaz sistema de alimentación, sino que también funcionan como superficie respiratoria para el intercambio de gases entre el agua y el líquido celomático. El lofoforo y su corona de tentáculos puede extenderse para la alimentación o retraerse para su protección.

El tubo digestivo tiene forma de U, con el ano situado muy cerca de la boca, pero fuera del lofoforo (Figuras 15-13 y 15-18). Sobre la boca hay un pliegue o solapa, el epístoma, que contiene una extensión del protocelo. La porción del cuerpo que contiene el mesocelo se conoce como mesosoma, y la que contiene el metacelo, metasoma. En los ectoproctos, el mesocelo y el metacelo, rellenos de líquido, forman parte del sistema hidráulico que permite la extensión del lofoforo. En los otros grupos, el metacelo aloja las vísceras.

Durante varias etapas de la historia, Ectoproctos, Braquiopodos y Foronídeos se han considerado protostomos con algunas características de los deuterostomos, o deuterostomos con algunas características de los protostomos. Su situación actual como protostomos lofozoos refleja la prioridad de los datos moleculares frente a los datos morfológicos conflictivos e inconsistentes.

En algunos esquemas de clasificación, la presencia del lofoforo compartido se utiliza para unir a los tres filos en el clado Lofoforados, aunque aquí no se sigue este esquema. Tanto los datos moleculares como los morfológicos apoyan la estrecha relación de Braquiopodos y Foronídeos, pero la posición de los Ectoproctos es menos clara. Pueden situarse con los otros dos filos, aunque el análisis detallado de la función del lofoforo sugiere otra cosa: Un lofoforo está bien preparado para capturar las partículas de alimento en suspensión de

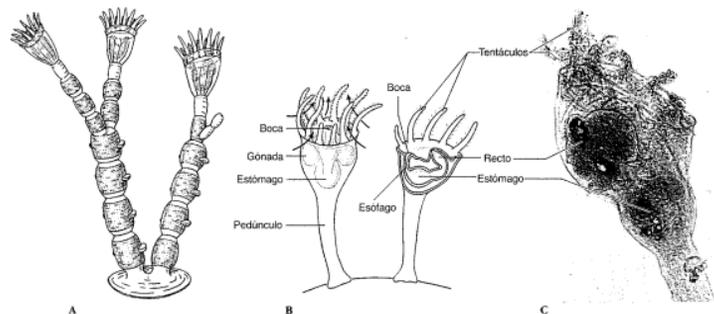


Figura 15-12

A, *Urnatella*, un endoprocto de agua dulce. Forma pequeñas colonias de dos o tres pedúnculos en una lámina basal. B, *Loxostoma*, un endoprocto solitario. Los endoproctos solitarios y coloniales pueden reproducirse por gemación y sexualmente. C, Un ejemplar vivo de *Loxostoma*.

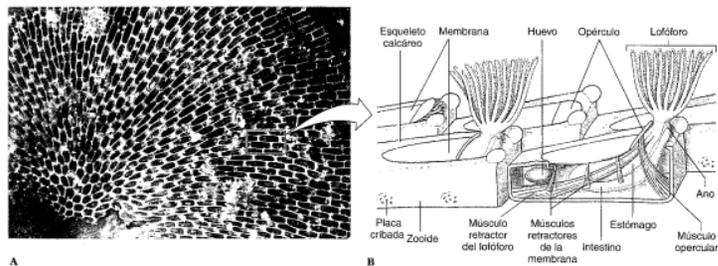


Figura 15-13

A, Restos del esqueleto de una colonia de *Membranipora*, un briozoo marino incrustante (Ectoprocto). Cada pequeño zooido ovalado es el primitivo alojamiento calcáreo de un zooido. B, Pequeña porción de una colonia de un briozoo incrustante. Se muestran dos zooides fuera de sus cámaras, los zooides. Los diminutos zooides extienden su corona de tentáculos para alimentarse, pero desaparecen dentro de sus zooides quitinosos cuando se los moja. La boca está en el interior del lofoforo, pero el ano está fuera.

<sup>3</sup>Nielsen, C. 2002. *Integ. and Comp. Biol.* 42:685-691.

la columna de agua que le rodea: ¿el lóforo de los ectoproctos es convergente con el de braquiópodos y foronídeos? Todavía queda mucho por investigar acerca de estos animales.

## FILO ECTOPROCTOS (BRIOZOOS)

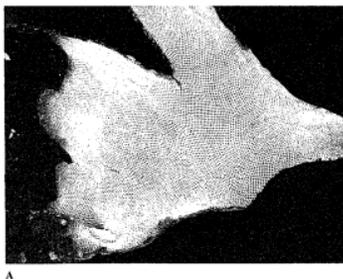
Los ectoproctos (Gr. *ektos*, fuera, + *proktos*, ano) son animales acuáticos, a menudo incrustados sobre superficies duras. La mayoría de las especies son sésiles, aunque algunas son capaces de deslizarse con lentitud o incluso "arrastrarse" activamente sobre los objetos en los que se encuentran. Salvo pocas excepciones, forman colonias. Cada miembro de la colonia mide poco más de 0.5 mm de longitud. Los miembros de la colonia, que reciben el nombre de **zooides**, se alimentan extendiendo sus lóforos en el agua para capturar diminutas partículas. Los zooides secretan pequeños contenedores donde viven, y forman un exoesqueleto (Figura 15-13). Este exoesqueleto o **zoocío** puede ser gelatinoso, quitinoso o calcáreo, según las especies, y también es posible que esté impregnado por arena. Su forma puede ser de caja, vasija, oval o tubular.

Los ectoproctos han tenido un gran éxito biológico; se han encontrado formas fósiles en gran cantidad desde el período Ordovícico y hoy en día son diversos y abundantes. Hay aproximadamente 4500 especies de ectoproctos. Todas son acuáticas, tanto marinas como de agua dulce, y habitan generalmente en aguas poco profundas.

Algunas colonias originan incrustaciones calcáreas sobre algas, conchas o rocas, otras formas paderas o desarrollan colonias arborescentes erectas y ramificadas que recuerdan a las algas (Figura 15-14). Algunos ectoproctos pueden tomarse fácilmente por hidroides, pero se distinguen bien al microscopio porque poseen ano (Figura 15-13). Aunque los zooides son diminutos, las colonias pueden alcanzar varios centímetros de diámetro; algunas colonias incrustantes pueden tener más de un metro de anchura, y las formas erguidas alcanzar más de 30 cm de altura. Las formas marinas explotan todo tipo de superficies, como conchas, rocas, grandes algas pardas, raíces de manglares, cascos de barcos e incluso la superficie inferior de los icebergs!

### Figura 15-14

Colonias de ectoproctos marinos. A, Los zooides están extendidos en esta colonia de *Membranipora tuberculata*. B, *Bugula neritina* forma colonias erguidas y ramificadas.



Los ectoproctos de agua dulce a veces desarrollan colonias semejantes a musgos sobre los tallos de las plantas o en las piedras, generalmente en estuarios o charcas poco profundas. En algunas especies de agua dulce los individuos nacen de estolones finamente ramificados, que forman delicados dibujos en las superficies inferiores de las rocas y de las plantas. Otros ectoproctos de agua dulce están embudidos en gruesas masas gelatinosas.

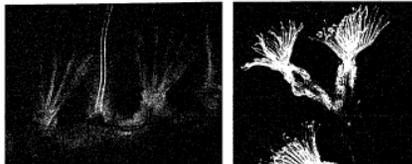
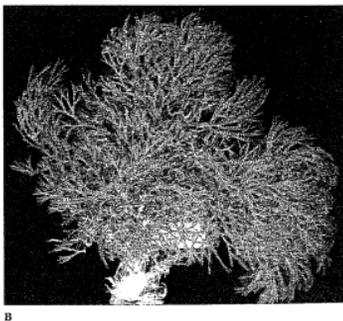
Los Ectoproctos son comúnmente llamados briozoos, o animales musgo (Gr. *bryon*, musgo, + *zoon*, animal), términos que originalmente también abarcaron a los Endoproctos. Sin embargo, dado que los endoproctos tienen el ano situado dentro de la corona de tentáculos, no se clasifican generalmente junto a los ectoproctos, que como los demás lóforados, tienen el ano fuera de la corona de tentáculos. Algunos autores continúan utilizando el nombre "Briozoos", pero excluyen del grupo a los endoproctos.

## Forma y función

Cada miembro de la colonia vive en una pequeña cámara denominada zoocío, secretada por su epidermis (Figura 15-13). Cada individuo o **zoocío** está formado por un polipido que captura e ingiere el alimento y un cístido en forma de caja. El **polipido** está formado por el lóforo, el tubo digestivo, la musculatura y los centros nerviosos. El **cístido** forma la pared del cuerpo junto con el exoesqueleto segregado por ella.

El polipido vive una existencia parecida a la de un muñeco de caja de sorpresa, saliendo para comer y retirándose en su pequeña cámara, que muchas veces tiene una fina tapadera (opérculo) que cierra para protegerse (Figura 15-13). Para extender la corona de tentáculos se contraen ciertos músculos que aumentan la presión hidrostática en la cavidad del cuerpo, con lo que se empuja al lóforo al exterior por un sistema hidráulico. Otros músculos pueden contraerse y retirar la corona, para su protección, con gran rapidez.

Cuando come, el animal extiende el lóforo y dispone los tentáculos en forma de embudo. Los cilios de los tentáculos dirigen el agua hacia el embudo y la expulsan entre los tentáculos. Las partículas alimenticias son capturadas por los cilios y dirigidas hacia la boca por



A

### Figura 15-15

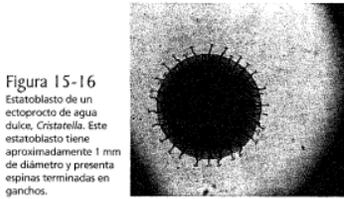
A, Lóforo cilioso de *Electra pilosa*, un ectoprocto marino. El fino tubo central es la base de un vibraculo, un zoocío modificado que limpia la superficie de la colonia. B, *Plumetella repens*, un briozo (filo Ectoproctos) de agua dulce. Crece en la cara oculta de piedras y vegetación en lagos, estanques y arroyos.

B

la succión de la faringe muscularizada y por la acción de los cilios de los tentáculos y de la propia faringe. Las partículas desechadas pueden ser expulsadas mediante la inversión del batido ciliar o por la retracción de los tentáculos, incluso de todo el lóforo, en el zoocío. El lóforo tiende a hacerse circular en los ectoproctos marinos (Figura 15-15A) y en forma de U en las especies de agua dulce. (Figura 15-15B). El celoma está dividido por un mesenterio en un mesocelo anterior o celoma lóforal y un gran metacelo posterior. El proctocelo y el epiteloma sólo aparecen en los ectoproctos de agua dulce.

La digestión en el tubo digestivo, cilioso y en forma de U, es primero extracelular en el estómago y después se completa intracelularmente en el intestino. Carecen de órganos reproductores, circulatorios y excretorios. El intercambio gaseoso se produce a través de la superficie corporal, y como todos los ectoproctos son de pequeño tamaño, el líquido celomático es suficiente para el transporte interno. Hay poros en las paredes entre zooides contiguos, que permiten el intercambio de materiales por medio del fluido celomático. Los celomocitos capturan y almacenan las sustancias de desecho. Hay una masa ganglionar y un anillo nervioso que rodea a la faringe, pero carecen de órganos de los sentidos.

La mayor parte de las colonias están constituidas por individuos que se alimentan, pero en algunas especies pueden aparecer individuos especializados, incapaces de alimentarse, que reciben colectivamente el nombre de heterozooides. Un tipo de zoocío



### Figura 15-16

Establasto de un ectoprocto de agua dulce, *Cristatella*. Este establasto tiene aproximadamente 1 mm de diámetro y presenta espinas terminadas en ganchos.

modificado (llamado **absculario**) recuerda al pico de las aves, y sirve para expulsar los pequeños organismos que invaden y ensucian la colonia. Otro tipo (denominado **vibraculo**) posee una larga espina que rechaza las partículas extrañas (Figura 15-15A).

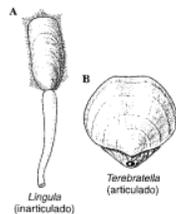
La mayoría de los ectoproctos son hermafroditas. Algunas especies liberan sus huevos en el agua de mar, pero casi todas los incuban, algunas en el celoma y otras en el exterior, en lo que se denomina **ovicela**, que es un zoocío modificado en cuyo interior se desarrollan los embriones. En algunos casos proliferan asexualmente muchos embriones a partir del embrión inicial, un proceso denominado **poliembrionia**. La segmentación es radial, pero aparentemente en mosaico (determinada), y se sabe poco acerca de las incubadoras del mesodermo. Las larvas de las especies no incubadoras tienen un tubo digestivo funcional y nadan errantes durante algunos meses; se fijan a las especies incubadoras no se alimentan, y se larvan al fondo tras una breve existencia nadorada. La unión al sustrato se realiza por medio de mucopolisacáridos y proteínas secretadas por un **saco adhesivo**, tras lo cual sufren la metamorfosis hasta el estado de adulto.

Cada colonia comienza con este zoocío primario tras la metamorfosis, denominado **ancestral**. A continuación, la ancestral sufre una gemación para dar lugar a los numerosos individuos de la colonia. Los ectoproctos de agua dulce presentan un tipo de gemación especial que produce **establastos** (Figura 15-16), cápsulas resistentes y duras que contienen una masa de células germinativas. Los establastos se forman durante el verano y el otoño. Cuando la colonia muere al final del otoño, los establastos quedan libres, y en la siguiente primavera dan lugar a nuevos polipidos y, eventualmente, a nuevas colonias.

## FILO BRAQUIÓPODOS

Los Braquiópodos (Gr. *brachion*, brazo, + *podus*, podo, pie), o conchas lánpara, son un grupo muy antiguo. Aunque hay unas 325 especies actuales, se han descrito unas 12 000 especies fósiles, que florecieron en los mares del Paleozoico y del Mesozoico. Las formas actuales han cambiado muy poco respecto a las primitivas. El género *Lingula* (*L. lingua*) (Figura 15-17A) es considerado como el más antiguo de estos fósiles vivientes, ya que ha sobrevivido prácticamente sin cambios desde el Ordovícico. Las conchas de los braquiópodos más modernos miden entre 5 y 80 mm de longitud, pero algunas formas fósiles alcanzaron los 30 cm.

Los braquiópodos son marinos, bentónicos y sésiles, con preferencia por las aguas someras en su mayoría, aunque se han encontrado a todas las profundidades. Externamente, los braquiópodos recuerdan a los moluscos bivalvos por sus dos valvas calcáreas, secretadas por el manto. De hecho, hasta mediados del siglo XIX se clasificaban entre los moluscos, y su nombre, que significa brazo-pie, hace referencia a los brazos del **lóforo**, que se creía homólogo al pie de los moluscos. Sin embargo, tienen una valva dorsal y otra ventral, mientras que los bivalvos tienen valvas laterales, derecha e izquierda, y además, a diferencia de los bivalvos, la mayoría de los braquiópodos están fijos al sustrato directamente o por medio de una prolongación flexible denominada **pedúnculo**. Algunos, como *Lingula*, viven en galerías verticales en la arena o el fango. Tienen músculos para abrir o cerrar las valvas y para el movimiento del pedúnculo y los tentáculos.



**Figura 15-17**  
Braquiópodos. A, *Lingula*, un braquiópodo inarticulado que normalmente vive en una galería. El pedúnculo contráctil puede retraer el cuerpo en la galería. B, *Terebratella*, un braquiópodo articulado. Las valvas tienen un sistema de articulación de dientes y fosetas, y un corto pedúnculo sale por la valva correspondiente para anclar al animal al sustrato.

En la mayoría de los braquiópodos, la valva ventral (pedicular) es un poco mayor que la valva dorsal (braquial), y su extremo se prolonga en forma de un corto pico puntiagudo y perforado por el que sale el pedúnculo para anclarse al sustrato (Figura 15-17B). En muchos casos, la valva pedicular tiene una forma similar a la de las antiguas lamparas de aceite de Grecia y Roma, tanto que los braquiópodos fueron denominados "conchas lámpara" (en inglés *lamp-shell*).

Hay dos clases de braquiópodos, según la estructura de la concha. Las valvas de los Articulados están unidas por una charnela con dientes que encajan en fosetas, como sucede en *Terebratella* (*L. terebratus*, perforación, + *ella*, sufijo diminutivo); las de los Inarticulados carecen de charnela y solamente permanecen unidas por músculos, como sucede en *Lingula* y *Glottida* (*Gr. glōttidos*, glotis).

El cuerpo solamente ocupa la zona posterior del espacio entre las dos valvas (Figura 15-18), y la pared del cuerpo se extiende formando los lóbulos del manto, que segregan y tapizan la concha. En la cavidad anterior del manto se aloja un gran lóforo en forma de herradura, con largos tentáculos cilíndricos que utilizan para la respiración y la alimentación. Las corrientes de agua producidas por cilios introducen partículas de alimento entre las valvas y sobre el lóforo. Dichas partículas son envueltas en moco en los pedúnculos y transportadas por los surcos cilíndricos a lo largo de los brazos del lóforo hasta la boca. Las partículas no deseadas son rechazadas hacia los lóbulos del manto y expulsadas al exterior por corrientes

ciliares. Los detritus orgánicos y algunas algas, al parecer, son sus fuentes primarias de alimento. El lóforo de los braquiópodos no sólo puede crear corrientes alimentarias, sino que también parece capaz de absorber directamente los nutrientes disueltos en el agua.

Como en los otros lóforoforos, el metacele posterior aloja las valvas. Hay uno o dos pares de nefridios que se abren en el celoma y desembocan en la cavidad del manto. Los celomocitos, con las partículas de desecho captadas, son expulsados al exterior por los nefridios. El sistema circulatorio es abierto, con un corazón contráctil. El lóforo y el manto son probablemente las principales zonas de intercambio gaseoso. Tienen un anillo nervioso con un pequeño ganglio dorsal y otro ventral más grande.

En la mayoría de las especies los sexos son separados y las gónadas estacionales descargan los gametos a través de los nefridios. En la mayoría, la fecundación es externa, aunque algunas especies incuban sus huevos y jóvenes.

La segmentación es radial, y la formación del mesodermo y el celoma es entrocélica, al menos en varios braquiópodos. El blastoporo se cierra, pero su relación con la boca no está clara. En los articulados, la metamorfosis de la larva se produce tras fijarse ésta al sustrato mediante el pedúnculo. En los inarticulados, los individuos jóvenes recurren a un braquiópodo diminuto, con el pedúnculo enrollado en la cavidad del manto. En éstos no existe metamorfosis. Cuando la larva se asienta, el pedúnculo se fija al sustrato y comienza la existencia del adulto.

## FILO FORONÍDEOS

El filo Foronídeos (*L. Foronitis*, nombre mitológico de lo, que fue convertida en una novilla blanca) está compuesto aproximadamente por 20 especies de animales vermiformes de pequeño tamaño. La mayoría vive en fondos de aguas costeras poco profundas, sobre todo en mares templados. Su tamaño varía desde unos pocos milímetros hasta 30 cm de longitud. Cada individuo produce un tubo cóncavo o quitinoso en el que están libres, pero que nunca abandonan. Los tubos pueden fijarse independientemente o bien formar masas enarriadas sobre las rocas o las conchas, clavados o enterrados en la arena. Los tentáculos del lóforo están generalmente

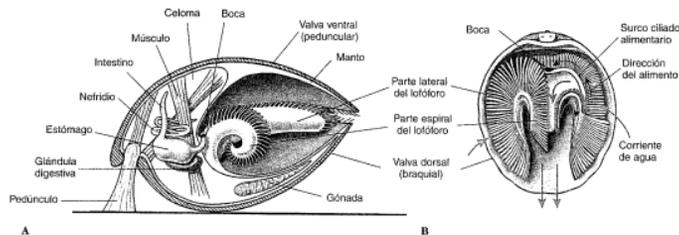
extendidos para conseguir alimento, pero si el animal es molestado, pueden retraerse totalmente dentro del tubo.

El lóforo está formado por dos crestas paralelas curvadas en forma de herradura, con la curva en posición ventral y la boca situada entre ambas (Figura 15-18). Las ramas de las crestas a menudo están enrolladas en dos espirales gemelas. Cada cresta lleva tentáculos cilíndricos huecos que, como las propias crestas, derivan de la pared del cuerpo.

Los cilios de los tentáculos dirigen una corriente de agua hacia un canal entre las dos crestas, que conduce a la boca. Esta corriente captura el plancton y los detritus, que son llevados por los cilios hacia la boca. El ano es dorsal respecto a la boca, está fuera del lóforo y tiene a cada lado un nefridio. Cuando la corriente de agua abandona el lóforo, pasa sobre el ano y los nefridioporos, arrastrando los desechos. Los cilios de la región estomacal del tubo digestivo en U contribuyen al transporte de los alimentos.

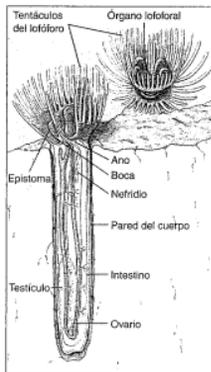
La pared del cuerpo está formada por cutícula, epidermis y musculatura longitudinal y circular. El proceleo es una pequeña cavidad situada en el interior del epístoma; se conecta con el mesocèle a lo largo de los lados del epístoma (Figura 15-19). Un tabique separa el mesocèle del metacele. Los foronídeos tienen un complejo sistema de vasos sanguíneos contráctiles, que constituyen un sistema circulatorio funcionalmente cerrado, aunque no lo sea desde un punto de vista técnico. No existe un corazón propiamente dicho; la sangre, de color rojo, contiene hemoglobina en el interior de eritrocitos nucleados. Hay un par de metanefridios. En un anillo nervioso sobre los nervios hacia los tentáculos y la pared del cuerpo, pero el sistema es difuso y carece de un ganglio definido que pudiera considerarse como un cerebro. En la epidermis hay una fibra motora gigante, y un plexo nervioso epidérmico inerva tanto la pared del cuerpo como la epidermis.

Hay especies de foronídeos monoicos (la mayoría) y dioicos, aunque se conocen al menos dos especies con reproducción asexual.



**Figura 15-18**

Filo Braquiópodos. A, Un braquiópodo articulado (sección longitudinal). Véase que el pedúnculo sale de la valva ventral, por lo que, cuando está sujeto al sustrato, el braquiópodo está "boca abajo", con la valva ventral hacia arriba y la dorsal hacia abajo. B, Corrientes respiratorias y alimentarias. Las flechas grandes (azules) señalan el flujo de agua sobre el lóforo; las flechas pequeñas (negras) indican el movimiento del alimento hacia la boca a lo largo del surco cilíndrico.



**Figura 15-19**

Estructura interna de *Phoronis* (filo Foronídeos), según una sección esquemática vertical.

La fecundación puede ser externa o interna, pero, contrariamente a lo apuntado por los primeros estudios, la segmentación es radial. El celoma se forma de modo entrocélico, aunque muy modificado, pero el blastoporo da lugar a la boca. La larva es cilíada, de vida libre y nadadora; recibe el nombre de actinotrofo y sufre una metamorfosis para dar lugar al adulto, que cae al fondo, segrega un tubo y se hace sétil.

## FILOGENIA

La prueba del análisis secuencial del gen que codifica la subunidad pequeña 18S de los ribosomas sugiere que algún tiempo después de que los deuterostomos divergieran a partir del protóstomo ancestral en el Precámbrico, los protóstomos se separaron de nuevo en dos grandes grupos (o superfilos): Ecdisozoos, que comprende los filos que sufren una serie de mudas durante el desarrollo; y Linfozoos, que incluye los filos de lóforoforos y los filos cuyas larvas semejan a una trocófora (p. 291).<sup>3</sup>

La mayoría de los linfozoos comparten algunos caracteres del desarrollo, tales como la segmentación espiral en mosaico y la formación de la boca a partir del blastoporo embrionario, pero no hay un plan común de organización corporal. Los linfozoos agrupan miembros acelomados, pseudocelomados y celomados. De todos los animales anteriormente descritos, los platelmintos, los gnatostomídeos, los gnatostomos y los cicloforos son acelomados, mientras que los pseudocelomados incluyen a rotíferos, acantocéfalos y endoproctos. Los nemertinos y los tres filos de lóforoforos son celomados, pero en los nemertinos, el celoma rodea la proboscidea y difiere mucho del celoma tripartito de ectoproctos, braquiópodos y foronídeos.

Los protóstomos linfozoos son un grupo heterogéneo en el que el orden evolutivo de aparición de las ramas aún está por determinar. Los miembros de muchos grupos descritos en este capítulo son pequeños y relativamente poco conocidos. El clado Gnatíforos representa una hipótesis para las relaciones entre cuatro filos: Gnatostomídeos, Micrognatostomos, Rotíferos y Acantocéfalos. Los miembros de los tres primeros taxones comparten mandíbulas cuticulares complejas, mientras que se admite que los acantocéfalos descienden de antecesores que poseían tales mandíbulas. Los acantocéfalos son parásitos altamente especializados con una morfología única que han mantenido sin duda durante millones de años. Sin embargo, el análisis de secuencias del DNA podría proporcionar hipótesis relaciones filogenéticas cuando las semejanzas morfológicas o del desarrollo sean virtual o completamente inexistentes. Tales análisis han conducido a la sorprendente conclusión de que los acantocéfalos son rotíferos muy modificados.<sup>4</sup>

Los datos de las secuencias génicas sitúan a los Acantocéfalos y Rotíferos juntos en el clado Sindermados, ya que ambos comparten una epidermis sincital eutélica. Los Sindermados se sitúan con los Micrognatostomos y los Gnatostomídeos en el clado Gnatíforos. Algunas características morfológicas semejantes apoyan el emparentamiento de Cicloforos, Gnatostomos y Platelmintos cerca de los Gnatíforos, aunque estos emparentamientos son controvertidos.

Los endoproctos tienen una segmentación espiral en mosaico algo modificada y larva tipo trocófora, por lo que se sitúan dentro de los Linfozoos pero fuera del clado Gnatíforos.

<sup>3</sup>Balavoine, G. and A. Adoutte. 1998. *Science* 280:397-398.  
<sup>4</sup>Weick, W. D.B. 2000. *Invert. Biol.* 199:17-26.

Los Endoproctos se incluyeron en otro tiempo junto con el filo Ectoproctos en un filo denominado Briozoos, pero los ectoproctos son animales celomados y muchos zoólogos prefieren considerarlos como un grupo independiente. Los Ectoproctos se denominan aún briozoos. El análisis secuencial sitúa tanto a los Endoproctos como a los Ectoproctos entre los filos de Lofotrocozoos.

Los Ectoproctos, los braquiópodos y los foronídeos comparten un lofóforo y un celoma tripartito, pero otras características son mezcla de los rasgos del desarrollo tanto de protostomos como de deuterostomos. Como ya se ha expuesto anteriormente (p. 324), hay un debate sobre si los lofoforados forman un clado y si los miembros del grupo, individual o colectivamente, pertenecen a los Protostomos o a los Deuterostomos.

La división del celoma en tres partes (**trimitamérico** o **tripartito**) es un rasgo que comparten con otros deuterostomos, pero el

carácter puede ser convergente si los lofoforados son protostomos. Además, algunos autores cuestionan la naturaleza trimitamérica y las homologías del celoma en algunos lofoforados (por ejemplo, si el espacio en el epistoma de los braquiópodos inarticulados es un procelofo, o si el mesocele y el metacele de los braquiópodos son homólogos a los correspondientes de otros lofoforados, o si el celoma de los ectoproctos es homólogo al de los braquiópodos y foronídeos).

Con tantas lagunas por resolver, poco se puede saber acerca de la diversificación dentro de los Lofotrocozoos. Los diez filos que acabamos de describir son el foco de los estudios más intensos de los últimos años; quizás las relaciones evolutivas entre estos filos podrían aclararse pronto. Los filos que se tratarán en los Capítulos 16 y 17 son claramente miembros de los Lofotrocozoos y poseen rasgos del desarrollo típicos de este grupo.

Los Lofotrocozoos no comparten un plan corporal, en lugar de ello, los miembros del grupo son acelomados, pseudocelomados o celomados.

El clado Gnatíferos consta de cuatro filos para los que se ha propuesto un antecesor común que poseía mandíbulas cuticulares con una microestructura exclusiva. En este clado se incluyen Gnatostomúlidos, Micrognatostomos, Rotíferos y Acanthocefálos.

Los Gnatostomúlidos constituyen un curioso filo de pequeños gusanos marinos que viven entre los granos de los sedimentos del fondo. No tienen anteo.

Los Micrognatostomos constan de una única especie de animales diminutos que viven entre los granos de arena. Estos animales tienen tres pares de mandíbulas complejas, similares a las de los rotíferos y los gnatostomúlidos.

El filo Rotíferos está constituido por organismos fundamentalmente dulcícolas y pequeños, con un celoma citiada que produce una corriente de agua que arrastra el alimento planctónico hacia la boca; ésta desemboca en una faringe muscular, o mástax, que está provista de mandíbulas. Los Rotíferos son partenogénicos obligados y parece que en este grupo no hay machos.

En estado adulto todos los Acanthocefálos son parásitos del intestino de los vertebrados y sus estados juveniles se desarrollan en los artrópodos. Tienen una proboscidea anterior invaginable armada con espinas, que fijan a la pared intestinal del hospedador. No tienen tubo digestivo, y deben absorber todos los nutrientes a través del tegumento. Las pruebas moleculares y el hecho de compartir una epidérmis sincitial cuticular sugieren una afinidad filogenética de acanthocefálos y rotíferos, y por lo tanto, un origen gnatífero para los acanthocefálos, lo que implica una pérdida evolutiva de las mandíbulas en la línea antecesora de los acanthocefálos.

Los Ciclóforos son animales diminutos que viven en las sedas de los apéndices bucales de las cigalas. Tienen ciclos vitales complejos con fases sexuales y asexuales.

Los Gastrotrícos también son diminutos animales acuáticos. Tienen los cuerpos aplanados ventralmente con sedas o escamas. Se mueven mediante cilios o glándulas adhesivas.

Los Endoproctos son animales acuáticos, pequeños, sésiles, con un cuerpo en forma de cáliz y un pequeño pedúnculo. Tienen una corona de tentáculos ciliosos alrededor de la boca y del ano.

Los Ectoproctos, los Braquiópodos y los Foronídeos presentan un lofóforo, o corona de tentáculos ciliosos alrededor de la boca pero no del ano, que contiene una prolongación del mesocele. En estado adulto son sésiles, tienen un tubo digestivo en forma de U y una larva nadadora. Las funciones del lofóforo son respiratorias y alimentarias, creando con sus cilios una corriente de agua cuyas partículas filtra.

Los Ectoproctos son abundantes en los hábitat marinos, donde viven sobre diversos sustratos sumergidos; un cierto número de especies son comunes en aguas dulces. Los ectoproctos son coloniales, y aunque los individuos son bastante pequeños, las colonias tienen generalmente varios centímetros de diámetro. Cada individuo vive en una cámara (zoecio), constituida por un exoesqueleto secretado por la epidermis, de naturaleza quitinosa, cálcica o gelatinosa.

Los Braquiópodos fueron muy abundantes en el Paleozoico, pero han venido declinando desde el principio del Mesozoico. Sus cuerpos y lofóforos están cubiertos por un manto, que segrega una valva ventral y otra dorsal (concha). Generalmente se encuentran unidos al sustrato directamente o mediante un pedicelo.

Los Foronídeos son los lofoforados menos comunes, viven en tubos en aguas costeras poco profundas. El lofóforo se extiende fuera del tubo para alimentarse.

- ¿Qué hábitat comparten los micrognatostomos y los gnatostomúlidos?
- ¿Dónde miraría usted si tuviera que buscar un cicloforó?
- ¿En qué se diferencia un endoprocto de un ectoprocto?
- ¿Cuál es el tamaño normal de un rotífero? ¿Dónde se encuentran? ¿Cuáles son sus principales características?
- Explique las diferencias entre los huecos míticos y amícticos de los rotíferos. ¿Cuál es el valor adaptativo de cada uno de ellos?
- ¿Qué es la eutelia?
- Describe las principales características del cuerpo de un acanthocefalo.
- ¿Cómo se alimentan los acanthocefálos?
- El antecesor evolutivo de los acanthocefálos es particularmente desconocido. Describe algunos de los caracteres de los

acanthocefálos que hacen sorprendente que pudieran ser rotíferos muy modificados.

- ¿Cuál es la longitud aproximada de gastrotrícos, gnatostomúlidos y micrognatostomos?
- ¿Cuáles son las características distintivas de los endoproctos?
- ¿Qué características tienen en común los tres filos de Lofotrocozoos? ¿Cuáles los distinguen?
- Defina los siguientes términos: lofóforo, zoecio, zooido, pelidico, ciclofo, estrobilato.
- ¿Qué caracteres de protóstomo presentan los lofoforados? ¿Y cuáles de deuterostomos?
- ¿Cómo se extiende el lofóforo de los ectoproctos?

Balavoine, G. and A. Adoutte. 1998. One or three Cambrian radiations? *Science* **280**:397-398. *Se discute la radiación en los superfilos Ectoproctos, Lofotrocozoos y Deuterostomos.*

Beisica, R. C., and G. I. Brusca. 2003. *Invertebrates*, ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Un buen texto sobre los Invertebrados.*

Cohen, B. L., and A. Weydmann. 2005. Molecular evidence that phoronids are a subclade of brachiopods (Brachiopoda: Phoronata) and that genetic divergence of metazoan phyla began long before the early Cambrian. *Org. Divers. Evol.* **5**:253-273. *Indica que los Foronídeos surgen con los Braquiópodos y podrían en el futuro ser considerados como un filo.*

Conway Morris, S., B. L. Cohen, A. B. Gawthrop, T. Cavalieri-Smith. 1996. Lophophorate phylogeny. *Science* **272**:282-283. *Estos autores reclaman prudencia ante la aceptación del taxón Lofotrocozoos propuesto por Halanych et al. (1995).*

Funch, P., and R. M. Kristensen. 1995. Cyclophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. *Nature* **378**:711-714. *La primera descripción de Symbion pandora.*

Gierbt, G., M. V. Sørensen, P. Funch, R. M. Kristensen, and W. Steiner. 2004. Investigations into the phylogenetic position of Micrognathozoa using four molecular loci. *Cladistics* **20**:1-13. *Las investigaciones apoyan el status de los micrognatostomos fuera de cualquier filo conocido.*

Halanych, K. M., J. D. Bacheller, A. M. A. Aguilera, S. M. Lane, D. M. Hillis, J. A. Lake. 1995. Evidence from 18S ribosomal DNA that lophophorates are protostome animals. *Science* **267**:1641-1643. *A pesar de las muchas pruebas morfológicas y embriológicas de que los lofoforados están en la base de los deuterostomos, como resultado de estos análisis quedan agrupados con análisis y moluscos. Los autores proponen el taxón Lofotrocozoos, definido para agrupar al último antecesor común de los filos de Lofotrocozoos, los Anélidos y los Moluscos, y a todos sus descendientes.*

Halanych, K. M. and Y. Passamaneck. 2001. A brief review of metazoan phylogeny and future prospects in Hox-research. *Am. Zool.* **41**:629-639. *Una buena revisión de los argumentos en favor y en contra de la hipótesis ecdosoma-lofozoos.*

Helkenstein, K. G., and J. L. Boore. 2004. The mitochondrial genome of *Phoronis architecta*. Comparisons demonstrate that phoronids are Lophotrochozoan protostomes. *Mol. Biol. Evol.* **21**:153-157. *El análisis de la secuencia del DNA mitocondrial muestra una disposición de los genes muy similar a la del gnató.*

Kristensen, R. M. 2002. An introduction to Lophotrochozoa, Cyclophora, and Micrognathozoa. *Integ. and Comp. Biol.* **42**:641-651. *Una información clara y descriptiva de estos grupos de animales poco conocidos.*

Nielsen, C. 2002. The phylogenetic position of Entoprocta, Ectoprocta, Phoronata, and Brachiopoda. *Integ. and Comp. Biol.* **42**:985-991. *Actualmente hay pruebas de que los lofoforados no forman un grupo monofilético, y que los foronídeos y braquiópodos son deuterostomos.*

Rieger, R.M. and S. Tyler. 1995. Sister-group relationship of Gnatostomulida and Rotifera-Acanthocephala. *Invert. Biol.* **114**:186-188. *Evidencias de que los gnatostomúlidos son un grupo hermano de un clado que agrupa a rotíferos y acanthocefálos.*

Wallace, R. L. 2002. Rotifers: exquisite metazoans. *Integ. and Comp. Biol.* **42**:660-667. *Este trabajo resume los trabajos recientes sobre los rotíferos, pero supone un conocimiento básico del grupo.*

Welch, M. D. B. 2000. Evidence from a protein-coding gene that acanthocephalans are rotifers. *Invert. Biol.* **119**:17-26. *El análisis secuencial de un gen que codifica proteínas de choque térmico prueba la posición de los acanthocefálos dentro de los rotíferos. Se cita otra prueba molecular y morfológica que soporta esta posición.*

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanp14e](http://www.mhhe.com/hickmanp14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

- ¿Cuáles son las ventajas adaptativas del pseudocele en comparación con la condición acelomada?
- Explique la diferencia entre un verdadero celoma y un pseudocele.
- ¿Qué carácter une a los miembros del clado Gnatíferos?

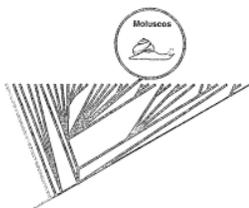
- ¿Qué carácter se utiliza para unir a los rotíferos y a los acanthocefálos en el clado Sindermeidae?
- ¿Cómo están orientadas las valvas de un braquiópodo, según el eje dorso-ventral?

Un tacaño o almeja gigante, *Tridacna maxima*.

16

## Los moluscos

• FILO MOLLUSCOS



### Un espacio transcendental

Hace mucho tiempo, en el Precámbrico, los animales más complejos que poblaban los mares eran acelomados. El más sencillo, y probablemente, el primer modo de conseguir un espacio lleno de líquido en el interior del cuerpo, fue la retención del blastocele embrionario, como ocurre en los pseudocelomados. No fue la mejor solución evolutiva porque, por ejemplo, los órganos quedan sueltos en la cavidad del cuerpo.

Algunos descendientes de los acelomados precámbricos desarrollaron un espacio lleno de líquido en el interior del mesodermo, el celoma. Esto significó que el espacio quedara limitado por mesodermo y los órganos suspendidos por membranas mesodérmicas, los mesen-

terios. Los mesenterios proporcionarían un lugar ideal para las redes de vasos sanguíneos, y el tubo digestivo podría hacerse más muscular, más especializado y más diversificado, sin interferir con otros órganos.

El desarrollo del celoma constituyó un paso importante en la evolución de formas de mayor tamaño y más complejas. En los capítulos que siguen, todos los grandes grupos son celomados. En algunos, un gran celoma lleno de líquido rodeado por músculos se transforma en un esqueleto hidrostático que permite rápidos cambios de forma y una mayor eficacia en la excavación. Sin embargo, la concha dura de los moluscos hace imposible este cambio, y el celoma de los moluscos resulta relativamente pequeño.

### LOS MOLLUSCOS

Los Moluscos (*L. molluscus*, blando) constituyen uno de los mayores filos animales, después de los Artropodos. Existen unas 90 000 especies vivas y en torno a 70 000 fósiles. Los moluscos son protostomos lofotrocozos celomados, y como tales tienen un desarrollo con segmentación de tipo espiral en mosaico y su celoma se forma por esquizocelia. El estado larvario ancestral es una trocófora, pero el desarrollo se modifica según las distintas clases.

El nombre de molusco señala una de sus características distintivas, el cuerpo blando. Este grupo, muy diversificado (Figura 16-1), incluye quítones, dentalios o conchas comilmo, caracoles, babosas, nudibranchios, mariposas de mar, almejas, mejillones, ostras, calamares, pulpos y nautilus. El grupo abarca desde formas muy simples hasta algunos de los invertebrados más complejos y, en cuanto al tamaño, desde los ejemplares casi microscópicos hasta el calamar gigante *Architeuthis*. Estos gigantes moluscos pueden alcanzar una longitud de 20 m, incluidos los tentáculos, y llegan a pesar 900 kg. Las conchas de algunas almejas gigantes como *Tridacna gigas*, que viven en los arrecifes de coral de la región indopacífica, alcanzan 1,5 m de largo y 250 kg de peso. Sin embargo, éstos son casos extremos, ya que probablemente el 80% de los moluscos, en conjunto, tienen conchas cuyo tamaño máximo es inferior a 10 cm. El filo incluye algunos de los invertebrados más lentos, y también algunos de los más rápidos y activos. Comprende formas herbívoras que pacen o ramonean, carnívoras y depredadoras, filtrantes microgálicas, detritívoras y también parásitas.

Los moluscos se encuentran en una amplia variedad de hábitat, desde los trópicos a los mares polares, en altitudes que superan los 7000 m, en charcas, lagos y aguas corrientes, en lagunas y aguas cenagosas, en las charcas marinas costeras y en el mar abierto, desde la superficie hasta las profundidades abisales. La mayoría de ellos son marinos y presentan una gran variedad de formas de vida, que incluyen a los bentónicos, los excavadores, los perforadores y a las formas pelágicas.

De acuerdo con los datos paleontológicos, los moluscos se originaron en el mar, y allí han permanecido la gran mayoría de ellos. Gran parte de su evolución tuvo lugar en las costas, donde abundaba el alimento y los hábitat eran variados. Únicamente los bivalvos y los gasterópodos se extendieron hacia hábitat salobres y dulciacuícos. Al ser filtradores microgálicos, los bivalvos han sido incapaces de abandonar los ambientes acuáticos. Sólo las babosas y los caracoles (gasterópodos) han invadido de manera efectiva el medio terrestre. Pero los caracoles terrestres tienen limitado su grado de dispersión debido a sus necesidades de humedad, resguardo y presencia de sales cálcicas en el suelo.

Los hombres utilizan a los moluscos de diversas formas. Una amplia variedad de moluscos se utilizan como alimento. Los bozones de nácar se obtienen a partir de conchas de bivalvos. En los Estados Unidos, las cuencas de los ríos Mississippi y Missouri han proporcionado el material para la mayor parte de esta industria; no obstante, los suministros están tan agotados que se están haciendo intentos de propagar artificialmente estos bivalvos. Las perlas, naturales y cultivadas, se producen en ciertas almejas y ostras, la mayor parte de ellas en una ostra marina, *Mel agryna*, que se encuentra en las regiones costeras del este de Asia.

Algunos moluscos son destructores y se consideran como plagas por los daños que ocasionan. Las bromas perforadoras, que son bivalvos de varias especies (Figura 16-3), causan grandes daños a los barcos y embarcaderos de madera. Para prevenir sus destrozos, los embarcaderos se tratan con creosota o se construyen de hormigón (desgraciadamente, a algunos no les afecta la creosota y otros perforan el hormigón). Caracoles y babosas destruyen a menudo jardines y otros tipos de vegetación. Además, los caracoles sirven de hospedadores intermedios a varios parásitos importantes. El caracol perforador *Urosalpinx* rivaliza con la estrella de mar en la destrucción de las ostras.

En este capítulo examinaremos los diferentes grupos de moluscos (Figura 16-2), incluidos aquellos que presentan poca diversidad (clases Caudofoveados, Solenogastros, Monoplacóforos y Escalópodos). Los miembros de la clase Poliplacóforos (quítones) son animales marinos comunes e incluso abundantes, especialmente en la zona

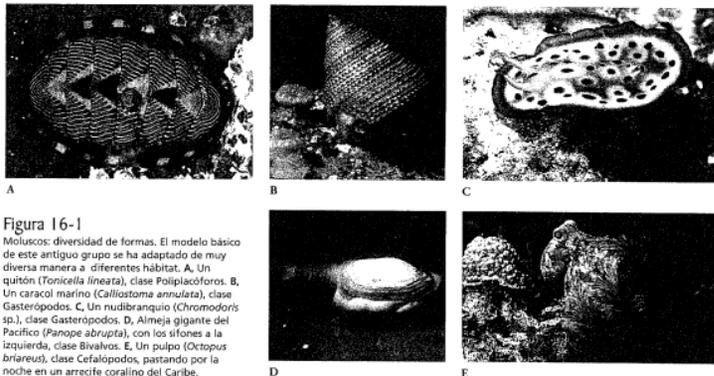


Figura 16-1

Moluscos: diversidad de formas. El modelo básico de este antiguo grupo se ha adaptado de muy diversa manera a diferentes hábitat. A, Un quíton (*Tonicella lineata*), clase Poliplacóforos. B, Un caracol marino (*Calliostoma annulata*), clase Gasterópodos. C, Un nudibranchio (*Chromodoris* sp.), clase Gasterópodos. D, Almeja gigante del Pacífico (*Panopeus abruptus*), con los sifones a la izquierda, clase Bivalvos. E, Un pulpo (*Octopus briareus*), clase Cefalópodos, pasando por la noche en un arrecife coralino del Caribe.

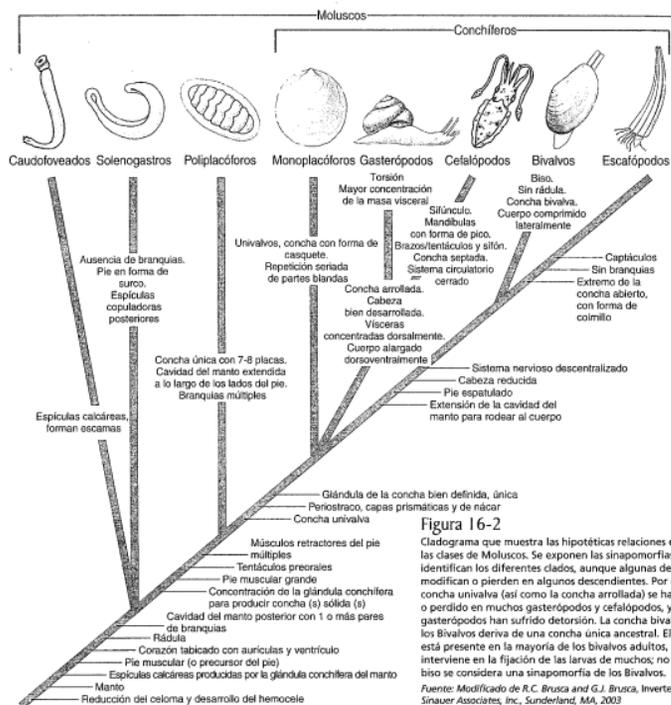


Figura 16-2

Cladograma que muestra las hipotéticas relaciones entre las clases de Moluscos. Se exponen las sinapomorfías que identifican los diferentes clados, aunque algunas de ellas se modifican o pierden en algunos descendientes. Por ejemplo, la concha univalva (así como la concha arrollada) se ha reducido o perdido en muchos gasterópodos y cefalópodos, y muchos gasterópodos han sufrido detorsión. La concha bivalva de los Bivalvos deriva de una concha única ancestral. El bico no está presente en la mayoría de los bivalvos adultos, aunque interviene en la fijación de las larvas de muchos; no obstante, el bico se considera una sinapomorfía de los Bivalvos.

Fuente: Modificado de R.C. Brusca and G.J. Brusca, *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 2003

## FORMA Y FUNCIÓN

La enorme variedad, gran belleza y fácil disponibilidad de las conchas de los moluscos han hecho del coleccionismo de conchas un pasatiempo popular. Sin embargo, muchos coleccionistas aficionados, aunque incluso puedan dar nombre a centenares de las conchas que adornan nuestras playas, concen muy poco respecto a los animales que las formaron y vivieron en ellas. Reducido a sus rasgos más simples, el modelo corporal de los moluscos puede decirse que consta de una región **cefálica**, de un **pie**, y de una **masa visceral** (Figura 16-3). La cabeza-pie es la zona más activa y contiene la boca, y los órganos sensoriales y locomotores. Sus funciones dependen principalmente de la acción muscular. La masa visceral es la

porción que contiene los aparatos digestivo, circulatorio, respiratorio y reproductor, ligados a conductos cilíados para su funcionamiento. Un doble pliegue tegumentario, que se extiende desde la pared dorsal del cuerpo, forma un **manto** protector o **pallio**, que encierra un espacio entre sí y la pared del cuerpo, denominado **cavidad del manto (cavidad paleal)**. La cavidad del manto aloja las **branquias (ctenidios)** o un espacio pulmonar, y en muchos moluscos el manto segrega sobre la masa visceral una **concha** protectora. Las modificaciones de estas estructuras, que comprenden la cabeza-pie y la masa visceral, dan origen a la gran diversidad de modelos observados en los moluscos. Se puede observar que en las diversas clases de moluscos adquiere una mayor importancia la cabeza-pie en unos casos, y la masa visceral en otros.

## Cabeza-pie

La mayor parte de los moluscos tienen una cabeza bien desarrollada que contiene la boca y algunos órganos sensoriales especializados. Los receptores fotosensoriales varían desde los muy sencillos hasta los más complejos, como son los ojos de los cefalópodos. A menudo presentan tentáculos. Dentro de la boca hay una estructura peculiar de los moluscos, la **rádula**, y generalmente detrás de la boca se encuentra el órgano locomotor principal o **pie**.

## Rádula

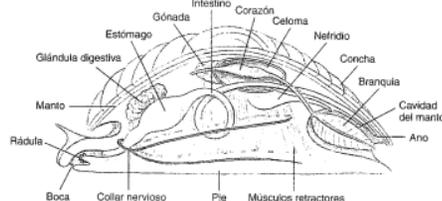
La **rádula** es un órgano con forma de lengua, raspador y eversible, que se encuentra en todos los moluscos, excepto en los bivalvos y en casi todos los solenogastros. Se trata de una membrana con forma de cinta sobre la que se disponen filas de diminutos dientes dirigidos hacia atrás (Figura 16-4). Existen unos músculos complejos que mueven la rádula junto con el **odontóforo** (estructura de soporte semejante a un cartilago), hacia delante y hacia atrás, mientras que la membrana gira parcialmente sobre los extremos del odontóforo. Puede haber desde pocos dientes hasta 250 000, que cuando el animal los saca, pueden raspar, perforar, rasgar o cortar. La función normal de la rádula es doble: raspa el alimento en finas partículas, y sirve de cinta transportadora para llevarlas en un flujo continuo hacia el tracto digestivo. A medida que la rádula se desgasta por delante, se producen de forma continua nuevas filas de dientes en su extremo posterior. La disposición y el número de dientes de cada fila son peculiares en cada especie, y se utilizan en la clasificación de los moluscos. En varias formas aparecen especializaciones radulares muy interesantes, como la de perforar materiales duros o arañar personas.

## Pie

El pie de los moluscos (Figura 16-3) puede estar adaptado para la locomoción, para la fijación al sustrato o para una combinación de funciones. Por lo general se trata de una estructura en forma de suela,

## Figura 16-3

Modelo generalizado de molusco. Aunque esta figura se presenta frecuentemente como «molusco ancestral hipotético», la mayoría de los expertos rechazan hoy día esta interpretación. Por ejemplo, el molusco ancestral probablemente estuvo cubierto de epículas calcáreas, en lugar de una concha univalva. Sin embargo, un esquema así es útil para facilitar la descripción general del modelo para el cuerpo de un molusco.



## Características del filo Moluscos

1. La pared dorsal del cuerpo forma un par de pliegues que constituyen el **manto**, que encierra la **cavidad del manto**, está modificada en **branquias** o **pulmones** y segrega la **concha** (que falta en algunos); la pared ventral del cuerpo está especializada como un **pie** muscular, diversamente modificado pero utilizado, sobre todo, para la locomoción; boca con rádula.
2. Viven en hábitat marinos, de agua dulce y terrestres.
3. De vida libre, ocasionalmente parásitos.
4. Cuerpo con simetría bilateral (asimetría bilateral en algunos); insegmentado; por lo general con cabeza definida.
5. Tribolíticos.
6. **Celoma** limitado principalmente al área que rodea al corazón y, quizás, a la luz de las gónadas y parte de los riñones y, ocasionalmente, parte del intestino.
7. Epitelio superficial por lo general cilíado y con glándulas mucosas y terminaciones nerviosas sensoriales.
8. Sistema digestivo complejo, por lo común con un órgano raspador (**rádula**); el ano normalmente evacua en la cavidad del manto. **Tractus ciliares** internos y externos, muchas veces de gran importancia funcional.
9. Músculos circulares, diagonales y longitudinales en la pared del cuerpo; en algunas clases manto y pie muy musculosos (por ejemplo, cefalópodos y gasterópodos).
10. Sistema nervioso con pares de ganglios pleurales, cerebrales, pedos y viscerales, con cordones nerviosos y plexo subepidérmico; ganglios centralizados en un anillo nervioso en los gasterópodos y los cefalópodos.
11. Órganos sensoriales del tacto, el olfato, el gusto, el equilibrio y la vista (en algunos); **ojos** directos muy desarrollados (las células fotosensoriales de la retina miran a la fuente de luz) en los cefalópodos, semejantes a los ojos opuestos (células fotosensoriales dirigidas hacia el lado opuesto de la fuente luminosa) de los vertebrados, pero se forman como derivados de la piel en contraste con los ojos de los vertebrados, que derivan del cerebro.
12. Sin reproducción asexual.
13. Formas tanto **monoicas** como **dióicas**; **segmentación espiral**; la larva primitiva es una **trocofóra**, algunos con larva **veligera** y otros con desarrollo directo.
14. Uno o dos riñones (**metanefridios**) abiertos en la cavidad pericárdica, que ordinariamente desembocan en la cavidad del manto.
15. Intercambio gaseoso mediante **branquias**, **pulmones**, **manto** o la **superficie del cuerpo**.
16. **Sistema circulatorio abierto** (en los cefalópodos secundariamente casi todo cerrado), con corazón (normalmente tricámero), vasos sanguíneos y senos; pigmentos respiratorios en la sangre.

interna. Los bivalvos (clase Bivalvos) han desarrollado muchas especies, tanto marinas como dulcícolas. Los mayores y más interesantes de todos los invertebrados pertenecen a la clase Cefalópodos (calamares, sepias, pulpos y otros). No obstante, los moluscos más abundantes y extendidos son los caracoles y sus afines (clase Gasterópodos). Aunque enormemente diversos, los moluscos tienen un modelo corporal común (pp. 334-336). Parece peculiar, sin embargo, que los moluscos hayan fracasado en la explotación del celoma. El celoma de los moluscos está limitado a un espacio alrededor del corazón, y quizás alrededor de las gónadas y parte de los riñones. Aunque se desarrolla embriológicamente de manera semejante al celoma de los anélidos (Capítulo 17), las consecuencias funcionales del espacio son totalmente diferentes porque no se utiliza en la locomoción.

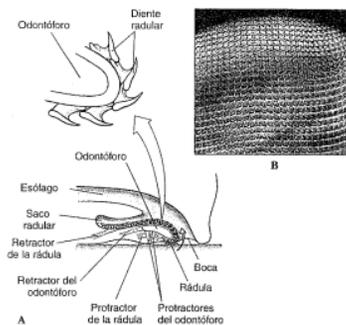


Figura 16-4

A, Esquema de una sección longitudinal de la cabeza de un gasterópodo que muestra la rádula y el saco radicular. La rádula se mueve hacia atrás y adelante sobre el cartilago odontóforo. Cuando el animal come, abre la boca, el odontóforo es llevado hacia delante, la rádula raspa fuertemente hacia atrás, llevando los alimentos hacia atrás al interior de la faringe, y la boca se cierra. La secuencia se repite rítmicamente. Como la cirra de la rádula se desgasta por delante, se reemplaza continuamente por el lado posterior. B, Rádula de un caracol preparada para su examen microscópico.

ventral, en la que unas ondas de contracción muscular provocan una locomoción por reptación. Sin embargo, hay muchas modificaciones, como el disco fijador de las lapas, el 'pie enocha' comprimido lateralmente de los bivalvos, o el sifón para la propulsión a chorro de los calamares y pulpos. El moco segregado se utiliza frecuentemente como ayuda para la adhesión o para la formación de una pista por la que los moluscos pequeños se deslizan mediante cilios.

Los caracoles y los bivalvos extienden el pie hidráulicamente al llenarlo de sangre. Las formas cavales pueden extender el pie dentro del fango o la arena, lo ensanchan con la presión sanguínea y lo utilizan como ancla para tirar del cuerpo hacia delante. En las formas pelágicas (nadaradores libres) el pie puede estar modificado para la natación, en forma de parapódios alados o de leltas móviles y finas.

## Masa visceral

### Manto y cavidad del manto

El manto es una cubierta de tegumento que se extiende desde la masa visceral y que cuelga sobre cada lado del cuerpo; protege las partes blandas y crea entre ellas y la masa visceral el espacio denominado cavidad paleal o del manto. La superficie externa del manto segrega la concha.

La cavidad del manto (Figura 16-3) tiene un importante papel en la vida de los moluscos. Normalmente se alijan en ella los órganos respiratorios (branquias o pulmón), que se desarrollan a partir del manto, y la propia superficie libre del manto sirve también para el intercambio gaseoso. Dentro de la cavidad del manto se vierten los productos de los aparatos digestivo, excretor y reproductor. En los moluscos acuáticos, el oxígeno y, en algunas formas, el alimento es transportado por una

corriente continua de agua mantenida por cilios superficiales o por bombeo muscular. Esta misma corriente expulsa los productos de desecho y lleva las células reproductoras al medio externo. En las formas acuáticas el manto suele presentar receptores sensoriales para percibir los estímulos del agua circundante. En los cefalópodos (calamares y pulpos) el manto muscular y sus cavidades crean la propulsión a chorro utilizada en la locomoción. Muchos, como protección, pueden ocultar la cabeza o el pie dentro de la cavidad paleal que queda recubierta por la concha.

En la forma más sencilla, el ctenidio del molusco (banquía) consiste en un eje aplanado y largo que se prolonga desde la pared de la cavidad del manto (Figura 16-5). Desde el eje central salen numerosos filamentos branquiales con aspecto de láminas. El agua es impulsada entre los filamentos branquiales por medio de cilios y la sangre se difunde a través del filamento desde un vaso aferente hacia un vaso eferente, ambos situados en el eje central. La dirección del movimiento de la sangre es opuesta a la del movimiento del agua, estableciéndose así un mecanismo de intercambio a contracorriente (p. 532). Los dos ctenidios se localizan en los lados opuestos de la cavidad del manto y se distribuyen de tal manera que la cavidad está dividida funcionalmente en una cámara inhalante y una cámara exhalante. En varios grupos de moluscos se encuentra modificada la distribución básica de las branquias.

## Concha

La concha de los moluscos, cuando la hay, es segregada por el manto y está limitada por él. Típicamente tiene tres capas (Figura 16-6A). El **periostaco** es la capa externa, de aspecto óseo, constituida por una sustancia orgánica llamada conquiolina, formada por proteínas curtidoras con quinonas. Contribuye a la protección de las capas subyacentes contra el ataque de los organismos perforantes. Es segregado por un pliegue del borde del manto, y el crecimiento solamente tiene lugar en el borde de la concha. El **periostaco** aparece muchas veces desgastado sobre las partes más viejas de la concha. La capa media, o **capa prismática**, se compone de prismas de carbonato cálcico (tanto de calcio como de aragonito) densamente empaquetados y depositados en una matriz proteínica. Esta capa es secretada por el borde glandular del manto, y el aumento del tamaño de la concha tiene lugar en el margen de la misma a medida que el animal crece. La **capa nacrada** de la concha es la más interna, está adosada al manto y es secretada continuamente por la superficie del mismo, así que aumenta de grosor durante la vida del animal. El nácar calcífero se deposita en capas finas. Las capas muy finas y onduladas producen las inscripciones nacradas que vemos en la madreperla, los abulones (*Haliotis*), el nautilo (*Nautilus*) y muchos bivalvos. Tales conchas pueden contener desde 450 a 5000 capas delgadas paralelas de carbonato cálcico cristalino (aragonito) por cada centímetro de grosor.

Entre los moluscos existe una gran variación respecto a la estructura de la concha. Los moluscos de agua dulce tienen, por lo general, un **periostaco grueso** que da cierta protección ante los tejidos existentes en el agua, producidos por la putrefacción de los restos vegetales. En muchos moluscos marinos el **periostaco** es relativamente fino y en algunos falta. Hay una gran variación en la estructura de la concha. El calcio para las conchas proviene del agua circundante, del suelo o del alimento. El esbozo de la concha (proconcha) aparece durante el período larvario y crece continuamente a lo largo de la vida.

## Estructura interna y función

El intercambio gaseoso tiene lugar en órganos especializados como los ctenidios, las branquias secundarias y los pulmones, así como a través

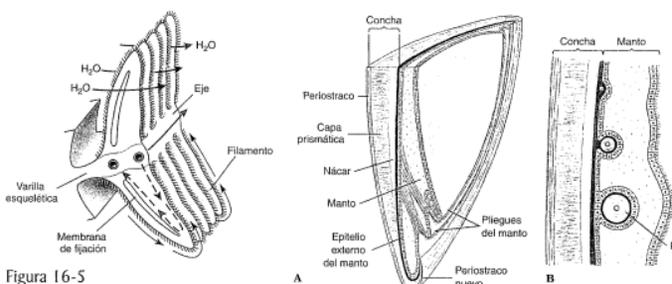


Figura 16-5

Condición primitiva del ctenidio de un molusco. La circulación del agua entre los filamentos de la branquía se produce por el batido de los cilios, y la sangre se difunde a través del filamento desde un vaso aferente al eferente. Las flechas negras indican corrientes ciliares para la limpieza.

Figura 16-6

A, Esquema de una sección vertical de la concha y el manto de un bivalvo. El epitelio del manto externo secreta la concha; el epitelio interno por lo general es ciliado. B, Formación de una perla entre el manto y la concha; cuando un parásito o un grano de arena quedan bajo el manto, acaban cubiertos de nácar.

de la superficie del cuerpo, particularmente del manto. Hay un **sistema circulatorio abierto**, con un corazón bombeador, vasos sanguíneos y lagunas sanguíneas. En un sistema circulatorio abierto, la sangre no está totalmente contenida en el interior de los vasos sanguíneos, y en su lugar, en algunas zonas del organismo fluye de los vasos y entra en senos abiertos en otras partes del cuerpo. Un sistema circulatorio abierto es menos eficaz para proporcionar oxígeno a los tejidos del cuerpo, por eso es común en animales que se mueven lentamente. Los insectos son una excepción notable, pero en estos animales el oxígeno se distribuye mediante un sistema traqueal, no por el sistema circulatorio. En un sistema circulatorio cerrado, la sangre se mueve hacia y desde los tejidos por el interior de los vasos sanguíneos. La mayoría de los cefalópodos tienen un sistema circulatorio cerrado, con corazón, vasos y capilares.

El tracto digestivo es complejo, y muy especializado según los hábitos alimentarios de los distintos moluscos; en general está provisto de amplias porciones ciliadas. La mayor parte de los moluscos tienen un par de riñones (**metanefridios**, un tipo de nefridio en el que el extremo interno se abre al exterior) o uno o dos (**neftostomas**), en muchas formas los conductos de los riñones sirven también para la descarga de los óvulos y de los espermatozoides.

El **sistema nervioso**, que consta de pares de ganglios conectados por cordones nerviosos, es en general más simple que el de los anélidos y los artrópodos. Se han identificado en él células neurosecretoras que, al menos en algunos caracoles terrestres, producen una hormona de crecimiento y funcionan en la osmoregulación. Hay toda una gama de tipos de órganos sensoriales muy especializados.

## Reproducción y ciclo biológico

La mayor parte de los moluscos son dioicos, aunque hay algunos hermafroditas. En muchos moluscos la larva libre y nadadora que sale del huevo es una **trocófera** (Figura 16-7), que es muy parecida a la vana para los anélidos. La metamorfosis directa de la trocófera en un joven diminuto, como ocurre en los quítones, se considera un carácter primitivo de los moluscos. Sin embargo, en muchos grupos de moluscos

(especialmente los gasterópodos y los bivalvos) el estado de trocófera es seguido por un estado larvario exclusivo de los moluscos denominado **veligera**. La veligera (Figura 16-8) es una larva nadadora libre que tiene esbozos del pie, de la concha y del manto. En muchos moluscos el estado de trocófera se desarrolla dentro del huevo, y de él eclosiona una veligera que es, por tanto, el único estado libre nadador. Los cefalópodos, los caracoles de agua dulce y algunos caracoles marinos así como algunos bivalvos de agua dulce, carecen de larvas nadadoras libres, y del huevo sale directamente un individuo juvenil.

La larva trocófera (Figura 16-7) es pequeña, translúcida, y más o menos piriforme; tiene un prominente cinturón ciliado (protocorona) y a veces uno o dos cinturones accesorios. Se encuentra en los moluscos y los anélidos, que exhiben un modelo de desarrollo embrionario primitivo, y se considera como homóloga entre los dos filos. Algunas formas de larvas trocóferas se encuentran también en turlerías marinas, nemertinos, braquiópodos, foronídeos, sipunculídeos y equitidos, y según pruebas moleculares recientes, probablemente sugieren el reagrupamiento filogenético de todos estos filos. Basándose en pruebas moleculares y del desarrollo, algunos zoólogos los reúnen dentro del superfilo **Lufrocerozoa**, en un taxón denominado Trocozoa.

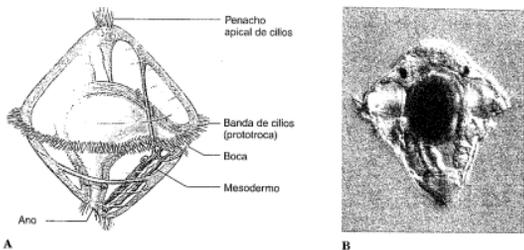
## CLASES DE MOLUSCOS

Durante más de 50 años se reconocieron cinco clases de moluscos vivos: Anfneuros, Gasterópodos, Escafópodos, Bivalvos (también llamados Pleurocéfalos) y Cefalópodos. El descubrimiento de *Neopilina* en la década de los años cincuenta añadió otra nueva clase (Monoplacóforos). Hyman<sup>1</sup> sostiene que los solenogastros y los quítones constituyen

<sup>1</sup>Hyman, L. H. 1967. *The Invertebrates*, vol. VI. New York, McGraw-Hill Book Company.

## Figura 16-7

**A.** Esquema general de la larva trocófora. Los moluscos y los anélidos con desarrollo embrionario primitivo tienen larva trocófora, al igual que algunos otros filos.  
**B.** Larva trocófora del gusano "árbol de navidad", *Spirobranchus spinosus* (Annelida).



## Figura 16-8

Veligera de un caracol, *Pedicularia*, nadando. Los adultos parasitan los corales. Los salientes ciliados (velo) se desarrollan a partir de la prototroca de la trocófora (Figura 16-7).

dos clases independientes (Poliplacóforos y Aplacóforos), dejando de lado así al concepto de Anifneuros. Los Aplacóforos fueron divididos en dos grupos hermanos: Caudofoveados y Solenogastros. Los miembros de ambos grupos tienen aspecto de gusano, sin concha y con escamas o espiras en su tegumento. Tienen la cabeza reducida y carecen de nefridios. A pesar de estas semejanzas hay importantes diferencias entre los grupos.

## Clase Caudofoveados

Los miembros de la clase Caudofoveados son organismos marinos, vermiformes, con un tamaño que oscila entre 2 y 140 mm de longitud (Figura 16-2). Son principalmente fosores (excavan en fondos blandos) y se orientan verticalmente, con el extremo de la cavidad del manto y las branquias en la entrada de la galería. Se alimentan de microorganismos y detritus. Poseen un escudo oral, un órgano

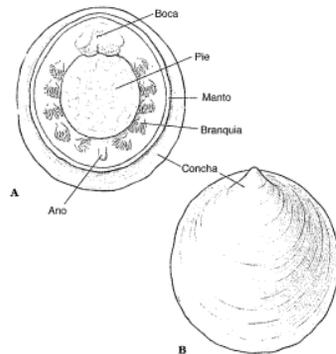
aparentemente asociado con la selección y toma del alimento, y también tienen rádula y un par de branquias. Son dioicos. El modelo corporal de un caudofoveado tiene más características en común con el antecesor de los moluscos que cualquier otro grupo actual. En ocasiones se les ha denominado Quetodermomorfos.

## Clase Solenogastros

Los solenogastros (Figura 16-2) son un pequeño grupo de alrededor de 250 especies de animales marinos parecidos a los caudofoveados. Sin embargo, los solenogastros por lo general no tienen ni rádula ni branquias (aunque pueden estar presentes estructuras secundarias para la respiración). Su pie está representado por un surco estrecho, medioventral, el surco pedio. Son hermafroditas. Habitan en el fondo y a menudo viven sobre cnidarios, de los que se alimentan.

## Clase Monoplacóforos

Los Monoplacóforos se consideraban extinguidos; solamente se conocen conchas del Paleozoico. Sin embargo, en 1952 se cogieron mediante dragados ejemplares vivos de *Neopilina* (*Gr. neo*, nuevo, + *pilos*, gorro de fieltro) del fondo del océano, cerca de la costa oeste de Costa Rica. Se conocen cerca de 25 especies de monoplacóforos. Estos moluscos son pequeños y tienen una concha redondeada, baja, y un pie reptador (Figura 16-9). La boca lleva una rádula característica. Muestran un parecido superficial con las lapas, pero a diferencia de la mayor parte de los otros moluscos, presentan varios órganos repetidos seriadamente. Estos animales tienen de tres a seis pares de branquias, dos pares de aurículas, de tres a siete pares de metafostólios, uno o dos pares de gónadas y un sistema nervioso escalariiforme, con 10 pares de nervios pedios. Tal repetición tiene lugar, en un grado más limitado, en los quitones. ¿Por qué podrían estar repetidos grupos de estructuras del cuerpo de estos animales? En un gusano anelido las estructuras del cuerpo se repiten en cada segmento (p. 362). ¿Es la repetición de estructuras indicación de que los moluscos tuvieron un antecesor segmentado (metamerizado)? Así pensaron algunos biólogos en tiempos pasados, pero las investigaciones actuales indican que *Neopilina* muestra pseudometamerismo y que los moluscos no tuvieron un antecesor metamerico.



## Figura 16-9

*Neopilina*, clase Monoplacóforos. Los ejemplares vivos miden desde 3 mm hasta 3 cm de longitud. **A.** Vista ventral. **B.** Vista dorsal.

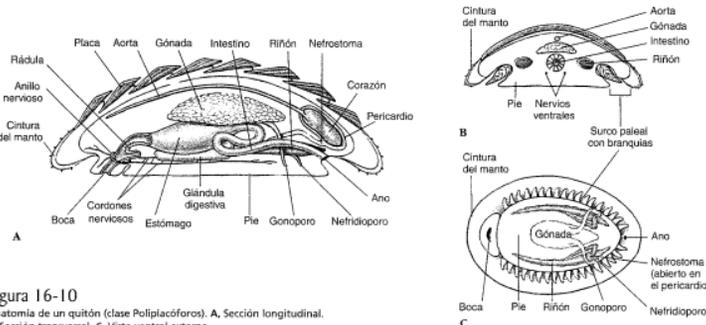
## Clase Polioplacóforos: Quitones

Los quitones (*Gr. chiton*, capa de esmalte, náutica) (Figuras 16.10 y 16.11) representan un grupo de moluscos un poco más diversificado, con alrededor de 1000 especies descritas. Son algo aplanados dorsalmente y tienen una superficie dorsal convexa con ocho placas calcáreas o -valvas-, de aquí su nombre Polioplacóforos (que lleva muchas placas-). Las placas están imbricadas en sentido ante-

roposterior y normalmente son de color mate, igual al de las rocas a las que se pegan estos animales. Su cabeza y órganos sensoriales cefálicos están reducidos, pero existen estructuras fotosensoriales (**estetes**), que en algunos quitones tienen forma de ojos, que atraviesan las placas.

La mayor parte de los quitones son pequeños (2 a 5 cm); el mayor, *Cryptochiton* (*Gr. crypto*, oculto, + *chiton*, capa de esmalte), raramente supera los 30 cm. Prefieren las superficies rocosas de las zonas intermareales, aunque algunos viven a grandes profundidades. Los quitones son organismos sedentarios, desplazándose a distancias muy cortas solamente para comer. Para alimentarse utilizan la rádula, que sale de la boca para raspar las algas de las rocas; la rádula está reforzada con un mineral de hierro, la magnetita. No obstante, el quitón *Placiphorella odata* es una especie inusual, depredadora, que utiliza una solapa cefálica para capturar pequeños invertebrados. Los quitones se adhieren vigorosamente a las rocas con su pie plano y ancho. Si se desprenden pueden enrollarse a modo de bola, como un armadillo, para protegerse.

El manto forma un cinturón alrededor del borde de las placas, y en algunas especies los pliegues del manto cubren parte o todas las placas. Si se compara con otras clases de moluscos, la cavidad del manto de los polioplacóforos se ha extendido lateralmente a todo lo largo del pie y las branquias han aumentado en número; de esta manera, las branquias quedan suspendidas del techo de la cavidad paleal a ambos lados y a lo largo del ancho pie ventral. Con el pie y el borde del manto adheridos fuertemente al sustrato, los surcos paleales se convierten en cámaras cerradas, únicamente permanecen abiertas en sus extremos. El agua penetra en cada surco por la parte anterior, fluye a través de las branquias y sale por la parte posterior, proporcionando un aporte continuo de oxígeno a aquéllas. Durante la marea baja, los bordes del manto pueden estar fuertemente presionados contra el sustrato para disminuir así la pérdida de agua; pero bajo ciertas circunstancias, estos bordes pueden quedar abiertos para, de manera limitada, respirar aire atmosférico. En los surcos del manto, cerca del año de muchos quitones, se encuentran un par de **osfrídios** (órganos quimiorreceptores del agua).



## Figura 16-10

Anatomía de un quitón (clase Polioplacóforos). **A.** Sección longitudinal. **B.** Sección transversal. **C.** Vista ventral externa.

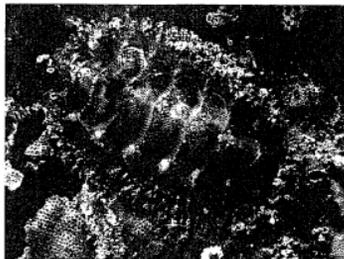


Figura 16-11

Quitón musgoso, *Mopafia muscosa*. La superficie superior del manto o «cinturón» está cubierta con sedas y filamentos, una adaptación defensiva.

La sangre bombeada por el corazón tricameral llega a las branquias mediante la aorta y los senos. Un par de riñones (metanefridios) conducen los desechos desde la cavidad pericardial al exterior. Conectados con la región bucal hay dos pares de cordones nerviosos.

En la mayor parte de los quitones los sexos están separados, y las larvas trocóforas se transforman directamente en individuos juveniles, sin pasar por una fase veligera.

## Clase Escafópodos

Comúnmente conocidos como conchas colmillo o conchas diente, son moluscos bentónicos que se encuentran desde la zona submareal hasta cerca de 6000 m de profundidad. Tienen un cuerpo fino, cubierto por el manto, y una concha tubular abierta en ambos extremos. En los escafópodos, el modelo corporal de los moluscos ha tomado una nueva dirección, con el manto enrollado y fusionado alrededor de las vísceras hasta formar un tubo. La mayor parte de los escafópodos tienen de 2.5 cm a 5 cm de longitud, aunque pueden oscilar entre 4 mm y 25 cm. *Dentalium L. (diente, diente)*, es un género común del Atlántico.

El pie, que sale a través del extremo más ancho de la concha, le sirve para cavar en el fango o en la arena dejando el extremo pequeño de la concha siempre expuesto al agua (Figura 16-12). El agua para la respiración circula a través de la cavidad del manto mediante movimientos del pie y por la acción ciliar. El intercambio gaseoso tiene lugar en el manto, pues no hay verdaderas branquias. Casi todo el alimento lo componen los detritus y protozoos del sustrato. El alimento es transportado por los cilios del pie o sobre la cubierta mucosa de los hocnes ciliados de unas largas prolongaciones (**capítulos**) que se extien-

den desde la cabeza, y conducido a la boca cercana. La rádula lleva alimento hasta una molleja trituradora. Los capítulos pueden tener cierta función sensorial, pero no existen ni los ojos, ni los tentáculos y osfrádios típicos de muchos otros moluscos.

Los sexos están separados y la larva es una trocófora.

## Clase Gasterópodos

Esta clase es la mayor y más diversa entre los moluscos, comprende cerca de 70 000 especies vivas y 15 000 fósiles. Contiene tal diversidad de miembros que, en la lengua común, no hay un término aplicable a todos como grupo. Incluye a caracoles, lapas, babosas, caracoles, a todos como bigarros. Incluye a caracoles, lapas, babosas, caracoles, a todos como bigarros, babosas de mar, liebres de mar y mariposas de mar. Comprende desde formas marinas con muchos caracteres primitivos, a las formas terrestres, como son los caracoles y las babosas de respiración aérea. Generalmente, los gasterópodos son animales sedentarios o peregrinos porque la mayoría de ellos tiene conchas pesadas y su locomoción es lenta. Algunos se han especializado en trepar, nadar o cavar. Las conchas son su principal defensa.

La concha, cuando existe, es siempre de una pieza (**univalva**) y puede estar enrollada o no. Comienza en el **ápice**, que contiene la **vuelta** más antigua y de menor tamaño. Las vueltas se hacen sucesivamente mayores girando alrededor de un eje central o **columnilla** (Figura 16-13). La concha puede girar hacia el lado derecho (**dextrorsa**) o hacia el lado izquierdo (**sinistrorsa**), dependiendo de la dirección del enrollamiento. La dirección del enrollamiento está determinada genéticamente y las conchas dextroras son mucho más comunes. Muchos caracoles poseen un **opérculo**, una lámina de proteínas curtidas que tapa la **abertura** de la concha cuando el cuerpo se recoge en ella.

El tamaño de los gasterópodos varía desde formas microscópicas a formas gigantes, como es el caso de *Pleuroplegma gigantum*, un caracol marino con una concha de hasta 60 cm de largo, y de la liebre de

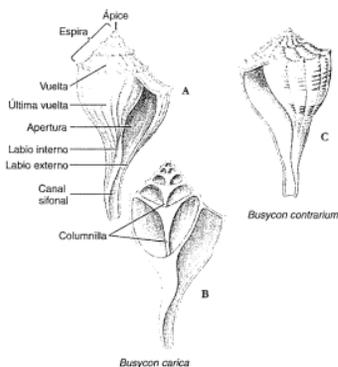


Figura 16-13

Concha del buccino *Buccinum*. A y B, *Buccinum carica*, una concha dextrorsa, o de enrollamiento hacia la derecha. Una concha se sabe que es dextrorsa cuando al cerrarla con el ápice hacia arriba y la abertura mirando al observador ésta queda en el lado derecho. C, *B. contrarium*, una concha sinistrorsa, o de enrollamiento hacia la izquierda.

mar *Aplysia* (Figura 16-22), alguna de cuyas especies alcanza 1 m de longitud. No obstante, la mayor parte de ellos tiene entre 1 y 8 cm. Algunos gasterópodos fósiles tuvieron más de 2 m de largo.

La variación de hábitat de los gasterópodos es amplia. Son comunes en el mar, tanto en las zonas litorales como a grandes profundidades, y bastantes son también pelágicos. Algunos se han adaptado a las aguas salobres y otras a las dulces. En tierra su presencia está restringida por factores tales como el contenido mineral del suelo, las temperaturas, la sequedad y la acidez extremas. Aun así, están muy extendidos; se han encontrado bastantes a grandes altitudes y otros casi en las regiones polares. Los caracoles ocupan casi toda clase de hábitat: charcos, lagos, bosques, pastos, bajo rocas, en los musgos, sobre acantilados, en los árboles, bajo tierra y sobre los cuerpos de otros animales. Han intentado con éxito todos los modos de vida, excepto la locomoción aérea.

Las conchas constituyen su principal defensa, aunque también están protegidos por sus secreciones tóxicas o por sus conductos elusivos. Algunas especies son capaces de incorporar las células urticantes de los cnidarios, que constituyen su dieta, y utilizarlas para su defensa. Unos pocos, como *Strombus*, pueden proporcionar un fuerte golpe con el pie, provisto de un opérculo afilado. Forman parte del alimento de aves, escarabajos, pequeños mamíferos, peces y otros depredadores. Sirven como huéspedes intermedios a muchas clases de parásitos, especialmente a los trematodos (p. 298); los estados larvarios de los parásitos causan a menudo daños en los caracoles.

Hay tres subclases de gasterópodos: Prosobranchios, Opisthobranchios y Pulmonados. Se describen en la p. 345, pero se utilizan frecuentemente para la discusión de animales particulares los nom-

bres de las subclases. Los prosobranchios más conocidos incluyen los bigarros, las lapas, las caracolas, los abalones y los caurines. En ocasiones se llama opisthobranchios a las babosas marinas, las liebres de mar y los nudibranchios. Los pulmonados incluyen a la mayoría de los caracoles y babosas terrestres y de agua dulce.

## Forma y función

**Torsión** El desarrollo de los gasterópodos varía según el grupo, pero en general hay un estado larvario de trocófora seguido de un estado larvario de veligera en el que se forma la primera concha. La veligera tiene dos lóbulos velares ciliados que utiliza para nadar, y en ella es visible el pie en desarrollo (Figura 16-14). Inicialmente, la boca es anterior y el ano posterior, pero las posiciones relativas de la concha, del tracto digestivo y de la cavidad del manto que contiene a las branquias cambian a lo largo de un proceso denominado **torsión**.

Generalmente se describe la torsión como un proceso en dos pasos. En el primero, se contrae un músculo retractor del pie, asímetricamente, que empuja a la concha y encierra a las vísceras (que constituyen los órganos del cuerpo) 90 grados en sentido contrario a las agujas del reloj en relación con la cabeza. Este movimiento traslada al ano desde la parte posterior hasta el lado derecho del cuerpo (Figura 16-14). En las descripciones generales se dice que el movimiento de la concha acompaña al movimiento visceral, pero estudios detallados recientes han demostrado que los movimientos de la concha y los viscerales son independientes. Los primeros movimientos de la concha la giran entre 90 y 180 grados hacia una posición que persistirá en el estado de adulto. Previamente se asumió que la cavidad del manto, que en estado adulto aloja a las branquias y al ano, se mueve con el ano en los primeros 90 grados de la torsión. Sin embargo, nuevos estudios han demostrado que la cavidad del manto se desarrolla sobre el lado derecho del cuerpo cerca del ano, aunque inicialmente están separados. Por lo general, el ano y la cavidad del manto se mueven ulteriormente hacia el lado derecho y la cavidad del manto se recupera para encerrar al ano. En una serie de cambios más lentos y variables, el tracto digestivo se mueve lateral y dorsalmente de manera que el ano queda en el interior de la cavidad del manto y encima de la cabeza (Figura 16-14).

Después de la torsión, el ano y la cavidad del manto se encuentran en el lado anterior y abren encima de la boca y la cabeza. La aurícula, el riñón y la branquia izquierdas están ahora en el lado derecho, mientras que la aurícula, el riñón y las branquias del lado derecho original quedan en el izquierdo y los conectivos nerviosos se han cruzado en forma de ocho. Debido al espacio disponible en la cavidad del manto, el extremo cefálico sensorial puede ahora retraerse y quedar protegido por la concha, formando con el pie, y cuando hay opérculo, una barrera hacia el exterior.

La secuencia del desarrollo que se acaba de describir se denomina torsión ontogénica. La torsión evolutiva es la serie de cambios que se han producido en el cuerpo retorcido del gasterópodo actual partiendo de la forma ancestral sin retorcida. Previamente se supuso que el hipotético gasterópodo ancestral tenía la cavidad del manto posterior como el hipotético molusco ancestral (Figura 16-3). Desde hace tiempo se ha supuesto que en la torsión ontogénica los cambios morfológicos representan la secuencia de los cambios evolutivos. Sin embargo, nuevos estudios del desarrollo de varias clases de gasterópodos sugieren un escenario diferente; los investigadores hipotetizan que el gasterópodo ancestral tenía dos cavidades del manto laterales, como las que tienen *Neglitina* (Figura 16-9) y los quitones (Figura 16-10). Una cavidad del manto única sobre la cabeza pudo haber surgido cuando el lateral izquierdo de la cavidad del manto se perdió y la

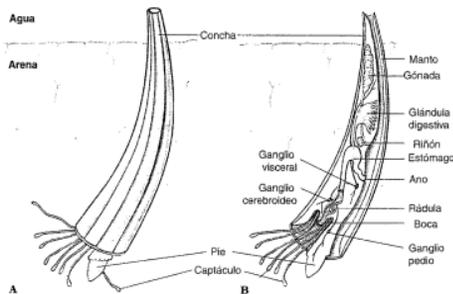
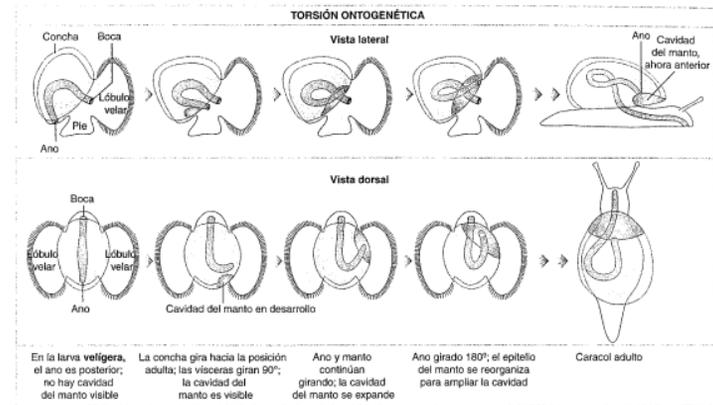


Figura 16-12

El colmillo de mar *Dentalium* (clase Escafópodos). A, Excava en el fango o arena blandos y se alimenta mediante sus tentáculos prensiles (capítulos). La corriente respiratoria entra, por acción ciliar, a través de la abertura pequeña del extremo de la concha, luego es expulsa por la misma abertura por acción muscular. B, Anatomía interna de *Dentalium*.



**Figura 16-14**  
Torsión ontogénica en la larva veligera de un gasterópodo.

cavidad derecha se expandió hacia el centro del cuerpo después de los primeros 90 grados de torsión. Un estudio cuidadoso de la ontogenia de la torsión muestra que es posible un desplazamiento asimétrico de la concha, la masa visceral y el ano, así como de la cavidad del manto, aunque en ciertos taxones algunos rasgos se mueven juntos. Se ha reinterpretado la torsión como un estado anatómico conservado, en vez de como un proceso conservado de cambio<sup>3</sup>, en el que la concha se ha movido a la posición adulta, y el ano y la cavidad del manto están en el lado derecho del cuerpo.

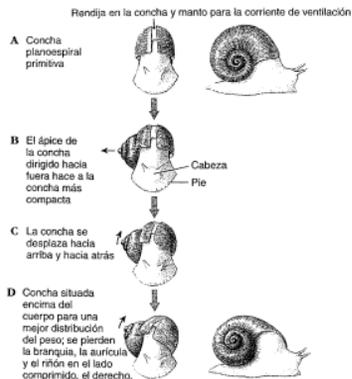
Se han observado varios grados de **detorsión** en los opisto-branquios y los pulmonares, abriéndose el ano en el lado derecho e incluso en el lado posterior. No obstante, ambos grupos han derivado de ancestros con torsión.

La curiosa disposición resultante de la torsión crea un problema higiénico importante al permitir que se viertan los desechos hacia atrás, sobre las branquias (**contaminación**), lo que nos lleva a preguntarnos qué fuertes presiones evolutivas se han seleccionado para un extraño reordenamiento de la estructura del cuerpo. Se han dado algunas explicaciones al respecto, pero ninguna satisfactoria por completo. Por ejemplo, los órganos sensoriales de la cavidad del manto (osfridios) podrían captar mejor el agua cuando giran en la dirección del movimiento. Ciertamente las consecuencias de la torsión y la necesidad resultante de evitar la contaminación branquial han sido muy importantes en la evolución de los gasterópodos. En cualquier caso, estas consecuencias no pueden estudiarse hasta que no se haya descrito otro aspecto peculiar de los gasterópodos, el arrollamiento.

**Arrollamiento** El arrollamiento o giro helicoidal de la concha y la masa visceral no es lo mismo que la torsión. El arrollamiento puede producirse en el estado larvario a la vez que la torsión, pero el registro fósil muestra que el arrollamiento es un hecho evolutivo diferenciado, y que apareció en los gasterópodos vivos descendiendo de antecesores arrollados y con torsión, tanto si muestran como si no estas características.

Los gasterópodos primitivos tienen una concha **espiral plana** con simetría bilateral; esto es, todas las vueltas quedan en un mismo plano (Figura 16-15A). Una concha así no era muy compacta, ya que cada vuelta tenía que quedar totalmente por fuera de la precedente. El problema de la solidez de la concha espiral plana fue solucionado mediante la forma **espiral cónica**, en la que cada vuelta sobrevuela cubriendo al lado de la precedente (Figura 16-15B). Con todo, esta forma estaba claramente desequilibrada, ya que la mayor parte del cuerpo colgaba sobre un lado. Una mejor distribución del peso se consiguió con un cambio de dirección de la concha hacia arriba, y posteriormente, con el eje de la concha oblicuo respecto al eje longitudinal del pie (Figura 16-15C). El peso y el volumen de la vuelta principal del cuerpo, la vuelta mayor de la concha, presiona sobre el lado derecho de la cavidad del manto y, aparentemente, interfiere con los órganos de este lado. En consecuencia, las branquias, la aurícula y el riñón del lado derecho han desaparecido en la mayoría de los gasterópodos actuales, lo que llevó a una condición de **asimetría bilateral**. Curiosamente, unas pocas especies modernas han retomado secundariamente a las conchas de forma planospiral.

Aunque la pérdida de la branquia derecha es probablemente una adaptación mecánica para el transporte de la concha arrollada,

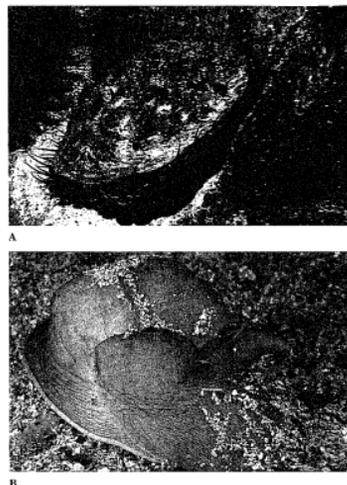


**Figura 16-15**  
Evolución de la concha en los gasterópodos. A, Las conchas con arrollamiento primitivo eran planospirales, cada vuelta quedaba completamente por fuera de la vuelta precedente. B, Una forma más compacta se consiguió en los caracoles en los que cada vuelta quedaba parcialmente por fuera de la vuelta precedente. C y D, Cuando la concha se desplazó hacia arriba y hacia atrás, se consiguió una mejor distribución del peso.

esta disposición hace posible la vía para evitar el problema causado por la torsión: la contaminación. El agua penetra por el lado izquierdo de la cavidad del manto y sale por el lado derecho, arrastrando con ella los desechos del ano y el nefridioporo, que están cercanos al lado derecho. Los sistemas de otros gasterópodos para evitar la contaminación se mencionarán posteriormente en este capítulo, en las pp. 345-346.

**Hábitos alimentarios** Los hábitos alimentarios de los gasterópodos son tan variados como sus formas y sus géneros de vida, pero todos incluyen alguna adaptación de la rádula. La mayoría de los gasterópodos son herbívoros, se alimentan de las partículas que obtienen al raspar las algas de superficies duras; algunos herbívoros paen, otros ronzales y algunos se alimentan de planos. *Halitox*, la oreja de mar (Figura 16-16A), sujeta las algas con el pie y las trocea con la rádula. Los caracoles de tierra moquean durante la noche la vegetación verde.

Algunos caracoles, como *Bulla* y *Buccinum*, son carnívoros que se alimentan de carne putrefacta y cadáveres. *Melongena* se alimenta de almejas, especialmente de *Tigetes*, la navaja, introduciendo su probóscide entre la abertura de las valvas. *Fasciolaria* y *Polinices* (Figura 16-16B) se alimentan de distintos moluscos, preferentemente bivalvos. *Urosalpinx cinerea*, el perforador de ostras, taladra agujeros a través de la concha de la ostra. Su rádula, que lleva tres filas longitudinales de dientes, comienza la acción taladradora, luego el animal se desliza hacia delante, saca un órgano perforador accionado a través de un poro existente en la suela anterior de su pie



**Figura 16-16**  
A, La oreja de mar roja, *Halitox rufescens*. Este caracol con aspecto de lapa grande es apreciado como alimento y muy comercializado. Las orejas de mar son vegetarianas estrictas, se alimentan especialmente de lechuga de mar y otras algas. B, Caracol luna, *Polinices bewleyi*, habitante común de los bajos arenosos de la costa este de América, el caracol luna es un depredador de almejas y mejillones. Usa su rádula para hacer agujeros perfectos en las conchas de sus víctimas, a través de los cuales extiende la probóscide para comer el cuerpo carnoso de los bivalvos.

y lo aplica fuertemente a la concha de la ostra, utilizando un agente químico para ablandarla. Alternan períodos cortos de raspado con períodos largos de actividad química, hasta que completa un agujero limpio y redondo. Con su probóscide insertada a través del agujero, el caracol puede comer continuamente durante horas o días usando la rádula para desgarrar la carne blanda. *Urosalpinx* es atraído por sus presas desde cierta distancia mediante alguna sustancia química, probablemente liberada en los desechos metabólicos de la presa.

*Cyphoma gibbosum* (Figura 16-21B) y otras especies próximas viven y se alimentan de gorgonias (Río Cnidarios, Capítulo 13) de los arrecifes de coral tropicales poco profundos. Este caracol se conoce comúnmente como lengua de flamenco. Durante la actividad normal, el manto, brillantemente coloreado, cubre completamente la concha, pero puede introducirse rápidamente por la abertura de ésta cuando el animal es molestado.

Los moluscos del género *Gomus* (Figura 16-17) se alimentan de gusanos, peces y otros invertebrados. Para la captura de las presas tienen



Figura 16-17

*Cotus*, un cono extendiendo su larga probóscide vermiforme. (A). Cuando un pez intenta consumir este bocado sabroso, el *Cotus* lo aguja en la boca y lo mata. El caracol, con su estómago dilatado, traga al pez. (B). Luego, algunas horas después, regurgita las escamas y los huesos.

una rádula muy modificada, y una glándula que carga el diente radular con un veneno muy tóxico. Cuando *Cotus* siente la presencia de su presa, el diente radular se desliza hasta su posición en la punta de la probóscide; cuando ésta golpea a la presa, el diente es lanzado como un arpón y su veneno paraliza a la presa. Ésta es una adaptación eficaz para un depredador que se mueve lentamente, impidiendo que una presa de movimiento rápido se escape. Algunas especies de *Cotus* pueden causar heridas muy peligrosas, que en ciertos casos producen una herida mortal para el hombre. El veneno consiste en una mezcla de péptidos tóxicos; cada especie de *Cotus* lleva péptidos (**conotoxinas**) específicos de los neuroreceptores de sus presas predilectas. Las conotoxinas son herramientas valiosas en la investigación sobre los diferentes receptores y canales iónicos de las células nerviosas.

Algunos gasterópodos, como la cocha reina (*Strombus gigas*), se alimentan de los sedimentos orgánicos de la arena o del fango. Otros recogen la misma clase de detritus orgánicos, pero sólo pueden digerir los microorganismos contenidos en ellos. Algunos gasterópodos sésiles, como las lapas, son microfágicos mucociliares, que utilizan los cilios branquiales para arrastrar microparticulas que quedan englobadas en una bola mucosa y son llevadas a la boca. Algunas mariposas de mar segregan una red mucosa con la que capturan pequeñas formas planctónicas; entonces arrastran esta trampa hacia la boca.

Después de la maceración con la rádula o algún mecanismo triturador, como la molleja de la liebre de mar *Aplysia*, la digestión es normalmente extracelular en la luz del estómago o de las glándulas digestivas (hepatopáncreas). En los microfágos mucociliares los estómagos son regiones de clasificación y la mayor parte de la digestión, que es intracelular, tiene lugar en las glándulas digestivas.

**Anatomía interna y función** En casi todos los gasterópodos, la respiración se lleva a cabo por un **ctenidio** (dos ctenidios en algunos prosobranchios, que es la condición primitiva), localizado en la cavidad del manto, aunque en algunas formas acuáticas sin branquias, la respiración depende del manto o del tegumento. Después de que los prosobranchios más evolucionados perdieran una de las branquias, la mayor parte de ellos perdió la mitad de la otra y el eje central quedó unido a la pared de la cavidad del manto (Figura 16-18). Así lograron una disposición branquial más eficaz para el flujo de agua que circula a través de la citada cavidad (entra por un lado y sale por el otro).

Los pulmonados tienen una porción muy vascularizada en el manto que sirve de **pulmón** (Figura 16-19). La mayor parte del borde del manto se cierra en la parte posterior del animal y el pulmón queda abierto al exterior por medio de una pequeña abertura llamada **pneumostoma**. La cavidad del manto se llena de aire debido a la contracción del suelo del manto. Muchos pulmonados acuáticos deben subir a la superficie a expulsar una burbuja de gas procedente del pulmón. Para inhalar aire curvan el borde del manto alrededor del pneumostoma formando un sífon.

Casi todos los gasterópodos tienen un nefrídio único (riñón). Los sistemas circulatorio y nervioso están bien desarrollados (Figura 16-19). Este último incluye tres pares de ganglios conectados por nervios. Los órganos sensoriales son o fotoreceptores sencillos, estatocistos, órganos táctiles y quimiorreceptores. El tipo más sencillo de ojo de un gasterópodo es, simplemente, una depresión del tegumento en forma de copa, tapizada por células pigmentadas

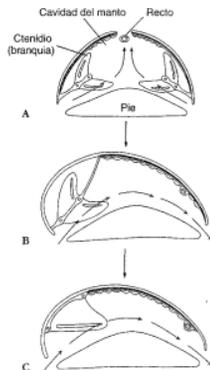
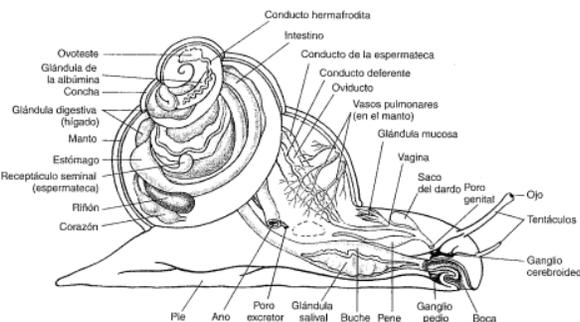


Figura 16-18

Evolución de los ctenidios en los gasterópodos. A, Condición primitiva con dos ctenidios; el agua exhalante deja la cavidad del manto por una ranfija o un orificio dorsal. B, Estado derivado por la pérdida de un ctenidio. C, Estado derivado que se encuentra en la mayoría de los gasterópodos, en los que se han perdido los filamentos de un lado de la branquia restante, y el eje está unido a la pared del manto.

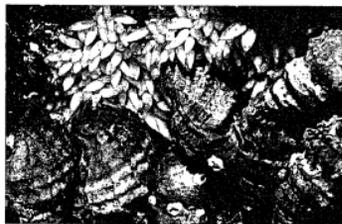
Figura 16-19  
Anatomía de un caracol pulmonado.

de fotoreceptores. En muchos gasterópodos el ojo en cupa tiene una lente y está cubierto por una córnea. Un área sensorial llamada **osfradio**, localizada en el sífon inhalante de la mayor parte de los gasterópodos, es en muchas de las formas un quimiorreceptor, aunque sus funciones puedan ser también mecanorreceptoras en algunos casos, e incluso permanecen desconocidas en otros.

Hay gasterópodos monoicos y dioicos. Muchos gasterópodos realizan ceremonias de cortejo. En las especies monoicas, durante la cópula hay un intercambio de espermatozoides o de espermátotiros (paquetes de espermatozoides). Muchos pulmonados terrestres clavan un eslitete o dardo desde el llamado «saco del dardo» (Figura 16-19) en el cuerpo de su pareja para aumentar su excitación antes de la cópula. Después de ésta, cada individuo de la pareja deposita sus huevos en la tierra, en galerías superficiales. La mayor parte de

los gasterópodos primitivos liberan sus óvulos y espermatozoides en el agua de mar, donde tiene lugar la fecundación, y el embrión sale enseguida del huevo en forma de larva trocófora nadadora libre. En muchos gasterópodos la fecundación es interna.

Los huevos fecundados, encerrados en cubiertas transparentes, pueden ser expulsados por separado para flotar entre el plancton, o pueden quedar depositados en capas gelatinosas unidas al sustrato. Algunas formas marinas encierran sus huevos con cubiertas resistentes, ya sea en pequeños grupos o en gran número, o bien en una amplia variedad de tipos de puesta (Figura 16-20). El joven generalmente emerge como una larva velígera (Figura 16-8), si bien puede pasar la fase velígera en la cubierta o cáscara y salir como un caracol joven. Algunas especies, incluidos muchos caracoles dulcícolas, son ovovivíparos que incuban sus huevos y jóvenes en el oviducto.



A



B

Figura 16-20

Huevos de gasterópodos marinos. A, El búccino arrugado, *Nucella lamellosa*, pone los huevos en cápsulas que recuerdan a los granos de trigo; cada una contiene cientos de huevos. B, Cinta con huevos de un nudibranquio dorado.

### Principales grupos de Gasterópodos

Tradicionalmente, la clasificación de la clase Gasterópodos reconoce tres subclases. Los Prosobranquios, que constituyen la mayoría de las subclases, son casi todos marinos; los Opistobranquios, todos marinos, incluyen las babosas marinas, las liebres de mar, las mariposas marinas, los nudibranchios y las conchas canoa y las conchas burbuja. Casi todos son marinos; la mayor parte de ellos son formas de aguas someras que viven escondidos bajo piedras y algas; unos pocos son pelágicos. Actualmente se reconocen nueve o más órdenes de opistobranquios. Los opistobranquios presentan una detorsión parcial o completa; así, el ano y la branquia (si la hay) están desplazados al lado derecho o posterior del cuerpo. Claramente, el problema de la contaminación se resuelve si el ano se desplaza hacia atrás desde la cabeza y hacia el extremo posterior. Por lo común hay dos pares de tentáculos, con el segundo de ellos a menudo mucho más modificado (**rinóforos**, Figura 16-22), con pliegues laminares que aparentemente aumentan la superficie quimiorreceptora. La concha está reducida o falta. Todos son monóxicos.

La liebre de mar *Aplysia* (Figura 16-22) tiene tentáculos anteriores grandes y en forma de oreja, así como una concha vestigial. En los pterópodos o mariposas marinas (*Covella* y *Cione*) el pie está modificado a modo de aletas para la natación; así pues, son pelágicos.

Los nudibranchios son carnívoros y a menudo presentan coloraciones brillantes (Figura 16-23). Las babosas marinas (Eólidos), que se alimentan especialmente de anémonas e hidroides, tienen papilas alargadas (**ceratas**) que cubren su parte posterior. Ingieren los nematocitos de sus presas y los transportan sin disipar hasta los extremos de sus ceratas. Aquí, los nematocitos son colocados en criodiscos que se abren al exterior. El aeólido puede utilizar sus nematocitos robados para su propia defensa. *Hermisenda* es uno de los nudibranchios más comunes de las costas del oeste de los Estados Unidos.

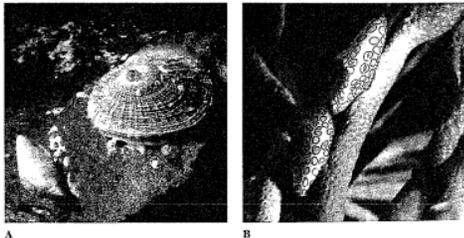
Las babosas marinas sacóglotas se caracterizan por tener una rádula con un único diente por fila, que utilizan para trocear las células de las algas permitiendo a la babosa succionar los contenidos. Algunos sacóglotas, semejantes a sus primos los eólidos, pueden robar a sus presas orgánulos funcionales para beneficio propio. En efecto, muchas especies han desarrollado en su tubo digestivo ramificaciones especiales que corren por todo el cuerpo; en lugar de digerir a los plásticos fotosintéticos de las algas de las que se alimentan, los dirigen dentro de estas ramificaciones donde continúan funcionando durante un tiempo considerable. Igualmente, algunos nudibranchios carnívoros incorporan las zooxantelas intactas provenientes de sus presas, los cuidan (p. 280). Esta habilidad de usurpar la maquinaria fotosintética de sus presas ha hecho que alguna de las especies reciba el apodo de "babosas marinas de energía solar" (por ejemplo, *Elysia crispata*).

Los prosobranquios tienen un par de tentáculos. Los sexos normalmente están separados. Frecuentemente hay óperculo.

Su tamaño varía desde las litóreas y pequeñas lapas (*Patella* y *Diodora*) (Figura 16-21A) a la concha caballo (*Pleurolocca*), el mayor gasterópodo del Atlántico, con conchas de hasta 60 cm. Ejemplos familiares de prosobranquios son la oreja de mar (*Haliois*), cuya concha tiene forma de oreja; el buccino (o buccio) (*Buccinum*), que deja sus huevos en cápsulas en forma de disco de doble pestaña, unidos en un cordón de 1 m de largo; el bigano común (*Littorina*), el caracol luna (*Polinices*); el bigano perforador de ostras (*Urosalpinx*), que perfora las ostras y succiona sus jugos; la cañadilla (*Murex*) y otras formas de murex, una de cuyas especies europeas se usó en la antigua Roma para extraer la púrpura real, y algunas formas dulcícolas (*Gastriobasis* y *Vitparius*).

### Figura 16-21

A, *Diodora aspera*, un gasterópodo prosobranquio con un agujero en el ápice por el que el agua abandona la cavidad del manto. B, La «lengua de flamenco», *Cyphoma gibbosum*, es un vistoso habitante de los arrecifes coralinos. Estos caracoles tienen una concha lisa de color crema, naranja o rosa, generalmente cubierta por el brillante manto moteado.



**Opistobranquios** Los opistobranquios constituyen un extraño conjunto de moluscos al que pertenecen las babosas marinas, las liebres marinas, las mariposas marinas, las conchas canoa y las conchas burbuja. Casi todos son marinos; la mayor parte de ellos son formas de aguas someras que viven escondidos bajo piedras y algas; unos pocos son pelágicos. Actualmente se reconocen nueve o más órdenes de opistobranquios. Los opistobranquios presentan una detorsión parcial o completa; así, el ano y la branquia (si la hay) están desplazados al lado derecho o posterior del cuerpo. Claramente, el problema de la contaminación se resuelve si el ano se desplaza hacia atrás desde la cabeza y hacia el extremo posterior. Por lo común hay dos pares de tentáculos, con el segundo de ellos a menudo mucho más modificado (**rinóforos**, Figura 16-22), con pliegues laminares que aparentemente aumentan la superficie quimiorreceptora. La concha está reducida o falta. Todos son monóxicos.

La liebre de mar *Aplysia* (Figura 16-22) tiene tentáculos anteriores grandes y en forma de oreja, así como una concha vestigial. En los pterópodos o mariposas marinas (*Covella* y *Cione*) el pie está modificado a modo de aletas para la natación; así pues, son pelágicos.

Los nudibranchios son carnívoros y a menudo presentan coloraciones brillantes (Figura 16-23). Las babosas marinas (Eólidos), que se alimentan especialmente de anémonas e hidroides, tienen papilas alargadas (**ceratas**) que cubren su parte posterior. Ingieren los nematocitos de sus presas y los transportan sin disipar hasta los extremos de sus ceratas. Aquí, los nematocitos son colocados en criodiscos que se abren al exterior. El aeólido puede utilizar sus nematocitos robados para su propia defensa. *Hermisenda* es uno de los nudibranchios más comunes de las costas del oeste de los Estados Unidos.

Las babosas marinas sacóglotas se caracterizan por tener una rádula con un único diente por fila, que utilizan para trocear las células de las algas permitiendo a la babosa succionar los contenidos. Algunos sacóglotas, semejantes a sus primos los eólidos, pueden robar a sus presas orgánulos funcionales para beneficio propio. En efecto, muchas especies han desarrollado en su tubo digestivo ramificaciones especiales que corren por todo el cuerpo; en lugar de digerir a los plásticos fotosintéticos de las algas de las que se alimentan, los dirigen dentro de estas ramificaciones donde continúan funcionando durante un tiempo considerable. Igualmente, algunos nudibranchios carnívoros incorporan las zooxantelas intactas provenientes de sus presas, los cuidan (p. 280). Esta habilidad de usurpar la maquinaria fotosintética de sus presas ha hecho que alguna de las especies reciba el apodo de "babosas marinas de energía solar" (por ejemplo, *Elysia crispata*).

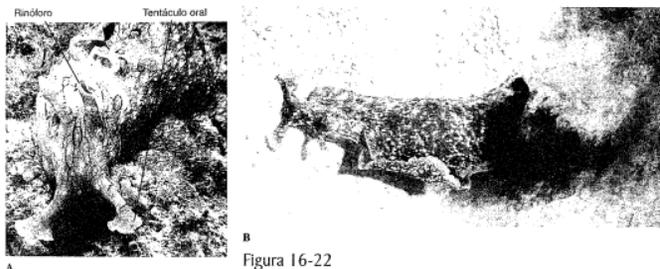


Figura 16-22

A, La liebre marina, *Aplysia daclimela*, se desliza y nada a través del fondo de algas tropicales, ayudada por sus grandes parapodios aliformes, aquí curvados por encima del cuerpo. B, Cuando es atacada, la liebre de mar lanza una abundante secreción protectora desde la «glándula de la púrpura» que tiene en la cavidad del manto.



Figura 16-23

*Phyllidia ocellata*, un nudibranchio. Como otras especies de *Phyllidia*, tiene un cuerpo duro con espiculas calcáreas densas, y lleva las branquias a ambos lados, entre el manto y el pie.

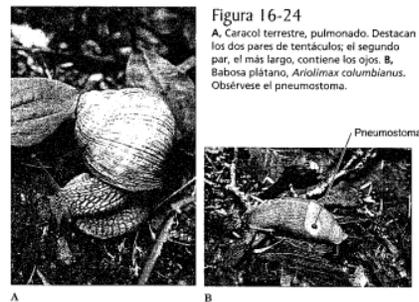


Figura 16-24

A, Caracol terrestre, pulmonado. Destacan los dos pares de tentáculos; el segundo par, el más largo, contiene los ojos. B, Babosa plátano, *Ariolimax columbianus*. Obsérvese el pneumostoma.

**Pulmonados** En los pulmonados se incluyen los caracoles terrestres, la mayoría de agua dulce y las babosas (y algunas formas de aguas salobres), todos con cierto grado de detorsión. Han perdido sus branquias primitivas, pero la pared del manto vascularizada se ha transformado en un pulmón, que se llena de aire por contracción del suelo del manto (algunas especies acuáticas han desarrollado branquias secundarias en la cavidad paleal). El ano y el nefridioporo abren al exterior cerca del pneumostoma, y los desechos son expulsados violentamente con el aire o el agua desde el pulmón. Son monóxicos. Las especies acuáticas tienen un par de tentáculos no retráctiles, en la base de los cuales están los ojos; las formas terrestres tienen dos pares de tentáculos y los ojos están en el par posterior (Figura 16-24).

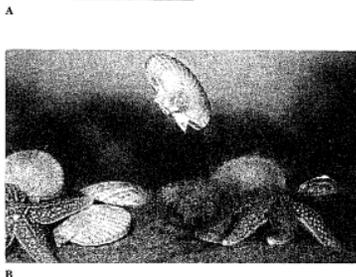
### Clase Bivalvos (Pelecípodos)

Son animales con pie en hacha, como su nombre indica (*Gr. pelexis*, hacha, + *podós*, pie). Incluyen mejillones, almejas, pechinos, ostras y bromas (Figuras 16-25 a 16-29). El tamaño oscila desde conchas tan pequeñas como semillas de 1 ó 2 mm, hasta las almejas gigantes del Pacífico Sur, como *Tridacna*, que pueden alcanzar más de 1 m de largo y llegar a pesar 225 kg (Figura 16-33). La mayor parte de los bivalvos son **filtradores** sedentarios que dependen de las corrientes ciliares producidas por las branquias para capturar el alimento. A diferencia de los gasterópodos, no tienen cabeza ni rádula y presentan una escasa cefalización.

Casi todos los pelecípodos son marinos, aunque algunos viven en aguas salobres, ríos, charcos y lagos.



**Figura 16-25**  
Moluscos bivalvos. A, Los mejillones, *Mytilus edulis*, aparecen en las costas septentrionales de los océanos de todo el mundo; forman agrupaciones densas en la zona intermareal. Bajo los mejillones fijados viven protegidas numerosas criaturas marinas. B, Las volandieras (*Chlamys opercularia*) nadan para escapar del ataque de las estrellas de mar (*Asterias rubens*). Cuando se sienten en peligro, estos ágiles bivalvos nadan palmeoteando las dos valvas de la concha.



Las almejas de agua dulce fueron hace un tiempo abundantes y diversas en los ríos del este de los Estados Unidos, sin embargo, hoy día son uno de los grupos en mayor peligro en el país. De las más de 300 especies existentes en el pasado, cerca de 12 han desaparecido, más de 50 están amenazadas o en peligro, y unas 100 o más pueden estar pronto en la lista. Las causas son diversas, y de entre ellas, una de las más importantes es la inferior calidad del agua. Entre los culpables, la contaminación y la sedimentación procedentes de la minería, la industria y la agricultura. Se culpa parcialmente a la pesca furtiva que suministra materia prima a la industria de las perlas cultivadas. Y además de todo ello, la introducción de especies exóticas empuera el panorama. Por ejemplo, el prolífico mejillón cebr (nota p. 349) asaca en gran número a las almejas nativas, agotando las reservas de alimento (fitoplancton) del agua circundante.

### Forma y función

**Concha.** Los bivalvos están comprimidos lateralmente y sus dos conchas (valvas) están unidas por un ligamento dorsal, que tiende a abrir las valvas por su borde ventral. Las valvas se cierran por medio de músculos aductores que trabajan oponiéndose al ligamento (Figura 16-26C y D). El umbo es la parte más vieja de la concha y el crecimiento tiene lugar en líneas concéntricas a su alrededor (Figura 16-26A).

La formación de una perla es el subproducto de un mecanismo protector utilizado por el animal cuando un objeto extraño (un grano de arena, un parásito u otra cosa) queda alojado entre la concha y el manto (Figura 16-6). El manto secreta muchas capas de nácar alrededor del objeto irritante. Las perlas se cultivan por la inserción de partículas de nácar, normalmente tomadas de las conchas de almejas de agua dulce, entre la concha y el manto de una especie determinada de ostra, que se mantiene en recintos durante algunos años. *Melospirina* es una ostra muy utilizada por los japoneses para el cultivo de perlas.

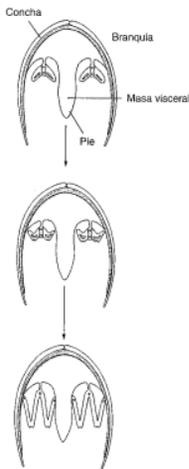
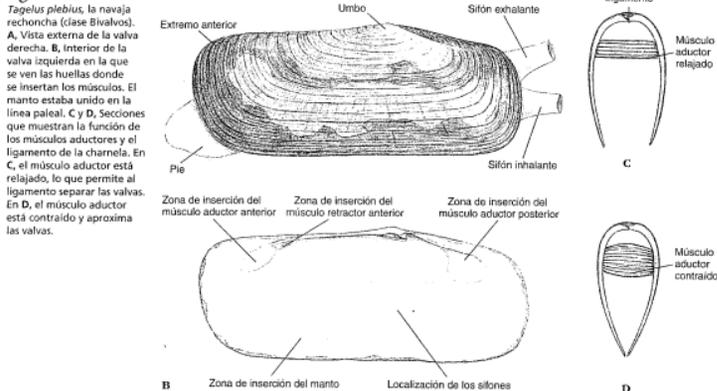
**Cuerpo y manto.** La masa visceral cuelga de la línea media dorsal, y el pie muscular está unido ventral y anteriormente a la masa visceral (Figura 16-27). Los tentáculos cuelgan a cada lado cubiertos por sendos pliegues del manto, cuyo borde posterior está modificando formando las aberturas dorsal o exhalante, y ventral o inhalante (Figura 16-28A). En algunos bivalvos marinos, el manto se extiende hacia fuera en forma de largos sifones musculares, que permiten a la almeja excavar en el fango o la arena y extender los sifones hasta el agua que queda por encima de ella (Figura 16-28B y D).

**Locomoción.** Los pelecipodos inician el movimiento extendiendo su pie musculoso y fino entre las valvas (Figura 16-28D). La sangre es bombeada al interior del pie, lo que hace que se hinche y actúe como un ancla en el fango o la arena; entonces los músculos longitudinales se contraen, acortando el pie y tirando del animal hacia delante.

Las vieiras y limas son capaces de nadar a sacudidas gracias al batido simultáneo de sus valvas, que crean una especie de propulsión a chorro. Los bordes del manto pueden dirigir el chorro de agua expulsado, de tal manera que los animales pueden virtualmente nadar en cualquier dirección (Figuras 16-25B y 16-29).

**Branquias.** El intercambio gaseoso se realiza por el manto y las branquias. Las branquias de la mayoría de los bivalvos están, debido a la filtración, muy modificadas; derivan del tentido primitivo, por alargamiento de los filamentos de cada lado del eje central (Figura 16-27). Como los extremos de los largos filamentos quedan plegados hacia el eje central, los filamentos tentidiales adquieren la forma de una larga y fina W. Los filamentos situados unos al lado de los otros quedan unidos por cilios o por tejidos de unión, y forman laminillas a modo de placas, con muchos tubos verticales en el interior, para la conducción del agua. Así, el agua impulsada por la acción ciliar, entra por el sifón inhalante y penetra en los tubos de agua a través de los poros que quedan entre los filamentos en las laminillas, se dirige dorsalmente a una cámara suprabranquial común (Figura 16-30) y luego sale por la abertura exhalante.

### Figura 16-26



**Figura 16-27**  
Secciones transversales de la concha y el cuerpo de un bivalvo en los que se muestran las posiciones relativas de la masa visceral y del pie. Evolución del tentido en los bivalvos. Por un gran alargamiento de los filamentos individuales, el tentido se adaptó para filtrar el alimento y la cámara inhalante quedó separada de la cámara suprabranquial exhalante.

**Alimentación.** Casi todos los bivalvos son filtradores. Las corrientes de agua llevan oxígeno y materiales orgánicos hacia las branquias, donde filas de cilios las dirigen hacia los pequeños poros branquiales. Las células glandulares de las branquias y de los palpos labiales secretan copiosas cantidades de moco, que rodean a las partículas suspendidas en el agua que atraviesa los poros branquiales. Estas masas mucosas se deslizan hacia abajo por el lado externo de las branquias, hacia los surcos alimentarios en el borde interno de aquéllas (Figura 16-31). Las partículas más pesadas caen desde las branquias como consecuencia de la gravedad, pero las partículas menores viajan a lo largo de los surcos alimentarios hacia los palpos labiales. Los palpos, que también son ciliados y con surcos, dirigen la masa mucosa hacia la boca.

Algunos bivalvos, como *Nucula* y *Yoldia*, son detritívoros y tienen proboscidas largas unidas a los palpos labiales (Figura 16-28C). Estos bivalvos pueden extender las proboscidas sobre la arena o el fango para recolectar partículas de alimento, además de las obtenidas por las corrientes branquiales.

Las bromas (Figura 16-32) perforan la madera y comen las partículas que separan. En un órgano especial del bivalvo viven bacterias simbióticas que producen celulasa para digerir la madera. Otros bivalvos, como las almejas gigantes, consiguen gran parte de su alimento de los productos fotosintéticos de las algas diatomeadas simbióticas que viven en los tejidos del manto (Figura 16-33).

Los septibranchios, otro grupo de bivalvos, atraen pequeños crustáceos y trozos de restos orgánicos al interior de la cavidad del manto mediante un siltoso flujo de agua creado por la acción bombecedora de un septo muscular situado en la cavidad del manto.



Figura 16-28

Adaptaciones de los sifones de los bivalvos. A, En la almeja repulsa del noroeste, *Entodesma varicosa*, se ven claramente los sifones inhalante y exhalante. B a D, En muchas formas marinas el manto se prolonga en dos largos sifones. En A, B, y D, la corriente inhalante lleva, en ambos, alimento y oxígeno. En C, *Yoldia*, los sifones son respiratorios; los largos palpos ciliados exploran el fango superficial cercano y llevan el alimento a la boca.

**Estructura interna y función** El suelo del estómago de los bivalvos filtradores está plegado en tructos cilares para seleccionar los filios continuos de partículas. En la mayoría de los bivalvos, un saco que desemboca en el estómago secreta una varilla gelatinosa llamada **estilo** o **tallo cristalino**, que sobresale en el estómago y se mantiene girando en el **saco del estilo** por medio de cilios (Figura 16-34). La rotación del tallo cristalino ayuda a disolver sus capas superficiales, lo que libera las enzimas digestivas que contiene (especialmente amilasa), y también enrolla la masa mucosa de alimento. Las partículas separadas se seleccionan, y las apropiadas son dirigidas hacia la glándula digestiva o son capturadas por amebocitos. La digestión subsiguiente es intracelular.



Figura 16-29

Representantes de un grupo que ha evolucionado de ancestros cavadores, los bivalvos como *Aequipecten irradians*, que viven sobre el fondo, han desarrollado órganos sensoriales a lo largo de los bordes del manto (tentáculos y una serie de ojos azules).

El corazón tricameral, situado en la cavidad pericárdica (Figura 16-31), está formado por dos atrios (aurículas) y un ventrículo, late lentamente, a veces a un ritmo comprendido entre 0.2 y 30 veces por minuto. Parte de la sangre resulta oxigenada en el manto, y es devuelta al ventrículo a través de las aurículas. El resto circula a través de los senos y pasa por una vena a los riñones; de aquí la sangre se dirige a las branquias para su oxigenación, y vuelve a las aurículas.

Un par de riñones en forma de U (tubulos nefridiales) quedan justo ventral y posteriormente al corazón (Figura 16-31B). La porción glandular de cada túbulo abre en el pericardio; la porción equivalente a la vejiga vacía en la cámara suprabranquial.

El mejillón cebra, *Dreissena polymorpha*, es una reciente y desastrosa introducción biológica en Norteamérica. Aparentemente llegaron como veligeres en el agua del lastre de uno o más barcos de los puertos de los ríos del norte de Europa, y luego fueron veredas entre los lagos Huron y Erie en 1986. Estos bivalvos de 4 cm se han extendido a lo largo de los Grandes Lagos en 1990, y para 1994 estaban tan al sur, en el Mississippi, como Nueva Orleans, tan al norte como Duluth, Minnesota, y al este en el río Hudson en Nueva York. Se fijan a cualquier tipo de superficie firme y se alimentan del fitoplancton que filtran. Sus poblaciones crecen en número rápidamente. Obstruyen las tuberías de las tomas de agua municipales y de las plantas industriales, impidiendo los suministros a los municipios e industrias, y tienen efectos de gran alcance en el ecosistema (véase p. 347). El control del mejillón cebra puede costar miles de millones de dólares.

Otra almeja de agua dulce, *Corbicula fluminea*, se introdujo en los Estados Unidos procedente de Asia hace más de 50 años sin que se sepa cómo. A pesar de los esfuerzos por controlarla a *Corbicula*, cuyos daños suponen un coste que supera varias decenas de millones de dólares al año, hoy día es una plaga en la mayor parte de la zona continental, obstruyendo las conducciones de agua y colapsando las tuberías.

El sistema nervioso consta de tres pares de ganglios ampliamente separados, conectados por comisuras y un sistema de nervios. Los órganos sensoriales están pobremente desarrollados. Incluyen un par de estatocistos en el pie, un par de osfridios, de función mal

Figura 16-30

Sección a través de la región cardíaca de una almeja de río, que muestra las relaciones entre los sistemas respiratorio y circulatorio. Corrientes de agua respiratorias: el agua es introducida mediante cilios, entra por los poros branquiales hasta las cámaras suprabranquiales y sale por la abertura exhalante. La sangre de las branquias desprende dióxido de carbono y toma oxígeno. Circulación sanguínea: el ventrículo bombea la sangre hacia delante, a las lagunas del pie y las vísceras, y posteriormente a las lagunas paleales. La sangre retorna desde el manto a las aurículas; vuelve desde las vísceras al riñón, luego va a las branquias y, finalmente, a las aurículas.

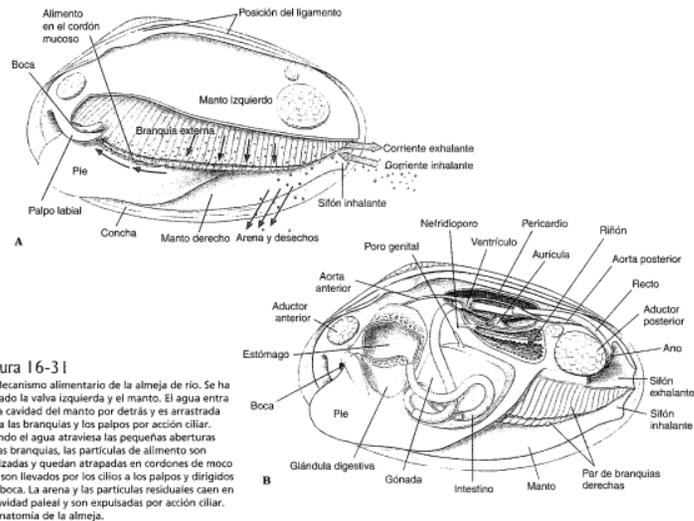
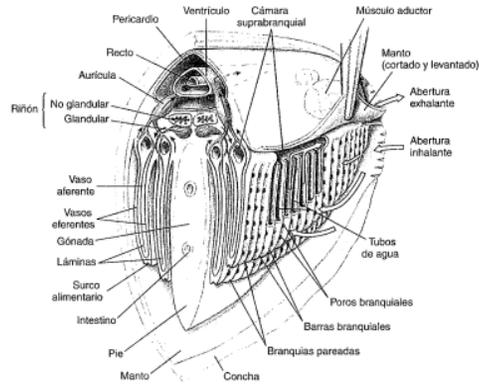
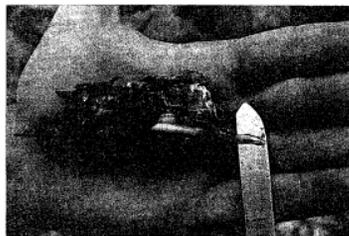


Figura 16-31

A, Mecanismo alimentario de la almeja de río. Se ha quitado la valva izquierda y el manto. El agua entra en la cavidad del manto por detrás y es arrastrada hacia las branquias y los palpos por acción ciliar. Cuando el agua atraviesa las pequeñas aberturas de las branquias, las partículas de alimento son tamizadas y quedan atrapadas en cordones de moco que son llevados por los cilios a los palpos y dirigidos a la boca. La arena y las partículas residuales caen en la cavidad paleal y son expulsadas por acción ciliar. B, Anatomía de la almeja.



A



B

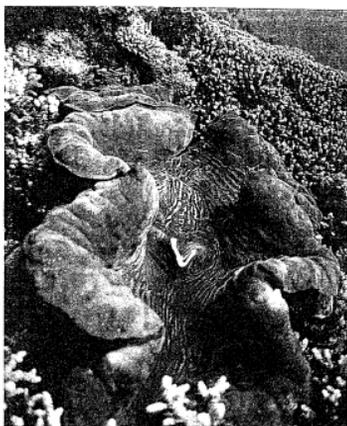


Figura 16-33

El taclabo (*Tritidacna gigas*) vive entre las rocas del coral con la zona sifonal muy grande y visible. Los tejidos están muy coloreados y llevan un número elevadísimo de algas unicelulares simbiotas (zooxantelas) que proporcionan una buena parte del alimento de esta almeja gigante.

Figura 16-32

A, Las bromas son bivalvos que excavan en la madera, causando grandes destrozos en las maderas no tratadas de cascos y embarcaderos. Se las apoda "termitas marinas". B, Las dos valvas pequeñas, anteriores, que se ven a la izquierda, las utilizan como órganos raspadores al extenderlas en la galería.

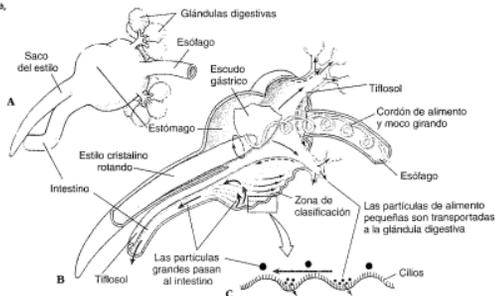


Figura 16-34

Estómago y estilo cristalino de una almeja con alimentación ciliar. A, Vista externa del estómago y del saco del estílo. B, Sección transversal que muestra la dirección de los movimientos del alimento. Las partículas de alimento que entran con el agua se recogen en un cordón mucoso que se mantiene en rotación por el estilo cristalino. Unas áreas de selección con crestas dirigen las partículas grandes al intestino y las partículas pequeñas a las glándulas digestivas. C, Acción de la selección de los cilios.

conocida, en la cavidad del manto, células táctiles y, a veces, células pigmentarias sencillas sobre el manto. Las vieiras y volanderías (*Aequipecten*, *Chlamys*) tienen una fila de pequeños ojos azules en todo el borde del manto (Figura 16-29). Cada uno consta de córnea, lente, retina y capa pigmentaria. Los tentáculos que presentan sobre el borde del manto *Aequipecten* y *Lima* tienen células táctiles y quimiorreceptoras.

**Reproducción y desarrollo** Los sexos normalmente están separados. Los gametos se liberan en la columna suprabranquial para ser expulsados por la corriente exhalante. Una ostra puede producir 50 millones de huevos en una sola estación o período de puesta. En la mayor parte de los bivalvos la fecundación es externa. El embrión desarrolla los estadios de trocófora, veligera y cría (Figura 16-35).

En casi todas las almejas dulciacuicolas la fecundación es interna. Los huevos caen en los tubos de agua de las branquias, donde son fecundados por los espermatozoides traídos por la corriente inhalante (Figura 16-31). Aquí se desarrollan hasta un estado con dos valvas, la **larva gloquidio**, que es una veligera especializada (Figura 16-36A). Los gloquidios necesitan fijarse a sus peces hospedadores y vivir como parásitos durante unas semanas hasta completar su desarrollo. Algunas especies de estas almejas han desarrollado estrategias para que sus larvas logren ponerse en contacto con la especie adecuada de pez. Algunas simplemente

descargan los gloquidios en la columna de agua, si a su paso se ponen en contacto con un pez o un anfibio adecuados, se fijan a las branquias o a la piel para completar su desarrollo. En otras, las expansiones del manto de las hembras mantienen los gloquidios en una masa gelatinosa llamada **conglutinado**, con forma y tamaño específicos para cada almeja. Esta expansión del manto es utilizada como señuelo para atraer a los hospedadores y permitir a los gloquidios ponerse en contacto y fijarse. Por ejemplo, el conglutinado de la hembra grávida del mejillón libreta (*Lampsilis ovata*) crece hasta parecerse a un pecesito (Figura 16-36B). Esta expansión del manto actúa como señuelo para atraer a los peces cercanos que servirán de hospedador para los gloquidios. Cuando el pez hambriento descubre el manto, en lugar de comérselo se lleva un bocado de gloquidios que rápidamente se fijarán a sus agallas.

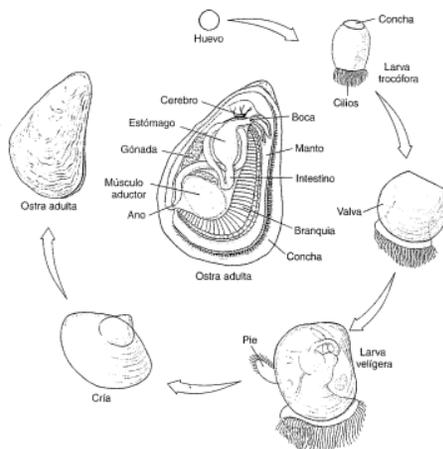


Figura 16-35

Ciclo vital de la ostra. La larva de la ostra nada durante cerca de dos semanas antes de fijarse y transformarse en cría. Las ostras tardan alrededor de 4 años en alcanzar el tamaño comercial.



A



B

Figura 16-36

A, Gloquidio, o forma larvaria de algunas almejas de río. Cuando la larva sale de la bolsa incubadora de la madre, puede quedar unida a las branquias de los peces mediante el cierre de sus valvas. Queda como un parásito sobre el pez durante algunas semanas. Su tamaño es de unos 0.3 mm. B, Algunas almejas se han adaptado para ayudar a sus gloquidios a encontrar un hospedador. El borde del manto de este mejillón hembra (*Lampsilis ovata*) imita a un foxino pequeño, con ojo y todo. Cuando una lubina de boca pequeña va a comerlo, se encuentra rodeada de gloquidios.

Después de fijarse en el hospedador adecuado y completar su desarrollo, los jóvenes caen y se hunden en el fondo para empezar su vida independiente. La larva «autotrofica» ayuda a la dispersión de una forma cuya locomoción es muy limitada, a la vez que impide que las larvas sean arrastradas corriente abajo fuera del lago.

**Perforación** Muchos pelecipodos pueden cavar en el fango o la arena, pero algunos han desarrollado un mecanismo para perforar elementos mucho más duros, como maderas o rocas.

*Teredo*, *Bankia*, y algunos otros géneros conocidos como bromas o túnelas pueden resultar muy destructivos para los barcos de madera y los embarcaderos. Estas extrañas y pequeñas almejas tienen un aspecto de gusano largo, con un par de sifones finos sobre el extremo posterior que dirigen el flujo de agua a las branquias, y un par de valvas pequeñas y globulares, con las que perforan, en el extremo anterior (Figura 16-32). Las valvas tienen dientes microscópicos que funcionan como una lima muy efectiva para la madera. Estos animales extienden sus galerías con un incansante movimiento raspador de las valvas. Éstas envían un flujo continuo de partículas finas de madera dentro del tracto digestivo, donde son atacadas por la celulasa producida por las bacterias simbióticas. Estas bacterias fijan también nitrógeno, una propiedad importante para sus hospedadores, que viven de una dieta (madera) alta en carbono pero baja en nitrógeno.

Algunas almejas perforan rocas. El género *Pholas* horada sustratos calizos, esquistos, areniscas y, a veces, madera o turba. Tienen

valvas fuertes con espinas que usan para cortar gradualmente la roca mientras se fijan por su pie. *Pholas* puede alcanzar 15 cm de largo y hacer perforaciones en la roca de hasta 30 cm de longitud.

### Clase Cefalópodos

Los cefalópodos (Gr. *kephalé*, cabeza, + *pous, podos*, pie) incluyen calamares, pulpos, nautilus, pulpos diablo y sepias. Todos son marinos y depredadores activos.

El pie modificado se sitúa en la región de la cabeza. Adquiere forma de embudo para expulsar el agua de la cavidad del manto, y su borde anterior se prolonga en un círculo o corona de brazos o tentáculos.

Los cefalópodos presentan siempre tamaños por encima de 2 ó 3 cm. El calamar común, *Loligo*, tiene cerca de 30 cm de longitud. El calamar gigante *Architeuthis* es el mayor invertebrado conocido, puede alcanzar 18 m de longitud y pesar cerca de una tonelada.

El registro fósil de los cefalópodos se remonta al Cámbrico. Las conchas más primitivas tenían forma de conos rectos, otras eran curvadas o arrolladas, culminando en las espiraladas semejantes a las del *Nautilus* moderno, el único representante que queda de los una vez florecientes nautiloideos (Figura 16-37). Los cefalópodos sin concha o con concha interna (como los pulpos y los calamares) se consideran derivados de algún nautiloideo primitivo con concha recta. Muchos ammonoideos, todos extintos, desarrollaron conchas muy complejas (Figura 16-37C).

La biología de algunos cefalópodos se conoce medianamente bien. Son animales marinos y demuestran cierta sensibilidad a las diferencias de salinidad; solo unos pocos viven en el mar Báltico, donde el agua tiene un bajo contenido en sal. Los cefalópodos se encuentran a diversas profundidades. El pulpo es visto a menudo en la zona intermareal, escondido entre rocas y hendiduras, pero ocasionalmente se encuentra a grandes profundidades. Los calamares, más activos, rara vez aparecen en aguas poco profundas; algunos han sido capturados a 5000 m de profundidad. *Nautilus* vive normalmente cerca del fondo, en aguas de 50 a 560 m de profundidad, en las cercanías de las islas del sudeste del Pacífico.

El calamar gigante *Architeuthis* es muy poco conocido porque nunca ha sido estudiado en vivo. Su anatomía se ha estudiado a partir de animales varados, de otros que se han pescado con redes, y de los ejemplares encontrados en el estómago de los cachalotes. La longitud del manto es de 5 a 6 m y la cabeza alcanza hasta un metro. Poseen los mayores ojos del mundo animal: hasta 25 cm de diámetro. Aparentemente se alimentan de peces y otros calamares, y constituyen un alimento importante para los cachalotes. Suelen vivir sobre o cerca del fondo marino, a una profundidad de 1000 m; sin embargo, se han visto algunos nadando en la superficie.

### Forma y función

**Concha** Si bien las conchas de los nautiloideos y ammonoideos primitivos eran pesadas, flotaban gracias a una serie de **cámaras de gas**, como las de *Nautilus* (Figura 16-37B), que permiten al animal mantener neutro su flotabilidad. La concha del nautilo, aunque espiralada, es completamente diferente a la de un gasterópodo, ya que está dividida por septos transversales en cámaras internas (Figura 16-37B). El animal vivo habita solamente la última cámara. Mientras crece, avanza, secretando detrás de él un nuevo septo. Las cámaras están conectadas por un cordón de tejido vivo llamado **sifunculo**, que se extiende desde la masa visceral. Algunas jibias (Figura 16-38)

también tienen una concha curvada, pequeña, pero está completamente encerrada en el manto. En los calamares la mayor parte de la concha ha desaparecido, dejando solamente una lámina córnea y delgada, llamada **pluma**, que está toda ella englobada por el manto. En *Octopus* (Gr. *oktos*, ocho, + *pous, podos*, pie) la concha ha desaparecido por completo.

Después de que el *Nautilus* secreta un nuevo tabique, la nueva cámara se llena de un líquido de composición iónica semejante a la de la sangre (y a la del agua del mar). La extracción del líquido implica la secreción activa de iones dentro de diminutos espacios intercelulares en el epitelio sifuncular, de tal manera que se produce una presión osmótica local muy alta, y el agua sale de la cámara por ósmosis. El gas que hay en la cámara es el gas respiratorio del tejido sifuncular que se difunde dentro de la cámara cuando el líquido sale. Así, la presión del gas en la cámara es de una atmósfera o menos porque está en equilibrio con los gases disueltos en el agua que rodea al *Nautilus*, que a su vez está en equilibrio con el aire de la superficie del mar, aunque el *Nautilus* puede, de hecho, nadar a 400 m de profundidad. La concha puede resistir presiones de alrededor de 41 atmósferas y el sifunculo puede sacar agua contra esta presión; son hechos maravillosos de la ingeniería animal!

**Locomoción** Los cefalópodos nadan por la expulsión violenta del agua de la cavidad del manto a través del **embudo ventral** (**o sifón**): una especie de propulsión a chorro. El embudo es móvil y puede ser dirigido hacia delante o hacia atrás para controlar la dirección; la fuerza de expulsión del agua controla la velocidad.

Los calamares y las jibias son excelentes nadadores. El cuerpo del calamar es hidrodinámico y está diseñado para ser veloz (Figura 16-39). Las jibias nadan más lentamente. Las aletas laterales de los calamares y las jibias sirven de estabilizadores, pero las mantienen pegadas al cuerpo durante la natación rápida.

*Nautilus* es activo durante la noche; sus cámaras llenas de gas mantienen la concha derecha y estable. Aunque no es tan rápido como el calamar, se desplaza sorprendentemente bien.

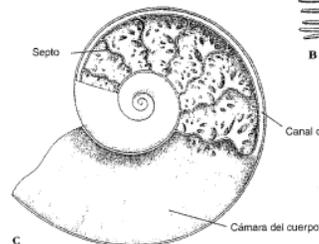
*Octopus* tiene un cuerpo más bien globoso y sin aletas (Figura 16-1E). Puede nadar hacia atrás por expulsión de un chorro de agua a través del embudo, pero está mejor adaptado para reptar, próximo a la superficie de rocas y corales, usando las ventosas de sus brazos para arrastrarse o anclarse. Algunos pulpos de aguas profundas tienen los brazos palmados, como un paraguas, y nadan al estilo de una medusa (p. 271).

**Caracteres internos** El modo de vida activo de los cefalópodos se refleja en su anatomía interna, particularmente sus sistemas respiratorio, circulatorio y nervioso.

**Respiración y circulación** Exceptuando los nautiloideos, los cefalópodos sólo tienen un par de branquias. Puesto que la propulsión ciliar no podría mover suficiente agua para las altas cantidades de oxígeno requeridas, carecen de cilios en las branquias. En vez de ello, los músculos radiales de la pared del manto, al contraerse, adelgazan ésta a la vez que agrandan la cavidad del manto introduciendo agua en su interior. La contracción de fuertes músculos circulares provoca la expulsión violenta a través del



A



C

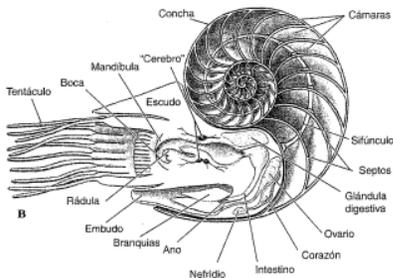


Figura 16-37

*Nautilus*, un cefalópodo. A, *Nautilus* vivo comiendo un pez. B, Sección longitudinal, que muestra las cámaras de la concha llenas de gas, y un esquema de la estructura del cuerpo. C, Sección longitudinal a través de la concha de un ammonoideo.



Figura 16-38

La jibia, *Sepia latimanus*, tiene una concha interna conocida como jibón, utilizada para los pájaros de jaula.

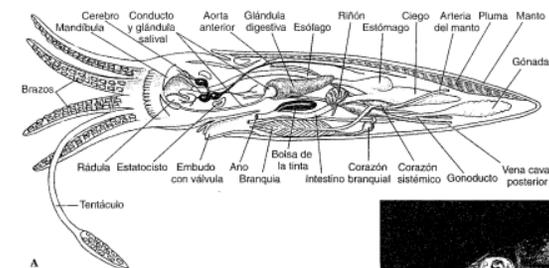


Figura 16-39

A, Vista lateral de la anatomía del calamar, en la que se ha separado la mitad izquierda del manto. B, Un calamar de arrecife, *Sepioteuthis lessoniana*.



embudo. Un sistema de válvulas, de sentido único, impide que el agua pueda entrar a través del embudo y permite expulsarla alrededor del borde del manto.

Igualmente, el sistema circulatorio abierto de los moluscos ancestrales sería inadecuado para los cefalópodos. El sistema circulatorio consiste en un circuito cerrado de vasos, y la sangre es conducida a través de los filamentos branquiales por los capilares. Además, el modelo de circulación de los moluscos sitúa la circulación sistémica antes de que la sangre alcance las branquias (en contraste con los vertebrados, en los que la sangre que sale del corazón va directamente a las branquias o a los pulmones). Este problema funcional se ha solventado con el desarrollo de **corazones branquiales** o **accesorios** (Figura 16-39A) en la base de cada brazo para aumentar la presión de la sangre que circula a través de los capilares branquiales.

**Sistemas nervioso y sensorial** Los sistemas nervioso y sensorial están mucho más desarrollados en los cefalópodos que en los otros moluscos. El cerebro, el mayor de todos los invertebrados, consta de varios lóbulos con millones de células nerviosas. Los calamares tienen células nerviosas gigantes (de las mayores conocidas en el reino animal) que se activan cuando el animal se alarma, e inician contracciones máximas de los músculos del manto para lograr una huida rápida.

Los nervios del calamar han tenido un papel importante en los estudios de biofísica. Nuestros conocimientos actuales sobre la transmisión de los potenciales de acción a lo largo y entre las fibras nerviosas (Capítulo 33) se basan principalmente en los trabajos realizados con las fibras nerviosas gigantes de los calamares, *Loligo* sp. A. Hodgkin y A. Huxley recibieron el Premio Nobel en Fisiología o Medicina, en 1963, por sus aportaciones en este campo.

Los órganos sensoriales están bien desarrollados. Excepto en *Nautilus*, que tiene ojos relativamente sencillos, los cefalópodos tie-

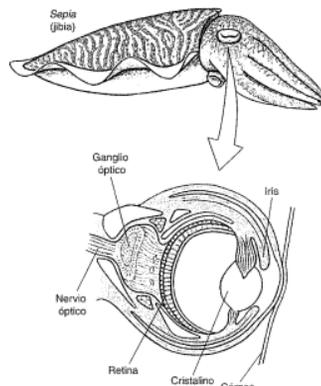


Figura 16-40

Ojo de una jibia (*Sepia*). La estructura de los ojos de los cefalópodos presenta un alto grado de convergencia evolutiva con los ojos de los vertebrados (véase 11, p. 334).

nen ojos muy desarrollados con córnea, cristalino, cámaras y retina (Figura 16-40). La orientación de los ojos es controlada por los estatocistos, que son mayores y más complejos que en otros moluscos. Los ojos se mantienen en relación constante con la gravedad, así que las pupilas en forma de rendija están siempre en posición horizontal.

Muchos cefalópodos aparentemente son ciegos para los colores, pero su vista es excelente y su agudeza visual bajo el agua supera con mucho a la nuestra. Pueden ser capaces de diferenciar formas (por ejemplo un cuadrado y un rectángulo) y recordar tal diferencia durante un tiempo considerable. Los investigadores han comprobado que es fácil modificar sus patrones de comportamiento mediante entrenamientos basados en recompensas y castigos. Los octópodos son capaces de aprender observando, esto es, cuando un pulpo observa cómo otro es premiado al hacer una elección correcta, el observador aprende que elección es recompensada y en consecuencia la repite cuando tiene oportunidad.

Cuando estructuras similares evolucionan de forma diferente en animales no relacionados, o no están heredadas de un ancestro común, hablamos de **convergencia**, o de **evolución convergente**. Durante muchos años los ojos de los cefalópodos y los de los vertebrados han sido el modelo y el ejemplo singular de evolución convergente. Los ojos de los cefalópodos y de los vertebrados son muy similares en muchos detalles de estructura pero difieren en el desarrollo. El ojo compuesto de los artrópodos (pp. 427, 747) difiere tanto en la estructura como en el desarrollo, y es un claro ejemplo de ojos en animales que han evolucionado independientemente. Ahora reconocemos que todos los animales invertebrados con ojos, incluso aquellos con los ojos más sencillos, como los de los plánelmidos, muestran al menos dos genes conservados: el gen del pigmento visual *rodopsina* y el *Pax 6*, que ahora se denominan a veces "genes del control maestro para la morfogénesis del ojo". Una vez originados estos dos genes, con el tiempo la selección natural ha dado lugar a los órganos especializados de los vertebrados, los moluscos y los artrópodos.

Los octópodos utilizan los brazos, bien dotados de células táctiles y quimiorreceptoras, para llevar a cabo la exploración táctil, pueden diferenciar texturas, pero aparentemente no distinguen formas. Los cefalópodos, al parecer, carecen de sentido del oído.

**Comunicación** Del comportamiento de los nautiloideos o de los coleoideos de aguas profundas se conoce poco, pero las formas costeras o litorales como *Sepia*, *Sepioteuthis*, *Loligo* y *Octopus* se han estudiado ampliamente. Aunque su sentido del tacto está bien desarrollado y tienen cierta sensibilidad química, predominan las señales visuales como medio de comunicación: movimientos de brazos, aletas y cuerpo, y muchos cambios de color. Estas señales pueden variar desde pequeños movimientos del cuerpo hasta exageradas extensiones, retracciones y levantamientos, o bajada de alguno o de todos los brazos. Los cambios de color se llevan a cabo por medio de  **cromatóforos**, células de la piel que contienen gránulos de pigmento (Capítulo 29, p. 647). Cada  **cromatóforo**, elástico, está rodeado por delgadas células musculares cuyas contracciones tiran de la membrana celular de los cromatóforos hacia fuera, provocando su expansión. A medida que la célula se extiende, el pigmento se dispersa, cambiando así el diseño de color del animal. Cuando el músculo se relaja, los cromatóforos vuelven a su tamaño original y el pigmento vuelve a concentrarse otra vez. Por medio de los cromatóforos, está bajo control nervioso y probablemente hormonal, es posible un sistema elaborado de cambios en el color y en su diseño. Lo que incluye el oscurecimiento o empalmeamiento general, las tonalidades rosas, amarillo o violeta; y la formación de bandas, listas, lunares o manchas irregulares. Estas pueden ser utilizadas según los

casos, como señales de peligro, como coloración protectora, en los rituales de cortejo y, probablemente, con otros moluscos.

Al adoptar varios diseños de color en distintas partes del cuerpo, un calamar puede transmitir **simultáneamente** tres o cuatro mensajes diferentes a distintos individuos y en diversas direcciones, y puede en un instante, si es necesario, cambiar uno o todos los mensajes. Es posible que no exista entre los invertebrados ningún otro sistema de comunicación que pueda enviar tanta información y tan rápidamente.

Los cefalópodos de aguas profundas pueden tener una mayor dependencia de los sentidos químicos y táctiles que sus parientes litorales o superficiales, pero también producen sus propias señales visuales, para lo cual han elaborado muchos y complicados órganos luminosos.

La mayor parte de los cefalópodos no nautiloideos tienen otro mecanismo protector: una **glándula de la tinta** alojada en un saco que vierte en el recto y secreta la denominada **sepia**, un líquido oscuro que contiene el pigmento melanina. Cuando el animal se asusta expulsa una nube de tinta, que puede quedar suspendida en el agua como una burbuja o retorcerse por las corrientes. El animal desaparece de la escena rápidamente, dejando al depredador con la tinta a modo de señuelo.

**Reproducción** Los cefalópodos tienen sexos separados. En la vesícula seminal de los moluscos los espermatozoides están empaquetados en espermátocitos, y almacenados en un saco que se abre en la cavidad del manto. En el macho adulto, uno de los brazos se modifica como órgano introductor, denominado **hectocotilo**; el macho utiliza este brazo para coger un espermátocito de su cavidad del manto e introducirlo en la cavidad del manto de la hembra, cerca de la abertura del oviducto (Figura 16-41). Antes de la cópula los machos muestran frecuentes colores de exhibición, aparentemente dirigidos hacia los machos rivales. Los huevos son fecundados cuando abandonan el oviducto y, por lo general, luego son pegados a piedras u otros objetos. Algunos octópodos cuidan sus huevos. La hembra de *Argonauta*, el «nautilo de papel», secreta una «concha-estriada o barquilla, en la que se desarrollan los huevos.

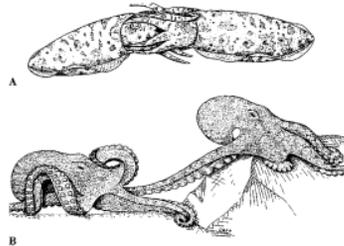


Figura 16-41

Apareamiento de los cefalópodos. A, Jibia en cópula. B, El pulpo macho utiliza el brazo modificado para depositar los espermátocitos en la cavidad del manto de la hembra con el fin de fecundar sus huevos. Los pulpos frecuentemente cuidan sus huevos durante su desarrollo.

Los huevos, ricos en vitelo, sufren segmentación meroblastica. Durante el desarrollo de los celofópodos la cabeza y el pie se hacen indistinguibles. El círculo que lleva los tentáculos alrededor de la boca se considera derivado del borde anterior del pie. Del huevo sale un joven, en los celofópodos no hay un estado larvario libre.

### Principales grupos de celofópodos

Hay tres subclases de celofópodos. Los Nautiloideos, que tienen dos pares de branquias; los Ammonioideos, completamente extinguidos; y los Coleoideos, que tienen un par de branquias. Los nautiloideos poblaron los mares del Paleozoico y del Mesozoico, pero en la actualidad únicamente sobrevive un género, *Nautilus*, (Figura 16-37) del cual hay cinco o seis especies. La cabeza del *Nautilus*, con sus 60 a 90 tentáculos, puede salir por la abertura del compartimento que ocupa el cuerpo en la concha. Sus tentáculos carecen de ventosas, pero en su lugar producen secreciones adhesivas. Utiliza los tentáculos para la búsqueda y el aprensamiento del alimento y como órganos sensoriales. El embudo se sitúa debajo de la cabeza; y el manto, la cavidad del manto y la masa visceral quedan protegidos por la concha.

Los Ammonioideos florecieron durante el Mesozoico, pero se extinguieron al final del Cretácico. Tenían conchas con cámaras semejantes a la de los nautiloideos, pero los septos eran mucho más complejos y las suturas septales (donde los septos, internamente, se ponen en contacto con la concha) eran sinuosas (comparar las conchas de las Figuras 16-37B y C). Las razones de su extinción siguen siendo un misterio. Hay pruebas actuales que sugieren que desaparecieron antes del bombardeo de asteroides al final del período Cretácico (ver la guarda posterior), y algunos nautiloideos, muy parecidos a ciertos ammonioideos, sobreviven en la actualidad.

La subclase Coleoideos, con cuatro órdenes, incluye todos los celofópodos actuales, excepto *Nautilus*. La clasificación de los celofópodos actuales es sujeto de debate, aunque la mayoría de los autores sitúan juntos a los pulpos y los calamares vampiro en el superorden de los Octopodiformes, mientras que los calamares, las sepias y las formas relacionadas forman el superorden de los Decapodiformes. Los miembros del orden Sepioideos (sepias y sus afines) tienen un cuerpo abultado, redondeado o depirmido (aplanado en sentido dorsoventral) que lleva aletas (Figura 16-38). Tienen ocho brazos y dos tentáculos (o brazos penitenciales); ambos, brazos y tentáculos, tienen ventosas, pero los tentáculos sólo las llevan en sus extremos. Los miembros de los órdenes Múscipidos y Degópodos (calamares, Figura 16-39) tienen cuerpos más cilíndricos pero también tienen ocho brazos y dos tentáculos. El orden Vampiromorfos (pulpos vampiro) comprende una única especie de agua profunda. Los miembros del orden Octópodos tienen ocho brazos y carecen de tentáculos (Figura 16-1E). Sus cuerpos son cortos, saciformes y sin aletas. Las ventosas en los calamares son pedunculadas, con anillos cóncavos que llevan dientes, en los pulpos las ventosas son sésiles y no tienen anillos.

## FILOGENIA Y DIVERSIFICACIÓN ADAPTATIVA

Los primeros moluscos probablemente aparecieron en tiempos Precámbricos, ya que se han encontrado fósiles atribuidos a los moluscos en estratos geológicos tan antiguos como del principio del Cámbrico. Sobre la base de ciertas características compartidas, como la segmentación espiral, el mesodermo proveniente del blastómero 4d y la larva trocófora, la mayoría de los zoólogos han aceptado a los moluscos

como protóstomos, emparentados con los Anélidos en los Lofotrocozoos. Sin embargo, existen distintas opiniones sobre la naturaleza exacta de las relaciones entre los lofotrocozoos. Algunos caracteres sugieren que los Anélidos y los Moluscos son taxones hermanos, pero no describimos ningún orden de ramificación para estos taxones.

Los anélidos han desarrollado un modelo muy similar al de los moluscos, pero el cuerpo del anélido es metamérico, se compone de segmentos repetidos seriadamente, mientras que en los moluscos no hay verdaderos segmentos. Anchos, anélidos y moluscos, son celomados protóstomos, pero en comparación con los anélidos el celoma está muy reducido en los moluscos. Hay opiniones diferentes acerca de si los moluscos derivaron de un antecesor vermiforme independiente de los anélidos, si comparten un antecesor con anélidos después de la aparición del celoma, o bien comparten un antecesor segmentado común con los anélidos. Hasta que la filogenia de los Lofotrocozoos esté mejor resuelta, no es posible determinar si moluscos y anélidos comparten un antecesor celomado.

La hipótesis de que los moluscos y los anélidos comparten un antecesor segmentado se refuerza si las partes del cuerpo repetidas en *Neopilina* (clase Monoplacóforos), y en algunos quites, se pueden considerar evidencias del metamerismo. Sin embargo, recientes estudios morfológicos y del desarrollo indican que estas partes no son restos de un cuerpo metamérico ancestral. Una perspectiva nueva sobre la evolución de las partes repetidas (branquias y músculos) procede del análisis de un nuevo cladograma de los moluscos. Este cladograma está basado en los caracteres moleculares de una amplia panoplia de moluscos, incluido un monoplacóforo.\* El cladograma sitúa a los monoplacóforos como taxón hermano de los quites; uno de los dos taxones que presentan partes del cuerpo repetidas en un taxón denominado Serialia. Mucho más, el clado Serialia no es una rama basal de los moluscos, como debería ser si el molusco ancestral fuera serial. En cambio, el clado Serialia se separa del linaje moluscos después de los vermiformes solenogastos y caudofoveados, lo que indica que en los moluscos las estructuras repetidas son caracteres derivados y no ancestrales.

Algunos investigadores han apuntado que los anélidos no son los únicos animales segmentados. Los artrópodos también tienen el cuerpo segmentado, pero los datos de las secuencias moleculares los sitúan en el clado Ecdiozoos, no en el Lofotrocozoos junto a anélidos y moluscos. Esto significa que los artrópodos están más distantes de anélidos y moluscos que estos grupos entre sí. El tercer filo segmentado, los Cordados, está situado en el clado de los Deuterostomos. Los filos de segmentados no están estrechamente relacionados entre sí según nuestro entendimiento actual de la filogenia de los metazoos.

Se originó la segmentación de manera independiente en los tres taxones metaméricos? Hoy por hoy, la respuesta no es clara, pero actualmente se están considerando algunas hipótesis. Una hipótesis sugiere que los genes para la segmentación estuvieron presentes en la base de los bilaterales y que se han suprimido varias veces. Otra sugiere que los dos grupos de protóstomos segmentados, Anélidos y Artrópodos, son taxones hermanos, pero esta hipótesis entra en conflicto porque dentro de los Protóstomos la situación actual es colocar en clados diferentes a Anélidos y Artrópodos. Actualmente, algunos científicos están estudiando los mecanismos detallados que producen los segmentos en anélidos y artrópodos, así como la formación de partes del cuerpo repetidas en ciertos moluscos. Las diferencias en las rutas bioquímicas y las etapas del desarrollo que producen los cuerpos segmentados a través de los taxones podría

## Clasificación del filo Moluscos

**Clase Caudofoveados** (*L. cauda, cola, + fovea, fovea*).

Vermiformes; falta la concha, la cabeza y los órganos excretores; casi siempre con rídula; manto con cutícula quitinosa y escamas calcáreas; escudo pelo anterior próximo a la boca, cavidad del manto en el extremo posterior con un par de branquias; sexos separados; en el pasado unidos con los Solenogastos en la clase Aplousogastos. Ejemplos: *Chaetelasma, Limfiosora*.

**Clase Solenogastos** (*Gr. solen, tubo, + gaster, estómago*).

**solenogastos**. Vermiformes; falta la concha, la cabeza y los órganos excretores; la rídula casi siempre también, manto normalmente cubierto con escamas o espículas, cavidad del manto posterior, rudimentaria, sin verdaderas branquias, pero a veces con estructuras respiratorias secundarias, pie representado por un largo y estrecho surco pedio ventral; hermofróticos. Ejemplo: *Neomima*.

**Clase Monoplacóforos** (*Gr. monos, uno, + plax, placa, + phora, llevar*). Cuerpo con simetría bilateral, con un pie ancho y plano; concha patiforme de una sola pieza, cavidad del manto con cinco o seis pares de branquias; amplias cavidades celomáticas; con rídula; seis pares de nefridios, dos de los cuales son gonoductos; sexos separados. Ejemplo: *Neopilina* (Figura 16-9).

**Clase Poliplacóforos** (*Gr. polys, muchos, + plax, placa, + phora, llevar*); quites. Alargados, cuerpo aplanado dorsoventralmente con cabeza reducida; simetría bilateral; con rídula; concha formada por ocho placas dorsales, pie ancho y plano; branquias múltiples, extendidas a ambos lados del cuerpo entre el pie y el borde del manto, sexos normalmente separados; con una trocófora pero sin larva veligera. Ejemplos: *Mispalia* (Figura 16-11), *Tonnicella* (Figura 16-1A).

**Clase Escafópodos** (*Gr. staphé, barco, + pous, pie*); dentarios o conchas colmillo. Cuerpo encerrado en una concha tubular

apoyar la hipótesis de que la segmentación surgió varias veces de manera independiente.

Los fósiles son restos de una vida pasada procedentes de la corteza terrestre (Capítulo 6). Pueden ser partes o productos de animales (dientes, hueso, conchas y otros), porciones esqueléticas petrificadas, molles, impresiones, huellas, pisadas y demás. Las partes carnosas y blandas raramente dejan fósiles reconocibles. Por eso no tenemos registros de moluscos anteriores a la posición de conchas, y puede haber alguna duda de que ciertas conchas fósiles primitivas sean realmente de moluscos, en particular si el grupo que representan está extinguido (por ejemplo, los Hyolitha). El resultado de cómo definir un molusco a partir sólo de partes duras fue puesto de manifiesto por Yochelson (1978, *Malacologia* 17:165), cuando dice: «Si los escafópodos se hubieran extinguido y se desconocieran sus partes blandas, ¿podríamos llamarlos moluscos? Pienso que no».

El «molusco ancestral hipotético» (Figura 16-3) se consideró durante mucho tiempo como representativo del molusco anterior original, pero actualmente si la presencia de una concha maciza ni un amplio pie reptante son considerados caracteres universales de los moluscos (Figura 16-42). El molusco ancestral primitivo probablemente fue un organismo más o menos vermiforme (de alrededor

de 1 mm), abierta en ambos extremos; pie cónico; boca con rídula y tentáculos contráctiles (captáculos); sin cabeza, el manto sirve para la respiración; sexos separados; larva trocófora. Ejemplo: *Dentalium* (Figura 16-12).

**Clase Gasterópodos** (*Gr. gaster, estómago, + pous, pies*);

**caracoles y babosas**. Cuerpo asimétrico que muestra los efectos de la torsión; normalmente con una concha helicoidal (concha sin arrollar; falta en algunos); cabeza bien diferenciada, con rídula; pie ancho y plano; uno o dos brancios, o con manto modificado en branquias secundarias o un pulmón; la mayoría con una aurícula y un nefridio; sistema nervioso con ganglios cerebrales, pedios y viscerales; dioicos o monoicos; algunos con trocófora, típicamente con veligera, algunos sin larva veligera. Ejemplos: *Buycyon, Polinices*, (Figura 16-10B), *Physa, Helix, Aplysia* (Figura 16-22).

**Clase Bivalvos** (*L. bi, dos, + valvis, valva*) (**Pelecípodos**): **bivalvos**. Cuerpo encerrado en un manto bivalvulado; conchas con dos valvas laterales de tamaño y forma variables, con charnela dorsal, cabeza marcadamente reducida, pero la boca lleva palpos labiales, sin rídula; sin ojos cefálicos, unos pocos sobre el borde del manto; pie ordinariamente en forma de cuña; branquias laminares; sexos normalmente separados; típicamente con larvas trocóforas y veligeras. Ejemplos: *Anodonta, Venus, Tagelus* (Figura 16-26), *Teredo*, (Figura 16-32).

**Clase Celofópodos** (*Gr. cephalé, cabeza, + pous, patas*); pie); **calamares, pulpos, sepias y nautilos**. Concha a menudo reducida o sin ella; cabeza bien desarrollada con ojos y rídula; pie modificado en brazos o tentáculos con un sifón o embudo; sistema nervioso con ganglios bien desarrollados, centralizado formando un cerebro; sexos separados, con desarrollo directo. Ejemplos: *Sepioctentis* (Figura 16-39), *Octopus* (Figura 16-1E), *Sepia*, (Figura 16-38).

de 1 mm) con una superficie ventral deslizante y un manto dorsal con cutícula quitinosa y plóquias calcáreas. Probablemente tuvo una cavidad palal posterior con dos branquias, una rídula, un sistema nervioso esclerofornio y un sistema circulatorio abierto con corazón. Sigue existiendo debate sobre si entre los moluscos vivientes la condición primitiva se aproxima más a los caudofoveados o a los solenogastos. Sin embargo, el registro fósil de los caudofoveados nos retrotrae al Silúrico (hace unos 440 millones de años) y no tenemos un auténtico registro fósil de los solenogastos. En contraste, algunos grupos de monoplacóforos (Heliceloides) tienen un registro fósil que llega hasta el Cámbrico inferior (hace 510 millones de años). Pese a la pobreza de registro fósil de estos grupos sin concha, ambas clases de aplousogastos probablemente derivaron del primitivo molusco ancestral antes del desarrollo de una concha maciza, una cabeza diferenciada con órganos sensoriales y un pie ventral musculizado. Es posible que los poliplacóforos también derivan precozmente de la estirpe evolutiva principal de los moluscos, antes de que se estableciera la veligera como larva típica (Figura 16-2). Algunos autores opinan que las conchas de los Poliplacóforos no son homólogas a las conchas de otros moluscos porque su desarrollo y estructura son diferentes.

Otra de las discusiones actuales se basa en las exactas relaciones entre las clases de moluscos, aunque la mayoría de los zoólogos son favorables a que los Gasterópodos y los Celofópodos forman un grupo hermano con los Monoplacóforos (Figura 16-2). Ambos, gasterópodos y celofópodos, han expandido ampliamente su masa visceral. En los gasterópodos, mediante torsión, la cavidad

\*Giribet, G., et al. 2006. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103:7722-7728.

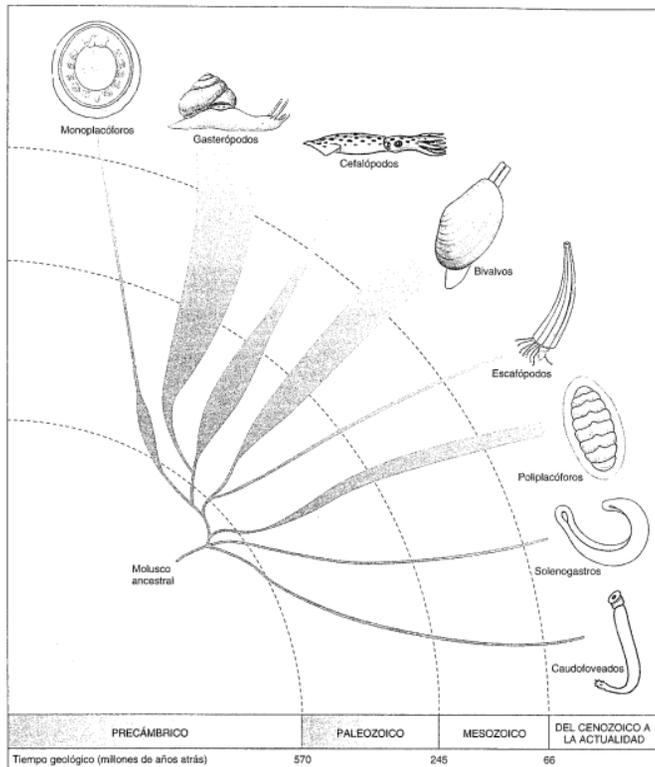


Figura 16-42  
Las clases de Moluscos, sus relaciones y abundancia relativa.

del manto se dirigió hacia la cabeza, mientras que en los cefalópodos se extendió ventralmente. La evolución de una concha ubicada en los cefalópodos fue una contribución muy importante para su independencia del sustrato y su capacidad para nadar. El desarrollo de sus sistemas respiratorio, circulatorio y nervioso está relacionado con sus costumbres nadadoras y cazadoras.

Los escafópodos y los bivalvos tienen una amplia cavidad del manto que esencialmente envuelve al cuerpo. Las adaptaciones para la excavación caracterizan a esta rama: pie espantado y reducción de la cabeza y los órganos sensoriales. No obstante, todavía hay ciertas discusiones sobre si las semejanzas morfológicas entre estos grupos son el resultado de la herencia de un antecesor común o de hábitos de vida compartidos (esto es, de una evolución convergente). Un punto de fuerte polémica es la clasificación de los moluscos bivalvos, y pocos autores se muestran de acuerdo dentro del grupo en un esquema de nomenclatura o relaciones taxonómicas.

Los moluscos son el filo más amplio dentro de los Lofotrocozoos, y uno de los filos mayores y más diversos; sus miembros tienen un tamaño que varía desde ejemplares muy pequeños a los mayores invertebrados. Las partes básicas del cuerpo son la masa visceral, comúnmente cubierta por la concha, la cabeza y el pie. La mayoría son marinos, pero algunos son de agua dulce y unos pocos terrestres. Ocupan nichos muy diversos. Algunos son importantes desde el punto de vista económico y otros, como huéspedes de parásitos, desde el punto de vista sanitario.

Los moluscos son celomados, aunque su celoma está limitado al área circundante al corazón y las gónadas, y ocasionalmente parte del intestino. El desarrollo evolutivo de un celoma fue importante debido a que permitió una mejor disposición de los órganos viscerales y, en muchos de los animales que lo tienen, un eficaz esqueleto hidrostático.

El manto y la cavidad del manto son características importantes de los moluscos. El manto secreta la concha y cubre una parte de la masa visceral para formar una cavidad que aloja a las branquias. En algunos moluscos la cavidad del manto se ha modificado en un pulmón. El pie es normalmente un órgano locomotor ventral, en forma de suela, pero puede estar ampliamente modificado, como en los cefalópodos, en los que se ha transformado en un embudo. La rádula está presente en todos los moluscos, excepto en los bivalvos y los solenogastros, es un órgano con dientes, en forma de lengua, extensible, utilizada en la alimentación. Excepto en los cefalópodos, que poseen un sistema circulatorio cerrado, el aparato circulatorio de los moluscos es abierto, con corazón y senos sanguíneos. Por lo general, los moluscos tienen un par de nefridios que conectan con el celoma, y un sistema nervioso complejo con diferentes órganos sensoriales. La larva primitiva de los moluscos es la trocófora, y la mayor parte de los moluscos marinos tienen una larva más evolucionada, la velígera.

Las clases Caudalofoveados y Solenogastros son pequeños grupos de moluscos vermiformes sin concha. Los Escafópodos constituyen una clase ligeramente mayor, con una concha tubular abierta en sus extremos y el manto rodeando el cuerpo.

La mayor parte de la diversidad de los moluscos se relaciona con sus adaptaciones a diferentes hábitat y formas de vida, y con una amplia variedad de modos de alimentación, que van desde los filtradores sedentarios a la depredación activa. Dentro de este filo hay muchas adaptaciones para conseguir el alimento, y una enorme variedad estructural y funcional de la rádula, particularmente en los gasterópodos.

El manto glandular, muy versátil, ha mostrado probablemente mayor plasticidad en su capacidad adaptativa que ninguna otra estructura de los moluscos. Además de secretar la concha y formar la cavidad del manto, se modifica diversamente como branquias, pulmones, sifones y aberturas; el manto interviene a veces en la locomoción, en los procesos de alimentación o en la percepción sensorial. La concha también ha desarrollado una gran variedad de adaptaciones evolutivas, lo que hace que los moluscos sean hoy día uno de los grupos con mayor éxito en el planeta.

La clase Monoplacóforos es un pequeño grupo marino, univalvo, que muestra pseudometamería. Los Poliplacóforos, más comunes, son organismos marinos con una concha formada por ocho placas. Son animales sedentarios con una fila de branquias a lo largo de cada lado del pie.

Los Gasterópodos constituyen la clase mayor y de más éxito evolutivo. Su interesante historia evolutiva incluye la torsión o giro del extremo posterior del cuerpo hacia delante, de tal manera que el ano y la cabeza están en el mismo extremo, y el arrollamiento, un alargamiento y espiralización de la masa visceral. La torsión llevó consigo el problema de la contaminación por la liberación de los productos de desecho frente a las branquias y sobre la cabeza; esto se ha resuelto de diversas formas en los diferentes gasterópodos. Una de las soluciones a la contaminación es introducir el agua por un lado de la cavidad del manto y sacarla por el otro (muchos gasterópodos), algún grado de detorsión (opisto-branquios), y la conversión de la cavidad del manto en un pulmón (pulmonados).

Los miembros de la clase Bivalvos son marinos y dulcícolas; su concha está dividida en dos valvas unidas por un ligamento dorsal y mantenidas juntas por un músculo aductor. La mayor parte de ellos son filtradores, e inhalan agua a través de sus branquias por acción ciliar.

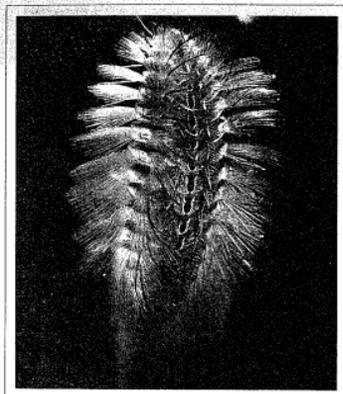
Los representantes de la clase Cefalópodos son los moluscos más evolucionados; son todos depredadores y muchos pueden nadar rápidamente. Sus tentáculos capturan presas mediante secreciones adhesivas o por medio de ventosas. Nadan expeliendo violentamente el agua de su cavidad del manto por el embudo, que ha derivado del pie.

Hay tanto pruebas embriológicas como moleculares de que los moluscos comparten un antecesor común más reciente con los anélidos que con los artrópodos o los filos de los deuterostomos. Sin embargo, queda un punto importante de discusión sobre si los moluscos surgieron de los Lofotrocozoos y de sus relaciones con los otros filos de protostomos. Una hipótesis reciente establece que los moluscos con partes del cuerpo repetidas son miembros derivados del clado, no formas ancestrales.

1. Los miembros de un grupo tan diverso y extenso como los moluscos afectan al hombre de muchas maneras. Desarrolle este punto.

2. ¿Cómo se desarrolla embriológicamente el celoma en los moluscos? ¿Por qué es importante el desarrollo evolutivo del celoma?

- ¿Qué características de los Moluscos los diferencian de otros filos?
- Describe brevemente las características del molusco hipotético ancestral y diga cómo cada clase de moluscos (Caudofoveados, Selenogastros, Monoplacóforos, Poliplacóforos, Escafópodos, Gasterópodos, Bivalvos, Cefalópodos) difiere de la condición primitiva respecto de lo siguiente: concha, rídula, pie, cavidad del manto y branquias, sistema circulatorio, y cabeza.
- Define lo siguiente: odontóforo, periostraco, capa mística, capa de nácar, metanefrídio, nefrostoma, tocofóra, veligera, gloquidio, osfradio.
- Describe brevemente el hábitat y las costumbres de un quitoño típico.
- Define lo siguiente en los gasterópodos: opérculo, columella, torsión, contaminación, asimetría bilateral, ríndoro, pneumostoma.
- ¿Qué problemas funcionales resultan de la torsión? ¿Cómo han resuelto los gasterópodos este problema?
- Los gasterópodos han radiado enormemente. Ilustre esto describiendo las variaciones en los hábitos alimentarios que presentan los gasterópodos.
- Distinga entre opistobranquios y pulmonados.
- Describe brevemente cómo se alimenta y cómo excava un bivalvo típico.
- En un bivalvo típico, ¿cómo se modifica el ctenidio a partir de la forma original?
- ¿Cuál es la función del sínculo en los cefalópodos?
- Describe cómo nadan y cómo comen los cefalópodos.
- Describe las adaptaciones en los sistemas circulatorio y neurosensorial de los cefalópodos que son particularmente valiosas para la natación activa y la depredación.
- Diferencie entre ammonoideos y nautiloideos.
- ¿Con qué otros grandes grupos de invertebrados es posible que estén más relacionados los moluscos? ¿Qué pruebas apoyan y contradicen estas relaciones?



Chioea sp., un polioqueto

17

## Los anélidos y taxones próximos

- FILO ANÉLIDOS, POGONÓFOROS (SIBOGLÍNIDOS) INCLUIDOS
- FILO EQUIÚRIDOS
- FILO SIPUNCÚLIDOS



- Abbott, R. T., and F. A. Morris. 2001. R. T. Peterson (ed). A field guide to shells. Atlantic coasts and the West Indies. Houghton Mifflin Company. Una revisión excelente de un libro de bolsillo popular.
- Barriga, M. 1990. Science digest the secrets of voracious killer snails. Science **249**: 250-251. Describe las más recientes investigaciones sobre las toxinas producidas por los conos.
- Bejnström, J. 1989. The origin of animal phyla and the new phylum Procelomata. Lethia **22**: 259-269. Propone que los Caudofoveados son los únicos supervivientes actuales de los Procelomata, un grupo putativo de metazoos ancestrales de principios del Cámbrico, próspero de escleritos.
- Fleischman, J. 1997. Mass extinctions come to Ohio. Discover **18**(5): 84-90. De las 300 especies de bivalvos de agua dulce de la cuenca del Río Mississippi, 161 se han extinguido o están en peligro.
- Gehring W. J., and J. Kaszib. 1999. Five 6. manteniendo eye morphogenesis and eye evolution. Trends. Genet. **15**: 371-377. Los aviones discuten las vías morfogenéticas por las que ojos de animales diferentes han podido evolucionar desde un tipo ancestral común de célula fotorreceptora.
- Gribler, G., A. Okusu, A. R. Lindgren, S. W. Huff, M. Schödl, and M. Nishiguchi. 2006. Evidence for a clade composed of molluscs with serially repeated structures: monoplacophorans are related to chitons. Proc. Natl. Acad. Sci. USA **103**: 7723-7728. Los moluscos con estructuras repetidas son taxones derivados y no parecen haber heredado de un ancestro semejante estructura repetida.
- Godwin, J. M., and M. D. Bekker. 1985. Jet-propelled swimming in squid. Sci. Am. **252**: 96-103 (Jan). Se analiza la mecánica de la natación en el calamar, la elasticidad del colágeno en el manto aumenta la eficacia.
- Gould, S. J. 1994. Common pathways of illumination. Nat. Hist. **103**: 10-20. Pudo es el gen que controla la morfología del ojo en Drosophila y los vertebrados.
- Hanson, R. T., and J. B. Messenger. 1996. Cephalopod behavior. Cambridge, U. K. Cambridge University Press. Dirigido a especialistas y no especialistas.
- Hazpuznar, G. 2000. Is the Aplousobranchia monophyletic? A cladistic point of view. Amer. Malac. Bull. **15**: 115-130. Afirma que los selenogastros son un grupo hermano de todos los grupos de moluscos actuales.
- Holloway, M. 2000. Cuttlefish say it with skin. Nat. Hist. **109**(3): 70-76. La sapia y otros cefalópodos pueden cambiar la textura y el color de su piel con asombrosa rapidez. Se han descrito cincuenta y cuatro componentes del "vocabulario" de la sapia, que incluyen manifestaciones del color, textura de la piel, y una variedad de señales con los brazos y aletas.
- Page, L. R. 2003. Gastropod ontogenetic torsion: developmental remnants of an ancient evolutionary change in body plan. J. Exp. Zool. Part B **297B**: 11-26. Un cuerpo retorcido es el resultado de movimientos asimétricos de la concha y de las vísceras, acompañando por el remodelado del epitelio del manto.
- Ward, P. D. 1998. Coils of time. Discover **19**(3): 100-106. El Nautilus actual aparentemente ha estado prácticamente sin cambios desde hace 100 millones de años y las demás especies conocidas han derivado de él, incluido el nautilus rey (Allonautilus), un descendiente actual.
- Woodruff, D.S., and M., Mulvey. 1997. Neotropical schistosomiasis: African affiliates of the host snail *Biomphalaria glabrata* (Gastropoda: Planorbidae). Biol. J. Linn. Soc. **60**: 505-516. El caracol pulmonado *Biomphalaria glabrata* es el hospedador intermedio en el Nuevo Mundo de *Schistosoma mansoni*, un importante trematodo del hombre (p. 299). Los análisis de aloenzimas muestran que *B. glabrata* está más relacionada con las especies africanas que con las neotropicales. Así, cuando *S. mansoni* fue llevado por los esclavos africanos al Nuevo Mundo, encontró un hospedador compatible.
- Zorpena, G. 1966. Mussel mayhem, continued. Sci. Am. **275**: 22-23 (Aug.). Se describen algunos bayetines, aunque muchos de la inuasión de las mejillones cebra, sin embargo, no compensan en absoluto los problemas que creó.

### La división del cuerpo

La presencia de un amplio celoma lleno de líquido proporcionaba a los celomados primitivos un esqueleto hidrostático eficaz para la excavación, sin embargo no era posible un control preciso de los movimientos del cuerpo. En el celoma individuo, la fuerza de la contracción muscular en una parte del cuerpo se transmitía a todo él a través del líquido. En contraposición, los compartimentos celomáticos del interior del cuerpo de los anélidos primitivos eran distintos. Los compartimientos, conocidos como segmentos o metámeros, se separaron de los adyacentes mediante particiones llamadas septos o tabiques. Los septos permiten que cada segmento lleno de líquido responda individualmente a las contracciones musculares locales, de forma que un segmento puede resultar alargado y estrecho y otro corto y grueso. Los anélidos incluyen la segmentación, o *metamerismo*; sus cuerpos se componen de unidades repetidas seriamente. Cada unidad contiene componentes de la mayoría de los

sistemas orgánicos, tales como los sistemas circulatorio, nervioso y excretor.

El advenimiento evolutivo de la metamería fue muy significativo, ya que hizo posible una mayor complejidad estructural y funcional. La metamería no sólo aumentó la eficacia de la excavación, también hizo posible los movimientos independientes de cada uno de los segmentos con respecto al resto. Además, la repetición de partes corporales proporcionó una organización que supuso un factor de seguridad: si se malograba un segmento, los otros podrían seguir funcionando; de esta manera, la lesión de una parte no sería necesariamente fatal.

El potencial evolutivo del modelo corporal metamérico está ampliamente demostrado por los grandes y diversos filos de Anélidos, Artrópodos y Cordados, que probablemente representan tres orígenes evolutivos independientes del metamerismo.

Los filos de animales vermiformes que se describen en este capítulo son protostomos celomados que pertenecen al subgrupo de los Lofotrocozoos. Desarrollan una segmentación espiral en mosaico, el mesodermo se forma por derivados de la célula 4d, el celoma es esquizocélico, y comparten a la trocófora como forma larvaria ancestral. Los tres filos que se tratarán son: Anélidos, Equiuridos y Sipunculídeos.

Los miembros del filo Anélidos son gusanos segmentados que viven en el mar, en las aguas dulces, y en hábitat terrestres húmedos. Pertenecen a este grupo las gusanas marinas, las sanguijuelas y las familleras lombrices de tierra. Actualmente, los anélidos también incluyen los gusanos pogoñóforos y los vestimentíferos, que antes

se agrupaban juntos en el filo Pogoñóforos, o se situaban en filos independientes: Pogoñóforos y Vestimentíferos. Estos gusanos de las profundidades marinas pertenecen al clado Siboglinídeos, dentro de la clase Poliquetos.

Los gusanos de los filos Equiuridos y Sipunculídeos son animales bentónicos marinos con el cuerpo sin segmentar. Ciertos estudios filogenéticos que utilizan datos de secuencias moleculares sitúan a los equiuridos dentro de los Anélidos, como un grupo derivado de los poliquetos cuya segmentación se perdió, pero esta situación no es universalmente aceptada. Describimos a los equiuridos como un taxón hermano de los Anélidos, y a los sipunculídeos como un taxón hermano del clado compuesto por Anélidos y Equiuridos (Figura 17-1).

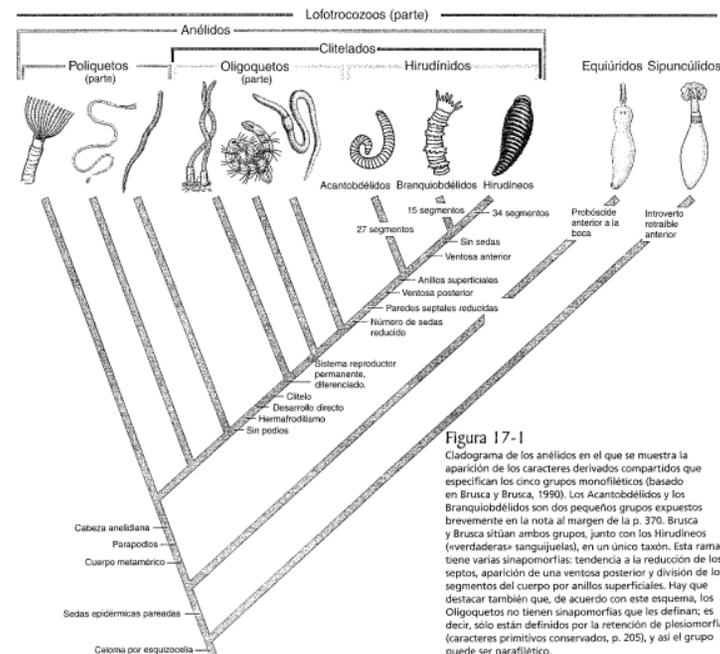


Figura 17-1

Cladograma de los anélidos en el que se muestra la aparición de los caracteres derivados compartidos que especifican los cinco grupos monofiléticos (basado en Brusca y Brusca, 1990). Los Acanthobdélidos y los Branquibdélidos son dos pequeños grupos expuestos brevemente en la nota al margen de la p. 370. Brusca y Brusca sitúan ambos grupos, junto con los Hirudíneos («verdaderos» sanguijuelas), en un único taxón. Esta rama tiene varias sinapomorfias: tendencia a la reducción de los septos, aparición de una ventosa posterior y división de los segmentos del cuerpo por anillos superficiales. Hay que destacar también que, de acuerdo con este esquema, los Oligoquetos no tienen sinapomorfías que los definan; es decir, sólo están definidos por la retención de plesiomorfos (caracteres primitivos conservados, p. 205), y así el grupo puede ser parafilético.

Fuente: Modificada de R.C. Brusca y G.J. Brusca, *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1990.

## FILO ANÉLIDOS, POGONÓFOROS (SIBOGLINÍDEOS) INCLUIDOS

El filo Anélidos (*L. annulus*, pequeño anillo, + *sáa*, subfijo pl.) comprende a los gusanos segmentados. Es un gran filo, con aproximadamente 15 000 especies censadas, las más conocidas de todas son las lombrices de tierra y los gusanos de agua dulce (clase Oligoquetos) y las sanguijuelas (clase Hirudíneos). No obstante, unos dos tercios del filo se componen de gusanos marinos (clase Poliquetos), que son menos familiares para la mayor parte de la gente. Algunos poliquetos son extraños, a menudo grotescos, mientras que otros son gráciles y bellos. Incluyen los gusanos tubícolas, los gusanos plumosos, los gusanos pergamino, los gusanos escamosos, las gusanas y otros muchos.

Los anélidos son gusanos cuyos cuerpos están divididos en secciones semejantes o **segmentos**, (denominados también metámeros) distribuidos en series lineales y marcados externamente por surcos circulares llamados **anillos**. (El nombre del filo alude a esta característica). La segmentación del cuerpo (**metamería**), consiste en una división del cuerpo en series de segmentos, cada uno de los cuales contiene componentes semejantes de los principales sistemas orgánicos. Los segmentos de los anélidos están delimitados internamente por septos.

Los anélidos son a veces denominados «gusanos con cerdas», porque, con excepción de las sanguijuelas, casi todos llevan finas cerdas quitinosas llamadas **sedas** (*L. seta*, pelo o cerda). Las sedas cortas, como agujas, ayudan a anclar los segmentos durante la locomoción y las sedas largas, semejantes a pelos, sirven para nadar a las formas acuáticas. Dado que muchos anélidos son excavadores o viven en el interior de tubos segregados por ellos mismos, las sedas duras también sirven para impedir que los gusanos sean sacados o arrastrados fuera de su hábitat. Los peñizcos saben por experiencia, cuando se comen las lombrices de tierra, lo efectivas que son sus sedas.

Los anélidos tienen una amplia distribución mundial, y unas pocas especies son cosmopolitas. Los poliquetos son principalmente formas marinas. La mayoría son bentónicos, pero algunos viven libres en mar abierto. Los oligoquetos y las sanguijuelas aparecen preferentemente en aguas dulces o en tierra. Algunas especies de aguas dulces excavan en los fondos de fango o arena y otras se encuentran entre la vegetación sumergida. Muchas de las sanguijuelas son depredadoras, y otras muchas están especializadas en perforar sus presas y alimentarse de su sangre o de los tejidos blandos. Unas pocas sanguijuelas son marinas, pero la mayoría de ellas viven en aguas dulces o en regiones húmedas. Sus ventosas se encuentran típicamente en los extremos del cuerpo para fijarse al sustrato o a sus presas.

### Modelo corporal

El cuerpo de un anélido generalmente tiene dos partes, cabeza compuesta del **prostomio** y del **peristomio**, seguido de un cuerpo segmentado y una porción terminal denominada **pigdio**, que contiene el ano. La cabeza y el pigdio no se consideran segmentos. Los segmentos nuevos se forman durante el desarrollo justo por delante del pigdio; así los segmentos más viejos se localizan en el extremo anterior y los más jóvenes en el posterior. Generalmente cada segmento contiene estructuras de los sistemas circulatorio, respiratorio, nervioso y excretor, así como celoma.

En la mayoría de los anélidos el celoma se desarrolla durante la embriogénesis en forma de ahuecamientos mesodérmicos a cada lado del tubo digestivo (**esquizocelia**) y dan lugar a un par de compartimientos en cada segmento. El **peritoneo** (una capa de epitelio

mesodérmico, también llamado mesotelio) que tapiza la pared corporal de cada compartimento, cubre todos los órganos y forma los **mesenterios** dorsal y ventral (Figura 17-3). Los peritoneos de los segmentos adyacentes se unen para formar los **septos**, que están atravesados por el tubo digestivo y los vasos sanguíneos longitudinales. La pared del cuerpo que rodea al peritoneo y al celoma contiene fuertes músculos longitudinales y circulares adaptados para la natación, el serpenteo o la excavación (Figura 17-3).

Excepto en las sanguijuelas, el celoma está lleno de líquido y sirve de **esqueleto hidrostático**. Como el volumen de líquido es esencialmente constante, la contracción de los músculos longitudinales de la pared corporal provoca que el cuerpo se acorte y aumente su diámetro, mientras que la contracción de los músculos circulares determina su alargamiento y estrechamiento. La presencia de los septos impide que el ensanchamiento y el alargamiento suceden en zonas restringidas; los movimientos serpenteantes se producen por ondas alternativas a consecuencia de la contracción de los músculos longitudinales y circulares que recorren el cuerpo (contracciones peristálticas). Los segmentos en los que se contraen los músculos longitudinales se ensanchan y se fijan al sustrato, mientras que aquellos en los que se contraen los músculos circulares se alargan y empujan hacia delante. Así se pueden generar fuerzas lo bastante potentes para realizar una excavación rápida o para la locomoción. La natación se realiza más bien por movimientos ondulatorios que por los movimientos peristálticos utilizados en otro tipo de locomoción.

El cuerpo de un anélido posee una cutícula no quitinosa, una capa externa fina que rodea a la epidermis (Figura 17-3). Las sedas epitelínicas pareadas (Figuras 17-2 y 17-17) son ancestrales para los anélidos, si bien en algunos se han reducido o perdido. El sistema digestivo de los anélidos no está segmentado; el digestivo corre a lo largo del cuerpo atravesando los septos (Figura 17-3). Los vasos sanguíneos dorsal y ventral siguen la misma pauta, así como el cordón nervioso ventral.

Tradicionalmente, los anélidos se han dividido en tres clases: Poliquetos, Oligoquetos e Hirudíneos. La clase Poliquetos es parafilética, porque los antecesores de los oligoquetos e hirudíneos (sanguijuelas) surgieron de los poliquetos. Los oligoquetos y las sanguijuelas forman un grupo monofilético denominado Clitelados (Figura 17-1), que se caracteriza por la presencia de una estructura reproductora llamada **citelio** (p. 371). Hoy día algunos autores consideran a los Clitelados como una clase que contiene a los órdenes Oligoquetos e Hirudíneos, aquí mantenemos las tres clases y consideramos a los Clitelados como a lo más un subgrupo dentro de las clases Oligoquetos e Hirudíneos. La clase Oligoquetos es un grupo parafilético, porque de ella surgieron los primitivos hirudíneos.

### Clase Poliquetos

Los Poliquetos (*Gr.*, *polys*, muchos, + *chaítis* pelo largo) constituyen la clase más amplia dentro de los Anélidos, con más de 10 000 especies, casi todas marinas. Aunque la mayoría mide entre 5 y 10 cm de longitud, algunos poliquetos tienen menos de 1 mm y otros pueden alcanzar hasta 3 m. Pueden tener coloraciones rojas y verdes intensas, indistintas o mates.

Muchos poliquetos son eurhalinos y pueden tolerar un amplio margen de salinidad del medio. La fauna de poliquetos de agua dulce es más diversificada en las regiones cálidas que en las templadas.

Muchos poliquetos viven debajo de rocas, entre los huecos de los corales o en las conchas abandonadas. Ciertas especies excavan en la arena o en el fango y construyen sus propios tubos sobre objetos

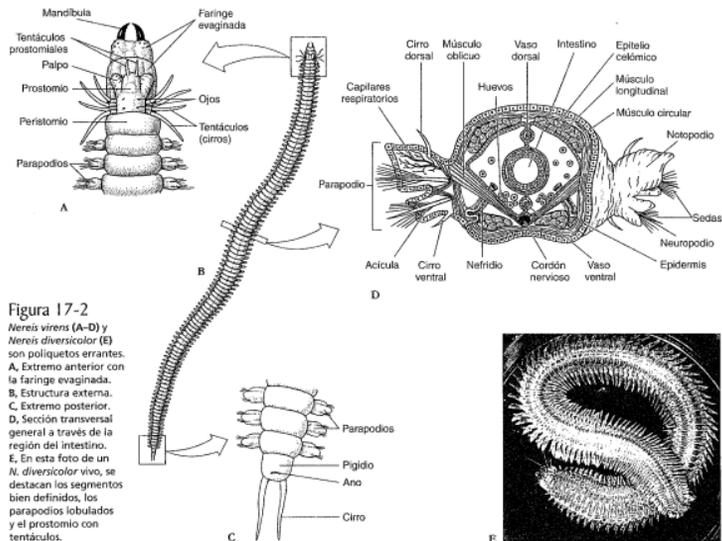


Figura 17-2

*Nereis virens* (A-D) y *Nereis diversicolor* (E) son poliquetos errantes. A, Extremo anterior con la faringe evaginada. B, Estructura externa. C, Extremo posterior. D, Sección transversal general a través de la región del intestino. E, En esta foto de un *N. diversicolor* vivo, se destacan los segmentos bien definidos, los parapodios lobulados y el prostomio con tentáculos.

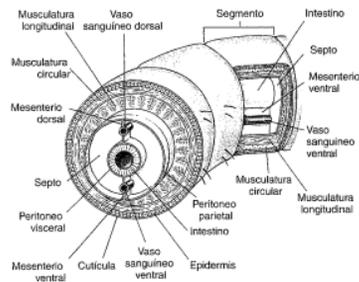


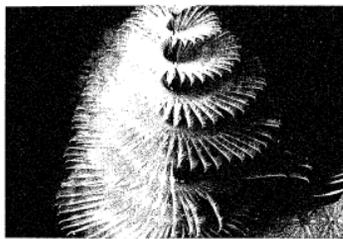
Figura 17-3

Modelo de organización corporal de un anélido.

sumergidos o los sedimentos del fondo. Otros adoptan los tubos o hábitáculos de otros animales y algunos son planctónicos. Son extremadamente abundantes en determinadas áreas; por ejemplo, en un metro cuadrado de fondo fangoso puede haber miles de poliquetos. Tienen un importante papel en las cadenas tróficas marinas, ya que son el alimento de peces, crustáceos, hidreos y otros muchos depredadores.

Los poliquetos se distinguen de otros anélidos por tener una cabeza bien diferenciada y con órganos sensoriales; por presentar apéndices pares, denominados **parapodios**, en la mayor parte de los segmentos y por carecer de clitelo (Figura 17-2). Como su nombre indica tienen muchas sedas, generalmente dispuestas en haces en los parapodios. Muestran la diferenciación de segmentos más pronunciada y la mayor especialización de los órganos sensoriales que se puede encontrar en los anélidos (p. 367).

Según su actividad, a menudo se ha dividido a los Poliquetos en dos grupos: poliquetos sedentarios y poliquetos errantes (que se mueven libremente). Los poliquetos sedentarios pasan gran parte de su vida, o toda, en tubos o galerías permanentes. Muchos de ellos, especialmente los que viven en tubos, han desarrollado complejos mecanismos para la alimentación y la respiración (Figura 17-4). Los poliquetos errantes (*L. errare*, vagar) incluyen las formas nadadoras libres pelágicas, los cavadores activos, los reptantes y los tubícolas que dejan sus tubos para alimentarse o para la freza. La mayoría de ellos, como la gusana *Nereis*



A



B

Figura 17-4

Poliquetos sedentarios tubícolas. A, Uno de los gusanos plumero (llamados gusanos árbol de Navidad), *Spirobranchus giganteus*, vive en un tubo calcáreo. En su cabeza tiene una doble corona de tentáculos modificados (radiola) que utiliza para recoger las partículas de alimento que hay suspendidas en el agua circundante. Obsérvese cómo es visible en el borde de una radiola el fino filito ramificado. B, Poliquetos sabelidos, *Bispira brunnea*, que viven en tubos coriáceos.

(Gr. nombre de una niña marina) (Figura 17-2), son formas depredadoras equipadas con mandíbulas o dientes. Tienen una faringe muscular protráctil, armada con dientes, que pueden sacar al exterior con sorprendente velocidad y destreza para capturar las presas.

### Forma y función

Los poliquetos típicamente tienen un **prostomio**, que puede ser retráctil o no y que con frecuencia contiene ojos, tentáculos y palpos sensoriales (Figuras 17-2). El **peristomio** rodea a la boca y puede llevar sedas, palpos o, en las formas depredadoras, mandíbulas quitinosas. Los que se alimentan mediante corrientes ciliares pueden tener una corona tentacular capaz de abrirse como un abanico o retraerse dentro del tubo (Figura 17-4).

El tronco de los poliquetos está segmentado, y la mayor parte de los segmentos llevan parapodios que pueden tener lóbulos, cirros, sedas y otras estructuras (Figura 17-2). Utilizan los parapodios para nadar, reptar o anclarse a sus tubos. Generalmente son los principales órganos respiratorios, aunque algunos poliquetos pueden además tener branquias. *Amphitrite* (Gr. una mítica niña marina) por ejemplo, tiene tres pares de branquias ramificadas y largos tentáculos extensibles (Figura 17-5). *Arenicola* (*L. arena*, arena + *colo*, habitar), la gusana marina (Figura 17-6), tiene pares de branquias sobre ciertos metámeros.

### Nutrición

El aparato digestivo de los poliquetos comprende tres regiones: anterior, media y posterior. La región anterior incluye el estomodo, la faringe y el esófago anterior. Está tapizada por cutícula, y cuando presenta mandíbulas se de proteína cuticular. La parte más anterior del digestivo medio secreta enzimas digestivas, pero la absorción tiene lugar en el extremo posterior. Un corto digestivo posterior conecta el digestivo medio con el exterior mediante el ano, situado en el pílgido.

Los poliquetos errantes son principalmente depredadores y excavadores. Los poliquetos sedentarios se alimentan de partículas en suspensión, o son detritívoros, consumiendo las partículas del fondo.

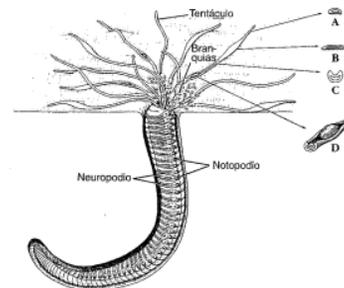


Figura 17-5

*Amphitrite* construye su tubo en el fango o la arena y extiende fuera, sobre el fango, sus largos tentáculos para coger partículas de materia orgánica. Las partículas más pequeñas son llevadas a lo largo de los surcos alimentarios mediante cilios, y las partículas más grandes por movimientos peristálticos. Sus branquias, semejantes a un plumero, son de color rojo sangre. A, Sección transversal del extremo exploratorio del tentáculo. B, Sección transversal del tentáculo en el área de adhesión al sustrato. C, Sección que muestra el surco ciliar. D, Partícula que está siendo llevada a la boca.

### Circulación y respiración

Los poliquetos muestran una considerable diversidad en cuanto a estructuras circulatorias y respiratorias. Como se mencionó anteriormente, los parapodios y las branquias llevan a cabo el intercambio gaseoso en diversas especies. No obstante, ciertos poliquetos care-

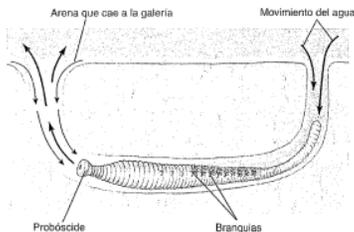


Figura 17-6

**Arenicola**, un gusano que vive en los bajos fangosos intermareales en una galería en forma de U. Cava garriga a sucesivas eversiones y retracciones de su proboscide. Con movimientos peristálticos mantiene el agua que filtra a través de la arena. El gusano ingiere así arena cargada de alimento.

cen de órganos especiales para la respiración, y el intercambio se realiza a través de la superficie del cuerpo.

El modelo circulatorio varía mucho. En *Nereis* hay un vaso dorsal longitudinal que lleva la sangre hacia la región anterior, y uno ventral que la conduce hacia la parte posterior (Figura 17-2D). La sangre circula entre estos dos vasos por un red de vasos segmentarios en parapodios, septos y alrededor del intestino. En *Glycera* (Gr. *Glykēra*, un nombre propio femenino), un gusano cavador y depredador, el sistema circulatorio está reducido y se une directamente con el celoma. Los septos son incompletos, y de esta manera el líquido celomático asume la función circulatoria.

Muchos poliquetos tienen pigmentos respiratorios como la hemoglobina, la clorocruorina o la hemeritina (p. 704).

### Excreción

En algunos poliquetos, los órganos excretores consisten en proto- y metanefridios, pero la mayoría tiene metanefridios (Figura 17-2). Hay un par por metámero, y el extremo más interno de cada uno (**nefrostoma**) se abre a un compartimiento celomático. El líquido celomático entra por el nefrostoma y en el conducto nefridial tiene lugar la reabsorción selectiva (Figura 17-18).

### Sistema nervioso y órganos sensoriales

La organización del sistema nervioso central en los poliquetos sigue el modelo básico anelidiano (Figura 17-19). Los ganglios cerebriños dorsales conectan con un ganglio subfaríngeo por medio de un conectivo circunfaríngeo. Un cordón nervioso ventral doble recorre toda la longitud del gusano, con ganglios dispuestos metaméricamente.

Los órganos sensoriales están muy desarrollados en los poliquetos e incluyen ojos, órganos nucleares y estatocistos. Los ojos, cuando los hay, pueden variar desde simples manchas oculares a órganos bien desarrollados. Son más conspicuos en los gusanos errantes. Por lo general, los ojos son copias reñinianas, con células fotorreceptoras en forma de varilla (apizcando la pared de la copa). El mayor grado de desarrollo se alcanza en la familia Aicópidios, que tienen gran-

des ojos formadores de imágenes cuya estructura se parece a la de algunos moluscos cefalópodos (Figura 16-40, p. 355), con córnea, lente, retina y pigmento retiniano. El ojo aicópido tiene también retinas accesorias, una característica compartida por los peces y ciertos cefalópodos abisales. Las retinas accesorias de los aicópodos son sensibles a diferentes longitudes de onda. Los ojos de estos animales pelágicos pueden estar bien adaptados a esta función, ya que la penetración de las distintas longitudes de onda de la luz varía con la profundidad. Los estudios realizados con encefalogramas han mostrado que son sensibles a la escasa luz de los mares profundos. Los órganos nucleares son fosetas o hendiduras sensoriales cilíndicas que parecen ser quimiorreceptores, un factor importante en la recogida del alimento. Algunos poliquetos excavadores y constructores de tubos tienen estatocistos que intervienen en la orientación del cuerpo.

### Reproducción y desarrollo

Los poliquetos no tienen órganos sexuales permanentes y, por lo general, son de sexos diferenciados. El aparato reproductor es simple. Las gónadas aparecen como dilataciones temporales del peritoneo y liberan sus gametos en el celoma, estos son llevados al exterior a través de gonoductos, nefridios, o mediante la rotura de la pared del cuerpo. La fecundación es externa y la larva temprana es una trocófora (Figura 16-7).

Algunos poliquetos viven la mayor parte del año como animales sexualmente inmaduros, y se los denomina átocos; pero durante la época de reproducción una parte del átoco se vuelve sexualmente maduro y se llena de gametos (Figura 17-7). Un ejemplo es el gusano paludo, que vive en galerías entre los arrecifes coralinos. Durante el periodo de enjambriamiento, las porciones sexualmente maduras, denominadas ahora épocas, se rompen y nadan hacia la superficie. Justo antes del amanecer, el mar está literalmente cubierto de ellos y están liberando los óvulos y los espermatozoides para la fecundación. Las regiones anteriores de los gusanos regeneran nuevas porciones posteriores. El gran valor adaptativo del enjambriamiento reside en la maduración sincronizada de todos los epítocos, lo que asegura el máximo número de huevos fecundados. Sin embargo, esta estrategia reproductora es muy peligrosa, ya que son un festín para muchos tipos de depredadores. Mientras tanto, los átocos permanecen seguros en sus galerías para producir otros epítocos en el siguiente ciclo. En algunos poliquetos, los átocos forman epítocos por gemación (Figura 17-8) que se convierten en gusanos completos.

### Poliquetos representativos

**Gusanos: Nereis** Las gusanos (Figura 17-2), miéhocas o gusanos de arena, como a veces se les llama, son poliquetos errantes que viven en galerías limitadas por moco en, o cerca, del nivel de bajar. A veces se encuentran temporalmente escondidas bajo las piedras, donde permanecen con el cuerpo cubierto y asomando la cabeza. Son más activas por la noche, cuando culebrean fuera de sus escondrijos y nadan por los alrededores o reptan sobre la arena en busca de alimento.

El cuerpo, que tiene unos 200 metámeros, puede crecer hasta alcanzar 30 o 40 cm de longitud. La cabeza comprende un pronotio y un peristomio. El pronotio contiene un par de gruesos palpos sen-



Figura 17-7

**Epitoco vivido**, el gusano paludo de Samoa. Los segmentos posteriores constituyen la región épica, que consta de segmentos llenos de gametos. Cada segmento tiene un ocelo en el lado ventral. Una vez al año los gusanos proliferan y los epítocos se desprenden, alcanzan la superficie y descargan sus gametos maduros, dejando el agua lechosa. En la siguiente época reproductora los epítocos se regeneran.

sibles al tacto y al gusto, un par de cortos tentáculos sensoriales y dos pares de ojos dorsales de pequeño tamaño y sensibles a la luz. El peristomio contiene la boca ventral, un par de mandíbulas quitinosas y cuatro pares de tentáculos sensoriales (Figura 17-2A).

Cada parapodio tiene dos lóbulos: un **notopodio** dorsal y un **neuropodio** ventral (Figura 17-2D), que contienen las sedas y muchos vasos sanguíneos. Utilizan los parapodios para reptar y nadar, y son manipulados por músculos oblicuos que en cada segmento parten de la línea media ventral hacia los parapodios.

El gusano nada culebreando, con movimientos ondulatorios laterales del cuerpo. Pueden lanzarse a través del agua a considerable velocidad. Estos movimientos ondulatorios pueden utilizarse también para succionar el agua al interior de la galería o bombardear fuera de ella.

La gusano se alimenta de pequeños animales, otros gusanos, y formas larvares. Los desmenuzan con sus mandíbulas quitinosas, que salen fuera de la boca cuando la faringe está evertida. Cuando el poliqueto retrae su faringe, traga el alimento; el movimiento de éste a través del canal alimentario se produce por peristaltismo.



Figura 17-8

En lugar de transformar una porción de su cuerpo en un epítoco, *Autolytus prolifer* forma, por gemación, gusanos completos a partir de su extremo posterior, que se transformarán en epítocos sexuales.

### Características del filo Anélidos

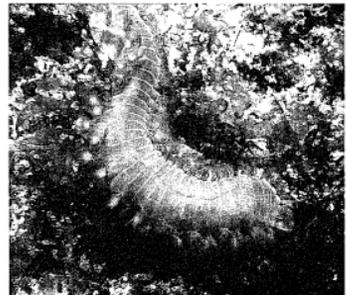
1. Cabeza anelidiana exclusiva, sedas epidérmicas pares presentes (ausentes en las sanguícolas); podios presentes en el estado ancestral.
2. Marinos, de agua dulce y terrestres.
3. La mayoría de vida libre, algunos simbióticos, algunos ectoparásitos.
4. Cuerpo con simetría bilateral, **metaméricos**, a veces con cabeza diferenciada.
5. Cuerpo tribilático.
6. Celoma (esquizocoel) bien desarrollado y dividido por septos, excepto en las sanguícolas, el líquido celomático proporcionalmente tanquero y funciona como esqueleto hidrostático.
7. El epitelio secreta una cutícula transparente, externa y húmeda.
8. Aparato digestivo completo y sin disposición metámera.
9. Pared del cuerpo con capas de musculatura circular externa y longitudinal interna.
10. Sistema nervioso con un cordón nervioso ventral doble y un par de ganglios con nervios laterales en cada metámero; cerebro formado por un par de ganglios cerebrales unidos por conectivos al cordón ventral.
11. Sistema sensorial con órganos táctiles, papilas gustativas, estatocistos (en algunos), células fotorreceptoras y ojos con lentes (en algunos); en los poliquetos, especialización de la región cefálica con órganos diferenciados, como tentáculos, palpos y manchas oculares.
12. Reproducción asexual por fisión y fragmentación; capaces de una regeneración total.
13. Hermafroditos o con sexos diferenciados, las larvas, si existen, son de tipo trocóforo; reproducción asexual por gemación en algunos; segmentación espiral y desarrollo en mosaic.
14. Sistema excretor generalmente con un **par de nefridios por segmento**; los **nefridios** extraen los desechos de la sangre y del celoma.
15. Intercambio respiratorio gaseoso a través de piel, **branquias** o parapodios.
16. **Sistema circulatorio cerrado** con vasos sanguíneos con músculo y arcos aórticos ("corazones") para bombear la sangre, con disposición segmentaria; suelen presentar pigmentos respiratorios (hemoglobina, hemeritina o clorocruorina); amebocitos en el plasma sanguíneo.

Los **gusanos escamosos** (Figura 17-9) son miembros de la familia Polinoideos (Gr. *Polynōē*, la hija del dios Nereus y la diosa Doris), una de las familias de poliquetos más abundante y de amplia distribución. Sus cuerpos aplanados están cubiertos por anchas escamas que no son más que modificaciones de las partes dorsales de los parapodios. La mayoría de las especies tienen un tamaño moderado, pero algunos son enormes (hasta 190 mm de largo y 100 mm de ancho). Son carnívoros y se alimentan de una amplia variedad de animales. Muchos son comensales y viven en las galerías de otros poliquetos o asociados a cnidarios, moluscos o equinodermos.

**Gusanos de fuego** *Hermidice carunculata* (Gr. *berna*, arceñe, + *dex*, un gusano de la madera) (Figura 17-10) y otras especies próximas son conocidas como **gusanos de fuego**. Sus sedas son huecas y quebradizas, y contienen una secreción venenosa. Cuando se tocan, se rompen en el interior de la herida y causan irritación en la piel. Los gusanos de fuego se alimentan de corales, gorgonias y otros cnidarios.



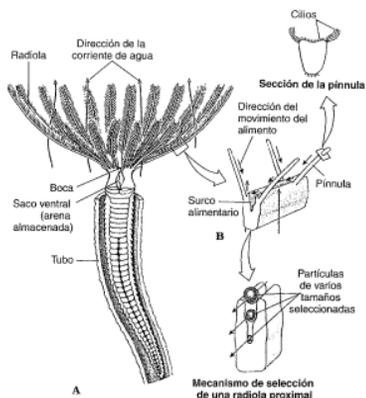
**Figura 17-9**  
El gusano escamoso *Hesperoche adventor* vive normalmente como un comensal en los tubos de *Urechis* (filo Eulirúlidos, p. 379).



**Figura 17-10**  
El gusano de fuego *Hermodice carunculata* se alimenta de gorgonias y corales pétreos. Sus sedas son como finas fibras de vidrio y sirven para rechazar a los depredadores.

Los poliquetos **tubicolas** secretan muchos tipos de tubos: algunos son alargados (Figura 17-4B); otros son tubos duros de naturaleza calcárea fijados a rocas u otras superficies (Figura 17-4A); y algunos son simplemente granos de arena o mozos de conchas o algas, cementados mediante secreciones mucosas. Muchas especies excavan en la arena o en el fango y revisten sus galerías con moco (Figura 17-4).

La mayoría de los poliquetos sedentarios tubícolas o de los que viven en galerías se alimentan de partículas, utilizando cilios o moco para obtener el alimento, generalmente plancton y detritus. Algunos sedimentívoros, como *Ampibrite* (Figura 17-5), asoman sus cabezas fuera del fango y envían sobre la superficie largos tentáculos extensibles para alimentarse. Los cilios y el moco de los tentáculos atrapan las partículas del fondo marino y las dirigen hacia la boca. La gusana marina *Arenicola* (L. arena, + *cola*, habitar)



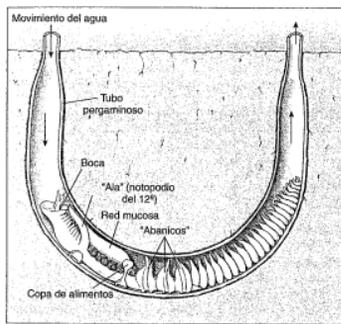
**Figura 17-11**

Sabilla, un poliqueto que se alimenta por acción ciliar, con la corona de radiolas extendida desde su tubo cóncavo secretado y reforzado con arena y otros materiales. A, Vista anterior de la corona. Los cilios dirigen pequeñas partículas de alimento a lo largo de las radiolas surcadas hasta la boca y desechan las partículas más grandes. Los granos de arena son dirigidos hacia sacos de almacenamiento y después utilizados en la construcción del tubo. B, Porción distal de la radiola que muestra los tractos ciliares de las pinnulas y los surcos alimentarios.

emplea una interesante combinación de alimentación suspensiva y detritívora. Vive en galerías con forma de U en las que, mediante movimientos peristálticos, provoca corrientes de agua. Las partículas son filtradas por la arena que ocupa la parte frontal de su galería, y *Arenicola* ingiere la arena cargada de alimento (Figura 17-4).

Los gusanos abanico, o gusanos plumero, son hermosos poliquetos tubícolas que nos fascinan cuando emergen de sus tubos y despliegan como coronas sus bonitos penachos tentaculares para alimentarse (Figura 17-4). Una ligera perturbación, e incluso a veces una sombra pasajera, provocan su rápida retracción en el interior del refugio que han construido. El alimento, atraído hacia los tentáculos plumosos o radiolas, es atrapado mediante acción ciliar por el moco y transportado hacia la boca por los surcos alimentarios ciliosos (Figura 17-11). Las partículas demasiado grandes para los surcos alimentarios son dirigidas hacia los bordes y amasadas fuera. Alrededor de la boca tiene lugar otra selección del alimento; en el interior de la boca sólo entran las partículas de alimento pequeñas; los granos de arena se almacenan en un saco para utilizarlos más tarde en ampliar el tubo.

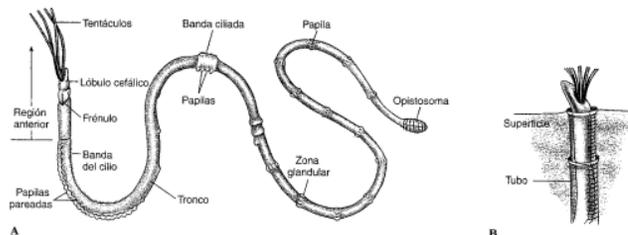
El gusano pergamino *Chaetopterus* (Gr. *chaite*, pelo largo, + *pteron*, ala) se alimenta de partículas en suspensión por un mecanismo completamente distinto (Figura 17-12). Vive en un tubo pergamino en forma de U, entrado en la arena o en el fango, excepto por los extremos, que están abiertos. El gusano se fija a un lado del tubo mediante ventosas ventrales. Los abanicos (parapodios modifi-



**Figura 17-12**

*Chaetopterus*, un poliqueto sedentario, vive en un tubo en forma de U en el fondo marino. Bombea agua a través del tubo pergamino (del cual aquí se ha cortado la mitad) con sus tres abanicos que funcionan como pistones. Los abanicos baten 60 veces por minuto para mantener en movimiento las corrientes de agua. El notopodio aliforme del segmento duodécimo segrega continuamente una red mucosa que retiene las partículas de alimento. Cuando la red se llena, la copa de alimento la enrolla y forma una bola, y cuando ésta es lo suficientemente grande (unos 3 mm), la copa de alimento es dirigida hacia delante y la bola depositada en el surco cilioso para ser llevada a la boca y engullida.

cados de los segmentos 14 al 16) bombean el agua a través del tubo mediante movimientos rítmicos. Un par de parapodios agrandados del segmento 12 segregan un largo saco mucoso que se extiende hasta una pequeña copa alimentaria, justo delante de los abanicos. Todo el agua que pasa a través del tubo se filtra al atravesar este saco mucoso, cuyo extremo se enrolla en forma de bola gracias a los cilios de la copa. Cuando la bola alcanza el tamaño de un perdigón



**Figura 17-13**

Esquema de un siboglinido típico. A, Caracteres externos. En vivo, el cuerpo es mucho más alargado de lo que se muestra en el esquema. B, Posición en el tubo.

BB (de unos 3 mm de diámetro) los abanicos dejan de batir y la bola de alimento y moco es dirigida hacia la parte anterior mediante movimientos ciliares hasta la boca, donde es tragada.

**Clado Siboglinidos (Pogonóforos)** El filo Pogonóforos (Gr. *pōgon*, barba, + *phora*, llevar), o gusanos barbados, no se conoció hasta el siglo XX. Los primeros ejemplares que se describieron fueron recolectados en 1900 y procedían de dragados profundos del fondo de las costas de Indonesia. Desde entonces se descubrieron en varios mares, incluyendo las costas occidentales atlánticas del oriente norteamericano, y se han descrito cerca de 150 especies; la mayoría tiene menos de 1 mm de diámetro, pero pueden alcanzar de 10 a 15 cm de longitud.

La mayoría de los pogonóforos viven en el fango del sedimento marino, a profundidades que oscilan entre 100 y 10 000 m. Eso explica su tardío descubrimiento, ya que sólo pueden obtenerse mediante dragado. Son animales sésiles, que segregan un tubo quitinoso muy largo del que probablemente sólo asoma el extremo anterior del animal para absorber los nutrientes. Los tubos están generalmente erguidos sobre el fondo. El tubo puede ser tres o cuatro veces más largo que el propio animal, que puede moverse arriba y abajo en su interior, pero no girar.

Los gusanos barbados tienen un cuerpo largo y cilíndrico, revestido por una cutícula. La pared del cuerpo está constituida por la cutícula, la epidermis y los músculos longitudinales y circulares. El cuerpo está dividido en una corta región anterior, un tronco largo y muy delgado y un pequeño opisthosoma segmentado (Figura 17-13). En el tronco y en el opisthosoma hay pares de sedas epidérmicas. El lóbulo cefálico del extremo anterior lleva de 1 a 260 tentáculos largos (las «barbas» que dan nombre al filo), según la especie. Los tentáculos son extensiones huecas del celoma y contienen pequeñas pinnulas. En gran parte de su recorrido, los tentáculos se mantienen paralelos y juntos, encerrando un espacio intertentacular cilíndrico en cuyo interior se sitúan las pinnulas (Figura 17-14).

Los siboglinidos llaman la atención por no presentar ni boca ni tubo digestivo, lo que hace de su nutrición un asunto desconcertante o complicado. Absorben algunos nutrientes disueltos en el agua de mar, como glucosa, aminoácidos y ácidos grasos, a través de las pinnulas y microvelosidades de los tentáculos. Sin embargo, obtienen la mayor parte de su energía de una asociación mutualista con las bacterias quimioautótrofas. Estas bacterias oxidan el sulfuro de hidrógeno, lo que

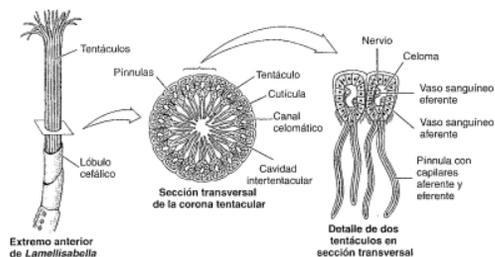


Figura 17-14

Sección transversal de la corona de tentáculos del pogonóforo *Lamellisabella*. Los tentáculos surgen de la cara ventral del extremo anterior, en la base del lóbulo cefálico. Los tentáculos (que varían en número en las distintas especies) encierran un espacio cilíndrico, en el que las pinnulas forman una especie de red para atrapar el alimento. Las moléculas alimenticias se incorporan a la red sangünea de las pinnulas y los tentáculos.

proporciona la energía necesaria para producir compuestos orgánicos a partir del dióxido de carbono. Dentro del pogonóforo, estas bacterias están alojadas en un órgano denominado **trofosoma**, derivado embriológicamente de la región media del tubo digestivo (en el adulto no hay restos de las regiones anterior y posterior del tracto digestivo).

El sistema circulatorio es cerrado y está bien desarrollado. Los fotorreceptores son similares a los de otros anélidos.

Entre los animales más sorprendentes de los habitantes de las comarcas de aguas profundas del Pacífico (Capítulo 38, p. 839) se encuentran los vestimentíferos gigantes, *Riftia pachyphyla*. Estos gusanos barbudos gigantes viven alrededor de las chimeneas hidrotermales y pueden alcanzar hasta 3 m de longitud y 5 cm de diámetro (Figura 17-15). El trofocoma de otros siboglinidos está confinado a la parte posterior del tronco, hundida en sedimentos ricos en azufre, pero el trofosoma de *Riftia* ocupa la mayor parte de su largo tronco. Otrone un gran apote de azufre de hidrógeno de los manantiales hidroter-



Figura 17-15

Una colonia de gusanos barbudos gigantes (vestimentíferos, clado Siboglinidos) a gran profundidad cerca de un manantial hidrotermal en la fosa de las Galápagos, en el océano Pacífico oriental.

males del fondo oceánico, suficiente para nutrir su gran organismo.

Los setos están diferenciados, con un par de gónadas y un par de gonoductos en el tronco. Se han realizado pocas investigaciones embriológicas sobre estos gusanos de aguas profundas, pero los estudios sugieren que la segmentación es desigual y atípica. Parece estar más cerca de una segmentación espiral que de una radial. El amplio celoma se desarrolla por esquizocelia, no por enterocelia, como se describió en un principio. El embrión es vermiforme y, aunque cilado, es un mal nadador. Probablemente se deja llevar pasivamente por las corrientes hasta que se establece y fija en el fondo.

### Clado Clitelados

El clado Clitelados contiene la clase Oligoquetos, las lombrices de tierra y afines, y la clase Hirudínidos, las sanguijuelas. Los miembros del clado muestran una estructura reproductora única denominada **clitelo**. Este es un anillo de células secretoras epidérmicas que aparecen en el exterior del gusano como una faja que rodea el cuerpo aproximadamente a un tercio del extremo anterior. En los oligoquetos, el clitelo es siempre visible, pero en las sanguijuelas solo aparece durante la estación reproductora. Los clitelados son anélidos derivados que carecen de podios, presumiblemente una pérdida evolutiva de un poliqueto primitivo. Los clitelados son todos animales hermafroditas (monoicos) que muestran desarrollo directo: el joven se desarrolla en el interior de un capullo secretado por el clitelo, así que no hay trofocoma visible. De la eclosión del capullo salen gusanos pequeños.

### Clase Oligoquetos

Las más de 3000 especies de oligoquetos se encuentran en una gran variedad de hábitats y tienen muy diversos tamaños. Incluyen las famillares lombrices de tierra y muchas especies que viven en las aguas dulces. La mayoría son formas terrestres o dulcícolas, pero algunas son parásitas, y unas pocas viven en aguas marinas o salobres.

Con pocas excepciones, los oligoquetos llevan sedas; éstas pueden ser largas o cortas, rectas o curvadas, rotas o con forma de agua, distribuidas separadamente o en fascículos. Cualquiera que sea el tipo de sedas, éstas son menos numerosas que en los poliquetos, como indica el nombre de la clase, que significa «pocas sedas largas». Generalmente, las formas acuáticas tienen sedas más largas que las de las lombrices de tierra.

**Forma y función** La principales características del cuerpo de un oligoquetos se describen al hacer referencia a las famillares lombrices de tierra. El sistema circulatorio y las estructuras excretoras de las lombrices de tierra en general son las típicas descritas para un anélido, pero los sistemas digestivo y nervioso muestran aspectos particulares en los oligoquetos.

Las lombrices de tierra excavan en suelos bastante húmedos y generalmente viven en túneles ramificados e interconectados. La especie comúnmente estudiada en los laboratorios es *Lumbricus terrestris* (L. *Lumbricus*, lombriz de tierra). Su tamaño varía entre 12 y 30 cm de largo (Figura 17-16), pero es pequeña si se la compara con

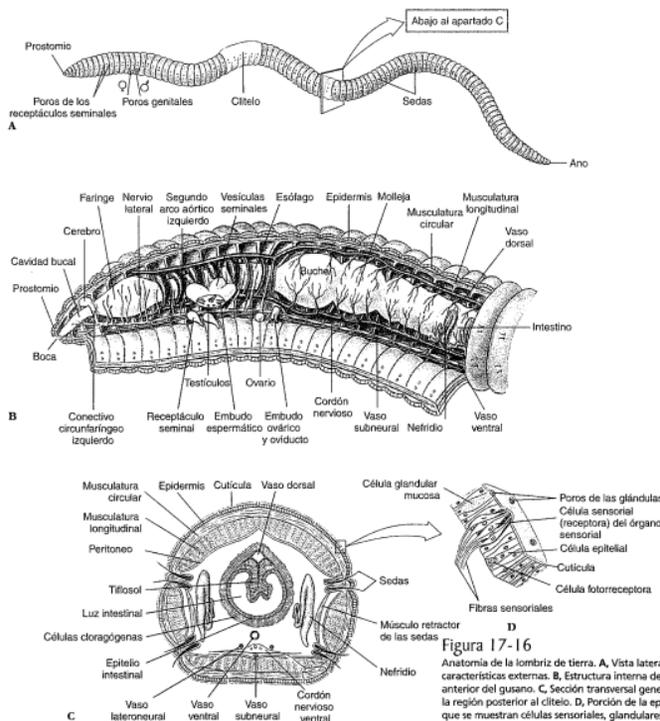


Figura 17-16

Anatomía de la lombriz de tierra. A, Vista lateral, características externas. B, Estructura interna de la porción anterior del gusano. C, Sección transversal general a través de la región posterior al clitelo. D, Porción de la epidermis en la que se muestran células sensoriales, glandulares y epiteliales.

formas tropicales gigantes cuyos cuerpos pueden alcanzar los 4 m de largo y tener de 150 a 250 segmentos o más.

Las lombrices de tierra generalmente salen por la noche, pero con tiempo húmedo y lluvioso permanecen cerca de la superficie, en ocasiones asomando de su galería la boca o el ano. Con el tiempo extremadamente seco pueden avanzar bastante profundo, enrollarse dentro de una cámara mucosa y permanecer inactivas.

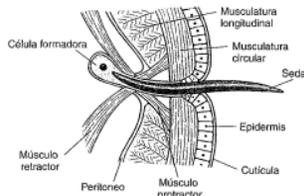
Las lombrices de tierra se desplazan mediante movimientos peristálticos: las contracciones de los músculos circulares del extremo anterior alargan el cuerpo y empujan dicha región hacia delante, donde se fijan. En los segmentos anteriores la fijación se acompaña por la con-

tracción de los músculos longitudinales, estos segmentos se acortan y engrasan apretándose contra las paredes de la galería. Una vez hecho, varillitas semejantes a cerdas, llamadas sedas, se extienden hacia fuera a través de pequeños poros de la cutícula. Las sedas se clavan en las paredes de la galería y fijan así los segmentos anteriores, entonces actúan el resto del cuerpo mediante contracciones de los músculos longitudinales arrastrando el extremo posterior hacia la región anterior fijada. Según pasan a lo largo del cuerpo las ondas de extensión y contracción, se mueven hacia delante.

Los pares de sedas epidérmicas de los oligoquetos están en un saco en el interior de la pared del cuerpo y se mueven mediante músculos

Figura 17-17

Seda con sus músculos fijadores y su relación con las estructuras adyacentes. Las sedas perdidas por el uso son reemplazadas por otras nuevas desarrolladas a partir de las células formadoras de las sedas.



(Figura 17-17), como ocurre en los poliquetos. Sin embargo, los oligoquetos no tienen podios; de otra manera, en cada segmento las sedas se extienden directamente fuera de la pared del cuerpo. En la mayoría de las lombrices de tierra cada segmento lleva cuatro pares de sedas quitinosas (Figura 17-16C), si bien en algunos oligoquetos puede haber más de 100 por segmento.

Aristóteles llamó a las lombrices de tierra «intestinos del suelo». Veintidós siglos después, Charles Darwin publicó sus observaciones en su clásica obra *The Formation of Vegetable Mould through the Action of Worms*. Mostró cómo las lombrices enriquecen el suelo llevando partes profundas de éste a la superficie y mezclándolas con el suelo superficial. Una lombriz de tierra puede ingerir su propio peso en tierra cada 24 horas; Darwin estimó que en un acre de tierra seca y en un año, pasan de 10 a 12 toneladas de tierra a través del intestino de las lombrices, de manera que acrean hacia la superficie potasio y fósforo del subsuelo a la vez que añaden al suelo productos nitrogenados de su propio metabolismo. También arrastran hojas, ramitas y sustancias orgánicas en sus galerías, próximas a las raíces de las plantas. Sus actividades son importantes en la aireación del suelo. Los puntos de vista de Darwin chocaron con los de sus contemporáneos, que consideraban a las lombrices perjudiciales para las plantas. Sin embargo, las investigaciones recientes han confirmado ampliamente los descubrimientos de Darwin, y el cultivo de lombrices se practica actualmente en muchos países.

**Nutrición** La mayoría de los oligoquetos son «basureros» (detrivores). Las lombrices de tierra se alimentan principalmente de materia orgánica en descomposición, trozos de hojas y de vegetación caída, así como de restos de animales. El alimento se mezcla con las secreciones bucales y es engullido por la acción succionadora de la faringe. El prostomio, con forma de labio, contribuye a la colocación del alimento para su deglución. El calcio del suelo absorbido con el alimento tiende a producir un alto nivel de calcio en sangre. Las **glándulas calcíferas**, situadas a lo largo del esófago, segregan iones de calcio en el intestino y así se reduce la concentración de calcio en sangre. También intervienen en la regulación del equilibrio ácido-base de los fluidos corporales.

Cuando el alimento abandona el esófago, es almacenado temporalmente en un **buche** de paredes finas antes de pasar a una **moleja**, que le desmenuza en pequeños trozos. La digestión y la absorción tienen lugar en el **intestino**. La pared dorsal del intestino está plegada formando un **tilosol**, que aumenta enormemente la superficie digestiva y absorbente (Figura 17-16C).

Rodeando al intestino y al vaso dorsal, y rellenando gran parte del tilosol, hay una capa de **tejido cloragógico** (Gr. *chloros*, verde, + *agghē*, transporte) amarilloverdoso. Este tejido es un centro de síntesis de glucógeno y grasa, función equivalente a la que realizan las células hepáticas. Cuando las células cloragógicas se llenan de grasa se liberan al celoma, donde flotan libres como células denominadas **eleocitos** (Gr. *eleio*, aceite, + *kytos*, vaso hueco [célula]) y transportan materiales a los tejidos del cuerpo. Los eleocitos pueden pasar de un segmento a otro, y acumularse alrededor de las heridas y en las áreas de regeneración, donde se rompen y descargan su contenido al celoma. Las células cloragógicas también intervienen en la excreción.

**Circulación y respiración** Los anélidos tienen un doble sistema de transporte: el líquido celomático y el sistema circulatorio. El alimento, los desechos y los gases respiratorios son transportados por el líquido celomático y la sangre en distintos grados. La sangre circula por un sistema cerrado de vasos, que incluye los sistemas capilares en los tejidos. Hay cinco vasos principales que recorren longitudinalmente el cuerpo.

El **vaso dorsal**, único, está situado por encima del tubo digestivo y va desde la faringe hasta el ano. Es un órgano bombeador, provisto de válvulas, y funciona como un verdadero corazón. Este vaso recibe sangre desde los vasos de la pared del cuerpo y del tracto digestivo, y la impulsa anteriormente hacia cinco pares de **arcos aórticos**. La función de los arcos aórticos es mantener la presión sanguínea estable en el vaso ventral.

El **vaso ventral**, único, actúa como una aorta. Recibe la sangre de los arcos aórticos y la envía al cerebro y al resto del cuerpo, dando lugar a vasos segmentarios que van a las paredes, los nefridios y el tracto digestivo.

La sangre contiene células ameboides incoloras y un pigmento respiratorio disuelto, **hemoglobina** (p. 704). La sangre de los anélidos puede tener otros pigmentos respiratorios distintos a la hemoglobina, como se indicó en la p. 367.

Las lombrices de tierra no tienen órganos respiratorios especiales, sino que el intercambio respiratorio tiene lugar a través del tegumento húmedo.

**Excreción** Cada segmento del cuerpo (excepto los tres primeros y el último) lleva un par de **metanefridios**. Cada metanefridio ocupa una parte de dos segmentos sucesivos (Figura 17-18). Un embudo cilíndrico, el **nefrostoma**, se sitúa justo por delante de un septo intersegmentario y se dirige, mediante un túbulo cilíndrico que atraviesa el septo, al segmento siguiente, donde conecta con la parte principal del nefridio. Varias asas complejas de tamaño creciente forman el conducto nefridial, que termina en una estructura en forma de vejiga y provista de un orificio, el **nefridioporo**, situado lateralmente cerca de la fila ventral de sedas. Por medio de los cilios, los desechos del celoma son dirigidos al nefrostoma y al túbulo, donde se juntan con las sales y los desechos orgánicos filtrados desde los capilares sanguíneos en la parte glandular del nefridio. Todos los desechos se descargan al exterior a través del nefridioporo.

Los oligoquetos acuáticos excretan amoníaco. Los terrestres excretan urea, mucho menos tóxica, aunque *Lumbricus* produce ambos. El nivel de urea depende en cierto grado de las condiciones ambientales. Tanto la urea como el amoníaco son producidos por las células cloragógicas, y pueden pasar directamente a los metanefri-

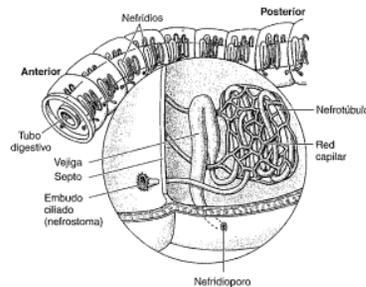


Figura 17-18

Nefridio de la lombriz de tierra. Los desechos penetran en el nefrostoma cilíndrico de un segmento, a través por las asas del nefridio y luego son expulsados al exterior, pasan por el nefridioporo del segmento siguiente.

dios por la rotura de dichas células o bien pueden ser transportados por la sangre. Algunos desechos nitrogenados también se eliminan a través de la superficie del cuerpo.

Los oligoquetos son principalmente animales de agua dulce, e incluso las formas terrestres, como las lombrices de tierra, requieren un medio húmedo para subsistir. La osmorregulación tiene lugar a través de la superficie del cuerpo, los nefridios, el tubo digestivo y los poros dorsales. *Lumbricus* ganará peso si se pone en agua del grifo y lo perderá cuando se le devuelve al suelo. Las sales y el agua pueden pasar a través del tegumento, al parecer, por transporte activo en el caso de las sales.

### Sistema nervioso y órganos sensoriales

(Figura 17-19) El sistema nervioso consta de un sistema central y de nervios periféricos. El sistema central refleja el modelo anelidado típico: un par de **ganglios cerebroides** (el «cerebro») por encima de la faringe, un par de **conectores** que rodean la faringe uniendo el cerebro con el primer par de ganglios del cordón nervioso, y un **cordón nervioso ventral**, realmente doble, que recorre todo el fondo del celoma hasta el último segmento, con un par de ganglios fusionados en cada segmento. Cada par de ganglios fusionados provee de nervios a las estructuras del cuerpo, y contiene fibras sensoriales y motoras.

Figura 17-20

Porción del cordón nervioso de la lombriz de tierra en la que se muestra la disposición del arco reflejo simple (en primer término; véase también p. 724) y las tres fibras gigantes dorsales que están adaptadas para los reflejos rápidos y los movimientos de fuga. Los movimientos de reptación implican una sucesión de actos reflejos; el estrechamiento de un segmento estimula el estrechamiento del siguiente, y así sucesivamente. Los impulsos son transmitidos más rápidamente por las fibras gigantes, que por los nervios normales, de manera que, cuando necesitan retirarse rápidamente al interior de la galería, todos los segmentos pueden contraerse simultáneamente.

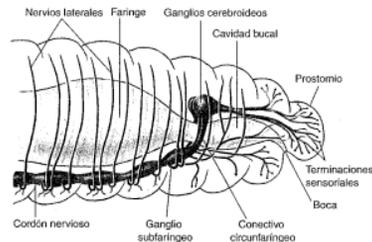
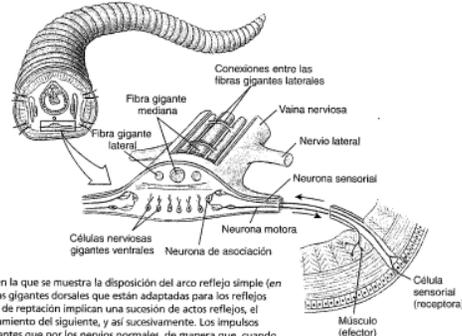


Figura 17-19

Parte anterior de la lombriz de tierra y su sistema nervioso. Observe en la concentración de terminaciones nerviosas en esta región.

Se han encontrado **células neurosecretoras** en el cerebro y los ganglios de los anélidos, tanto de los oligoquetos como de los poliquetos. Tienen una función endocrina y secretan neurohormonas relacionadas con la regulación de la reproducción, de los caracteres sexuales secundarios y de la regeneración.

Para los movimientos rápidos de huida, la mayor parte de los anélidos tienen uno o varios axones muy grandes, denominados comúnmente **axones gigantes** (Figura 17-20), o fibras gigantes, localizados en el cordón nervioso ventral. Su gran diámetro aumenta la capacidad de conducción (p. 730) y hace posible la contracción simultánea de los músculos en muchos segmentos.



En la fibra gigante medio dorsal de *Lumbricus*, que tiene de 90 a 160 µm de diámetro, la velocidad de conducción se estima que es de 20 a 45 m/s, varias veces más rápida que en las neuronas normales de esta especie. Es también mucho más rápida que en las fibras gigantes de los poliquetos, probablemente porque en las lombrices de tierra las fibras gigantes están encerradas en vainas mielinizadas, que las aíslan.

Por todo el cuerpo se distribuyen órganos sensoriales sencillos. Las lombrices de tierra carecen de ojos, pero tienen fotoreceptores fenticulares en la epidermis. Casi todos los oligoquetos tienen un fototaxismo negativo a la luz intensa, pero positivo a la luz débil. Poseen muchos órganos sensoriales unicelulares ampliamente distribuidos por la epidermis. En el prostomio son más numerosos los tipos presumiblemente quimiorreceptor. En el legumento muchas terminaciones nerviosas libres probablemente son táctiles.

**Comportamiento general** Las lombrices de tierra se encuentran entre los animales más indefensos, sin embargo, su abundancia y amplia distribución indican su capacidad de supervivencia. Aunque carecen de órganos sensoriales especializados, son sensibles a muchos estímulos. Reaccionan positivamente a los estímulos mecánicos cuando éstos son moderados, y negativamente cuando hay una vibración fuerte (como por ejemplo, una pisada cercana), lo que provoca su huida rápida a las galerías. Evitan la luz a no ser que ésta sea muy débil. Las respuestas químicas les ayudan a seleccionar el alimento.

Tanto las respuestas químicas como las táctiles son muy importantes para los gusanos; no sólo deben ser capaces de probar el contenido orgánico del suelo para encontrar el alimento, sino que también deben sentir su textura, acidez y contenido en calcio.

Los experimentos demuestran que las lombrices poseen cierta capacidad de aprendizaje. Se puede entrenar para evitar un choque eléctrico y por tanto se pueden incluir en ellas los reflejos de asociación. Darwin consideró que la selección de hojas hechas por los gusanos no era resultado de una manipulación casual o al azar, sino que existía una cierta intención en su mecanismo. Sin embargo, las investigaciones realizadas posteriormente a Darwin han demostrado que el proceso es, principalmente, una secuencia de prueba y error, para lo que a menudo realizan varios intentos antes de lograr la posición correcta.

**Reproducción y desarrollo** Las lombrices de tierra son monoicas (hermafroditas), lo que supone que en el mismo animal se encuentran órganos masculinos y femeninos (Figura 17-16B). En *Lumbricus*, los órganos reproductores se sitúan en los segmentos 9 al 15. Hay dos pares de pequeños testículos y dos pares de embudos espermáticos rodeados por tres pares de vesículas seminales muy grandes. El esperma inmaduro de los testículos madura en las vesículas seminales, luego pasa a los embudos espermáticos y, por los conductos espermáticos, a los poros masculinos situados en el segmento 15, donde serán expulsados durante la cópula. Un par de pequeños ovarios descargan sus huevos en la cavidad celomática; aquí los recogen los embudos cilíados de los oviductos, que los llevan al exterior a través de los poros femeninos situados en el segmento 14. En los segmentos 9 y 10 hay dos pares de receptáculos seminales que reciben y almacenan el esperma que las lombrices se intercambian durante la cópula.

La reproducción en las lombrices de tierra puede producirse en cualquier estación del año mientras sea cálida, húmeda y preferentemente de noche (Figura 17-21). Cuando se aparean, los gusanos

extendiendo fuera de sus galerías sus extremos anteriores y se unen por sus respectivas superficies ventrales (Figura 17-21). Se mantienen juntas mediante un moco secretado por el **clitelo** (*L. clitellae*, silla de montar) y por sedas ventrales especiales, que penetran en el cuerpo de la pareja en las regiones que están en contacto. Tras su descarga, el esperma viaja por los surcos seminales hasta los receptáculos seminales del otro gusano. Después de la cópula, cada animal secreta, primero un tubo mucoso y después una banda quitinosa dura con la que forma un **capullo** alrededor de su clitelo. A medida que el capullo avanza hacia delante, se vierten en él los huevos desde los oviductos, albúmina desde las glándulas tegumentarias y esperma de la pareja (almacenado en los receptáculos seminales). La fecundación de los huevos tiene lugar, por tanto, en el interior del capullo. Cuando el capullo abandona el gusano, sus extremos se cierran y adquiere la forma de un linón. La embriogénesis tiene lugar dentro del capullo, y la forma que sale del huevo es un joven gusano semejante al adulto. Así, el desarrollo es directo, sin metamorfosis. Los jóvenes no desarrollan el clitelo hasta que son sexualmente maduros.

**Oligoquetos representativos** Los oligoquetos dulcícolas normalmente son más pequeños y tienen sedas más conspicuas que las lombrices de tierra. Son más móviles que éstas y suelen tener órganos sensoriales mejor desarrollados. La mayoría son formas bentónicas que se arrastran por el fondo o excavan en el fango blando. Los oligoquetos acuáticos constituyen una importante fuente de alimento para los peces. Unos pocos son ectoparásitos.

Algunos de los oligoquetos de agua dulce más comunes son: *Aeolosoma* (Gr. *aiolos*, movimiento rápido, + *soma*, cuerpo), de 1 mm de largo (Figura 17-22B); *Stylaria* (Gr. *stylos*, pilar) (Figura 17-22A); de 10 a 25 mm de longitud; *Dero* (Gr. *dero*, cuello, garganta), tiene una longitud de 5 a 10 mm (Figura 17-22D). El común *Tubifex* (*L. tube*, tubo, + *faciens*, hacer) (Figura 17-22E), de 30 a 40 mm de largo y de color rojo, vive en cascacas con la cabeza hundida en el fango del fondo y con la cola ondulando en el agua. *Tubifex* es un hospedador necesario para el ciclo vital de *Myxobolus cerebralis*, parásito que constituye un condicionante muy serio para las truchas arco iris de Norteamérica, ya que en ellas produce la denominada enfermedad del torbellino. Algunos oligoquetos, como *Aeolosoma*, pueden formar asexualmente cadenas de zooides por fisión transversal (Figura 17-22B).

### Clase Hirudínidos: las sanguijuelas

La clase Hirudínidos se divide en tres órdenes, Hirudínidos, las "verdaderas" sanguijuelas, y otros dos que merecen mencionarse aquí porque sus miembros son morfológicamente intermedios entre los oligoquetos y las verdaderas sanguijuelas (Figura 17-1). Los oligoquetos tienen un número variable de segmentos los cuales llevan sedas y no tienen ventosas en el cuerpo. Las verdaderas sanguijuelas tienen 34 segmentos, carecen por completo de sedas, y poseen una ventosa anterior y otra posterior. Los miembros del orden Acanthobdélidos tienen 27 segmentos, llevan sedas en sus cinco primeros segmentos y tienen una ventosa posterior. Los miembros del orden Branchiobdélidos tienen 14 ó 15 segmentos, no tienen sedas y poseen una ventosa anterior. De los Branchiobdélidos son parásitos o comensales de cangrejos de río. De aquí en adelante, llamaremos sanguijuelas a los miembros del orden Hirudínidos.

Las sanguijuelas se encuentran predominantemente en hábitat dulcícolas, pero unas pocas son marinas y algunas incluso se han adaptado a la vida en lugares terrestres cálidos y húmedos. Abundan más en los países tropicales que en las zonas templadas.

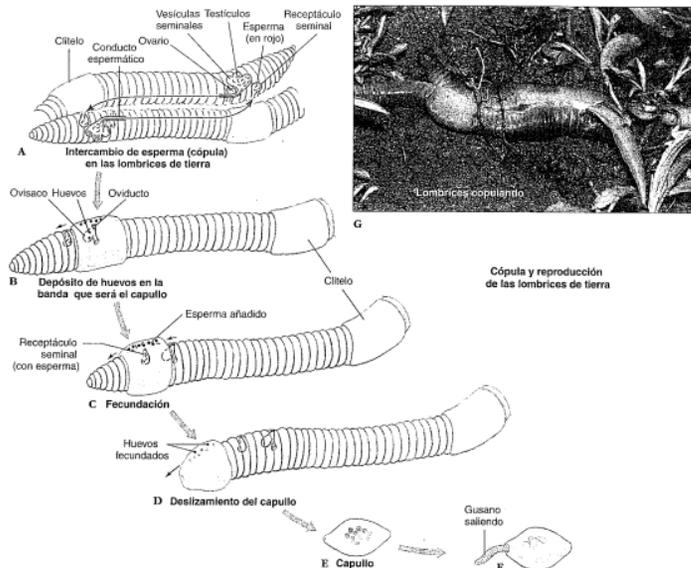


Figura 17-21

Cópula y formación del capullo. A, Inseminación mutua; desde el poro genital (segmento 15) el esperma pasa a lo largo de los surcos seminales a los receptáculos seminales (segmentos 9 y 10) de cada miembro de la pareja. B y C, Después de separarse los gusanos, el clitelo primero secreta un tubo mucoso y luego una banda que formará el capullo. El capullo en desarrollo pasa hacia delante para recibir huevos procedentes de los oviductos y esperma de los receptáculos seminales. D, Cuando el capullo se desliza por la región anterior hacia fuera, sus extremos se cierran y sellan. E, El capullo se deposita cerca de la entrada de la galería. F, Los gusanos jóvenes salen a los dos o tres semanas. G, Cópula de dos lombrices de tierra. Sus extremos anteriores apuntan a direcciones opuestas y sus superficies ventrales están unidas mediante bandas mucosas secretadas por el clitelo.

La mayor parte de las sanguijuelas tienen entre 2 y 6 cm de longitud, pero otras son más pequeñas; algunas, como la sanguijuela medicinal, alcanzan los 20 cm; la mayor de todas es la amazónica *Haementeria* (Gr. *haematoris*, sanguineo) (Figura 17-23), que alcanza los 30 cm.

Las sanguijuelas son, por lo general, aplanadas dorsoventralmente y exhiben diversos patrones de color: negro, marrón, rojo o verde oliva. Muchas sanguijuelas son carnívoras y se alimentan de pequeños invertebrados; algunas son parásitas temporales y otras lo son permanentemente, ya que nunca dejan al hospedador. Algunas sanguijuelas atacan a las personas y son molestas para los entusiastas del campo.

Al igual que los oligoquetos, las sanguijuelas son hermafroditas y tienen clitelo, pero éste sólo aparece durante la época reproductora. El clitelo segrega un capullo para recoger los huevos.

**Forma y función** A diferencia de otros anélidos, las sanguijuelas tienen un número fijo de segmentos; pero parece que tienen más porque cada segmento está marcado por surcos transversales, que forman anillos superficiales (Figura 17-24).

A diferencia de otros anélidos, las sanguijuelas carecen de compartimentos. Los septos han desaparecido en todas las especies y la cavidad celomática está ocupada por tejido conjuntivo y un sistema de espacios llamados **lagunas**. Las lagunas celomáticas forman un sistema regular de canales leñoso de líquido celomático, que en algunas sanguijuelas funciona como un sistema circulatorio auxiliar.

Las sanguijuelas están mucho más especializadas que los oligoquetos. Como son hermafroditas o se alimentan de líquidos, han perdido las sedas utilizadas por los oligoquetos para la locomoción y han desarrollado ventosas para sujetar mientras succionan sangre (su aparato digestivo está especializado para almacenar grandes

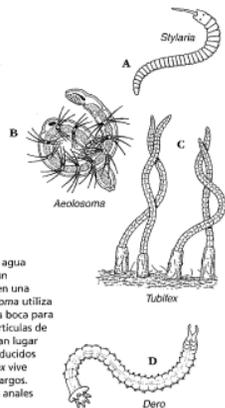


Figura 17-22

Algunos oligoquetos de agua dulce. A, *Stylaria* tiene un prostomio prolongado en una larga trompa. B, *Aelosoma* utiliza los cilios que rodean a la boca para introducir en ella las partículas de alimento, y sus yemas dan lugar a nuevos individuos producidos asexualmente. C, *Tubifex* vive cabeza abajo en tubos largos. D, *Dero* tiene branquias anales cilíadas.

cantidades de sangre). La mayoría de las sanguijuelas se desplazan dando volteretas con el cuerpo, para lo cual fijan primero una ventosa, llevan el cuerpo hacia arriba, y luego fijan la otra. Las sanguijuelas acuáticas también pueden nadar con un elegante movimiento ondulatorio.

**Nutrición** Las sanguijuelas se consideran popularmente como parásitas, pero muchas son depredadoras. Así todas las sanguijuelas de agua dulce son depredadoras activas o carroñeras, equipadas con una probóscide que pueden extender para penetrar en pequeños invertebrados o para chupar la sangre de vertebrados de sangre fría. Algunas clavan su faringe o probóscide en los tejidos blandos, como las branquias de los peces. Ciertas sanguijuelas terrestres se alimentan de larvas de insectos, lombrices de tierra y babosas, que cogen con su ventosa anterior mientras utilizan su fuerte faringe succiona para ingerir el alimento. Otras formas terrestres trepan por arbustos o árboles para alcanzar vertebrados de sangre caliente, como aves o mamíferos.

La mayoría de las sanguijuelas se alimentan de líquidos. Muchas prefieren alimentarse de fluidos tisulares y de la sangre de las heridas abiertas. Las verdaderas sanguijuelas hematofagas, entre las que se incluye la llamada sanguijuela medicinal, *Hirudo medicinalis* (L. *hirudo*, sanguijuela) (Figura 17-25), tienen láminas cortantes o «mandíbulas» quitinosas, para cortar los tejidos. Algunas sanguijuelas parásitas abandonan a sus huéspedes sólo durante la época de cría, y otras, parásitas de peces, lo son permanentemente y depositan sus capullos sobre el hospedador. Sin embargo, incluso las verdaderas chupadoras de sangre raramente permanecen sobre sus hospedadores períodos largos de tiempo.

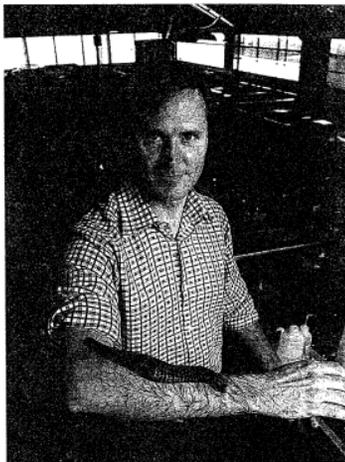


Figura 17-23

La sanguijuela mayor del mundo, *Haementeria ghilianii*, sobre el brazo del Dr. Roy K. Sawyer, quien la encontró en la Guayana Francesa, América del Sur.

Durante siglos la «sanguijuela medicinal» (*Hirudo medicinalis*) se utilizó en medicina para hacer sangrías, pues se creía que un exceso de sangre provocaba trastornos corporales y fiebres. Una sanguijuela de 10 a 12 cm de largo puede alcanzar una longitud mucho mayor cuando está repleta de sangre, de la que pueden succionar una cantidad considerable. La recogida y el cultivo de sanguijuelas en charcas era practicada en Europa a escala comercial durante el siglo XIX. El poema de Wordsworth «The Leech-Gatherer» estaba basado en este uso de las sanguijuelas.

Las sanguijuelas se vuelven a emplear en medicina. Cuando se amputan los dedos de la mano o del pie, la microcirugía puede volver a unir las arterias pero no todas las venas, que son más delicadas; entonces se utilizan las sanguijuelas para aliviar la congestión hasta que las venas vuelven a crecer en el apéndice que está cicatrizando.

**Respiración y excreción** El intercambio de gases únicamente tiene lugar a través de la piel, excepto en algunas sanguijuelas parásitas de peces, que tienen branquias. Hay de 10 a 17 pares de nefridios, además de los celomocitos y de algunas otras células especializadas que pueden estar también implicadas en funciones excretoras.

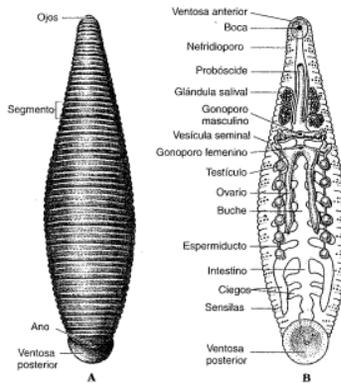


Figura 17-24

Estructura de una sanguijuela, *Placobdella*. A, Aspecto externo, vista dorsal. B, Estructura interna, vista ventral.

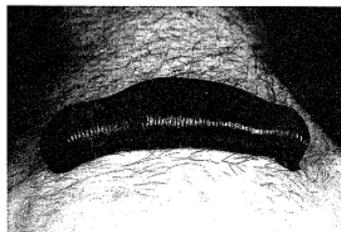


Figura 17-25

*Hirudo medicinalis* alimentándose de la sangre del brazo de un hombre.

**Sistema nervioso y sensorial** Las sanguijuelas tienen dos «cerébricos», uno en la cabeza, compuesto por seis pares de ganglios fusionados (forman un anillo alrededor de la faringe), y otro posterior, compuesto por siete pares de ganglios fusionados. Hay 21 pares de ganglios segmentarios adicionales a lo largo del doble cordón nervioso. Además de las terminaciones nerviosas sensoriales libres y de las células fotoreceptoras de la epidermis, hay una fila de órganos sensoriales, llamados **sensilas**, en el anillo central de cada segmento. Muchas especies también tienen ocelos en copa pigmentada.

## Clasificación del filo Anélidos

La clasificación superior de los anélidos está basada principalmente en la presencia o ausencia de parapodios, sedas, y otras características morfológicas. Debido a que los oligoquetos e hirudíneos (sanguijuelas) llevan clitelo, a menudo se agrupan bajo la denominación *Clitellata*, y sus miembros se conocen como clitelados. Por otro lado, y dado que los oligoquetos y los poliquetos poseen sedas, algunos autores los sitúan juntos en un grupo llamado *Quelópodos* (L. *cheilos*, cerda, del griego *cheilos*, pelo largo, + *pous*, *podas*, pie).

**Clase Poliquetos** (Gr. *polys*, muchos, + *chaite*, pelo largo). Principalmente marinos; cabeza diferenciada con ojos y tentáculos; la mayoría de los segmentos llevan parapodios (apéndices laterales) con penachos de muchas sedas; sin clitelo; sexos generalmente diferenciados; gónadas transitorias; en algunos reproducción asexual por gemación; por lo general con larva trocófora; principalmente marinos. Ejemplos: *Nereis*, *Aphrodita*, *Glycera*, *Arenicola*, *Chironomites*, *Amphurtes*, *Riftia*.

**Clase Oligoquetos** (Gr. *oligos*, pocos, + *chaite*, pelo largo). Cuerpo con segmentación conspicua; número de segmentos variable; pocas sedas por segmento; sin parapodios; sin cabeza; celoma espacioso y generalmente dividido por septos intersegmentarios; hermafroditas; desarrollo directo, sin larva; principalmente terrestres y dulcícolas. Ejemplos: *Lumbricus*, *Stylaria*, *Aelosoma*, *Tubifex*.

**Clase Hirudíneos** (L. *hirudo*, sanguijuela, + *es*, caracterizado por). Sanguijuelas. Cuerpo con un número fijo de segmentos (normalmente 34, 15 ó 27 en algunos grupos) con muchos anillos; generalmente con ventosas oral y posterior; con clitelo; sin parapodios; sin sedas (excepto en Acanthobdélidos); celoma obliterado por tejido conjuntivo y muscular; desarrollo directo; hermafroditas; terrestres, dulcícolas y marinos. Ejemplos: *Hirudo*, *Placobdella*, *Macrobdella*.

Las sanguijuelas son muy sensibles a los estímulos asociados a la presencia de una presa o de un hospedador. Les atrae, e intentarían fijarse a él, cualquier objeto untado con sustancias apropiadas del hospedador, como escamas de peces, secreciones grasas o sudor. Las que se alimentan de sangre de mamíferos son atraídas por el calor, y los hematófagos terrestres de los trópicos convergerán sobre una persona que permanezca quieta en un lugar.

**Reproducción** Las sanguijuelas son hermafroditas, pero practican la fecundación cruzada durante la cópula. Transfieren los espermatozoides mediante un pene o por impregnación hipodérmica (un gusano libera un espermatozoides que atraviesa el tegumento del otro). Después de la cópula, el clitelo secreta un capullo que recibe los huevos y el esperma. Entienden los capullos en los fondos fangosos, adheridos a objetos sumergidos o, en las especies terrestres, los dejan en el suelo húmedo. El desarrollo es semejante al de los oligoquetos.

**Circulación** El celoma de las sanguijuelas ha quedado reducido a un sistema de senos y canales celomáticos por la invasión de tejido conjuntivo y, en algunas, por la proliferación de tejido cloragógico. Algunos órdenes de sanguijuelas conservan el sistema circulatorio

típico de los oligoquetos, y en ellos los senos celomáticos actúan como un sistema vascular sanguíneo auxiliar. En otros órdenes, los vasos sanguíneos tradicionales han desaparecido y el sistema de senos celomáticos forma un único sistema vascular sanguíneo. En esos órdenes, la sangre (el equivalente del líquido celomático) es impulsada por la contracción de ciertos canales longitudinales.

## FILO EQUIÚRIDOS

El filo Equiúridos (*Gr. ecbis, víbora, serpiente; + oura, cola, + ida, sufijo plural*) está formado por unas 140 especies de gusanos marinos que excavan en el fango o la arena, o viven en conchas de moluscos o caparzones de estos vacíos, en grietas de rocas o hogares semejantes. Se encuentran en todos los océanos, más comúnmente en zonas laterales de aguas templadas, aunque algunos han aparecido en aguas polares y otros se han obtenido mediante dragados de fondos de hasta 10 000 m. Su longitud varía entre unos pocos milímetros a 40 ó 50 cm.

El cuerpo de los Equiúridos es cilíndrico, semejante en cierto modo a una salchicha (Figura 17-26). Por delante de la boca se encuentra una proboscidea aplanada y extensible que no puede retraerse en el interior del cuerpo. Los Equiúridos reciben a menudo el nombre de «gusanos cuchara» por la forma que en algunas especies tiene la proboscidea contraída. El sistema nervioso de los equiúridos es bastante simple, con un cordón nervioso ventral que corre a lo largo del tronco y se continúa dorsalmente en la proboscidea. La proboscidea tiene un surco ciliado que conduce hasta la boca. Aunque el animal permanece enterrado, la proboscidea puede extenderse sobre el fondo para explorar y captar alimento (Figura 17-27). La mayor parte de las especies recogen partículas muy pequeñas y las trasladan mediante ciliatos a lo largo de la proboscidea; las partículas mayores se mueven por una combinación de movimientos ciliares y musculares

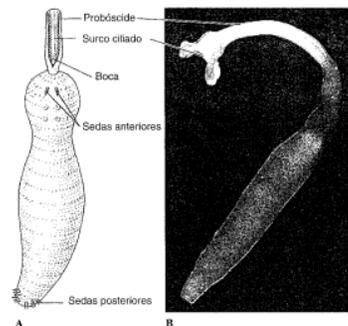


Figura 17-26

**A**, *Echiurus*, un equiúrido de las costas de Norteamérica, atlánticas y pacíficas. **B**, *Anelassorhynchus*, un equiúrido del Pacífico tropical. La forma de su proboscidea les ha dado el nombre vulgar de «gusanos cuchara».

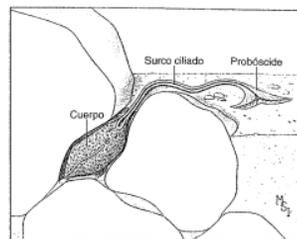


Figura 17-27

**Bonellia**, (filo Equiúridos) es un detritívoro. Desde su cueva explora la superficie con su larga trompa, cogiendo las partículas orgánicas y conduciéndolas hacia la boca a través del surco ciliado.

o exclusivamente por la acción muscular. A lo largo del camino hacia la boca se pueden rechazar partículas no deseadas. La proboscidea se corta en algunas especies y larga en otras. *Bonellia*, cuya longitud es de solamente 8 cm, puede extender su proboscidea hasta 2 m.

Una forma común, *Urechis* (*Gr. oura, cola, + ecbis, víbora, serpiente*), tiene una proboscidea corta y vive en una galería en forma de U, en la que secreta una red mucosa semejante a un embudo. *Bonellia* busca agua a través de la red, capturando con ella bacterias y materiales muy finos. Una vez repleta de alimento, el animal traga la red. *Lisomyxina* (*Gr. lissos, liso + myx, mucoso*) vive en conchas vacías de gasterópodos en las que construye galerías irrigadas por el bombeo

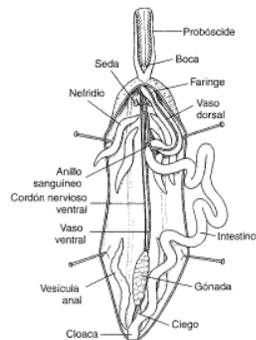


Figura 17-28

Anatomía interna de un equiúrido.

rítmico del agua, alimentándose de los detritus y de la materia orgánica que recubren el barro y la arena arrastrados en el proceso.

La pared del cuerpo, muscularizada, está cubierta por una cutícula y un epitelio, que puede ser liso u ornamentado con papilas. Puede haber un par de sedas anteriores o un círculo de espinas alrededor del extremo posterior (Figura 17-26). El celoma es amplio. El tubo digestivo es largo, enrollado y finaliza en el ano en el extremo posterior (Figura 17-28). Existe un par de sacos anales que pueden tener una función excretora u osmoreguladora. La mayoría de los equiúridos tiene un sistema circulatorio cerrado, con sangre incolora, aunque la hemoglobina está contenida en las células celomáticas y en ciertas células del cuerpo. Hay entre uno y muchos pares de nefridios que funcionan fundamentalmente como gonoductos en algunas especies. El intercambio gaseoso probablemente tenga lugar en la parte posterior del tubo digestivo, que se llena y se vacía continuamente de agua por irrigación cloacal.

En algunas especies, el dimorfismo sexual es pronunciado, con hembras mucho mayores que los machos. *Bonellia* presenta un dimorfismo sexual extremo, de forma que el diminuto macho vive sobre la hembra o en sus nefridios. La determinación del sexo es muy interesante en esta especie. La larva, de vida libre y nadadora, es sexualmente indiferenciada. Aquellas que se asientan en la proboscidea de una hembra se convierten en machos (de 1 a 3 mm de largo). Generalmente se encuentran unos 20 machos por cada hembra. Las larvas que no entran en contacto con la proboscidea de una hembra sufren una metamorfosis que las convierte en hembras. El estímulo para el desarrollo de los machos es, aparentemente, una hormona producida por la proboscidea de las hembras.

Los sexos están diferenciados, y las gónadas se originan en regiones especializadas del peritoneo en ambos casos. Las células sexuales maduras se desprenden de estas zonas y abandonan la cavidad del cuerpo a través de los nefridios. La fecundación es generalmente externa.

La segmentación y el estado de trocófora son muy similares a los de los anélidos y sipuncúlidos. La etapa de trocófora, que puede durar desde unos pocos días hasta tres meses según las especies, se continúa con una metamorfosis gradual hasta la forma adulta.

## FILO SIPUNCÚLIDOS

El filo Sipuncúlidos (*L. sipunculus*, pequeño sifón) está formado por unas 250 especies de gusanos, que se encuentran en la zona intermareal y los 5000 m de profundidad. Llevan vidas sedentarias en galerías excavadas en fango o arena, ocupando conchas de gasterópodos abandonadas, o viven en grietas de coral o entre la vegetación. Algunas especies excavan sus propias galerías en la roca, por medios químicos y quizá mecánicos. Más de la mitad de las especies están restringidas a zonas tropicales. Algunos son gusanos pequeños y delgados, pero la mayoría mide entre 15 y 30 cm de longitud. Muchos se conocen como «gusanos cachuete», ya que cuando son molestados se contraen hasta adoptar una forma que recuerda a este fruto (Figura 17-29).

Los sipuncúlidos no presentan ni segmentación ni sedas. La forma más fácil de reconocerlos es por un **introtroero** estrecho y retráctil, o **proboscidea**, que está continua y rápidamente entrando y saliendo del extremo anterior. Las paredes del **tronco** están muscularizadas. Cuando el introtroero se extiende, se puede ver en su

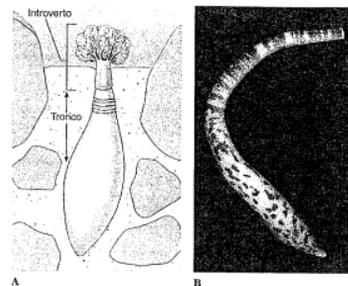


Figura 17-29

Sipuncúlidos. *Themistia* (A) y *Phascolosoma* (B) son géneros cavadores de distribución cosmopolita.

extremo la boca rodeada por una corona de tentáculos ciliosos. Se conocen pocos detalles de la alimentación de los sipuncúlidos. Algunas especies parecen ser sedentivóras o detritívoras, mientras que otras son suspensivóras. También podrían obtener nutrientes directamente del agua, a partir de compuestos orgánicos disueltos. En condiciones normales, los sipuncúlidos sacan el extremo anterior fuera de su galería o habitáculo y alargan los tentáculos para explorar y alimentarse. La materia orgánica que engloban con moco en los tentáculos la llevan hacia la boca mediante corrientes ciliares. El introtroero se extiende por la presión hidrostática producida por la contracción de la musculatura de la pared del cuerpo contra el fluido celomático. El interior, hueco, de los tentáculos, no está conectado con el celoma, sino con uno o dos sacos compensatorios tubulares y ciegos situados a lo largo del esófago (Figura 17-30). Estos sacos recogen el fluido de los tentáculos cuando el introtroero se retrae por la acción de los músculos retractores. La superficie del introtroero es muchas veces rugosa, por la presencia de espinas, ganchos o papilas superficiales.

Hay un amplio celoma lleno de líquido y atravesado por fibras de musculatura y tejido conjuntivo. El tracto digestivo es un largo tubo que se dobla sobre sí mismo en forma de U para finalizar en un ano cerca de la base del introtroero (Figura 17-30). Un par de grandes nefridios se abren al exterior para expulsar amebocitos celomáticos repletos de desechos; los nefridios también sirven como gonoductos. Carecen de sistemas respiratorio y circulatorio, pero el fluido celomático presenta glóbulos rojos que contienen un pigmento respiratorio, la hemeritrina, utilizado para el transporte de oxígeno. Parece que el intercambio gaseoso tiene lugar principalmente en los tentáculos y el introtroero. El sistema nervioso tiene un ganglio cerebral bilobulado situado inmediatamente por detrás de los tentáculos y un cordón nervioso ventral que se extiende a lo largo del cuerpo.

Salvo unas pocas excepciones, los sexos están diferenciados. No existen gónadas permanentes, de forma que ovarios y testículos se desarrollan estacionalmente en el tejido conjuntivo que cubre los extremos de uno o más de los músculos retractores. Los gametos se liberan a

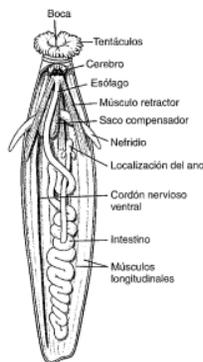


Figura 17-30  
Estructura interna de *Sipunculus*.

través de los nefrídios, y la forma larvial es generalmente una trocófora. También se da la reproducción asexual por fisión transversal en algunas especies, en las que la región superior (aproximadamente un quinto del total) sufre una constricción y da lugar, finalmente, al nuevo individuo.

## SIGNIFICADO EVOLUTIVO DE LA METAMERÍA

Nunca se ha ofrecido una explicación verdaderamente satisfactoria sobre el origen de la metamería y del celoma, si bien el tema ha desencadenado muchas discusiones y especulaciones desde hace años. Todas las explicaciones clásicas sobre el origen de la metamería y del celoma han tenido importantes argumentos en su contra, y parece que más de una sea correcta, o puede que ninguna lo sea, como ha sugerido R. B. Clark<sup>3</sup>. Este autor acentúa el significado funcional y evolutivo de estas características para los animales primitivos que las poseyeron, y defiende firmemente que el valor adaptativo del celoma, al menos en los protóstomos, fue el de un **esqueleto hidroestático** para el animal excavador. De ese modo, la contracción de los músculos en una parte del animal podría actuar antagonicamente sobre los músculos de otra parte, por la transmisión de la fuerza de contracción a través del volumen constante de líquido encerrado en el celoma.

Aunque la función original del celoma pudo ser la excavación en el sustrato, hubo otras ventajas añadidas para sus poseedores. Por ejemplo, el líquido celomático podría actuar como un líquido circulatorio para los nutrientes y los desechos, haciendo innecesario

un gran número de células en llama distribuidas por los tejidos. Los gametos se podrían almacenar en el espacio celoma para ser liberados simultáneamente con los de otros individuos de la población (aumentando así las posibilidades de fecundación), y esto habría seleccionado un mayor control nervioso y endocrino. El celoma pudo haber evolucionado en los protóstomos y en los deuterstomos en respuesta a las diferentes presiones selectivas.

Los orígenes de un cuerpo metamérico (segmentado) son tan enigmáticos como los orígenes del celoma. Hay verdadero metamorfismo en anélidos, artrópodos y cordados. La situación de anélidos y artrópodos en los Protóstomos y de los vertebrados en los Deuterostomos hace improbable que la segmentación sea homóloga en estos tres taxones. Dentro de los protóstomos, los anélidos están situados en el clado Lofotrocozoos, mientras que los artrópodos lo están en el clado Ecdiostomos. En ambos clados, la mayoría de los filos no son segmentados, lo que de nuevo hace improbable que los miembros de estos dos filos hayan heredado de un antecesor común el modelo corporal segmentado. Los anélidos y los moluscos tienen programas de desarrollo muy parecidos, conducentes a una larva trocófora, pero cuando crece, la larva de los anélidos desarrolla una serie de segmentos, mientras que la trocófora de los moluscos no lo hace de esta manera (p. 336).

Es posible que todos los metazoos bilaterales compartan un antecesor segmentado y que los genes de la segmentación se hayan suprimido en la mayoría de los linajes, sin embargo, estudios primarios de los detalles de cómo se forman los segmentos (control genético y señales químicas) en diferentes filos no corroboran esta hipótesis<sup>4</sup>. A su vez, pruebas actuales apoyan la hipótesis de que la segmentación surgió varias veces de manera independiente.

Las ventajas selectivas de un cuerpo segmentado en los anélidos parecen conducir hacia la eficacia en la excavación, que se hace posible debido al cambio de forma en cada compartimiento celomático del esqueleto hidroestático. Sin embargo, esta explicación no puede extenderse a los artrópodos porque el exoesqueleto rígido de éstos impide el cambio de forma entre los segmentos, como se describe en los Capítulos 19, 20 y 21, además de que el celoma es pequeño en comparación con el de los anélidos. Es evidente que todavía queda mucho por aprender sobre el metamorfismo.

## FILOGENIA Y DIVERSIFICACIÓN ADAPTATIVA

### Filogenia

Los anélidos y los moluscos comparten muchos caracteres del desarrollo, por eso muchos biólogos presuponen que están íntimamente relacionados, quizás como taxones hermanos. Sin embargo, las características del desarrollo compartidas parecen ser caracteres ancestrales retenidos de los protóstomos lofotrocozoos.

A los gusanos pogoñoforos y los vestimentíferos hace un tiempo se les colocó fuera del filo Anélidos, pero luego han sido reinterpretados como miembros derivados de la clase Poliquetos, y hoy día se incluyen en el clado Sibidionidos dentro de los mismos. Sólo una pequeña porción del cuerpo de los sibidionidos es segmentada.

Otros dos grupos de gusanos, los sipuncúlidos y los equirridos, están estrechamente relacionados con los anélidos según las filogenias que utilizan caracteres moleculares. Algunas de estas

filogenias sitúan a los equirridos dentro de los anélidos, como derivados de los poliquetos que han perdido la segmentación. En la larva de los equirridos hay estructuras repetidas seriadamente, como los ganglios del cordón nervioso y las glándulas mucosas, y en los adultos se repiten seriadamente los nefrídios. Algunos biólogos interpretan estas estructuras repetidas como remanentes de un antecesor segmentado y sitúan a los equirridos dentro de los Anélidos. La presencia de pares de sedas epidérmicas en algunas especies de equirridos proporciona un fuerte soporte para situarlos en los Anélidos. Un árbol filogenético recientemente desarrollado sitúa a los equirridos cerca de los poliquetos capitélidos; ambos taxones habitan los sedimentos. Si se restableciera el apoyo por más estudios, los Equirridos, como los Pogonóforos, pueden dejar de ser un filo válido.

La situación de los Sipuncúlidos es más controvertida que la de los Equirridos. Los sipuncúlidos no son metaméricos y no tienen sedas. El desarrollo larvario es similar al de anélidos, moluscos y equirridos. Estudios adicionales, especialmente los que utilizan caracteres moleculares, podrán clarificar la posición de estos gusanos en los Lofotrocozoos. Aquí, los consideramos como un taxón hermano del clado Anélidos y Equirridos.

En el filo Anélidos, la clase Poliquetos es un grupo parafilético porque tenemos pruebas de que los clitellados ancestrales surgieron de los Poliquetos.

El filo Anélidos es un gran grupo cosmopolita, que incluye a los poliquetos marinos, las lombrices de tierra, los oligoquetos de agua dulce y las sanguijuelas. Sin duda, la innovación estructural más importante, fundamental en la diversificación de este grupo, es el metamorfismo: la división del cuerpo en una serie de segmentos similares, cada uno de los cuales contiene diversos órganos y sistemas en una disposición repetida. En los anélidos, el celoma está muy desarrollado, y esto, junto con la disposición de compartimientos llenos de líquido y una musculatura corporal bien desarrollada, constituye un eficaz esqueleto hidroestático para una excavación precisa y para los movimientos de natación. Los artrópodos presentan especializaciones segmentarias adicionales, que se tratarán en los Capítulos 19, 20 y 21.

Los poliquetos constituyen la mayor clase dentro de los anélidos y son casi todos marinos. Cada segmento tiene un par de parapodios que llevan muchas sedas. Los parapodios muestran una gran variedad de adaptaciones entre los poliquetos, entre las que se incluyen especializaciones para la natación, la respiración, el culebreo, el mantenimiento de la posición en la galería, el bombeo de agua a través de la galería y como órganos accesorios para la alimentación. Algunos son principalmente depredadores y tienen una faringe protáctil con mandíbulas. Otros poliquetos rara vez abandonan las galerías o tubos en los que viven. Entre los miembros de este grupo aparecen varios tipos de alimentación por filtración o detritívora. Los poliquetos son dioicos, tienen un sistema reproductor primitivo, carecen de clitelo, la fecundación es externa y presentan larva trocófora.

Los sibidionidos viven en tubos en los fondos profundos y son metaméricos. No tienen ni boca ni tracto digestivo, aunque aparentemente absorben algún nutriente por la corona de tentáculos que tienen al extremo anterior. Gran parte de la energía procede de las bacterias quimioautótrofas del sustrato.

El clado Clitellados comprende a las clases Oligoquetos e Hirudínicos. La clase Oligoquetos incluye las lombrices de tierra y muchas formas de agua dulce; tienen un pequeño número de sedas por segmento (comparado con los poliquetos) y carecen de parapodios.

## Diversificación adaptativa

Los anélidos son un grupo antiguo que ha experimentado una extensa variación adaptativa. La estructura básica del cuerpo, particularmente la de los poliquetos, acumula modificaciones continuas. Como gusanos marinos, los poliquetos viven en una amplia variedad de hábitat.

Un rasgo adaptativo básico en la evolución de los anélidos es su disposición septada, de la que resultan compartimientos celomáticos llenos de líquido. La presión del líquido en estos compartimientos es utilizada para crear un esqueleto hidroestático, que a su vez permite movimientos precisos, como excavar o nadar. Para flexionarse, acortar y alargar el cuerpo, los anélidos cuentan con poderosos músculos circulares y longitudinales.

Hay una amplia variedad de adaptaciones alimentarias, desde la faringe suctora de los oligoquetos y las mandíbulas quinosas de los poliquetos carnívoros, a las tentáculos especializados y las radículas de los que se alimentan de partículas. La evolución de un trofoma que alberga bacterias autótrofas que proporcionan nutrientes a los sibidionidos es una adaptación a la vida en las profundidades.

En los poliquetos los parapodios se han adaptado a diversas formas y funciones, principalmente para la respiración y la locomoción.

En las sanguijuelas, muchas adaptaciones como las ventosas, las mandíbulas cortantes, la faringe suctora, el intestino dilatante y la producción de hirudina, están relacionadas con sus hábitos depredadores y hematófagos.

Tienen un sistema circulatorio cerrado y el vaso dorsal es el principal órgano bombeador. En casi todos los metámeros hay un par de nefrídios. Las lombrices de tierra presentan el sistema nervioso típico anelídico: un cerebro dorsal conectado a un doble cordón nervioso ventral, que recorre el cuerpo del animal, con ganglios segmentarios. Los oligoquetos son hermafroditas y practican la fecundación cruzada. El clitelo tiene un importante papel en la reproducción; interviene en la producción del moco que rodea a los gusanos durante la cópula y en la secreción del capullo que recubre los huevos y el esperma, dentro del cual transcurre el desarrollo embrionario. Del capullo sale un pequeño gusano joven.

Las sanguijuelas (clase Hirudínicos) son principalmente dulcícolas, aunque unas pocas son marinas y otras terrestres. Por lo general se alimentan de líquidos, pero muchas son depredadoras, algunas parásitas temporales y unas pocas parásitas permanentes. Las sanguijuelas son hermafroditas y se reproducen de una manera semejante a los oligoquetos, con fecundación cruzada y formación de un capullo por el clitelo.

Los equirridos son gusanos marinos cavadores, la mayoría detritívoros, con una proboscidea anterior a la boca. Algunas especies tienen sedas epidérmicas. Carecen de segmentación. La validez del grupo como filo es objeto de debate.

Los sipuncúlidos son pequeños gusanos marinos cavadores con un introveto eversible en su lado anterior. El introveto lleva tentáculos que utiliza para la alimentación detritívora. Los sipuncúlidos no están segmentados.

Las pruebas embriológicas sitúan a los anélidos con los moluscos y a los artrópodos en los Protóstomos. Las recientes pruebas moleculares sugieren que los anélidos y los moluscos están más estrechamente relacionados entre sí (en los Lofotrocozoos) que cada uno de ellos con los artrópodos (en los Ecdiostomos). Los equirridos están estrechamente relacionados con los Anélidos y pudieron haber surgido de este filo. Los sipuncúlidos también están próximos a los anélidos, pero también comparten ciertas características con los moluscos;

<sup>3</sup>Clark, R.B. 1964. Dynamics in metazoan evolution. The origin of the coelom and segments. Oxford, U.K., Clarendon Press.

<sup>4</sup>Seaver, E. C. 2003. Int. J. Dev. Biol. 47:583-595.

1. ¿Qué características distinguen al filo Anélidos de los otros filos?
2. ¿Cómo se distingue a los miembros del clado Cilelados de los poliquetos?
3. Describa el modelo de organización anelidiana, incluyendo la pared del cuerpo, los segmentos, el celoma y sus compartimientos, así como el revestimiento celomático.
4. Explique de qué modo el esqueleto hidrostático ayuda a los anélidos en la excavación. ¿Cómo aumenta la segmentación la eficacia excavadora?
5. Describa al menos tres formas de conseguir el alimento en los poliquetos.
6. Defina los siguientes términos: prostomio, peristomio, pigdijo, radiolas, parapodio.
7. Explique la función de las siguientes estructuras: faringe, glándulas calcíferas, buche, molleja, tifosol, tejido cloragógeno.

8. Describa las siguientes características en cada una de las clases de anélidos: sistema circulatorio, sistema nervioso, sistema excretor.
9. Describa las funciones del cileto y del capullo.
10. ¿Cuáles son las diferencias generales entre los oligoquetos de agua dulce y las lombrices de tierra?
11. Describa las maneras de conseguir el alimento en las sanguijuelas.
12. ¿Cuál es el mayor siboglinido conocido y cómo se alimenta?
13. ¿Qué caracteres comparten anélidos y equitridos?
14. ¿Dónde viven los sipunculidos y cómo capturan el alimento?
15. ¿Cuál fue el significado evolutivo del metamerismo y del celoma en sus poseedores más primitivos?

Childress, J. J., H. Felbeck, and G. N. Somero. 1987. Symbiosis in the deep sea. *Sci. Am.* **256**(1):120 (May). *Los historiadores de cómo los animales que viven alejados de las chimeneas hidrotermales, Elnia pachyptila incluida, absorben el sulfuro de hidrógeno y lo transportan a sus bacterias mutualistas. Para la mayoría de los animales el sulfuro de hidrógeno es altamente tóxico.*

Orlitz, E. B. 1995. The Sipunculata: Their systematics, biology, and evolution. Ithaca, New York, Cornell University Press. *El autor intenta reunir todos los conocimientos sobre los sipunculidos.*

Davis, G. K., and N. H. Patel. 2000. The origin and evolution of segmentation. *Trends Genet.* **15**:668-672. *La discusión de la segmentación con una vista en los artrópodos.*

Fischer, A., and U. Fischer. 1995. On the life-style and life-cycle of the luminescent polychaete *Odontaspilis enopla* (Annelida, Polychaeta). *Insect Biol.* **114**:236-247. *Si el epíteto de esta especie sobrevivió a su engambarramiento, pueden volver a su existencia bentónica.*

Halanych, K. M., T. D. Dailgen, and D. McHugh. 2002. Unsegmented annelids: Possible origins of four leptocecanth worm taxa. *Integr. and Comp. Biol.* **42**:678-684. *Un preciso resumen de los estudios moleculares y morfológicos actuales sobre la clasificación de pogonóforos, equitridos, mizostómidos y sipunculidos.*

Lent, C. M., and M. H. Dickinson. 1998. The neurobiology of feeding in leeches. *Sci. Am.* **278**:96-130 (June). *El comportamiento alimentario de las sanguijuelas es controlado por un zinc neurotransmisor (serotonina).*

McClinock, J. 2001. Blood suckers. *Discover* **22**:56-61 (Dec.). *Describe el uso de las sanguijuelas en la medicina moderna.*

McHugh, D. 2000. Molecular phylogeny of Annelida. *Can. J. Zool.* **78**:1873-1884. *Descripciones de los grupos monofiléticos dentro de los anélidos apoyadas por los datos moleculares.*

Meson, J., and A. J. Ap. 1998. Ultrastructural evidence of detoxification in the alimentary canal of *Trochis caesus*. *Invert. Biol.* **117**:307-317. *Este curioso equitrido tiene cuerpos de desintoxicación en sus células digestivas y células epiteliales que le permiten vivir en lugares sulfurosos altamente tóxicos.*

Minsky, S. 2000. When good hippos go bad. *Sci. Am.* **282**:28 (Jan.). *Placer-lelidos (sepioides) es una sanguijuela parásita que sólo vive en el recto de los hipopótamos.*

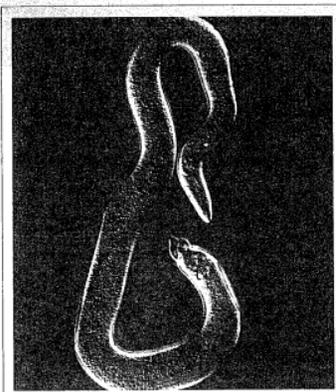
Patel, N. H. 2003. The ancestry of segmentation. *Dev. Cell* **5**:2-4. *Expone la idea de que la segmentación es un carácter primitivo de todos los animales bilaterales.*

Penney, B. 2000. A scaleworm's seal snail. *Invert. Biol.* **119**:147-151. *Sibonellae berkeleyi es un gran poliqueto (20 cm) aparentemente raro que enterra su cuerpo en el sedimento y comunica con el agua de la superficie por su extremo anterior. Con el movimiento ciliar de sus parapodios bombea agua para ventilar su galería. El gusano permanece inmóvil durante largos periodos, excepto cuando hay una presa cerca; entonces emerge rápidamente su faringe para capturarla.*

Rouse, G. W. 2001. A cladistic analysis of Siboglinidae Caullery, 1914 (Polychaeta: Annelida): Formerly the phyla Pogonophora and Vestimentifera. *Zool. J. Linn. Soc.* **132**:55-80. *Se proporcionan caracteres diagnósticos para las Siboglinidae y sus subgrupos.*

Seizer, E. C. 2003. Segmentation: mono- or polyphyletic. *Int. J. Dev. Biol.* **47**:583-595. *Las comparaciones preliminares del proceso de segmentación en anélidos, artrópodos y cordados sugieren que los anélidos y los artrópodos no comparten ancestros de segmentación, pero los vertebrados y los artrópodos pueden compartir alguno.*

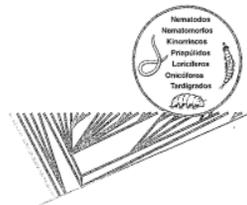
Wienegas-Sanchez, B. M. H., Y. Van de Peer, and T. Beckeljaars. 1998. Metazoan relationships on the basis of 18S rRNA sequences: A few years later... *Am. Zool.* **38**:889-906. *Sus cálculos y análisis apoyan la monofilia de los Cilelados, aunque pone en duda la monofilia de los Poliquetos.*

Macho de *Trichinella spiralis*, un nematodo.

# 18

## Los ecdisozoos menores

- FILO NEMATODOS
- FILO NEMATOMORFOS
- FILO KINORRINCOS
- FILO PRIAPÚLIDOS
- FILO LORICÍFEROS
- FILO ONICÓFOROS
- FILO TARDÍGRADOS



## Un mundo de nematodos

Sin la menor duda, los nematodos son los animales pseudocoelomados más importantes, tanto por su número como por su impacto sobre el hombre. Los nematodos son abundantes en casi todas las partes del mundo, aunque la mayoría de la gente solamente los conoce, y los teme, como posibles parásitos del hombre o de sus mascotas. No nos damos cuenta de los millones de estos organismos que habitan en el suelo, en el océano y en las aguas dulces, en las plantas y en toda clase de animales. Su impresionante abundancia llevó a N.A. Cobb<sup>1</sup> a escribir en 1914:

Si toda la materia del universo, excepto los nematodos, desapareciera, todavía podríamos reconocer nuestro mundo, y

si, como espíritus sin cuerpo, pudiéramos investigar, encontraríamos sus montañas, colinas, valles, lagos, ríos y océanos representados por una fina capa de nematodos. Los árboles todavía formarían filas fantasmales, representando nuestras calles y avenidas, y todavía podríamos localizar nuestras ciudades y pueblos, porque por cada masa de seres humanos habría una masa correspondiente de ciertos nematodos. La situación de ciertas plantas y animales sería aún descifrable y, con la suficiente información, incluso podríamos determinar sus especies mediante el examen de sus nematodos parásitos característicos.

<sup>1</sup>Tomado de N.A. Cobb, 1914. Yearbook of the United States Department of Agriculture, p. 472

Los Protóstomos incluyen a Platenintos, Nematodos, Mofuscos, Anélidos y Artrópodos, entre otros taxones (véase el cladograma de las guardas anteriores). Muchos protóstomos como los anélidos, los nematodos y los artrópodos poseen una **cutícula**, una capa externa intere secretada por la epidermis. Una cutícula firme rodeando la pared del cuerpo, como la que hay en nematodos y artrópodos, restringe el crecimiento. En dichos animales, la cutícula se muda y la capa externa se desprende por **ecdisis**, a medida que el cuerpo aumenta de tamaño.

Los filos de Protóstomos se dividen en dos grandes clados: Lofotrocozoos y Ecdosozos. Los Ecdosozos (Figura 18-1) agrupan a los taxones que mudan la cutícula a medida que crecen. Donde se ha estudiado, la muda está regulada por la hormona **ecdisona**; los biólogos asumen que una serie homóloga de etapas bioquímicas regula la muda en todos los ecdosozos. Los taxones de ecdosozos, aparte de los lorricíferos, fueron los primeros en ser agrupados como un clado en las filogenias basadas en los caracteres moleculares.

Como en el caso de los filos de Lofotrocozoos, los Ecdosozos no comparten un plan corporal de organización común. Los miembros de Nematodos, Nematomorfos y Kinorincinos tienen cuerpos pseudocelomados. Los miembros de los Priapulidos no se han estudiado en profundidad, aunque se acepta que son pseudocelomados. El pseudocoel se utiliza como esqueleto hidrostático en nematodos, kinorincinos y priapulidos. Dentro de los Lorricíferos, las especies aparentemente varían en sus planes corporales, algunas se describen como pseudocelomadas y otras parecen acelomadas. Los miembros del clado Panartrópodos tienen cuerpos celomados, pero su celoma es bastante reducido en tamaño comparado con el de los anélidos. Los panartrópodos son un amplio grupo de animales que comprende tres filos: Onicóforos, Tardigrados y Artrópodos.

Los Artrópodos son el filo más amplio en términos de número de especies descritas y se tratan en los Capítulos 19, 20 y 21. En este capítulo se describe el resto de los filos de ecdosozos.

## FILO NEMATODOS: GUSANOS REDONDOS

Aproximadamente se han citado unas 25 000 especies de Nematodos (*Gr. nematos*, hebra), si bien diversos autores prefieren hoy día denominar al filo como *Nemata* en vez de *Nematoda*. Se ha estimado que si se conocieran todas las especies que existen, su número sería de casi 500 000. Viven en el mar, en el agua dulce y en el suelo, desde las regiones polares a los trópicos, y desde las montañas a las profundidades marinas. Un buen suelo de cultivo puede contener miles de millones de nematodos por hectárea. También los nematodos parasitan virtualmente todo tipo de animales y muchas plantas. Los efectos de la infestación por nematodos en las cosechas, los animales domésticos y en el hombre hacen de este filo uno de los más importantes de todos los grupos de animales parásitos.

Los nematodos de vida libre se alimentan de bacterias, levaduras, hifas de hongos y algas. Pueden ser saprozoicos o coprozoicos (viven en la materia fecal). Las especies depredadoras pueden comer rotíferos, tardigrados, pequeños anélidos y otros nematodos. Muchas especies se alimentan de los jugos de las plantas superiores, en las que penetran, causando a veces daños de grandes proporciones a la agricultura. Los parásitos nematodos pueden ser presa de ácaros, larvas de insectos y hasta de hongos que los capturan. Uno de los nematodos de vida libre, *Gammarhabditis elegans*, es fácil de cultivar en el laboratorio y se ha convertido en un modelo inapreciable para el estudio básico de la biología del desarrollo.

En 1963, Sydney Brenner comenzó a estudiar un nematodo de vida libre, *Gammarhabditis elegans*, lo que constituyó el comienzo de una investigación enormemente provechosa. Actualmente este nematodo se ha convertido en uno de los más importantes modelos experimentales en biología. Se ha podido seguir el origen y destino de todas y cada una de sus células (959), desde el zigoto hasta el adulto, y se conoce el esquema completo de su sistema nervioso, con todas sus neuronas y sus correspondientes conexiones. Se ha mapeado y secuenciado su genoma por completo. Se han llevado a cabo, y se llevarán aún más, muchos descubrimientos básicos utilizando *C. elegans*.

Virtualmente todas las especies de vertebrados y muchos invertebrados sirven como hospedadoras a uno o más tipos de nematodos parásitos. Los nematodos parásitos del hombre producen muchas molestias, enfermedades y la muerte, y los de los animales domésticos son una fuente de grandes pérdidas económicas.

## Forma y función

Los caracteres distintivos de este grupo de animales son su forma cilíndrica; su cutícula flexible e inerte; su carencia de cilios o flagelos móviles (excepto en una especie); los músculos de la pared del cuerpo, que tienen características inusuales, como el hecho de que sólo discurren en dirección longitudinal; y la eutelia. Los nematodos no tienen proterofrónidos, hecho relacionado con su carencia de cilios; su sistema excretor consta de una o más células glandulares grandes que desembocan en el poro excretor, o un sistema de canales sin células glandulares, o de células y canales juntos. Su faringe es típicamente muscular, con una luz triradiada que recuerda a la faringe de los gasterótricos y los kinorincinos.

La mayoría de los nematodos tienen menos de 5 cm de longitud y muchos son microscópicos, pero algunos parásitos alcanzan más de 1 m de longitud.

La cubierta externa del cuerpo es una **cutícula** no celular relativamente gruesa secretada por la epidermis **subyacente** (relativamente). Durante los estados juveniles de desarrollo mudan esta cutícula, lo que constituye uno de los caracteres por los que se sitúa a los Nematodos en los filos de Ecdosozos. La hipodermis es sincitial y sus núcleos se localizan en cuatro **cordones hipodérmicos** que sobresalen hacia el interior (Figura 18-2). Los cordones dorsal y ventral llevan los nervios longitudinales dorsal y ventral, y los cordones laterales llevan los conductos excretores. La cutícula tiene una gran importancia funcional para el animal, pues sirve para resistir la alta **presión hidrostática** ejercida por el fluido del pseudocoel y protege al gusano de medios hostiles como la sequedad del suelo o los tractos digestivos de sus hospedadores. Las distintas capas de la cutícula son principalmente de **colágeno**, una proteína estructural que también abunda en el tejido conjuntivo de los vertebrados. Tres de las capas está compuestas de fibras entrecruzadas, que confieren al animal cierta elasticidad longitudinal, pero que limitan considerablemente su capacidad para la expansión lateral.

Los músculos de la pared del cuerpo de los nematodos son poco comunes. Se sitúan por debajo de la hipodermis (sincitio epidermico) y sólo se contraen longitudinalmente; no existe musculatura circular. Los músculos se disponen en cuatro bandas, o cuadrantes, marcadas por los cuatro cordones hipodérmicos (Figura 18-2). Cada célula muscular tiene una porción **fibrilar contráctil** (o **huso muscular**) y una porción **sarcoplásmica** no contráctil (cuerpo celular). El huso es distal y está confinado a la hipodermis, y los cuerpos celulares sobresalen hacia el pseudocoel. El huso es estriado con bandas de actina y miosina, lo que recuerda al músculo esquelético de los vertebrados (Figura 9-11, p. 196, y p. 656). Los cuerpos celulares contienen los núcleos y constituyen el mayor depósito del glucógeno almacenado en el animal. De cada cuerpo celular se extiende un **sialite** o **brazo muscular** hacia los nervios ventral o dorsal. Aunque no es exclusiva de los nematodos, esta disposición es muy curiosa; en la mayoría de los animales las prolongaciones nerviosas (axones, p. 727) se extienden hasta el músculo, en lugar de lo contrario.

El líquido que rellena el pseudocoel y baña los órganos internos constituye un esqueleto hidrostático. Los músculos hidrostáticos, presentes en muchos invertebrados, proporcionan un soporte para la transmisión de la fuerza de la contracción muscular al fluido encerrado, no comprimible. Normalmente, la disposición muscular es antagónica, de forma que el movimiento se efectúa en una dirección por la contracción de un grupo de músculos, y el movimiento en el sentido opuesto por el grupo de músculos antagónicos. Recuerde cómo en cada segmento de un anélido, los músculos longitudinales y circulares operan antagónicamente. No obstante, como los nematodos carecen de musculatura circular en la pared del cuerpo, para actuar en antagonismo con la musculatura longitudinal, es la cutícula la que debe realizar esa función. Cuando se contraen los músculos de un lado del cuerpo, comprimen a la cutícula y la fuerza de contracción es transmitida (por el fluido del pseudocoel) al otro lado del nematodo, dilatando su cutícula. Esta compresión de la cutícula en el lado de la contracción muscular y el estiramiento del lado opuesto son las fuerzas que hacen volver al cuerpo a su posición de reposo cuando los músculos se relajan; esto produce el característico movimiento de succidad de los nematodos. Un incremento en la eficacia de este sistema sólo puede ser llevado a cabo mediante

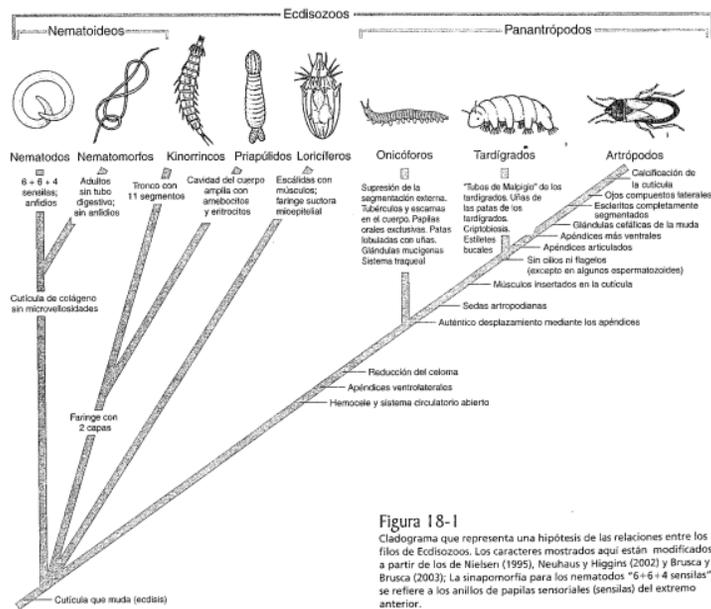


Figura 18-1

Cladograma que representa una hipótesis de las relaciones entre los filos de Ecdosozos. Los caracteres mostrados aquí están modificados a partir de los de Nielsen (1995), Neuhaus y Higgins (2002) y Brusca y Brusca (2003). La sinapomorfia para los nematodos "6+6+4 sensilas" se refiere a los anillos de papilas sensoriales (sensilas) del extremo anterior.

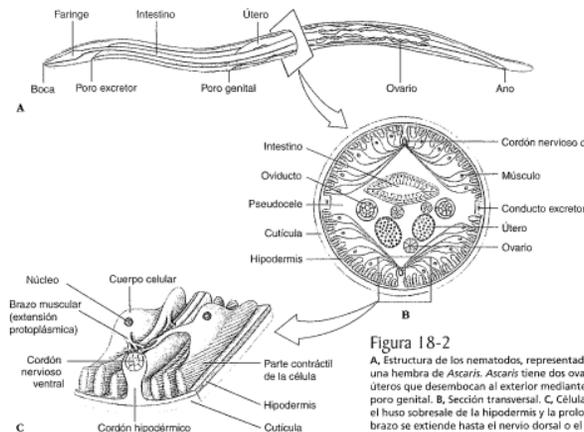


Figura 18-2

A, Estructura de los nematodos, representada aquí por una hembra de *Ascaris*. *Ascaris* tiene dos ovarios y dos úteros que desembocan al exterior mediante un único poro genital. B, Sección transversal. C, Célula muscular; el huso sobresale de la hipodermis y la prolongación o brazo se extiende hasta el nervio dorsal o el ventral.

un aumento de la presión hidrostática. En consecuencia, la presión hidrostática del pseudocoel de un nematodo es mucho más alta que la encontrada en otros tipos de animales con esqueleto hidrostático, pero que además poseen músculos antagonísticos.

El tubo digestivo de un nematodo se compone de boca (Figura 18-2), faringe muscular, un intestino largo no muscularizado, un recto corto y un ano terminal. El alimento es succionado al interior de la faringe cuando los músculos de la porción anterior se contraen rápidamente y abren su luz. La relajación de los músculos por delante del bolo alimenticio cierra la luz de la faringe, empujando la comida hacia el intestino. Éste es monoestraficado. La comida avanza en sentido anteroposterior gracias a los movimientos del cuerpo y es empujada por la comida adicional que pasa al intestino a través de la faringe. La defecación se efectúa mediante músculos que simplemente abren el ano, y la fuerza de expulsión procede de la presión del pseudocoel que rodea al tubo digestivo.

Los adultos de muchos nematodos parásitos tienen un metabolismo energético anaerobio; así, el ciclo de Krebs y el sistema citocromico característicos del metabolismo aerobico faltan. La energía procede de la glucólisis y probablemente a través de alguna secuencia de transporte de electrones conocida de forma incompleta. Es interesante que algunos nematodos de vida libre y los estados libres de algunos nematodos parásitos sean aerobios obligados, y tengan ciclo de Krebs y sistema citocromico.

Alrededor de la faringe existen un anillo de tejido nervioso y ganglios que envían pequeños nervios hacia el extremo anterior y a los dos cordones nerviosos, uno dorsal y otro ventral. Las papilas sensoriales se concentran alrededor de la cabeza y de la cola. Los anfídios (Figura 18-3) son un par de órganos sensoriales algo más complejos que abren a cada lado de la cabeza, casi al mismo nivel

que el círculo cefálico de papilas. Las aberturas anfídicas conducen al interior de un orificio cuticular profundo con terminaciones sensoriales de cilios modificados. En general, los anfídios están reducidos en los zooparásitos, pero muchos nematodos parásitos llevan un par de **fasmidios** bilaterales cerca del extremo posterior, que tienen una estructura similar a la de los anfídios.

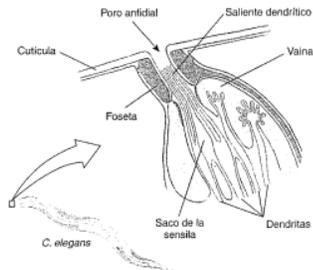
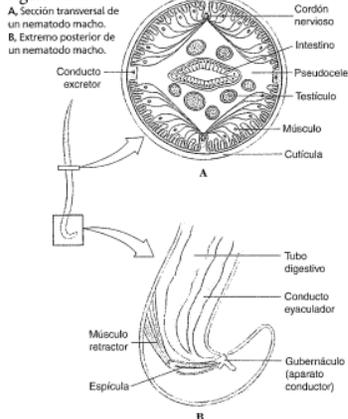


Figura 18-3

Esquema de un anfídio de *Caenorhabditis elegans*. Redibujado de Wright, K. A. 1980. Nematode sense organs. En B. M. Zuckerman (ed), Nematodes as biological models, Vol. 2, Aging and other model systems. Copyright © Academic Press, New York.

Figura 18-4



Unos cuantos son patógenos importantes de la especie humana y de los animales domésticos. En Norteamérica, algunos son parásitos comunes del hombre (Tabla 18-1), pero éstos y muchos otros abundan en general en los países tropicales. Por falta de espacio nos limitaremos a mencionar sólo unos pocos de estos parásitos.

Las espigas copuladoras de los nematodos machos no son verdaderos órganos de penetración, ya que no conducen el esperma, sino que son otra adaptación frente a la alta presión hidrostática interna. Las espigas deben mantener abierta la vulva de la hembra mientras que los músculos eyaculadores superan la presión hidrostática de ésta, e aceptan rápidamente esperma en su conducto reproductor. Además, los espermatozoides de los nematodos son los únicos, entre los estudiados en el reino animal, que carecen de flagelo y acrosoma. En el interior del tracto reproductor femenino, el espermatozoide se vuelve aneobio y se desplaza mediante pseudópodos. ¿Podría ser esta otra adaptación a la elevada presión hidrostática del pseudocoel?

### *Ascaris lumbricoides*: la lombriz intestinal grande del hombre

Por su tamaño y disponibilidad, *Ascaris* (*Gr. ascaris*, gusano intestinal) se selecciona con frecuencia como modelo en estudios de Zoología, así como para trabajos experimentales. Por eso es probable que los parásitos sepan mucho más de la estructura, la fisiología y la bioquímica de *Ascaris* que de cualquier otro nematodo. Este género incluye varias especies. Una de las más comunes, *A. megalocephala*, se encuentra en el intestino de los caballos. *A. lumbricoides* (Figura 18-5) es uno de los parásitos más comunes del hombre; cálculos recientes han mostrado una prevalencia superior al 25% en algunas áreas del sureste de los Estados Unidos, y de alrededor de 1270 millones de personas en todo el mundo. El nematodo grande del cerdo, *A. suum*, es aproximadamente morfológicamente a *A. lumbricoides*, y ambos se consideraron durante mucho tiempo como la misma especie.

Una hembra de *Ascaris* puede poner 200 000 huevos diarios, que pasan a las heces del hospedador. En condiciones apropiadas del suelo, los embriones se desarrollan y en dos semanas dan lugar a individuos juveniles infecciosos. Lo luz directa del sol y las altas temperaturas los matan con rapidez, pero los huevos tienen una tolerancia asombrosa a otras condiciones adversas, como la desecación o la carencia de oxígeno. Los huevos pueden permanecer viables en el suelo durante meses o incluso años. La infección por lo general se produce cuando los hue-

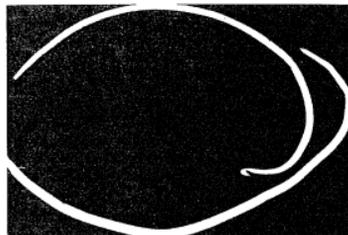
La mayoría de los nematodos son dióicos. El macho es más pequeño que la hembra y, en general, su extremo posterior lleva un par de **espigas copuladoras** (Figura 18-4). La fecundación es interna, y los huevos generalmente se almacenan en el útero hasta su puesta. Entre las formas de vida libre el desarrollo generalmente es directo. Los cuatro estados juveniles están separados por un cambio, o muda, de la cutícula. Muchos nematodos parásitos tienen estados juveniles de vida libre. Otros requieren un hospedador intermediario para completar su ciclo vital.

### Algunos nematodos parásitos

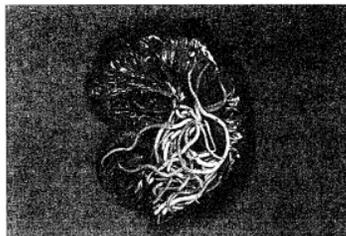
Como ya se mencionó anteriormente en la página 386, casi todos los vertebrados y muchos invertebrados son parasitados por nematodos.

TABLA 18-1

Nematodos parásitos del hombre comunes en Norteamérica	
Nombres comunes y científicos	Medio de infección; Frecuencia
Anquilostomas ( <i>Ancylostoma duodenale</i> y <i>Necator americanus</i> ) Oxuro ( <i>Enterobius vermiciformis</i> )	Contacto en el suelo con los individuos jóvenes que perforan la piel; común en los estados del Sur. Ingestión de polvo con huellas y par contaminación con los dedos; el parásito más común en las Estadas Unidas.
Lombriz intestinal ( <i>Ascaris lumbricoides</i> )	Ingestión de huevos embrionados en alimentos contaminados; común en áreas rurales de los Apalaches y los estados del sur.
Triquina ( <i>Trichinella</i> spp.)	Ingestión de carne de cerdo infestada; ocasional en el hombre en toda Norteamérica.
Tricuro ( <i>Trichuris trichura</i> )	Ingestión de alimentos contaminados, o por hábitos no higiénicos; en general común en donde se encuentra <i>Ascaris</i> .



A



B

Figura 18-5

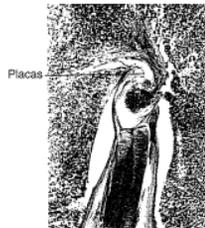
A, Lombriz intestinal *Ascaris lumbricoides*, macho y hembra. El macho, arriba, es más pequeño y tiene el extremo posterior doblado de forma característica. Las hembras de este nematodo pueden alcanzar hasta 30 cm de longitud. B, Intestino de un cerdo completamente obstruido por *Ascaris suum*. Una infestación tan fuerte es también relativamente común en el hombre con *Ascaris lumbricoides*.

vos son ingeridos con vegetales no cocinados o cuando los niños se meten en la boca los dedos sucios o los juguetes. La cunumbre de defecar en el campo, abandonando sin más las heces, "siembra" el suelo o el agua de beber y los huevos viables permanecerán mucho tiempo en el después de que hayan desaparecido todos los signos de materia fecal. Por ello la preparación de la infestación tiende a ser mayor en las zonas donde el tratamiento de los desechos no tiene en consideración estos factores.

Cuando un hospedador se traga los huevos con embriones, los pequeños jóvenes quedan libres y perforan la pared intestinal hasta el interior de las venas o de los vasos linfáticos por



A



B

Figura 18-6

A, Boca de un anquilostoma mostrando las placas cortantes. B, Sección del extremo anterior de un anquilostoma sujeto al intestino de un perro. Las mandíbulas de la boca oprimen una porción de la mucosa de la que la gruesa faringe muscular succiona sangre. Las glándulas esofágicas segregan un anticoagulante que impide la coagulación de la sangre.

donde son conducidas hacia el corazón y los pulmones. Allí rompen los alvéolos y suben por los bronquios hasta la tráquea. Si la infección es grande, en esta fase se puede producir una neumonía grave. Cuando alcanzan la faringe, los jóvenes son tragados, pasan a través del estómago y maduran unos dos meses después de haber sido ingeridos. En el intestino, donde se alimentan de los contenidos del tubo digestivo, provocan molestias abdominales y reacciones alérgicas y, si se presentan en gran número, pueden provocar la obstrucción del intestino. El parasitismo por *Ascaris* raramente conlleva consecuencias fatales, pero la muerte puede sobrevenir por la obstrucción intestinal debida a una gran infestación. No es rara la perforación intestinal, que desemboca en una peritonitis, y los ejemplares erráticos pueden salir ocasionalmente a través del ano o de la garganta, o pueden entrar en la tráquea o en las trompas de Eustaquio y en el oído medio. La proporción de la infestación tiende a ser mayor en la edad infantil, y los niños suelen infestarse más que las niñas, posiblemente porque los chicos son más propensos a comer cosas sucias que las chicas.

Otros ascáridos son comunes en animales salvajes y domésticos. Por ejemplo, las especies de *Toxocara* se encuentran en perros y gatos. Su ciclo vital es por lo general similar al de *Ascaris*, pero los individuos jóvenes con frecuencia no completan su migración a través de los tejidos en el perro adulto, permaneciendo en el cuerpo del hospedador en estado latente del desarrollo. Sin embargo, la preñez de la hembra estimula a los ejemplares juveniles a migrar, e infectar dentro del útero a los embriones. Los cachorros nacen con el parásito. Estos ascáridos también sobreviven en el hombre, pero sin completar su desarrollo, conduciendo en los niños a una situación ocasionalmente sería conocida como *larvas migratorias emigrantes*. Éste es un buen argumento para que los propietarios de los animales domésticos se deshagan de una forma higiénica de las heces caninas!

### Anquilostomas

El nombre de anquilostoma hace referencia al hecho de que su extremo anterior se curva dorsalmente a modo de gancho. La especie más común es *Necator americanus* (L. necator, matador), cuyas hembras superan los 11 mm de longitud. Los machos pueden alcanzar 9 mm. En la boca poseen grandes placas (Figura 18-6) con las que cortan la mucosa intestinal del hospedador para chupar y bombear sangre hacia su intestino, donde es digerida parcialmente y se absor-

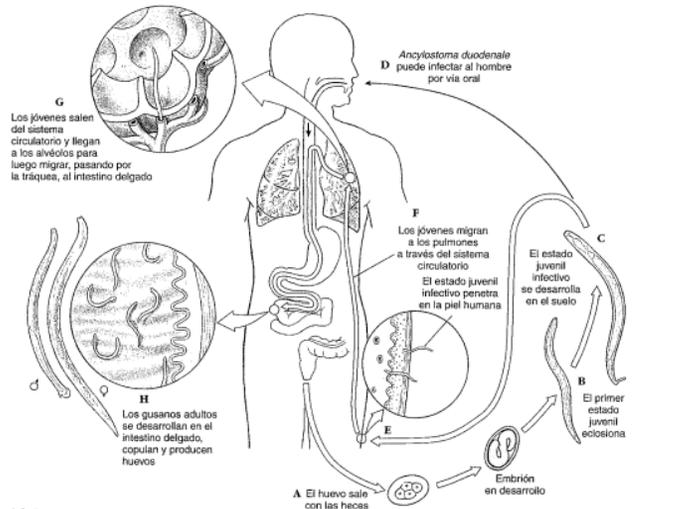


Figura 18-7

El ciclo vital del anquilostoma: el embrión dentro de su cáscara se convierte en el primer estado juvenil que sufre dos mudas. El tercer estado juvenil (infectivo) interrumpe su desarrollo hasta que alcanza un nuevo hospedador (A a C). La infección del hombre puede producirse por vía oral (D) o a través de la piel (E). Los ejemplares juveniles migran a través del sistema circulatorio hasta alcanzar los pulmones (F), entran en los alvéolos (G), y luego alcanzan el intestino delgado donde copulan (H).

Dibujado de William Ober y Claire Garrison.

ben los nutrientes. Succionan mucha más sangre de la que necesitan para alimentarse y por eso las infecciones masivas causan anemia al paciente. La enfermedad producida por el anquilostoma puede provocar en los niños retraso del crecimiento físico y mental, y una pérdida general de energía.

Los huevos pasan a las heces y los jóvenes eclosionan en el suelo, donde se alimentan de bacterias (Figura 18-7). Cuando la piel humana entra en contacto con el suelo, los jóvenes excavan en ella y son transportados por la sangre hacia los pulmones y, finalmente, hasta el intestino de una manera similar a la descrita para *Ascaris*.

### Triquina

*Trichinella spiralis* (Gr. trichin, de pelo, + -ella, sufijo dim.) es un pequeño nematodo responsable de la triquinosis, enfermedad potencialmente mortal. Los adultos perforan la mucosa del intestino delgado donde la hembra produce larvillas. Estas penetran en los vasos sanguíneos y son transportadas por el organismo, en el que pueden aparecer en cualquier localización. Eventualmente penetran en las células musculares, dando lugar a uno de los mayores parásitos intracelulares conocidos. Los jóvenes causan una ascensoza alge-



Figura 18-8

Sección de un músculo humano, infestado con *Trichinella spiralis*. Los individuos jóvenes se encuentran en el interior de las células musculares que los animales han inducido a transformarse en células nodrizas (conocidas comúnmente como quistes). Es evidente una reacción inflamatoria alrededor de las células nodrizas. Los individuos jóvenes pueden vivir entre 10 y 20 años y las células nodrizas pueden calcificarse.

ración de la expresión génica de la célula hospedadora, que pierde su estratificación y se convierte en una **célula nodriza** que alimenta al parásito (Figura 18-8). Cuando se ingiere carne que contiene estas larvas, éstas se liberan en el intestino donde maduran.

Además de al hombre, *Trichinella* spp. puede infestar a otros muchos mamíferos, incluyendo cerdos, ratas, gatos y perros. El perro puede infestarse al comer desperdicios que contengan restos de cerdos con quistes, o al comer ratas infestadas. Además de *T. spiralis*, se conocen otras cuatro especies de *Trichinella* que se diferencian en la distribución geográfica, en su infectividad frente a distintas especies de hospedadores y en su resistencia a la congelación.

Las invasiones masivas pueden causar la muerte, pero las leves son mucho más frecuentes: en Estados Unidos se descubren anualmente unos 12 casos, pero la infección es todavía frecuente en muchas partes del mundo.

### Lombrices intestinales (oxiuros, lombrices blancas)

Las lombrices intestinales, *Enterobius vermicularis* (Gr. *Enteron*, intestino, + *bios*, vida) provocan una enfermedad leve, aunque en los Estados Unidos son los helmintos parásitos más comunes del hombre. Su porcentaje se estima en un 30% en los niños y en un 16% en los adultos. Los parásitos adultos (Figura 18-9) viven en el intestino grueso y en el ciego. Las hembras, de más de 12 mm de longitud, migran por la noche al área de la región anal para poner los huevos (Figura 18-9). Al rascarse por el picor producido se contaminan eficazmente las manos y la ropa de cama. Los huevos se desarrollan con rapidez y se convierten en infestantes en seis horas a la temperatura del cuerpo. Cuando se tragan, eclosionan en el duodeno y maduran en el intestino grueso.

Generalmente el diagnóstico de muchos nematodos intestinales se lleva a cabo mediante el examen microscópico de una pequeña porción de heces para encontrar los huevos característicos. No obstante, los huevos de los oxiuros no se encuentran con frecuencia en las heces, ya que la hembra los deposita en la piel del contorno del ano. El "método de la cinta adhesiva" es más efectivo. Se aplica el lado pegajoso de una cinta de celulosas alrededor del ano para recoger los huevos, luego se coloca en un vidrio portabojas y se examina al microscopio. Existen varios fármacos efectivos contra este parásito, pero todos los miembros de la familia deben ser tratados al mismo tiempo, ya que el parásito se propaga con facilidad, afectando a toda la familia.

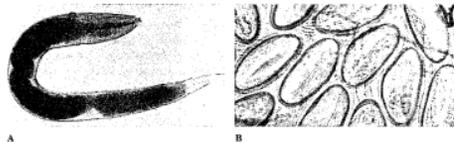


Figura 18-9

Oxiuro, *Enterobius vermicularis*. A, Hembra adulta en el intestino grueso humano (ligeramente aplana en la preparación), aumentada unas 20 veces. B, Grupos de huevos de oxiuro que se depositan por la noche alrededor del ano del hospedador, quien, al rascarse durante el sueño, puede contaminar las uñas de los dedos y la ropa.

### Clasificación del filo Nematodos

La clasificación dada aquí es tradicional y se basa en el trabajo de Kampher et al.

**Clase Secernentea** (= Phasmida). Con anfidios enrollados ventralmente o derivados de ellos; tres glándulas esofágicas; algunos con fasnádios; tanto formas libres como parásitas. Ejemplos: *Gammarobdalis*, *Ascaris*, *Enterobius*, *Necator*, *Wuchereria*.

**Clase Adenophorea** (= Aphasmdia). Con anfidios generalmente bien desarrollados, en forma de saco. Cinco o más glándulas esofágicas; sin fasnádios; sistema excretor sin canales laterales y formado por una o más células glandulares ventrales, o completamente ausente; la mayoría de vida libre, aunque incluyen parásitos. Ejemplos: *Diocotylina*, *Trichinella*, *Trichuris*. La clasificación de los nematodos es algo más satisfactoria en los niveles de orden y de superfamilia; la división en clases se basa en características que no son llamativas y que resultan difíciles de distinguir para un principiante. Existen argumentos sobre la monofilia de los nematodos (Adamsen), y recientes trabajos moleculares apoyan las clases tradicionales (Kampher). Una filogenia molecular reciente divide a los nematodos en 12 clados.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Adamsen, M. 1987. *Canad. J. Zool.* 65:1478-1482.

<sup>2</sup>Kampher, S., et al. 1998. *Invert. Biol.* 117:29-36.

<sup>3</sup>Holtmann, T., et al. 2006. *Mol. Biol. Evol.* 23:1792-1800.

### Filarias

Existen al menos ocho especies de filarias parásitas del hombre, y algunas de ellas causan parasitosis muy extendidas. En los países tropicales, alrededor de 120 millones de personas están infectadas por *Wuchereria bancrofti* (dedicada a Otto Wucherer) o por *Brugia malayi* (dedicada a S.L. Brug), lo que sitúa a estas especies entre los azotes de la humanidad. Los gusanos viven en el sistema linfático, y las hembras alcanzan 10 cm de longitud. Los síntomas de la enfermedad están asociados con la inflamación y la obstrucción del sistema linfático. Las hembras liberan diminutas larvas, las **microfilarias**, a la sangre y a la linfa (Figura 18-10). Las microfilarias son recogidas por un mosquito cuando éste se alimenta y es en el donde se desarrolla el estado infectante. Éste escapa del mosquito cuando pica de nuevo a una persona, penetrando por la herida producida por la picadura del insecto.

Las manifestaciones extremas de elefantiasis se producen ocasionalmente después de largos y repetidos contactos con el parásito, y se caracterizan por un crecimiento excesivo del tejido conjuntivo y una enorme hinchazón de la parte afectada, como el escroto, las piernas, los brazos y, más raramente, la vulva y el pecho (Figura 18-11).

Otra filaria puede causar la ceguera del río (oncocercosis), transmitida por la mosca negra. Infesta a más de 37 millones de personas en zonas de África, Arabia, América Central y América del Sur.

En los Estados Unidos la filaria más común probablemente sea el gusano del corazón de los perros, *Dirofilaria immitis* (Figura 18.12). Transmiteda por los mosquitos, puede infectar a otros cánidos, gatos, hurones, leones marinos y, ocasionalmente, al hombre. A lo largo de los estados

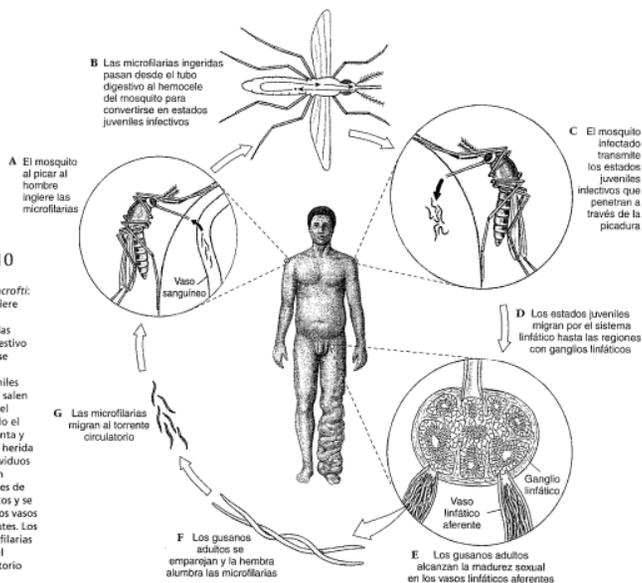


Figura 18-11

Elefantiasis en la pierna producida por la filaria adulta *Wuchereria bancrofti*, que vive en los conductos linfáticos y bloquea el flujo de la linfa. Los mosquitos recogen con la sangre que les alimenta a las larvas denominadas microfilarias, que desarrollan entonces un estado infectante que puede ser transmitido a un nuevo hospedador.



Figura 18-12

*Dirofilaria immitis* en el ventrículo derecho, extendiéndose por las arterias pulmonares derecha e izquierda de un setter irlandés de ocho años.



de la costa Atlántica y del Golfo, y hacia el norte a lo largo del río Mississippi y a través de los estados del medio Oeste la prevalencia es de un 45%. En otros estados la prevalencia es menor. Estos gusanos causan enfermedades muy graves a los perros, por lo que sus dueños deberían proporcionarles la medicación adecuada durante la época de mosquitos.

## FILO NEMATOMORFOS

El nombre popular de los Nematomorfos (Gr. *nema*, *nematos*, hebra, + *morpbé*, forma) es el de gusano de pelo de caballo, basado en la vieja superstición de que los animales surgían de las crines que caían al agua. Los gusanos se asemejan un poco a los pelos de la cola de los caballos. Se incluyeron con los nematodos durante mucho tiempo, ya que comparten con ellos la estructura de la cutícula, la presencia de cordones epidérmicos, el poseer sólo musculatura longitudinal y el tipo de sistema nervioso. Actualmente se consideran el taxón hermano de los Nematodos.

Se han citado unas 320 especies de nematomorfos. De amplia distribución mundial, son animales de vida libre como adultos, y parásitos de artrópodos en su fase larvaria. Los adultos viven casi en cualquier lugar mojado o en sus alrededores húmedos si hay oxígeno suficiente.

### Forma y función

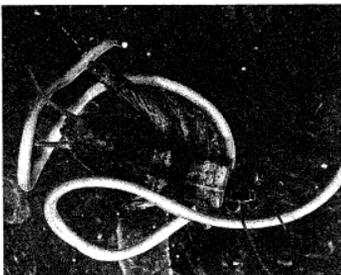
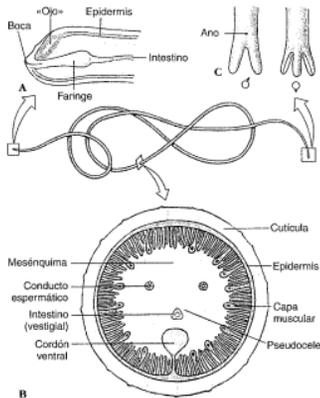
Los nematomorfos son extremadamente largos y delgados, y de cuerpo cilíndrico. Generalmente tienen entre 0.5 y 3 mm de diámetro, y pueden alcanzar hasta 1 m de longitud. Por lo general el extremo anterior es redondeado y el extremo posterior es similar o tiene dos o tres lóbulos caudales (Figura 18-13).

La pared del cuerpo es muy parecida a la de los nematodos: una cutícula formada por secreción; una hipodermis, y solamente musculatura longitudinal.

El sistema digestivo es vestigial. La faringe es un cordón macizo de células y el intestino no se alige en la cloaca. Las formas larvarias absorben el alimento del artrópodo hospedador a través de la pared del cuerpo; hasta hace poco se pensaba que los adultos vivían totalmente de los nutrientes almacenados. Investigaciones recientes han mostrado que los adultos absorben las moléculas orgánicas a través de su sistema digestivo vestigial y de la pared del cuerpo, de la misma manera que los estados juveniles.

Carecen de sistema circulatorio, respiratorio y excretor, cuyas funciones probablemente tengan lugar a nivel celular. Sin embargo, se sabe muy poco acerca de la fisiología de estos gusanos. Hay un anillo nervioso alrededor de la faringe y un cordón nervioso medioventral.

Los ciclos de vida de los nematomorfos se conocen muy poco. En el género cosmopolita *Gordius* (cuyo nombre alude al rey que usó un intrincado mudo), los ejemplares juveniles pueden ensuciarse en la vegetación que puede servir más tarde como alimento a un salmónidos o a otro artrópodo. Los estados larvarios de la familia *Gordiidae* también tienen ganchos o esléctos que pueden utilizarse para perforar en un hospedador, quizás a través del tegumento o del revestimiento digestivo. En otros casos, los górdidos pueden infestar a su hospedador mediante el agua de bebida. La larva se enquistada en el hospedador, en algunos casos parece que el desarrollo continúa después de que el primer hospedador sea ingerido por un segundo hospedador. En la forma marina *Nectonema* (Gr. *nectos*, nadador, + *nema*, hebra), los ejemplares jóvenes aparecen en los cangrejos ermitaños o en otros cangrejos.



D

### Figura 18-13

Estructura de *Paragordius*, un nematomorfo. A, Sección longitudinal a través del extremo anterior. B, Sección transversal. C, Extremo posterior de un macho y de una hembra. Los nematomorfos son muy largos y muy delgados. Su faringe es generalmente un cordón macizo de células y no es funcional. *Paragordius*, cuya faringe se comunica con el intestino, es raro a este respecto, y también por la posesión de un órgano fotorreceptor ("ojo"). D, *Paragordius tricuspidatus* emerge del cuerpo del grillo europeo *Nemobius sylvestris*.

Después de varios meses en el hemocle (p. 396) del artrópodo hospedador, los ejemplares juveniles sufren una única muda y emergen al agua como adultos maduros. Si el hospedador es un insecto terrestre, éste es estimulado por un mecanismo desconocido para buscar el agua. Los gusanos no abandonan el hospedador a menos que haya agua en los alrededores.

Los nematomorfos son dioicos. Con frecuencia, los adultos se ven serpenteando lentamente en las charcas, y al parecer los machos son más activos que las hembras. En ambos sexos, las gónadas, mediante gonoductos, vierten en la cloaca. Las hembras ponen sus huevos en el agua en largos cordones.

## FILO KINORRINCOS

Los kinorincos (Gr. *kinen*, moverse, + *rhyncos*, pico) son animales marinos un poco mayores que los rotíferos y los gastrotricos, pero generalmente de no más de 1 mm de longitud. El filo se ha llamado también Echinodera, por su cuello espinoso. Se han descrito unas 179 especies.

Los kinorincos son cosmopolitas que viven de polo a polo, desde la zona intermareal a 8000 m de profundidad. Muchos viven en el fango o en arena fangosa, pero a veces se han encontrado entre masas de algas, esponjas u otros invertebrados.

### Forma y función

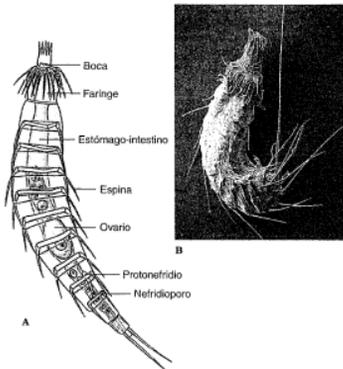
El cuerpo de los kinorincos está dividido en cabeza, cuello y tronco. La región del tronco tiene 11 segmentos, que se definen externamente por espinas y placas cuticulares (Figura 18-14). La cabeza retráctil, a menudo llamada introito, tiene de cinco a siete cresta de espinas y una pequeña probóscide extensible. Las espinas, denominadas escudillas, forman parte de la locomoción, la quimiorrección y la mecanorrección. Cada una contiene hasta 10 células sensoriales monociladas. El cuerpo es plano ventralmente y convexo dorsalmente. La pared del cuerpo está compuesta por una cutícula quitinosa, una epidermis celular y unos cordones epidérmicos longitudinales muy parecidos a los de los nematodos. La disposición de los músculos está relacionada con los segmentos, y a diferencia de los nematodos, los kinorincos tienen bandas cónicas, longitudinales y diagonales.

Un kinorincos no puede nadar. En los sedimentos y en el lodo, donde vive normalmente, cava extendiendo la cabeza en el fango y anclándose con las espinas. La extensión de la cabeza se consigue cuando los músculos del tronco incrementan la presión hidrostática de la pequeña cantidad de fluido del pseudocelo. Después, tira del cuerpo hacia delante hasta que la cabeza se retrae dentro del cuerpo. Cuando son molestados, los kinorincos retraen la cabeza y la protegen mediante un sistema de cierre formado por placas cuticulares en el cuello, o en el cuello y el tronco.

Su tubo digestivo es completo, con una boca en el extremo de la probóscide, una faringe, un esófago, un estómago-intestino no cilado, un recto revestido por cutícula y un ano. Los kinorincos se alimentan de diatomeas o del material orgánico extraído de la superficie del lodo donde viven.

El pseudocelo está lleno de amebocitos y contiene los órganos, entre los que hay poco espacio lleno de fluido. El sistema excretor está formado por un protonefridio con solenocitos multiloculados a cada lado situados entre los segmentos ocho y nueve.

El sistema nervioso está en contacto con la epidermis, con un cerebro multilobulado que rodea la faringe y un cordón nervioso ventral con ganglios que se extiende a través del cuerpo. En algunos, los órganos sensoriales están representados por cerdas sensoriales y por manchas oculares.



### Figura 18-14

A, *Echinoderes*, un kinorincos, es un pequeño gusano marino. La segmentación es superficial. La cabeza con su círculo de espinas es retráctil. B, Fotografía colorada al microscopio electrónico de barrido (SEM) del kinorincos *Antigomonas* sp.

Los sexos están diferenciados, con gónadas pares y gonoductos. Hay una serie de unos seis estados juveniles y un adulto definitivo que no sufre muda. No se ha observado reproducción asexual.

## FILO PRIAPÚLIDOS

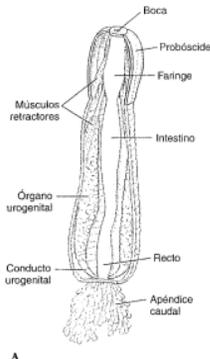
Los priapúlidos (Gr. *priapos*, falo, + *ída*, sufijo plural) son un pequeño grupo (de sólo 10 especies) de gusanos marinos que se encuentran principalmente en las aguas frías de ambos hemisferios. Han sido observados en la costa del Atlántico, desde Massachusetts hasta Groenlandia, y a lo largo de las costas del Pacífico, desde California hasta Alaska. Viven en el fango y la arena del fondo marino, desde zonas intermareales hasta profundidades de varios miles de metros. *Tubuluchus* (L. *tubus*, dim. de *tubus*, conducción de agua) es un diminuto derivativo adaptado a la vida intersticial en sedimentos coralineros templados. *Maccabeus* (bautizado así en recuerdo a un patriota judío muerto 160 años antes de Cristo) es un pequeño animal tubícola descubierta en fangos del Mediterráneo.

### Forma y función

Los priapúlidos tienen el cuerpo cilíndrico, y raramente sobrepasan los 12 a 15 cm de longitud, aunque *Halbcrystus bigginsi* alcanza los 39 cm. La mayoría son depredadores y excavadores que se alimentan de invertebrados de cuerpo blando como los poliquetos (p. 364). Por lo general se orientan en el fango verticalmente con la boca hacia la superficie. Sin embargo, *Tubuluchus* se alimenta de los detritus orgánicos que hay en los sedimentos próximos a los arrecifes de coral. Están adaptados para excavar mediante contracciones del cuerpo.

Figura 18-15

A, Principales estructuras internas de *Priapulid*. B, *Priapulid caudatus* de Lureford, Noruega.



A



B

El cuerpo comprende un introvorto, un tronco, y uno o dos apéndices caudales (Figura 18-15). Su introvorto eversible está ornamentado con papilas y termina en unas filas de espinas curvas (esclidas) que rodean la boca. Las esclidas tienen función sensorial y locomotora. La extensión del introvorto tiene lugar cuando los músculos circulares incrementan la presión hidrostática en la cavidad interna llena de fluido. La naturaleza de esta cavidad no está clara. La faringe eversible se utiliza para capturar presas pequeñas de cuerpo blando. *Macacabeus* tiene una corona de tentáculos braquiales alrededor de la boca.

El tronco no es metamérico, pero está superficialmente dividido en 30 a 100 anillos y cubierto de espinas y tubérculos, probablemente estos últimos de función sensorial. El ano y los poros urogenitales se localizan en el extremo posterior del tronco. Los apéndices caudales son estructuras huecas, que se cree intervienen en la respiración, además de tener funciones quimiorreceptoras. El cuerpo está

cubierto por una cutícula quitinosa que se muda periódicamente a lo largo de la vida.

El sistema digestivo consta de una faringe muscular, un intestino y un recto (Figura 18-15). Hay un anillo nervioso alrededor de la faringe y un cordón medio ventral. La cavidad del cuerpo contiene amebocitos y, al menos en algunas especies, corpúsculos con un pigmento respiratorio denominado hemeritina.

Los sexos son separados, aunque no se conocen machos de *Macacabeus*. Los órganos urogenitales, pares, están constituidos cada uno por una gónada y grupos de solenocitos, ambos conectados a un túbulo protonefrídico que transporta al exterior tanto los gametos como los productos de desecho. Se conoce muy poco de la embriología. En *Metapriapulid* el desarrollo es directo, y las hembras incuban sus embriones en desarrollo. En la mayoría de las especies, el zigoto parece sufrir segmentación radial y da lugar a una larva lorigada. La larva de *Priapulid* cae al fondo y adquiere hábitos detritívoros.

## FILO LORICÍFEROS

Los lorificeros (*L. lorica*, loriga, coraza, + *Gr. phora*, llevar) constituyen un filo de animales recientemente descrito (1983); en la actualidad se conocen 11 especies y hay aproximadamente unas 80 especies más sin describir. Estos diminutos animales (0,25 mm de longitud) tienen una cubierta protectora externa (loriga) y viven en los espacios que existen entre los granos de arena del fondo marino, a los que se adhieren fuertemente. Aunque la descripción original está basada en ejemplares de la costa francesa, parecen estar ampliamente distribuidos por todo el mundo. La mayoría de las especies se han encontrado en sedimentos marinos gruesos a profundidades entre los 300-450 m, si bien recientemente una especie se ha recogido a 8000 m.

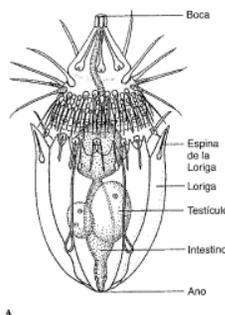
### Forma y función

El cuerpo de los lorificeros tiene cinco regiones: como bucal, cabeza o introvorto, cuello, tórax y abdomen. En el introvorto hay nueve círculos de esclidas, que son similares a las de los kinorinchos y tienen funciones locomotoras y sensoriales. La cubierta del abdomen, la loriga, puede tener placas cuticulares gruesas o puede ser fina y plegada. Toda la parte anterior del cuerpo puede retraerse en el interior de la loriga circular (Figura 18-16). La naturaleza de su dieta se desconoce, aunque se especula que pueden comer bacterias. El cerebro ocupa casi por completo la cabeza, y las espinas están nervadas por nervios que van desde el cerebro y otros ganglios. En algunas especies se ha descrito la cavidad oral como un pseudocéle, pero otras especies se consideran acelomadas.

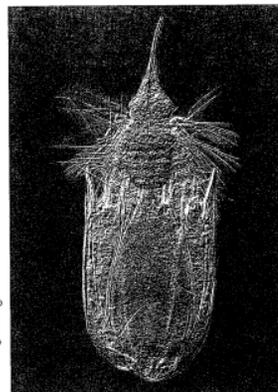
Los lorificeros son dioicos, con un dimorfismo sexual. Hay cópula, pero se desconocen los detalles de su ciclo de vida. Hay una fase larvaria particular llamada larva de Higgins. Las tres especies del género *Rugiloricaria* tienen ciclos de vida que difieren en el número de estados larvarios. En una especie, la larva de Higgins muda y se transforma en adulto; en otra especie, la larva muda a un segundo estado que a su vez muda y se convierte en adulto, mientras que en la tercera especie, el ciclo de vida es más complejo, ya que tras la larva Higgins, hay estados partenogenéticos. La propia larva Higgins también es diferente, en las formas bentónicas tiene apéndices caudales a modo de pies, que no existen en las formas pelágicas.

Figura 18-16

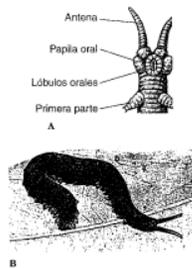
A, Vista dorsal de un lorificero adulto, *Nanalaricaria mysticis*, donde se muestran las estructuras internas. B, Animal vivo, 0,3 mm.



A



B



B

Figura 18-17

*Peripatus*, un onicóforo semejante a una oruga, con caracteres comunes tanto con los anélidos como con los artrópodos. A, Vista ventral de la cabeza. B, En su hábitat natural.

## CLADO PANANTRÓPODOS

Los Panantrópodos agrupan a los Artrópodos y a dos fillos relacionados, los Onicóforos y los Tardigrados. En estos taxones, el celoma está reducido y se desarrolla un hemocele. En los onicóforos y los artrópodos, el celoma surge por esquizocelia, pero se ha descrito que en los tardigrados la formación del celoma es por enterocelia. En los tres fillos, la cavidad celómica principal se fusiona más tarde con el blastocela para formar una nueva cavidad denominada hemocele, o mixocéle. El hemocele está rodeado por una matriz extracelular y no por el mesodermo peritoneal que originariamente revestía al celoma. La sangre, que circula por el sistema circulatorio abierto, entra en el hemocele y baña los órganos internos. Hay un corazón muscular, pero sólo aparecen vasos sanguíneos tubulares en parte del cuerpo, a través de los cuales la sangre entra y sale del hemocele. Podría haber pequeñas cavidades celómicas rodeando algunos órganos en otras partes del cuerpo.

### Filo Onicóforos

Los miembros del filo Onicóforos (*Gr. onyx*, garra, + *pherein*, portar) se llaman comúnmente gusanos de terciopelo o gusanos andadoses. Comprenden aproximadamente unas 70 especies de animales con aspecto de orugas, que miden entre 0,5 y 15 cm de longitud. Viven en las selvas y otros entornos frondosos y húmedos de las regiones tropical y subtropical, y en algunas regiones templadas del hemisferio sur. La mayoría de los gusanos de terciopelo son depredadores y se alimentan de orugas, insectos, caracoles y gusanos. Algunos onicóforos viven en los nidos de las termitas, alimentándose de esas.

El registro fósil de los onicóforos muestra que han cambiado poco en sus 500 000 años de historia. Una forma fósil, *Aysbeitia*,

descubierta en los sedimentos de esquistos de Burgess-Shale, de la Columbia Británica, y que data del Cámbrico medio, es muy semejante a los onicóforos modernos (Figura 6-9, p. 110). Los zoólogos han mostrado un interés poco usual por los onicóforos, porque comparten muchas características de anélidos y artrópodos. Se les ha llamado, quizás exageradamente, el «eslabón perdido» entre los dos fillos. Los onicóforos fueron alguna vez mucho más comunes de lo que son en la actualidad. Hoy son terrestres y extremadamente huidizos, saliendo sólo por las noches o cuando el aire está saturado de humedad.

### Forma y función

**Caracteres externos** El cuerpo de los onicóforos es más o menos cilíndrico y no muestra segmentación externa, a excepción de los pares de apéndices (Figura 18-17). La piel es suave y aterciopelada y está cubierta por una cutícula fina y flexible, que contiene proteínas y quitina. En cuanto a la estructura y la composición química, es semejante a la cutícula de los artrópodos; de todos modos, no es tan dura como ésta, y muda por partes y no a la vez. El cuerpo está adornado con pequeños tubérculos, algunos de los cuales llevan pelos sensoriales. El color puede ser verde, azul, naranja, gris oscuro o negro, y la presencia de pequeñas escamas en los tubérculos da al cuerpo un aspecto aterciopelado e irisado. La cabeza tiene un par de grandes antenas, con un ojo semejante al de los anélidos en la base de cada una. La boca ventral presenta un par de mandíbulas en forma de pinza y está flanqueada por un par de papilas orales, a través de las cuales puede expulsar una secreción defensiva (Figura 18-17).

Los onicóforos tienen de 14 a 43 pares de patas no articuladas, que son cortas, rechonchas y provistas de uñas. La locomoción

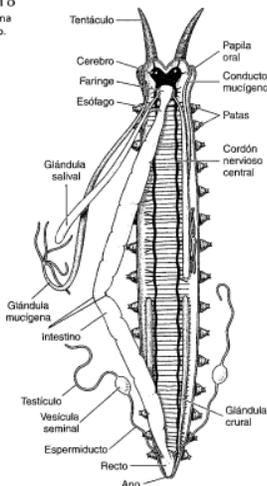
se lleva a cabo mediante ondas de contracción que pasan de la parte anterior a la posterior. Cuando una región del cuerpo se expande, las patas se elevan y se mueven hacia delante. Estas patas están situadas en posición más ventral que los podos de los anélidos.

**Caracteres internos** La pared del cuerpo es muscular, como en los anélidos. La cavidad corporal es un **hemocele**, parcialmente dividida en compartimentos, o senos, muy parecidos a los de los artrópodos (p. 424). Las **glándulas mucígenas**, a cada lado de la cavidad corporal, se abren en las papilas orales. Cuando es molestado por un depredador, el animal puede expeler, desde las glándulas mucígenas y a 30 cm de distancia, dos chorros de una sustancia pegajosa que se endurece rápidamente enredando al potencial depredador y sujetándolo para que el onicóforo pueda devorarlo a placer.

La boca, rodeada de lóbulos de piel, contiene un diente dorsal y un par de mandíbulas laterales que utiliza para cortar y triturar presas. Presenta una faringe muscular y un tracto digestivo rectilinear (Figura 18-18).

Cada segmento portador de patas tiene un par de **nefridios**, cada uno con una vesícula, un embudo ciliado, un conducto y un nefridioporo que se abre en la base de cada pata. Las células de absorción del intestino excretan cristales de ácido úrico, y determinadas células pericárdicas funcionan como nefrociitos, almacenando productos de excreción extraídos de la sangre.

Figura 18-18  
Anatomía interna  
de un onicóforo.



Para la respiración cuentan con un **sistema traqueal** que se ramifica por todo el organismo y comunica con el exterior por gran número de aberturas, o **espiráculos**, repartidas por todo el cuerpo. Los espiráculos no pueden cerrarse para impedir la pérdida de agua, por lo que, aunque el sistema traqueal es eficaz, estos animales están limitados a ambientes húmedos. El sistema traqueal es, en algunos aspectos, diferente al de los artrópodos, y probablemente ha evolucionado de forma independiente.

El sistema circulatorio, abierto, presenta un corazón tubular dorsal en el interior de un seno pericárdico, con un par de ostiosos en cada segmento.

El sistema nervioso de los onicóforos tiene aspecto de escalera, con un par de cordones nerviosos ventrales que corren a la altura de las bases de las patas y con comisuras conectivas transversales. A partir del cerebro salen nervios hacia las antenas y la región cefálica, y los engrosamientos ganglionares de la base de cada pata envían nervios hacia las patas y la pared del cuerpo. Los órganos de los sentidos incluyen ojos relativamente desarrollados, espinas táctiles alrededor de la boca, papilas táctiles en el tegumento y receptores higróscópicos que orientan al animal hacia la humedad. Aunque se aceptó que estos animales tenían un repertorio limitado de comportamientos, los trabajos más recientes han demostrado que en una especie australiana existe comportamiento social y caza en grupo.

Con excepción de una especie parthenogenética, los onicóforos son dioicos, con órganos reproductores pares. Se sabe poco acerca de los hábitos copuladores de estos animales, pero en algunas especies hay una parte del útero que se dilata en un receptáculo seminal, presumiblemente con fines de apareamiento. Al menos en una especie, el macho deposita espermatozoides, probablemente al azar, sobre la espalda de la hembra. Los leucocitos sanguíneos disuelven la piel situada bajo los espermatozoides y los espermatozoides pueden entonces penetrar en la cavidad corporal y migrar por la sangre hasta los ovarios, donde fecundan los huevos. Los onicóforos pueden ser ovíparos, ovovivíparos o vivíparos. Sólo dos géneros australianos son ovíparos, depositando sus huevos con cáscara en lugares húmedos. En el resto de los onicóforos los huevos se desarrollan en el útero, y nacen individuos jóvenes. En algunas especies hay una unión placentaria entre la madre y el hijo (vivíparos), en otras, el joven se desarrolla en el interior del útero, sin placenta (ovovivíparos). Generalmente, las especies no placentarias tienen huevos con gran cantidad de vitelo y éste sufre una segmentación superficial, de manera similar a la de los artrópodos. Cuando hay poco vitelo, la segmentación es completa.

## Filo Tardigrados

Los Tardigrados (*L. tardus*, lento, + *gradus*, paso), u osos de agua, son animales pequeños, generalmente de menos de un milímetro de longitud. La mayoría de las aproximadamente 900 especies son formas terrestres que viven en la película de agua que cubre los musgos y líquenes. Algunos viven sobre algas de agua dulce, musgos, o en fondos detríticos, y otros son marinos, ocupando los espacios intersticiales entre los granos de arena, tanto en zonas profundas como someras. Comparten muchas características con los artrópodos.

El cuerpo es alargado, cilíndrico u ovalado, y no está segmentado. La cabeza es simplemente la parte anterior del tronco. El tronco lleva cuatro pares de patas cortas, rechonchas, no articuladas, armadas de cuatro a ocho uñas (Figura 18-19). El cuerpo está cubierto por una cutícula no quitinosa, que se muda, junto con las uñas y el aparato bucal, cuatro o más veces en su vida. En algunos casos,



Figura 18-19  
Micrografía electrónica de barrido de un  
tardigrado acuático, *Pseudobiotus*.

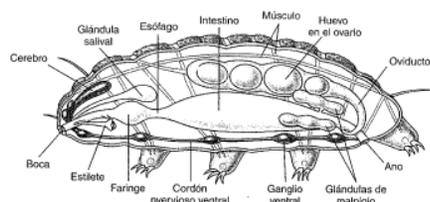


Figura 18-20  
Anatomía interna de un tardigrado.

como en *Echiniscus*, expulsan las heces cuando mudan, dejándolas en la cutícula antigua.

La boca de los tardigrados se abre en un tubo bucal que da paso a una faringe muscular, adaptada para absorber (Figura 18-20). Presenta un par de estiletes aciculares flanqueando al tubo bucal, que pueden salir a través de la boca. Utilizan los estiletes para perforar las paredes celulares de las células vegetales y chupar mediante la faringe los líquidos que contienen. Algunos tardigrados extraen los jugos de los nematodos, los roedores y otros animales diminutos, mientras otros son parásitos de animales mayores, como holoturias o cirrédos. En la unión entre el estómago y el recto se encuentran tres glándulas, supuestamente excretoras, que desagan hacia el tubo digestivo y rechican a menudo el nombre de tubos de Malpighi. No presentan cilios.

La mayor parte de la cavidad del cuerpo es un hemocele, con el verdadero celoma restringido a la cavidad gonadal. No hay sistema circulatorio ni respiratorio, los fluidos circulan libremente a través de los espacios intervesiculares, y el intercambio gaseoso tiene lugar por difusión a través de la superficie del cuerpo.

El sistema muscular consta de una serie de largas bandas musculares, cada una formada por una o unas pocas células. No presentan musculatura circular, pero la presión hidrostática de los líquidos corporales puede actuar como un esqueleto. Los tardigrados son incapaces de nadar (con una excepción), y se arrastran torpemente, agarrándose al sustrato con las uñas.

El cerebro es grande y cubre gran parte de la superficie dorsal de la faringe. Se une por medio de un conectivo circunfaríngeo al ganglio subfaríngeo, a partir del cual se extiende el cordón nervioso ventral dorsal, formado por una cadena de cuatro ganglios, que parecen controlar a los cuatro pares de patas.

Los sexos están separados. En algunas especies de agua dulce, que viven sobre musgos, no se conocen machos, y los animales se reproducen por partenogénesis. Algunas especies tienen machos enanos, pero en la mayoría de los tardigrados que se conocen suele haber machos y hembras aproximadamente en la misma proporción. En ciertas especies el esperma se deposita directamente en el receptáculo seminal de la hembra o en su cloaca durante la cópula; en otros casos, el esperma se inyecta en la cavidad corporal perforando la cutícula. Los huevos de algunas especies están extraordinariamente ornamentados (Figura 18-21). La puesta de los huevos, como la defecación, ocurre aparentemente sólo al mudar, cuando se reduce el volumen de líquido celomático. Las hembras de algunas especies ponen los huevos en el interior de la cutícula recién mudada

(Figura 18-22). En algunos de estos casos, los machos se amontonan alrededor de la cutícula vieja, y depositan el esperma en su interior.

Carecemos de investigaciones detalladas sobre el desarrollo de los tardigrados, pero la segmentación parece ser completa. Se forma una estereogástrula y aparecen cinco pares de bolsas celomáticas que recuerdan al desarrollo enterocélico de muchos deuterostomos. Sin embargo, todas ellas excepto el último par, que se fusiona para

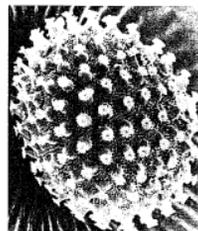


Figura 18-21  
Micrografía electrónica  
de barrido del huevo,  
muy ornamentado, de un  
tardigrado, *Macrobiotus  
hufelandii*.

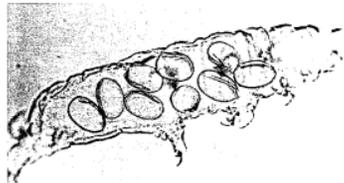


Figura 18-22  
Exuvia de un tardigrado, con varios huevos fecundados en su interior.

formar las gónadas, desaparecer durante el desarrollo y el gonocoe es el único celoma verdadero que permanece en el adulto. El desarrollo es directo y rápido. Tras unos 14 días, los jóvenes utilizan sus uñas para salir del huevo. En ese momento ya está relativamente fijado el número de células, y el crecimiento tiene lugar fundamentalmente por el incremento del tamaño celular, no por el aumento del número de células.

Una de las características más intrigantes de los tardigrados terrestres es su capacidad para entrar en un estado de actividad suspendida, denominado criptobiosis, durante el cual su metabolismo resulta virtualmente imperceptible; así, el organismo puede soportar condiciones ambientales rigurosas. Bajo condiciones de desecación gradual, el contenido en agua del cuerpo se reduce del 85% a sólo el 3%, el movimiento cesa, y el cuerpo adquiere forma de barril. En estado criptobiosis, los tardigrados pueden resistir temperaturas extremas, entre +149 °C y -272 °C, radiación ionizante, deficiencia de oxígeno y otras condiciones adversas, pudiendo sobrevivir durante años. La actividad vuelve cuando se recupera la humedad. Algunos nematodos y rotíferos también presentan criptobiosis.

## FILOGENIA

No se conocen muy bien las relaciones evolutivas entre los ecdosozos. Los miembros de este clado no comparten un patrón de segmentación común. En los nematodos y nematomorfos, la segmentación se describe como exclusiva, en los tardigrados es espiral o radial. En los priapulidos, es algo similar a una segmentación radial. En los kinorincinos, lorificeros y tardigrados no se ha estudiado la segmentación. En el clado de los onicóforos que contienen gran cantidad de vitelos, el citoplasma no se segmenta por el núcleo se divide. El desarrollo es similar al de los artrópodos con huecos centrotónicos (p. 172). En los huesos con poco vitelos de los onicóforos, la segmentación es completa (holoblastica), pero los patrones de la segmentación varían, parece espinal en algunos taxones y radial en otros.

En ausencia de caracteres del desarrollo, el orden de ramificación en todos los ecdosozos no está definido, aunque los Nematodos están unidos a los Nematomorfos en el clado Nematoides (Figura 18-1). Las filogenias actuales consideran a estos dos filios como taxones hermanos que comparten una cutícula de colágeno.

El filo Kinorincinos se considera como el taxón hermano del filo Priapulidos, sobre la base de que comparten una faringe con doble capa. Los Kinorincinos tienen piezas bucales (estiles orales en un cono bucal no invaginable) similares a las de los lorificeros, pero éstos también comparten algunos caracteres morfológicos con las larvas de los nematodos y con los priapulidos. Algunos trabajos proponen el clado Escalidóforos para agrupar a Kinorincinos, Priapulidos y Lorificeros, aunque se necesitan más trabajos sobre estos animales antes de plantear un orden de ramificación determinado.

El clado Panartrópodos agrupa tres filios cuya asociación evolutiva ha estado clara desde hace tiempo. El filo Onicóforos es el taxón hermano del clado que agrupa a los artrópodos y los tardigrados.

Las características de los onicóforos que comparten con los artrópodos son el corazón tubular y el hemocoe con sistema circulatorio abierto, la presencia de triaques (probablemente no homólogos), la ausencia de cilios ectodérmicos y el gran tamaño del cerebro. Los onicóforos se parecen a los anélidos en la disposición metamérica de los nefridios, la pared muscular del cuerpo, los ocelos en copia pigmentaria y los conductos reproductores cilíndricos.

Como características exclusivas encontramos las papilas orales, las glándulas mucígenas, los túbulos del cuerpo y la ausencia de segmentación externa.

Algunos autores creen que los onicóforos deberían incluirse con miriápodos e insectos en el filo Artrópodos. Sin embargo, la mayor parte de los autores están de acuerdo en que las diferencias parecen indicar la conveniencia de mantenerlos en un filo separado (Figura 18-1). Los análisis moleculares sugieren la situación de los Onicóforos en el clado Panartrópodos, con una segunda rama que contiene tanto a los Artrópodos como a los Tardigrados.

Los tardigrados presentan alguna semejanza con los rotíferos, particularmente en su reproducción y en sus tendencias criptobioticas, y algunos autores les han considerado pseudocelomados. Sin embargo, desde el punto de vista de la embriogénesis, podrían situarse entre los celomados. El origen entrocéfalo de su mesodermo es un rasgo típico de los deuterostomos, pero se forman cinco bolsas, algunas desaparecen y otras se fusionan, a diferencia del patrón de los deuterostomos típicos. Por otro lado, otros autores identifican varias sinapomorfías que sugieren agruparlos con los Artrópodos (Figura 18-1). Los análisis de secuencias moleculares de DNA apoyan su localización junto a los Artrópodos en los Ecdosozos. Los Tardigrados y los Artrópodos también comparten dos características morfológicas: las sedas artrópodinas y los músculos que se insertan en la cutícula de los artrópodos (Figura 18-1).

La reconstrucción de la historia evolutiva de la vida es un trabajo fascinante, pero los biólogos carecen de información sobre la morfología y el desarrollo de muchos taxones, como se deduce de todo lo expuesto aquí. Muchos de los taxones menos conocidos están compuestos de animales muy pequeños que viven en hábitat recónditos, como el espacio entre los granos de arena, con lo que hasta que no se describan todos los estados de los caracteres de estos animales, nuestro conocimiento de los Ecdosozos y de la filogenia de los Metazoos estará incompleto.

## Diversificación adaptativa

Excluyendo a los artrópodos, ciertamente, los nematodos presentan la radiación adaptativa más impresionante de este grupo de filios. Son, con mucho, el grupo con mayor número de individuos y de especies, y son capaces de adaptarse a casi cualquier hábitat adecuado para la vida animal. La estructura de su cuerpo básicamente pseudocelomada, con la cutícula, el esqueleto hidrostático y la musculatura longitudinal, presenta suficiente generalización y plasticidad como para adaptarse a una enorme variedad de condiciones físicas. Las estirpes de vida libre han producido formas parásitas al menos en varias ocasiones y, virtualmente, han explotado todos los potenciales hospedadores. Una filogenia reciente señala que las formas parásitas de plantas han surgido a partir de antecesores que se alimentaban de hongos, en tres etapas evolutivas independientes. Presentan todos los tipos de ciclo vital: desde el simple y directo al complejo, con hospedadores intermedios; desde la reproducción normal dioica a la parenogénesis, el hermofroditismo, y la alternancia de generaciones de vida libre y parásitas. El factor que más contribuye al oportunismo evolutivo de los nematodos ha sido su extraordinaria adaptabilidad para sobrevivir en condiciones subóptimas para la viabilidad; por ejemplo, el desarrollo se detiene en muchas especies de vida libre y en otras parásitas de animales, y tienen gran capacidad para sufrir criptobiosis (sobrevivir en condiciones extremas asumiendo un ritmo metabólico muy bajo) muchas especies de vida libre y parásitas de plantas.

Los filios tratados en este capítulo presentan una gran variedad de planes corporales. El análisis de semejanza de nucleótidos en el gen para la subunidad menor 18S del rDNA proporciona pruebas de que pertenecen al superfilio Ecdosozos. Todos los miembros de este clado mudan sus cutículas.

Excluyendo a los Artrópodos, los Nematodos son con mucho el grupo más grande y más importante de estos filios, y aunque hoy solamente hay descritas 25 000 especies, se estima que podría contar con más de 500 000 especies. Son más o menos cilíndricos, con los extremos terminados en punta y cubiertos por una cutícula resistente y diferenciada. La musculatura de la pared del cuerpo es exclusivamente longitudinal y encierra un volumen de líquido en el pseudocoele a alta presión hidrostática que interviene en la locomoción. La presión hidrostática tiene un efecto fundamental en diversas funciones fisiológicas de los nematodos, como la ingestión de alimento, la eliminación de las heces, la excreción y la cópula. Muchos nematodos son dioicos, con cuatro estados juveniles, cada uno de ellos separado por la muda de la cutícula. Casi todos los animales y muchas plantas tienen nematodos parásitos, pero muchos otros nematodos viven libres en el suelo y en las plantas acuáticas. Algunos nematodos parásitos tienen parte de su ciclo vital de vida libre, otros sufren una migración por los tejidos del hospedador, y algunos

también tienen hospedadores intermedios en su ciclo vital. Algunos de los nematodos parásitos causan daños graves a otros animales y a las personas.

Los Nematomorfos, parecidos superficialmente a los nematodos, tienen estados juveniles parásitos de artrópodos y un estado adulto acuático de vida libre.

Los Kinorincinos y Lorificeros son pequeños filios de animales acuáticos pseudocelomados. Los Kinorincinos se fijan e impulsan mediante las espinas de su cabeza. Los Lorificeros pueden retraerse en su loriga. Los Priapulidos son gusanos marinos excavadores de tamaño medio.

El clado Panartrópodos agrupa a Onicóforos, Tardigrados y Artrópodos. Tienen sistemas circulatorios abiertos con un hemocoele.

Los Onicóforos son animales parásitos a orugas que se encuentran en ambientes húmedos, fundamentalmente tropicales. Son metamérficos y se mueven mediante una serie de apéndices no articulados pero provistos de garras.

Los Tardigrados son animales pequeños, mayoritariamente terrestres, que viven en la película de agua que cubre rocas y líquenes. Tienen cuatro pares de patas no articuladas y una cutícula no quitinosa. Pueden sufrir criptobiosis, soportando condiciones adversas durante largos periodos.

- ¿Qué es una cutícula?
- Defina ecdisis.
- ¿Qué es un esqueleto hidrostático?
- Diferencie un solenocoe de una célula flagelara.
- Explique dos características peculiares de los músculos de la pared del cuerpo de los nematodos.
- ¿Qué característica de la musculatura de la pared del cuerpo de los nematodos requiere de una alta presión hidrostática en el líquido pseudocelomático para funcionar eficientemente?
- Explique la interacción de la cutícula, la musculatura de la pared del cuerpo y el líquido pseudocelomático en la locomoción de los nematodos.
- Explique cómo afecta la alta presión pseudocelomática a la alimentación y a la defecación en los nematodos.
- Resume el ciclo vital de *Ascaris lumbricoides*, anquilostomas, *Enterobius vermicularis*, *Trichinella spiralis*, *Wuchereria bancrofti*.
- ¿En qué lugar del cuerpo humano se localizan los adultos de los ejemplos de la pregunta 9?
- Resume el ciclo vital de un nematomorfo de la familia Górdidos.
- ¿Qué tienen en común los nematodos y los nematomorfos y cuáles son sus diferencias?
- ¿Dónde viven los kinorincinos?
- Describe el introyecto de un lorificero y un priapulido.
- ¿En qué se diferencia un verdadero celoma de un hemocoele?
- ¿En qué sentido el hemocoele es parte del sistema circulatorio?
- ¿En qué hábitat podemos encontrar tardigrados?
- ¿Qué valor tiene para la supervivencia la criptobiosis de los tardigrados?
- Describe los dos principales clados de protostomos y diga un rasgo característico de cada uno de ellos.
- Enumere el plan corporal predominante (celomado, pseudocelomado o celomado) de los miembros de cada filo de protostomos y discuta cómo nuestra visión de la evolución de los protostomos podría cambiar si así cada plan corporal fuera un carácter homólogo.

Aguinoldo, A. M. A., J. M. Turbeville, S. L. Linford, M. C. Rievers, J. J. F. R. Garey, R. A. Raff, and J. A. Lake. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other molting animals. *Nature* 387: 489-493. *El análisis secuencial que justifica el superfilio Ecdosozos.*

Balavoine, G. and A. Adolste. 1998. One or three Cambrian radiations? *Science* 280:397-398. *Se discute la radiación en los 24 filios Ecdosozos, Lofotrocozoos y Deuterostomos.*

Bird, A. F. and J. Bird. 1991. *The structure of nematodes*, ed. 2. New York: Academic Press. *La bibliografía disponible con mayor puntualidad sobre la morfología de los nematodos. Muy recomendada.*

Brusca, R. C., and G. J. Brusca 2003. *Invertebrates*, ed. 2. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Un buen texto de Invertebrados.*

Chan, M.-S. 1997. The global burden of intestinal nematode infections—fifty years on. *Parasitol. Today* 13:436-443. *Según este autor, las estimaciones más recientes son de 1273 millones de infecciones (24% prevalencia) con *Ascaris*, 502 millones (17% prevalencia) con *Trichuris*, y 1 277 millones (24% prevalencia) con anquilostomas. *La prevalencia universal de estos nematodos ha permanecido esencialmente invariable en 50 años!**

Desposater, D. D. 1990. *Trichinella spiralis* the worm that would be virus. *Parasitol. Today* 6:193-196. *Los primeros estados juveniles de Trichinella se encuentran entre los mayores parásitos intracelulares.*

Dozato, H., and J. Dopazo. 2005. Genome-scale evidence of the nematode-arthropod clade. *Genome Biol.* 6:R41. *Los árboles filogenéticos*

- contrastadas bajo la hipótesis de que el cuerpo celomado es homólogo se comparan con las que asumen que los celomatos es un rango homólogo.
- Duke, B. O. L. 1990. Onchocerciasis (river blindness) -can it be eradicated? *Parasitol. Today* 6:82-84. *A pesar de la introducción de un fármaco muy eficaz, el autor predice que este parásito no se erradicará a corto plazo.*
- Garey, J. R., M. Konec, D. E. Nelson and J. Brooks. 1996. Molecular analysis supports a tardigrade-arthropod association. *Invert. Biol.* 115: 79-88. *La relación de los Tardigrados y los Artrópodos basada en caracteres morfológicos se ve apoyada por análisis de la secuencia de ADN que codifica la subunidad pequeña del rDNA.*
- Gould, S. J. 1995. Of tongue Works, velvet Works, and water bears. *Natural History* 104(1): 6-15. *Intrigante ensayo sobre las afinidades de los Pentastómidos, los Onicóforos y los Tardigrados, y sobre cómo, al igual que otros filos mayores, son productos de la explosión cámbrica.*
- Halanych, K. M. and Y. Passamaneck. 2001. A brief review of metazoan phylogeny and future prospects in flux-research. *Am. Zool.* 41:629-639. *Una buena revisión de los argumentos en favor y en contra de la hipótesis ecdisozoa-lyofitocozoos.*
- Holzerinan, M., A. van der Wurff, S. van den Elsen, H. van Megen, T. Borgers, O. Holowachow, J. Bakker, and J. Helden. 2006. Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades. *Mol. Biol. Evol.* 23:1792-1800. *Una nueva filogenia de nemátodos muestra que las especies parásitas de plantas surgen de antecesoros comedores de hongos, según tres linajes.*

- Neuhaus, B., and R. P. Higgins. 2002. Ultrastructure, biology, and phylogenetic relationships of Kirochrychna. *Inorg. and Comp. Biol.* 42:619-632. *Un resumen detallado de la biología y la anatomía de estos animales.*
- Nielsen, C. 1995. Animal evolution: Interrelationships of the living phyla. Oxford University Press, New York. *El autor propone rangos homólogos para los principales taxones menos comocidos.*
- Ogilvie, B. M., M. E. Selkirk, and R.M. Maizels. 1990. The molecular evolution and nematode parasitology: yesterday, today and tomorrow. *J. Parasitol.* 76:607-618. *La moderna biología molecular ha introducido grandes cambios en las investigaciones sobre los nemátodos.*
- Poinar, G. O., Jr. 1983. The natural history of nematodes. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, Inc. *Contiene gran cantidad de información sobre estas fascinantes criaturas.*
- Reinhard, J., and D. M. Rowell. 2005. Social behaviour in an Australian velvet worm, *Eupariptoides ruseellii* (Oryzophora: Peripatopidae). *J. Zool.* 267:1-7. *Este gusano caza colectivamente y tiene una estructura social organizada en la que la hembra es la dominante.*
- Taylor, M. J., and A. Hoerauf. 1999. *Wolbachia* bacteria of filarial nematodes. *Parasitol. Today* 15:437-442. *Todas las filarias parásitas de los seres humanos tienen como endosimbionta a Wolbachia, y la mayoría de las filarias de todas las clases son infectadas. Los nemátodos se pueden "curar" con el tratamiento del antibiótico tetraciclina. Si se curan, no pueden reproducir. Las bacterias aparentemente pasan directamente desde las hembras a la descendencia.*



Un escorpión.

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanipz14e](http://www.mhhe.com/hickmanipz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

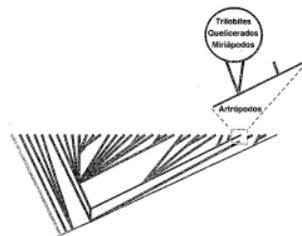
## Una coraza completa

En algún momento, en algún lugar durante el periodo Precámbrico, sucedió un importante acontecimiento en la evolución de la vida en la Tierra. En un antecesor segmentado de los animales que hoy denominamos artrópodos, la cutícula blanda se endureció por el depósito adicional de proteínas y de un polisacárido llamado quitina. El exoesqueleto cuticular ofreció cierta protección frente a los depredadores y otros peligros ambientales, y dotó a sus poseedores de un formidable conjunto de otras ventajas selectivas. Por ejemplo, la cutícula endurecida proporcionó un lugar más seguro para la inserción de la musculatura, permitió a los segmentos y articulaciones adyacentes funcionar como palancas, y mejoró ampliamente el potencial para una locomoción rápida, incluyendo el vuelo. Por descontado, la coraza no podía estar endurecida de manera uniforme; el animal sería tan inmóvil como el leñador de hojalata de *El Mago de Oz*. Se separaron porciones de cutícula endurecida y entre ellas quedaron partes finas y flexibles que dieron lugar a suturas y articulaciones. El exoesqueleto cuticular tuvo un enorme potencial evolutivo. Una expansión articulada de cada segmento dieron lugar a los apéndices.

# 19

## Los trilobites, los quelicerados y los miriápodos

- FILO ARTRÓPODOS
- SUBFILO TRILOBITES
- SUBFILO QUELICERADOS
- SUBFILO MIRIÁPODOS



Una vez hubo evolucionado la cutícula endurecida, o quizás al mismo tiempo, se necesitaron otros muchos cambios en el cuerpo y los ciclos vitales de los protoartrópodos. El crecimiento requirió una serie de mudas de la cutícula, controladas por hormonas. Los compartimentos celomáticos redujeron su función hidrostática, lo que motivó la regresión del celoma y su sustitución por un sistema de senos (hemocoele). Desaparecieron los cilios móviles. Estos cambios y otros más se conocen como «artropodización». Algunos zoólogos argumentan que todos los cambios en la artropodización son consecuencia del desarrollo de un exoesqueleto cuticular. Si varios antecesoros semejantes a los anélidos tuvieron un exoesqueleto cuticular que evolucionó independientemente, habrían desarrollado de forma independiente el conjunto idéntico de caracteres que asociamos con la artropodización. Si fuera éste el caso, el inmenso filo que denominamos Artrópodos sería en realidad polifilético. No obstante, nosotros coincidimos con otros zoólogos que consideran que el peso de la evidencia apoya el estatus de un filo único.

## FILO ARTRÓPODOS

El filo Artrópodos (*Gr. arthron*, unión, articulación, + *podus*, podo, pie) es actualmente el filo con más diversidad de especies del Reino Animal, ya que comprende más de las tres cuartas partes de las especies conocidas. Aproximadamente se han registrado 1 000 000 especies y, posiblemente, queden por identificar muchas más. De hecho, según los estudios realizados sobre la fauna de insectos en la bóveda arbórea de la selva tropical, se puede estimar que el número de especies sin describir es mucho más elevado. Los artrópodos incluyen arañas, escorpiones, garrapatas, ácaros, crustáceos, milpiés, ciempiés, insectos y algunos otros grupos menos conocidos. Además, existe un rico registro fósil, que se extiende desde finales del período Precámbrico.

Aunque algunos artrópodos superan los 60 cm de longitud, la mayor parte de ellos está muy por debajo de esta cifra. No obstante, los euriprótidos del Paleozoico alcanzaron los 3 m, y algunos insectos primitivos semejantes a las libélulas (Protodonata) tenían una envergadura de aproximadamente 1 m. Actualmente el artrópodo de mayor tamaño es el cangrejo japonés *Macrocheira* (*Gr. makros*, grande, + *cheira*, mano) que tiene 4 m de envergadura, el de menor tamaño es el ácaro parásito *Demodex* (*Gr. demos*, cuerpo, + *dex*, un gusano de la madera), que tiene miembros de 0.1 mm de largo.

Los artrópodos generalmente son animales activos y vigorosos. Aunque la mayoría son herbívoros, utilizan todas las formas de alimentación: carnívora, herbívora y omnívora. Muchos artrópodos acuáticos son omnívoros o dependen de las algas para su alimentación, y la mayoría de las formas terrestres viven principalmente de las plantas. En cuanto a la diversidad en su distribución ecológica, los artrópodos no tienen rival.

Aunque muchos artrópodos terrestres compiten con el hombre por el alimento y propagan graves enfermedades, son esenciales en la polinización de muchas plantas alimenticias. También sirven como alimento, proporcionan medicamentos y colorantes, y generan productos útiles como la seda, la miel, la cera de abeja y los colorantes.

Los artrópodos están más amplia y densamente distribuidos por todas las regiones de la tierra que los representantes de cualquier otro filo de eucariotes. Se encuentran en todos los tipos de ambientes, desde las profundidades oceánicas hasta las cumbres más elevadas, y desde los trópicos hasta muy al interior de las zonas polares norte y sur. Distintas especies están adaptadas a vivir en el aire, en la tierra, en aguas marinas, salobres o dulces, o en, o sobre plantas y otros animales. Algunas especies viven en lugares donde ningún otro animal podría sobrevivir.

### Relaciones entre los subgrupos de Artrópodos

Los artrópodos son protostomos ecdiozoos que pertenecen al clado Panartrópodos (Figura 18-1). Tienen el cuerpo segmentado, una cutícula quitinosa que a menudo contiene calcio, y apéndices articulados. En ocasiones se llama "artropodización" a la rigidez crítica de la cutícula para formar un exoesqueleto articulado.

Los artrópodos se han diversificado ampliamente, si bien es relativamente fácil identificar los modelos corporales particulares que caracterizan a sus subgrupos. Por ejemplo, los ciempiés y los milpiés tienen troncos compuestos de segmentos similares repetidos, mientras que las arañas tienen dos regiones diferenciadas en

sus cuerpos y carecen de los segmentos repetidos. Los artrópodos se dividen en varios subfilos basados en nuestros conocimientos actuales de las relaciones entre los subgrupos.

Tradicionalmente, ciempiés, milpiés y formas relacionadas, como los paurópodos y los sínifos, se agruparon junto a los insectos en el subfilo Unirrámeos. Los miembros de los Unirrámeos poseen todos apéndices unirrámeos (con una sola rama), en contraposición a los apéndices que tienen dos ramas o apéndices birrámeos (Figura 19-1). Las filogenias construidas utilizando los datos moleculares no sostienen que los unirrámeos sean un grupo monofilético. Además, a medida que se conocen mejor las bases genéticas de los apéndices unirrámeos versus birrámeos (p. 439), se hace cada vez más improbable que todos los apéndices unirrámeos se hayan heredado de un único antecesor común con este tipo de apéndice.

Actualmente se definen cinco subfilos de artrópodos. Ciempiés, milpiés, paurópodos y sínifos se sitúan en el subfilo Miriápodos. Los insectos en el subfilo Hexápodos. Arañas, garrapatas, cangrejos, cacerola y otros relacionados constituyen el subfilo Quelicerados. Bogavantes, cangrejos, percebes y otros muchos forman el subfilo Crustáceos. Aquí incluimos a los "gusanos lengua", los miembros del antiguo filo de los Pentastómidos. Los extintos trilobites quedan situados en el subfilo Trilobites.

Las relaciones entre los subfilos son polémicas. Una de las hipótesis asume que todos los artrópodos que poseen una pieza bucal particular, la **mandíbula** (Figura 19-1) pertenecen a un único clado, Mandibulados. Éste incluye a los miembros de los Miriápodos, Hexápodos y Crustáceos. Los artrópodos que no tienen mandíbulas poseen **queliceros** (Figura 19-1), como se ejemplifica con las arañas. Así, de acuerdo con la "hipótesis mandibulada", miriápodos, hexápodos y crustáceos están más estrechamente relacionados unos con otros que cualquiera de ellos con los quelicerados. Las críticas a la hipótesis de los mandibulados argumentan que en cada grupo las mandíbulas son tan diferentes entre sí que no pueden ser homólogas. Las mandíbulas de los crustáceos son multiaarticuladas, con superficies morderoras y masticadoras en sus bases (mandíbulas gnatóbásicas), mientras que las de los mirápodos y los hexápodos tienen una única articulación con superficie morderora solamente en su extremo distal. También hay alguna diferencia en los músculos que controlan los dos tipos. Los que proponen la hipótesis de los mandibulados argumentan que 500 millones de años de historia de las mandíbulas hacen posible la evolución de la diversidad mandibular a partir de un tipo primitivo.

Noosotros suponemos que el subfilo Trilobites fue el subgrupo de artrópodos que se separó antes. También consideramos al subfilo Crustáceos como un taxón hermano del subfilo Hexápodos, pero queda sin especificar el orden de ramificación para los subfilos Miriápodos y Quelicerados, o la rama combinada con Hexápodos y Crustáceos (Figura 19-2). La prueba de una estrecha relación entre hexápodos y crustáceos ha surgido de ciertos estudios filogenéticos que han utilizado caracteres moleculares; estos estudios incitan a una reevaluación de los caracteres morfológicos en los miembros de ambos taxones. Unimos el subfilo Crustáceos con el subfilo Hexápodos en el clado Pancrustáceos. La naturaleza exacta de las estrechas relaciones entre estos dos subfilos está actualmente en estudio y se discute en los Capítulos 20 y 21.

En este capítulo, después de una introducción general a los artrópodos, estudiaremos tres subfilos: Trilobites, Quelicerados y Miriápodos. El Capítulo 20 se dedica al subfilo Crustáceos y el Capítulo 21 al subfilo Hexápodos.

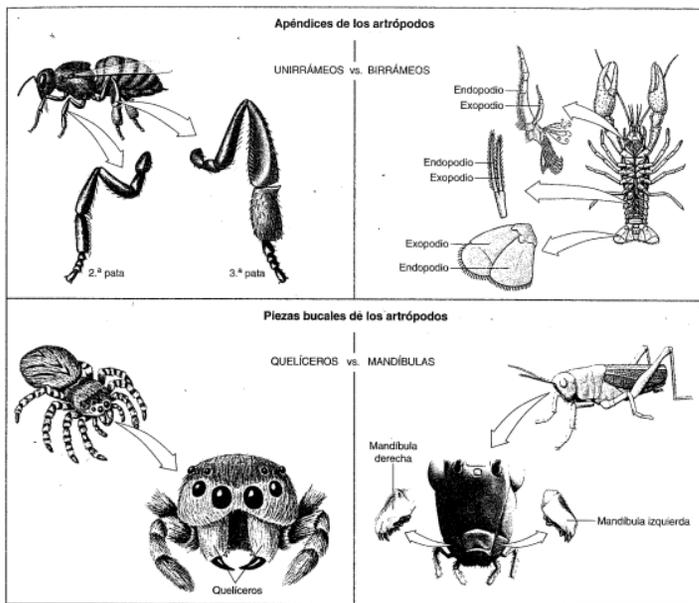


Figura 19-1

Dos caracteres importantes de los artrópodos: los apéndices pueden ser unirrámeos (la pata de la abeja melífera) o birrámeos (las patas del bogavante); las piezas bucales pueden ser queliceros (arañas) o mandíbulas (saltamontes). Obsérvese que la presencia o la ausencia de branquias está relacionada con la forma del apéndice.

### ¿Por qué los artrópodos son tan abundantes y diversos?

Los artrópodos han logrado una enorme diversidad (número de especies), amplia distribución, variedad de hábitat, costumbres alimentarias, y tienen una asombrosa predisposición genética para adaptarse a las condiciones cambiantes. A continuación se resumen brevemente algunos de los esquemas estructurales y fisiológicos que les han ayudado a conseguir tal preponderancia.

1. **Exoesqueleto muy adaptable.** Los artrópodos poseen un exoesqueleto que les proporciona una gran protección sin sacrificar la flexibilidad ni la movilidad. Este exoesqueleto es la **cutícula**, una cubierta externa secretada por la epidermis subyacente. La cutícula comprende una gruesa **procutícula**

interna y una **epicutícula** externa relativamente más fina (Figura 19-3). Tanto la procutícula como la epicutícula constan de varias capas (láminas). La epicutícula se compone de proteína, a menudo con lípidos. La proteína se estabiliza y endurece mediante uniones químicas, un proceso llamado **esclerotización**, lo que aumenta sus posibilidades protectoras. En muchos insectos, la capa más externa de la epicutícula contiene ceras que reducen las pérdidas de agua.

La procutícula está dividida en **exocutícula**, secretada antes de la muda, y **endocutícula**, secretada después de la muda. Ambas capas contienen **quinta** unión a proteínas. La quinta es un polisacárido nitrogenado, flexible, resistente e insoluble en agua, álcalis y ácidos débiles. De esta manera, la procutícula no sólo es flexible y ligera sino que también pro-

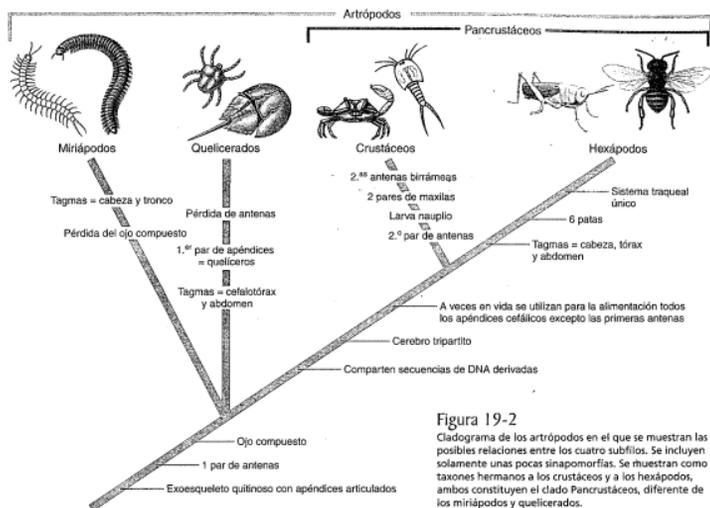


Figura 19-2

Cladograma de los artrópodos en el que se muestran las posibles relaciones entre los cuatro subfilos. Se incluyen solamente unas pocas sinapomorfias. Se muestran como taxones hermanos a los crustáceos y a los hexápodos, ambos constituyen el clado Pancrustáceos, diferente de los miriápodos y quelicerados.

porciona protección, particularmente contra la deshidratación y otras alteraciones físicas y biológicas. En los insectos, la quitina constituye alrededor del 50% de la procutícula y el resto son proteínas. En algunos crustáceos la quitina puede constituir hasta un 60% u 80% de la procutícula. En la mayor parte de los

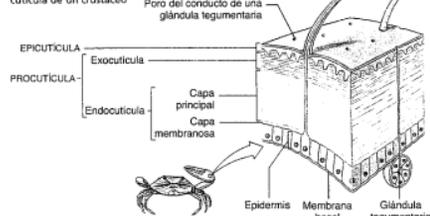
crustáceos la procutícula está también impregnada con **sales cálcicas**, que reducen su flexibilidad y también aumentan su rigidez. En el duro caparazón de las langostas y los cangrejos, por ejemplo, esta calcificación es extrema.

La cutícula puede ser blanda y permeable o puede formar una verdadera cubierta arcazada. Entre los segmentos del cuerpo y entre los segmentos de los apéndices, la cutícula es fina y flexible, creando uniones móviles y permitiendo la libertad de movimientos. En los crustáceos y en los insectos la cutícula forma entrantes (**apodemas**) que sirven para la inserción de la musculatura. La cutícula puede también tapizar las regiones anterior y posterior del tubo digestivo, recubrir y reforzar las tráqueas, estar adaptada como piezas bucales cortantes, órganos sensoriales, órganos copuladores y estructuras ornamentales. Realmente es un material versátil.

El exoesqueleto cuticular no distensible impone, sin embargo, una serie de importantes limitaciones al crecimiento. Para crecer, un artrópodo tiene que mudar su cubierta externa a intervalos y formar una nueva, proceso al que se denomina **muda**. El proceso de muda finaliza en el momento de despojarse de la epidermis, o **ecdisis**. Los artrópodos pueden mudar muchas veces antes de alcanzar el estado adulto, y algunos continúan mudando después de ello. Se dan

Figura 19-3

Estructura de la cutícula de un crustáceo



### Características del filo Artrópodos

- Apéndices articulados:** ancestralmente un par por segmento, pero con frecuencia su número se reduce; a menudo, los apéndices se modifican para funciones especializadas.
- Viven en hábitat marinos, dulcícolas y terrestres; muchos son capaces de volar.
- Taxones de vida libre y parásitos.
- Simetría bilateral; **cuerpo segmentado** dividido en **tagmas** que comprenden cabeza y tronco; cabeza, tórax y abdomen; o cefalotórax y abdomen; cabeza definida.
- Cuerpo triblástico.
- Celoma reducido** en el adulto, la mayor parte de la cavidad del cuerpo es un hemocel (senos o espacios en los tejidos) lleno de sangre.
- Exoesqueleto cuticular** que contiene proteínas, lípidos, quitina y, con frecuencia, carbonato cálcico, es secretado por la epidermis subyacente y se renueva a intervalos (muda); aunque existe quitina en unos pocos grupos diferentes de los artrópodos, su uso está mejor desarrollado en estos últimos.
- Sistema digestivo completo;** partes bucales modificadas a partir de los apéndices y adaptadas a diferentes métodos de alimentación; en ciertos artrópodos, el tubo digestivo muestra gran especialización, lleva dientes quitinosos, compartimientos y osculos gástricos.
- Sistema muscular complejo** que se fija en el exoesqueleto, con **músculos estriados** para acciones rápidas, **músculos lisos** para los órganos viscerales, sin cilios.
- Sistema nervioso** semejante al de los anélidos, con un cerebro dorsal conectado por un anillo alrededor del esófago a una doble cadena nerviosa de ganglios ventrales; en algunas especies fusión de ganglios.
- Órganos sensoriales bien desarrollados; patrones de comportamiento mucho más complejos que los de la mayoría de los invertebrados, con amplia aparición de la **organización social**.
- Algunos taxones con partenogénesis.
- Normalmente sexos separados**, con órganos reproductores y conductos pares; por lo general con fecundación interna; oviparos u ovovivíparos; a menudo con **metamorfosis**.
- Glándulas excretoras** pares denominadas **glándulas coxales, antenales o maxilares**; algunos con otros órganos excretores denominados **tubos de Malpighio**.
- Respiración por la **superficie del cuerpo, branquias, tráqueas** (tubos de aire) o **pulmones en libro**.
- Sistema circulatorio abierto**, con un **corazón contractil dorsal**, arterias y hemocel (senos sanguíneos).

más detalles sobre el proceso de la muda en los crustáceos en las pp. 428 y 455, respectivamente. Un exoesqueleto es también relativamente pesado, y se hace proporcionalmente aún más pesado con el aumento de tamaño. Esto tiende a limitar el tamaño de los artrópodos terrestres.

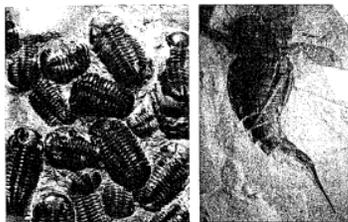
- Segmentación y apéndices para una locomoción más eficaz:** El modelo corporal del artrópodo primitivo fue como una serie lineal de segmentos similares, cada uno con un par de apéndices articulados. Sin embargo, los grupos actuales exhiben una variedad amplia de segmentos y apéndices. Ha habido una tendencia a combinar segmentos o a fusionarlos en grupos funcionales, denominados **tagmas**, que tienen papeles especializados. Por ejemplo, los cuerpos de las arañas tienen dos tagmas. Frecuentemente los apéndices están diferenciados

- y especializados para desarrollar diferentes labores. Las patas articuladas son, básicamente, palancas huecas que se mueven mediante músculos internos, la mayoría de los cuales son estriados para una acción rápida. Los apéndices pueden tener pelos sensitivos (como sedas y espinas) y pueden estar modificados y adaptados para funciones sensoriales, captura de alimento, marcha rápida y escape, y natación.
- Aire conducido directamente a las células.** La mayoría de los artrópodos terrestres tiene un sistema traqueal muy eficaz, con tubos conductores de aire que liberan directamente oxígeno a los tejidos y las células, y hacen posible un ritmo metabólico alto durante periodos de intensa actividad. Este sistema también tiende a limitar el tamaño del cuerpo. Los artrópodos acuáticos respiran principalmente por alguna forma de sistema branquial interno o externo.
  - Órganos sensoriales muy desarrollados.** Hay una gran variedad de órganos sensoriales, desde el ojo compuesto (en moscas) a los relacionados con el tacto, el olfato, el oído, el equilibrio, la percepción química y otros. Los artrópodos se mantienen en alerta constante sobre lo que sucede en su entorno.
  - Patrones de comportamiento complejos.** Los artrópodos superan a la mayor parte de los invertebrados en cuanto a la complejidad y organización de sus actividades. La conducta innata (no aprendida) controla, indubablemente, mucho de lo que hacen, pero el aprendizaje también tiene una parte muy importante en la vida de muchas especies.
  - Reducción de la competencia intraespecífica por medio de la metamorfosis.** Muchos artrópodos pasan por cambios metamórficos, lo que incluye una forma larvaria con una estructura muy diferente a la del adulto. A menudo, la forma larvaria está adaptada a un tipo de alimentación distinto a la del adulto y ocupa un hábitat diferente, con lo cual la competencia dentro de la especie es menor.

### SUBFILO TRILOBITES

Los trilobites posiblemente se originaron antes del Cámbrico, en el que florecieron. Se extinguieron hace unos 200 millones de años, pero abundaron durante los periodos Cámbrico y Ordovícico. Su nombre hace referencia a la forma trilobulada de la sección transversal del cuerpo, debida a un par de surcos longitudinales. Era animales aplanados dorsoventralmente, bentónicos y, probablemente, carroñeros (Figura 19-4A). La mayoría podían enrollarse como las cochinitas de humedad y tenían de 2 a 67 cm de longitud. A pesar de su antigüedad, fueron artrópodos muy especializados.

Su exoesqueleto contenía quitina, endurecida en algunas partes por carbonato cálcico. El cuerpo comprendía tres tagmas: cabeza (también denominada cefálico), tórax y pigdio. El cefálico era una pieza única, pero mostraba signos de segmentación precedente: el tórax tenía un número variable de metámeros, y los metámeros del pigdio, en el extremo posterior, estaban fusionados en una lámina. El cefálico llevaba un par de antenas, ojos compuestos, boca y cuatro pares de apéndices semejantes a patas. No tenían verdaderas piezas bucales (ancestralmente derivadas de los apéndices articulados), pero tenían un hipostoma (p. 412), que posiblemente utilizaban para la alimentación. Cada segmento del cuerpo, excepto el último, también presentaba un par de apéndices birrámeos (con dos ramas). Una de las ramas tenía una hilera de filamentos que pudieron haber servido de branquias.



**Figura 19-4**  
Fósiles de artrópodos primitivos. **A**, Trilobites fósiles, vista dorsal. Estos animales abundaron en el Cámbrico medio. **B**, Euriptéridos fósiles. Los euriptéridos florecieron en Europa y Norteamérica desde el Ordovícico al Permiano.

## SUBFILO QUELICERADOS

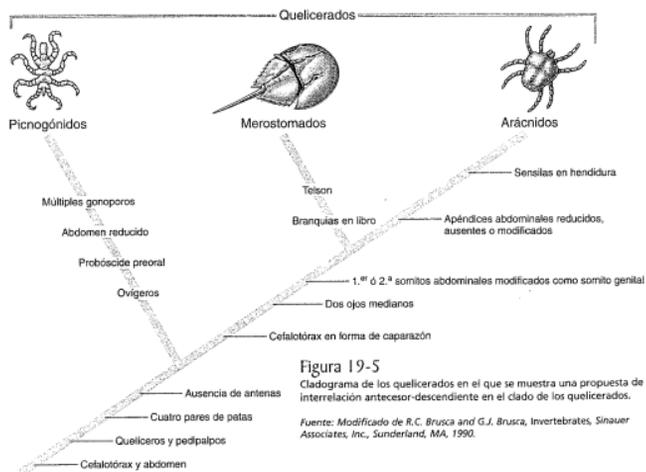
Los artrópodos quelicerados constituyen un grupo antiguo que incluye los euriptéridos (extintos), los cangrejos cacerola, las arañas, las garrapatas y los ácaros, los escorpiones, las arañas de mar y otros grupos menos conocidos, como los escorpiones sol y los escorpiones látigo. Sus cuerpos se componen de dos tagmas: un cefalotórax o prosoma y un abdomen u opistosoma. Se caracterizan por tener seis pares de apéndices coelotóraxicos: un par de queliceros (apéndices bucales), un par de pedipalpos y cuatro pares de patas marchadoras. Carecen de antenas. La mayor parte de los quelicerados succionan líquidos alimenticios de sus presas. Hay tres clases de quelicerados (Figura 19-5).

### Clase Merostomados

Esta clase está representada por los euriptéridos, hoy todos extintos, y los xifosuros o cangrejos cacerola, un grupo antiguo que en ocasiones es calificado como «fósiles vivientes».

### Subclase Euriptéridos

Los euriptéridos o escorpiones de agua gigantes (Figura 19-4B), fueron los mayores de todos los artrópodos fósiles, algunos alcanzaron



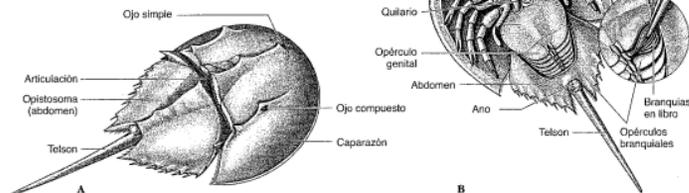
**Figura 19-5**

Cladograma de los quelicerados en el que se muestra una propuesta de interrelación antecesor-descendiente en el clado de los quelicerados.

Fuente: Modificado de R.C. Brusca and G.J. Brusca, *Invertebrates*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 1990.

**Figura 19-6**

**A**, Vista dorsal del cangrejo cacerola *Limulus* (clase Merostomados). Alcanzan tamaños de hasta 0.5 m de longitud. **B**, Vista ventral de la hembra.



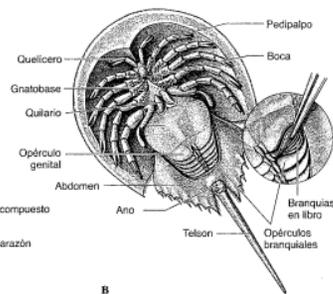
una longitud de 3 m. Sus fósiles se encuentran en rocas desde los períodos Cámbrico al Pérmico. Tenían muchas semejanzas con los cangrejos cacerola marinos (Figura 19-6) y también con los escorpiones, su contrapartida terrestre. La cabeza tenía seis segmentos fusionados, ojos simples y compuestos, queliceros y pedipalpos. Contaban también con cuatro pares de patas marchadoras y el abdomen estaba formado por 12 segmentos y un telson en forma de aguja.

Los euriptéridos eran los depredadores dominantes en su tiempo y algunos tenían apéndices anteriores modificados en grandes uñas prensoras. Es posible que el desarrollo de una armadura en los peces primitivos (pp. 510-511) haya sido una consecuencia de la presión selectiva de la depredación de los euriptéridos.

### Subclase Xifosúridos: cangrejos cacerola

Los xifosúridos constituyen un antiguo grupo marino que data del Cámbrico. El cangrejo cacerola común *Limulus* (*L. limus*, sesgado) (Figura 19-6) no ha cambiado prácticamente desde el Triásico. Hoy sólo sobreviven tres géneros (con cuatro especies): *Limulus*, que vive en aguas someras a lo largo de las costas atlánticas de Norteamérica (incluyendo la costa inferior del Golfo a lo largo de Texas y México); *Carcinoscopius* (*Gr. karkinos*, cangrejo, + *scorpión*, escorpión), a lo largo de la costa sur de Japón, y *Tachyplesus* (*Gr. tachys*, veloz, + *pleurús*, marino), en las Indias orientales y a lo largo de las costas del sur de Asia. Normalmente viven en aguas someras.

Los xifosúridos tienen un **caparazón** (escudo dorsal duro) en forma de herradura, sin segmentar, y un abdomen ancho que tiene un **telson** largo, o cola. El cefalotórax lleva un par de queliceros, un par de pedipalpos y cuatro pares de patas marchadoras, mientras que el abdomen tiene seis pares de apéndices anchos y delgados, fusionados en la línea media (Figura 19-6). En los cinco apéndices abdominales presentan **branquias en libro** (branquias planas como hojas) situadas debajo de opérculos branquiales. Sobre el caparazón se encuentran dos ojos compuestos y dos simples. Los cangrejos cacerola nadan mediante sus láminas abdominales y pueden andar con sus patas marchadoras. Se alimentan por la noche de gusanos y pequeños moluscos, que trocean con sus queliceros y patas marchadoras.



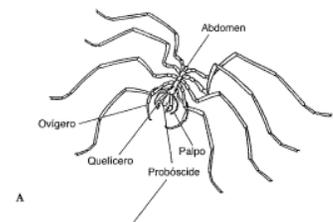
Durante la época reproductora los cangrejos cacerola se dirigen a la costa durante la marea alta para aparearse. Las hembras excavan en la arena donde dejan sus huevos; de cerca, les sigue uno o más machos para añadir su espermatozoides a los nidios antes de que la hembra cubra los huevos con la arena. Los *Limulus* americanos se aparean y dejan sus huevos durante las mareas altas de las lunas llenas y nuevas de la primavera y del verano. Los huevos son calentados por el sol y protegidos de las olas hasta que saiga la joven larva y vuelva al mar durante otra marea alta. Las larvas están segmentadas y a menudo se denominan «larvas trilobite» por su parecido con los trilobites.

### Clase Picnogonídeos: arañas de mar

Unas 1000 especies de arañas de mar ocupan hábitat marinos que varían desde las aguas costeras superficiales a las zonas profundas del océano. Algunas arañas de mar solamente tienen unos pocos milímetros de longitud, pero otras, con las patas extendidas, alcanzan cerca de 0.75 m. Tienen cuerpos delgados, pequeños, y generalmente cuatro pares de patas marchadoras finas y largas. Además tienen un carácter único entre los artrópodos: los segmentos se duplican en algunos grupos, con lo que poseen cinco o seis pares de patas en lugar de los cuatro pares característicos de los arácnidos. Los machos de muchas especies llevan un par de patas suplementarias (**ovígeros**) (Figura 19-7) sobre las que portan los huevos en desarrollo. Los ovígeros suelen faltar en las hembras. Muchas especies también están equipadas con queliceros y palpos.

La pequeña cabeza (céfalon) tiene dos pares de ojos simples sobre una elevación. La boca se localiza en el extremo de una larga **proboscidea** que succiona los jugos de cnidarios y otros animales de cuerpo blando. La mayoría de los picnogonídeos tienen cuatro ojos simples. El sistema circulatorio está limitado a un corazón dorsal sencillo, y faltan los sistemas excretor y respiratorio. El cuerpo estrecho y las patas largas proporcionan una amplia superficie, en relación con el volumen, que es evidentemente suficiente para la difusión de gases y desechos. Debido al pequeño tamaño corporal, el aparato digestivo envía mareas dentro de las patas, al igual que hacen las gónadas.

Las arañas de mar se encuentran en todos los océanos, aunque son más abundantes en las aguas polares. *Pycnogonum* (Figura



A

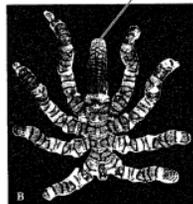


Figura 19-7

A. Pignociónido, *Nymphon* sp. En este género, los individuos de ambos sexos tienen todos los apéndices anteriores (queliceros, patios y ovigeros). En otros géneros, sin embargo, las hembras suelen carecer de ovigeros. B. *Pycnogonum hancockii*, un pignociónido con patas relativamente cortas. Las hembras de este género no tienen queliceros ni ovigeros y los machos tienen ovigeros.

19-7B) es un género común, intermareal, que se encuentra en las costas del Atlántico y del Pacífico de los Estados Unidos; tiene patas gruesas, relativamente cortas. *Nymphon* (Figura 19-7A) es el género de pignociónidos con mayor número de especies (cerca de 200) y aparece en todos los mares, desde profundidades submareales hasta los 6800 m, excepto en el mar Negro y en el Báltico.

Algunos autores han sugerido que los pignociónidos pertenecen a un linaje diferenciado de cualquier otro subfilo que se separó muy tempranamente, pero las pruebas morfológicas y moleculares apoyan de forma consistente el emparentamiento de los pignociónidos en los Quelicerados (véase más adelante la sección Filogenia).

## Clase Arácnidos

Los arácnidos (*Gr. arachnē*, araña) muestran una enorme variación anatómica. Además de las arañas, el grupo incluye escorpiones, pseudoscorpiones, escorpiones lárgo, garrapatas, ácaros, segadores y otros. Existen muchas diferencias entre estos grupos por lo que respecta a la forma y a los apéndices. Principalmente son de vida libre, y mucho más frecuentes en las regiones secas y cálidas.

Los arácnidos han tenido un gran éxito evolutivo. Hasta el momento se han descrito más de 80 000 especies. Fueron los primeros artrópodos en colonizar hábitat terrestres. Por ejemplo, los escorpiones se encuentran entre los fósiles del Silúrico, y al final del Paleozoico aparecieron los ácaros y las arañas.

Todos los arácnidos tienen dos tagmas: un cefalotórax (cabeza y tórax) y un abdomen que puede o no estar segmentado. El abdomen encierra los órganos reproductores y respiratorios, como las tráqueas y los pulmones en libro. El cefalotórax generalmente lleva un par de queliceros, un par de pedipalpos y cuatro pares de patas marchado-

ras (Figura 19-8). La mayoría de los arácnidos son depredadores y tienen uñas, garfios, glándulas venenosas y aguijones; las uñas son queliceros modificados, mientras que los garfios (pinzas) son pedipalpos. Suelen tener una fuerte faringe succiona con la que chupan líquidos de los tejidos blandos de sus presas. Entre sus interesantes adaptaciones están las glándulas de las hileras de las arañas.

La mayor parte de los arácnidos resultan inofensivos para el hombre, y en realidad resultan muy beneficiosos, por destruir insectos perjudiciales. Los arácnidos generalmente se alimentan vertiendo enzimas digestivas sobre o dentro de la presa y luego succionando el líquido predigerido. Unos pocos, como las arañas viuda negra y araña dorada, pueden infirir picaduras dolorosas e incluso dolorosas. Las picaduras de los escorpiones pueden resultar muy dolorosas, y las de algunas especies, mortales. Algunas garrapatas y ácaros son vectores de enfermedades, así como la causa de irritaciones molestas y dolorosas. Ciertos ácaros destruyen un importante número de plantas alimenticias y ornamentales porque chupan sus líquidos.

En la exposición que sigue no se incluyen varios órdenes menores.

### Orden Arañas: arañas

Las arañas constituyen un gran grupo de unas 40 000 especies distribuidas por todo el mundo. El cuerpo de una araña es compacto, con un cefalotórax (prosoma) y un abdomen (opistosoma) inseparables y unidos por un pedicelo delgado. Unas pocas arañas tienen un abdomen segmentado, considerado como un carácter aneural.

Los apéndices anteriores son un par de **queliceros** (Figura 19-8) con uñas terminales provistas de los conductos de las glándulas venenosas, y un par de **pedipalpos**, semejantes a las patas, con función sensorial y que los machos utilizan para la transferencia del esperma (Figura 19-8). Además, tienen cuatro pares de **patas marchadoras** terminadas en uñas.

Todas las arañas son depredadoras y se alimentan fundamentalmente de insectos que matan con el veneno de sus queliceros. Algunas arañas cazan sus presas a la carrera, otras mediante trampas, y muchas las atrapan con una red de seda. Tras ello, la araña clava en su presa los queliceros y le inyecta veneno, luego licúa sus tejidos con un fluido digestivo y succiona el caldo resultante hacia el estómago. Las arañas con dientes en las bases de los que-

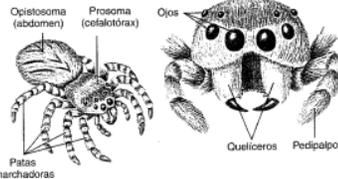
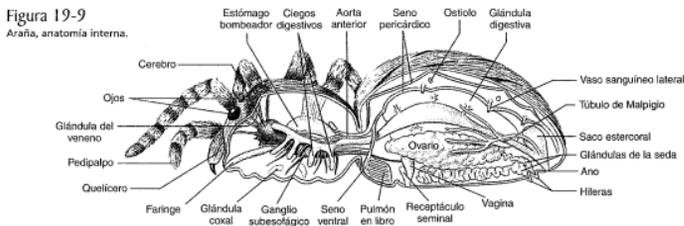


Figura 19-8

Anatomía externa de una araña saltadora. Vista anterior de la cabeza (a la derecha).



liceros exprimen o mastican la presa, a la vez que ayudan a la digestión con las enzimas bucales.

Las arañas respiran por medio de pulmones en libro, tráqueas, o ambos. Los pulmones en libro están formados por muchos sacos de aire paralelos que se extienden dentro de una cámara llena de sangre (Figura 19-9). El aire entra en la cámara por una hendidura de la pared del cuerpo. Las tráqueas forman un sistema de tubos que llevan directamente aire a los tejidos desde unas aberturas denominadas espiráculos. Las tráqueas son semejantes a las de los insectos (p. 449), pero son mucho menos extensas y han evolucionado independientemente en ambos linajes de artrópodos. Los sistemas traqueales de los artrópodos representan así un caso de convergencia evolutiva masiva.

En las arañas y los insectos también ha evolucionado independientemente un peculiar sistema excretor formado por los **tubos de Malpighio** (Figura 19-9), que trabajan conjuntamente con las células reabsorbentes especializadas del epitelio intestinal. El potasio y otros solutos y materiales de desecho se excretan al interior de los tubúlos, que vierten el líquido u orina al intestino. Las glándulas recales reabsorben casi todo el potasio y el agua, dejando los desechos como el ácido úrico. Este reciclado de agua y potasio permite a las especies que viven en medios áridos conservar los líquidos del cuerpo, produciendo una mezcla casi seca de orina y heces. Muchas arañas tienen también **glándulas coxales**, que son nefridios modificados que desembocan en las coxas o bases del primer y tercer par de patas marchadoras.

Las arañas tienen por lo general **ojos simples**, cada uno con una lente, bastones ópticos y retina (Figura 19-8). Principalmente los utilizan para percibir objetos en movimiento, pero algunas arañas, como las cazadoras y saltadoras, pueden formar imágenes. Como la visión de las arañas es a menudo pobre, el conocimiento de su entorno depende en gran medida de los mecanoreceptores cuticulares, como las **sedas sensoriales** (sensillas). Las finas sedas que recubren las patas pueden detectar vibraciones en las telarañas, presas difíciles e incluso movimientos de aire.

**Hábitos de las arañas tejedoras** La capacidad de tejer seda es un factor importante en la vida de las arañas, así como de otros arácnidos, como los ácaros araña tetránquidos. Dos o tres pares de hileras contienen cientos de tubos microscópicos que desembocan en las **glándulas sericígenas** abdominales (Figura 19-9). El hilo de seda es una secreción escleroproteica que se solidifica al salir de las hileras. Los hilos de seda de las arañas son más fuertes que los hilos de acero del mismo diámetro, y se sabe que, en cuanto a resistencia a la tracción, sólo son superados por las fibras de cuarzo fundido. El hilo, antes de romperse, puede estirarse hasta un quinto de su longitud.

Muchas especies de arañas tejen telas con su seda. El tipo de tela varía según la especie. Algunas son sencillas, y consisten simplemente en unas pocas hebras de seda que irradian desde la galería o escondrijo de la araña. Otras arañas elaboran las maravillosas y geométricas telas típicas. Sin embargo, el hilo de seda es utilizado por las arañas para otros usos: tapizar sus nidos, formar bolsas de esperma o sacos de huevo, construir hilos de arrastre, tender hilos-puente, filamentos de aviso, hilos de muda, discos de succión o bolas para las crías, o bien para envolver de forma segura a sus presas (Figura 19-10). No todas las especies tejen telas para cazar. Algunas, como las arañas lobo, las arañas saltadoras (Figura 19-8) y las pescadoras (Figura 19-11), sencillamente cazan y sujetan a sus presas. Estas arañas probablemente han perdido la capacidad de producir seda para capturar a sus presas.



Figura 19-10

Saltamontes atrapado, e impotente, en la red de una araña de jardín (*Argiope aurantia*); esta araña cubre por la seda mientras aún está con vida. Si la araña no tiene hambre, puede renovar la presa para comérsela más adelante.



Figura 19-11

Araña pescadora, *Dolomedes triton*, comiendo un pez de agua dulce. Esta araña se alimenta principalmente de insectos acuáticos y terrestres, pero ocasionalmente captura pequeños peces y renacuajos. Saca del agua a su víctima paralizada, vierte las enzimas digestivas y luego succiona los contenidos predigeridos.

**Reproducción** Al apareamiento le precede un ritual de cortejo visual. Antes del apareamiento el macho teje una pequeña tela en la que deja una gota de esperma; luego lo coge y lo almacena en las cavidades especiales de sus pedipalpos. En el apareamiento introduce los pedipalpos dentro de la abertura genital de la hembra, que almacena el esperma en sus receptáculos seminales. Antes de ello suele haber un ritual de cortejo. La hembra deja sus huevos en una red de seda, que ella misma puede transportar o dejar fijada a una tela o planta. Un capullo puede contener cientos de huevos que eclosionan aproximadamente después de dos semanas. Por lo general, el joven permanece en el saco de los huevos durante unas pocas semanas, y muda una vez antes de abandonarlo. El número de mudas es variable, pero generalmente oscila entre cuatro y doce antes de alcanzar la edad adulta.

**¿Son realmente peligrosas las arañas?** Resulta asombroso que seres tan pequeños e inoocuos como las arañas hayan generado tanto recelo irracional en los seres humanos. Las arañas son animales tímidos que, más que enemigos para el hombre, son sus aliados en la continua lucha contra los insectos y otras plagas de artrópodos. El veneno producido para matar a sus presas suele ser inooco para el hombre. Incluso las arañas más venenosas tan sólo pican cuando se ven amenazadas, o cuando defienden sus huevos o a sus crías. Incluso las tarántulas americanas (Figura 19-12), pese a su gran tamaño, no resultan peligrosas; rara vez pican y su picadura es tan grave como la de una albuja.

Hay, no obstante, dos géneros en los Estados Unidos que pueden ocasionar picaduras peligrosas e incluso mortales. *Latrodectus* (*L. latr.*, ladron, + *dectes*, mordedor; **viuda negra**, 5 especies), y *Loxosceles* (*Gr. loxos*, curvado, + *skelos*, pata; **monje dorado**, 13 especies). La viuda negra es de pequeño tamaño y color negro brillante, con una marca en forma de reloj de arena roja o naranja brillante en la cara ventral del abdomen (Figura 19-13A). El veneno es neurotóxico, actúa sobre el sistema nervioso. Aproximadamente cuatro o cinco de cada mil picaduras registradas han resultado mortales.

El monje dorado tiene color pardo y lleva una marca en forma de violín sobre el cefalotórax (Figura 19-13B). Su veneno es hemolítico más que neurotóxico, produce la muerte de los tejidos que rodean a la picadura; esta puede ser grave y, ocasionalmente, mortal en los niños pequeños y en los ancianos.

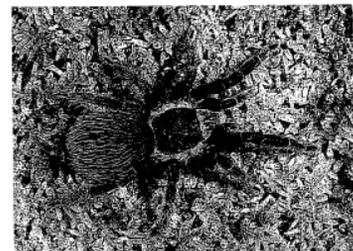


Figura 19-12

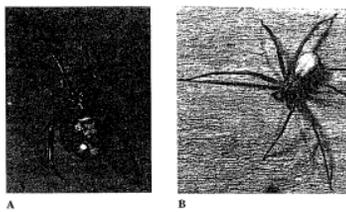
Tarántula, *Brachypelma vagans*.

Figura 19-13

A, Araña viuda negra, *Latrodectus mactans*, suspendida de su tela. Advertirse el «reloj de arena» en la cara ventral de su abdomen. B, Araña monje dorado, *Loxosceles reclusa*, una pequeña araña en su cefalotórax. El veneno es hemolítico y peligroso.

Hay arañas en otras partes del mundo que pueden ser peligrosas, como por ejemplo, la araña tela de embudo *Ambly sp.* de Australia. Las más peligrosas de todas son ciertas arañas de América del Sur y Central, del género *Phonotaria*. Son grandes, con hasta 10 ó 12 cm de envergadura de las patas, y bastante agresivas. Farmacológicamente, su veneno es el más tóxico de todas las arañas venenosas y su picadura produce un dolor intenso, efectos neurotóxicos, sudación, una reacción alérgica aguda y un agrandamiento no sexual del pene.

En un campo de Sussex (Inglaterra) que estuvo sin cultivar durante algunos años, W. S. Bristowe (*The World of Spiders*, 1971 Rev. ed. London, Collins) estimó que en determinadas estaciones del año, se alcanzaba una población de 2 millones de arañas por acre. Este autor llegó a la conclusión de que tantas arañas no habrían podido competir con éxito si no es por las muchas adaptaciones especializadas que las arañas desarrollaron, entre ellas adaptaciones al frío al calor, a la humedad y a la sequía, y a la luz y la oscuridad.

Algunas arañas capturan grandes insectos, otras sólo pequeños; las constructoras de telas atrapan principalmente insectos voladores, mientras que las cazadoras persiguen a aquellos que viven en el suelo. Algunas ponen sus huevos en primavera, otras al final del verano. Algunas comen durante el día, otras por la noche, y varias han desarrollado sabores que resultan desagradables a las aves o a ciertos insectos depredadores. Lo mismo que ha ocurrido con las arañas, ha sucedido con otros grupos de artrópodos, sus adaptaciones son muchas y diversas y han contribuido, en no pocas direcciones, a su éxito.

### Orden Escorpiones: escorpiones

Los escorpiones son quizás los artrópodos terrestres más antiguos y comprenden unas 1400 especies en todo el mundo. Aunque los escorpiones son más comunes en las regiones tropicales y subtropicales, algunos también aparecen en las zonas templadas. Generalmente son animales huidizos; se ocultan durante el día en grietas o bajo objetos, y por la noche se alimentan de insectos y arañas que sujetan con los pedipalpos y desgarran con sus quelieros.

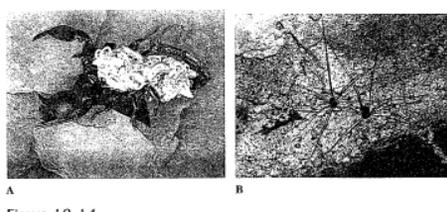


Figura 19-14

A, Escorpión emperador (Orden Escorpiones) *Paninus imperator*, con jóvenes que permanecen con su madre hasta la primera muda. B, Segadores, *Mitopus sp.* (Orden Opiliones), de los dos a cinco pares de ojos laterales, un preabdomen (o mesosoma) formado por siete segmentos, y un postabdomen (o metasoma) o cola, constituido por cinco segmentos y son terminado en un aparato punzante (Figura 19-14A). Los quelieros pequeños y triangulares, los pedipalpos son grandes y quitados (como pinzas), y los cuatro pares de patas marchadoras tienen cada uno ocho artejos.

Los escorpiones que viven en la arena localizan a sus presas al detectar las ondas superficiales que generan los movimientos de los insectos sobre la arena o bajo ella. Estas ondas son captadas por hendijas sensoriales compuestas situadas en los segmentos basales de las patas. El escorpión puede localizar una cucaracha que está excavando a 50 cm de distancia, y alcanzarla rápidamente en tres o cuatro movimientos rápidos de orientación.

Los tagmas del escorpión son el coto **cefalotórax**, que contiene los quelieros, los pedipalpos, las patas, un par de ojos medios y, generalmente, de dos a cinco pares de ojos laterales, un **preabdomen** (o **mesosoma**) formado por siete segmentos, y un **postabdomen** (o **metasoma**) o cola, constituido por cinco segmentos y son terminado en un aparato punzante (Figura 19-14A). Los quelieros pequeños y triangulares, los pedipalpos son grandes y quitados (como pinzas), y los cuatro pares de patas marchadoras tienen cada uno ocho artejos.

Sobre el lado ventral del abdomen están los curiosos **peines**, órganos sensoriales típicos utilizados para explorar el terreno y para el reconocimiento del sexo. El aguijón del último segmento tiene una base bulbosa y una púa curvada que inyecta el veneno. El veneno de la mayoría de las especies no resulta peligroso para el hombre, pero puede producirle una inflamación dolorosa. No obstante, la picadura de ciertas especies de *Androctonus* en África y de *Centruroides* (*Gr. kenesi*, pinchar, + *oura*, cola, + *oides*, forma) en México, pueden ser mortales a no ser que se administre un antiveneno. Por lo general, las especies más grandes tienden a ser menos venenosas que las pequeñas y confían en su tamaño para dominar a la presa.

Los escorpiones ejecutan una danza de apareamiento compleja: el macho sujeta las pinzas de la hembra, retrocediendo y avanzando; frota sus quelieros con los suyos y, en algunas especies, le clava el aguijón en sus pedipalpos o en el extremo del cefalotórax. La acción de picar es lenta y deliberada, y el aguijón permanece en el cuerpo de la hembra varios minutos. Ambos individuos permanecen inmóviles durante ese tiempo. Finalmente deposita un espermatofores y pone a la hembra encima hasta que la masa espermática se introduce en el orificio genital femenino. Los escorpiones son tanto ovíparos como verdaderamente vivíparos; en ambos casos, la hembra incuba a sus crías dentro del trozo reproductor. Después de algunos meses o un año de desarrollo, nacen, según las especies, de 1 a 100 jóvenes. Éstos, que sólo tienen unos pocos milímetros de largo, trepan sobre el dorso de su madre donde permanecen hasta pasar la

primera muda (Figura 19-14A). Muestran al cabo de 1 a 8 años y pueden vivir hasta 15.

### Orden Opiliones: segadores

Los segadores (Figura 19-14B), a menudo conocidos como «papaito piernas largas», son frecuentes en todo el mundo y comprenden unas 5000 especies. Estas cruasas criaturas se distinguen fácilmente de las arañas: su abdomen y cefalotórax son redondeados y están ampliamente unidos, sin la constricción del pedicelo; su abdomen muestra segmentación externa, y sólo tienen dos ojos situados sobre un tubérculo del cefalotórax. Tienen cuatro pares de patas, por lo general largas y delgadas, que terminan en uñas finas. Pueden perder una o más patas si son capturados por un depredador (o por el hombre). Los extremos de sus quelieros tienen forma de pinza y, aunque estos animales son carnívoros, también a menudo

son carroñeros.

Los segadores no son venenosos ni peligrosos para el hombre. Las secreciones tóxicas de las glándulas odoríferas que abren en el cefalotórax disuaden a los depredadores. Aparte de algunos ácaros, los opiliones son los únicos arácnidos que tienen pene para transferir directamente el esperma; todos son ovíparos.

Tradicionalmente, los Opiliones estuvieron unidos con los Ácaros, pero los estudios más recientes indican que forman un clado con los escorpiones y con dos órdenes menores. Forman el grupo hermano de los escorpiones.

### Orden Ácaros: ácaros y garrapatas

Los miembros de este orden son, sin duda, los más importantes de los arácnidos, tanto desde el punto de vista médico como económico. Superan, con mucho, a otros órdenes en número de individuos y especies. Aunque hay descritas unas 40 000 especies, algunos autores estiman que existen de 500 000 a un millón sin describir. En una pequeña porción de mantillo de hojas de un bosque se pueden encontrar cientos de individuos de algunas especies de ácaros. Aparecen en todo el mundo, tanto en hábitat terrestres como acuáticos, extendiéndose por regiones inhóspitas como los desiertos, las áreas polares y las fuentes termales. Muchos ácaros son parásitos durante uno o más estados de su ciclo vital.

La mayor parte de los ácaros tienen 1 mm o menos de longitud. Las garrapatas, que constituyen un suborden de los ácaros, tienen tamaños que oscilan entre unos pocos milímetros hasta, ocasionalmente, unos 3 cm. Una garrapata puede hincharse enormemente después de alimentarse de la sangre de su hospedador.

Los ácaros se diferencian de todos los demás arácnidos por tener completamente fusionados el cefalotórax y el abdomen, sin ningún signo de división externa o segmentación (Figura 19-15). Llevan unas piezas bucales sobre un pequeño saliente anterior, el **capítulo**, formado principalmente por apéndices que están al servicio de la alimentación y que rodean a la boca. A cada lado de ésta hay un quelierco que sirve para desgarrar, titurar o morder el alimento. La forma de los queliercos varía ampliamente según las distintas familias. Al lado de los queliercos hay un par de pedipalpos articulados, cuya forma y función también varían mucho según el tipo de alimentación. Las bases de los pedipalpos se fusionan ventralmente para

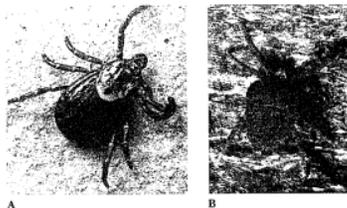


Figura 19-15

A. Garrapata de los bosques, *Dermatocentor variabilis* (orden Ácaros). Las larvas, ninfas y adultos son todos parásitos; sin embargo, abandonan a sus hospedadores cuando mudan al siguiente estado. B. Ácaro rojo aterciopelado (gagador) *Trombidium* sp. Como en el ácaro común (*Trombicula*), solamente las larvas de *Trombidium* son parásitas. Las ninfas y los adultos son de vida libre y se alimentan de hierbas y de pequeños invertebrados.

formar un **hipostoma**, mientras que dorsalmente, sobre la boca, se extiende un **rostro o tectum**. Los ácaros y las garrapatas adultas tienen normalmente cuatro pares de patas, aunque algunas formas especializadas pueden presentar de uno a tres pares.

La mayoría de los ácaros transfieren el esperma directamente, pero algunas especies lo hacen mediante un espermatozoido. Del huevo sale una larva con tres pares de patas, que antes de alcanzar el estado adulto pasa por uno o más estados ninfales con ocho patas.

Muchas especies de ácaros son de vida completamente libre. *Dermatophagoides farinae* (*Gr. dermatos*, piel, + *phagō*, comer, + *eidōs*, parecido) (Figura 19-16) y otras especies relacionadas se encuentran en el polvo de las casas de todo el mundo, a menudo produciendo alergias y dermatosis. Algunos ácaros son marinos, pero la mayoría de las especies acuáticas se encuentran en aguas dulces; en sus patas tienen largas sedas semejantes a pelos que les sirven para nadar. Sus larvas pueden parasitar invertebrados acuáticos. Los ácaros pueden ser ecológicamente importantes por su abundancia, pero muchos de ellos lo son porque influyen directamente sobre nuestros alimentos y nuestra salud. Los ácaros araña (familia Tetranychidae) constituyen graves plagas agrícolas para árboles frutales, algodón, trébol y otras muchas plantas. Secuestran los contenidos de sus células, lo que produce un moteado en las hojas (Fig. 19-17), y sobre ellas construyen una tela protectora producida por las glándulas

Figura 19-16  
Microfotografía al microscopio de barrido del ácaro doméstico *Dermatophagoides farinae*.



Figura 19-17

Daño causado por los ácaros de la familia Tetranychidae (orden Ácaros) a la palma *Chaenodorea* sp. Más de 130 especies de esta familia se encuentran en Norteamérica, y un cierto número de ellas constituyen graves plagas para la agricultura. Los ácaros perforan las células de la planta y succionan sus contenidos; el resultado de ello es el aspecto moteado que se muestra aquí.

de la seda localizadas en la base de los queliceros. Las larvas del género *Trombicula* se conocen como **garrapattillas**; se alimentan de tejidos démicos de los vertebrados terrestres, incluida la especie humana, y pueden producir una dermatitis irritante, pero no excavan ni permanecen fijadas al hospedador. Algunas especies de garrapattillas transmiten una enfermedad conocida como tífus exantemático asiático. El ácaro de los folículos pilosos, *Demodex* (Figura 19-18) no es, aparentemente, patógeno para el hombre; suele infestar a la mayoría de las personas y pasar inadvertido. Otras especies de *Demodex*, y otros géneros de ácaros, son los causantes de la sarna en los animales domésticos. El ácaro de la sarna humana, *Sarcoptes scabiei* (Figura 19-19) provoca una intensa picazón cuando escava bajo la piel. Las infestaciones de estos ácaros fueron muy comunes durante la Segunda Guerra Mundial, debido a que la gente se vio condicionada a vivir en aglomeraciones.



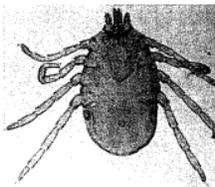
Figura 19-18  
*Demodex folliculorum*, el ácaro de los folículos humanos.



Figura 19-19  
*Sarcoptes scabiei*, el ácaro de la sarna humana.

Figura 19-20

*Boophilus annulatus*, una garrapata que transmite la fiebre del ganado de Texas.



La inflamación y la picazón intensa que siguen a la picadura de la garrapata, no son consecuencia de la perforación de la piel, como generalmente se cree. Más bien, lo que hace a la garrapata al morder la piel con sus queliceros es inyectar una secreción salival que contiene poderosas enzimas que lician las células de la piel. Ésta, como defensa, responde formando un tubo endurecido que la larva utiliza como si fuera una pajita a través de la cual sorbe los líquidos y células de su hospedador. Normalmente, al rascarse, se elimina la garrapata pero queda el tubo, que es una fuente de irritación durante algunos días.

Además de las enfermedades que pueden producir, las garrapatas están entre los principales vectores de enfermedades del mundo, relegadas a un segundo lugar solamente por los mosquitos. Portan, más que ningún otro artrópodo, una gran variedad de agentes infecciosos, como apicomplejos, rickettsias, virus, bacterias y hongos. Las especies de *Ixodes* transmiten la infección más común producida por artrópodos en los Estados Unidos, la enfermedad de Lyme (ver nota). Otras especies de *Dermatocentor* (Figura 19-15A) y otras garrapatas transmiten la fiebre maculosa de las Montañas Rocosas, una enfermedad poco conocida porque la mayoría de los casos ocurren en el este de los Estados Unidos. *Dermatocentor* también transmite la tularemia y los agentes de algunas otras enfermedades. La fiebre del ganado de Texas, también conocida como fiebre del agua roja, la causa un protozoo parásito de la garrapata del ganado ovino, *Boophilus annulatus* (Figura 19-20). Se podrían citar otros muchos ejemplos.

En 1970 tuvo lugar en la ciudad de Lyme, Connecticut, una epidemia de artritis. Conocida posteriormente como enfermedad de Lyme, está causada por una bacteria y se transmite por garrapatas del género *Ixodes*. Hasta el momento se conocen miles de casos al año en Europa y Norteamérica, y se tienen datos de otros casos en Japón, Australia y Sudáfrica. Muchas de las personas mordidas por las garrapatas infectadas se recuperan espontáneamente, o no adquieren la enfermedad. Pero otras, si no son tratadas desde el principio, desarrollan una invalidez crónica.

## SUBFILO MIRIÁPODOS

El término "miriápodo", que significa "muchas patas", incluye a los miembros de cuatro clases en el subfilo. Los Miriápodos han desarrollado un modelo de dos tagmas, cabeza y tronco, con pares de apéndices en todos o en la mayoría de los segmentos del tronco.

Los Miriápodos incluyen a Quilópodos (los ciempiés), Díplópodos (los milpiés), Paurópodos (los paurópodos) y a Sinfilios (los sinfilios) (Figura 19-21).

Los miriápodos utilizan tráqueas para llevar los gases respiratorios directamente a, o desde, todas las células del cuerpo, de manera parecida a los onícorfos (p. 397) y algunos arcnidos, pero el sistema traqueal parece ser que ha evolucionado independientemente en cada grupo.

Por lo general, la excreción se realiza mediante túbulos de Malpighi, pero éstos también han evolucionado independientemente de los túbulos de Malpighio de los Quelicerados.

### Clase Quilópodos

Los quilópodos (*Gr. cheilos*, margen, labio, + *pous, podos*, pie), o ciempiés, son formas terrestres de cuerpos aplanados. Los ciempiés prefieren los lugares húmedos, como las partes ocultas de los troncos, cortezas y piedras. Son carnívoros muy ágiles, que se alimentan de cucarachas y otros insectos, así como de lombrices de tierra. Matan a sus presas con sus uñas venenosas y luego las mastican con sus mandíbulas. El ciempiés más grande del mundo es *Scutigera gigantea*, con casi 30 cm de longitud. El ciempiés casero común, *Scutigera* (*L. scutum*, escudo, + *gera*, portar, dotado), que tiene 15 pares de patas, es mucho más pequeño y se ve a menudo escabulléndose en los cuartos de baño y sótanos húmedos, donde captura insectos. La mayoría de las especies son inofensivas para el hombre, aunque muchos ciempiés tropicales son peligrosos. Existen unas 3000 especies en todo el mundo.

El cuerpo de los ciempiés puede presentar desde unos pocos segmentos hasta 177 (Figura 19-22). Cada segmento, excepto el primero después de la cabeza, y los dos últimos del cuerpo, lleva un par de patas articúladas. Los apéndices del primer segmento del cuerpo están modificados para formar uñas y tenaces. El último par de patas es más largo que el resto de ellas y tiene una función sensorial.

Los apéndices cefálicos son similares a los de los insectos (Figura 19-22B). Hay un par de antenas, un par de mandíbulas, y uno o dos pares de maxilas. En el dorso de la cabeza tienen además un par de ojos formados por grupos de ocelos.

El sistema digestivo es un tubo recto en cuyo extremo anterior vierten las glándulas salivales. En la parte posterior del intestino desembocan dos pares de túbulos de Malpighio. Presentan un corazón alargado con un par de arterias en cada segmento. El corazón tiene una serie de ostiolos para facilitar el retorno de la sangre desde el hemocoele. La respiración se realiza mediante un sistema traqueal, formado por tubos ramificados que parten de un par de espiráculos situados en cada segmento. El sistema nervioso es típicamente artrópodo, y hay también un sistema nervioso visceral. Los sexos están separados, con gónadas impares y conductos pares. Algunos ciempiés son ovíparos y otros vivíparos. Los jóvenes son semejantes a los adultos y no sufren metamorfosis.

### Clase Díplópodos

Los díplópodos (*Gr. diplos*, doble, dos, + *pous, podos*, pie) se conocen comúnmente como milpiés (Figura 19-23A). Los milpiés no son tan activos como los ciempiés, se desplazan muy despacio, con movimientos elegantes y no serpenteando como los ciempiés. Prefieren los lugares oscuros y húmedos situados debajo de troncos o piedras. La mayoría de los milpiés son herbívoros, alimentándose de materia orgánica en descomposición, aunque algunos comen plantas vivas. Los milpiés son animales de movimientos lentos y pueden enrollarse en espiral cuando se les molesta. Muchos también se pro-

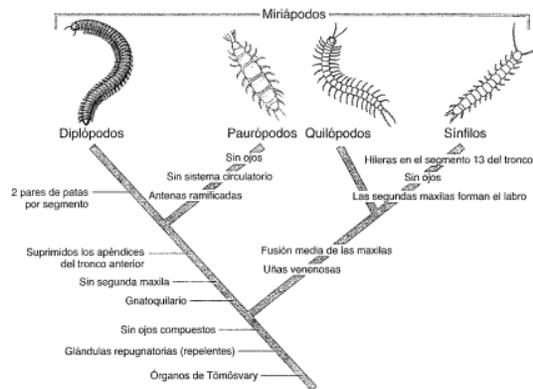


Figura 19-21

Cladograma en el que se muestran las hipotéticas relaciones de los unirrámeos. Los órganos de Tömösvary son los únicos órganos sensoriales que se abren en la base de las antenas, y las glándulas repelentes, localizadas en ciertos segmentos o en las patas, segregan una sustancia repelente para defenderse. En los Diplopodos y Paurópodos el gnatocuilario se forma por la fusión de las primeras maxilas, y el collum es un terguito del primer segmento del tronco semejante a un anillo.

Fuente: Modificado de R.C. Brusca and G.J. Brusca. Sinauer Associates, Inc, Sunderland, MA, 1990.

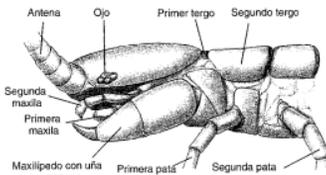
regén de los depredadores secretando líquidos tóxicos o repelentes a partir de glándulas especiales (**glándulas repugnatorias**) situadas a ambos lados del cuerpo. Ejemplos comunes de esta clase son *Spirabolus* y *Julus*, ambos con una amplia distribución. Hay más de 10 000 especies de milpiés de distribución mundial.



A

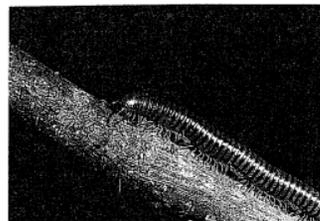
Figura 19-22

A, Ciempiés, *Scolopendra* (clase Oulópodos) de la cuenca del Amazonas, Perú. Casi todos los segmentos tienen un par de apéndices. El primer segmento lleva un par de uñas venenosas que, en algunas especies, pueden causar graves daños. Los ciempiés son carnívoros. B, Cabeza de un ciempiés.



B

Sus cuerpos cilíndricos están formados por 25 a más de 100 segmentos. El corto tórax comprende cuatro segmentos, cada uno con un par de patas. Cada segmento abdominal tiene dos pares de patas, lo que da la impresión de que tiene miles de patas. El exoesqueleto está reforzado con carbonato cálcico.



A

Figura 19-23

A, Miliplés tropical, con coloración de aviso. Obsérvese la duplicación típica de los apéndices en la mayoría de los segmentos (diplosegmentos). B, Cabeza de un milpiés.

La cabeza lleva dos grupos de ojos simples y un par de antenas, mandíbulas y maxilas (Figura 19-23B). La estructura general del cuerpo es semejante a la de los ciempiés, con unas pocas variaciones. En cada segmento del tronco presentan un par de espiráculos que se abren en cámaras aéreas, a partir de las cuales salen tubos traqueales. En el extremo anterior se encuentran dos aberturas genitales.

En la mayoría de los milpiés los apéndices del séptimo segmento están modificados como órganos copuladores. Después de la cópula la hembra deja los huevos en el nido y los vigila cuidadosamente. Curiosamente, las formas larvarias sólo tienen un par de patas por segmento.

### Clase Paurópodos

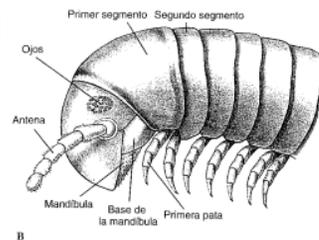
Los paurópodos (*Gr. paurós*, poco, escaso, + *pous, podós*, pie) son un grupo de diminutos miriápodos (2 mm o menos) de cuerpo blando, que comprenden casi 500 especies. A pesar de su amplia distribución, los paurópodos son los miriápodos peor conocidos. Viven en terrenos húmedos, cubiertos de hojas o de vegetación muerta, y bajo cortezas y desperdicios. Los géneros más representativos son *Pauropus* y *Allopaupus*.

Tienen una cabeza pequeña con antenas ramificadas y sin ojos, aunque presentan un par de órganos sensoriales con aspecto de ojos (Figura 19-24A). Sus 12 segmentos del tronco generalmente llevan nueve pares de patas (ninguna en el primero o en los dos últimos segmentos). Tienen una sola placa tegal para cada dos segmentos.

Carecen de tráqueas, espiráculos y sistema circulatorio. Los paurópodos posiblemente están estrechamente relacionados con los diplopodos, pero tienen más características primitivas.

### Clase Símfilos

Los símfilos (*Gr. sym*, junto, + *phylon*, tribu) son de pequeño tamaño (2 a 10 mm) y sus cuerpos se parecen a los de los ciempiés (Figura 19-24B). Viven en el humus, las hojas enmohecidas y los desperdicios. *Scutigera* (L. diminutivo de *Scutigera*) produce a menudo daños en plantas y flores, particularmente en los invernaderos. Son de cuerpo blanco, con 14 segmentos, 12 de los cuales llevan sendos pares de patas, y 1 con un par de hileras. Las antenas son largas y sin ramificar.



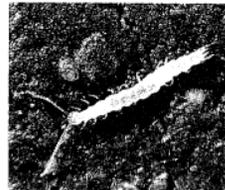
B

La conducta de apareamiento de *Scutigera* es poco frecuente. El macho sitúa un espermatóforo en el extremo de un tallo; cuando la hembra lo encuentra, lo pone dentro de su boca y almacena el esperma en sacos bucales especiales. Entonces extrae los espermatozoides de su gonoporo con la boca y los fija a musgos o líquenes, o en las grietas de las paredes, impregnándolos durante este proceso con el esperma y fecundándolos. Los jóvenes, al principio, sólo tienen seis o siete pares de patas.

Los símfilos carecen de ojos, pero tienen unas fosetas sensoriales en la base de las antenas. El sistema traqueal se limita a un par de espiráculos en la cabeza y a unos traqueales sólo en los segmentos anteriores. Sólo hay descritas 160 especies.



A



B

Figura 19-24

A, Paurópodo. Los paurópodos son miriápodos diminutos, blanquecinos, con antenas *trirramificadas* y nueve pares de patas. Viven en la hojarasca y bajo las piedras. Carecen de ojos pero tienen órganos sensoriales que se parecen a ellos. B, *Scutigera*, un símfilo; se trata de un pequeño miriápodo blanquecino que algunas veces constituye una plaga en los invernaderos.

## FILOGENIA Y DIVERSIFICACIÓN ADAPTATIVA

### Filogenia

Los artrópodos actuales están agrupados en cuatro subfilos. Las relaciones entre estos subfilos son objeto de discusión, aunque el taxón Pancrustáceos, que contiene a los hexápodos y a los crustáceos, está bien justificado. ¿Qué subfilo es el taxón hermano de los Pancrustáceos? Según la hipótesis mandibular, los Miriápodos se agrupan con los Pancrustáceos, pero en las filogenias donde se utilizan caracteres moleculares rara vez mantienen ese patrón de ramificación. Hay más razones para situar a los Miriápodos como taxón hermano de los Quelicerados y que estos dos grupos juntos formen el taxón hermano de los Pancrustáceos. Las relaciones entre los subfilos serán más claras cuando los estudios filogenéticos combinen más datos genéticos con los caracteres morfológicos.

Los biólogos suponen que el artrópodo primitivo tenía un cuerpo segmentado con un par de apéndices por segmento. Durante la evolución, los segmentos adyacentes se fusionaron para formar las regiones del cuerpo (tagmas). En cada grupo de artrópodos, cuántos segmentos contribuyen a la cabeza? Los estudios con genes *Hox* señalan que al menos en los cuatro grupos actuales, los cinco primeros segmentos se fusionan para formar el tagma cabeza. Sorprende encontrar el mismo patrón de fusión en los quelicerados y en los otros subfilos, aunque la cabeza no sea inmediatamente evidente en un quelicerado. Los cuerpos de las arañas constan de dos tagmas: prosoma, o cefalotórax, y opistosoma, o abdomen. ¿La cabeza es parte del prosoma? La comparación de genes *Hox* muestra que todo el prosoma corresponde a la cabeza de otros artrópodos.

Se han utilizado estudios de las cabezas de los picnogónidos para detectar la posición filogenética de estos animales tan singulares. Las arañas de mar poseen cuerpos delgados y quelicerados rudimentales. Se ha especulado con que los picnogónidos son quelicerados y que a su vez son el taxón hermano de los demás artrópodos. En los artrópodos fósiles más tempranos, los apéndices salen desde el primer segmento de la cabeza, pero en las arañas y en los cangrejos cacerola, los quelicerados y los nervios que los controlan se originan al principio del desarrollo en el segundo segmento. Los estudios iniciales de los patrones nerviosos en las larvas de las arañas de mar muestran que sus quelicerados surgen, y son controlados, en el primer segmento. Si se confirma este resultado los picnogónidos podrían considerarse el taxón hermano del resto de los artrópodos. Sin embargo, estudios posteriores que utilizan la expresión del gen *Hox* para definir las separaciones de los segmentos no apoyan estos resultados. Las arañas de mar permanecen en el subfilo Quelicerados. Ellos y los demás artrópodos vivos tienen apéndices que surgen en la región cefálica, que corresponde al segundo segmento.

Otra área de discusión de la biología de los artrópodos en la que los estudios genéticos han proporcionado ayuda reside en la evolución y antigüedad de los apéndices unirrámeos y birrámeos. Los hexápodos y los miriápodos tienen apéndices unirrámeos, pero los trilobites y algunos crustáceos los tienen birrámeos. Si el apéndice primitivo fuera el birrámeo, entonces el paso a apéndice unirrámeo podría haberse producido en un linaje cuyos descendientes los portarían actualmente. Este razonamiento condujo a los biólogos a agrupar a hexápodos con miriápodos, pero las filogenias que utilizan caracteres moleculares repetidamente sitúan a los hexápodos con los crustáceos. ¿Pudo ser que el apéndice unirrámeo evolucionara más de una vez? Esta pregunta podría contestarse más fácil-

### Clasificación del filo Artrópodos

**Subfilo Trilobites** (Gr. *tri*, tres, + *lobos*, lóbulos): **trilobites**. Todos formas extintas; del Cámbrico al Carbonífero; cuerpo dividido por dos surcos longitudinales en tres lóbulos; cabeza, tronco y abdomen diferenciados; apéndices birrámeos (con dos ramas).

**Subfilo Quelicerados** (Gr. *chele*, uña, + *keras*, cuerno, + *ata*, subfilo del grupo): **miriápodos**, **cangrejos cacerola**, **arañas**, **garrapatas**. Primer par de apéndices modificados en quelicerados; un par de pedipalpos y cuatro pares de patas; sin antenas, sin mandíbulas; cefalotórax y abdomen normalmente sin segmentar.

**Subfilo Miriápodos** (Gr. *myria*, millares, + *podas*, patas, pie): **miriápodos**. Todos los apéndices son unirrámeos; apéndices cefálicos consistentes en un par de antenas; un par de mandíbulas y uno o dos pares de maxilas.

**Subfilo Crustáceos** (L. *crusta*, concha, + *acea*, subfilo del grupo): **crustáceos**. Principalmente acuáticos, con branquias; cefalotórax por lo general con caparazón dorsal; apéndices birrámeos modificados para distintas funciones. Los apéndices cefálicos comprenden dos pares de antenas, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas. El desarrollo primitivamente con estado nauplio (clasificación de los crustáceos en p. 438).

**Subfilo Hexápodos** (Gr. *hex*, seis + *podas*, patas, pie): **hexápodos**. Cuerpo diferenciado en cabeza, tórax y abdomen; un par de antenas; piezas bucales diferenciadas según los tipos de alimentación; cabeza de seis segmentos fusionados; tórax de tres segmentos; abdomen con número variable, generalmente 11 segmentos; tórax con dos pares de alas (a veces un par o ninguno) y tres pares de patas articuladas; sexos separados; generalmente ovíparos; metamorfosis gradual o brasia.

### Clasificación del subfilo Quelicerados

**Clase Merostomados** (Gr. *meros*, parte, + *stoma*, boca, + *ata*, subfilo del grupo): **quelicerados acuáticos**. Cefalotórax y abdomen; ojos compuestos laterales; apéndices con branquias; telson puntiagudo; subclases: Euriprótidos (todos extinguidos) y Xeliscos, los cangrejos cacerola. Ejemplo: *Limulus*.

**Clase Picnogónidos** (Gr. *pygma*, pequeño, + *goni*, rodilla, ángulo): **arañas de mar**. Pequeños (3 ó 4 mm), aunque algunos alcanzan 500 mm; el cuerpo es fundamentalmente un cefalotórax; abdomen fuso; generalmente cuatro pares de patas marchadoras largas (algunos con cinco y seis pares); boca sobre una protuberancia larga; cuatro ojos simples; sin sistemas excretor ni respiratorio. Ejemplo: *Pycnogonum*.

**Clase Aracnidos** (Gr. *arachné*, araña): **escorpiones**, **arañas**, **garrapatas**, **ácaros**, **segadores**. Cuatro pares de patas; abdomen segmentado o sin segmentar; con o sin apéndices y generalmente diferenciado del cefalotórax; respiración por branquias, teléngos o pulmones en libro; excreción por túbulos de Malpighio y/o por glándulas coxales; cerebros dorsal bilobulado conectado con la masa ganglionar ventral por nervios; ojos simples; principalmente ovíparos; sin verdadera metamorfosis. Ejemplos: *Atropis*, *Gemrusoides*.

mente si se conocieran las bases genéticas para la estructura de los apéndices. Los estudios para la determinación genética de las ramas del apéndice muestran que la modulación de la expresión de un gen (*Distal-less*, o *Dll*) determina el número de ramas del apéndice

### Clasificación del subfilo Miriápodos

**Clase Diplopodos** (Gr. *diplos*, doble, + *podas*, patas, pie): **mielipeds**. Cuerpo subcilíndrico; cabeza con antenas cortas y ojos simples; cuerpo con un número variable de metámeros; patas cortas, generalmente dos pares por segmento; ovíparos. Ejemplos: *Julus*, *Spirobolus*.

**Clase Quilópodos** (Gr. *cheilos*, labio, + *podas*, patas, pie): **ciempiés**. Cuerpo aplanado; generalmente un número de segmentos variable; cada uno con un par de patas; un par de antenas largas; ovíparos. Ejemplos: *Cermata*, *Lithobius*, *Geophilus*.

**Clase Paurópodos** (Gr. *pauros*, pequeño, + *podas*, patas, pie): **paurópodos**. Diminutos (1 a 1.5 mm); cuerpo cilíndrico formado por segmentos dobles y 9 a 10 pares de patas; sin ojos. Ejemplo: *Pauropus*.

**Clase Sínfilos** (Gr. *syn*, juntos, + *phylé*, tribu): **ciempiés de jardín**. Delgados (1 a 8 mm) con largas antenas filiformes; cuerpo formado por 15 a 22 segmentos con 10 a 12 pares de patas; sin ojos. Ejemplo: *Scutigera*.

(p. 439). En un linaje se puede modificar la expresión genica, de manera que el número presente de ramas del apéndice es imprecisa, de manera que sea homólogo.

Otro carácter variable en los artrópodos es el número de apéndices por segmento. Se presupone que el artrópodo primitivo tenía un par por segmento. Los mielips, clase Diplopodos, tienen dos pares de apéndices en la mayoría de los segmentos. ¿Este patrón de los mil-

pils se ha originado por la repetida fusión de dos segmentos ancestrales? Quizás sí, pero la expresión del gen *Distal-less* también podría haber jugado un papel. Las larvas de los mielips solamente tiene un par de apéndices por segmento.

### Diversificación adaptativa

Los artrópodos muestran múltiples tendencias evolutivas dirigidas hacia una tagmatización pronunciada debido a la diferenciación o fusión de los segmentos, lo que da lugar a una serie de combinaciones de tagmas como cabeza y tronco; cabeza, tórax y abdomen; o cefalotórax (cabeza y tórax fusionados) y abdomen. La condición ancestral de los artrópodos es tener un par de apéndices similares en cada segmento. Las formas más evolucionadas tienen apéndices especializados para funciones específicas, o bien algunos segmentos pueden carecer de apéndices.

Gran parte de la asombrosa diversidad de los artrópodos parece que se ha desarrollado por la modificación y especialización de su exoesqueleto cuticular, y por sus apéndices articulados; como resultado de ello se ha producido una amplia variedad de adaptaciones locomotoras y alimentarias.

Mientras que las adaptaciones y especializaciones hechas posibles por el exoesqueleto cuticular de los artrópodos y otras características morfológicas y del comportamiento pueden haber proporcionado una gran diversidad, otro factor importante para asegurar el increíble éxito evolutivo de los artrópodos fue sin duda el pequeño tamaño corporal, que les permitió disponer de muchos más tipos de nichos especializados que pudieron ser destinados para organismos más grandes.

(orden Escorpiones), segadores (orden Opiliones), garrapatas y ácaros (orden Acaros) entre otros.

Las tagmas de las arañas (cefalotórax y abdomen) no presentan segmentación externa y están unidos por un pedicelo, una especie de cintura. Las arañas son depredadoras, sus quelicerados están provistos de glándulas de veneno para paralizar a sus presas. Respiran por pulmones en libro, tráqueas, o ambos. Las arañas pueden tejer hilos de seda que utilizan para distintos fines, entre ellos atrapar a sus víctimas.

Los caracteres distintivos de los escorpiones son sus grandes pedipalpos y su abdomen claramente segmentado y provisto de un aparato terminal punzante. Los segadores tienen cuerpos ovoides, pequeños, con patas muy largas y delgadas. Su abdomen está ampliamente unido al cefalotórax.

El cefalotórax y el abdomen de las garrapatas y los ácaros están completamente fusionados, y las piezas bucales están situadas en un capítulo en la región anterior. Son los más numerosos de los aracnidos, y algunos son importantes transmisores de enfermedades y de graves plagas para las plantas.

Los miembros del subfilo Miriápodos tienen una cabeza seguida por una serie de segmentos troncales. Los miriápodos más conocidos son los ciempiés, depredadores, y los mielips, herbívoros.

1. ¿Qué características importantes distinguen a los artrópodos?
2. Nombre los subfilos de artrópodos y ponga ejemplos de cada uno de ellos.
3. Explique brevemente la importancia de la cutícula en el éxito de los artrópodos y cite algunos factores que han contribuido a su éxito. ¿En qué se diferencian los artrópodos de los anélidos y en qué se parecen?
4. ¿Qué es un triolobite?
5. ¿Cuáles son los apéndices característicos de los quelicerados?
6. Describa brevemente los caracteres morfológicos que distinguen a los euripteridos, los cangrejos cacerola y los picnogónidos.
7. ¿Por qué los cangrejos cacerola están en el mismo subfilo que las arañas?

8. ¿Cuáles son los tagmas de los arácnidos y qué tagma lleva los apéndices?
9. Describa los siguientes mecanismos en las arañas: alimentación, excreción, recepción sensorial, hilado de telas y reproducción.
10. ¿Cuáles son las arañas más importantes y peligrosas para el hombre en los Estados Unidos? ¿Cómo actúa su veneno?
11. Señale las diferencias entre los siguientes órdenes: Arañas, Escorpiones, Opiliones y Acaros.
12. ¿Cómo capturan y matan a sus presas los ciempídeos?
13. Señale la importancia económica y médica de los miembros del orden Acaros relacionados con los humanos.

Averof, M. 1998. Evolutionary biology: origin of the spider's head. *Nature* **395**:436-437. Un resumen de las investigaciones sobre la homología de la cabeza en los subgrupos de artrópodos.

Bowman, A. S., J. W. Dilworth, J. R. Sauer. 1996. Tick salivary prostaglandins: presence, origin and significance. *Parasitol. Today* **12**:388-396. Las prostaglandinas de las garrapatas *Ixodes* como inmunosupresores, anticoagulantes y analgésicos. Permiten al acaro alimentarse largo tiempo sin que se coagule la sangre, ni se produzca una inflamación, o lo que el hospedador.

Foelix, R. F. 1996. *Biology of spiders*. New York, Oxford University Press. Un libro atractivo y fácil de comprender con amplias referencias; interesa tanto a los aficionados como a los profesionales.

Hubbell, S. 1997. Trouble with honeybees. *Nat. Hist.* **106**:32-43. Los acaros parásitos (*Notoxus jacobsoni*) sobre las larvas de la abeja *Necarra woodi* en la tráquea de los adultos) causan importantes pérdidas entre las abejas melíferas.

Hwang, U. W., M. Friedrich, D. Tautz, C. J. Park, and W. Kim. 2001. Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates. *Nature* **413**:154-157. De este estudio surgen las relaciones de taxones hermanos entre los mirápodos y los quelicerados.

Jäger, M., J. Muijsse, C. Claborn, J. Deutsch, H. Le Guyader, and M. Manuel. 2006. Homology of arthropod anterior appendages revealed by *Hox* gene expression in a sea spider. *Nature* **441**:505-508. En la cabeza de las arañas los límites de los segmentos muestran que los queliferos (queliceros) se originan a partir del segundo segmento cefálico.

Lane, R. P., and R. W. Crosskey, (eds.) 1993. *Medical insects and arachnids*. London, Chapman and Hall. Este es el mejor libro actualmente disponible sobre entomología médica.

Looma, J. R. 2001. The removable feast. *Audubon* **103**(3):48-54. En los meses de mayo y junio un gran número de cangrejos cacerola alcanzan la orilla del mar de las costas atlánticas de los Estados Unidos para reproducirse y realizar la puesta. Desde 1980 se han recolectado en gran cantidad para trociscos y asados de camarón. Esta práctica ha llevado a un serio descenso de las poblaciones de Limulus, con una

declinación paralela de las poblaciones de aves migratorias rivereras que se alimentan de los huevos de Limulus.

Mallat, J., J. R. Garey, and J. W. Shultz. 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28s and 18S rRNA gene sequences to classify arthropods and their kin. *Mol. Phylog. Evol.* **51**:178-191. Los resultados indican que los Crustáceos, sin hexápodos, es un grupo parafilético, pero que los Pancrustáceos es un grupo monofilético, que los Quelicerados y los Mirápodos son taxones hermanos, y que Putnarrópodos es un grupo monofilético. No hay datos que sustenten el clado mandibulata.

McDaniel, B. 1979. How to know the ticks and mites. Dubuque, Iowa, William C. Brown Publishers. *Claves útiles, bien ilustradas, para géneros y categorías superiores de garrapatas y ácaros de los Estados Unidos*.

Ostfeld, R. S. 1997. The ecology of Lyme-disease risk. *Am. Sci.* **85**:338-346. La enfermedad de Lyme, producida por una bacteria que transmite las garrapatas, se ha constatado en 48 estados (de los 50) de Estados Unidos y parece que aumenta su frecuencia y distribución geográfica.

Polis, G. A. (ed.) 1990. *The biology of scorpions*. Stanford, California, Stanford University Press. El editor reúne, en un interesante resumen, todo aquello que se conoce sobre los escorpiones.

Schultz, J. W. 1990. Evolutionary morphology and phylogeny of Arachnida. *Cladistics* **6**: 1-38. Análisis cladístico de los órdenes de arácnidos basado en datos morfológicos; este estudio rompe con la opinión tradicional de considerar a los escorpiones como grupo hermano de otros arácnidos o como grupo hermano de los euripteridos.

Shear, W. A. 1994. Unraveling the evolution of the web. *Amer. Sci.* **82**: 256-265. No existen telas de araña fósiles. La evolución de la tela puede estudiarse comparando las modernas telas entre sí y mediante estudios correlativos sobre la anatomía de las arañas.

Suter, R. B. 1999. Walking on water. *Amer. Sci.* **87**:154-159. Las arañas pescadoras (Dolomedes) dependen de la tensión superficial para caminar sobre el agua.

Weaver, D. C. 1999. Mysterious leavers. *Discover* **20**:37-40. Una bacteria parásita de los glóbulos blancos y transmitida por ácaros produce elirritoblasto-

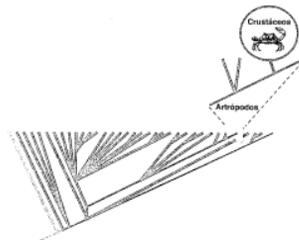
# 20

## Los crustáceos

- FILO ARTRÓPODOS
- SUBFILO CRUSTÁCEOS



Un cangrejo corredor, *Grapsus grapsus*, de las islas Galápagos



### "Insectos de mar"

Los crustáceos (*L. crusta*, caparazón) deben su nombre al duro caparazón que tienen la mayoría de los miembros del grupo. Se han descrito unas 67 000 especies, de las cuales las más familiares para la gente son las comestibles, como por ejemplo las langostas, los cangrejos de río, los camarones y los cangrejos de mar. Además de estos rudos crustáceos, hay un asombroso conjunto de formas menos familiares, como son los copepodos, los ostrácosos, las pulgas de agua, los piojos de mar, los camarones remaajo y el ácnid. Todos ellos desempeñan una amplia variedad de papeles ecológicos y muestran una enorme variación de características morfológicas, lo que hace singularmente difícil componer una definición satisfactoria del grupo.

Vivimos en el período de los artrópodos, a pesar de nuestra actitud antropocéntrica a la tradición de denominarlo periodo de

los mamíferos. Juntos, los insectos y los crustáceos componen el 80% de las especies animales conocidas. Mientras que los insectos ocupan el hábitat terrestre (más de un millón de especies conocidas y un cómputo de miles de millones de individuos), los crustáceos abundan en océanos, lagos y ríos. Algunos caminan o se arrastran por el fondo, otros excavan, y algunos (como los balanos) son sésiles. Unos nadan al derecho (patas abajo) y otros lo hacen al revés, y muchos son delicadas formas microscópicas que forman parte del plancton en los océanos o en los lagos. Es probable que los animales más abundantes del mundo sean los copepodos del género *Galanus*. En reconocimiento a su dominio en los hábitat marinos, es comprensible que se les haya denominado «insectos de mar».

Los artrópodos actuales están repartidos en cuatro subfilos (Figura 19-2). Los Crustáceos y los Hexápodos comparten cinco caracteres derivados y están unidos en el clado Pancrustáceos (Figura 20-1). Consideramos como grupos hermanos a Crustáceos y a Hexápodos, aunque algunas filogenias que utilizan caracteres moleculares apoyan la hipótesis de que los hexápodos surgieron del linaje crustáceo. Si el mismo modelo se confirma con estudios que utilicen otros genes, será filogenéticamente correcto considerar a los

insectos como los "crustáceos terrestres". En el prólogo de este capítulo, nuestra descripción de los crustáceos como "insectos de mar" solamente se refiere al papel ecológico de estos animales.

Los crustáceos se dividen en cinco clases (Figura 20-1), aunque las filogenias preliminares que utilizaron caracteres moleculares no sostengan la monofilia de todas ellas. Hemos situado a los miembros del antiguo filo Pentastómidos como una subclase dentro de la clase Maxilípodos. Los pentastómidos, también llamados gusanos lengua,

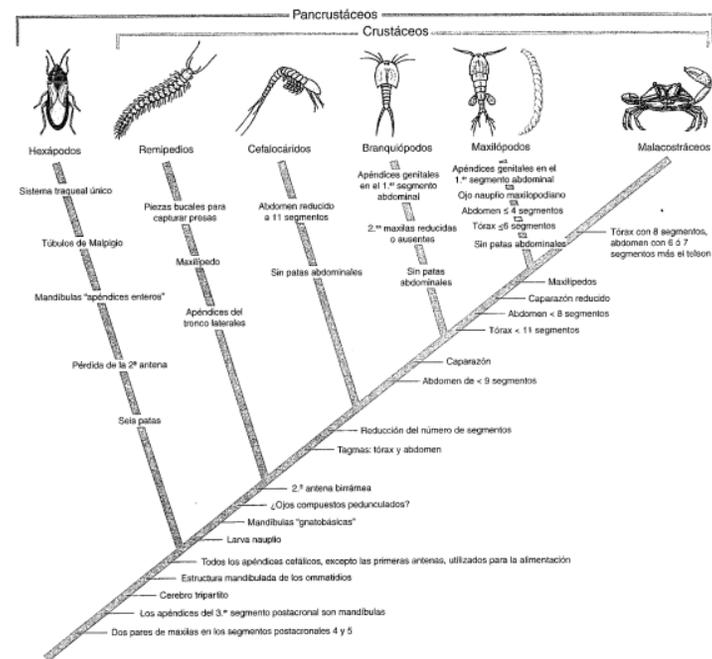


Figura 20-1

Cladograma que muestra las hipótesis interrelaciones antecesor-descendiente de los hexápodos y las clases de crustáceos. Los hexápodos y los crustáceos son hipotéticos grupos hermanos que han evolucionado de un antecesor común definido por numerosas características derivadas compartidas. Los caracteres con una interrogación pueden ser ancestrales, más que caracteres derivados compartidos. El acrón es la región anterior de la cabeza y no cuenta como un segmento.

son parásitos que viven en los pulmones o las cavidades nasales de los vertebrados. Están estrechamente relacionados con los piojos de peces, subclase Branchiura.

Las características de las clases y subclases de los crustáceos se discuten después de la introducción general a la biología de los crustáceos.

## SUBFILO CRUSTÁCEOS

### Descripción general de un crustáceo

Los crustáceos son principalmente marinos, aunque hay muchas especies de agua dulce y unas pocas terrestres. Aunque los crustáceos se diferencian de los demás artrópodos en una serie de aspectos, la característica verdaderamente distintiva de éstos es que son los únicos que poseen dos pares de antenas. Además de dos pares de antenas y un par de mandíbulas, los crustáceos tienen dos pares de maxilas en la cabeza, seguidas por un par de apéndices en cada segmento o metámero del cuerpo. En algunos crustáceos no todos los segmentos llevan apéndices. Todos los apéndices, excepto quizá las primeras antenas, son ancestralmente birrámeos (dos ramas principales), y al menos algunos de los apéndices de los adultos muestran en la actualidad esta característica. Si presentan órganos especializados para la respiración, son en forma de **branquias**.

La mayoría de los crustáceos tienen entre 16 y 20 segmentos, pero algunas formas tienen 60 o más. El presentar un mayor número de segmentos es una característica ancestral. La condición más evolucionada es tener pocos segmentos y un aumento de la tagmatización (p. 406). Los principales tagmas son: cabeza, tórax y abdomen. En la mayoría de los crustáceos uno o más segmentos torácicos se fusionan con la cabeza para formar el **cefalotórax**. Los tagmas no son homólogos en el conjunto del subfilo (e incluso tampoco en algunas clases), ya que en los distintos grupos pueden fusionarse diversos segmentos para formar lo que ahora denominamos, por ejemplo, cabeza o cefalotórax.

Con mucho, el mayor grupo de crustáceos pertenece a la clase Malacostráceos, que incluye langostas, cangrejos, camarones, pulgas de playa, cochinitas de humedad y muchos otros. Estas especies muestran una distribución sorprendentemente consistente de segmentos y tagmas, que se considera el modelo ancestral de la clase (Figura 20-2). Este modelo corporal tiene una cabeza con cinco (embrionariamente seis) segmentos fusionados, un tórax con ocho segmentos y un abdomen con seis (siete en algunas especies). En el extremo anterior está el **rostro** y en el posterior el **telson**, ambos sin segmentar. El telson, junto con el último segmento y sus **urópodos**, constituye el abanico caudal en muchas formas.

En gran parte de los crustáceos, la cutícula dorsal de la cabeza puede extenderse posteriormente y rodear los lados del animal hasta cubrirlo, o quedar fusionada con alguno o con todos los segmentos torácicos y abdominales; esta cubierta se llama **caparazón** (Figura 20-2). En algunos grupos el caparazón adquiere el aspecto de valvas (semejantes a las de una almeja), que recubren el cuerpo total o parcialmente. En los decápodos (que incluyen langostas, cangrejos y otros) el caparazón cubre por completo el cefalotórax, pero no el abdomen.

### Forma y función

Por su tamaño y fácil disponibilidad, los grandes crustáceos como el cangrejo de río se han estudiado más que otros grupos y se estudian generalmente en los cursos elementales de laboratorio. Por este

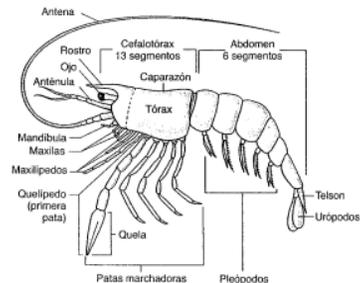


Figura 20-2

Modelo esquemático de un malacostráceo. Las dos maxilas y los tres maxilípedos se han destacado esquemáticamente para poner de manifiesto el modelo general.

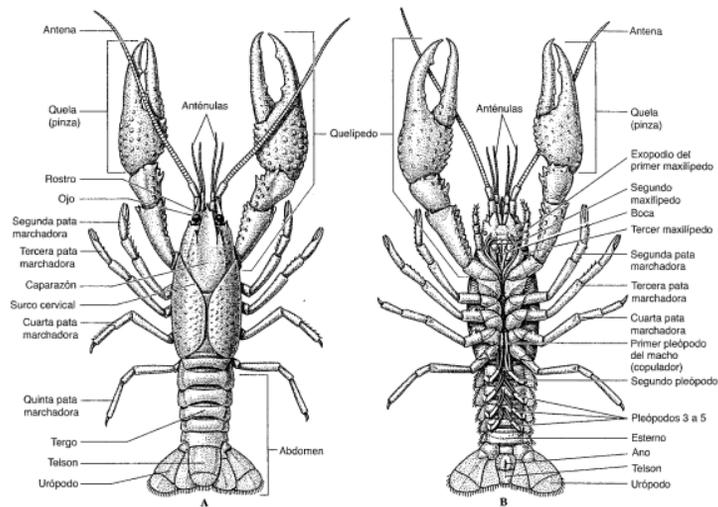
motivo, muchos de los comentarios que se incluyen aquí se aplican específicamente a los cangrejos de río y sus afines.

### Caracteres externos

El cuerpo de los crustáceos está cubierto por una cutícula compuesta de quitina, proteína y material calcáreo. Las placas más duras y pesadas de los grandes crustáceos son particularmente ricas en depósitos calcáreos. La cubierta protectora es blanda y fina entre las uniones de los segmentos, proporcionando flexibilidad de movimiento. El caparazón, si lo hay, cubre la mayor parte o todo el cefalotórax; en los decápodos, como el cangrejo de río, todos los segmentos cefálicos y torácicos están cubiertos dorsalmente por el caparazón. Cada metámero no encerrado por el caparazón está protegido por una placa cuticular dorsal o **tergo** (Figura 20-3A), y una barra transversal ventral, el **esterno**, se sitúa entre los apéndices segmentarios (Figura 20-3B). El abdomen termina en un telson, que no se considera un metámero, y contiene el ano.

La posición de los **gonoporios** varía según el sexo y el grupo de crustáceos. Pueden localizarse sobre, o en la base, de un par de apéndices en el extremo terminal del cuerpo, o bien sobre los segmentos carentes de apéndices. Por ejemplo, en el cangrejo de río las aberturas de los vasos deferentes se localizan en el lado medial de la base del quinto par de patas marchadoras, y las de los oviductos en la base del tercer par de patas. En la hembra, la abertura del receptáculo seminal se localiza en la línea media ventral, entre el cuarto y el quinto par de patas marchadoras.

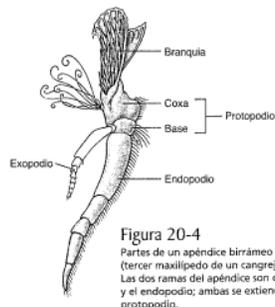
**Apéndices** Los representantes de las clases Malacostráceos (como el cangrejo de río) y Remipédidos, tienen típicamente un par de apéndices articulados en cada segmento (Figura 20-3B), aunque los segmentos abdominales de la mayor parte de las otras clases no llevan apéndices. En los crustáceos evolucionados, como el cangrejo de río, se constata una considerable especialización de los apéndices. El modelo birrámeo básico se ejemplifica en un apéndice del cangrejo de río como es un maxilípedo, un apéndice torácico modificado como apéndice al servicio de la alimentación (Figura 20-4).



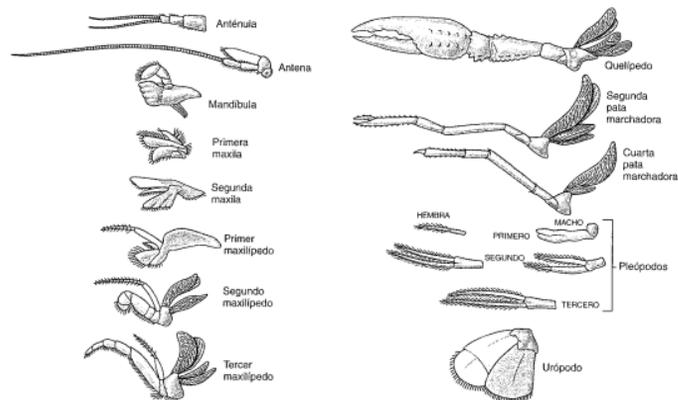
**Figura 20-3**  
Estructura externa del cangrejo de río. A, Vista dorsal. B, Vista ventral.

La porción basal, el **protopodio**, lleva un **exopodio** lateral y un **endopodio** mediano. El protopodio consta de dos articulaciones (**coxa** y **base**), mientras que el exopodio y el endopodio tienen de una a varias. Algunos apéndices, como las patas marchadoras de los cangrejos de río, son secundariamente unirrámeos. A veces en los apéndices de los crustáceos existen expansiones mediales o laterales denominadas **enditis** y **exitis**, respectivamente. Los exitis que se localizan en los protopodios se denominan **epipodios**, y a menudo están modificados como branquias. La Tabla 20-1 pone de relieve cómo se han modificado los apéndices respecto al esquema birrámeo para adaptarse a funciones específicas.

La terminología aplicada por diversos autores a los apéndices de los crustáceos no ha sido aceptada de manera uniforme. Al menos hay dos sistemas que son los más utilizados. Términos alternativos a los que hemos usado son, por ejemplo **protopodio**, **exopodio**, **endopodio**, **basipodio**, **coxopodio** y **epipodio**. Al primer y segundo par de antenas se les puede llamar **anténulas** y **antenas**, y a la primera y segunda maxilas a menudo se las denomina **maxilula** y **maxila**. Una rosa por cualquier otro nombre . . .



**Figura 20-4**  
Partes de un apéndice birrámeo de crustáceo (tercer maxilipedo de un cangrejo de río). Las dos ramas del apéndice son el exopodio y el endopodio; ambas se extienden desde el protopodio.



**Figura 20-5**  
Apéndices de un cangrejo de río que muestran cómo se han modificado, desde el modelo birrámeo básico, como el de un pleópodo, Protopodio, pario; endopodio, azul; exopodio, amarillo.

Las estructuras que tienen un modelo básico semejante y que descienden de una forma común se conocen como **homólogas**, tanto si tienen la misma función como si no. Así como las patas marchadoras especializadas, las piezas bucales, los quelipedos y los pleópodos se han desarrollado a partir de un tipo común de apéndice birrámeo (que se ha modificado para diversas funciones), todos ellos son homólogos entre sí, una condición conocida como **homología seriada**. Ancestralmente fueron todos muy semejantes, pero durante la evolución estructural se han reducido algunas ramas, algunas han desaparecido, otras se han alterado bastante, y en otras se han añadido nuevas partes. El cangrejo de río y sus afines son el mejor ejemplo de homología seriada en el reino animal, con 17 tipos de apéndices distintos aunque seriamente homólogos (Tabla 20-1). Por ejemplo, compárese el tamaño de la quela del quelipedo con la pequeña uña (quela) de la segunda pata en la Figura 20-5.

### Caracteres internos

Los sistemas muscular y nervioso del tórax y el abdomen muestran una segmentación clara, pero otros sistemas tienen modificaciones muy importantes. La mayor parte de los cambios se traducen en una concentración de partes en una región particular, e incluso, en la reducción o pérdida completa de ciertas partes.

**Hemocele** El principal espacio corporal de los artrópodos no es el celoma, sino un blastoceloma persistente que da lugar a un **hemocele** lleno de sangre (p. 396). Los únicos compartimientos

celomáticos que quedan en los crustáceos son los sacos externos de los órganos excretorios y el espacio que rodea a las gónadas.

**Sistema muscular** Los músculos estriados constituyen una parte considerable del cuerpo de la mayoría de los crustáceos. Por lo general los músculos se disponen en grupos antagónicos: **flexores**, que aproximan una parte hacia el cuerpo, y **extensores**, que la alejan. El abdomen de un cangrejo de río tiene flexores potentes (Figura 20-6) que se utilizan cuando el animal nada hacia atrás, con un golpe de velocidad que proporciona el mejor medio para escapar de los depredadores.

**Sistema respiratorio** El intercambio de gases en los crustáceos más pequeños tiene lugar sobre las superficies más finas de la cutícula (por ejemplo, en los apéndices) o sobre todo el cuerpo, y pueden faltar las estructuras especializadas. Los crustáceos de mayor tamaño tienen branquias, que son delicadas expansiones plumnosas provistas de una cutícula muy fina. En los decápodos, los lados del caparazón encierran la cavidad branquial, que se abre anterior y posteriormente (Figura 20-7). Las branquias pueden extenderse desde la pared pleural hacia el interior de la cavidad branquial, o bien, desde la articulación de las patas torácicas con el cuerpo, o desde las coxas torácicas. Los dos últimos tipos son característicos del cangrejo de río. Una parte de la segunda maxila, el **achicador**, impulsa el agua sobre los filamentos branquiales, hacia el interior de la cavidad branquial por las bases de las patas, y hacia fuera de la cavidad branquial por la parte anterior.

TABLA 20-1

Apéndices del cangrejo de río				
Apéndice	Protopodio	Endopodio	Exopodio	Función
Primera antena (anténula)	3 artejos, estacado en la base	Palpo multiaarticulado	Palpo multiaarticulado	Tacto, gusto y equilibrio
Segunda antena (antena)	2 artejos, poro excretor en la base	Palpo multiaarticulado largo	Fino, lámina puntiaguda	Tacto, gusto
Mandíbula	2 artejos, mandíbulas duras, palpo basal	Palpo con 2 artejos distales	Falta	Masticación del alimento
Primera maxila (maxilia)	2 artejos con 2 endios degados	Láminas pequeñas sin unir	Falta	Sujeción del alimento
Segunda maxila (maxila)	2 artejos con 2 endios y 1 escafognatio (epipodito)	1 pequeño segmento puntiagudo	Parte de escafognatio (schizodo)	Lleva corrientes de agua a las branquias
Primer maxilípodo	2 láminas medianas y epipodio	2 pequeños artejos	Un segmento basal, más un filamento multiaarticulado	Tacto, gusto, sujeción del alimento
Segundo maxilípodo	2 artejos y branquia (epipodito)	5 artejos cortos	2 artejos estrechos	Tacto, sujeción del alimento
Tercer maxilípodo	2 artejos y branquia (epipodito)	5 artejos anchos	2 artejos estrechos	Tacto, gusto, sujeción del alimento Ataque-defensa
Primera pata marchadora (quilípodo)	2 artejos y branquia (epipodito)	5 artejos con pinzas fuertes (quelas)	Falta	Marcha, captura
Segunda pata marchadora	2 artejos y branquia (epipodito)	5 artejos con pinzas pequeñas	Falta	Marcha, captura
Tercera pata marchadora	2 artejos y branquia (epipodito), poro genital en la hembra	5 artejos con pinzas pequeñas	Falta	Marcha, captura
Cuarta pata marchadora	2 artejos y branquia (epipodito)	5 artejos sin pinza	Falta	Marcha
Quinta pata marchadora	2 artejos sin branquia, poro genital en el macho	5 artejos sin pinza	Falta	Marcha
Primer pleópodo	En el macho transferencia de espermátocitos a la hembra	En el macho transferencia de espermátocitos a la hembra	En el macho transferencia de espermátocitos a la hembra	En el macho transferencia de espermátocitos a la hembra
Segundo pleópodo	Macho	Estructura modificada para transferir el espermato a la hembra	Estructura modificada para transferir el espermato a la hembra	Estructura modificada para transferir el espermato a la hembra
Hembra	2 artejos	Filamentos articulados	Filamento articulado	Criar corrientes de agua, llevar huevos y jóvenes
Tercer, cuarto y quinto pleópodos	2 artejos cortos	Filamentos articulados	Filamento articulado	Criar corrientes de agua, en la hembra llevan huevos y jóvenes
Uropoda	Un artejo corto y ancho	Plano y ovalado	Aplanado, lámina oval dividida en dos partes con bisagra	Natación; en la hembra protección de los huevos

**Sistema circulatorio** Los crustáceos y otros artrópodos tienen un sistema circulatorio de tipo «abierto» o lagunar. Esto significa que no hay venas ni separación entre la sangre y el líquido intersticial, como ocurre en los animales con sistemas cerrados. La hemolinfa (sangre) sale del corazón mediante arterias, circula a través del hemocel y vuelve a los **senos venosos**, o espacios, antes de entrar de nuevo en el corazón.

El principal órgano propulsor es un corazón dorsal, un saco único sin tabicar, de músculo estriado. La hemolinfa entra en el corazón, desde el **seno pericárdico** circundante, a través de pares de ostios provistos de válvulas que impiden el reflujo de la hemo-

linfa al seno (Figura 20-7). Desde el corazón la hemolinfa entra en una o más arterias, cuyas válvulas impiden el reflujo de la hemolinfa. Pequeñas arterias vierten en los senos laterales, los cuales, a menudo descargan en un amplio **seno esternal** (Figura 20-7).

Desde aquí, la hemolinfa se conduce hacia las branquias (si las hay) mediante canales aferentes de los senos; allí tiene lugar el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono. La hemolinfa es entonces devuelta al seno pericárdico por los canales eferentes (Figura 20-7).

La hemolinfa de los artrópodos es incolora, rojiza o azulada, como en muchos crustáceos. Puede llevar en solución hemocianina, un pigmento respiratorio que contiene cobre, o hemoglobina,

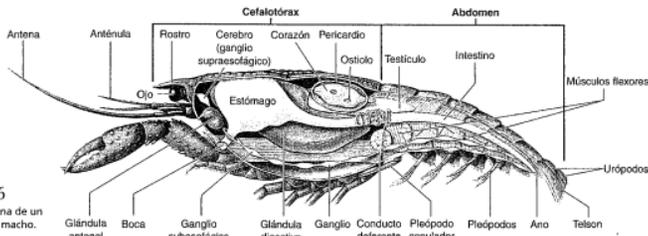


Figura 20-6 Estructura interna de un cangrejo de río macho.

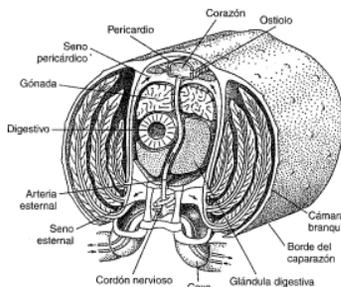


Figura 20-7

Esquema de la sección transversal de la región cardíaca del cangrejo de río; en ella se muestra la dirección del flujo sanguíneo en este sistema sanguíneo «abierto». El corazón bombea sangre hacia los tejidos del cuerpo a través de arterias que vierten en los senos laterales. La sangre que retorna entra en el seno esternal, se dirige hacia las branquias para el intercambio gaseoso y, finalmente, vuelve al seno pericárdico por los canales eferentes. Obsérvese la ausencia de venas.

que contiene hierro. La hemolinfa tiene la propiedad de coagularse, lo que impide su pérdida en las heridas pequeñas. Algunos amebocitos liberan un coagulante similar a la trombina, que desencadena la coagulación.

**Sistema excretor** Los órganos excretores de los crustáceos adultos consisten en un par de estructuras tubulares localizadas en la región cefálica, ventralmente y por delante del esófago (Figura 20-6). Se denominan **glándulas antenales** o **glándulas maxilares**, según desembocan en la base de las antenas o de las segundas maxilas. Unos pocos crustáceos adultos tienen los dos tipos. Los órganos excretores de los decápodos son glándulas antenales, también llamadas glándulas verdes en este grupo. Los crustáceos no tienen ríbulos de Malpighi, órganos excretores de las arañas y los insectos.

El **saco terminal** de la glándula antenal, que deriva de un compartimento celomático embrionario, consta de una pequeña vesícula (**sáculo**) y de una masa esponjosa denominada **laberinto**. Este conecta, mediante un **tubulo excretor**, con una **vejiga dorsal**, que se abre al exterior por un poro situado en la superficie ventral del segmento antenal basal (Figura 20-8). La presión hidrostática interna del hemocel proporciona la fuerza necesaria para la filtración del líquido dentro del saco terminal. El filtrado se excreta como orina después de la reabsorción de sales, aminoácidos, glucosa y algo de agua.

La excreción de los desechos nitrogenados (sobre todo amoníaco) tiene lugar por difusión a través de las áreas finas de la cutícula, especialmente de las branquias. Los llamados «órganos excretores» funcionan principalmente en la regulación de la composición osmótica de los líquidos corporales. Los crustáceos de agua dulce, como el cangrejo de río, están constantemente amenazados por la sobredilución de la sangre por el agua que se difunde a través de las branquias y otras superficies permeables. Las glándulas antenales, al formar una orina

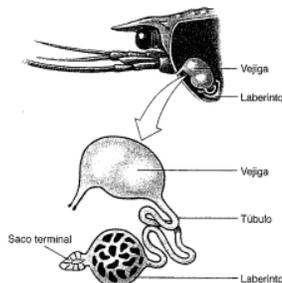


Figura 20-8

Esquema de una glándula antenal (glándula verde) del cangrejo de río. En su posición normal el órgano está mucho más plegado. Algunos crustáceos carecen de laberinto, y el tubulo excretor (canal nefridial) es un tubo más espiralado.

dúvida, baja en sales, actúan como un mecanismo efectivo de «control del flujo». En la orina se pierde algo de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$ , pero esta pérdida se compensa en las branquias mediante la absorción selectiva de la sal disuelta. En los crustáceos marinos, como las langostas y los cangrejos, los riñones funcionan para ajustar la composición salina de la hemolinfa por la modificación selectiva del contenido de sal en la orina tubular. En estas formas, la orina resulta isotónica con la sangre.

**Sistemas nervioso y sensorial** Los sistemas nerviosos de los crustáceos y de los anélidos tienen mucho en común, aunque el de los crustáceos presenta una mayor fusión de ganglios (Figura 20-6). El cerebro consiste en un par de **ganglios supraesofágicos** que envían nervios a los ojos y a los dos pares de antenas. Está unido por conectivos a los **ganglios subesofágicos**, un conjunto de al menos cinco pares de ganglios fusionados, que envían nervios a la boca, los apéndices, el esófago y las glándulas antenales. El doble cordón nervioso ventral tiene un par de ganglios por cada metámero y envía nervios hacia los apéndices, los músculos y otras partes. Además de este sistema nervioso central, puede haber un sistema nervioso simpático asociado al tracto digestivo.

Los crustáceos tienen órganos sensoriales mejor desarrollados que los de los anélidos. Los órganos sensoriales más importantes del cangrejo de río son los ojos y los estatocistos. Los órganos táctiles están ampliamente distribuidos por el cuerpo en forma de **pelos táctiles**, delicadas expansiones de la cutícula, especialmente abundantes en las quelas, las piezas bucales y el telson. Los sentidos químicos del gusto y el olfato se encuentran en los pelos de las antenas, las piezas bucales y otros lugares.

Sobre cada uno de los segmentos basales de las primeras antenas del cangrejo de río se encuentra un **estatocisto** saciforme, que se abre en la superficie dorsal por un poro. El estatocisto contiene una cresta provista de pelos sensoriales formada a partir del revestimiento quitinoso y granos de arena que sirven de **estatolitos**. Siempre que el animal cambia de posición, cambia también la de los granos de arena situados sobre los pelos sensoriales, lo que se transmite como estímulo al cerebro; el animal, por tanto, puede ajustar su propia posición. El revestimiento cuticular del estatocisto se renueva en cada muda (ecdisis), y con él se pierden también los granos de arena. Tras la muda se recogen nuevamente granos de arena que se incorporan a través del poro dorsal.

En muchos crustáceos los ojos son compuestos, ya que están formados por muchos fotorreceptores unidos denominados **ommatidios** (Figura 20-9). Cubriendo la superficie redondeada de cada ojo hay una zona de cutícula transparente, la **córnea**, dividida en muchos cuadrados o hexágonos denominados **facetas**. Estas facetas forman las superficies más externas de los ommatidios. Cada ommatidio se comporta como un ojo diminuto y está formado por varios tipos de células distribuidas en columnas (Figura 20-9). Entre los ommatidios adyacentes se encuentran las células de pigmento negro; en el conjunto del ojo compuesto de un artrópodo, el movimiento del pigmento le permite acomodarse a diferentes intensidades de luz. En cada ommatidio hay tres tipos de células de pigmento: retinal distal, retinal proximal y reflectante; estas células se distribuyen de tal manera que pueden formar un collar más o menos completo alrededor de cada ommatidio. Para intensidades altas de luz, o para la adaptación a la luz del día, el pigmento retinal distal se mueve hacia adentro y encuentra el pigmento retinal proximal que se mueve hacia afuera; de esta manera se forma alrededor del ommatidio una funda completa de pigmento (Figura 20-9). En estas condiciones, solamente los rayos que atraviesan la córnea directamente pueden alcanzar las células fotorreceptoras (retinulares), ya que cada ommatidio está

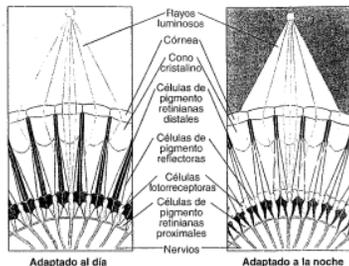


Figura 20-9

Parte del ojo compuesto de un artrópodo que muestra la migración del pigmento en el ommatidio para la visión nocturna y diurna. En cada esquema están representados cinco ommatidios. Durante el día cada ommatidio está rodeado por un collar de pigmento oscuro, de tal manera que cada ommatidio solamente es estimulado por los rayos que entran por su propia córnea (imagen en mosaico); durante la noche el pigmento forma collares invisibles y los rayos de luz pueden alcanzar a los ommatidios adyacentes (imagen continua o de superposición).

aislado de los otros; así, cada ommatidio sólo puede ver una zona limitada del campo visual (imagen en mosaico o por **aposition**). Con luz amortiguada, los pigmentos distal y proximal están separados de tal manera que los rayos de luz, con la ayuda de las células reflectoras pigmentarias, tienen la posibilidad de extenderse hacia los ommatidios adyacentes y formar una imagen continua o por **superposición**. Este segundo tipo de visión es menos preciso, pero tiene la ventaja de aprovechar mejor la limitada cantidad de luz recibida.

### Reproducción, ciclos de vida y función endocrina

La mayoría de los crustáceos tienen sexos diferenciados, y hay una amplia variedad de especializaciones para la cópula entre los diferentes grupos. Los percebes son monoicos, pero generalmente practican la fecundación cruzada. En algunos ostrácosos, los machos son raros y la reproducción es generalmente partenogenética. La mayoría de los branquiópodos y los percebes tienen cámaras incubadoras especiales; los copépodos tienen sacos ovígeros a los lados del abdomen (Figura 20-16) y muchos malacostráceos llevan huevos y ejemplares jóvenes unidos a sus apéndices.

El cangrejo de río tiene un desarrollo directo, esto es, sin formas larvares. Del huevo eclosiona un diminuto joven con la misma forma que el adulto y con un conjunto completo de apéndices y segmentos. No obstante, en la mayoría de los crustáceos el desarrollo es indirecto y del huevo sale una larva muy diferente al adulto, tanto en aspecto como en estructura. La transformación de la larva en adulto se denomina **metamorfosis**. La larva ancestral y más ampliamente difundida entre los crustáceos es la **nauplio** (Figuras 20-10 y 20-22). La larva nauplio solamente tiene tres pares de apéndices: primeras antenas uniraméas, segundas antenas biraméas y mandíbulas birá-

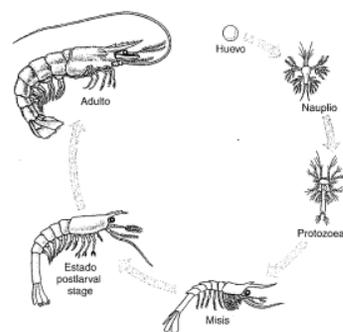


Figura 20-10

Ciclo vital de un camarón del Golfo, *Farfantepenaeus*. Los peneídeos frezan a profundidades entre 40 y 90 metros. Las formas larvares jóvenes constituyen una parte importante de la fauna planctónica, y se abren camino cerca de la orilla en aguas de poca salinidad para desarrollarse como animales juveniles. Los individuos mayores regresan a las aguas profundas.

mes, todos ellos funcionan como apéndices nadadores. El desarrollo posterior puede implicar un cambio gradual hacia la forma del cuerpo del adulto, en el que a través de una serie de mudas se añaden apéndices y segmentos, o un cambio brusco, como es el caso de la metamorfosis del percebe, que pasa de un estado nauplio libre y nadador a una larva llamada cipsid provista de un caparazón bivalvo, y finalmente a un estado adulto sésil y con placas calcáreas.

**Muda y ecdisis** La muda es el proceso fisiológico que da lugar a una cutícula de mayor tamaño, y la ecdisis (Gr. *ekdeyin*, desnudarse) es necesaria para que el cuerpo aumente de tamaño, dado que el exoesqueleto no es una parte viva y no crece como lo hace el animal. Muchas de las funciones de los crustáceos, como la reproducción, el comportamiento y muchos procesos metabólicos, están afectados por la fisiología del ciclo de la muda.

La **cutícula**, que es secretada por la epidermis subyacente, tiene varias capas (Figuras 19-3 y 20-11). La más externa es la **epicutícula**, una capa muy fina de proteínas impregnada de lípidos. El grueso de la cutícula lo forman varias capas de **procutícula**: (1) la **exocutícula**, que está justo por debajo de la epicutícula y que contiene proteínas, sales de calcio y quitina; (2) la **endocutícula**, que a su vez está formada por (3) una **capa principal**, que contiene más quitina y menos proteína, y que está fuertemente calcificada, y (4) una **capa membranosas**, no calcificada y relativamente fina, de quitina y proteína.

Los animales que mudan crecen en la fase de **intermuda**, o **instar**, en la que los tejidos blandos aumentan de tamaño hasta que no queda espacio libre bajo la cutícula. Cuando el cuerpo completa la cutícula, el animal entra en fase de **premuda**. El crecimiento transcurrió durante un período de tiempo más largo de lo que parece si únicamente se examina el tamaño externo del animal.

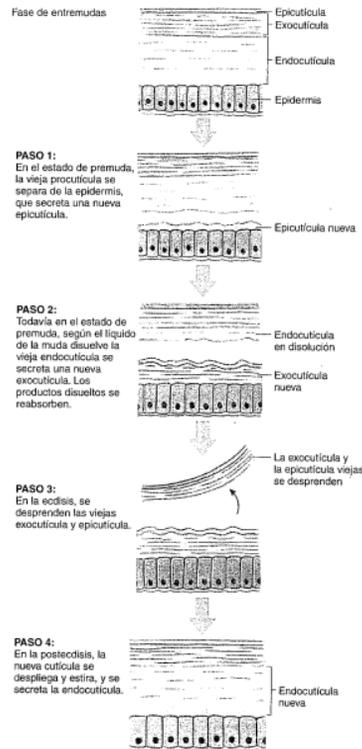


Figura 20-11

Secreción de la cutícula y reabsorción en la ecdisis.

Durante el proceso de muda y poco tiempo antes de que tenga lugar la ecdisis, las células epidérmicas aumentan considerablemente de tamaño, se separan de la capa membranosas, secretan una nueva epicutícula y comienzan a producir una nueva exocutícula (Figura 20-11). Así mismo, se secretan enzimas en la zona que queda inmediatamente sobre la nueva epicutícula; las enzimas comienzan a

disolver la endocutícula antigua, y los productos solubles son absorbidos y almacenados en el interior del cuerpo de los crustáceos. Algunas de las sales de calcio se almacenan como **gastrolitos** (concreciones minerales) en las paredes del estómago. Finalmente, de la antigua cutícula sólo permanecen la exocutícula y la epicutícula, debajo de las cuales están las nuevas exo- y epicutícula. El animal traga agua, que es absorbida por el intestino, y el volumen sanguíneo aumenta enormemente. La presión interna provoca la rotura de la cutícula y el animal sale por sí mismo de su antiguo exoesqueleto (Figura 20-12). Luego tiene lugar un estriamiento de la todavía blanda cutícula, la reesposición de las sales inorgánicas almacenadas y de otros constituyentes, y el endurecimiento de la nueva cutícula. Durante el período de muda el animal está indefenso, por lo que permanece escondido.

Cuando el crustáceo es joven, la ecdisis debe acontecer frecuentemente para permitir el crecimiento, y el ciclo de muda es relativamente corto. Cuando el animal se acerca a la madurez, los períodos de intermuda se hacen más largos, y algunas especies dejan incluso de mudar. En los períodos de intermuda se incrementa la masa de tejidos a medida que el agua es reemplazada por tejido vivo.

**Control hormonal del ciclo de la ecdisis** Aunque la ecdisis está controlada hormonalmente, el ciclo a menudo se inicia por un estímulo ambiental percibido por el sistema nervioso central. Tales estímulos pueden incluir cambios de temperatura, duración del día y humedad (en el caso de los cangrejos terrestres). La señal procedente del sistema nervioso central reduce la producción de una **hormona inhibidora de la muda** por el **órgano X**. El órgano X consiste en un grupo de células neurosecretoras situadas en la médula terminal del cerebro. En el cangrejo de río y otros decápodos, la médula terminal se encuentra en los pedúnculos oculares. La hormona es transportada por los axones del órgano X a la **glándula del seno** (que probablemente no tiene función glandular), también en el pedúnculo ocular, donde es liberada a la hemolinfa.

Cuando el nivel de la hormona inhibidora descende, induce la liberación de una **hormona de la muda** desde los **órganos Y**. Éstos se localizan debajo de la epidermis cerca de los músculos aductores de las mandíbulas, y son homólogos de las glándulas protorácicas de los insectos, que producen la hormona ecdisona. La acción de la hormona de la muda consiste en iniciar los procesos que conducen

a la ecdisis. Una vez iniciado, el ciclo prosigue automáticamente, sin la acción ulterior de las hormonas de los órganos X o Y.

**Otras funciones endocrinas** La extracción de los pedúnculos oculares acelera la muda; además, impide ajustar el color del cuerpo a la coloración del fondo. Ya hace tiempo se constató que tal defecto no era causado por la falta de visión, sino por la pérdida de las hormonas de los pedúnculos oculares. El color del cuerpo de los crustáceos es consecuencia de los pigmentos, principalmente de las células ramificadas de la epidermis (cromatóforos). La concentración de los granúlos de pigmento en el centro de las células produce un efecto de aclaramiento y la dispersión del pigmento causa un oscurecimiento. El comportamiento del pigmento es controlado por hormonas procedentes de las células neurosecretoras de los pedúnculos oculares, al igual que ocurre con la adaptación del pigmento retinal de los ojos a la luz y a la oscuridad (Figura 20-9).

Las células neurosecretoras son células nerviosas que se han modificado para la secreción de hormonas. Están muy difundidas entre los invertebrados, y también las hay en los vertebrados. Entre estos últimos son buenos ejemplos ciertas células del hipotálamo y de la pituitaria posterior (p. 759).

La liberación de sustancias neurosecretoras en la pared del pericardio, procedentes de los órganos pericárdicos, determina un aumento del ritmo y la amplitud del latido cardíaco.

**Glándulas androgénicas** Los malacostráceos machos presentan glándulas androgénicas, halladas por primera vez en un anfípodo (*Orchestia*, una pulga de playa común). Al contrario que otros órganos endocrinos de los crustáceos, las glándulas androgénicas no son órganos neurosecretoras. Sus secreciones estimulan la expresión de las características sexuales masculinas. Los malacostráceos jóvenes tienen glándulas androgénicas rudimentarias, aunque en las hembras no llegan a desarrollarse. Si se implantan estas glándulas a una hembra, sus ovarios se transforman en testículos, comienzan a producir espermatozoides y sus apéndices empiezan a tomar las características masculinas en la muda siguiente. En los isópodos las glándulas androgénicas se encuentran en los testículos, mientras que

en el resto de los malacostráceos se localizan entre los músculos de los coxópodos de las patas torácicas y parcialmente unidas cerca de los extremos de los vasos dorsales. Aunque las hembras no poseen órganos semejantes a las glándulas androgénicas, sus ovarios producen una o dos hormonas que influyen en las características sexuales secundarias.

En los crustáceos puede haber hormonas que influyen en otros procesos corporales, y hay pruebas que sugieren que una sustancia neurosecretora producida en el pedúnculo ocular regula el nivel de azúcar en sangre.

### Hábitos alimentarios

En los crustáceos los hábitos y las adaptaciones para la alimentación varían ampliamente. Aunque muchas formas pueden cambiar de un tipo de alimentación a otro, dependiendo del medio y de la disponibilidad de alimento, todos los crustáceos utilizan el mismo conjunto de piezas bucales. Las mandíbulas y maxilas están implicadas en la ingestión; los maxilípedos en la sujeción y desmenuzamiento, y en los depredadores las patas marchadoras y particularmente los quelípedos, en la captura de alimento de las formas depredadoras.

Por ejemplo, muchos camarones marítimos tienen sobre una de sus patas marchadoras un dedo especializado que puede sacar de un surco y lanzarlo súbitamente para clavarlo en una presa a su paso. El camarón pistola *Alpheus* spp. tiene una quela enormemente alargada que puede montarse como el gatillo de una pistola y cerrarse con una fuerza tal que aturde a sus presas.

Las fuentes de alimentación de los **suspensores** son variadas, desde plancton a diatomeas y bacterias. Los **depredadores** se nutren de larvas, gusanos, crustáceos, caracoles y peces. Los **carroñeros** se alimentan de restos de animales y plantas muertas. Los suspensores, como los camarones duende, las pulgas de agua y los percebes, utilizan sus apéndices para la obtención del alimento; estos apéndices llevan una gruesa fila de sedas, para crear corrientes de agua que llevan el alimento a través de las mismas hacia la boca. El camarón del fango *Upegebia* spp. utiliza las sedas largas situadas sobre sus dos primeros apéndices torácicos para filtrar el alimento; las partículas alimenticias las obtienen de la corriente de agua que circula por la galera y que es producida por el movimiento de sus pleópodos.

Los cangrejos de río tienen un estómago dividido en dos partes (Figura 20-13). La primera parte contiene un **molino gástrico** mediante el cual el alimento, previamente desgarrado por las mandíbulas, es desmenuzado aún más por sus tres dientes: calcáreos, de esta manera se obtienen partículas lo suficientemente

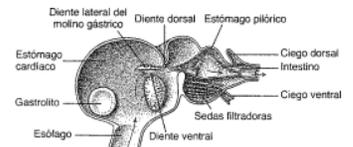


Figura 20-13

Estómago de un malacostráceo en el que se observa el molino gástrico y la dirección del movimiento del alimento. El molino está provisto de bordes quitinosos, o dientes, para la masticación, y sedas para tamizar el alimento antes de que pase al interior del estómago pilórico.

finas como para pasar a través de un filtro de sedas que hay en la segunda parte del estómago. A continuación las partículas llegan al intestino, donde tiene lugar la digestión química.

## BREVE RESUMEN DE LOS CRUSTÁCEOS

Los crustáceos constituyen un amplio grupo de más de 67 000 especies repartidas por todo el mundo y con muchas subdivisiones. Tienen muchos modelos estructurales, hábitos y modos de vida. Algunos son mucho más grandes que los cangrejos de río; otros son más pequeños, incluso microscópicos. En unos casos están altamente desarrollados y especializados, en otros tienen una organización más simple.

El lector podrá comprobar que el resumen de los crustáceos y la clasificación que se da en la p. 438 son extraordinariamente breves. Aunque se mencionan todas las clases, una exposición completa de los taxones de categoría inferior a dicho nivel requeriría extenderse más allá de la finalidad de este libro de texto.

### Clase Remipedios

Los remipedios (Figura 20-14A) constituyen una pequeña clase de crustáceos descubierta recientemente. Las diez especies descritas se han encontrado en cuevas conectadas con el mar. Los remipedios tienen características muy primitivas. En el tronco (tórax y abdomen) hay entre 25 y 38 segmentos, todos con pares de apéndices birrámeos nadadores y esencialmente iguales. Las antenas son birrámeas. Tanto el par de maxilas como el de maxilípedos son presilias y, aparentemente, adaptados a la alimentación. La forma de los apéndices nadadores se parece a la que presentan los copepodos, pero a diferencia de éstos y de los cefalocáridos, los apéndices nadadores están dirigidos lateralmente, y no hacia la zona ventral.

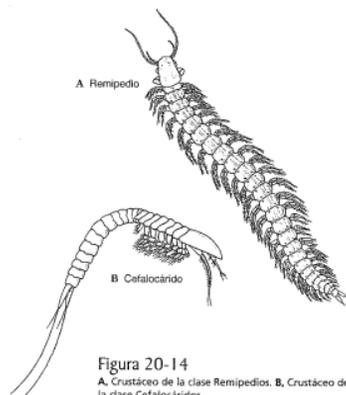


Figura 20-14

A, Crustáceo de la clase Remipedios. B, Crustáceo de la clase Cefalocáridos.

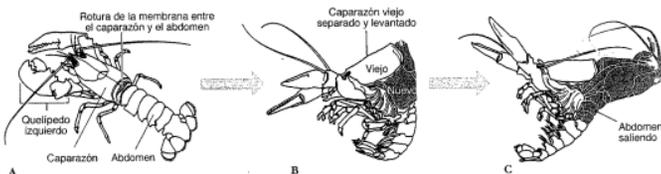


Figura 20-12

Secuencia de la muda en el bogavante *Homarus americanus*. A, La membrana entre el caparazón y el abdomen se rompe y comienza una elevación lenta del caparazón. Esta fase puede durar hasta 2 horas. En B y C, salen la cabeza, el tórax y, finalmente, el abdomen. Normalmente este proceso no dura más de 15 minutos. Inmediatamente después de la ecdisis, los quelípedos se secan y el cuerpo es muy blando. El bogavante continúa la absorción rápida de agua, de tal manera que a las 12 horas el cuerpo ha aumentado cerca de un 20% su longitud y un 50% su peso. En las semanas siguientes, el agua de los tejidos será sustituida por proteínas.

## Clase Cefalocáridos

Los cefalocáridos (Figura 20-14B) forman también un pequeño grupo, con sólo nueve especies conocidas. Aparecen a lo largo de ambas costas de los Estados Unidos, Indias Occidentales y Japón. Tienen de 2 a 3 mm de longitud, y se han encontrado en sedimentos de fondo, desde la zona intermareal hasta unos 300 m de profundidad. Algunas características son bastante ancestrales. Los apéndices torácicos son muy semejantes entre sí, y las segundas maxilas se parecen a los apéndices torácicos. Las segundas maxilas y los siete primeros pares de apéndices tienen un gran epípodio en el protopodio, y éste es unilocular. Los cefalocáridos carecen de ojos, de caparazón y de apéndices abdominales. Hermafroditas autéuticos, son los únicos artrópodos que liberan los óvulos y los espermatozoides a través de un conducto común.

## Clase Branquiopodos

Hay más de 10 000 especies de branquiopodos, que representan un tipo de crustáceos con algunos caracteres ancestrales. Se reconocen tres órdenes: **Anostráceos** (camarón duende y camarón de las salinas, Figura 20-15B), sin caparazón; **Notostráceos** (camarones renacuajo, Figura 20-15A), cuyo caparazón forma un ancho escudo dorsal; **Diplostráceos** (pulgas de agua, Figura 20-15C), típicamente con un caparazón que encierra el cuerpo pero no la cabeza, o con un caparazón bivalvo que generalmente encierra todo el cuerpo (camarones almeja). Los branquiopodos tienen **filopodos** aplanados y filiares, patas que constituyen los principales órganos respiratorios (de aquí el nombre de branquiopodos). La mayoría de ellos utiliza sus apéndices para filtrar alimento, y excepto los cladóceros, también para la locomoción.

La mayoría de los branquiopodos son formas dulciacuícolas. Los más importantes y abundantes son las pulgas de agua (cladóceros), que a menudo representan un componente importante del zooplancton de las aguas dulces. Su reproducción es muy interesante y recuerda a la de algunos roedores (Capítulo 15). Durante el verano suelen producir sólo hembras por partenogénesis, con lo que aumenta rápidamente la población. En condiciones desfavorables se

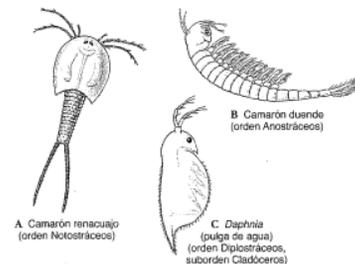


Figura 20-15  
Ejemplos de la clase Branquiopodos.

producen algunos machos y los huevos que van a ser fecundados se originan por meiosis normal. Los huevos fecundados son muy resistentes al frío y a la desecación, lo que es muy importante para la supervivencia de las especies durante el invierno y para llegar pasivamente a nuevos hábitat. La mayoría de los cladóceros tienen desarrollo directo, mientras que los demás branquiopodos presentan metamorfosis gradual.

## Clase Ostrácodos

Los representantes de los ostrácodos, como los diplostráceos, están encerrados en un caparazón bivalvo y parecen almejas diminutas, pues su tamaño oscila entre 0.25 y 8 mm de longitud (Figura 20.16A). Generalmente se conocen como camarones mejillón o camarones semilla; tienen una distribución mundial y son importantes en las cadenas alimentarias acuáticas. Los ostrácodos muestran una considerable fusión de los segmentos del tronco, que ocultan la división entre el tórax y el abdomen. El tronco tiene de uno a tres pares de patas y el número de apéndices torácicos se reduce a dos o ninguno. La alimentación y la locomoción se realizan principalmente mediante los apéndices cefálicos. La mayor parte de los ostrácodos viven sobre el fondo o trepan por las plantas, no obstante algunos son planctónicos o excavadores, y unos pocos son parásitos. Los ostrácodos tienen hábitos alimentarios diversos; los hay comedores de partículas, de plantas, de carroña y depredadores. Su distribución es amplia y abarca tanto los medios marinos como los dulciacuícolas. Aunque la mayoría de las 6000 especies conocidas son dioicas, algunas son partenogénicas. Alguno de los singulares camarones mejillón macho emiten luz y pueden sincronizar los destellos para atraer a las hembras. El desarrollo se realiza mediante una metamorfosis gradual. Hay cientos de especies actuales y más de 10 000 especies de ostrácodos

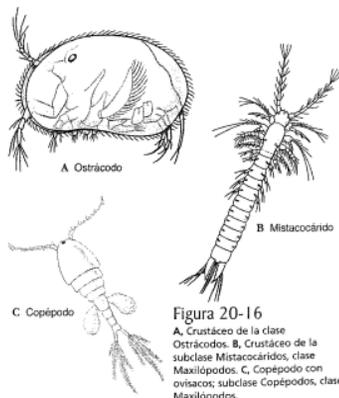


Figura 20-16  
A, Crustáceo de la clase Ostrácodos. B, Crustáceo de la subclase Misticacóridos, clase Maxilópodos. C, Copépodo con vivíscos; subclase Copépodos, clase Maxilópodos.

fósiles cuya presencia en ciertos estratos rocosos sirve a menudo como un indicador importante de los depósitos de petróleo.

## Clase Maxilópodos

Esta clase (con 10 000 especies distribuidas por todo el mundo) incluye un número de grupos de crustáceos tradicionalmente considerados como clases que constituyen, dentro de los crustáceos, un grupo monofilético. Básicamente tienen cinco segmentos cefálicos, seis torácicos y, generalmente, cuatro segmentos abdominales más un telson, aunque son comunes las reducciones. El abdomen carece de apéndices típicos. El ojo de la larva nauplio (cuando existe) tiene una estructura única y se le conoce como **ojo maxilopodiano**.

### Subclase Mystacacóridos

Es ésta una subclase de crustáceos diminutos (menos de 0.5 mm de longitud) que viven en el agua intersticial entre los granos de arena de las playas (Figura 20-16B). Sólo se han descrito 10 especies, pero los misticacóridos se encuentran en muchas partes del mundo.

### Subclase Copépodos

Este grupo es el tercero, tras los Malacostráceos, en número de especies y su biomasa colectiva supera los mil millones de toneladas métricas en todas las aguas marinas y dulciacuícolas del mundo. Los copépodos son de pequeño tamaño (generalmente unos pocos milímetros o menos de longitud), y bastante alargados y afilados en su parte posterior. Carecen de caparazón, y el adulto conserva el ojo nauplio (maxilopodiano), simple y mediano (Figura 20-16C). Tienen un único par de maxilípedos unirrámeos y cuatro pares de apéndices birrámeos torácicos, nadadores y bastante aplanados. El quinto par de patas está reducido. Generalmente, la parte posterior del cuerpo está separada de la anterior (porción que lleva los apéndices) por una articulación mayor. A menudo las primeras antenas son más largas que los demás apéndices y se utilizan para la natación. Los copépodos han evolucionado muy diversamente y con mucho éxito, con un gran número de especies simbióticas y de vida libre. Muchos adultos y algunas formas parásitas están muy modificados (y pueden diferir mucho de la descripción dada aquí), hasta el punto que difícilmente pueden reconocerse como artrópodos, y no digamos como crustáceos.

Desde el punto de vista ecológico, los copépodos de vida libre tienen una enorme importancia, ya que con frecuencia dominan el nivel de consumidores primarios (p. 834) en las comunidades acuáticas. En muchas zonas marinas el copépodo *Calanus* constituye el organismo más abundante del zooplancton y representa la mayor proporción de la biomasa total (p. 835). En otros lugares, y por lo que respecta a la biomasa, sólo pueden ser superados por los eufusídeos (p. 436). *Calanus* es un importante componente de la dieta de peces que tienen importancia ecológica y económica, como el arenque, el bacalao o la sardina. Este género también es importante para las larvas de grandes peces y, junto con los eufusídeos, constituyen un alimento importante para ballenas y tiburones, que son filtradores. En el zooplancton marino aparecen con frecuencia otros géneros, y algunas formas como *Cyclops* y *Diatomus* pueden constituir una importante fracción del plancton de agua dulce. Muchas especies de copépodos son parásitas de otros invertebrados marinos y de peces marinos y dulciacuícolas, y pueden tener importancia

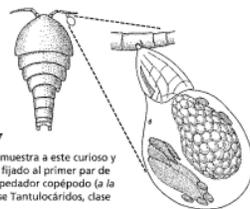


Figura 20-17  
Tantulocárido. Se muestra a este curioso y pequeño parásito fijado al primer par de antenas de su hospedador copépodo (la izquierda); subclase Tantulocáridos, clase Maxilópodos.

económica. Ciertas especies de copépodos de vida libre sirven de hospedadores intermediarios de parásitos humanos, como es el caso de *Diphyllobothrium* (un cestodo) y *Dracunculus* (un nematodo), y de otros animales.

El desarrollo de los copépodos es indirecto, y algunos de los parásitos altamente modificados muestran metamorfosis sorprendentes.

### Subclase Tantulocáridos

Los tantulocáridos (Figura 20-17) son la clase de crustáceos (aqui considerados como una subclase) más recientemente descrita (1983). Desde entonces sólo se conocen unas 12 especies. Son diminutos (0.15 a 0.2 mm) ectoparásitos de crustáceos bentónicos de zonas pedregadas, y con aspecto de copépodos. No se identifican apéndices cefálicos, salvo un par de antenas en la hembra sexual. Su ciclo vital no se conoce con certeza, pero hay evidencias que sugieren la existencia de un ciclo partenogénico y otro bisexual con fecundación. La larva **tantulus** penetra en la cutícula de sus hospedadores mediante un tubo bucal. Su abdomen y todos los apéndices torácicos desaparecen durante la metamorfosis. Las fases juveniles tienen de seis a siete metámeros abdominales, carácter único dentro de los maxilópodos; no obstante, otras razones apoyan su inclusión dentro de esta clase.

### Subclase Branquiuros

Es éste un pequeño grupo de crustáceos primitivamente parásitos de peces, que a pesar de su nombre no tienen branquias (Figura 20-18). Los miembros de este grupo tienen generalmente entre 5 y 10 mm de longitud, y pueden encontrarse sobre peces, tanto marinos como dulciacuícolas. Típicamente presentan un caparazón ancho en forma de escudo, ojos compuestos, cuatro apéndices torácicos birrámeos para la natación, y un abdomen corto sin segmentar. Las segundas maxilas se han modificado a modo de copas sutiles, facilitando a los parásitos el movimiento sobre sus hospedadores, e incluso, pasar de uno a otro. Los peces que están muy infestados pueden adquirir infecciones micóticas y morir. Carecen de nauplio, y el joven se parece al adulto excepto en el tamaño y el desarrollo de los apéndices.



Figura 20-18  
Proto de los peces; subclase Branquiuros, clase Maxilópodos.

### Subclase Pentastómidos

Los miembros del antiguo filo Pentastómidos (*Gr. penta*, cinco, + *stoma*, boca), o gusanos lengua, son un grupo de unas 130 especies de parásitos vermiformes del aparato respiratorio de los vertebrados. Los pentastómidos adultos viven mayoritariamente en los pulmones de los reptiles, como serpientes, lagartos y cocodrilos, pero una especie, *Reighardia sterna*, vive en los sacos aéreos de gaviotas y golidrinas de mar, y otra, *Linguatula serrata*, vive en la nasofaringe de cánidos y felinos (y ocasionalmente en el hombre). Aunque son más comunes en las zonas tropicales, se encuentran también en Norteamérica, Europa y Australia.

Los adultos oscilan entre 1 y 13 cm de longitud. Los anillos transversales dan al cuerpo una apariencia segmentada (Figura 20-19). El cuerpo está cubierto por una cutícula quitinosa que sufre mudas periódicas durante los estados larvarios, y el extremo anterior puede llevar cinco protuberancias cortas (de ahí el nombre de pentastómidos), cuatro de las cuales presentan ganchos y en la quinta se encuentra la boca (Figura 20-20). El tubo digestivo es simple y recto, adaptado para succionar la sangre del hospedador. El sistema nervioso, semejante al de los anélidos y artrópodos, lleva pares de los ganglios a lo largo del cordón nervioso ventral. El único órgano de los sentidos parecen ser las papilas, no tienen sistema circulatorio, excretor ni respiratorio.

Los sexos están diferenciados, y las hembras son generalmente más grandes que los machos. Una hembra puede producir varios millones de huevos, que suben por el aparato del hospedador, son tragados y expulsados con las heces. La larva al nacer es una criatura oval, con cola y cuatro patas rechonchas. La mayoría de los ciclos vitales de los pentastómidos requieren un hospedador intermedio vertebrado, como un pez, un reptil o, rara vez, un mamífero, que es comido por el hospedador vertebrado definitivo. Después de la infección por el hospedador intermedio, la larva penetra en el intestino,

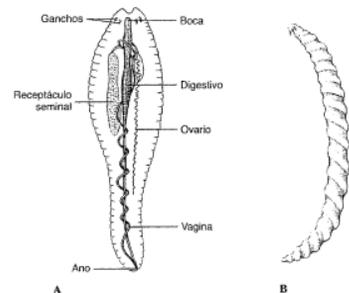


Figura 20-19

Dois pentastómidos: A, *Linguatula*, se encuentra en las fosas nasales de mamíferos carnívoros. Se muestra una hembra con alguna de las estructuras internas. B, Hembra de *Armialidium*, un pentastómido con anillos marcados en el cuerpo. Estudios inmaduros parasitan al hombre en algunas partes de África y Asia. La infección humana puede producirse por comer serpientes, alimentos contaminados o agua.



Figura 20-20

Extremo anterior de un pentastómido. Obsérvese la boca (flecha), entre los ganchos medianos, y las papilas sensoriales apicales.

migra al azar por el cuerpo y, finalmente, sufre una metamorfosis pasando a ninfia. Tras varias mudas, la ninfia aumenta de tamaño y por último se encapsula y queda en estado de letargo. Cuando es comida por el hospedador definitivo, la ninfia encuentra el camino hasta los pulmones, hospedando y alimentándose de la sangre y de los tejidos.

Se han encontrado quistes de varias especies en el hombre, la más común es *Armialidium armialidum* (*L. armialia*, anillo, brazalete, + *fere*, portar), pero generalmente producen pocos síntomas. *Linguatula serrata* es el causante de una pentastomiasis nasofaríngea, o "fal-zud", una enfermedad humana propia de la India y Oriente Medio.

### Subclase Cirripedos

Los cirripedos incluyen a los percebes (orden Torácicos), que normalmente están encerrados en un caparazón de placas calcáreas, y a tres órdenes pequeños de formas excavadoras o parásitas. Los cirripedos adultos son sésiles y pueden fijarse al sustrato por un pedúnculo, como los percebes (Figura 20-21B), o directamente, como las bellotas de mar (Figura 20-21A). Típicamente, el cuerpo está rodeado por una cubierta (manto) y segrega un caparazón de placas calcáreas. La cabeza está reducida, no tienen abdomen, y los apéndices torácicos son largos cirros multiaarticulados con sedas semejantes a pelos. Los cirros se extienden a través de una abertura existente entre las placas calcáreas; de esta manera el animal filtra el agua y retiene las pequeñas partículas de las que se alimenta (Figura 20-21). Aunque todos los percebes son marinos, a menudo se encuentran en la zona intermareal quedando expuestos, durante algún tiempo, a la desecación y a veces al agua dulce. Por ejemplo, *Semibalanus balanoides* puede tolerar temperaturas bajo cero en la zona intermareal (Figura 20-21) y puede sobrevivir expuesto en su sustrato rocoso más de nueve horas en verano. Durante estos periodos, la abertura que hay entre las placas puede cerrarse hasta dejar únicamente una pequeña rendija.

Los percebes frecuentemente invaden los cascos de los barcos al fijarse y crecer en ellos. Su número llega a ser tan elevado, que la velocidad del barco puede quedar reducida en un 30 ó 40%, lo que hace necesario poner al barco en dique seco para limpiarlo. También pueden vivir sobre las ballenas (Figura 20-26).

La mayoría de los percebes no parásitos son hermafroditas y durante su desarrollo sufren una importante metamorfosis. La mayoría produce nauplios que enseguida se convierten en larvas cípris, denominadas así por su parecido con los ostrácodos del género *Cypris*. Dicha larva tiene un caparazón bivalvo y ojos compuestos. Se fija al sustrato mediante sus primeras antenas, que poseen



Figura 20-21

Percebes; orden Torácicos, subclase Cirripedos, clase Maxilópodos. A, Balanos, *Balanus balanoides*, sobre una roca intermareal esperando la vuelta de la marea. B, Anatifera común, *Lepas anatifera*. Obsérvese en los apéndices alimentadores, o cirros. Los percebes se fijan a una gran variedad de sustratos duros, como rocas, pilotes de los muelles y cascos de barcos.

glándulas adhesivas; a continuación comienza la metamorfosis, que implica cambios drásticos, como la secreción de las placas calcáreas, la pérdida de los ojos y la transformación de los apéndices nadadores en cirros.

Los cirripedos del orden Rizocéfalos, como *Sacculina*, parásitos de cangrejos, están muy modificados. Estos cirripedos son dioicos. Al igual que otros cirripedos, comienzan su vida como larva cípris, pero cuando encuentran un hospedador, la mayoría de las especies se transforman en un *kenzotrofo* (*Gr. kentro*, punta, espina, + *gonos*, progeme) que inyecta células del parásito dentro del hemocel del cangrejo (Figura 20-22). Eventualmente, crecen a través del cuerpo del cangrejo salientes a modo de raíces absorbentes, y las estructuras reproductoras del parásito empiezan a exteriorizarse entre el cefalotórax y el abdomen del cangrejo. Los machos en estado de cípris se fijan a la cámara incubadora externa de la hembra.

La posición exacta de las estructuras reproductoras externas del cuerpo del cangrejo es de gran valor adaptativo para el rizocéfalo parásito. Debido a que las mas de huevos del cangrejo (cuando la tiene) puede desarrollarse en este punto, el cangrejo trata al parásito como si fuera una masa de sus propios huevos. Por tanto, lo protege, ventila y cuida, y realmente le ayuda a su reproducción, contribuyendo con un comportamiento de fieza en el momento adecuado. Se ha demostrado que la ayuda del cangrejo es necesaria para que el parásito progrese en buen estado. ¿Pero qué ocurre si la larva del rizocéfalo tiene la poca suerte de interesar a un cangrejo macho? Ningún problema; durante el desarrollo interno del parásito en el cangrejo, éste es castrado y su estructura y comportamiento se transforman en los de una hembra!

### Clase Malacostráceos

Forman, con más de 20 000 especies distribuidas por todo el mundo, la mayor clase de crustáceos y muestran una gran diversidad, como se refleja en la compleja clasificación del grupo que incluye 3 subclases, 14 órdenes y muchos subórdenes, infraórdenes y superfamilias. Nosotros limitamos nuestra breve revisión a la mención de unos pocos de los órdenes más importantes. El modelo corporal característico de los malacostráceos se ha descrito en la p. 422.

### Orden Isópodos

Es uno de los pocos grupos de crustáceos que han invadido con éxito el medio terrestre, además del marino y del dulciacuático, y son los únicos crustáceos realmente terrestres.

Por lo general, el cuerpo es aplano dorsoventralmente, carecen de caparazón y tienen ojos compuestos sésiles. Su primer par de apéndices torácicos son los maxilípedos; el resto de los apéndices torácicos carecen de exopodios y son semejantes entre sí. Los apéndices abdominales llevan branquias, y excepto los urópodos, también son muy similares unos a otros (de ahí el nombre de isópodos). Muchas especies tienen la habilidad de enrollarse en una pequeña bola para protegerse.

Las cochinillas de humedad (*Porcellio* y *Armadillidium*, Figura 20-23A), viven bajo piedras y en lugares húmedos. Aunque son terrestres, carecen de la eficaz cubierta cuticular y de otras adaptaciones que poseen los insectos para conservar el agua; ello les obliga a vivir sólo en lugares muy húmedos (por ejemplo, bajo troncos mojados o rocas). *Gaeoides* (Figura 20-23B) es una forma común de agua dulce que se encuentra bajo las rocas o entre las plantas acuáticas. *Ligia* es una forma marina común que vive en las

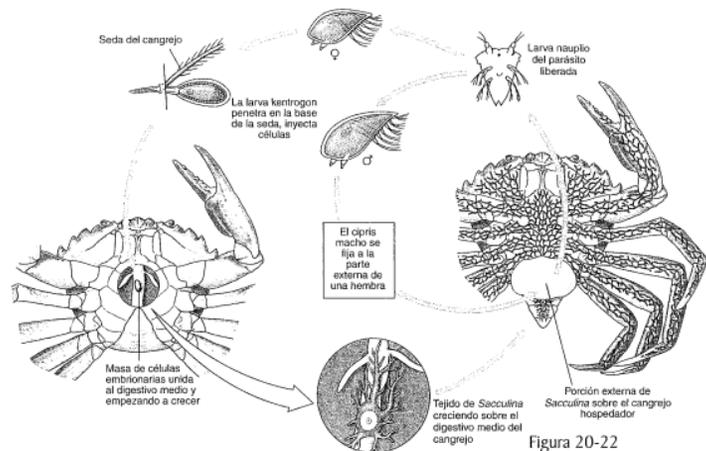


Figura 20-22

Ciclo vital de *Sacculina* (orden Rizocéfalos, subclase Cirripodos, clase Maxilópodos), parásito de los cangrejos (*Carcinus*).



A

Figura 20-23

A, Cuatro cochinillas de humedad, *Armadillidium vulgare* (orden Isópodos, clase Malacostráceos), formas comunes terrestres. B, Cochinita de agua dulce, *Caecidotea* sp., un isópodo acuático.



B

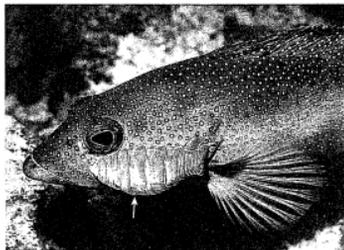


Figura 20-24

Isópodo parásito (*Anilocra* sp.) de *Cephalopholis fulvus*, que vive en el arrecife de coral del Caribe (orden Isópodos, clase Malacostráceos).

### Orden Anfípodos

Los anfípodos se parecen a los isópodos en el sentido de que sus representantes carecen de caparazón, tienen opos compuestos sésiles y un par de maxilípedos (Figura 20-25). Sin embargo, suelen estar



A



B



C

Figura 20-25

Anfípodos marinos. A, Anfípodo nadador libre, *Anisogammarus* sp. B, Camarón esqueleto, *Caprella* sp., sobre una colonia de briozoos; se parece a una mantis religiosa. C, *Pteronima*, un anfípodo mariño pelágico sujeto a la túnica de una salpa (subfilo Urocordados, Capítulo 23). Nadando mediante sus apéndices abdominales, que sobresalen de la abertura del tunicado con forma de barril, el anfípodo maniobra para capturar sus presas. La túnica no se observa (orden Anfípodos, clase Malacostráceos).

comprimidos lateralmente y presentar sus branquias en una posición torácica típica. Además, sus apéndices torácicos y abdominales se disponen en dos o más grupos que difieren en forma y función. Por ejemplo, uno de los grupos de apéndices abdominales puede estar adaptado para la natación, y otro para el salto. Hay muchos anfípodos marinos, incluyendo algunas formas que viven en las playas (por ejemplo, la pulga de playa *Orchestia*), numerosas especies de agua dulce (*Hyalella* y *Gammarus*) y unos pocos parásitos (Figura 20-26). El desarrollo es directo y sin una verdadera metamorfosis.

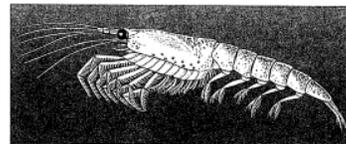


Figura 20-27

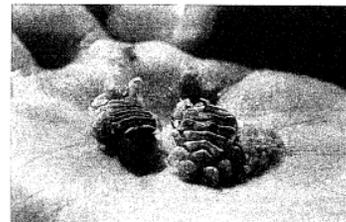
*Meganyctiphanes* (orden Eufausiáceos, clase Malacostráceos) "krill del norte".

### Orden Eufausiáceos

Este grupo comprende solamente 90 especies, pero forman una parte importante del plancton oceánico conocido como «krill» (Figura 20-27).



A



B

Figura 20-26

A, Cabeza y boca de una ballena gris sana, *Eschrichtius robustus*, con su característica pesada carga de balanos (orden Torácicos, subclase Cirripodos, clase Maxilópodos) y de glámidos parásitos (orden Anfípodos, clase Malacostráceos). Obsérvese en las placas amarillentas de la boca (p. 640). B, Glámidos parásitos de la ballena gris. Al contrario que la mayoría de los anfípodos, los glámidos son aplanados dorsoventralmente. Sus patas tienen uñas en garras.

playas o en las rocas costeras. Algunos isópodos son parásitos de peces (Figura 20-24) o crustáceos, y algunos de ellos pueden estar muy modificados.

El desarrollo es esencialmente directo, pero determinados parásitos pueden sufrir metamorfosis complejas.

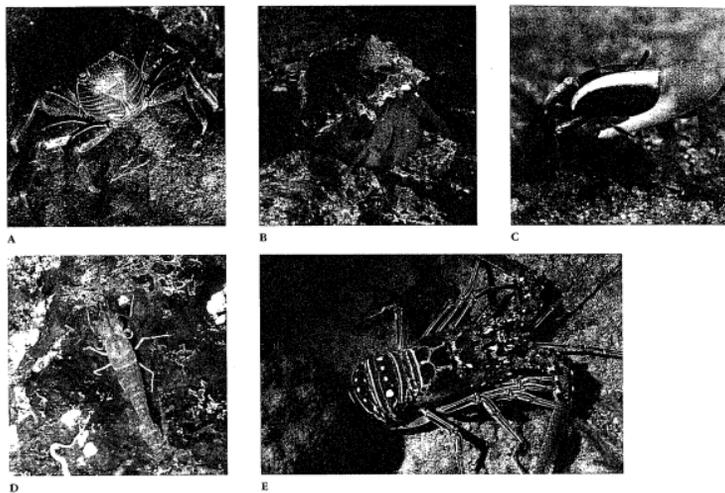


Figura 20-28

Crustáceos decápodos. A. El cangrejo de roca, *Grapsus grapsus*, naranja brillante, constituye una notable excepción a la regla de que la mayoría de los cangrejos tienen una coloración críptica. B. El cangrejo ermitaño, *Pagurus maclaughlinae*, tiene un exoesqueleto abdominal blando, vive en la concha de un caracol que lleva con él y en el que se puede recoger para su protección. C. El cangrejo violinista macho, *Uca* sp., exhibe su gran quelipodo para señalar su territorio, y como amenaza y como combate. D. El camarón rojo nocturno, *Rhyncochelone* sp., merodea por cuevas y salientes de los arrecifes coralinos, pero sólo por la noche. E. La langosta, *Panulirus argus* (mostrada aquí) y el bogavante del norte, *Homarus americanus*, son consumidos con gusto por muchas personas (orden Decápodos, clase Malacostráceos).

Tienen entre 3 y 6 cm de longitud y un caparazón que está fusionado con todos los segmentos torácicos, aunque no encierra totalmente las branquias. Carecen de maxilípedos y todos los apéndices torácicos tienen exopodios. La mayoría son bioluminiscentes, con un órgano denominado **fofotero** que contiene una sustancia productora de luz. Algunas especies pueden aparecer en enormes enjambres que pueden superar los 45 m<sup>2</sup> y extenderse hasta 500 m en una sola dirección. Constituyen la dieta principal de las halienas y de muchos peces. De los huevos eclosionan nauplios y el desarrollo es indirecto y metamórfico.

### Orden Decápodos

Los decápodos tienen tres pares de maxilípedos y cinco pares de patas marchadoras, de los cuales el primero está muy modificado y forma las pinzas (**quelas**), pero el segundo y tercer pares también pueden ser quelados, como en los cangrejos de río, las bogavantes y las gambas. El tamaño oscila entre unos pocos milímetros hasta el más

grande de todos los artrópodos, el cangrejo araña japonés, cuyas quelas tienen una envergadura de 4 m. Los cangrejos de río, las langostas, los cangrejos y los langostinos pertenecen a este grupo (Figuras 20-28 y 20-29). Hay alrededor de 18 000 especies de decápodos, y el orden es extraordinariamente diverso. Tienen una gran importancia ecológica y económica, y numerosas especies sirven de alimento.



Figura 20-29

El cangrejo esponja, *Dromidia antillensis*, es una de las especies que deliberadamente se enmascara y camufla con materiales que recoge de su entorno inmediato.

### Clasificación del subfilo Crustáceos

La clasificación de los crustáceos de categoría superior es compleja y sujeta a cambios, según se dispone de nuevos datos. La siguiente clasificación procede de varias fuentes bibliográficas. En ella omitimos muchos taxones menores.

**Clase Remipédidos** (L. *remipéds*, remos, patas). Sin caparazón; protopodios uniartricularizados; anténulas y antenas birrámeas; todos los apéndices del tronco similares; apéndices cefálicos grandes y prensiles; el segmento de los maxilípedos fusionado con el segundo; tronco no regionalizado. Ejemplo: *Squilla*.

**Clase Cefalocáridos** (Gr. *kephalá*, cabeza, + *kari*, camarón, + *ida*, sufijo plural). Sin caparazón; filopodios, protopodio uniartricularizado; anténulas unirrámeas y antenas birrámeas; carecen de ojos compuestos; sin apéndices abdominales; maxilípedos semejantes a los apéndices torácicos. Ejemplo: *Hutchinsoniella*.

**Clase Branquiopodos** (Gr. *branchi*, branquia, + *pous*, podo, pie). Filopodios; con o sin caparazón; sin maxilípedos; anténulas reducidas; con ojos compuestos; sin apéndices abdominales; maxilas reducidas.

**Orden Anostrácos** (Gr. *ano*, sin, + *ostrakon*, concha); camarones duendes y camarones de las salinas. Sin caparazón; sin apéndices abdominales; antenas unirrámeas. Ejemplos: *Artemia*, *Branchinecta*.

**Orden Notostrácos** (Gr. *notos*, espalda, + *ostrakon*, concha); camarones renacuajo. El caparazón forma un gran escudo dorsal; con apéndices abdominales, reducidos posteriormente; antenas vestigiales. Ejemplos, *Tropis*, *Lepidurus*.

**Orden Diplostrácos** (Gr. *diplos*, doble, + *ostrakon*, concha). Pulgas de agua (cladóceros) y camarones almeja (concastrácos). Caparazón plegado que generalmente encierra el tronco pero no la cabeza (cladóceros) o que encierra todo el cuerpo (concastrácos); antenas birrámeas. Ejemplos: *Daphnia*, *Lepidona*, *Lyceus*.

**Clase Ostrácos** (Gr. *ostrakodes*, testáceos, que tienen una concha): ostrácos. Caparazón bivalvo que encierra por completo el cuerpo; cuerpo no segmentado o con segmentación indiferenciada; no más de dos pares de apéndices torácicos. Ejemplos: *Cypris*, *Gyrodactylus*, *Gyrodactylus*.

**Clase Maxilípedos** (L. *maxilla*, quijada, + *pous*, podo, pie). Generalmente tienen cinco segmentos cefálicos, seis torácicos y cuatro abdominales más un telson, pero son comunes las reducciones; carecen de apéndices típicos en el abdomen; ojo nauplio de estructura única (ojo maxilopodiano); con o sin caparazón.

**Subclase Mistacocáridos** (Gr. *mystax*, bigote, + *kari*, camarón, + *ida*, sufijo pl.); camarones bigotudos. Sin caparazón; cuerpo formado por cefalón y tronco, éste con diez segmentos; telson con prolongaciones caudales en forma de uña; apéndices cefálicos casi idénticos y unirrámeos excepto antenas y mandíbulas que son birrámeos, del segundo al quinto metámero con apéndices cortos uniartricularizados. Ejemplo: *Derocheilacar*.

**Subclase Copépodos** (Gr. *kopé*, remar, + *pous*, podo, pie); copépodos. Sin caparazón; típicamente tórax con siete segmentos, de los cuales el primero, y a veces al segundo, se fusionan con la cabeza para formar el cefalotórax; anténulas unirrámeas, antenas bi- o unirrámeas, de cuatro a cinco pares de patas nadadoras; formas puriadas a menudo muy modificadas. Ejemplos: *Cyclops*, *Diatomus*, *Calanus*, *Ergasilus*, *Lernaeus*, *Salmincola*, *Caligus*.

**Subclase Tantulocáridos** (L. *tantulus*, tan pequeño, + *caris*, camarón). Sin apéndices cefálicos reconocibles, excepto antenas en las hembras sexuadas; estilete cefálico mediano y macizo; seis metámeros torácicos libres, cada uno con un par de apéndices; cinco metámeros anteriores birrámeos; seis segmentos abdominales; ectoparásitos diminutos con forma de copépodo. Ejemplos: *Basipodella*, *Dexterothron*.

**Subclase Branquiuros** (Gr. *branchia*, branquia, + *uros*, cola); **piojos de los peces**. Cuerpo ovalado, la cabeza y la mayor parte del tronco cubiertos por un caparazón aplastado e incompletamente fusionado al primer metámero torácico; tórax con cuatro pares de apéndices birrámeos; abdomen no segmentado, bíbulado; ojos compuestos; antenas y anténulas reducidas; las maxilas a menudo forman discos succioneros. Ejemplos: *Argulus*, *Chonopeltis*.

**Subclase Pentastómidos** (Gr. *pentis*, cinco, + *stoma*, boca); **pentastómidos**. Cuerpo vermiforme sin segmentar con cinco proboscidas anteriores cortas, cuatro llevan uñas y la quinta la boca succionera. Ejemplos: *Ameletus*, *Linguatula*.

**Subclase Cirripedes** (L. *cirrus*, rizo de pelo, + *pous*, podo, pie); **percebes**. Adultos sésiles o parásitos; cabeza reducida y abdomen rudimentario; carecen de ojos compuestos pares; segmentación del cuerpo indiferenciada; generalmente hermafroditas; en las formas libres el caparazón da lugar a un manto que secreta placas calcáreas; las antenas se convierten en órganos de fijación, luego desaparecen. Ejemplos: *Balanus*, *Polydora*, *Saccellus*.

**Clase Malacostrácos** (Gr. *malakos*, blando, + *ostrakon*, concha). Generalmente con ocho segmentos torácicos, y seis, más el telson, en el abdomen; todos los segmentos con apéndices; anténulas a menudo birrámeas; los tres primeros pares de apéndices del tórax con frecuencia son maxilípedos; el caparazón, que a veces falta, cubre la cabeza y parte o todo el tórax; los epípodios torácicos generalmente son branquias.

**Orden Isópodos** (Gr. *isos*, igual, + *pous*, podo, pie); **isópodos**. Sin caparazón; anténulas generalmente unirrámeas, a veces vestigiales; ojos sésiles (sin pedicúlo); branquias sobre los apéndices abdominales; por lo general cuerpo aplastado dorsoventralmente; normalmente los segundos apéndices torácicos no son prensiles. Ejemplos: *Armadillidium*, *Caecidotea*, *Ligia*, *Porellio*.

**Orden Amphípodos** (Gr. *amphip*, sobre ambos lados, + *pous*, podo, pie); **anfípodos**. Sin caparazón; anténulas a menudo birrámeas; ojos usualmente sésiles; branquias sobre las coxas torácicas; segundo y tercer par de apéndices torácicos generalmente prensiles; típicamente cuerpo comprimido lateralmente. Ejemplos: *Oreobetta*, *Hyabulla*, *Gammarus*.

**Orden Eufausiácos** (Gr. *eua*, bien, + *phausis*, luminoso, brillante, + *latis*: *acos*, sufijo, perteneciente a) **krill**. Caparazón fusionado a todos los segmentos torácicos aunque sin encerrar por completo a las branquias; sin maxilípedos; todos los apéndices torácicos con exopodios. Ejemplo: *Meganyctiphanes*.

**Orden Decápodos** (Gr. *deka*, diez, + *pous*, podo, pie); **camarones, cangrejos, langostas**. Todos los segmentos torácicos fusionados con el caparazón y cubiertos por él, ojos pedunculados; los tres primeros pares de apéndices torácicos modificados en maxilípedos. Ejemplos: *Homarus*, *Penaeus* (+*Penaeus*), *Cancer*, *Figulus*, *Grapsus*, *Uca*, *Panulirus*.

Los cangrejos, especialmente, presentan una gran diversidad de formas. Aunque recuerdan al esquema del cangrejo de río, difieren de éstos por tener un cefalotórax más ancho y un abdomen reducido. Ejemplos familiares a lo largo de la costa marina son los cangrejos ermitaños (Figura 20-28B), que viven en las conchas de los caracoles (ya que su abdomen no está protegido por el mismo exoesqueleto pesado que tienen en su parte anterior); los cangrejos violistas, *Uca* (Figura 20-28C), que están en la tierra justo en el nivel de mareas altas y salen para vagabundear por la arena cuando la marea baja; y los *Dromedaria*, como *Libinia*; y el interesante cangrejo decorador *Decapoda*, y otros, que cubren sus caparazones con esponjas o anémonas de mar para conseguir un disfraz protector (Figura 20-29).

## FILOGENIA Y DIVERSIFICACIÓN ADAPTATIVA

### Filogenia

Entre los crustáceos, los remipedes parecen ser los más primitivos por muchas características (Figura 20-1). Tienen un cuerpo largo, sin tagmatizaci3n por detrás de la cabeza, un cord3n nervioso ventral doble y g3nglios digestivos con disposici3n seriada. Los f3siles de un artr3podo del per3odo Mesozoico parecen ser un grupo hermano de los remipedes y su morfolog3a sugiere un mecanismo para el origen del ap3ndice birr3mico. Tienen dos pares de ap3ndices unirr3micos en cada segmento. As3, se ha sugerido que cada segmento de los crust3ceos representa dos segmentos ancestrales que se han unido ("condici3n diplop3da", como en los Diplop3dos, p. 414), y que los ap3ndices birr3micos derivaron de la fusi3n de los ap3ndices de un segmento ancestral diplop3do. No obstante, actualmente se conoce que la modulaci3n de la expresi3n del gen *Distal-less (Dll)* determina la localizaci3n de los extremos distales de los ap3ndices

Los Crust3ceos son un gran subfilo, fundamentalmente acu3tico. Adem3s de un par de mand3bulas, tienen en com3n dos pares de antenas y dos pares de maxilas. Sus tagmas son: cabeza y tronco, o cabeza, t3rax y abdomen. Muchos poseen un caparaz3n. Los ap3ndices de los crust3ceos son primitivamente birr3micos.

Todos los artr3podos deben mudar su cut3cula peri3dicamente (ecdisis) y aumentar su tama3o antes de que la cut3cula reci3n secreta da se endurezca de nuevo. Los periodos de premuda y postmuda est3n controlados hormonalmente, as3 como algunos otros procesos, tales como los cambios de color del cuerpo y la diferenciaci3n de las caracter3sticas sexuales.

Los h3bitos alimentarios de los crust3ceos var3an ampliamente; hay muchos depredadores, carro3neros, filtradores y par3sitos. La respiraci3n tiene lugar a trav3s de la superficie del cuerpo o mediante branquias. Los 3rganos excretores toman la forma de gl3ndulas maxilares o antenales. La circulaci3n, como en otros artr3podos, se realiza a trav3s de un sistema abierto de senos (hemocel) y el principal 3rgano bombeador es un coraz3n dorsal y tubular. La mayor parte de los crust3ceos tienen 3jos compuestos formados por unidades denominadas ommat3dios. Los sexos est3n normalmente diferenciados.

Los crust3ceos de la clase Branqui3podos se caracterizan por tener filopodios y contener, entre otros, al orden Diplop3dos, que

artropodanos. En cada primordio (embrionario) del ap3ndice birr3mico se puede observar el producto del gen *Dll* en dos grupos de c3lulas, cada uno de las cuales dar3 lugar a una rama del ap3ndice. En un primordio de ap3ndice unirr3mico solamente hay un grupo de estas c3lulas, y en el primordio de los ap3ndices filopodiales (como en la clase Branqui3podos) hay tantos grupos que expresan el gen *Dll* como ramas de ap3ndices.

Los verm3formes pentast3midos se situaron en los Edozoos, cerca de los artr3podos, porque sus formas larv3rias recuerdan a las larvas de los tardigrados, midan su cut3cula y hay otras semejanzas en la morfolog3a del espermia y los ap3ndices larv3rios. Las filogenias que se basan en genes del RNA ribos3mico indican que los pentast3midos son crust3ceos. Un estudio reciente de la distribuci3n de genes y secuencias de las bases del DNA mitocondrial confirman este resultado. Ahora se considera a los pentast3midos como crust3ceos altamente derivados, situados en la clase Maxil3podos pr3ximos a los pe3jos de peces (subclase Branqui3podos).

### Diversificaci3n adaptativa

Los crust3ceos han explotado virtualmente todos los nichos acu3ticos, demostrando una gran diversificaci3n adaptativa. Inmediatamente, es el grupo de artr3podos dominante en el medio marino, y comparte con los insectos el dominio del h3bitat dulciacu3tico. La invasi3n del medio terrestre es m3s limitada, s3lo los is3podos han obtenido un notable 3xito. Hay otros pocos ejemplos de crust3ceos terrestres, como son los cangrejos de tierra. La clase m3s diversa es la de los Malacostr3ceos, y los grupos m3s abundantes son los Cop3podos y los Ostr3ceos. Ambos incluyen formas filtradoras y carro3neras. Los cop3podos han tenido un particular 3xito como par3sitos tanto de vertebrados como de invertebrados, y parece claro que los cop3podos par3sitos actuales son el resultado de numerosas invasi3nes de tales nichos.

es un grupo ecol3gicamente importante como zooplancton. Dentro de la clase Maxil3podos, los miembros de la subclase Cop3podos carecen de caparaz3n y de ap3ndices abdominales. Son muy abundantes y se encuentran entre los m3s importantes consumidores primarios en muchos ecosistemas marinos y de agua dulce. Muchos son par3sitos. La mayor parte de los miembros de la subclase Cirrip3dos (percebes) son f3siles en estado adulto, secretan una concha de placas calc3reas, y s3rren mediante sus ap3ndices t3rxicos. La subclase Branqui3podos contiene a los pe3jos de peces. Estrechamente ligados a 3stos est3n los is3podos longos, que son par3sitos de los pulmonares y las cavidades nasales de los vertebrados. Entre miembros constituy3ros el filo Pentast3midos y ahora son una subclase de los Maxil3podos.

Los Malacostr3ceos forman la mayor clase de crust3ceos, y los 3rdenes m3s importantes son Is3podos, Anf3podos, Eufausi3ceos y Dec3podos. Todos tienen tanto ap3ndices t3rxicos como abdominales. Los Is3podos carecen de caparaz3n y generalmente son aplanados dorsoventralmente. Los Anf3podos tambi3n carecen de caparaz3n, pero suelen ser comprimidos lateralmente. Los Eufausi3ceos constituyen el importante plancton oce3nico llamado krill. Los Dec3podos incluyen a los cangrejos, los camarones, los bogavantes, los cangrejos de r3o y otros; tienen cinco pares de patas marchadoras (incluyendo los quelip3dos) en el t3rax.

1. ¿Cu3les son los tagmas y ap3ndices de la cabeza de los crust3ceos? ¿Qu3 otros caracter3sticas importantes distinguen a los crust3ceos de los otros grupos de artr3podos?
2. Define los siguientes t3rminos: lengo, esterno, telson, protopodio, estopodio, endopodio, epipodio, endito y exito.
3. ¿Qu3 se entiende por estructuras hom3logas? ¿Qu3 quiere decir hom3loga seriada, y c3mo muestran los crust3ceos la hom3loga seriada?
4. ¿Qu3 es un caparaz3n?
5. Describe brevemente la respiraci3n y la circulaci3n del cangrejo de r3o.
6. Describe brevemente la funci3n de las gl3ndulas maxilares y antenales de los crust3ceos.
7. ¿C3mo detectan los cangrejos de r3o los cambios de posici3n?
8. ¿Cu3l es la unidad fotoreceptora de un ojo compuesto? ¿C3mo se ajustan estas unidades a la cantidad variable de luz?

9. ¿Qu3 es un nauplio? ¿Qu3 diferencia hay entre un desarrollo directo y uno indirecto en los crust3ceos?
10. Describe el proceso de muda en los crust3ceos, incluyendo la acci3n de las hormonas, y el proceso de ecdisis.
11. De las clases y subclases de Crust3ceos, (Branqui3podos, Ostr3ceos, Cop3podos, Cirrip3dos y Malacostr3ceos) ¿Cu3les son las m3s diversas? ¿Y las m3s numerosas? Diferencie unas de otras.
12. Compare y contraste los Is3podos, los Anf3podos, los Eufausi3ceos y los Dec3podos.
13. ¿Cu3l es el significado de los Remipedes en las hip3tesis sobre el origen de los crust3ceos?
14. Explique brevemente la determinaci3n gen3tica de los ap3ndices birr3micos y unirr3micos.
15. ¿Qu3 es un gusano lengua, y d3nde pueden encontrarse?

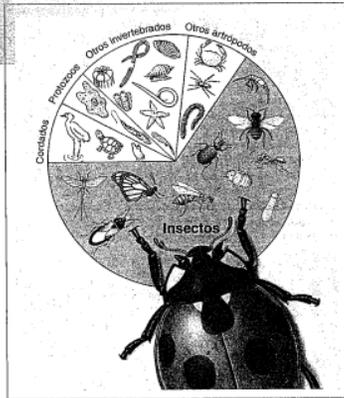
- Blat, D.E. (edici3n). 1982-1985. The biology of Crustacea, vols 1-10. New York, Academic Press, Inc. *Esta serie es una obra extensiva de refer3ncia para todos los aspectos de la biolog3a de los crust3ceos.*
- Boeve, J. L., D. V. Lavrov, and W. M. Brown. 1998. Gene translocation links insects and crustaceans. *Nature* 392:657-668. *Insectos y crust3ceos comparten un cambio de sitio de un sitio gen mitocondrial, indicativo de un antecesor com3n reciente, pero no existe en quelip3dos ni mir3podos.*
- Boyd, C.E., and J.W. Gray. 1998. Shrimp aquaculture and the environment. *Sci. Am.* 278:58-65 (June). *El cultivo de camarones puede tener consecuencias adversas sobre el medio (contaminaci3n).*
- Chang, E.S., S.A. Chang, and E.P. Mulder. 2001. Hormones in the lives of crustaceans: An overview. *Am. Zool.* 41: 1090-1097. *Resumen de las investigaciones de la funci3n hormonal en la langosta americana.*
- Galatz, R., and S.B. Carroll. 2002. Evolution of a transcriptional repression domain in an insect Hox protein. *Nature* 415: 910-913. *El el abdomen de los insectos hay niveles de una prote3na (Ultrabithorax), codificada por el gen Hox, que reprimen la expresi3n de otro gen, Distal-less (Dll), necesario para la informaci3n de los ap3ndices. El abdomen de los crust3ceos y de los cirrip3dos tienen un alto t3xo, aunque pueden formar ap3ndices en su abdomen, lo que demuestra que Ubx es un represor condicional de estos genes.*
- Giribet, G., G.D. Edgecombe, and W.C. Wheeler. 2001. Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology. *Nature* 413: 157-161. *Apostan que los Crust3ceos y los Insectos son grupos hermanos en un clado mand3bulado.*
- Gould, S.L. 1956. Triangulation of the rock-heads. *Nat. Hist.* 105:10-17. *Un ensayo informativo sobre la coevoluci3n par3sito-hop3podo utilizando como ejemplo Sacculina.*
- Holden, C. 1997. Green crab advance north. *Science* 276: 203. *Un trabajo sobre la expansi3n del cangrejo verde europeo (Carcinus maenas) hasta la costa oeste de los Estados Unidos.*
- Huys, R., G.A. Boshall, and R.J. Lincoln. 1993. The tunicocystidien life cycle: the circle closed? *J. Crust. Biol.* 13: 432-442. *La hip3tesis actual de*
- un ciclo pantogon3mico de estas pequeñas y extra3as criaturas que alterna con uno que incluye fecundaci3n.*
- Lawson, D. L., W. M. Brown, and J. L. Booe. 2004. Phylogenetic position of Pentastomida and (pan)crustacean relationships. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* 271:537-544. *Los pentast3midos son crust3ceos maxil3podos, probablemente estrechamente relacionados con los pe3jos de los peces.*
- Lauler, H., and W. J. Biggers. 2001. Unclading concepts learned from methyl farnesoate for invertebrate reproduction and postembryonic development. *Am. Zool.* 41: 442-457. *El metil farnesoato act3a en los crust3ceos de manera semejante a la hormona juvenil en los insectos.*
- Martin, J.W., and G.E. Davis. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series* 39: 124 pp.
- Pangaribhan, G., A. Sebring, L. Nagy, and S. Carroll. 1995. The development of crustacean limbs and the evolution of arthropods. *Science* 270: 1363-1366. *Las pruebas con productos particulares gen3ticos homoc3ticos sugieren que todos los artr3podos descienden de un antecesor com3n y que los ap3ndices birr3micos y unirr3micos proceden de la modulaci3n de la expresi3n del gen Distal-less (Dll).*
- Storch, V. and B. G. M. Jameson. 1992. Further spermatological evidence for including the Pentastomida (tongue worms) in the Crustacea. *Int. J. Parasitol.* 22:95-108. *Datos morfol3gicos y del desarrollo que sustentan la situaci3n de los Pentast3midos como derivado de los Crust3ceos en vez de ser un filo diferente.*
- Venulus, M.B., Schrimm, A., Von der Heydt, and D. Lohse. 2000. How snapping shrimp snap: through captiping bubbles. *Science* 289: 2114-2117. *El escape de un qu3len es lo suficientemente fuerte para producir burbujas de cavitaci3n que amuecan a las presas.*
- Zill, S.N., and E.-A. Seyfarth. 1996. Ekokolektal sensors for walking. *Sci. Am.* 275:86-90 (July). *Las encarrachas, los cangrejos y las arañas tienen sensores en el exoesqueleto de sus patas que act3an como controladores biol3gicos de la tensi3n.*

Visite la p3gina electr3nica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanp214e](http://www.mhhe.com/hickmanp214e), donde encontrar3 enlaces y materiales adicionales.

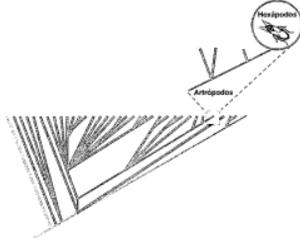
## 21

## Los hexápodos

- FILO ARTRÓPODOS
- SUBFILO HEXÁPODOS



La mayoría de las especies animales son insectos.



## Una combinación ganadora

La humanidad sufre sorprendentes pérdidas económicas debidas a los insectos. Las plagas de langosta en África parecen ser para muchos una cosa del pasado, pero nada más lejos de la realidad. Las poblaciones de langosta fluctúan entre fases tranquilas, donde solamente se extienden a lo largo de 16 millones de kilómetros cuadrados, abarcando a 30 países; y las fases de plaga, en las que se extienden a 29 millones de kilómetros cuadrados afectando a 60 países. Una de estas langostas, *Schistocerca gregaria*, puede tener de 40 a 80 millones de individuos por kilómetro cuadrado. En los picos de las fases, pueden cubrir el 20% de la superficie de la tierra y afectar a la existencia de una décima parte de las poblaciones. La última fase de plaga sucedió entre 1986 y 1989, pero la FAO (*Food and Agriculture Organization*) vigila y mapea continuamente los tamaños de las poblaciones para reaccionar rápidamente ante los brotes (<http://www.fao.org/ag/locust/en/info/faq/index.html>).

En el oeste de los Estados Unidos y Canadá, una invasión de escarabajos barrenadores del pino de montaña en los años 1980 y 1990 causaron la muerte de inmensas superficies de pinares, y de

1973 a 1985 la irrupción de una mariposa cuyas larvas se alimentan de las yemas de los abetos mató a millones de árboles en los bosques de coníferas. Desde su introducción en los años veinte, un hongo que produce la "enfermedad holandesa" del olmo, transmitido principalmente por escarabajos de la corteza europeos, ha destruido prácticamente los olmos de Norteamérica. En el 2004, otro invasor, el escarabajo esmeralda de los fresnos, amenaza con diezmar los fresnos de Norteamérica.

Estos ejemplos sirven para recordarnos nuestra incesante lucha con el grupo de animales que en la actualidad dominan la tierra: los insectos. Las especies de insectos son mucho más numerosas que el resto de especies animales del mundo juntas, y la cantidad de individuos es igualmente enorme. Algunos científicos han estimado que actualmente existen 200 millones de insectos por persona! Los insectos tienen una incomparable capacidad para adaptarse a todos los ambientes terrestres, y virtualmente, a todos los climas. Muchos han explotado los hábitat dulcicícolas y las costas y han desarrollado extraordinarias estrategias para sobrevivir en condiciones ambientales adversas.

El subfilo Hexápodos recibe su nombre por la presencia de seis patas en los miembros del grupo. Todas las patas son unirrámeas. Los hexápodos tienen tres tagmas: cabeza, tórax y abdomen, con apéndices en la cabeza y en el tórax. Los apéndices abdominales están muy reducidos o no existen. Dentro de los Hexápodos hay dos subclases: Endognatos e Insectos (Figura 21-1).

Los endognatos son un pequeño grupo cuyos miembros tienen las bases de las piezas bucales en el interior de la cápsula cefálica. Hay tres órdenes de endognatos: los Proturos y los Dipluros son diminutos, sin ojos, y viven en la hojarasca o en lugares húmedos y sombríos donde apenas son perceptibles. A los Colémbolos frecuen-

temente se les llama saltarines debido a su habilidad para el salto: un animal de 4mm de largo puede saltar hasta 20 veces su longitud. Los colémbolos viven en suelos ricos en hojarasca en descomposición, o en la superficie de estanques y a lo largo de la costa. A veces en algunos suelos son muy abundantes, habiendo millones por hectárea, pero como otros endognatos, su pequeño tamaño los hace casi invisibles y difíciles de observar.

La clase Insectos es enorme, sus miembros tienen piezas bucales ectognatas, cuyas bases quedan por fuera de la cápsula cefálica. A los insectos alados se les llama peritrogos y a los que no tienen alas apteritros. La clase Insectos contiene un grupo, el orden Ti-

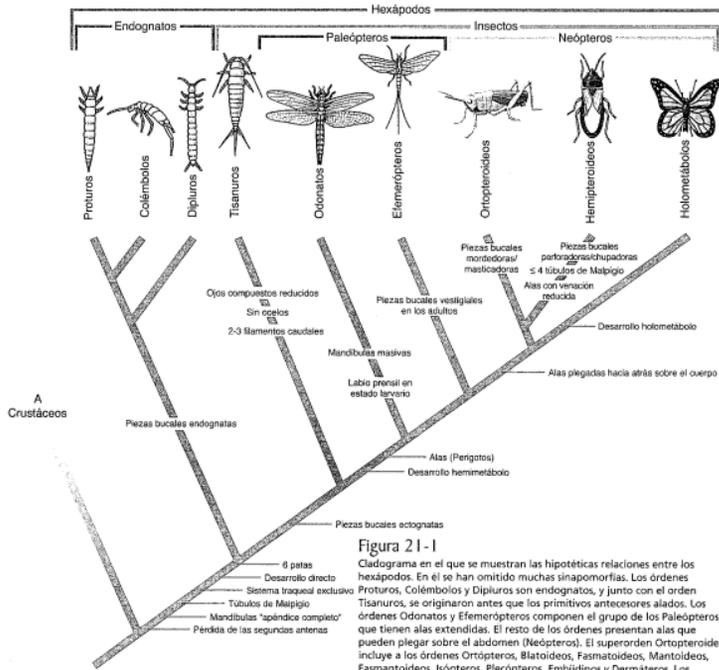


Figura 21-1

Cladograma en el que se muestran las hipotéticas relaciones entre los hexápodos. En él se han omitido muchas sinapomorfias. Los órdenes Proturos, Colémbolos y Dipluros son endognatos, y junto con el orden Tisanuros, se originaron antes que los primitivos antecesoros alados. Los órdenes Odonatos y Ephemérotos componen el grupo de los Paleópteros, que tienen alas extendidas. El resto de los órdenes presentan alas que pueden plegar sobre el abdomen (Neópteros). El superorden Orthopteroideos incluye a los órdenes Ortópteros, Blatoides, Fasmatóideos, Mantoides, Fasmantóideos, Isopteros, Plecópteros, Embiidinos y Dermáteros. Los Hemipteroideos comprenden los órdenes Zorapteros, Psocópteros, Hemipteros, Tisanópteros y Ftirapteros; y el superorden Holometábolo abarca a todos los órdenes holometábolo.

sanuros, cuyos miembros, sin alas, se separaron del antecesor y constituyen el taxón hermano del resto de los insectos. Los insectos alados evolucionaron de un antecesor común al clado posterior (Figura 21-1). A los Tisanauros se les llama apteros primitivos para diferenciarlos de otros órdenes cuyos miembros en la actualidad no tienen alas, aunque sus antepasados fueron alados.

## CLASE INSECTOS

Los insectos (*L. insectus*, seccionado por dentro) son los más diversos y abundantes de todos los grupos de artrópodos. Hay más especies de insectos que sumadas todas las demás clases de animales juntos. El número de especies de insectos se ha estimado en unos 1.1 millones, pero los expertos sugieren que puede haber unos 30 millones. Hay también una fuerte evidencia de una evolución continua y a veces rápida de los insectos actuales.

Resulta difícil apreciar en su totalidad el significado ecológico, médico y económico de este extenso grupo. El estudio de los insectos (**entomología**) ocupa el tiempo y el esfuerzo de especialistas, hombres y mujeres, de todo el mundo. La lucha entre el hombre y sus insectos competidores parece interminable; es más, paradójicamente, los insectos tienen tantos vínculos en la economía de la naturaleza, en tantos papeles útiles, que sin ellos nos enfrentaríamos con grandes dificultades.

Los insectos se diferencian de los demás artrópodos por poseer piezas bucales ecotónicas y generalmente **dos pares de alas**, aunque algunos tienen un solo par de alas y otros carecen de ellas. El tamaño de los insectos varía desde menos de 1 mm a 20 cm de longitud, aunque la mayoría no supera los 2.5 cm. Generalmente, los insectos más grandes viven en las zonas tropicales.

## Distribución

Los insectos son los animales más abundantes y difundidos en la tierra. Se han extendido prácticamente en todos los medios susceptibles de alojar vida, excepto en el mar, en el que relativamente hay pocos insectos. Los zapateros de mar (*Hulobates*), que viven en la superficie del océano, son los únicos invertebrados marinos que viven en la interfase mar-aire. Los insectos son comunes en aguas salobres, marjales marinos y en playas arenosas. Abundan en las aguas dulces, el estero, los bosques (especialmente en la bóveda del bosque tropical) y en las plantas; se encuentran incluso en desiertos, eriales y cuevas montañosas, y como parásitos dentro y sobre el cuerpo de plantas y animales.

Su amplia distribución es posible gracias a su capacidad de vuelo y a su naturaleza altamente adaptativa. Los insectos desarrollaron alas e invadieron el aire 250 millones de años antes que los reptiles, las aves o los mamíferos voladores. En la mayor parte de los casos son capaces de superar barreras que son casi infranqueables para muchos otros animales. Su pequeño tamaño les permite ser transportados por corrientes de agua y aire a regiones lejanas. Sus huevos, bien protegidos, pueden resistir condiciones rigurosas y pueden viajar a largas distancias llevados por pájaros y otros animales. Su agilidad y agresividad les capacita para luchar por todos los nichos posibles de un biotopo. No se les puede apreciar un modelo único de adaptación biológica.

## Adaptabilidad

Los insectos han mostrado una sorprendente adaptabilidad a lo largo de su evolución, como lo prueba su amplia distribución y la enorme

diversidad de especies. La mayoría de sus modificaciones estructurales se han producido en alas, patas, antenas, aparato bucal y tubo digestivo. Esta amplia diversidad permite a este potente grupo aprovechar todas las fuentes de comida y cobijo. Algunos son parásitos, otros chupan la savia de las plantas, otros mastican hojas, otros son depredadores y algunos viven de la sangre de los animales. Dentro de estos diferentes grupos hay especializaciones, de forma que una clase particular de insecto comerá, por ejemplo, las hojas de una sola clase de plantas. Esta especificidad de hábitos alimentarios reduce la competencia y, en gran medida, es responsable de su diversidad biológica.

Los insectos están bien adaptados a las regiones secas y desérticas. El exoesqueleto duro y protector ayuda a evitar la evaporación, pero algunos insectos también extraen al máximo el agua de la comida y la materia fecal, así como de los productos de su metabolismo corporal.

## Organización externa y función

Los insectos muestran una sorprendente variedad de características morfológicas, pero como en otros artrópodos, el exoesqueleto está constituido por un sistema complejo de placas denominadas **escleritos**, conectadas unas con otras mediante uniones articulares, flexibles y ocultas. La musculatura entre los escleritos permite al insecto realizar movimientos precisos. La rigidez de su esqueleto es atribuible a las escleroproteínas y no a la quitina. Es impermeable y su ligereza hace posible el vuelo. Por el contrario, la cutícula de los crustáceos está endurecida fundamentalmente por la materia mineral.

Por lo que se refiere a la tagmatización, los insectos son mucho más homogéneos que los crustáceos. Los tagmas de los insectos son cabeza, tórax y abdomen. La cutícula de cada segmento del cuerpo habitualmente está compuesta de cuatro placas (escleritos): una dorsal (noto o tergo), una ventral (esternon) y un par de pleuras laterales. Las pleuras de los segmentos abdominales suelen ser membranosas más que esclerotizadas. Algunos insectos tienen una estructura corporal bastante generalizada, otros, sin embargo, están altamente especializados. El saltamontes, o langosta, es un tipo generalizado que se utiliza habitualmente en los laboratorios para explicar las características generales de los insectos (Figura 21-2).

La cabeza generalmente lleva un par de ojos compuestos relativamente grandes, un par de antenas y tres ocelos (Figura 21-2). Las antenas, que varían mucho en tamaño y forma (Figura 21-3), funcionan como órganos táctiles, olfativos y, en algunos casos, como órganos auditivos. Las piezas bucales están formadas por cutícula especialmente endurecida, y típicamente comprenden un labro, un par de mandíbulas, un par de maxilas, un labio y una hipofaringe en forma de lengüeta. El tipo de piezas bucales que presenta un insecto determina sus hábitos alimentarios. Algunas de estas modificaciones las tratamos más adelante en este capítulo.

El tórax está formado por tres segmentos: protórax, mesotórax y metatórax, cada uno con un par de patas (Figura 21-2). En la mayoría de los insectos, mesotórax y metatórax llevan cada uno un par de alas. Las alas, expansiones cuticulares de la epidermis, están formadas por una doble membrana, con venas dotadas de una cutícula más gruesa, que sirven para expandir las alas después de la eclosión de la pupa, así como para el reforzamiento aerodinámico de las mismas. Aunque el modelo de venación varía entre los diferentes taxones, es relativamente constante dentro de una familia, género o especie; por ello se utiliza para la clasificación e identificación.

Las patas de los insectos a menudo están modificadas para realizar funciones especiales. Muchas formas terrestres, como los escara-

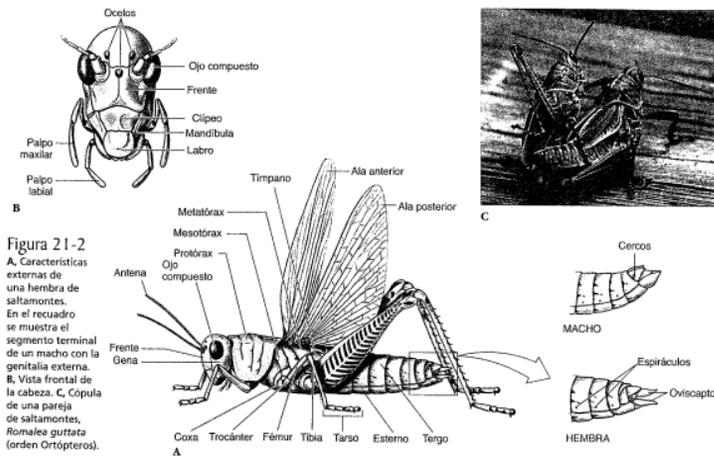


Figura 21-2

A, Características externas de una hembra de saltamontes. En el recuadro se muestra el segmento terminal de un macho con la genitalia externa. B, Vista frontal de la cabeza. C, Cópula de una pareja de saltamontes. *Romalea guttata* (orden Ortópteros).

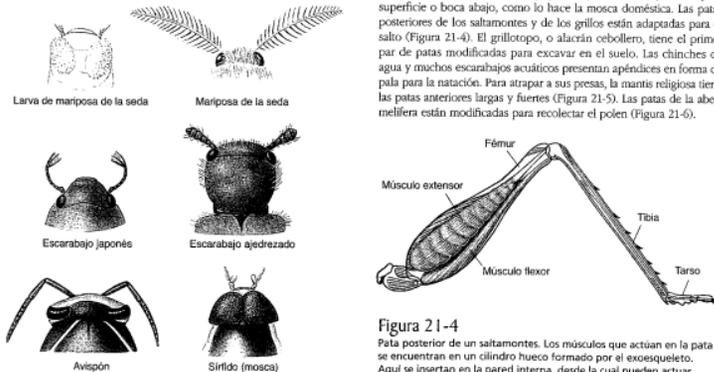


Figura 21-3

Algunos tipos de antenas de insectos.

abajo, tienen patas marchadoras con almohadillas terminales y uñas. Estas almohadillas pueden ser pegajosas para caminar por cualquier superficie o boca abajo, como lo hace la mosca doméstica. Las patas posteriores de los saltamontes y de los grillos están adaptadas para el salto (Figura 21-4). El grillo topo, o alcarán cebollero, tiene el primer par de patas modificadas para excavar en el suelo. Las chinches de agua y muchos escarabajos acuáticos presentan apéndices en forma de pala para la natación. Para atrapar a sus presas, la mariposa religiosa tiene las patas anteriores largas y fuertes (Figura 21-5). Las patas de la abeja melífera están modificadas para recolectar el polen (Figura 21-6).

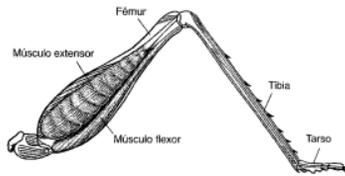


Figura 21-4

Pata posterior de un saltamontes. Los músculos que actúan en la pata se encuentran en un cilindro hueco formado por el exoesqueleto. Aquí se insertan en la pared interna, desde la cual pueden actuar sobre las partes del miembro como palancas. Obsérvese el eje de unión y la inserción de los músculos flexores y extensores, que actúan antagónicamente para extender y flexionar el apéndice.



Figura 21-5

A, Una mantis religiosa (orden Ortópteros) comiendo un insecto. B, Una mantis religiosa poniendo huevos.

El abdomen de los insectos está formado por 9 a 11 segmentos; el undécimo, cuando existe, lleva un par de **cercos** (apéndices en el extremo posterior). Las larvas y las ninfas presentan una serie de apéndices abdominales que faltan en los adultos. El extremo del abdomen lleva la genitalia, que sale de los segmentos 8 y 9 (Figura 21-2A), y a menudo es de gran utilidad para la identificación y clasificación.

Por lo que se refiere a la forma del cuerpo, hay innumerables variaciones entre los insectos. Los escarabajos son generalmente gruesos y rollizos (Figura 21-7A); los caballitos del diablo, las tigrillas y los fasmidos son largos y delgados (Figura 21-7B); muchos escarabajos acuáticos son hidrodinámicos; las mariposas tienen las alas más amplias; las cucarachas son aplanadas, adaptadas a vivir en rendijas. El ovipositor de la hembra de las avispas icneumoníidas es extremadamente largo (Figura 21-8), mientras que los cercos de las tijeretas forman pinzas córneas, y en los plecópodos y las efémeras son largos y articulados. El aguijón de los himenópteros es el ovipositor. Las antenas son largas en las cucarachas y los saltamontes, cortas en las libélulas y en la mayoría de los escarabajos, mazuadas en las mariposas, y plumosas en la mayoría de las polillas. Existen además otras variaciones (Figura 21-3). Quizás lo más asombroso sea el hecho de que las piezas bucales, las antenas, las patas, los cercos y el ovipositor sean todos apéndices modificados.

### Locomoción

**Marcha** La mayoría de los insectos, cuando caminan, lo hacen disponiendo las patas en triángulo, formado por la primera y la última pata de uno de los lados, junto con la segunda del lado opuesto. De esta manera, los insectos terrestres mantienen siempre tres de sus

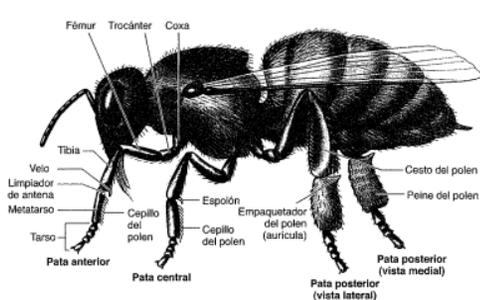


Figura 21-6

Adaptaciones de las patas de una abeja obrera. En la pata anterior, el entrante dentado cubierto con el velo se utiliza para limpiar la antena. El espolón de la pata media extrae cera de las glándulas de la cera localizadas en el abdomen. Los capillos del polen de las patas anterior y media recogen el polen atrapado en los pelos del cuerpo y lo depositan en los capillos del polen de las patas posteriores. Los largos pelos del peine de la pata posterior recogen el polen de los capillos de la pata opuesta; luego la aurícula (empaquetadora del polen) prensa el polen dentro de un cesto del polen cuando la pata es flexionada hacia atrás. Una abeja transporta su carga en los cestos hasta el panel y deposita el polen en una celda, que queda al cuidado de otras obreras.



Figura 21-7

A, Escarabajo rinoceronte gigante, *Dilloberoder abderus* (orden Coleópteros) de Uruguay. Aunque pudiera parecer que su cabeza y tórax le sirven para atacar y ensartar a un enemigo, en realidad las utiliza para lizar a los rivales de la misma especie y apartarlos de la comida. B, Insectos palo, *Diapheromera femorata* (orden Fasmatoideos) apareándose. Esta especie es común en gran parte de Norteamérica. Carece de alas, y a pesar de su camuflaje, sirve de alimento a numerosos depredadores.

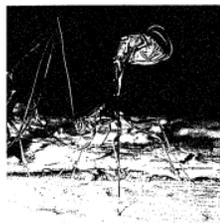


Figura 21-8

Una avispa icneumoníida con el extremo del abdomen elevado utiliza para perforar un árbol su largo oviscapto hasta encontrar un túnel hecho por la larva del escarabajo perforador de la madera. La avispa puede taladrar 13 mm o más en la madera con el fin de dejar su puesta en la larva del escarabajo, que se convertirá en el hospedador de las larvas del icneumoníido. Otras especies de icneumoníidos atacan a arañas, polillas, moscas, grillos, orugas y otros insectos.

seis patas en contacto con el suelo, dispuestas como un trípode, para una mayor estabilidad.

Algunos insectos, como el zapatero de agua *Gerris* (*L. gero*, transportar), son capaces de caminar sobre la superficie del agua. Este insecto tiene sobre las almohadillas de sus metatarsos unos pelos que no rompen la película superficial del agua, sino que la hunden ligeramente. Cuando se desplaza con sus dos pares de patas posteriores, *Gerris* utiliza su par de patas prototórax reducidas y dentadas para capturar y sujetar las presas. Los zapateros de agua muestran un comportamiento inusual de limpieza y pueden hacer volteretas en la superficie del agua para conseguir deshacerse de los residuos de los tergos torácicos (Figura 21-9). El cuerpo del zapatero marino *Haliobates* (*Gr. hals*, + *bates*, el que se desliza), que aprovecha las olas para desplazarse, está protegido por un revestimiento tupido de pelos con forma de gruesos ganchos que repele el agua.

**Vuelo** Los insectos son los únicos invertebrados que pueden volar, y comparten esta facultad con las aves y los mamíferos voladores. Sin embargo, sus alas evolucionaron de manera distinta a las de las aves y los mamíferos, y no son homólogas. Las alas de los insectos están formadas por expansiones de la pared del cuerpo de los segmentos meso-



Figura 21-9

Zapatero de agua, *Gerris* sp. (orden Hemipteros). El animal se sostiene sobre sus largas y finas patas por la tensión superficial del agua.

tóxicos y metatóxicos, y están constituidas por cutícula. Las recientes pruebas fósiles sugieren que los insectos pueden haber desarrollado alas totalmente funcionales hace más de 400 millones de años.

La mayoría de los insectos tiene dos pares de alas, pero los Dípteros (moscas verdaderas) tienen un único par (Figura 21-10), ya que el posterior está modificado como un par de pequeños halterios (balancines) que vibran y son responsables del equilibrio durante el vuelo. Los machos del orden Estrepsíteros sólo tienen el par de alas posteriores y un par anterior de "halterios". Los machos de los insectos cóccidos sólo tienen un par de alas pero carecen de halterios. Algunos insectos carecen de alas ancestralmente (pcecillos de plata) o secundariamente (como las pulgas). Las hembras reproductoras de las hormigas pierden sus alas después del vuelo nupcial (los machos mueren), y los machos y hembras reproductoras de las termitas tienen alas; sin embargo, en ambos casos las obreras carecen de ellas. Los pájaros y las pulgas son siempre ápteros.

Las alas pueden ser finas y membranosas, como en las moscas y otros muchos insectos (Figura 21-8); gruesas y córneas, como los élitros de los escarabajos (Figura 21-7A); apereginadas, como las alas anteriores de los saltamontes; cubiertas con fina escamas, como las de las mariposas y las polillas; o cubiertas de pelos, como en las frígidas.

Los movimientos de las alas están controlados por un conjunto de músculos del tórax. Los **músculos directos del vuelo** están unidos directamente a la propia ala; los **músculos indirectos del vuelo** no están unidos al ala y el movimiento se produce mediante alteraciones de la forma del tórax. El ala está unida al tergo torácico y, lateralmente, a un saliente pleural que actúa como punto de apoyo de la palanca (Figura 21-11). En la mayoría de los insectos la elevación del ala se consigue mediante músculos indirectos, que bajan el tergo hacia el esterno (Figura 21-11A). En las libélulas y las cucarachas la elevación se lleva a cabo mediante músculos directos unidos al ala, al lado del fulcro pleural. En los himenópteros y los dípteros los principales músculos del vuelo son indirectos (p. 464). La elevación (batido hacia abajo) se produce cuando los músculos

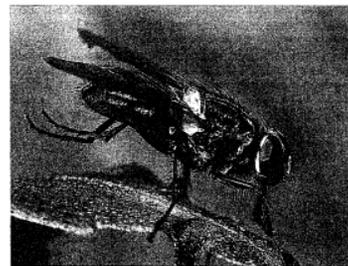


Figura 21-10

Mosa doméstica, *Musca domestica* (orden Dípteros). Las moscas domésticas pueden estar contaminadas con más de 100 sustancias y organismos patógenos, que pueden transferir al hombre y los animales por contacto directo con los alimentos, por el alimento regurgitado y por las heces.

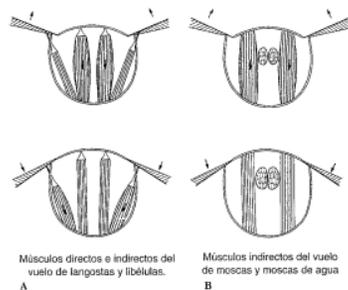


Figura 21-11

A. Músculos del vuelo de insectos como las cucarachas, en los que la elevación se lleva a cabo por los músculos indirectos y el batido por los músculos directos. B. En insectos como las moscas y las abejas, tanto la elevación como el batido se realizan por músculos indirectos. C. Figura en forma de ocho seguida por el ala de un insecto durante su elevación y batido.



C

esternomergales (músculos que se insertan en el esterno y el tergo) se relajan y los músculos longitudinales del tórax se contraen y arquean el tergo (Figura 21.11B), subiendo las articulaciones del tergo con respecto a la pleura. La elevación en escarabajos y saltamontes implica tanto a los músculos directos como a los indirectos.

En los insectos, la contracción muscular para el vuelo tiene dos tipos de control nervioso: **sincrónico** y **asincrónico**. Los grandes insectos, como las libélulas y las mariposas, tienen músculos sincrónicos, en los que una única oleada de impulsos nerviosos estimula la contracción muscular y el consiguiente golpe de ala. Las alas con músculos asincrónicos aparecen en los insectos más especializados (Himenópteros, Dípteros, Coleópteros, algunos Hemipteros; pp. 463-464). Su mecanismo de acción es complejo, y depende del almacenamiento de energía potencial en partes elásticas de la cutícula torácica. La contracción de un grupo de músculos (moviendo el ala en una dirección) estimula al grupo muscular antagonista, provocando también su contracción (y moviendo el ala en la otra dirección). Debido a que las contracciones musculares no están en fase con la estimulación nerviosa, para la activación alterna de la contracción y la relajación sólo son necesarios impulsos nerviosos ocasionales. Así son posibles batidos alares extremadamente rápidos. Por ejemplo, las mariposas (con músculos sincrónicos) pueden batir cuatro veces por segundo. Los insectos con músculos asincrónicos, como moscas y abejas, pueden vibrar a 100 batidos por segundo o más. La mosca de la fruta *Drosophila* (Gr. *drosos*, roco, + *philia*, amante) puede volar a 300 batidos por segundo, y en ciertos mosquitos se han contado más de 1000 batidos por segundo.

Obviamente, el vuelo supone algo más que un simple movimiento de alas; se necesita un empuje hacia delante. Mientras que los músculos indirectos del vuelo alternan rítmicamente elevación y abatimiento de las alas, los músculos directos modifican el ángulo de aquellas, actuando como alerones durante la elevación y el descenso, de forma que doblan el borde de ataque de las alas hacia abajo durante el descenso y hacia arriba durante el ascenso. Esto produce un movimiento en forma de ocho (Figura 21-11C) que ayuda a expeler el aire del borde posterior de las alas. La calidad del empuje hacia delante depende, desde luego, de varios factores,

como las variaciones en la venación de las alas, la carga alar (gramos del peso corporal dividido por la superficie total del ala), su inclinación, así como su longitud y forma.

La velocidad de vuelo varía enormemente. Los voladores más veloces tienen generalmente alas estrechas de movimientos rápidos, con una fuerte inclinación y una figura de ocho muy marcada. Las mariposas esfinge y los tibanos son capaces de alcanzar 48 km por hora y las libélulas unos 40. Algunos insectos son capaces de realizar vuelos largos. La mariposa monarca, *Danaus plexippus* (Gr. de Danaos, rey mítico de Arabia) (Figura 21-27A) vuela hacia el sur miles de kilómetros en el otoño, volando a una velocidad aproximada de 10 km por hora, hasta alcanzar los refugios de invierno de Méjico y California.

## Organización interna y función

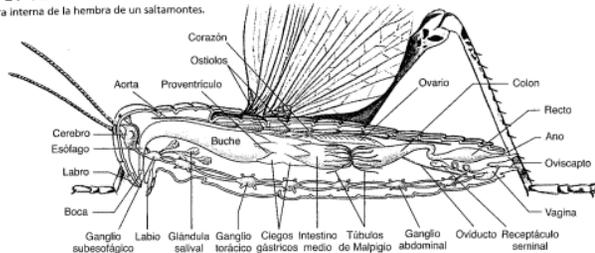
### Nutrición

El aparato digestivo (Figura 21-12; véase también la Figura 32-9, p. 714) consta de un tracto anterior (boca con glándulas salivales, esófago, buche para almacenar y molleja para triturar), un tracto medio (estómago y ciegos gástricos) y un tracto posterior (intestino, recto y ano). Una parte de la digestión se puede realizar en el buche, cuando el alimento se mezcla con las enzimas de la saliva, pero aquí no tiene lugar la absorción. El tracto medio es la principal zona de digestión y absorción, y los ciegos digestivos pueden incrementar la superficie para estas funciones. En el tramo posterior, la absorción de nutrientes es escasa (con ciertas excepciones, como las termitas xilófagas), pero es una zona fundamental para la reabsorción del agua y de ciertos iones (p. 451).

La mayoría de los insectos se alimentan de jugos de plantas y de tejidos vegetales (**fitófagos** o **herbívoros**). Algunos insectos se alimentan de plantas específicas; otros, como los saltamontes, comen cualquier tipo de planta. Las orugas de muchas polillas y mariposas sólo comen el follaje de determinadas plantas. Ciertas especies de hormigas y termitas cultivan hongos como fuente de alimento.

Figura 21-12

Estructura interna de la hembra de un saltamontes.



Muchos escarabajos y las larvas de numerosos insectos viven de los animales muertos (**saprófagos**). Ciertos insectos son **depredadores**, capturan y comen otros insectos, así como otros tipos de animales (Figura 21-5). Se ha comprobado que el escarabajo buca-dor, *Cyathus fimbriolatus* (Gr. *kythos*, buceador) no es depredador, como se suponía, sino carroñero.

Muchos insectos, adultos o larvas, son **parásitos**, y en algunos casos también lo son los adultos y los jóvenes. Por ejemplo, las pulgas (Figura 21-13) viven de la sangre de los mamíferos, pero sus larvas, de vida libre, son carroñeras. Muchos piojos (Figuras 21-14 y 21-15) son parásitos durante todo su ciclo vital. Muchos insectos parásitos son a su vez parasitados por otros insectos, condición conocida como **hiperparasitismo**. Las larvas de muchas variedades de avispa viven dentro de los cuerpos de otros insectos o de arañas (Figura 21-16), consumiendo a sus hospedadores y, finalmente, matándolos. Por ello son conocidos como **parasitoides** (un tipo real de parásito). Los insectos parasitoides tienen una enorme importancia en el control de las poblaciones de otros insectos.

Las piezas bucales están adaptadas a cada tipo de alimentación. Las piezas del **aparato bucal chupador** generalmente forman un tubo y pueden atravesar los tejidos de plantas y animales. Esta disposición está bien representada en los mosquitos (orden Dípteros). Sus mandíbulas, maxilas, hipofaringe y labroprofangine forman estiletes alargados con forma de aguja; juntos dan lugar a un

**fascículo** (Figura 21-17C) con el que perforan la piel de su presa para llegar al vaso sanguíneo. La hipofaringe lleva un conducto salival, y el labroprofangine forma un canal alimentario. Cuando se alimentan, el labro recubre al fascículo que se curva hacia atrás (Figura 21-17C). En las abejas melíferas el labio forma una 'lengua' cubierta por muchos pelos. Cuando la abeja hunde su probóscide dentro

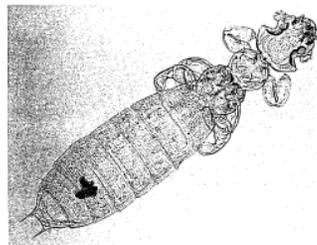


Figura 21-14

*Gilricula porcellii* (orden Malófagos), un piojo mordedor de los conejillos de indias. Las antenas generalmente están recogidas en surcos profundos situados a los lados de la cabeza.



Figura 21-13

Hembra de la pulga humana, *Pulex irritans* (orden Sifonápteros).

Figura 21-15

Piojo de la cabeza y el cuerpo del hombre, *Pediculus humanus* (orden Filirápteros), alimentándose.



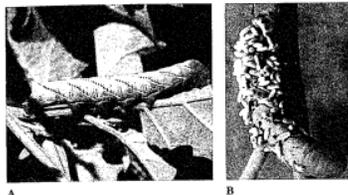


Figura 21-16

A, Estado larval de la oruga cornuda del tomate *Manduca sexta* (orden Lepidópteros). Más de 100 especies de Norteamérica son grandes voladoras y, la mayoría, de hábitos nocturnos. Sus larvas son denominadas orugas cornudas por presentar una espina posterior grande y gruesa. B, Oruga cornuda parasitada por una pequeña avispa. Aparentemente, que deposita sus huevos dentro de la oruga. Las larvas de la avispa han emergido y sus pupas están sobre la piel de la oruga. Las jóvenes avispas emergen entre los 5 y 10 días, y la oruga generalmente muere.

del néctar, la punta de la lengua se dobla hacia arriba, y se mueve rápidamente hacia delante y hacia atrás. El líquido entra en el tubo por capilaridad y es absorbido continuamente por el bombeo de la faringe. En las mariposas y las polillas adultas suelen faltar las mandíbulas (presentes siempre en las larvas), y las maxilas están modificadas en una larga probóscide succiona (Figura 21-17D) para chupar el néctar de las flores. En posición de reposo, la probóscide se enrolla en una espiral plana, y cuando estos insectos se alimentan, la probóscide se extiende y el líquido es bombeado por los músculos faríngeos.

Las moscas domésticas, las moscardas y las moscas de la fruta tienen un aparato bucal lamedor-chupador (Figura 21-17E). En el extremo del labio hay un par de lóbulos grandes y suaves, con surcos en la superficie inferior que sirven como canales alimentarios. Estas moscas chupan los alimentos líquidos o los licúan mediante secreciones salivales. Los tábanos no sólo succionan los líquidos superficiales, sino que también morder la piel con sus afiladas mandíbulas y luego chupan la sangre.

El aparato bucal masticador, como el de los saltamontes y otros muchos insectos herbívoros, está adaptado para cortar y triturar el alimento (Figura 21-17A); y el de la mayoría de los carnívoros está afilado y agudado para perforar a sus presas. Las mandíbulas de los insectos masticadores son placas dentadas, fuertes, cuyos bordes pueden morder o desgarrar mientras las maxilas sujetan el alimento y lo pasan hacia la boca. A la acción mecánica hay que añadir la acción química, realizada por las enzimas segregadas por las glándulas salivales.

### Circulación

Un corazón tubular (Figura 21-12) crea un movimiento peristáltico que impulsa la hemolinfa (sangre) hacia delante, a través del único vaso sanguíneo, la aorta dorsal. El latido caudico es una onda peristáltica. Para facilitar el paso de la hemolinfa hacia las alas y las patas poseen órganos contractiles accesorios; también se facilita el flujo mediante los movimientos del cuerpo. En la mayoría de los insectos la hemolinfa está formada por plasma y amebocitos, y aparentemente

no actúa en el transporte de oxígeno. No obstante, algunas especies (especialmente las formas inmaduras acuáticas que ocupan medios pobres en oxígeno) tienen hemolinfa con hemoglobina, que interviene en el transporte de oxígeno.

### Intercambio de gases

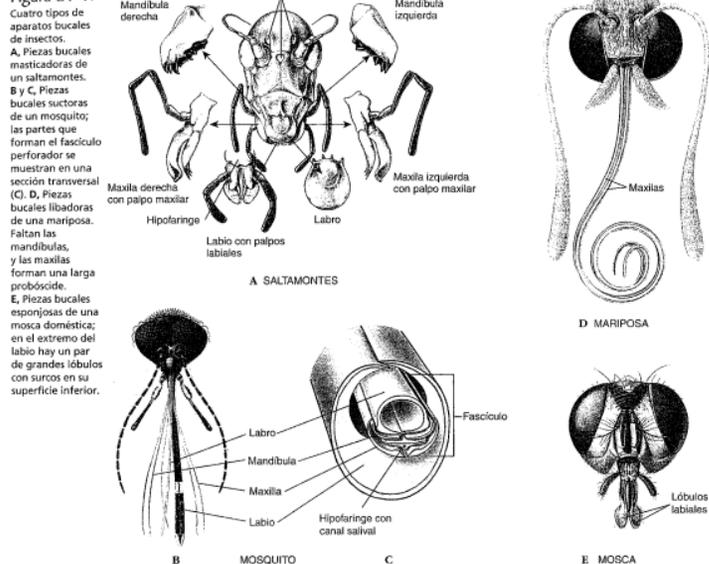
Los animales terrestres requieren un aparato respiratorio eficaz que les permita un rápido intercambio oxígeno-dióxido de carbono, y al mismo tiempo, restringir la pérdida de agua. En los insectos ésta es la función del sistema traqueal, una extensa red de finos tubos que se ramifican por todo el cuerpo (Figura 21-18). Los troncos traqueales se abren al exterior mediante pares de **espiráculos**, generalmente dos pares en el tórax y siete u ocho en el abdomen. El espiráculo puede ser un simple orificio situado en el tegumento, como ocurre en los insectos ápteros, pero generalmente está provisto de una válvula o mecanismo de cierre para impedir la pérdida de agua. La evolución de los sistemas traqueales con válvulas debe haber sido muy importante para la adaptación de los insectos a los ambientes secos. El espiráculo puede presentar también mecanismos de filtración a modo de placas perforadas, o grupos de sedas entrecruzadas para evitar la entrada de agua, parásitos o polvo en las tráqueas.

Las tráqueas están formadas por una única capa de células y revestidas por cutícula, que se cambia durante la muda con el resto de la cutícula externa. Las tráqueas están sostenidas por engrosamientos espirales de la cutícula (denominados **tenidios**) que evitan que se colapsen. Las tráqueas se ramifican en tubos más pequeños que terminan en conductos muy finos llenos de líquido, llamados **traqueolas** (recubiertas por cutícula que no se muda en la ecdisis) y que se ramifican en una fina red sobre las células. Los grandes insectos pueden tener tráqueas de varios milímetros de diámetro que disminuyen gradualmente hasta 1 ó 2  $\mu\text{m}$ . En las traqueolas el diámetro promedio es hasta 1.5 - 0.1  $\mu\text{m}$ . En uno de los estadios de la oruga de la mariposa de la seda se estima que hay 1.5 millones de traqueolas. Algunas larvas de lepidópteros (polillas y mariposas) tienen una masa abdominal de traqueolas que forman el equivalente estructural y fisiológico del pulmón de los vertebrados. Entre las traqueolas y las células quedan escasamente unos pocos micrómetros. De hecho, el extremo de las traqueolas realmente se hunde en la membrana de las células a las que surte, terminando cerca de las mitocondrias. El sistema traqueal generalmente proporciona un sistema de transporte eficaz, sin la utilización de pigmentos transportadores de oxígeno en la hemolinfa, aunque alguna tenga hemoglobina.

El sistema traqueal puede también incluir **sacos aéreos**, que parecen ser tráqueas dilatadas sin tenidios (Figura 21-18A). Estos sacos tienen paredes finas y flexibles, y se localizan por toda la cavidad corporal y, en ocasiones, en los apéndices. Los sacos aéreos pueden permitir el cambio de volumen de los órganos internos durante el crecimiento sin cambiar la forma del insecto, y reducen el peso de los animales grandes. No obstante, en muchos insectos los sacos aéreos incrementan el volumen de aire inspirado y espirado. En el abdomen se producen movimientos musculares que impulsan el aire a las tráqueas y expanden los sacos, que son entonces colapsados en la espiración. En algunos insectos, como la langosta, se produce un bombeo adicional gracias a su abdomen telescópico, al bombeo del prótórax, o al impulsar la cabeza hacia delante y hacia atrás.

Estudios recientes sobre la respiración de los insectos utilizando rayos X han mostrado que la expansión y compresión también se producen en respuesta a los movimientos de los músculos de las mandíbulas o de las patas. La contracción de estos músculos aumenta la presión dentro del exoesqueleto y este aumento de la presión

Figura 21-17

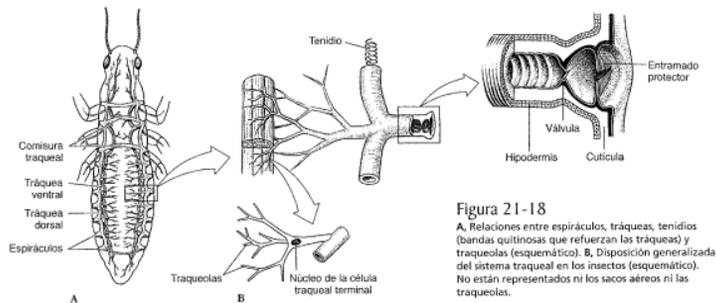


causa la contracción de las tráqueas, lo que permite al insecto exhalar eficazmente. Cuando los músculos implicados en la compresión traqueal se relajan, las tráqueas se expanden debido al enrollamiento de los anillos de los tenidios. Si las tráqueas se contraen cuando los espiráculos están cerrados, el aumento de la presión interna mejora la difusión del oxígeno a las células.

En algunos insectos de muy pequeño tamaño, el intercambio gaseoso se realiza por difusión según un gradiente de concentración. El consumo de oxígeno produce una reducción de la presión en las tráqueas que aspiran aire a través de los espiráculos.

El sistema traqueal es una adaptación para la respiración aérea, pero muchos insectos (niñas, larvas y adultos) viven en el agua. En las pequeñas niñas acuáticas de cuerpos blandos, el intercambio gaseoso se puede producir por difusión a través de la pared del cuerpo, generalmente mediante una red traqueal situada justo debajo del tegumento. Las niñas acuáticas de las perlas (plecópteros) y las efmeras tienen **branquias traqueales**, que son finas expansiones de la pared del cuerpo con una buena provisión de tráqueas. Las branquias de las niñas de las libélulas se localizan en el recto (branquias rectales) y el intercambio se produce a medida que el agua entra y sale.

Aunque el escarabajo de agua *Dytiscus* (Gr. *dytikos*, capaz de nadar) puede volar, pasa la mayor parte de su vida en el agua como un excelente nadador. Utiliza una branquia artificial, formado una burbuja de aire recogida debajo de sus flóres. La burbuja se mantiene estable gracias a una capa de pelos del abdomen, y está en contacto con los espiráculos abdominales. El oxígeno de la burbuja se difunde en las tráqueas, y es reemplazado por difusión del oxígeno del agua circundante. No obstante, el nitrógeno de la burbuja se difunde en el agua, disminuyendo poco a poco el tamaño de la misma; por tanto, los escarabajos deben reemplazar cada pocas horas el aire subiendo a la superficie. Las larvas de los mosquitos no son buenas nadadoras, pero viven justo debajo de la superficie del agua, asomando al exterior sus contos tubos respiratorios que parecen «periscopos» de submarinos (Figura 21-23B). Un método muy utilizado en la lucha contra los mosquitos es el derramamiento de petróleo sobre el agua, ya que así se taponan las tráqueas de las larvas y éstas se asfixian. Las larvas de los sírfidos tienen una cola extensible que pueden alargar hasta 15 cm para alcanzar la superficie del agua.



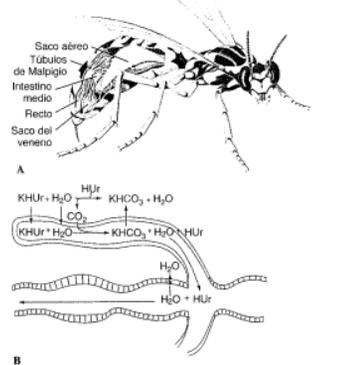
**Figura 21-18**  
A, Relaciones entre espiráculos, tráqueas y tenididos (bandas quitinosas que refuerzan las tráqueas) y traqueoles (esquemático). B, Disposición generalizada del sistema traqueal en los insectos (esquemático). No están representados ni los sacos aéreos ni las traqueolas.

### Excreción y equilibrio hídrico

Los insectos y las arañas presentan un peculiar sistema excretor, constituido por **tubulos de Malpighio** que operan junto con glándulas especializadas de la pared del recto. Los tubulos de Malpighio, en número variable, son tubos ciegos finos y elásticos, que se insertan en la separación existente entre el intestino medio y el posterior (Figuras 21-12 y 21-19A). Los extremos libres de los tubulos flotan libres en el hemocel, bañados por la hemolinfa.

El mecanismo de formación de la orina en los tubulos de Malpighio de los insectos herbívoros parece depender de la secreción activa de potasio en el interior de los tubulos (Figura 21-9B). Esta secreción primaria de iones arrastra agua por ósmosis produciendo un líquido rico en potasio. Además se excretan o difunden otros muchos solutos y materiales de desecho. En la mayoría de los insectos el principal producto de desecho del metabolismo del nitrógeno es el ácido úrico, que virtualmente es insoluble en el agua (p. 673). El ácido úrico entra por el extremo superior del tubulo, donde el pH es ligeramente alcalino, como urato ácido de potasio (abreviatura KHUr en la Figura 21-19), relativamente soluble. Según pasa la orina en formación hacia el extremo inferior del tubulo, el potasio se combina con el dióxido de carbono y se reabsorbe como bicarbonato potásico ( $\text{KHCO}_3$ ), el pH cambia a ácido (pH 6.0) y el ácido (KHUr), insoluble, precipita. Al drenar la orina al tubo digestivo y pasar a través de él, las glándulas rectales especializadas absorben cloro, sodio (y en algunos casos potasio) y agua.

Dado que los requerimientos de agua varían según los distintos tipos de insectos, esta capacidad de reciclar el agua y las sales es muy importante. Los insectos que viven en ambientes secos pueden reabsorber prácticamente toda el agua a partir del recto, produciendo una mezcla de orina y heces casi seca. No obstante, las larvas de agua dulce necesitan eliminar agua y conservar las sales. Los insectos que se alimentan de frutos secos necesitan conservar agua y excretar sales. Por el contrario, los insectos que se alimentan de hojas, toman y excretan una mayor cantidad de líquidos. Por ejemplo, los áfidos (p. 463) transforman el exceso de líquido en un material dulzón denominado **rocío meloso**, que entansamos a otros insectos, especialmente a las hormigas (Figura 21-33A). Este rocío



**Figura 21-19**  
Tubulos de Malpighio de los insectos. A, Los tubulos de Malpighio están situados en el límite entre el intestino medio y el intestino posterior (recto), como se muestra en la imagen del interior de una avispa. B, Funcionamiento de los tubulos de Malpighio. Los solutos, especialmente el potasio, son secretados activamente en la parte superior de los tubulos. Lo siguen el agua y el urato ácido de potasio (KHUr). El potasio es reabsorbido en la parte inferior de los tubulos, y el agua y otros solutos son reabsorbidos en el recto.

meloso promueve el crecimiento de un hongo mucilaginoso sobre las hojas de las plantas infestadas y "llueve" sobre los coches que aparcen debajo del árbol infestado.

### Sistema nervioso

El sistema nervioso es, en general, parecido al de los crustáceos más grandes, con una tendencia similar a la fusión de ganglios (Figura 21-12). Muchos insectos tienen un sistema de fibras nerviosas gigantes. También tienen un sistema nervioso estomodal análogo al sistema nervioso autónomo de los vertebrados. Presentan células neurosecretoras en varias partes del cerebro, con una función endocrina; no obstante, se conoce poco acerca de su actividad si se exceptúa su papel en la muda y en la metamorfosis.

### Órganos de los sentidos

Los insectos, además de la coordinación neuromuscular, tienen una percepción sensorial poco común. En su mayor parte, los órganos sensoriales son microscópicos y se localizan principalmente en la pared del cuerpo. Por lo general, cada tipo responde a un estímulo específico. Los diferentes órganos responden, entre otros, a estímulos mecánicos, auditivos, químicos y visuales.

### Mecanorrecepción

Los estímulos mecánicos (aquellos producidos por contacto, presión o vibración), son recogidos por las **senillas**. Una senilla puede ser simplemente una **veda**, expansión semejante a un pelo, conectada a una célula nerviosa; o una terminación nerviosa situada justo por debajo de la cutícula y carente de seda; o bien un órgano complejo (**órgano escolopóforo**), formado por células sensoriales cuyas terminaciones contactan con la pared del cuerpo. Estos órganos están ampliamente distribuidos por las antenas, las patas y el cuerpo.

**Percepción de sonidos** Los sonidos pueden ser detectados por sedas muy sensibles (**senillas tricógenas**) o por órganos timpánicos. Un órgano timpánico consta de una serie de células sensoriales (desde unas pocas a cientos), relacionadas con una fina membrana timpánica que cierra un espacio aéreo en el cual se detectan las vibraciones. Los órganos timpánicos existen en ciertos ortópteros (Figura 21-21), homópteros y lepidópteros. La mayoría de los insectos son completamente insensibles a los sonidos transmitidos por el aire, pero detectan las vibraciones recibidas a través del sustrato por órganos generalmente localizados en las patas. Algunas polillas nocturnas (por ejemplo la familia Noctuidos) pueden detectar las pulsaciones ultrasónicas emitidas por los murciélagos para la ecolocalización (p. 627), y se lanzan al suelo cuando perciben la presencia de éstos.

**Quimiorrecepción** Los quimiorreceptores (por el gusto o el olor) son, por lo común, fascículos de prolongaciones de células sensoriales que generalmente se localizan en fosetas sensoriales. A menudo estas fosetas se sitúan en las piezas bucales, aunque en muchos insectos se encuentran también en las antenas, y en las mariposas, las polillas y las moscas, también en los tarsos de las patas. Generalmente este sentido es muy agudo, y algunos insectos pueden percibir ciertos olores a varios kilómetros. Muchos de los modelos de comportamiento de

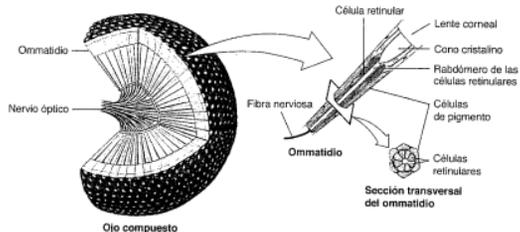
los insectos, como son la alimentación, el apareamiento, la selección del biotopo y las relaciones hospedador-parásito, vienen determinadas por este sentido, en el que también están implicadas las respuestas de los insectos a sustancias repelentes y atractivas elaboradas por el hombre. Por ejemplo, un aumento en la concentración de dióxido de carbono, como el que causaría un potencial hospedador cercano, hace que un mosquito que descansa comience a volar, luego sigue los gradientes de calor y humedad y otra señales para encontrar a su hospedador. La dietil toluamida (DEET), un repelente, aparentemente bloquea en el mosquito la capacidad de percibir el ácido láctico, impidiendo así la localización del hospedador.

### Percepción visual

Los insectos tienen dos tipos de ojos: simples y compuestos. Los **ojos simples** se encuentran en algunos áfidos y larvas, y en muchos adultos. La mayoría de los insectos tienen tres ocelos en la cabeza. La abeja melifera probablemente utiliza los ocelos para comprobar la intensidad de la luz y el fotoperiodo (longitud del día), no para formar imágenes.

La mayoría de los insectos adultos tienen **ojos compuestos** que pueden ocupar gran parte de la cabeza. Están formados por cientos de ommatidios (6300 en la abeja melifera). La estructura del ojo compuesto en los insectos es semejante a la de los crustáceos (Figura 21-20). Un insecto como la abeja melifera puede ver simultáneamente en casi todas las direcciones, pero este tipo de ojo es más miope que el humano, y las imágenes, incluso de los objetos muy próximos, son probablemente difusas. En cualquier caso, en las pruebas de fusión de centellas (percepción de destellos en una determinada frecuencia) muestran una sensibilidad mucho más elevada que la del ojo humano; en éste, los destellos de luz se fusionan a una frecuencia de 45 a 55 destellos por segundo, mientras que las abejas y moscardas pueden distinguir de 200 a 300 destellos por segundo. Sin duda, esta facultad resulta ventajosa para analizar paisajes cambiantes durante el vuelo.

Una abeja puede distinguir colores, pero su sensibilidad comienza en la franja del ultravioleta, que el hombre no puede ver. Las abejas polinizan flores que a menudo tienen pétalos con líneas y formas angulares que difieren en la absorción y la reflexión de la luz ultravioleta (UV), aunque para nuestra percepción el color resulte uniforme. Las líneas y formas de la absorción de los UV funcionan como una "guía del néctar" y conducen a las abejas hacia el néctar de las flores. Muchos insectos, como las mariposas, son sensibles a las longitudes de onda rojas, pero las abejas melíferas no.



**Figura 21-20**  
Ojo compuesto de un insecto. A la derecha se muestra un único ommatidio aumentado.

**Otros sentidos** Los insectos tienen asimismo bien desarrollados los órganos sensoriales para la temperatura, especialmente en las antenas y las patas, y para la humedad, la propiocepción (sensibilidad a la elasticidad muscular y a la posición del cuerpo), la gravedad y otras propiedades físicas.

### Coordinación neuromuscular

Los insectos son animales activos, con una excelente coordinación neuromuscular. La musculatura de los artrópodos es típicamente estriada, semejante a la del músculo esquelético de los vertebrados. Una pulga puede realizar saltos de hasta 100 veces la longitud de su cuerpo, y una hominiga puede transportar en sus mandíbulas una carga más pesada que su propio peso. Da la impresión de que la musculatura de los insectos fuera más fuerte que la de otros animales. Actualmente se sabe que la fuerza que un músculo en particular puede desarrollar está directamente relacionada con el área de la sección transversal y no con su longitud. Teniendo en cuenta la carga máxima movida por centímetro cuadrado de sección transversal, la potencia de un músculo de insecto es relativamente la misma que la de un músculo de vertebrado. La ilusión de una mayor potencia de los insectos (y de otros pequeños animales) es simplemente una consecuencia de un cuerpo pequeño.

En términos de proporción de tamaño corporal, el salto de una pulga equivaldría a la de un hombre de 183 cm de altura que saltara, sin impulso (183 m). En realidad, la musculatura del insecto no es por completo responsable de semejante salto, no se puede contraer lo suficiente como para alcanzar la aceleración necesaria. La pulga depende de paquetes de *resilina*, una proteína de sorprendentes propiedades elásticas, que también se encuentra en los ligamentos alares de muchos otros insectos. La resilina libera el 97% de su energía almacenada al volver a su posición original, en contraste con la goma comercial, que lo hace en un 89%. Cuando la pulga se prepara para saltar, gira los femures posteriores y comprime los paquetes de resilina, como un mecanismo de resorte o pestillo. En efecto, se «amunilla» a sí misma. Para «dispararse», la pulga debe ejercer una acción muscular relativamente pequeña para liberar los «pestillos», permitiendo que la resilina se expanda.

### Reproducción

La partenogénesis ocurre predominantemente en los Homópteros e Himenópteros (órdenes de insectos, pp. 463-464), sin embargo, la norma para los insectos es la reproducción sexual. Los sexos están diferenciados y los insectos emplean medios muy diversos para atraer a su pareja. La hembra de la polilla segrega una potente feromona que puede ser detectada a gran distancia por el macho. Las luciértagas utilizan destellos luminosos, algunos insectos se localizan entre sí utilizando sonidos, señales en color, o distintos tipos de comportamiento de cortejo.

Una vez atraída la pareja se produce la cópula. El espermatozoide puede ser liberado directamente o empaquetado en espermatozoides. Durante la transición oclutiva de la vida acuática a la terrestre, los espermatozoides se utilizaron ampliamente, mientras que la cópula apareció con posterioridad. Los espermatozoides pueden ser transferidos sin cópula, como ocurre en el pececillo de plata, que deposita un espermatozoides en el suelo y teje una fibra señalizadora para guía a la hembra hasta él. Alternativamente, durante la cópula los espermatozoides son depositados en la vagina de la hembra (Figura 21-12);

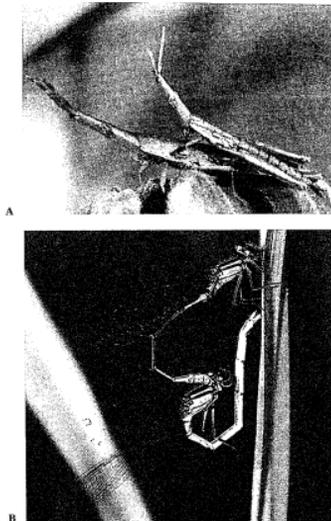


Figura 21-21

Cópula en los insectos (véanse también las Figuras 21-28 y 21-78). A, *Omura congrua* (orden Ortópteros) es un tipo de saltamontes del Brasil. B, Las libélulas, *Eallagma* sp. (orden Odonatos), son comunes en toda América del Norte. En la foto, el macho todavía sujeta a la hembra después de la cópula, hasta que la hembra (abdomen blanco) pone los huevos.

en muchos casos, especialmente en las mariposas, los nutrientes también pasan a la hembra a través del espermatóforo. La cópula (Figura 21-21) evolucionó mucho después de la transferencia indirecta de esperma mediante espermatozoides.

Por lo general, los espermatozoides son almacenados en el receptáculo seminal de la hembra, en número suficiente como para fecundar a más de una tanda de óvulos. Muchos insectos se aparean sólo una vez en la vida, aunque los machos de los caballitos del diablo (orden Odonatos) copulan varias veces por día.

Los insectos generalmente ponen una gran cantidad de huevos. La abeja melífera, por ejemplo, puede poner más de un millón a lo largo de su vida. Por otro lado, algunas moscas son vivíparas y sólo nace un individuo cada vez. Los insectos que no proporcionan cuidados a sus crías pueden poner muchos más huevos que los que sí lo hacen, o tienen un ciclo vital más corto.

La mayoría de las especies dejan sus huevos en un lugar determinado, para lo cual se guían por métodos químicos, visuales y de

otras señales. Las mariposas y las polillas dejan sus huevos sobre la especie de planta de la cual se alimenta la oruga. Por ejemplo, la polilla tigre busca plantas de amaranjo; la mariposa esfinge, una planta de tomate o tabaco, y la mariposa monarca una lechetrera (Figura 21-22). Los insectos cuyos estados inmaduros son acuáticos dejan su puesta en el agua (Figura 21-23). Las diminutas avispas del grupo de los braconídeos ponen sus huevos sobre las orugas de las mariposas esfinge, de las que se alimentarán las larvas y pasarán a estado de pupa en forma de un pequeño capullo blanco (Figura 21-23). Las avispas del grupo *lucanemónidos* buscan, con una exactitud increíble, un tipo de larva determinada, en la que se desarrolla-

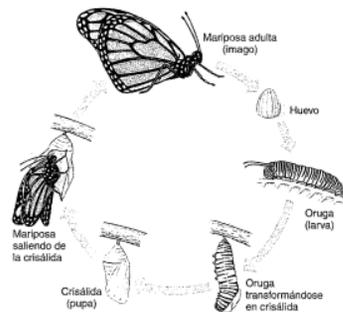


Figura 21-22

Metamorfosis completa (holometabolita) de una mariposa, *Danaus plexippus*. Los huevos ecllosionan y dan lugar a varias intermudas larvarias; la última de ellas muda para convertirse en pupa. El adulto emerge de la muda pupal.

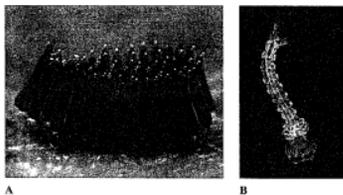


Figura 21-23

A, El mosquito *Culex* (orden Dipteros) deja sus huevos en pequeños paquetes flotantes sobre la superficie de aguas estancadas o someras. B, Las larvas de los mosquitos son comunes en charcas y acequias. Para respirar se ponen cabeza abajo, con los tubos respiratorios saliendo a través de la película superficial del agua. El movimiento de grupos de finos pellos situados en la cabeza proporciona un suministro constante de alimento a estos filtradores.

rán sus crías como parásitos internos. Sus largos oviscaptes deben perforar de 1 a 2 cm de madera para encontrar la larva de una avispa de la madera o de un escarabajo barrenador en la que depositarán sus huevos (Figura 21-8).

### Metamorfosis y crecimiento

Las primeras etapas del desarrollo tienen lugar dentro del huevo, y el individuo recién nacido puede abandonar éste de varias maneras. Durante el desarrollo postembionario la mayoría de los insectos cambian de forma, es decir, sufren una **metamorfosis** (Figura 21-22). Durante este período sufren una serie de mudas para crecer, y cada estado del insecto entre las mudas se denomina **intermuda**. Aunque la metamorfosis no es exclusiva de los insectos, en ellos es más drástica que en cualquier otro grupo. La transformación, por ejemplo, de la oruga del nogal en la magnífica mariposa real, representa un increíble cambio morfológico. En los insectos, la metamorfosis está asociada con el desarrollo de las alas, restringidas al estado adulto reproductor. En efecto, los adultos se han convertido en el estado para el apareamiento y la dispersión de las especies que vuelan.

### Desarrollo ametábolo (directo)

Unos pocos insectos, como los pececillos de plata y los colémbolos, tienen un desarrollo directo. Los jóvenes se parecen a los adultos excepto en el tamaño y la madurez sexual. Los estados son: huevo, joven y adulto. Este tipo de desarrollo lo tienen los insectos primitivos sin alas, como los pececillos de plata.

### Metamorfosis hemimetábola (incompleta)

Algunos insectos sufren una metamorfosis **hemimetábola** (*Gr. hemi, medio, + metabole, cambio*), o metamorfosis gradual (incompleta). Entre ellos se encuentran los saltamontes, las cigarras, los mándulos, y los hemípteros terrestres, que tienen estados juveniles terrestres, y las efémeras, los coleópteros o perlas, las libélulas y los hemípteros acuáticos, que dejan sus huevos en el agua y cuyos estados juveniles son acuáticos. Los jóvenes se denominan **ninjas**; sus alas se desarrollan externamente a modo de excrecencias en las primeras intermudas, y aumentan de tamaño a medida que el animal crece por sucesivas mudas hasta el estado **adulto**, alado (Figuras 21-24 y 21-25). Las ninjas acuáticas (*náyades*) de diversos órdenes tienen branquias traqueales u otras modificaciones para la vida acuática (Figura 21-26). Los estados son: huevo, ninfa (varias intermudas) y adulto (Figura 21-25).

El significado **biológico** de la palabra «chínche» es mucho más restringido que en el lenguaje común. La gente a menudo se refiere a todos los insectos como «chínches» o simplemente «chínches», extendiendo el sentido incluso a organismos no animales como bacterias y virus, e incluso a «perros»-programas de ordenador («bugs»). Sin embargo, en sentido estricto, un chínche es un insecto del orden Hemípteros y nada más.

### Metamorfosis bolometábola (completa)

Aproximadamente el 88% de los insectos sufren una metamorfosis completa u **holometábola** (*Gr. holos, completa, + metabole, cambio*), que separa los procesos fisiológicos de crecimiento (larva) de

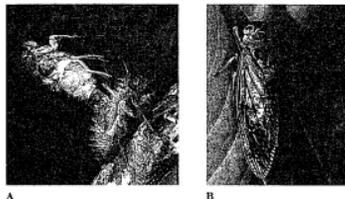


Figura 21-24

A, Ecdisis en la cigarra *Tibicen davisii* (orden Hemipteros). La vieja cutícula se rompe a lo largo de la línea media dorsal, como resultado de un incremento de la presión sanguínea y del aire forzado en el tórax por contracción muscular. El insecto que emerge es pálido, y su nueva cutícula blanda. Las alas se extienden mediante el bombeo de sangre en las venas, y el insecto aumenta de tamaño con la toma de aire. B, Un adulto de *Tibicen davisii*.

los de diferenciación (pupa) y reproducción (adulto) (Figura 21-22). Cada estado funciona eficazmente sin competir con los otros, ya que las larvas suelen vivir en ambientes diferentes y alimentarse de distinta manera que los adultos. Las **larvas** vermiformes, que presentan generalmente piezas bucales masticadoras, se conocen con diversos nombres: orugas, cressas, gusanos y otros. Después de una serie de estados intermedios, la larva muda para pasar a un estado denominado **pupa**. Las pupas son generalmente inactivas y están envueltas por una cubierta que puede tener distintas formas. La pupa es un estado durante el cual el insecto no se alimenta y en el que muchos insectos pasan el invierno. En primavera emerge (eclosiona) el insecto **adulto** con las alas arrugadas y muy pequeñas. En un corto periodo de tiempo, las alas se estiran y endurecen, y el insecto está listo para su vida adulta. Por tanto, los estados de un insecto holometábolo son: huevo, larva (varias intermudas), pupa y adulto (Figura 21-22). El adulto no sufre más mudas.

### Fisiología de la metamorfosis

La metamorfosis de los insectos está regulada por hormonas. Los principales órganos endocrinos implicados en el desarrollo son: el **cerebro**, las **glándulas protorácicas (ecdísiales)**, los **corpúsculos cardíacos (corpóra cardíaca)** y los **corpúsculos alados (corpóra allata)** (Figura 34-4, p. 757).

La parte central del cerebro y los ganglios del cordón nervioso contienen varios grupos de células neurosecretoras que producen una hormona cerebral denominada **hormona protorácicocitrópica (PTTH)**. Estas células neurosecretoras envían sus axones a órganos pares situados detrás del cerebro, los corpúsculos cardíacos, que sirven como lugar de almacén y secreción de la hormona cerebral PTTH (así como de otras hormonas). La hormona cerebral es transportada por la hemolinfa hasta la glándula protorácica, situada en la cabeza o en el prótorax, que produce la **hormona de la muda, o ecdisona**, como reacción a la PTTH. La ecdisona pone en funcionamiento determinados procesos que dan como resultado la pérdida de la cutícula vieja (ecdisis).

La muda simple larvaria persiste mientras esté presente en la hemolinfa la **hormona juvenil** de los corpúsculos alados en cantidades suficientes, junto a la hormona de la muda. En estas condiciones, cada muda produce una larva más grande (Figura 34-4).

En las últimas intermudas declina, de forma progresiva, la cantidad de hormona juvenil secretada por los corpúsculos alados. Cuando el nivel de hormona juvenil es muy bajo, la larva muda a pupa en lugar de dar lugar a una larva **más grande** y, a su vez, el cese de la producción de dicha hormona en la pupa conduce al adulto (metamorfosis). El control del desarrollo es el mismo en los insectos hemimetábolo, salvo que no existe estado de pupa y el cese de la producción de la hormona juvenil tiene lugar al final de la intermuda ninfal. Los corpúsculos alados se activan otra vez en los insectos adultos, en los que la hormona juvenil es importante en la reproducción sexual y en la formación de gametos. Las glándulas protorácicas degeneran en la mayoría de los insectos adultos, y el adulto no muda.

Las hormonas de los insectos han sido objeto de experimentos fascinantes. Por ejemplo, si se extirpan quirúrgicamente los corpúsculos alados (y por tanto, la hormona juvenil) de la larva, la siguiente muda dará lugar a la metamorfosis. Por el contrario, si los corpúsculos alados se trasplantan de una larva joven a una última intermuda larvaria, ésta puede convertirse en una larva gigante, pero no puede transformarse en pupa.

Figura 21-25

Ciclo vital de un insecto hemimetábolo.

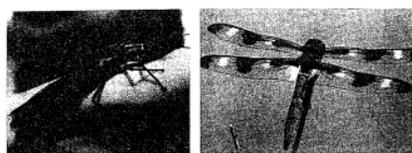
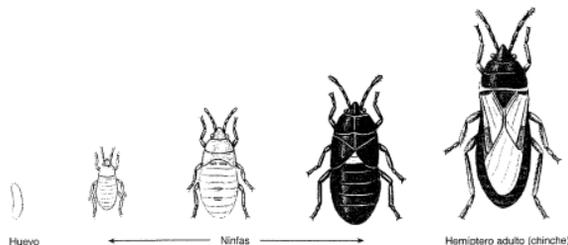


Figura 21-26

A, Mosses de las piedras, *Perla* sp. (orden Plectopteros). B, *Libellula pulchella* (orden Odonatos). C, Ninfia (larva) de una libélula. Tanto las moscas de las piedras como las libélulas tienen larvas acuáticas que sufren una metamorfosis gradual.



### Diapausa

Muchos animales, incluidos muchos tipos de insectos, sufren un periodo de letargo en sus ciclos anuales. En las zonas templadas puede haber un periodo de letargo invernal (hibernación) o un periodo de letargo estival (estivación), o ambos. En los ciclos vitales de muchos insectos existen periodos en los que los huevos, las larvas, las pupas, e incluso los adultos, permanecen inactivos durante mucho tiempo porque las condiciones ambientales son demasiado duras o desfavorables para sobrevivir en estados de actividad normal. Por lo tanto, el ciclo vital está sincronizado con periodos en los que las condiciones ambientales son apropiadas y el alimento es abundante. La mayoría de los insectos entran en estado de letargo cuando algún factor ambiental, como la temperatura, pasa a ser desfavorable, y permanecen así hasta que las condiciones se vuelven favorables.

Sin embargo, algunas especies sufren una interrupción prolongada del crecimiento, independientemente de las condiciones ambientales. Este tipo de letargo se denomina **diapausa** (*Gr. dia*, a través, dividiendo en dos partes, + *pausis*, parada), y supone una importante adaptación para sobrevivir a las condiciones ambientales adversas. La diapausa está determinada genéticamente en cada especie y, a veces, varía entre las estirpes de una especie, aunque normalmente se inicia por una señal concreta. En el entorno de un insecto, tales señales anuncian la llegada de condiciones adversas, como por ejemplo, el

alargamiento o el acortamiento de los días. Así, el fotoperíodo, o duración del día, es la señal que inicia la diapausa; tras ello se requiere otra señal ambiental para que ésta finalice. Dicha señal puede ser el retorno de la temperatura favorable, tras un periodo de frío, o una lluvia ocasional tras una etapa de sequía, como sucede en el desierto.

La diapausa ocurre siempre al final de un periodo de crecimiento activo, por lo que al finalizar la diapausa el insecto está listo para otra muda. Una de las especies de la hormiga *Myrmica* alcanza el tercer estado de intermuda al final del verano. Muchas larvas no continúan su desarrollo, incluso aunque las temperaturas sean suaves o se mantenga a la larva en un laboratorio caliente. Según las especies, los insectos pueden entrar en diapausa en cualquier estado del ciclo vital.

### Defensa

Los insectos, en conjunto, exhiben muchos colores. Esto es especialmente notable en mariposas, polillas y escarabajos. Incluso dentro de una misma especie, el colorido puede variar según las estaciones, y puede así mismo haber diferencias de color entre machos y hembras. Algunos de los patrones de color y de formas corporales en los insectos son muy adaptativos en la evasión de la depredación, como el **mimetismo** (imitación de especies nocivas por unas apetecibles, Figura 21-27), **coloraciones apomiméticas** (coloraciones de aviso para advertir de las cualidades nocivas) y la **crípsis** (camuflaje basado en la forma o el color para no delatarse, Figura 21-28).

Además del color, los insectos tienen otros métodos para protegerse. El exoesqueleto cuticular proporciona una buena protección para muchos de ellos. Algunos, como las chinches, tienen un olor repulsivo; otros se defienden atacando, por lo que son muy agresivos y pueden sosegar duras luchas (por ejemplo, las abejas y las hormigas); y otros se ponen rápidamente a cubierto cuando les amenaza un peligro.

Muchos insectos practican la guerra química de forma ingenua y variada. Algunos repeleen el ataque por su mal sabor, olor o propiedades venenosas; otros utilizan sus secreciones para evitar mecánicamente el ataque de un depredador. Las orugas de algunas mariposas monarca (Figura 21-27) asimilan cardiotoglucósidos de ciertas especies de lechetezmas (familia Asclepiadaceae); esta sustancia confiere a las mariposas un sabor desagradable después de la metamorfosis y provoca vómitos en algunos (pero no en todos) sus ávidos depredadores. Por otro lado, el escarabajo escarabajo lanza un pulverizado irritante que dirige certeramente contra los ataques de las hormigas u otros enemigos.

Figura 21-27

Mimetismo en las mariposas.

A, La mariposa monarca tiene un sabor desagradable para algunos pájaros (por lo que la evitan), ya que en estado de oruga se alimenta de lechetezma, de sabor acre. B, La pequeña mariposa virrey *Limenitis archippus* imita a la mariposa monarca; posiblemente la mariposa virrey tenga buen sabor (o no), pero los pájaros no la comen porque el color y el dibujo de las alas se parecen a los de la mariposa monarca. Este tipo de mimetismo se denomina Batesiano, aunque hay pruebas recientes que sugieren un mimetismo

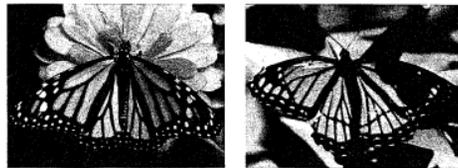




Figura 21-28

Cripsis (amuffaje) en los insectos. A, *Fritigena pardalis* (orden Lepidópteros) de Java, parece una hoja seca. B, Expansiones grotescas desde el tórax de un insecto árbol, *Siphonophora* sp. (orden Hemipteros), de Méjico. Se enmascara imitando a las partes de los ramos de su alimento. C, Las líneas quebradas y el color de un saltamontes (*Eysonia* sp., orden Ortópteros) de Costa Rica, le dan un aspecto semejante al de los brotes de las hojas de los que se alimenta.

## Comportamiento y comunicación

La aguda percepción sensorial de los insectos les hace extremadamente receptivos a muchos estímulos. Éstos pueden ser internos (fisiológicos) o externos (ambientales), y las respuestas están controladas por el estado fisiológico del animal y por el modelo de vías nerviosas recorridas por los impulsos. Muchas de las respuestas son simples, como la orientación hacia el estímulo o el alejamiento de él. Se pueden citar como ejemplos la atracción de una polilla por la luz, el rechazo de la luz por la cucaracha o la atracción de las moscas carroñeras por el olor de la carne en putrefacción.

No obstante, muchos de los comportamientos de los insectos no son un simple problema de orientación, sino que implican una compleja serie de respuestas. Una pareja de escarabajos peloteros mastica un trozo de estiercol, lo enrollan en una pelota y luego la hacen rodar laboriosamente hasta el lugar donde pretenden enterrarla, tras haber depositado en ella sus huevos (Figura 21-29). La cigarrá (cicada) hace hendiduras en la corteza de una ramita y deposita un huevo en cada una de ellas. La hembra de la avispa alfarera *Eumenes* construye bolas de arcilla que transporta de una en una hasta su guarida, y las modela en forma de pequeñas ollas de barro estrechas y con cuello; en cada una de ellas pone un huevo y luego captura y paraliza una serie de orugas, las introduce por la abertura de la olla y la cierra con barro. Cada huevo, en su propio recipiente protector, eclosiona encontrando una despensa bien abastecida.

Aunque muchos de estos comportamientos son innatos, la importancia del aprendizaje es mayor de lo que se pensaba. Por ejemplo, la avispa alfarera debe aprender dónde ha dejado sus ollas de barro para regresar y meter en ellas las orugas, una por viaje. Los

Figura 21-29

Escarabajos peloteros, *Canthon pillularis* (orden Coleópteros), que han mastinado y escupido un pedazo de estiercol, con el que han formado una pelota que hacen rodar hasta el sitio donde la van a enterrar. Un escarabajo tira mientras que el otro empuja. Ponen los huevos en la pelota y las larvas se alimentan del estiercol. Los escarabajos peloteros son negros, de 2.5 cm de longitud o menos, y son comunes en prados y pastizales.



insectos sociales, ampliamente estudiados, son capaces de realizar la mayor parte de las formas básicas del aprendizaje utilizadas por los mamíferos, excepto el aprendizaje indutivo. Aprentizan, cuando los insectos se encuentran con un nuevo problema, no pueden reorganizar su memoria para elaborar una nueva respuesta.

Algunos insectos pueden memorizar y realizar, de forma consecutiva, tareas que implican señales múltiples en varias áreas sensoriales. Se entrenaron abejas melíferas para desplazarse por un laberinto que tenía cinco giros seguidos, y para ello se utilizaban pizcos como los colores de una ficha, la distancia entre dos señales, o el ángulo de giro. Con las homigas se hizo exactamente lo mismo. Las obreras de una especie de *Formica* aprendieron un laberinto de seis puntos, a una velocidad sólo dos o tres veces menor que la de una rata de laboratorio. Las homigas y abejas exploradoras que salen en busca de comida, a menudo hacen giros y curvas, con una ruta sinuosa, pero una vez que la exploradora ha encontrado el alimento, el viaje de vuelta es relativamente directo. Cierta investigación ha sugerido que las series continuas de cálculos necesarias para representar los ángulos, direcciones, distancias y velocidad del viaje; para convertirlas en un retorno directo, podrían implicar el uso de un cronómetro, una brújula y el cálculo integral vectorial.

Se desconoce cómo lo hacen los insectos.

Los insectos se comunican con otros miembros de su especie mediante señales químicas, visuales, auditivas y táctiles. Las **señales químicas** tienen carácter de **feromonas**, que son sustancias producidas por un individuo y que afectan al comportamiento o a los procesos fisiológicos de otro. Se han descrito muchas feromonas. Éstas, al igual que las hormonas, son efectivas en muy pequeñas cantidades. Se conocen las funciones de varias feromonas, entre las que se incluyen la atracción del sexo opuesto, la liberación de ciertos modelos de comportamiento (por ejemplo, feromonas de agregación para permitir el ataque masivo de un árbol por los escarabajos de la corteza, o para la superación del invierno por las maripugas), evitar agresiones, marcar pistas y territorios, así como dar alarmas. Los insectos sociales, como las abejas, las avispas, las homigas y las termitas, pueden reconocer a un compañero de nido (o a un extraño) mediante las feromonas de identificación. Los parásitos sociales evitan su detección, y su segura destrucción, imitando o duplicando las feromonas producidas por los miembros de su colonia hospedadora. Las feromonas determinan las castas en las termitas y, en parte, en las homigas y abejas. De hecho, las feromonas probablemente son una fuerza primaria de integración de las poblaciones de insectos sociales.

Se han aislado e identificado muchas feromonas de insectos. Durante mucho tiempo se han utilizado trampas con feromonas para el control de insectos importantes desde el punto de vista económico. Pueden utilizarse para detectar la presencia de un insecto, como es el caso de una colonización desde una región vecina (propagación de las mariposas gitanas de Europa en los Estados Unidos o la presencia de los gusanos cenante en un campo), o para controlar los cambios en los niveles de población. El uso de trampas de feromonas se ha convertido en una importante herramienta para la detección de potenciales intrusiones, al proporcionar un tiempo suficiente para planear una acción que lo remedie.

La **producción y recepción de sonidos** en los insectos han sido ampliamente estudiadas, y es evidente que aunque no todos los insectos presentan sentido del oído, este medio de comunicación es fundamental para aquellos que lo utilizan. Los sonidos sirven como mecanismos de aviso, de cortejo, y como reclamos territoriales. Los sonidos emitidos por los grillos y saltamontes parecen estar implicados en comportamientos de agresión y cortejo. Los machos de los grillos frota entre sí los bordes endurecidos de sus alas anteriores para producir su chirrido característico. El sonido continuo emitido por la chicharra macho es una llamada para atraer a la hembra, y es producido por las membranas vibrátiles de un par de órganos situados en el lado ventral del segmento abdominal.

Hay muchas formas de **comunicación táctil** (golpeando, acariciando, abrazando, tocando con las antenas) que producen respuestas variadas, desde el reconocimiento hasta la alarma y el reclutamiento. Ciertas clases de moscas, colémbolos y escarabajos producen sus propias **señales visuales** en forma de **bioluminiscencia**. De los escarabajos productores de luz los mejor conocidos son las luciérnagas, cuyos destellos luminosos permiten la localización de una posible pareja. La señal luminosa se produce en el lado ventral de los últimos segmentos abdominales, y cada especie tiene su propio ritmo de destellos. Las hembras emiten su respuesta luminosa al modelo específico de la especie para atraer a los machos. Esta interesante llamada amorosa ha sido adaptada por especies del género *Photuris*, que atrae a los machos de otras especies de luciérnaga para devorarlos (Figura 21-30).

## Comportamiento social

Los insectos, por lo que respecta a su organización en grupos sociales, constituyen un grupo altamente evolucionado dentro del reino animal, y la cooperación entre los grupos de mayor complejidad

Figura 21-30

Hembra de una luciérnaga asesina, *Photuris vectorial*, comiendo un macho de *Photuris tarynticus*, que ella atrajo con señales falsas de apareamiento.



depende fundamentalmente de la comunicación química y táctil. No obstante, no todas las comunidades sociales son complejas. Algunos grupos comunitarios son temporales y no están coordinados, como por ejemplo las asociaciones hibernantes de abejas carpinteras o las congregaciones de áfidos para alimentarse. Otros están coordinados sólo durante breves periodos, y algunos cooperan más estrechamente, como las orugas *Malacosoma*, que se reúnen en comunidades para construir su hogar y fabricar una red para capturar su alimento. De todas formas, se trata de comunidades abiertas con un comportamiento social limitado.

En las veladoras comunidades sociales de Himenópteros (abejas melíferas y hormigas) e Isópteros (termitas), es necesaria una compleja vida social para la perpetuación de la especie. En ella están implicados todos los estados del ciclo vital, por lo general las comunidades son permanentes, las actividades son colectivas, y existe una comunicación recíproca y una división del trabajo. La sociedad suele manifestar polimorfismo o diferenciación en castas.

Las abejas melíferas presentan una de las organizaciones más complejas dentro del mundo de los insectos. En vez de durar sólo una estación, su organización permanece durante un período más o menos indefinido. En una colmena pueden haber de 60 000 a 70 000 abejas. Comprenden tres castas: una única hembra, sexualmente madura, o **reina**; unos pocos cientos de **zánganos**, que son machos sexualmente maduros, y las **obreras**, que son hembras sexualmente inactivas (Figura 21-31).

Las obreras están al cuidado de los jóvenes, secretan cera con la que construyen las celdas hexagonales de los panales, fabrican miel a partir del néctar de las flores, recolectan polen, y ventilan y vigilan la colmena. Varios zánganos fecundan a la hembra durante el vuelo nupcial (apareamiento), la cual almacena el espermatozoide seminal para toda la vida. Los zánganos mueren después del apareamiento, y los que permanecen en la colmena hasta el final del verano son echados de ella por las obreras y mueren de hambre.

Las castas están determinadas, en parte, por la fecundación y, en parte, por la alimentación que reciben las larvas. Los zánganos se desarrollan partenogénicamente a partir de huevos no fecundados (y por tanto, son haploides); las reinas y las obreras se desarrollan a partir de huevos fecundados (son diploides; véase haplodiploidía, p. 142). Las larvas hembra que van a convertirse en reinas son alimentadas con jalea real, una secreción de las glándulas salivales de las obreras nodrizas. La jalea real es diferente a la jalea obrera—



Figura 21-31

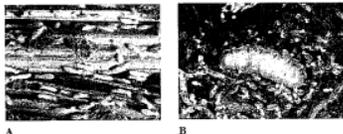
Abeja reina rodeada de su corte. La reina es la única en la colonia que pone huevos. Las cuidadoras, atraídas por las feromonas, lamen constantemente su cuerpo. Como el alimento se transferiría de estas abejas a otras, la presencia de la reina se comunica a toda la colonia.

la que se alimenta a las larvas normales, aunque los componentes esenciales para la determinación de las futuras reinas aún no se han identificado. La miel y el polen son añadidos a la dieta de las obreras al tercer día de vida larvaria. Las hembras obreras quedan esterilizadas mediante las feromonas de la «sustancia reina», producida por las glándulas mandibulares de la abeja reina. La jalea real es fabricada por las obreras sólo cuando desciende el nivel de feromonas de la «sustancia reina» en la colonia, principalmente debido al hacinamiento. Esto ocurre cuando la reina es demasiado vieja, muere, o se va. Entonces se desarrollan los ovarios de las obreras, y comienzan a agrandar una celda, alimentando con jalea real a la larva que se convertirá en la nueva reina. La producción de una nueva reina puede estar seguida por el enjambriamiento conducido por la antigua reina con parte de la colonia.

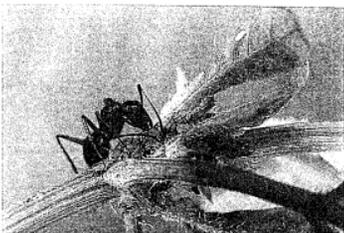
Las abejas melíferas han desarrollado un sistema eficaz de comunicación por el cual, mediante ciertos movimientos del cuerpo, sus exploradoras informan a las obreras acerca de la localización y cantidad de alimento encontrado (Figura 36-23, p. 800).

Las colonias de termitas están constituidas por varias castas, que comprenden individuos fértiles, tanto machos como hembras, e individuos estériles (Figura 21-32). Algunos de los individuos fértiles tienen alas y pueden abandonar la colonia, reproducirse, perder sus alas, y fundar una nueva colonia como **rey** y **reina**. Los individuos fértiles sin alas pueden sustituir a la reina o al rey bajo determinadas condiciones. Los miembros inmaduros son ápteros y dan lugar a las **obreras** y a los **soldados**. Las ninfas también hacen las funciones de las obreras. Los soldados tienen grandes cabezas y mandíbulas, y su función es la defensa de la colonia. Como ocurre en las abejas y las hormigas, la diferenciación en castas está determinada por factores extrínsecos. Los individuos reproductores y los soldados secretan feromonas inhibidoras que son transmitidas a las ninfas mediante un proceso de alimentación mutua denominado **trofalaxis**, por el cual dirán lugar a obreras estériles. Las obreras también producen feromonas, y si el nivel de «sustancia obrera» o «sustancia soldado» disminuye, como podría ocurrir, por ejemplo, tras un ataque por depredadores, se producen en la siguiente generación individuos de las castas más afectadas.

Las hormigas también tienen sociedades altamente organizadas. A primera vista parecen muy semejantes a las termitas, pero son bastante diferentes y se pueden distinguir con facilidad; no obstante, están relacionadas con las abejas y las avispas y se agrupan en el orden Himenópteros. A diferencia de las termitas, las hormigas son generalmente de color oscuro, de cuerpo duro y con una construcción posterior a su primer metámero abdominal. Las antenas de las hormigas son acodadas, mientras que las de las termitas son filiformes o arrosariadas (moiliformes).



**Figura 21-32**  
A. Termita obrera, *Reticulitermes flavipes* (orden Isopteros), alimentándose de un pino amarillo. Las obreras son adultos estériles ápteros, que atienden al nido. B. La termita reina llega a ser una auténtica máquina de poner huevos. Aquí se muestra a la reina y a varios soldados y obreras.



A



B

**Figura 21-33**  
A. Hormiga (orden Himenópteros) atendiendo a un grupo de áfidos (orden Homópteros). Los áfidos se alimentan copiosamente de los jugos de la planta y el sobrante lo excretan como un líquido claro, rico en carbohidratos, y apreciado como alimento por las hormigas. B. Un nido de hormiga tejedora de Australia.

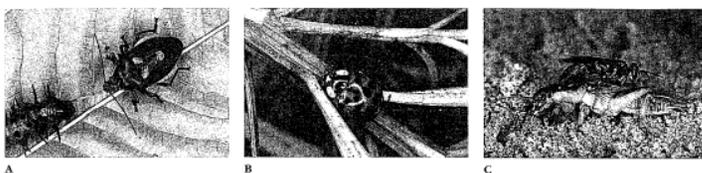
En las colonias de hormigas, los machos mueren poco después del apareamiento y la reina crea una nueva colonia o se une a alguna colonia ya establecida, tras lo cual lleva a cabo la puesta. Las hembras estériles son obreras y soldados que realizan el trabajo de la colonia, aportan el alimento, cuidan a los jóvenes y protegen a la comunidad. En muchas colonias grandes puede haber dos o tres tipos de individuos dentro de cada casta.

Las hormigas han desarrollado formas sorprendentes de conducta «económica», como la utilización de esclavos, el cultivo de hongos, el pastoreo de «ganado» (áfidos y otros homópteros) (Figura 21-33A), el hilado de nidos con seda (Figura 21-33B) y la utilización de herramientas.

## LOS INSECTOS Y EL BIENESTAR HUMANO

### Los insectos beneficiosos

Aunque la mayoría de nosotros básicamente asociamos a los insectos con plagas, toda la vida terrestre, incluida la humanidad, ten-



**Figura 21-34**

Algunos insectos beneficiosos. A. Una chinche depredadora (orden Hemipteros) se alimenta de una oruga. Obsérvese en la probóscida succiona de la chinche. B. Una mariquita (orden Coleópteros). Los adultos (y las larvas de la mayoría de las especies) se alimentan con voracidad de otros artrópodos que constituyen plagas de las plantas, como ácaros, áfidos y trips. C. Una avispa parásita (*Larra bicolor*) atacando a un grillo. La avispa lo saca de su madriguera, luego le pica y paraliza. Tras ello, deposita sus huevos y el grillo se recupera y reanuda su vida, hasta que las larvas de avispa en desarrollo le matan.

dria graves dificultades para sobrevivir si todos los insectos desaparecieran de repente. Algunos de ellos producen materiales útiles: la miel y la cera de las abejas, la seda de los gusanos de seda, y la laca obtenida a partir de la cera secretada por los insectos de la laca. Sin embargo, lo más importante es que los insectos son necesarios para la fecundación cruzada de muchos cultivos. Las abejas polinizan cultivos por un valor de casi 14 000 millones de dólares al año sólo en los Estados Unidos, sin incluir la polinización de las cosechas de forraje para el ganado o la polinización por otros insectos.

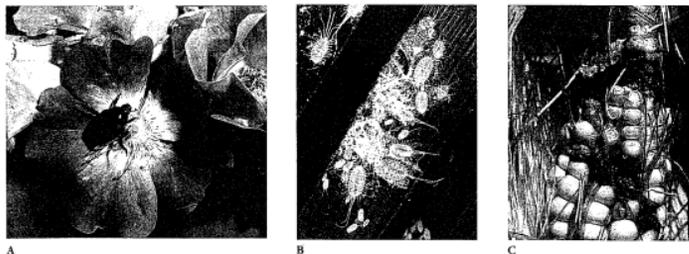
En su evolución, los insectos y las plantas superiores establecieron muy pronto una relación de adaptaciones mutuas (**coevolución**) muy ventajosa para ambos. Los insectos se sirven de las flores para alimentarse y éstas se sirven de los insectos para la polinización. En cada desarrollo floral, la disposición de los pétalos y sépalos se corresponde con la acomodación sensorial de determinados insectos.

Entre estas adaptaciones mutuas hay asombrosos mecanismos de atracción, trampas, estructuras especializadas, gulas de néctar (p. 452) y sincronizaciones precisas.

Muchos insectos depredadores, como las cicindelas, los sirfidos, las hormigas león, las mantis religiosas y las mariquitas, destruyen insectos perjudiciales (Figura 21-34). Los insectos parasitoides son muy importantes porque controlan las poblaciones de muchos otros insectos perjudiciales. Las larvas que eclosionan de huevos depositados en animales muertos los devoran rápidamente. A su vez, los insectos constituyen una importante fuente de alimento para otros animales.

### Insectos perjudiciales

Los insectos perjudiciales engloban a aquellos que comen y destruyen plantas y árboles frutales, como los saltamontes, las chinches,



**Figura 21-35**

Algunas plagas de insectos. A. Los escarabajos japoneses, *Popillia japonica* (orden Coleópteros), constituyen importantes plagas para árboles frutales y arbustos ornamentales. Fueron introducidos en los Estados Unidos en 1917 procedentes del Japón. B. Cochinita de cola larga, *Pseudococcus longispinus* (orden Homópteros). Muchas de estas chinches constituyen plagas de plantas comercialmente importantes. C. Gusanos de la mazorca del maíz, *Heliothis zea* (orden Lepidópteros). Una plaga todavía más grave afecta a los cereales, causada por la mariposa del maíz e importada de Europa en 1908 ó 1909.

el gorgojo del algodón, el gorgojo de los cereales, la mariposa de San José, y tantos otros (Figura 21-35). Prácticamente todos los cultivos tienen alguna plaga de insectos. El hombre emplea enormes recursos en todas las actividades agrícolas, forestales y en la industria alimentaria, para contrarrestar a los insectos y al daño que generan. El ataque de los escarabajos de la corteza o de diversos insectos desfoliadores, como es el caso de las orugas de los abetos y las mariposas gitanas, ha generado enormes pérdidas económicas y se ha convertido en un elemento fundamental en la determinación de la composición de los bosques en los Estados Unidos. Las mariposas gitanas, introducidas en los Estados Unidos en 1869 en un intento desafortunado de criar un gusano de seda mejor, se han extendido tanto por el nordeste como por el sur de Virginia y el oeste de Minnesota. Los años en los que constituyen una plaga tienen lugar una desfoliación de los rodales. En 1981 dejaron sin hojas una superficie arbolada de 15 millones de acres en 17 estados del noreste.

Diez por ciento de las especies de artrópodos son parásitos de insectos, o insectos que fundamentalmente son "microdepredadores", ya que atacan a los hospedadores pero no permanecen en ellos. Los piojos, las moscas hematofagas, los mosquitos, los moscardones y otros muchos, atacan a las personas o a los animales domésticos, o a ambos. La malaria, transmitida por el mosquito *Anopheles* (Figura 21-36), es todavía una de las principales enfermedades en el mundo, que afecta a cientos de millones de personas cada año y produce millones de muertes. Los mosquitos también transmiten la fiebre amarilla y la filariasis. Las plagas transmiten epidemias que muchas veces a lo largo de la historia han causado estragos en la población humana. La mosca doméstica es el vector de las fiebres tifoides, y el piojo lo es del tífus exantemático; la mosca tsé-tsé transmite la enfermedad del sueño africana (tripsanosomiasis), y una chinche hematofaga, *Rhodnius*, es la causante de la enfermedad de Chagas. La plaga vírica más reciente que azota a Norteamérica, el virus del oeste del Niño, es transmitida por más de 40 especies de mosquitos, especialmente de *Culex*, e infecta a las personas, a otros mamíferos y a más de 75 especies de aves, algunas de las cuales sirven como reservorio de los virus.

Además, hay una tremenda destrucción de alimento, ropa y otros bienes por gorgojos, cucarachas, hormigas, polillas y escarabajos. Otra plaga es la producida por las chinches de cama *Gimex*, un hemiptero hematofago que podría haber pasado a la especie

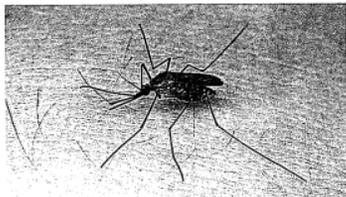


Figura 21-36 Mosquito *Anopheles quadrimaculatus* (orden Dipteros). Los *Anopheles* spp. son vectores de la malaria.

## Clasificación del subfilo Hexápodos

**Clase Endognatos** (*Gr. entos, dentro + gnatos, mandíbula*): **endognatos**. Las bases de las piezas bucales están dentro de la cápsula cefálica; mandíbulas con una articulación. Ejemplo: *Entomobrya*.

**Clase Insectos** (*l. insectus, cortado por dentro*): **los insectos**. Bases de las piezas bucales expuestas y fuera de la cápsula cefálica; por lo general las mandíbulas tienen dos regiones de articulación. Ejemplos: *Drosophila*, *Bombus*, *Anopheles* (la lista de los órdenes de insectos se da en las páginas 462-464).

humana en los inicios de su evolución, a partir de los murciélagos que comparten sus cuevas. La infestación por chinches es elevada en todo el mundo desarrollado por razones desconocidas. Entre las propuestas explicativas figura el incremento de chinches importadas por el comercio y la aversión al uso de insecticidas.

## Control de insectos

Puesto que los insectos son parte integrante de los ecosistemas a los que pertenecen, su destrucción total probablemente causaría más daños que beneficios. Las cadenas tróficas resultan alteradas, algunas de nuestras más estimadas aves desaparecerían, y los ciclos biológicos por los cuales la materia animal y vegetal muerta se desintegra y pasa a enriquecer los suelos quedarían gravemente dañados. El papel benéfico de los insectos en nuestro ambiente se ha pasado a menudo por alto, y en nuestro entusiasmo por controlar las plagas hemos pulverizado el paisaje indiscriminadamente erradicando tanto a los insectos beneficiosos como a los perjudiciales. Nos hemos encontrado además, para disgusto nuestro, que muchos de los insecticidas químicos persisten en el ambiente y se acumulan en los cuerpos de los animales situados en el ápice de las cadenas tróficas. Por otra parte, muchos insectos se han hecho resistentes a los insecticidas más comunes.

En los últimos años se han sometido a una intensa investigación y experimentación otros métodos de control diferentes a los insecticidas químicos. La economía, la preocupación por la conservación del medio y las exigencias de los consumidores están logrando que miles de granjeros de los Estados Unidos utilicen otras alternativas a la estricta dependencia de los productos químicos.

Actualmente se están usando muchos organismos útiles en el control biológico de insectos o en la investigación científica, entre ellos bacterias, virus y hongos patógenos. Por ejemplo, hay una bacteria, *Bacillus thuringiensis*, que es bastante efectiva en el control de las plagas de lepidópteros (mariposa de la col, gusano del tomate y mariposa gitana). Otras cepas de *B. thuringiensis* tienen toxinas que matan a los insectos de otros órdenes, y la diversidad de insectos objetivo se amplía por ingeniería genética. Los genes que codifican la toxina producida por *B. thuringiensis* son también introducidos en otras bacterias y en las propias plantas, haciéndolas resistentes al ataque de los insectos. Muchos de nuestros cereales, especialmente el maíz, poseen genes que expresan toxinas proteínicas específicas contra las plagas de insectos, evitando así el uso de pesticidas. No obstante, algunos insectos han desarrollado recientemente resistencia a la toxina de *B. thuringiensis*.

## Clasificación de las clases Endognatos e Insectos

No todos los entomólogos están completamente de acuerdo con las denominaciones de los órdenes o con los límites de los mismos. No obstante, la siguiente sinopsis de los órdenes está ampliamente aceptada.

### 1. Clase Endognatos

**Orden Proturos** (*Gr. protos, primero, + oura, cola*). Diminutos (1 a 1.5 mm); sin ojos ni antenas; apéndices tanto en el tórax como en el abdomen; viven en el suelo y en lugares oscuros y húmedos; desarrollo directo.

**Orden Diploeros** (*Gr. diploos, doble, + oura, cola*); **pajipigos y camidoleros**. Generalmente menores de 10 mm, de color claro, sin ojos; un par de filamentos terminales o un par de pinzas caudales; viven en el suelo o en troncos podridos; desarrollo directo.

**Orden Colémbolos** (*Gr. kollos, goma, + embolon, taco, cuña*); **saltarines y pulgas de la nieve**. Pequeños (5 mm o menos); sin ojos compuestos, manchas oculares con 1 o varios ocelos; respiración por traqueas o por la superficie del cuerpo; órgano saltador plegado debajo del abdomen; abundan en el suelo y, a veces, en grandes cantidades sobre las pelucias superficiales de las rocas, o sobre bancos de nieve primaverales; desarrollo directo.

### II. Clase Insectos

#### Subclase Apterigotos

**Orden Tisanuros** (*Gr. thysanos, adorno, + oura, cola*): **pececillos de plata** (Figura 21-37) y **lepismas**. De tamaño pequeño a mediano, grandes ojos, antenas largas; tres cercos terminales largos; viven bajo piedras, en las hojas y alrededor de los domicilios humanos; desarrollo directo.

#### Subclase Pterigotos

##### 1. Infraclase Paleópteros

**Orden Efémeropteros** (*Gr. ephémeros, que dura un día, + pteron, ala*): **moscas de mayo, efémeras** (Figura 21-38). Alas membranosas, las anteriores más grandes que las posteriores, piezas bucales vestigiales en el adulto, ninfas acústicas, con branquias traqueales laterales.

**Orden Odonatos** (*Gr. odontos, diente, + ata, caracterizado por*): **libélulas, caballitos del diablo** (Figuras 21-21B, y 21-26B). Grandes, las alas membranosas son largas, estrechas, con venación en red y de tamaño semeante; cuerpo largo y delgado; ninfas acústicas con branquias y labio prensil para capturar las presas.



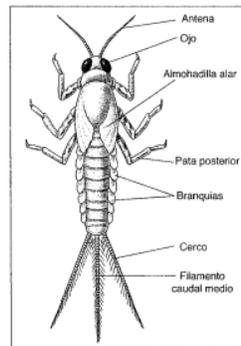
Figura 21-37 El pececillo de plata *Lepisma* (orden Tisanuros) se encuentra a menudo en las casas.

##### 2. Infraclase Neópteros

**Orden Ortópteros** (*Gr. orthos, recto, + pteron, ala*): **saltamontes** (Figura 21-2), **langostas, grillos**. Si presentan alas, las anteriores están más endurecidas y las posteriores están plegadas en abanico por debajo de las anteriores, aparato bucal masticador.

**Orden Blatteloides** (*l. blatta, cucaracha, + Gr. eldos, forma + ex, caracterizado por*): **cucarachas**. Insectos comunes en zonas tropicales; con frecuencia en las casas de la zona norte, cuerpos aplanados, ovalados, que pueden superar 5 cm de longitud; tarsos con 5 segmentos; generalmente con alas, a veces reducidas.

**Orden Fasmatoideos** (*Gr. phasma, aparición, + eldos, forma, + ex, caracterizado por*): **insectos palo** (Figura 21-7B) e **insectos hoja**.



A



B

Figura 21-38 Efémera (orden Efémeropteros). A, Ninfra. B, Adulto.

## Clasificación de las clases Endognatos e Insectos

Cuerpos alargados con forma de palo o aplanados y lateralmente expandidos; herbívoros; las formas tropicales pueden ser muy grandes (hasta 30 cm).

**Orden Mantodeos** (*Gr. mantis, adivino, + eidós, forma, + nt, caracterizado por*) **mantis** (Figura 21-3). Cuerpos alargados con patas anteriores prensoras; depredadores; muchos pueden alcanzar 10 cm de longitud.

**Orden Mantofasmatoideos** (El nombre es una fusión del de los órdenes Mantodeos (*mantis religiosa*) y Fasmatoideos (insectos palo): **gladiadores**. Alas secundarias, piezas bucales masticadoras. Su aspecto es el de una combinación de la mantis religiosa y del insecto palo. Depredadores nocturnos de insectos y arañas.

**Orden Hymenoptera** (orden). Raros, encontrados en África; 6-8 especies.

**Orden Dermapteros** (*Gr. dérmis, piel, + pteron, ala*) **tijeretas**. Alas anteriores muy cortas; alas posteriores muy grandes y membranosas; y en reposo plegadas por las alas anteriores; aparato bucal masticador; cerco en forma de pinza.

**Orden Plecópteros** (*Gr. plethra, retorcido, + pteron, ala*) **moscas de las piedras** (Figura 21-26A). Alas membranosas; alas posteriores más grandes y en abanico; ninfas acuáticas con penachos de branquias traqueales.

**Orden Lépidopteros** (*Gr. léos, igual, + pteron, ala*): **termitas** (Figura 21-32). Pequeñas; alas membranosas y estrechas; de tamaño similar y con pocas venas; las alas se pierden en la madurez, erróneamente llamadas «hormigas blancas»; se diferencian de las hormigas por la amplia zona de unión entre el tórax y el abdomen; organización social compleja.

**Orden Embiidinos** (*Gr. embios, vivo, + eidos, forma, + ina, parecido*): **hiladores de seda**. Pequeños; machos con alas membranosas estrechas y de tamaño semejante; las hembras sin alas; aparato bucal masticador; coloniales; hacen canales revestidos con seda en los suelos tropicales.

**Orden Psocoptera** (*Gr. psoco, poca pequeña, + pteron, ala*): **psócidos, piojos de los libros, piojos de las cortezas**. Cuerpo generalmente pequeño, puede llegar a los 10 mm, alas estrechas y membranosas, con pocas venas; en reposo las alas se mantienen sobre el abdomen en forma de tejado; algunas especies sin alas; se encuentran en libros, cortezas de árboles, nidos de aves y follaje.

**Orden Zorópteros** (*Gr. zóros, puro, + apteros, sin alas*). Hasta 2.5 mm de largo; alas membranosas estrechas que pierden al alcanzar la madurez; coloniales y parecidos a las termitas.

**Orden Triptérotos** (*Gr. pteir, piojo, + apteros, sin alas*): **piojos**. Ectoparásitos sin alas adaptados a trepar sobre hospedadores de sangre caliente. Los **piojos chupadores** (Figura 21-15) formaron el antiguo orden de los Anopluros, hoy día un suborden, con piezas bucales adaptadas para perforar y chupar; incluyen el piojo de la cabeza, el piojo del cuerpo, las ladillas y otros. Los **piojos mordedores** (Figura 21-14) constituirían el antiguo orden de los Mallophaga, hoy día subdividido en tres órdenes.

**Orden Tisanópteros** (*Gr. tisyinos, tiza, + pteron, ala*): **trips**. De 0.5 a 5 mm (o poco más) de longitud; las alas, si las tienen, son largas y muy estrechas, con pocas venas y ribeteadas con largos pelos; aparato bucal chupador; se alimentan de plantas, a las que destruyen, pero algunos se alimentan de otros insectos.

**Orden Himenopteros** (*Gr. heni, medio, + pteron, ala*). Todos los miembros tienen un único modelo de aparato bucal para perforar y succionar. Se les divide en tres subórdenes. Heterópteros, Aqueunópteros y Esternorrinos. Los Heterópteros contienen a

los **chinchas verdaderas**; tamaño comprendido entre 2 y 10 mm, con o sin alas; las alas anteriores con una porción basal engrosada y parcialmente esclerotizada y la porción apical membranosa; alas posteriores membranosas; en descanso, las alas quedan sobre el abdomen; muchas con glándulas olovas respignatorias; incluye a los escorpiones de agua, escorpiones zapateros (Figura 21-9), chinchas de cama, chinchas de campo, triatomas, pentatomas y otros. Los Aqueunópteros incluyen a los **saltadores** (Figuras 21-30 y 21-39) y a las **cigarras** (Figura 21-26). generalmente con cuatro alas, si las hay. Los Esternorrinos incluyen a **moscas blancas, silidos, pulgones, cochinillas**, etc. (Figura 21-35B), generalmente con cuatro alas si las hay; frecuentemente con ciclos biológicos complejos; muchas especies son plagas de las plantas.

**Orden Neuropteros** (*Gr. neuron, nervio, + pteron, ala*): **hormigas león** (Figura 21-40), **crisopas**. De tamaño mediano a grande, alas membranosas semejantes, con venación compleja; aparato bucal masticador; con larvas acuáticas; la hormiga león hace hoyos en forma de embudo en la arena para atapar hormigas.

**Orden Coleópteros** (*Gr. kolos, vaina, + pteron, ala*): **escarabajos** (Figuras 21-7A, 21-29, 21-35A), **luciernagas** (Figura 21-30), **gorgojos** (Figura 21-41D). El orden de animales más grande del mundo, con 250 000 especies descritas, alas anteriores (élitros) gruesas, duras y opacas, alas posteriores membranosas, plegadas en reposo bajo los élitros; aparato bucal masticador; incluyen a ciccindélicos, carábidos, dícticos, ciervos volantes, escarabajos sagrados, escarabajos peloteros, mariputas y otros.



Figura 21-39

Un saltador, *Platycotis vittata* (orden Hemiptero).



Figura 21-40

Adulto de una hormiga león (orden Neuroptero).

## Clasificación de las clases Endognatos e Insectos

**Orden Estrepsípteros** (*Gr. strepsis, remolino, + pteron, ala*).

Las hembras carecen de alas, o las tienen vestigiales, "parásitos de alas retorcidas", los machos con alas anteriores ventrales y alas posteriores en forma de abanico; hembras y larvas parásitas de abejas, avispas y otros insectos.

**Orden Mecópteros** (*Gr. mekos, longitud, + pteron, ala*): **moscas escorpion**. De tamaño pequeño a mediano, alas largas, delgadas y con muchas venas; las alas en reposo se pliegan sobre el dorso en forma de tejado; el macho de la mosca escorpion tiene un órgano copulador en el extremo del abdomen; carnívoros; viven en bosques húmedos.

**Orden Lepidópteros** (*Gr. lepidos, escama, + pteron, ala*): **mariposas** (Figura 21-41A) y **polillas**. Alas membranosas unidas en su base y cubiertas con escamas imbricadas; aparato bucal chupador, enrollado en reposo; las larvas (orugas) tienen mandíbulas masticadoras para alimentarse de las plantas; falsas patas rechonchas en el abdomen y glándulas de seda para tejer sus capullos; antenas mazzadas en las mariposas y generalmente filamentosas (a veces plumosas) en las polillas (Figura 21-41B).

**Orden Dípteros** (*Gr. di, dos, + pteron, ala*): **verdaderas moscas** (Figura 21-10). Un par de alas simples, membranosas y estrechas; alas posteriores reducidas a unos pequeños balancines (halterios);



piezas bucales chupadoras o adaptadas para sorber, lamer o perforar; las larvas (crisalis) no presentan patas; comprenden típolos, mosquitos, mosca pollina, cagachin, mosca de la fruta, mosca doméstica, mosca del caballo, moscarda y otros muchos.

**Orden Tricópteros** (*Gr. trichos, pelo, + pteron, ala*): **frígidos**. Cuerpo pequeño y blando; alas peludas y con muchas nervaciones; las alas se pliegan en tejado sobre el cuerpo peludo; piezas bucales masticadoras; las larvas acuáticas construyen cúpulas reuniendo hojas, arena, grava, trozos de conchas o materia vegetal, mediante secreciones de seda o cemento; algunos construyen redes para alimentarse y las sujetan a las rocas de los ríos.

**Orden Sifonópteros** (*Gr. siphon, sifón, + apteros, sin alas*): **pulgas** (Figura 21-13). Pequeñas, sin alas, cuerpo comprimido lateralmente; patas adaptadas para el salto, sin ojos; ectoparásitos de aves y mamíferos; larvas sin patas y carroteras.

**Orden Himenópteros** (*Gr. hymen, membrana, + pteron, ala*): **hormigas, abejas, avispas** (Figura 21-41C). De muy pequeños a grandes, alas membranosas, estrechas, empalmadas distalmente; alas posteriores subordinadas; piezas bucales adaptadas para morder y lamer líquidos; algunas veces el oviscapo está modificado en un aguijón perforador o cortante (Figura 21-8); hay especies sociales y solitarias; la mayoría de las larvas sin patas, ciegas y con forma de cresa.

Figura 21-41

A, *Papilio krishna* (orden Lepidoptero) es una bonita mariposa cola de milano de la India. Los miembros de la familia Papilionidos adornan muchos zonas del mundo, tanto tropicales como templadas, incluyendo Norteamérica. Compárese su antena nudosa con la antena plumosa de B. *Rothschildia jacobaea*, un satúrnido del Brasil. *Hyalophora coropira* es un satúrnido común de Norteamérica. C, *Avista de papel* (orden Himenóptero) atendiendo a sus larvas y pupas. D, *Curtulio proboscideus*, el gorgojo del castaño, es un miembro de la familia más grande (Curtullónidos), perteneciente al mayor orden de insectos (Coleópteros). Muchos miembros de esta familia producen plagas graves para la agricultura.

Se han aislado un determinado número de virus y hongos como posibles insecticidas. En determinados casos se están superando las dificultades y el coste del cultivo de estos agentes, y algunos ya se producen comercialmente.

La introducción de parasitoides y depredadores naturales de las plagas de insectos se ha llevado a cabo con cierto éxito. En Estados Unidos se introdujo el escarabajo «vedalia» desde Australia para con-

trastar la acción de los coccidos sobre los cítricos, y se han registrado numerosos ejemplos de control mediante el uso de parásitos.

Otro método de control biológico es intervenir en la reproducción o en el comportamiento de los insectos que constituyen plagas, con machos estériles o con compuestos orgánicos producidos por la naturaleza y que actúan como hormonas o feromonas. Tales investigaciones, aunque prometedoras, son muy lentas debido a

lo limitado de nuestros conocimientos sobre el comportamiento de los insectos, y a los problemas de aislamiento e identificación de compuestos complejos que son producidos en muy pequeñas cantidades. No obstante, las feromonas probablemente tendrán en el futuro un papel importante en el control de las plagas.

Una práctica conocida como **gestión integrada de plagas** se está utilizando de forma creciente. Comprende la utilización integrada de todas las técnicas posibles que entrañan infestaciones a un nivel tolerable, por ejemplo, técnicas de cultivo (variedades de plantas resistentes, rotación de los cultivos, control de siembra, plantación o recolección, y otros), uso de controles biológicos y escasa utilización de insecticidas.

Para erradicar los barros, una plaga del ganado, se ha usado con efectividad la introducción de machos estériles. En las poblaciones naturales se han introducido un elevado número de insectos machos, esterilizados por radiación; las hembras que copulan con las moscas estériles ponen huevos no fértiles.

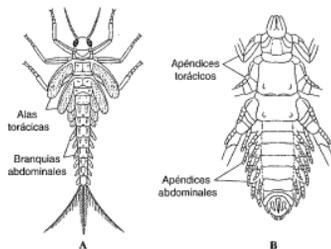


Figura 21-42

A, Una ninfa de "efémera" del Paleozoico con alas torácicas y branquias abdominales. Las alas torácicas podrían haber sido las precursoras de las alas. B, Insecto del Paleozoico con patas torácicas multirrámeas y apéndices abdominales multirrámeas vestigiales.

En la Figura 21-1 se muestra a la clase **Endognatos** que taxón hermano de la clase **Insectos** dentro de los **Hexápodos**; sin embargo, algunas investigaciones señalan que las piezas bucales endognatas pueden haber surgido varias veces independientemente, y por lo tanto que algunos endognatos pueden estar más próximos a los insectos que a otros endognatos.

Los fósiles de insectos, aunque no son abundantes, se han encontrado en número suficiente como para dar una visión general de la historia evolutiva de la clase. Aunque ya existían en el Cámbrico varios grupos de artrópodos marinos, como los trilobites, los crustáceos y los xifurosos, los primeros artrópodos terrestres (escorpiones y milpiés) no aparecieron hasta el Silúrico. Los primeros insectos, que eran ápteros, datan del Devónico, aunque se ha propuesto identificar un fósil del Silúrico como un insecto.

Parece probable que el insecto ancestral tuviera una cabeza y un tronco con muchos segmentos, la mayoría provistos de apéndices. Los primeros insectos fósiles tenían apéndices abdominales pequeños (y, aparentemente, algunos apéndices multirrámeos, Figura 21-42), y algunos órdenes de apterigos (primitivamente sin alas) modernos tienen esdiles abdominales que se consideran patas vestigiales. Actualmente sabemos que la falta de patas abdominales en la mayoría de los insectos se debe al patrón de la expresión de ciertos genes *Hox* que impiden la expresión del gen *Distal-less* en el abdomen de los insectos, pero no de los crustáceos ni de los onicóforos (p. 439).<sup>1,2</sup>

Desde hace tiempo el origen evolutivo de los insectos con alas ha sido un continuo enigma. Las pruebas recientes basadas en las mandíbulas de los insectos fósiles sugieren que los insectos alados tienen una existencia de unos 400 millones de años. En el Carbonífero, pero aparecieron varios órdenes de insectos con alas (Paleopteros), la mayoría de los cuales están ahora extinguidos. El valor adaptativo de las alas para el vuelo está claro, pero tales estructuras no apa-

recieron de repente totalmente desarrolladas. Una de las hipótesis sugiere que las alas se desarrollaron a partir de exproyecciones torácicas laterales y que eran utilizadas para planear. No obstante, esta hipótesis no explica el origen o la función de las articulaciones, ni la neuroanatomía de las prothoras, que proporcionarían la materia prima para la selección y la posterior evolución del batido de las alas para mantener el vuelo. Una hipótesis alternativa es la que supone que las alas de los insectos voladores ancestrales evolucionaron a partir de las branquias externas del tórax de los insectos acuáticos o de los insectos con formas juveniles acuáticas. Según parece, las branquias torácicas y abdominales de los insectos del Paleozoico eran articuladas y móviles, capaces de realizar movimientos de natación y de ventilación, y pudieron proporcionar las estructuras morfológicas de las "prothoras". La evolución de las prothoras ampliamente insertadas en el tórax (incapaces de hacer volar) de los insectos semiacuáticos hasta incrementar la temperatura del cuerpo de los insectos que se calientan al sol, por encima de las formas "no aladas". La subsecuente expansión de estas prothoras torácicas para la regulación térmica por comportamiento (calentarse al sol) proporcionaría fácilmente el estado morfológico necesario para la evolución de verdaderas alas funcionales (Figura 21-43), lo bastante grandes como para mantener el vuelo.

El insecto alado ancestral dio lugar a tres líneas que difirieron en su capacidad para flexionar sus alas. Dos de estas (Odonatos y Ephemeropteros) presentan alas extendidas o las mantienen verticalmente sobre el abdomen. La otra línea tiene alas que puede plegar horizontalmente sobre el dorso del abdomen. Esta última se ramificó en tres grupos, todos ellos presentes en el Pérmico. Uno de los grupos, con metamorfosis hemimetábola, aparato bucal masticador y cercos, incluye a los Ortópteros, Dermapteros, Isópteros y Embiidinos; otro grupo, con metamorfosis hemimetábola y una tendencia a presentar aparatos bucales succionadores, incluye a los Tisanópteros, los Hemipteros y quizás también a los Psocopteros, los Zorópteros y los Psilopteros, aunque existen algunas discordancias entre los autores por lo que respecta al último grupo. Los insectos con metamorfosis holometábola tienen ciclos biológicos más especializados y, aparentemente, forman una rama que incluye los órdenes de neópteros que quedan (por ejemplo, Lepidópteros, Dípteros e Himenópteros).

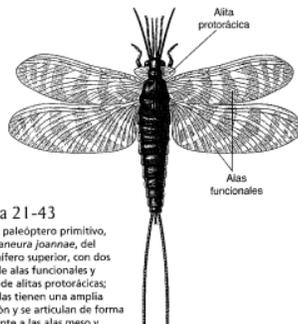


Figura 21-43

insecto paleóptero primitivo, *Homalura jordanii*, del Carbonífero superior, con dos pares de alas funcionales y un par de alas prothorácicas; estas alas tienen una amplia inserción y se articulan de forma semejante a las alas meso y metatorácicas de los insectos actuales. Antes de que se desarrollaran las alas totalmente funcionales, las alas torácicas articuladas y móviles de los tres segmentos torácicos pudieron servir de termorreguladores que eventualmente permitieron la evolución de alas de un tamaño suficientemente grande como para lograr el vuelo.

En este capítulo se han destacado las propiedades adaptativas de los insectos. Las direcciones y la extensión de su radiación adaptativa, tanto estructural como fisiológica, han sido asombrosamente variadas. Por lo que respecta al hábitat, las adaptaciones alimenticias, los medios de locomoción, la reproducción o el modo general de vida, las proezas adaptativas de los insectos son verdaderamente extraordinarias.

La mayoría de los insectos tienen dos pares de alas en el tórax, aunque algunos sólo tienen un par y otros ninguno. En algunos insectos los movimientos de las alas están controlados por músculos del vuelo directos, que se insertan directamente en la base de las alas. En otros, los músculos del vuelo son indirectos, y mueven las alas mediante cambios en la forma del tórax. Cada contracción de los músculos de vuelo sincrónicos requiere un impulso nervioso, mientras que los músculos de vuelo asincrónicos se contraen mucho tiempo por cada impulso nervioso.

Los hábitos alimenticios varían mucho dentro de los insectos, y hay una enorme diversidad de especializaciones de los aparatos bucales que reflejan los particulares hábitos alimenticios de un determinado insecto. Respiran mediante un sistema traqueal, un conjunto de tubos que se abren al exterior por espiráculos situados en el tórax y en el abdomen. Los órganos excretores son los tubos de Malpighi, que flotan libres en el hemocoel.

Los miembros del subfilo Hexápodos presentan apéndices unirrámeos y en la cabeza tienen un par de antenas, un par de mandíbulas y dos pares de maxilas. Los tagmas son: cabeza, tórax y abdomen. Los hexápodos tienen tres pares de patas torácicas articuladas. Hay dos clases: Endognatos e Insectos. Los Endognatos comprenden tres órdenes de animales diminutos que frecuentemente habitan en los suelos.

Los Insectos constituyen la clase más amplia del mayor de los filos de animales. Tienen piezas bucales cuyas bases se extienden fuera de la cápsula cefálica.

El éxito evolutivo de los insectos se explica por la posesión de una serie de características que les ha permitido explorar los biotopos terrestres, como las alas (presentes en la mayoría), la impermeabilidad de su cutícula y otros mecanismos, para reducir la pérdida de agua y la capacidad de entrar en letargo durante los períodos en los que las condiciones son adversas.

<sup>1</sup>Galani, A., and S. B. Carroll. 2002. Evolution of a transcriptional repression domain in an insect *Hox* protein. *Nature* 415:910-913.

<sup>2</sup>Ronshaugen, M., N. McGinnis, and W. McGinnis. 2002. *Hox* protein mutation and macroevolution of the insect body plan. *Nature* 415:914-917.

Los sexos están diferenciados y la fecundación es generalmente interna. Casi todos los insectos sufren una metamorfosis durante su desarrollo. En la metamorfosis de los hemimetábolos (incompleta), los estados juveniles se denominan inmaduros o ninfas, y el adulto emerge tras la última muda ninfal. En la metamorfosis de los holometábolos (completa), la última muda produce un estado inactivo (pupa). De la pupa emerge, finalmente, un adulto con alas. Ambos tipos de metamorfosis son controlados hormonalmente.

Los insectos son importantes para el bienestar humano, ya que polinizan los cultivos de plantas, controlan las poblaciones de otros insectos perjudiciales mediante la depredación y el parasitismo, y sirven de alimento a otros animales. Muchos insectos son perjudiciales para los intereses humanos porque causan grandes daños en cosechas, alimentos, ropas, yugos y haciendas, y muchos son vectores de importantes enfermedades humanas y de los animales domésticos.

Los hexápodos se han unido con los crustáceos en el clado Pancrustáceos. Los Endognatos, se consideran o no un taxón hermano de los Insectos, son ápteros, como los insectos ancestrales. Las patas desaparecieron del abdomen de los insectos y están, actualmente, confinadas en cada uno de los tres segmentos torácicos. Los insectos endognatos y ectognatos son grupos hermanos. Las alas de los insectos alados ancestrales pudieron derivar de branquias externas de ninfas acuáticas o de adultos, y pudo ser un estado con expansiones tergales (o prolegs), articuladas o no, el que sirvió para realizar una termoregulación eficaz hasta que alcanzaron un tamaño suficiente para formar verdaderas alas aerodinámicas funcionales.

La diversidad adaptativa y el número de especies y de individuos de los Insectos es enorme.

1. ¿Qué características diferencian a los insectos de *todos* los demás artrópodos?
2. ¿Qué distingue a los insectos de los otros hexápodos?
3. Explique por qué los músculos del vuelo indirectos pueden batir mucho más rápidamente que los músculos del vuelo directos.
4. ¿Cómo andan los insectos?
5. ¿Cuáles son las partes principales del tubo digestivo de los insectos y qué función desempeña cada una de ellas?
6. Describa tres tipos diferentes de aparatos bucales de insectos y qué función desempeña cada uno de ellos.
7. Describa el sistema traqueal de un insecto típico y explique por qué es capaz de funcionar eficazmente sin el empleo de pigmentos transportadores de oxígeno en la hemolinfa. ¿Por qué el sistema traqueal no funcionaría en el hombre?
8. Describa el particular sistema excretor de los insectos. ¿Cómo se forma el ácido úrico?
9. Describa los receptores sensoriales de los insectos para los diferentes estímulos.
10. Explique las diferencias entre las metamorfosis holometábolos y hemimetábolos de los insectos, incluyendo los estados de cada una.

11. Describa el control hormonal de la metamorfosis de los insectos, así como la acción de cada hormona y dónde se produce cada una de ellas.
12. ¿Qué es la diapausa y cuál es su valor adaptativo?
13. Describa brevemente tres formas desarrolladas por los insectos para evitar la depredación.
14. Describa, con ejemplos, cuatro formas de comunicación de los insectos.
15. ¿Cuáles son las castas de abejas y termitas y qué funciones desempeña cada una de ellas?
16. ¿Cuáles son los mecanismos que determinan las castas en abejas y termitas?
17. ¿Qué es la trofalaxia? ¿Cuál es su función en las termitas?
18. Cite varios casos en que los insectos sean beneficiosos para el hombre y otros en que sean perjudiciales.
19. ¿De qué manera se pueden controlar los insectos perjudiciales? ¿Qué es la gestión integrada de plagas?
20. ¿Cuáles son las características más probables del antecesor común de los insectos? ¿Qué principales líneas descendieron de él?
21. ¿Cuál es el panorama más reciente para la evolución de las alas y el vuelo de los insectos?

Arnett, R. H., Jr., and M. C. Thomas, eds. 2000. American beetles, vol. 1. Boca Raton, Florida, CRC Press.

Arnett, R. H., Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelley, and J. H. Frank, eds. 2002. American beetles, vol. 2. Polyphaga: Scarabaeoidea through Cuculionidae. Boca Raton, Florida, CRC Press. *Esta obra solitamente presenta claves detalladas actuales de las familias de los escarabajos americanos, la segunda edición del volumen 1 (2001) incluye adiciones y correcciones.*

Beckage, N.E. 1997. The parasitic wasp's secret weapon. Sci. Am. **277**:82-87 (Nov.). *Esta asagosa parasita porta un virus que invade al insecto hospedador cuando la asagosa deja sus huevos, después paraliza al hospedador.*

Bennet-Clay, H.C. 1998. How cicadas make their noise. Sci. Am. **278**:58-61 (May). *Las cigarras macho son las insectos más ruidosos conocidos.*

Berendson, M.R. 1995. Bugs in the system. Reading, Massachusetts, Addison-Wesley Publishing Company. *Cómo afectan los insectos a los asuntos del hombre. Bien escrito para un público amplio. Recomendado.*

Downs, A.M.R., K.A. Stafford, and G.C. Coles. 1999. Head lice: Prevalence in schoolchildren and resistance to treatment. *Parasitol. Today* **15**:1-4. *Esta publicación concierne principalmente a Inglaterra, aunque el 70 por ciento de las cabezas se uno de los parásitos más comunes de las escuelas de América.*

Douglas, M.M. 1981. Thermoregulatory significance of thoracic lobes in the evolution of insect wings. *Science* **211**:84-86. *Este estudio muestra que la evolución de las alas torácicas pudo haber aumentado el exceso de temperatura corporal de los primitivos insectos no alados sin 55% más que las formas sin alas. El aumento subsiguiente de estas alas para una conducta termoreguladora podría haber proporcionado el estado morfológico requerido para la evolución de las alas funcionales.*

Engel, M. S. and D. A. Grimaldi. 2004. New light shed on the oldest insect. *Nature* **427**:627-630. *Los mamíferos fósiles del triásico indican que los insectos y hemípteros endognatos existieron en ese período.*

Gullan, P.J. and P.S. Cranston. 2005. The insects: an outline of entomology, ed. 3. Malden, Massachusetts, Blackwell Publishing. *Un texto de entomología fácil de utilizar con buenas figuras, filogenias modernas y datos biogeográficos.*

Hayashi, A.M. 1999. Attack of the fire ants. *Sci. Am.* **280**:26,28 (Feb.). *Las hormigas fuego han invadido las Galápagos, Malasia y el oeste de África, donde pueden cagar elefantes y perturbar el ecosistema.*

Heinrich, B., and H. Eick. 1994. Thermoregulation in bees. *Amer. Sci.* **82**: 164-170. *Facturadas adaptaciones fisiológicas y de comportamiento de las abejas para aumentar o disminuir la temperatura corporal, en función de una sorprendente variedad de cambios de temperatura del medio.*

Hölldobler, B.H., and E.O. Wilson. 1990. The ants. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press. *Fascinante historia sobre la organización social de las hormigas.*

Hubbell, S. 1997. Trouble with honey bees. *Nat. Hist.* **106**:32-43. *La infección de las abejas melíferas por los ácaros Varroa constituye un gran problema para los apicultores.*

Johnson, N. F., and Tripharita. 2005. Bomor and Delong's introduction to the study of insects, ed. 7. Belmont, California, Brooks/Cole Publishing Company. *Un texto de referencia actual para el estudio de los insectos, incluye clases, pero requiere ciertos conocimientos especializados de los caracteres morfológicos. Para las clases de los escarabajos americanos consultar Arnett and Thomas.*

Kingsolver, J.G. and M.A.R. Koehl. 1985. Aerodynamics, thermoregulation, and the evolution of insect wings: differential scaling and evolutionary change. *Evolution* **39**(3): 488-504. *Este trabajo apoya la hipótesis termoreguladora propuesta por Douglas y demuestra que cuando los alitas alcanzaron el mismo beneficio de regulación de la temperatura también alcanzaron el tamaño mínimo requerido para el vuelo batido y/o el alateo.*

Kukalova-Peck, J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record. *Journal of Morphology* **156**: 93-126. *Un examen completo de las pruebas paleontológicas de los insectos paleófitos y una revisión de los estados que pueden haber llevado a la evolución de las alas de los insectos y a la metamorfosis.*

Visite la página electrónica de este libro (On Line Learning Center) en [www.mhhe.com/hickmanipz14e](http://www.mhhe.com/hickmanipz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

Levine, M. 2002. How insects lose their limbs. *Nature* **415**: 648-649. *Los genes Hox producido en el abdomen de los insectos inhibe la acción de otro producto genético necesario para la formación de los apéndices.*

Raff, R.A. 1996. The shape of life: genes, development, and the evolution of animal form. Chicago, University of Chicago Press. *Justificó una buena información de cómo pudieron evolucionar las alas de los insectos.*

Regier, J. C., J. W. Shultz, and R. E. Kambic. 2005. Pancrustacea phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* **272**:395-401. *Los Hexápodos están estrechamente relacionados con los Branquiópodos, Cefalocáridos y Remipedos.*

Tallamy, D.W. 1999. Child care among the insects. *Sci. Am.* **280**:72-77 (Jan.). *La mayoría de los tractos no contribuyen a la protección de los huevos, aunque las hormigas, y en unos pocos casos los machos de varias especies, cuidan y protegen los huevos y a las jóvenes.*

Topoff, H. 1990. Slave-making ants. *Am. Sci.* **78**: 520-528. *Un asombroso tipo de parasitismo social en el que ciertas especies de hormigas atacan las colonias de especies emparentadas, roban sus pupas y luego sacan partido de ellas para hacer todo el trabajo de la colonia huésped.*

Westcott, M. W., O. Betz, K. W. Hloh, K. Fetza, W. J. Cooper, and W. Lee. 2003. Tracheal respiration in insects visualized with synchrotron X-ray imaging. *Science* **299**:558-560. *Los tracheas se comprimen activamente, exhalando el aire, pero se expanden de manera pasiva.*

Whiting, R. 2004. Phylogenetic relationships and evolution of insects, pp. 330-344. In J. Cracraft and M. J. Donoghue, eds. *Una discusión detallada de las hipótesis actuales sobre la evolución de los insectos, incluye la sugerencia de que los hexápodos endognatos no forman un grupo monofilético, a diferencia de las formas ectognatas.*

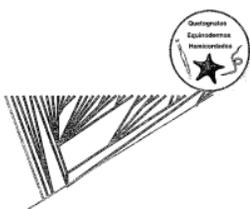
## 22

Los quetognatos,  
los equinodermos y  
los hemicordados

- FILO QUETOGNATOS
- FILO EQUINODERMOS
- FILO HEMICORDADOS



Un grupo de estrellas de mar (*Pisaster ochraceus*) quedan al descubierto con la marea baja.



## Un diseño para confundir a los zoólogos

La eminente zoóloga americana Libbie Hyman describió en una ocasión a los equinodermos como «un grupo noble, especialmente diseñado para confundir a los zoólogos». Con una combinación de caracteres que deleitaria a cualquier lector entusiasta de la ciencia-ficción, los equinodermos confirman la observación de Lord Byron:

*Extraño, pero cierto;  
porque la verdad es siempre extraña;  
más extraña que la ficción.*

A pesar del valor adaptativo de la bilateralidad para los animales móviles, y de las ventajas de la simetría radial para los sésiles, los equinodermos confundieron las normas, al ser móviles pero radiales. No puede haber duda de que evolucionaron a partir de un antecesor bilateral, porque sus larvas son bilaterales; sufren una espectacular metamorfosis hasta llegar a ser un adulto radial, en la que se produce una reorientación del 90% en el eje corporal.

Un compartimento celomático se ha transformado en los equinodermos en un sistema vascular acéfalo exclusivo, que utiliza la presión hidráulica para poner en funcionamiento una multitud de pequeños pies ambulacrarios, útiles para la alimentación y la locomoción. Un endoesqueleto de osteocitos dérmicos puede fusionar sus elementos para revestir al equinodermo de una armadura, o en algunos casos, quedar reducido a estructuras microscópicas. Muchos equinodermos tienen «pinzas» diminutas con aspecto de mandíbulas (pedicelarios) repartidas sobre su superficie, a menudo pedunculadas y a veces equipadas con glándulas de veneno.

Esta constelación de caracteres es única en el reino animal, y ha definido, pero también limitado, el potencial evolutivo de los equinodermos. A pesar del enorme esfuerzo investigador desarrollado sobre estos animales, todavía estamos lejos de comprender muchos aspectos de su biología. Sólo recientemente se ha descubierto en las estrellas de mar la posición del eje anteroposterior, un carácter totalmente obvio en otros animales.

Los metazoos triblásticos están divididos en dos grandes clados: Protóstomos y Deuteróstomos. Ambos se caracterizan por una combinación de rasgos moleculares y morfológicos, de los que muchos caracteres morfológicos son apreciables en las primeras etapas del desarrollo. Los clásicos rasgos del desarrollo asociados a los protóstomos son la segmentación espiral, la formación de la boca a partir del blastoporo embrionario (protostomía) y la formación del celoma, cuando existe, por esquizocelia. Los caracteres clásicos del desarrollo de los deuteróstomos son la segmentación radial y reguladora, la formación secundaria de la boca (deuterostomía) y la formación del celoma por enterocelia. Todos los deuteróstomos son celomados.

Los miembros de algunos filos presentan todo el juego de rasgos del desarrollo de su grupo respectivo: los anélidos y los moluscos son protóstomos típicos, mientras que los equinodermos son los clásicos deuteróstomos. Sin embargo, en los capítulos precedentes el lector habrá apreciado que existen taxones en los Protóstomos que no presentan todas las características de éstos. También, las dos subdivisiones de los protóstomos, los Lofotrocozoos y los Ecdisozoos, difieren en cuanto a los rasgos clásicos.

La mayor parte de los lofotrocozoos, aparte de los problemáticos lofoforados, muestran varios de estos caracteres. La mayoría de los lofotrocozoos también comparten un tipo de forma larvaria, la trocófora, que no existe en los ecdisozoos.

La segmentación de los ecdisozoos es espiral en algunos grupos, pero muchos de ellos tienen huecos con una gran cantidad de vitelo, de forma que sólo los núcleos se dividen (segmentación superficial). El rasgo que comparten todos los ecdisozoos bien estudiados es la capacidad de mudar sus cutículas.

A pesar de los progresos conseguidos en el rastreo de la evolución de los metazoos, hay algunos filos cuyo plan de organización parece presentar rasgos mezclados, con características tanto de protóstomos como de deuteróstomos. Ya se ha mencionado a los lofoforados, y ahora añadidos este filo, los Quetognatos, cuya posición evolutiva sigue siendo objeto de debate. Los quetognatos son depredadores marinos pelágicos conocidos como gusanos flecha. Son un grupo antiguo, con representantes entre los fósiles de Burgess Shale, por lo que tienen más de 500 millones de años. Las formas fósiles son sorprendentemente parecidas en su aspecto externo a los animales

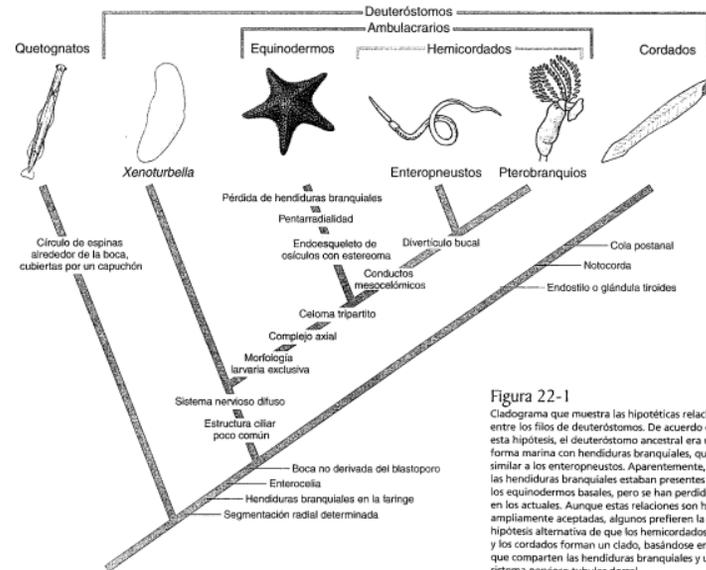


Figura 22-1

Cladograma que muestra las hipotéticas relaciones entre los filos de deuteróstomos. De acuerdo con esta hipótesis, el deuteróstomo ancestral era una forma marina con hendiduras branquiales, quizás similar a los enteropneustos. Aparentemente, las hendiduras branquiales estaban presentes en los equinodermos basales, pero se han perdido en los actuales. Aunque estas relaciones son hoy ampliamente aceptadas, algunos prefieren la hipótesis alternativa de que los hemicordados y los cordados forman un clado, basándose en que comparten las hendiduras branquiales y un sistema nervioso tubular dorsal.

actuales. Este fascinante grupo ha sido relacionado con los Protostomos, con los Deuterostomos, y como independiente de ambos.

Situaremos a los Quetognatos fuera de los clados protostomo y deuterostomo (véase el cladograma de las guardias y la Figura 22-1), a la espera de nuevos estudios. Los Quetognatos se tratan en este capítulo, seguidos por dos filos de deuterostomos, los Equinodermos y los Hemicordados, actualmente considerados taxones hermanos en el clado Ambulacrarios (Figura 22-1).

## FILO QUETOGNATOS

El nombre común de los quetognatos es gusanos flecha. Son animales marinos, muy especializados para la vida planctónica. El nombre quetognatos (*Gr. cheilit*, queta, + *gnathos*, mandíbula) hace referencia a las cerdas filiformes de ambos lados de la boca. No es un grupo numeroso, ya que sólo se conocen unas 100 especies. Su cuerpo es pequeño y delgado, parecido a un torpedo en miniatura o a un dardo, con 1 a 12 cm de longitud (Figura 22-2).

Todos los quetognatos están adaptados a la vida planctónica, a excepción de *Spadella* (*Gr. spadix*, hoja de palma, + *ella*, sufijo dim.), un género bentónico, y unas pocas especies que viven asociadas al fondo marino. Normalmente nadan hacia la superficie de noche y descienden durante el día. La mayor parte del tiempo se dejan arrastrar pasivamente por la corriente, pero pueden avanzar con un rápido esfuerzo mediante la aleta caudal y su musculatura longitudinal, hecho que sin duda contribuye a su éxito como depredadores planctónicos. Las aletas horizontales, en ambos lados del cuerpo, se utilizan más para la flotación que para la natación activa.

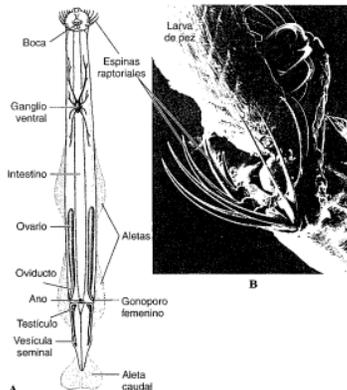


Figura 22-2 Gusanos flecha. A, Estructura interna de *Sagitta*. B, Micrografía electrónica de barrido de un individuo joven de *Flaccisagitta hexaptera* (35 mm de longitud) devorando una larva de pez.

## Forma y función

El cuerpo de los quetognatos no está metamerizado, y consta de cabeza, tronco y cola postoral (Figura 22-2A). En el lado ventral de la cabeza, una gran cavidad, denominada vestibulo, comunica con la boca. El vestibulo presenta dientes y está flanqueado a ambos lados por cerdas curvadas de aspecto quitinoideo, utilizadas para capturar las presas. Tienen un par de ojos en el lado dorsal y una capucha peculiar, originada por un pliegue nucal, que puede dirigirse hacia delante cubriendo la cabeza y las cerdas. Cuando el animal captura una presa, la capucha se retrae, y los dientes e cerdas se abren de golpe, cerrándose inmediatamente con gran rapidez. Los quetognatos son animales voraces, que se alimentan de formas planctónicas, especialmente copépodos, además de diversos crustáceos planctónicos, pequeños peces, e incluso otros quetognatos (Figura 22-2B). Cuando son abundantes, como ocurre a menudo, tienen un impacto ecológico importante. Son casi transparentes, una característica de valor adaptativo en su papel de depredadores planctónicos.

El cuerpo está cubierto por una fina cutícula y una epidermis monoestratificada, excepto a los lados del cuerpo, donde se presenta como un grueso epitelio pluriestratificado. Son los únicos invertebrados con epidermis pluriestratificada.

Los quetognatos poseen un sistema digestivo completo, un celoma bien desarrollado y un sistema nervioso con un anillo que conecta un ganglio cerebroides sobre el esófago con varios ganglios laterales y un gran ganglio ventral. Los órganos de los sentidos incluyen ojos, sedas sensoriales y una exclusiva corona cilada en forma de U que se extiende sobre el cuello desde la parte posterior de la cabeza, y que detecta corrientes de agua, o quizás actúa como quimiorreceptor. Sin embargo, carecen de aparatos respiratorio y excretor, funciones que parecen realizarse por difusión. Recientemente se ha descrito en estos animales un sistema hernal poco organizado y previamente desconocido.

Los quetognatos son hermafroditas con autofecundación o fecundación cruzada. Los huevos de *Sagitta* (L. flecha) tienen una capa gelatinosa y son planctónicos. Los huevos de otros quetognatos pueden dejarse caer al fondo, sujetarse a objetos estacionarios o mantenerse adheridos al cuerpo del progenitor por algún tiempo. Las formas juveniles tienen desarrollo directo, sin metamorfosis.

La embriogénesis de los quetognatos sugiere afinidades con los deuterostomos. La boca no se forma a partir del blastoporo y el celoma se desarrolla por enterocelia. Sin embargo, el mecanismo exacto para la formación del celoma sigue siendo debatido. Algunos autores sostienen que la formación embrionaria del celoma es claramente enterocélica, mientras que otros opinan que es diferente, ya que el celoma se origina a partir de una extensión posterior del arquentero, en vez de por la formación de sacos celómicos. No hay verdadero peritoneo tapizando el celoma.

El celoma de los quetognatos se ha descrito como tripartito, semejante al de los miembros de los Ambulacrarios, pero parece que la tercera sección del celoma es simplemente una partición entre las gónadas masculinas y femeninas de estos animales hermafroditas.

Las primeras descripciones de la segmentación de los quetognatos la presentaban como radial, completa e igual, pero estudios más recientes no lo confirman, sino muy al contrario, sugieren que los planos de división en el estado embrionario de cuatro células son similares a los de los crustáceos y los nematodos.

Tanto los quetognatos como los nematodos carecen de musculatura circular y tienen una disposición similar de los músculos longitudinales. Algunas propuestas filogenéticas basadas en secuencias

de nucleótidos sitúan a los quetognatos entre los Ecdisozoos, pero no hay pruebas de que muden su cutícula.

Un estudio filogenético que utiliza genes *Hox* ha sugerido que los quetognatos se separaron del linaje de los metazoos antes de la división protostomos/deuterostomos. Los estudios filogenéticos más recientes los consideran como protostomos, como taxón hermano del resto. Los caracteres protostomos que presentan los quetognatos adultos incluyen un cordón nervioso ventral. Los rasgos de organización del adulto y los datos de las secuencias nucleares están en contradicción con los caracteres del desarrollo, por lo que la posición evolutiva de los quetognatos sigue sin determinarse.

## CLADO AMBULACRARIOS

Los Ambulacrarios constituyen un superfilo que contiene dos filos de deuterostomos: los Equinodermos y los Hemicordados (Figura 22-1). Los equinodermos, que incluyen a las estrellas de mar, las ollas y los pepinos de mar, entre otros, resultan familiares para mucha gente, pero los hemicordados, también conocidos como gusanos bellota y pterobranchios, son mucho menos conocidos. Aparte de los rasgos deuterostomos clásicos, los ambulacrarios comparten la presencia de un celoma tripartito, formas larvarias similares y un complejo axial (con metamorfosis o especializado).

El taxón hermano de los Ambulacrarios, tal como aparece en la Figura 22-1 es *Xenoturbella*. Este género comprende dos especies, *Xenoturbella bocki* y *X. westbladi*; a veces se describen como el filo Xenoturbellidos. Estos animales, descritos por primera vez en 1949, son vermiformes y ciliosos, alcanzan una longitud de 4 cm y se encuentran en el fango del mar del Norte. *Xenoturbella* se alimenta de huevos de bivalvos.

Su cuerpo tiene pocos caracteres morfológicos, aparte de un tubo digestivo ciego. No existen ni celoma ni estructuras excretoras. Tampoco presentan cefalización, pero tienen un sistema nervioso difuso y reticular, que recuerda al de los platelmintos. Si existen músculos. No hay gónadas estructuradas, aunque tienen reproducción sexual.

¿Por qué un animal así se considera deuterostomo? Se ha emparejado a *Xenoturbella* tanto con los platelmintos como con los moluscos, pero cuando se incluye en filogenias que utilizan caracteres moleculares, el género se sitúa entre los Deuterostomos. Su consideración como el taxón hermano de los Ambulacrarios se basa en que comparten ciertos rasgos, como estructuras cilares planarias y un sistema nervioso difuso. Si esta situación se ve confirmada en futuros estudios, deberemos asumir que *Xenoturbella* ha perdido muchos rasgos ancestrales.

## FILO EQUINODERMOS

Los equinodermos son animales marinos en los que se incluyen las estrellas de mar, las medusas, los erizos de mar, los colobros de mar y los lieros marinos. Constituyen un grupo importante que se distingue netamente de todos los demás componentes del reino animal. El nombre Equinodermos (L. *echinatus*, espinoso, + *Gr. derma*, piel, + *asua*, caracterizado por) hace referencia a sus protuberancias o espinas externas. Todos los representantes del filo tienen un endoesqueleto calcáreo, bien en forma de placas o constituido por pequeños oscículos dispersos.

Las características más importantes de los equinodermos son: (1) el endoesqueleto espinoso de placas, (2) el sistema acuífero, (3)

los pedicelarios, (4) las branquias dérmicas y (5) la simetría radial o bilateral. La simetría radial no es exclusiva de los equinodermos, pero ningún otro grupo con sistemas de órganos tan complejos posee simetría radial.

Los equinodermos son un antiguo grupo de animales, que se remontan hasta el Cámbrico. *Arkaria*, un enigmático fósil del período Vendiano (hace 560 millones de años) se ha identificado como el equinodermo más antiguo conocido (Gehling, 1987), aunque muchos autores no están de acuerdo con esta identificación. A pesar de su excelente registro fósil, su origen y evolución permanecen oscuros. Parece claro que proceden de antepasados bilaterales, ya que sus larvas tienen simetría bilateral, pero más adelante, en el desarrollo, se vuelven radiales. Muchos zoólogos creen que los primeros equinodermos eran sésiles y que la disposición radial fue una adaptación a esa vida sésil. La bilateralidad es una adaptación valiosa para los animales que se desplazan en una dirección definida, mientras que la disposición radial supone ventajas para los animales cuyo medio es igual por todos los lados. Por eso parece que los equinodermos actuales provienen de un antecesor que vivía fijo al fondo marino mediante un pedúnculo, tenía simetría radial y surcos radiales (ambulacrarios) que servían para la alimentación y mantenía hacia arriba el lado oral. Las formas sésiles fueron muy abundantes, pero hoy en día sólo sobreviven unas 80 especies, todas ellas de la clase Crinoideos. Extrañamente, las condiciones han favorecido la supervivencia de sus descendientes de vida libre, aunque aún no totalmente radiales, y entre ellos se encuentran algunos de los animales marinos más abundantes. No obstante, como excepciones que confirman la regla (de que la simetría bilateral es una adaptación propia de las formas de vida libre) hay al menos tres grupos de equinodermos (dos grupos de equinoides y los holocoroides) que han desarrollado secundariamente una organización bilateral superficial, aunque siguen manteniendo la distribución pentaradial del esqueleto y de la mayoría de los sistemas orgánicos.

La mayoría de los equinodermos carecen de capacidad para la osmorregulación, por lo que es raro que se establezcan en aguas salobres. Se encuentran en todos los océanos del mundo y a cualquier profundidad, desde la zona intermareal a las zonas abisales. A menudo, los animales más comunes en los mares más profundos son los equinodermos. Las especies más abundantes encontradas en la fosa de las Filipinas (10 540 m) fueron las holoturias. Prácticamente todos los equinodermos son bentónicos, aunque hay algunas especies pelágicas.

No se conocen equinodermos parásitos, pero hay unas pocas especies comensales. Por otra parte, otros muchos grupos viven en o sobre los equinodermos, entre los que hay que incluir a formas parásitas o comensales de algas, protozoos, tenidóforos, turbelarios, cirripodos, copépodos, decápodos, gasterópodos, bivalvos, poliquetos, peces y otros equinodermos.

Los asteroideos, o estrellas de mar (Figura 22-4) habitan normalmente en diversos tipos de fondos, a menudo sobre superficies rocosas duras, aunque hay numerosas especies que viven sobre fondos de arena o biotas. Algunas especies se alimentan de partículas, pero muchas otras son depredadoras que capturan presas sésiles o sedentarias, ya que las propias estrellas de mar son relativamente lentas.

Los ofiuroideos (estrellas frágiles o estrellas serpienteiformes, Figuras 22-14 y 22-17) son los equinodermos más activos, moviéndose por la ondulación de sus brazos, musculosos y articulados, más que por la de sus pies ambulacrarios. Unas pocas especies son capaces de nadar y otras de escalar. Pueden ser carroñeros, ramoneadores,

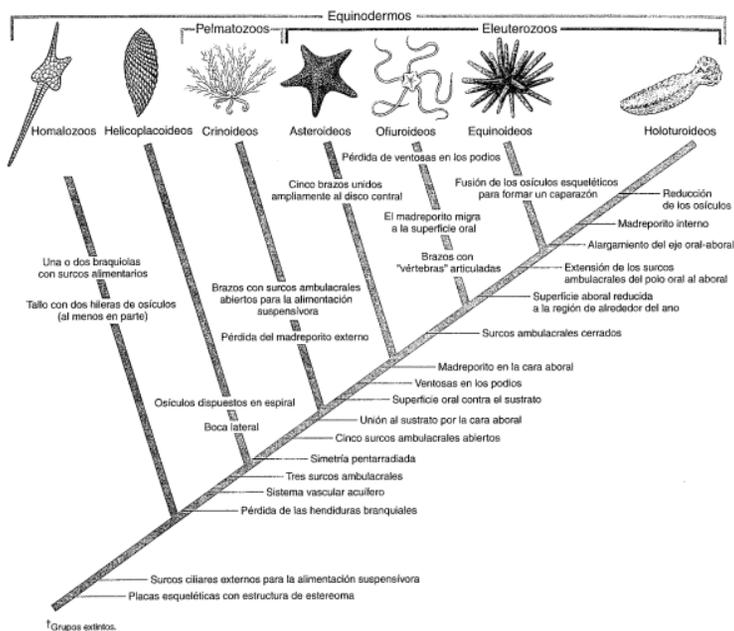


Figura 22-3

Cladograma que muestra las hipotéticas relaciones entre los grupos de equinodermos. Los extintos Homalozoa (Carpoidea), que no tenían simetría radial pero sí placas endoesqueléticas de tipo estereoma, representan una primera división del resto de los equinodermos. Los extintos helicoplacoides, que tenían tres surcos ambulacrales que giraban en espiral alrededor del cuerpo, se proponen como el grupo hermano de los equinodermos actuales. La evolución de la simetría pentaradiada fue una adaptación a la vida sésil, y es una sinapomorfía de los equinodermos modernos. El cladograma representado aquí considera a los ofiuroideos como surgidos independientemente de los asteroideos, tras la evolución de los surcos ambulacrales cerrados; la presencia de cinco brazos tendría un origen independiente. Un escenario alternativo, también bien fundamentado, une a los Asteroideos y Ofiuroideos en un clado, con los cinco brazos constituyendo un carácter sinapomórfico, y entonces los surcos ambulacrales cerrados de los ofiuroideos habrían evolucionado separadamente del mismo carácter, tal y como aparece en el antecesor común de los equinoideos y los holouroideos.

filtradores o alimentarse de detritus. Algunos son comensales de grandes esponjas, en cuyos canales pueden vivir en gran número.

La holocturia o colonización de mar (Figura 22-24) son, por lo general, muy abundantes en todos los mares. Muchas especies se encuentran sobre la arena o en fondos de detritus, entre los que se enmascaran. En comparación con los otros equinodermos, las holocturias son muy alargadas según el eje oral-aboral. Están orientadas de forma que este eje queda más o menos paralelo al sustrato y el

animal queda tumbado sobre un flanco. La mayoría son suspensivos o detritívoros.

Los equinoideos o erizos de mar (Figura 22-18) están adaptados a la vida en los fondos oceánicos y casi siempre mantienen su cara oral en contacto con el sustrato. Los erizos regulares, que presentan simetría radial, se alimentan principalmente de algas y detritus, mientras que los irregulares, que tienden a la simetría bilateral, ingieren pequeñas partículas. Los erizos -regulares- prefieren fondos

### Características del filo Equinodermos

1. Un **aparato acuífero** de origen celomático, que sobresale de la pared del cuerpo como una serie de expansiones parecidas a tentáculos (**podios**, o **pies ambulacrales**) que se extienden por la presión del líquido que contienen; normalmente presentan una abertura hacia el exterior (**madreporito** o **hidroporo**).
2. Vive en hábitat marinos.
3. Taxones de vida libre.
4. Cuerpo sin segmentar (no metamérico) con **simetría radial pentámera**; cuerpo redondeado, cilíndrico o en forma de estrella, con cinco o más áreas radiales o ambulacrales que alternan con áreas interambulacrales; sin cabeza.
5. Cuerpo trilobístico.
6. Extenso celoma que forma la cavidad perivisceral y la del aparato acuífero. Celoma enterocelico, fluido celomático con amebocitos.
7. **Endoesqueleto de osculos calcáreos dérmicos con espinas**, o de **espículas calcáreas** en la dermis; recubierto por una epidermis (en la mayoría de ellos ciliada); con **pedicelarios** (en algunos).
8. El aparato digestivo suele ser completo; axial o con varias vueltas, en las ofiuras falta el ano.
9. Elementos esqueléticos unidos por ligamentos de tejido colágeno variable bajo control nervioso. Los ligamentos pueden bloquearse en una postura rígida o relajarse permitiendo el movimiento a voluntad; la locomoción puede ser por **pies ambulacrales** que sobresalen en las **zonas ambulacrales** o por el movimiento de las espinas o por el de los brazos, que salen de un disco central.
10. Sistema nervioso con un anillo circunoral y nervios radiales. Normalmente, con dos o tres sistemas de retículos nerviosos, localizados a distintas profundidades en el cuerpo y con diferente desarrollo en los distintos grupos.
11. **Sin cerebro**; pocos órganos de los sentidos especializados; sistema sensorial con órganos táctiles, quimiorreceptores, pies ambulacrales, tentáculos terminales, fotoreceptores y estatócitos.
12. Gran poder de autonomía y regeneración de las partes perdidas; reproducción asexual por fragmentación en algunos casos.
13. Sexos separados (excepto unas pocas especies hermafroditas) con grandes gónadas, una sola en los holouroideos, pero múltiples en la mayoría; conductos sencillos, sin aparato copulador desarrollado ni estructuras sexuales secundarias; la fecundación nace ser externa; algunos incuban sus huevos; desarrollo mediante **larvas bilaterales de vida libre** (gualas con desarrollo directo); metamorfosis hasta las formas radiales subadulto o adulta; segmentación radial y desarrollo regulador.
14. **Sin órganos excretores.**
15. **Respiración por branquias dérmicas, pies ambulacrales, árboles respiratorios** (holouroideos) o mediante sacos especializados (*Buraster*) (ofiuroideos).
16. Sistema sanguíneo (**sistema hemal**) muy reducido, con un pequeño o nulo papel en la circulación y rodeado por prolongaciones del celoma (**senos perihemiales**); la circulación principal de los líquidos corporales (líquido celomático) se realiza mediante los cilios del peritoneo.

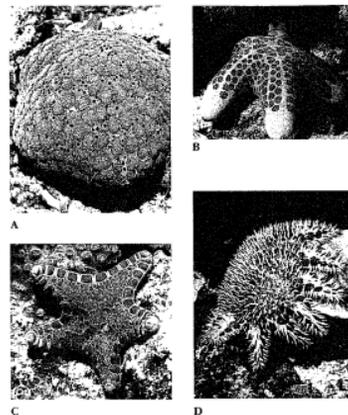


Figura 22-4

Algunas estrellas de mar (clase Asteroidea) del Pacífico. A, La estrella almohadada *Cucita nasaeguinae* se alimenta de polpos de coral, además de otros pequeños organismos y detritus. B, *Choriaster granulatus* es un carroñero de los arrecifes someros del Pacífico. C, *Tosia queenslandensis*, del arrecife de la Gran Barrera, ramonea organismos incontinentes. D, La estrella corona de espinas, *Acanthaster planci*, es un importante depredador de los corales (véase nota, p. 478).

Los crinoideos (Figura 22-29) extienden sus brazos como los pétalos de una flor y se alimentan del plancton y de partículas en suspensión. La mayoría de las especies actuales se independizan de su pedúnculo en la fase adulta, pero no obstante, se mantienen la mayor parte del tiempo sujetos al sustrato por medio de unos apéndices aborales denominados cirros.

Los zoólogos, que siempre han considerado atrayentes las estructuras y los modos de vida de los equinodermos, pueden compartir esa fascinación con cualquier espectador asombrado por la belleza de su simetría, a menudo incrementada por brillantes colores. Muchas especies son griseáceas, pero otras son anaranjadas, rojas, púrpuras, azules y, a veces, abigarradas.

Debido a su estructura esponjosa, los equinodermos no son presa fácil para otros animales, excepto para otros equinodermos (estrellas de mar), aunque algunos peces tienen dientes duros y otras adaptaciones que les permiten alimentarse de ellos. Unos pocos mamíferos, como por ejemplo las nutrias marinas, se alimentan de erizos de mar. En algunas partes del mundo, el hombre come las gónadas de los erizos, tanto crudas como guisadas en su propio caparazón. El *tre-pang*, pared del cuerpo curada de ciertas holocturias de gran tamaño, muy rica en proteínas, se considera como un bocado exquisito en algunos países orientales. Desafortunadamente, la intensa y muchas veces ilegal presión pesquera sobre las holocturias ha diezmado gravemente sus poblaciones en muchas zonas tropicales.

duros, pero los -dólares de arena- y los erizos acorazados (erizos -irregulares-) normalmente se encuentran en la arena.

Las estrellas de mar se alimentan principalmente de moluscos, crustáceos y otros invertebrados. En algunas áreas cumplen un importante papel ecológico, al ser los principales depredadores en ciertas comunidades. El mayor impacto económico lo ejercen sobre los criaderos de ostras y almejas. Una sola estrella puede comerse más de una docena de ostras o almejas diariamente. Para liberar los bancos de marisco de estas plagas se echa cal en las áreas en que son abundantes. La cal daña la delicada membrana epidérmica, destruyendo las membranas dérmicas y, en definitiva, al animal mismo. Desgraciadamente, otros invertebrados de cuerpo blando también se ven afectados, aunque durante el proceso, las ostras mantienen sus valvas cerradas hasta que desaparece la cal.

Los equinodermos se han utilizado mucho para experimentos embriológicos, ya que sus gametos son generalmente abundantes y fáciles de recoger y manipular en el laboratorio, con lo que los investigadores pueden seguir su desarrollo embrionario con gran exactitud. Sabemos más acerca de la biología molecular del desarrollo de los erizos de mar que de ningún otro desarrollo embrionario. La partenogénesis artificial se descubrió por primera vez en los huevos de los erizos de mar, en los que se ha establecido que tratándolos con agua de mar hipertónica o someténdolos a otros estímulos diferentes se podía inducir el desarrollo sin la presencia de espermatozoides.

### Clase Asteroideos

Las estrellas de mar representan muy bien los caracteres básicos de la estructura general del grupo. Existen unas 1500 especies actuales y son fáciles de conseguir. Por ello serán las estudiadas en primer lugar, para después comentar las principales diferencias que con ellas muestran los restantes grupos.

Las estrellas de mar son abundantes en las playas, donde se pueden agrupar buen número de ellas sobre las rocas. A veces se adhieren a éstas tan tenazmente que es difícil desprenderlas sin arrancar muchos de sus pies ambulacrales. También viven en fondos arenosos o fangosos y en los arrecifes de coral. A menudo son de colores brillantes, y su tamaño varía desde un centímetro de diámetro hasta aproximadamente un metro. *Asterias* (Gr. *asteros*, estrella) es uno de los géneros comunes de la costa este de los Estados

Unidos y se estudia con frecuencia en los laboratorios de Zoología. *Pisaster* (Gr. *pisos*, guisante, + *asteros*, estrella, p. 469) es frecuente en la costa oeste de los Estados Unidos, al igual que *Dermasterias* (Gr. *dermatos*, piel, cuero, + *asteros*, estrella), la estrella de mar de cuero.

### Forma y función

**Caracteres externos** Las estrellas de mar tienen un disco central del que salen unos brazos (radios) terminados en punta. El cuerpo es, hasta cierto punto, aplanado, flexible y está recubierto por la epidermis, cilada y pigmentada. La boca está en el centro de la cara inferior o cara oral, rodeada por una membrana peristomial blanda. Un **ambulacro**, (l. *ambulacrum*, camino o avenida abierto, flanqueado por árboles) o **área ambulacral** se dirige desde la boca por la cara oral de cada brazo hasta su extremo. Las estrellas tienen normalmente cinco brazos, aunque algunas tienen más (Figura 22-4D), y hay tantas áreas ambulacrales como brazos. A lo largo de la cara oral de cada brazo hay un **surco ambulacral**, bordeado por filas de **pies ambulacrales** (**podios**) (Figura 22-5), que a su vez están protegidos por espinas móviles. En el centro de cada surco ambulacral se puede observar un **nervio radial** (Figura 22-6C), entre las hileras de pies ambulacrales. Este nervio está situado muy superficialmente, cubierto solamente por una delgada epidermis. Por debajo del nervio hay una prolongación del celoma y el canal radial del aparato acuífero, todo ello por fuera de los osculos subradiales (Figura 22-6C). En las otras clases de equinodermos actuales, excepto en los crinoideos, estas estructuras están recubiertas por osculos o por otros tejidos dérmicos; por ello se dice que los surcos ambulacrales de los asteroideos y crinoideos son **abiertos**, y los de los otros grupos, **cerrados**.

La superficie aboral normalmente es rugosa y con espinas, aunque en muchas especies las espinas están aplanadas y la superficie presenta un aspecto liso (Figura 22-4C). Rodeando las bases de las espinas hay grupos de pequeños **pedicelarios** en forma de pinza, provistos de pequeñas valvas que se mueven por medio de músculos (Figura 22-7). Ayudan a mantener la superficie del cuerpo libre de residuos, a proteger las papulas y, algunas veces, a capturar el alimento. Las **papulas** (**branquias dérmicas**) son pequeñas evaginaciones blandas de la cavidad celomática, recubiertas solamente

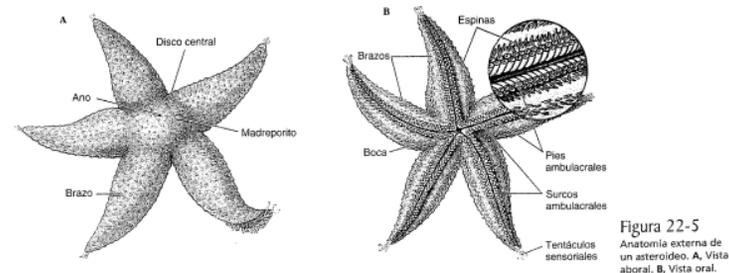
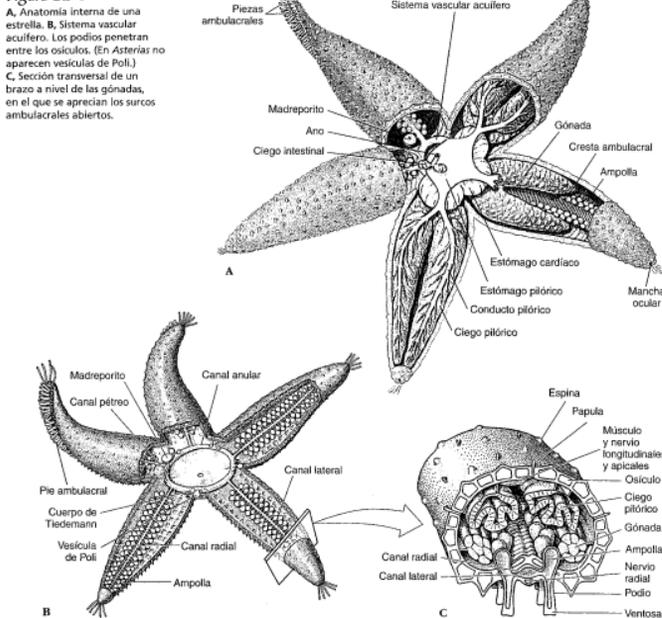


Figura 22-5 Anatomía externa de un asteroideo. A, Vista aboral. B, Vista oral.

### Figura 22-6



por epidermis y con una capa interna de peritoneo; hacen saliente hacia el exterior por los espacios que quedan entre los osculos y están relacionadas con la respiración (Figura 22-6C, y 22-7F). En la cara aboral se encuentran también el poco visible ano y el **madreporito** (Figura 22-5A), una placa perforada de forma circular que comunica con el aparato acuífero.

**Endoesqueleto** Por debajo de la epidermis de las estrellas de mar hay un endoesqueleto mesodérmico formado por pequeñas placas calcáreas, u **osculos**, unidas entre sí por el tejido conjuntivo. Este tejido conjuntivo es una forma poco común de colágeno, denominado **colágeno variable**, que se encuentra bajo control nervioso. Este colágeno variable puede cambiar de una forma "sólida" a otra "líquida" a gran velocidad si recibe estímulos del sistema nervioso. Tal característica proporciona a los equinodermos propiedades mecánicas exclusivas, de las que quizás la más importante sea la

capacidad de adoptar distintas posturas sin esfuerzo muscular. De los osculos nacen las espinas y los tubérculos, que son los responsables de la superficie espinosa. Los osculos están perforados por una red de espacios, generalmente ocupados por fibras y células dérmicas. Esta red interna se denomina **osteopora** y es exclusiva de los equinodermos.

Los músculos de la pared del cuerpo mueven las espinas, y pueden cerrar parcialmente el surco ambulacral inclinando sus espinas marginales.

**Celoma, excreción y respiración** Las cavidades celomáticas de las larvas de los equinodermos dan lugar a diferentes estructuras en el adulto, una de las cuales es un espacio celoma lleno de líquido. Este líquido celomático, que contiene amebocitos (celomocitos), baña los órganos internos y llega hasta las papulas. El peritoneo cilado que tapiza el celoma mueve el líquido celomático por

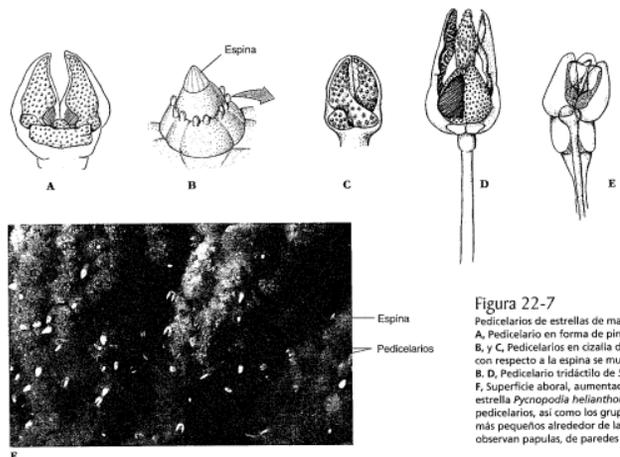


Figura 22-7

Pedicelarios de estrellas de mar y erizos de mar.  
**A**, Pedicelario en forma de pinza de *Asterias*.  
**B**, y **C**, Pedicelarios en cizalla de *Asterias*; el tamaño con respecto a la espina se muestra en B.  
**D**, **D**, Pedicelario tridactilo de *Strongylocentrotus*.  
**E**, Superficie aboral, aumentada varias veces, de la estrella *Pycnopodia helianthoides*. Véanse los largos pedicelarios, así como los grupos de pedicelarios más pequeños alrededor de las espinas. También se observan papulas, de paredes muy delgadas.

toda la cavidad, incluidas las papulas. El intercambio de gases y la excreción de los desechos nitrogenados, principalmente amoníaco, se producen por difusión a través de la fina pared de las papulas y de los pies ambulacrales. Algunas partículas de desecho pueden ser englobadas por los celomocitos, que pueden salir al exterior a través del epitelio de las papulas o de los pies ambulacrales, o bien por las papulas cargadas de celomocitos con residuos pueden abrirse por su extremo externo.

**Sistema acuífero** El sistema o aparato acuífero es otro compartimento celomático exclusivo de los equinodermos. Se trata de un sistema de canales y pies ambulacrales especializados que, junto con los oscículos, constituye un mecanismo hidráulico. En las estrellas de mar, las funciones primarias del aparato acuífero son la locomoción y la captura del alimento, además de la excreción y la respiración.

Estructuralmente, el aparato acuífero se abre al exterior por pequeños poros en el madreporito. El madreporito de los asteroideos está en la cara aboral (Figura 22-5A) y da lugar a un canal acuífero, el **conducto pétreo**, que desciende hasta un **canal anular** alrededor de la boca (Figura 22-6B). Los **canales radiales** salen del canal anular, uno por cada brazo en su correspondiente surco ambulacral. Adosados al canal anular hay también cuatro o cinco pares de pliegues en forma de bolsa, los **corpos de Tiedemann**, y entre una y cinco **vesículas de Poli** (estas vesículas de Poli faltan en algunas estrellas, como en *Asterias*). Los cuerpos de Tiedemann tienen como misión la producción de celomocitos, y las vesículas de Poli son, aparentemente, depósitos de reserva de líquido y sirven para regular la presión interna del sistema acuífero.

Una serie de pequeños **canales laterales**, cada uno con una válvula de sentido único, conectan los canales radiales con los pies ambulacrales a lo largo de los lados del surco ambulacral de cada brazo. Cada pie es un tubo muscular hueco, cuyo extremo interno es un saco muscularizado, la **ampolla**, que se encuentra en la cavidad celomática general (Figura 22-6A y C), y el otro extremo lleva generalmente una **ventosa**. Algunas especies carecen de ventosas. Los pies salen al exterior entre los oscículos del surco ambulacral.

El aparato acuífero actúa hidráulicamente, y es un eficaz mecanismo locomotor. El diseño básico consiste en aplicar presión muscular al líquido celomático en los pies ambulacrales, con lo que éstos se extienden erguidos para la locomoción. Los pies ambulacrales tienen en sus paredes tejido conjuntivo que mantiene la forma cilíndrica y el diámetro relativamente constantes. El líquido es impulsado al interior del pie, extendiéndolo, por la contracción de los músculos de la ampolla. Las válvulas de los canales laterales evitan que el líquido vuelva al canal radial. A la inversa, la contracción de los músculos longitudinales del pie lo retraen, haciendo que el líquido vuelva a la ampolla. La contracción de los músculos de un lado del pie lo doblan hacia ese mismo lado. Los pequeños músculos del extremo del pie pueden elevar el centro del disco terminal, creando un efecto de ventosa cuando el extremo del pie se adhiere al sustrato. Se ha estimado que por la combinación de la aplicación por moco y de la succión, un único pie puede ejercer una tracción de 0.25 a 0.30 newtons. La acción coordinada de todos los pies, o de muchos, es suficiente para que el animal pueda subir por superficies verticales o trepar por las rocas. La capacidad de permanecer firmemente sujetos al sustrato representa una clara

ventaja para animales que, en ocasiones, viven en zonas batidas por fuertes oleajes.

En superficies blandas, como el fango o la arena, las ventosas no son eficaces (numerosas especies que viven en la arena carecen de ventosas) y entonces utilizan sus pies ambulacrales como patas. En esos casos, el animal progresa mediante pasos. La mayoría de las estrellas avanzan así solamente unos pocos centímetros por minuto, pero algunas especialmente activas, como *Pycnopodia* (*G. pykmas*, compacto, + *pois*, *podos*, pie) (Figura 22-8B), pueden moverse entre 75 y 100 cm por minuto. Cuando se les da la vuelta, las estrellas retraen sus brazos hasta que alguno de sus pies alcanza el sustrato y se adhiere a él como un ancla, entonces la estrella se vuelve lentamente.

Los pies están inervados por el sistema nervioso central (sistema ectoneurial e hiponeurial). La coordinación nerviosa les permite mover sus pies en una sola dirección, aunque no al unísono, de forma que la estrella puede avanzar. Si se corta el nervio radial de un brazo, los pies de ese brazo pierden la coordinación, aunque continúan funcionando. Si se corta el anillo nervioso perioral, los pies de todos los brazos pierden la coordinación y cesan los movimientos.

**Alimentación y tubo digestivo** La boca, en la cara oral, conduce a través de un corto esófago a un gran estómago en el disco central. La parte inferior del estómago (cardiaca) puede salir fuera de la boca mientras el animal se está alimentando (Figura 22-9), aunque una ligamentación gástrica impide una extensión excesiva. La parte superior (pilórica) es más pequeña y comunica con los conductos de un par de **ciegos pilóricos (glándulas digestivas)** en cada brazo (Figura 22-6A). La digestión es principalmente extracelular, aunque puede haber cierta digestión intracelular en los ciegos. Del estómago pilórico sobresale aboralmente un corto intestino, normalmente con unos pocos y pequeños **ciegos intestinales** en forma de saco (Figura 22-6A). El ano es inconspicuo, y algunas estrellas carecen de intestino y de ano.

Muchas estrellas son carnívoras y se alimentan de moluscos, crustáceos, poliquetos, equinodermos y otros invertebrados, y en ocasiones, de pequeños peces. Las estrellas consumen gran variedad de alimentos, pero muchas presentan unas preferencias particulares. Algunas se alimentan de oñuzas, erizos de mar y dólares de arena, tragándose los erizos y resguardando después los oscículos y espinas indigestas (Figura 22-8B). Algunas atacan a otras estrellas, y a son menores que su presa, la atacan y comienzan a comérsela por el extremo de un brazo.



Figura 22-8

**A**, *Orthasterias koehleri* devorando un bivalvo. **B**, Se ha dado la vuelta a esta *Pycnopodia helianthoides* mientras se comía un gran erizo de la especie *Strongylocentrotus franciscanus*. Esta estrella tiene entre 20 y 24 brazos, y puede llegar a medir hasta 1 m de diámetro (entre extremos de brazos opuestos).

Desde 1963 se reciben continuas noticias sobre el constante incremento en el número de la estrella -corona de espinas- (*Acanthaster planci*) (*G. akamiba*, espina, + *asteros*, estrella) (Figura 22-4D) y los daños que produce sobre grandes áreas de arrecifes de coral en el océano Pacífico. La estrella -corona de espinas- se alimenta de pólipos de coral, y a veces aparece en grandes grupos o manadas. Hay evidencias de otras -explosiones- en el pasado, pero un aumento constante en la frecuencia durante los últimos 40 años sugiere que ciertas actividades humanas pueden estar afectando a la estrella. De los arrecifes investigados en 2002, el 12% sufrió estas "explosiones", comparado con el 10% de 1988, lo que ha producido grandes daños. Se han hecho intentos para controlar a este organismo, pero resultan muy costosos y de dudosa eficacia. La controversia continúa, especialmente en Australia, donde los medios de comunicación se ocupan profusamente del problema.

Algunos asteroideos se alimentan principalmente de moluscos (Figura 22-8A); *Asterias* es un depredador de almejas y ostras, lo que conlleva implicaciones económicas. Cuando se alimentan de moluscos, las estrellas se arquean sobre su presa, adhiriendo los pies ambulacrales a las valvas y tirando de ellas de forma continua, para lo que utilizan los pies ambulacrales en relevos, como a oleadas. Pueden así ejercer una tracción de aproximadamente 12.75 newtons. Esto equivale aproximadamente a una persona que tratase de levantar un peso de 450 kg con una sola mano. A la media hora más o menos, los músculos aductores del bivalvo se fatigan y relajan. Cuando las valvas se entresabren, la estrella extiende la parte inferior (cardiaca) de su estómago, insertándola entre las dos valvas y envolviéndola las partes blandas del molusco. Después de comer, la estrella retrae su estómago mediante la contracción de sus músculos estomacales y la relajación de la musculatura de la pared del cuerpo.

Algunas estrellas se alimentan de pequeñas partículas exclusivamente, o como complemento a su dieta carnívora. El plancton y otras partículas orgánicas que entran en contacto con la superficie del animal son transportadas por los cilios de la epidermis hasta los surcos ambulacrales y por éstos hasta la boca.

**Sistema hemal** El denominado sistema hemal no está muy bien desarrollado en los asteroideos, y su función en el conjunto de los equinodermos no está muy clara. Este sistema tiene poco, o nada, que ver con la circulación de los líquidos corporales. Es un sistema de tejidos que se encuentra encerrado en unas lagunas sin paredes propias, rodeadas a su vez por otros compartimentos celomáticos, los **senos<sup>\*</sup> perihemales** (Figura 22-9). Las investigaciones realizadas con al menos una especie de estrella de mar muestran que los nutrientes absorbidos aparecen en el sistema hemal a las pocas horas de la ingestión, para concentrarse después en las gónadas y en los podios. Así, parece que el sistema hemal puede ser utilizado en la distribución de los productos digeridos. También incluye el **complejo axial**, que filtra los líquidos vasculares por presión.

**Sistema nervioso** El sistema nervioso está formado por tres unidades distintas situadas a diferentes niveles en el disco y en los brazos. El principal de estos sistemas es el sistema oral (**ectoneu-**

\* (N. del T.) En la traducción se ha utilizado la convención usual entre los zoólogos europeos: **senos** para el sistema perihemal y **lagunas** para el hemal.

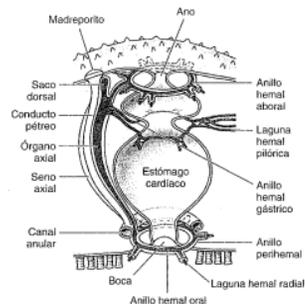


Figura 22-9

Sistema hemal de los asteroideos. La principal vía perihemal es el seno axial, de paredes delgadas, que encierra tanto al órgano axial como al canal pétreo. También se muestran otros caracteres del sistema hemal.

rad), formado por un **anillo nervioso** que rodea la boca y un **nervio radial** principal en cada brazo. Parece que coordina el movimiento de los pies ambulacrales. También hay un sistema **profundo (hiponeural)**, que se presenta como un sistema aboral-oral, y un sistema **aboral** formado por un anillo que rodea al ano y a los nervios radiales a lo largo del techo de los radios. Una red nerviosa o **plexo nervioso epidérmico** comunican estos sistemas con la pared del cuerpo y las estructuras anejas. El plexo epidérmico coordina las respuestas de las branquias dérmicas ante un estímulo táctil, lo que constituye el único caso que se conoce en los equinodermos en el que la coordinación nerviosa se produce a través de un plexo.

Los órganos de los sentidos no están bien desarrollados. Hay órganos táctiles y otras células sensoriales dispersas por toda la superficie, y una mancha ocular en el extremo de cada brazo. Principalmente reaccionan al tacto, a la temperatura, a sustancias químicas y a diferentes intensidades de luz. Las estrellas de mar son generalmente más activas de noche.

### Sistema reproductor, regeneración y autotomía

La mayoría de las estrellas tienen sexos separados y presentan un par de gónadas en cada interradio (Fig. 22-6A). La fecundación es externa y tiene lugar a principios del verano, cuando los óvulos y el espermatozoos se liberan en el agua. La maduración y la freza de los óvulos de las estrellas es estimulada por unas células neurosecretoras localizadas en los nervios radiales.

Los equinodermos pueden regenerar sus partes perdidas; las estrellas de mar pueden recuperar así sus brazos con facilidad, incluso aunque los hayan perdido todos. También tienen capacidad de autotomía, pudiéndose desprender de un brazo lesionado cortándolo cerca de la base, aunque pueden tardar varios meses en generar uno nuevo.

Algunas especies pueden regenerar toda una estrella (Figura 22-10) a partir de un brazo desprendido o cortado si éste conserva una porción (al menos una quinta parte) del disco central. No obstante, en algunos casos (como en *Littoridin*) la regeneración a partir de brazos

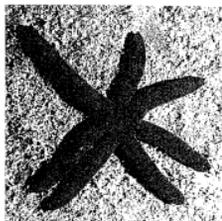


Figura 22-10

La estrella del Pacífico *Echinaster luzonicus* puede reproducirse por eciación a través del disco, tras lo cual regenera los brazos perdidos. La que se muestra aquí ha regenerado seis brazos a partir del más largo, arriba a la izquierda.

aislados sin restos del disco central es una forma generalizada de reproducción asexual. Antiguamente, los pescadores trataban de acabar con las estrellas que infestaban sus criaderos de ostras cortándolas por la mitad de un hazcho, con lo que resultaba peor el remedio que la enfermedad. Algunas estrellas, en condiciones normales, se reproducen asexualmente por eciación del disco central, regenerando cada parte el resto del disco y los brazos que le faltan.

**Desarrollo** El desarrollo de las distintas estrellas de mar es muy variable. Algunas especies producen masas bentónicas de huevos en las que se desarrollan las larvas. Otras especies ponen huevos que incuban, unas veces bajo la cara oral y otras en estructuras aborales especializadas, en cuyo caso el desarrollo es directo. Existen incluso especies vivíparas, cuyos ejemplares jóvenes se desarrollan en las gónadas de los adultos. Sin embargo, la mayoría de las especies producen larvas planocónicas que nadan libremente. Incluso en este caso hay variación, y mientras unas especies proporcionan a los jóvenes velo suficiente como para no alimentarse en la columna de agua, otras necesitan un prolongado período de alimentación para obtener la energía suficiente con que afrontar la metamorfosis hasta el estado adulto.

La primera parte de la embriogénesis sigue el patrón primitivo de los deuterostomos (Figuras 8-7A y 8-11A). La gastrulación es por invaginación y el extremo anterior del arquentero se cierra para formar una cavidad celomática que se expande en forma de U hasta llenar el blastocelo. Cada una de las ramas de la U, en el extremo posterior, sufre unas estrangulaciones que producen vesículas separadas que, finalmente, darán lugar a los principales compartimientos celomáticos del cuerpo (metaceles, que en los equinodermos se llaman **somatocelos**). La zona anterior de la U se subdivide para formar los protocelos y mesocelos (denominados **axocelos** e **hidrocelos** en los equinodermos) (Figura 22-11). El hidrocelo izquierdo originará el aparato acuífero y el axocelo izquierdo dará lugar al conducto pétreo y a los senos perihemales. El axocelo y el hidrocelo derechos terminarán desapareciendo. La larva, de vida libre, está provista de bandas cilíadas que se extienden por todos los brazos larvarios, y se denomina **bipinnaria** (Figura 22-2A). A ésta pronto le crecen tres brazos adhesivos y una ventosa en el extremo anterior, pasándose a llamar entonces **braquiolaria** (Figura 22-12B). Se fija al sustrato mediante un pedúnculo temporal y sufre una metamorfosis. La metamorfosis supone una drástica reorganización para pasar de una larva bilateral a un individuo juvenil con simetría radial. El eje anteroposterior de la larva desaparece y lo que era el lado izquierdo se transforma en la cara oral, mientras que el lado derecho



Figura 22-11

Metamorfosis de los asteroideos. El somatocelo izquierdo da lugar al celoma oral, y el somatocelo derecho al celoma aboral. El hidrocelo izquierdo produce el sistema vascular acuífero, y el axocelo izquierdo el canal pétreo y los conductos perihemales. El axocelo y el hidrocelo derechos se pierden.

de la larva pasa a ser la superficie aboral (Figura 22-11). En consecuencia, la boca y el ano larvarios desaparecen, formándose una nueva boca y un nuevo ano sobre lo que originalmente eran los lados izquierdo y derecho, respectivamente. La cavidad celomática anterior del lado izquierdo se expande para formar el canal anular perioral del aparato acuífero, del que salen ramas que constituyen los canales radiales. Pronto aparecen los brazos y los primeros pies ambulacrales, el animal se desprende de su pedúnculo y comienza su vida como una estrella joven. Hay diversos genes reguladores de los animales bilaterales que se conservan en los equinodermos, con funciones sorprendentemente similares. Por ejemplo, el gen *Distal-less* y su homólogo en los vertebrados regula el crecimiento de las extremidades, en los equinodermos, el gen homólogo interviene en el desarrollo de los pies ambulacrales.

**Margaritas de mar** Son unos extraños animales en forma de disco y de pequeño tamaño, menos de 1 cm de diámetro, (Figura 22-13) que se descubrieron hace relativamente poco tiempo a más de 1000 m de profundidad en aguas de Nueva Zelanda. También conocidos como margaritas de mar, se describieron en 1986 como una nueva clase

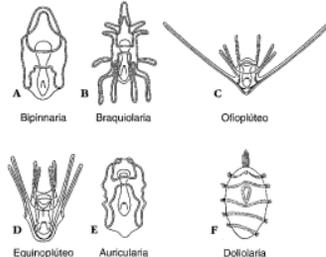


Figura 22-12

Larvas de los equinodermos. A, Bipinnaria de los asteroideos. B, Braquiolaria de los asteroideos. C, Ofioloputeo de los ofiolarios. D, Equinoloputeo de los equinodermos. E, Auricularia de los holoturios. F, Doliolaria de los crinoides.

de equinodermos, los Concentricoloides. Hasta ahora solamente se conocen dos especies, y la mayoría de los zoólogos están hoy de acuerdo en que son asteroideos espinuloides muy especializados. Los análisis filogenéticos con rDNA los sitúan en los Asteroideos.

Las margaritas de mar tienen simetría pentaradial, pero no poseen brazos. Sus pies ambulacrales están situados alrededor de la periferia del disco, y no en áreas ambulacrales, como en el resto de los equinodermos. Su sistema acuífero tiene dos canales anulares concéntricos, el más externo podría corresponder a los canales radiales, ya que de él salen los podios. Un hidroporo, homólogo del madreporito, conecta el canal anular interno con la superficie aboral. Una de las especies no tiene tubo digestivo; su superficie oral está cubierta por un velo membranoso, mediante el cual aparentemente absorben los nutrientes. La otra especie tiene un pequeño estómago saciforme, pero carece de intestino y de ano.

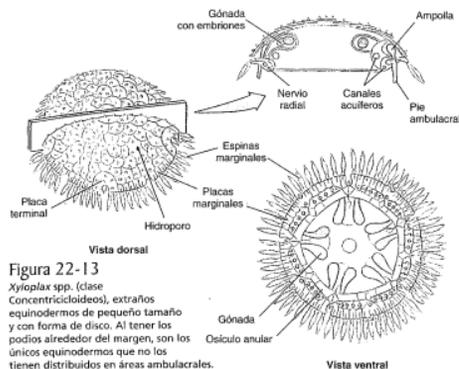
### Clase Ofiuroideos

Las ofiuras son el grupo de equinodermos con mayor número de especies, más de 2000 actualmente, y son también, probablemente, el más abundante. Se encuentran en todos los tipos de hábitat bentónico, incluso cubriendo como una alfombra los fondos de muchas áreas abisales.

### Forma y función

Aparte de poseer típicamente cinco brazos, las ofiuras difieren sorprendentemente de los asteroideos. Los brazos de las ofiuras son más delgados y surgen bruscamente del disco central (Figura 22-14). Carecen de pedicelarios y de papulas, y sus surcos ambulacrales están cerrados y cubiertos por placas. Los pies ambulacrales carecen de ventosas; intervienen en la alimentación, pero su papel en la locomoción es muy restringido. A diferencia de los asteroideos, el madreporito se encuentra en la cara oral, en uno de los discos orales (Figura 22-15). Los pies ambulacrales carecen de ampollas y la fuerza para su extensión la ejerce su musculatura proximal.

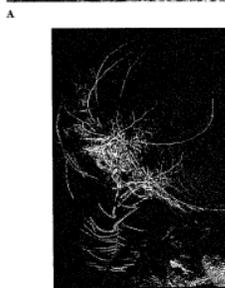
Cada uno de los brazos articulares consiste en una columna de osculos (las llamadas **vertebras**) articuladas entre sí, unidos por músculos y cubiertos por placas. Se trasladan moviendo los brazos por parejas hacia delante y fijándose al sustrato; uno de los brazos (cualesquiera de ellos) se extiende entonces hacia delante o queda retrasado, tirando o empujando al animal en su caso, que de esta forma avanza como a trineos.



**Figura 22-13**  
*Xyolopax* spp. (clase Concentricórdicos), extraños equinodermos de pequeño tamaño y con forma de disco. Al tener los podios alrededor del margen, son los únicos equinodermos que no los tienen distribuidos en áreas ambulacrales.

### Figura 22-14

**A.** *Ophiura lutekeni* (clase Ophiuroideos). Las ofiuras no utilizan sus pies ambulacrales para la locomoción, pero pueden moverse con rapidez (para un equinodermo) mediante sus brazos. **B.** Estrella ceta *Astrophyton muricatum* (clase Ophiuroideos). Las estrellas ceta extienden sus brazos multiramificados para alimentarse por filtración, generalmente de noche. Exhiben una fuerte respuesta fototrópica negativa.



ciliadas se prolongan a lo largo de los delicados brazos larvarios (Figura 22-12C). Durante la metamorfosis no existe una fase sétil temporal, como ocurre en los asteroideos.

Los sistemas acuífero, nervioso y hemal son semejantes a los de las estrellas de mar. Cada brazo tiene una pequeña prolongación del celoma, un nervio radial y un canal radial del sistema acuífero.

### Biología

Las ofiuras tienen tendencia a ocultarse, viviendo en fondos duros de lugares donde llega poca o ninguna luz. Tienen normalmente un fototropismo negativo y se introducen en las pequeñas grietas entre las rocas, siendo más activas durante la noche. En los fondos permanentemente oscuros de los mares profundos están normalmente al descubierto. Los oscúlos de los brazos en ciertos ofiuroideos fotosensibles muestran una sorprendente adaptación para la fotorecepción. Una diminuta estructura redondeada en su superficie aboral funcionan como microentes, enfocando la luz sobre los haces nerviosos subyacentes. Otras especies cercanas, indiferentes a la luz, no poseen tales estructuras.

Los ofiuroideos se alimentan de gran variedad de pequeñas partículas, filtrando las que se encuentran en suspensión o recogiendo del fondo. Los podios tienen un importante papel en el transporte de los alimentos hacia la boca. Algunas ofiuras extienden sus brazos en el agua, capturando las partículas en suspensión mediante bandas de moco situadas entre las espinas de los brazos. Las estrellas ceta se cuelgan de los corales y extienden sus brazos ramificados para capturar plancton (Figura 22-17B).

Algunos ofiuroideos son carnívoros, y al menos una especie es piscívora y adopta una postura alerta con el disco central elevado sobre el sustrato. Cuando un pez confiado está en la "jaula" bajo el disco central, la ofiura gira repentinamente, atrapando al pez en un cilindro espiral formado por los brazos espinosos.

La boca está rodeada por cinco placas móviles que actúan como mandíbulas (Figura 22-15). Carecen de ano. La piel es córtica, con placas dérmicas y espinas dispuestas de forma característica. En general carecen de cilios en la superficie.

Los órganos viscerales están confinados en el disco central, ya que los brazos son demasiado delgados para contenerlos (Figura 22-16). Su estómago tiene forma de saco y no existe intestino; los materiales no digeridos se expulsan por la boca.

Cinco pares de invaginaciones llamadas **bursas** se abren en la cara oral a través de unas hendiduras genitales en la base de los brazos. El agua entra y sale de estos sacos para la respiración. En la pared celomática de cada bursa se encuentran las gónadas, de pequeño tamaño, que descargan sus células sexuales maduras en el interior de la cavidad de la bursa, para salir por las hendiduras genitales al exterior, donde tiene lugar la fecundación (Figura 22-17A).

Suelen tener sexos separados, aunque unas pocas especies son hermafroditas. Algunas incuban a sus crías en las bursas; en tal caso, estas crías salen al exterior a través de las hendiduras genitales o rompiendo el disco por su cara aboral. La larva se denomina ofiopluteo, y sus bandas

ciliadas se prolongan a lo largo de los delicados brazos larvarios (Figura 22-12C). Durante la metamorfosis no existe una fase sétil temporal, como ocurre en los asteroideos.

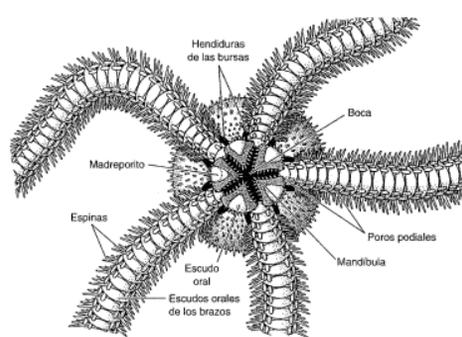
Los sistemas acuífero, nervioso y hemal son semejantes a los de las estrellas de mar. Cada brazo tiene una pequeña prolongación del celoma, un nervio radial y un canal radial del sistema acuífero.

### Biología

Las ofiuras tienen tendencia a ocultarse, viviendo en fondos duros de lugares donde llega poca o ninguna luz. Tienen normalmente un fototropismo negativo y se introducen en las pequeñas grietas entre las rocas, siendo más activas durante la noche. En los fondos permanentemente oscuros de los mares profundos están normalmente al descubierto. Los oscúlos de los brazos en ciertos ofiuroideos fotosensibles muestran una sorprendente adaptación para la fotorecepción. Una diminuta estructura redondeada en su superficie aboral funcionan como microentes, enfocando la luz sobre los haces nerviosos subyacentes. Otras especies cercanas, indiferentes a la luz, no poseen tales estructuras.

Los ofiuroideos se alimentan de gran variedad de pequeñas partículas, filtrando las que se encuentran en suspensión o recogiendo del fondo. Los podios tienen un importante papel en el transporte de los alimentos hacia la boca. Algunas ofiuras extienden sus brazos en el agua, capturando las partículas en suspensión mediante bandas de moco situadas entre las espinas de los brazos. Las estrellas ceta se cuelgan de los corales y extienden sus brazos ramificados para capturar plancton (Figura 22-17B).

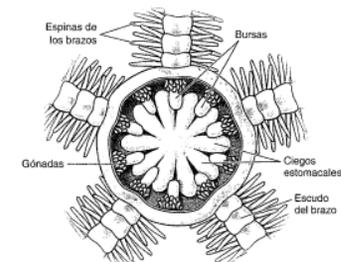
Algunos ofiuroideos son carnívoros, y al menos una especie es piscívora y adopta una postura alerta con el disco central elevado sobre el sustrato. Cuando un pez confiado está en la "jaula" bajo el disco central, la ofiura gira repentinamente, atrapando al pez en un cilindro espiral formado por los brazos espinosos.



**Figura 22-15**  
Vista oral de la ofiura espinosa *Ophiothrix*.

La regeneración y la autotomía son aún más acusadas en los ofiuroideos que en los asteroideos. Muchas ofiuras son muy frágiles, desprendiéndose de un brazo o de parte del disco a la menor provocación. Algunas pueden reproducirse asexualmente por excisión del disco, cada nuevo individuo regenera las partes que le faltan.

Algunos ofiuroideos comunes son: *Amphipholis* (Gr. *amphi*, ambos lados, + *pholis*, escama córnea) (vivíparo y hermafrodita),



**Figura 22-16**  
Ofiuroideo al que se ha despojado de la pared aboral del disco, para mostrar las principales estructuras internas. Las bursas son sacos llenos de líquido en los que el agua circula constantemente para la respiración. También sirven como cámaras de incubación. Solamente se muestran las bases de los brazos.

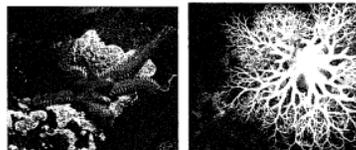
*Ophiiderma* (Gr. *ophis*, serpiente, + *dermatos*, piel), *Ophiobrix* (Gr. *ophis*, serpiente, + *brix*, cabello), y *Ophiura* (Gr. *ophis*, serpiente, + *oura*, cola) (Figura 22-14). La estrella ceta *Gorgonocephalus* (Gr. *Gorgo*, nombre de un monstruo femenino de aspecto terrible, + *hepbalé*, cabeza) (Figura 22-17B) y *Astrophyton* (Gr. *asteros*, estrella, + *phyton*, criatura, animal) (Figura 22-14B) tienen brazos que se ramifican repetidamente. La mayoría de los ofiuroideos son griseáceos, pero algunos son muy vistosos, con diseños de variados colores (Figura 22-17A).

### Clase Equinoideos

Existen unas 950 especies actuales de equinoideos, que generalmente tienen un cuerpo compacto encerrado en una carcasa endoesquelética o caparazón. Los oscúlos dérmicos, que se han transformado en placas estrechamente yuxtapuestas, conforman el caparazón. Los equinoideos carecen de brazos, pero su caparazón refleja la simetría pentámera típica de los equinodermos, con sus cinco áreas ambulacrales.

Estas zonas ambulacrales son visibles como las cinco bandas "espinosas" en la Figura 22-18E. Si se mira con cuidado la disposición de los pies ambulacrales en la Figura 22-19 también se pueden distinguir las zonas ambulacrales. La principal modificación de la primitiva estructura corporal consiste en la prolongación de la superficie oral sobre los laterales y hasta el ápice, de forma que las áreas ambulacrales alternan con otras interambulacrales y se extienden hasta la zona que rodea al ano (**periprocto**).

La mayoría de las especies actuales de erizos de mar deben considerarse como regulares: tienen forma hemisférica, simetría radial y espinas o púas medianas o largas (Figuras 22-18 y 22-19). Los dólares de arena (Figura 22-20) y los erizos acorazados (Figura 22-21) son "irregulares", ya que los órdenes a los que pertenecen han alcanzado secundariamente la simetría bilateral; normalmente sus espinas son muy cortas. Los erizos regulares se trasladan generalmente mediante sus espinas (Figura 22-20). Algunos equinoideos tienen colores muy



**Figura 22-17**  
**A.** Esta ofiura, *Ophiopholis aculeata*, tiene sus bursas repletas de huevos, que está lista para expulsar. Los brazos se rompieron y están en proceso de regeneración. **B.** Vista oral de una estrella ceta, *Gorgonocephalus evcraeus*, en la que se observa su simetría pentarradial.

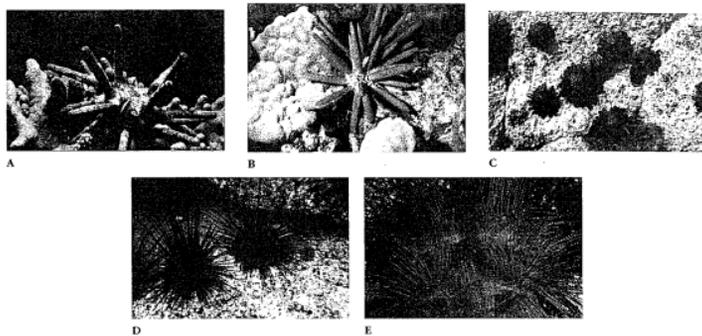


Figura 22-18

Diversidad de los erizos regulares (clase Equinoideos). A, Erizo lápiz de diez líneas, *Eucidaris metularis*. Los miembros de este orden tienen muchos caracteres primitivos que se han mantenido desde el Paleozoico. Pueden representar al antecesor de todos los otros equinoideos actuales. B, Erizo lápiz, *Heterocentrotus mammillatus*. Las grandes espinas triangulares de este erizo se utilizaron antiguamente para escribir sobre pizarra. C, Espinas aborales del erizo intermareal *Colobocentrotus atratus*, aplanadas y con aspecto de hongo, mientras que las espinas marginales tienen forma de cuña, lo que le da al animal la forma adecuada para resistir los fuertes rompientes. D, *Diadema antillarum* es una especie común en el Caribe y Florida, y sus espinas son un peligro para los bañistas. E, *Astrogyta magnifica* es uno de los erizos de mar con coloración más espectacular, con brillantes manchas azules a lo largo de sus áreas interambulacrales.

vivos, y otros tienen caparazones extremadamente reducidos. Estos erizos "blandos" exhiben a menudo una llamativa coloración de advertencia y sus pedicelarios producen toxinas dolorosas.

Los equinoideos están ampliamente distribuidos por los océanos profundos, desde las zonas intermareales hasta los pecanos profundos.



Figura 22-19

Erizo púrpura *Strongylocentrotus purpuratus*, común a lo largo de las costas del Pacífico en Norteamérica con fuerte oleaje.

Los erizos regulares prefieren fondos rocosos o duros, mientras que los dólares de arena y los erizos acorazonados eligen excavar en sustratos arenosos. Los siguientes géneros son comunes en una o ambas costas de los Estados Unidos: los erizos regulares (*Arbacia* [Gr. *Arbakhés*, primer rey de los medos], *Strongylocentrotus* [Gr. *strongylos*, redondo, + *kentron*, espina], *Lytechinus* [Gr. *lytos*, quebrado, roto, + *echinos*, erizo de mar] y los dólares de arena *Dendroster* [Gr. *dendron*, árbol, + *asteros*, estrella]

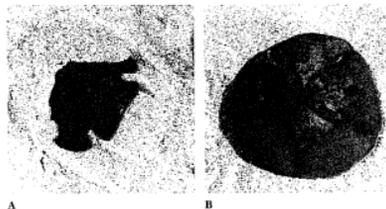


Figura 22-20

Dos especies de dólares de arena. A, *Encope grandis*, tal como se encuentra habitualmente, enterrándose cerca de la superficie en fondos arenosos. B, Fuera de la arena. Se ven claramente las cortas espinas y los ambulacros petaloideos de la superficie aboral de este *Encope micropora*.

y *Echinarcinus* [Gr. *echinos*, erizo de mar, + *arcinus*, araña]. La región de Florida y las Indias Occidentales es rica en equinodermos, de los que el género *Diadema* (Gr. *diadé*, ceñir alrededor) es un ejemplo notable, con sus largas espinas en forma de agujas (Figura 22-18) y nota en esta página.

### Forma y función

En general, el caparazón\* de los equinoideos es un esqueleto compacto, con diez hileras dobles de placas provistas de espinas erguidas y móviles (Figura 22-22). Las placas están unidas firmemente entre sí. Durante períodos de crecimiento rápido, las placas no van al mismo ritmo que los tejidos blandos, lo que produce suturas más laxas. Los cinco pares de filas ambulacrales son homólogos a los cinco brazos de las estrellas de mar y poseen poros (Figura 22-22B) a través de los cuales salen los largos pies ambulacrales. Las placas llevan mamelones sobre los que se sitúan las bases redondeadas de las espinas, mediante articulaciones en bola. Las espinas se mueven por la acción de pequeños músculos que rodean su base.

Hay varios tipos de pedicelarios, de los que los más normales tienen tres valvas y se encuentran en el extremo de un largo pedúnculo (Figura 22-7D y E). Los pedicelarios ayudan a mantener el cuerpo limpio y a capturar organismos diminutos. En muchas especies, los pedicelarios poseen glándulas venenosas cuya toxina paraliza a las presas de pequeño tamaño.

*Diadema antillarum* ya no es tan abundante como lo fue. En enero de 1983 se produjo una epidemia que se extendió a lo largo del Caribe y de los cayos de Florida. Sus causas no se han podido determinar, pero diezmó las poblaciones de *Diadema* hasta a menos del 5% de sus niveles originales. Otras especies de erizos de mar no resultaron afectadas. Sin embargo, varios tipos de algas que anteriormente constituían el alimento de los erizos *Diadema* se han hecho muy abundantes en los arrecifes, y las poblaciones de erizos no se han recuperado. Esta abundancia de algas ha resultado desastrosa para los arrecifes coralinos de Jamaica. Los peces herbívoros de la isla han sido sobrecualados de forma crónica, y tras la epidemia de *Diadema* no hay nada que controle el sobrecrecimiento de las algas. Los arrecifes jamaicanos están quedando destruidos a consecuencia de ello. Actualmente las poblaciones de *Diadema* muestran una modesta recuperación en determinadas zonas del Caribe.

La boca de los erizos regulares está rodeada por cinco dientes convergentes. En algunos erizos de mar hay unas branquias ramificadas (pies ambulacrales modificados) que rodean al peristoma (la región alrededor de la boca). Los poros genitales y el madreporito se encuentran en la cara aboral, en la región del periprocto (la zona que rodea al ano) (Figura 22-22). Los dólares de arena también tienen dientes, y su boca está localizada casi en el centro de la cara oral, pero el ano ha emigrado hasta el margen posterior o incluso al lado oral del disco, hasta tal punto que puede reconocerse un eje anteroposterior que marca una simetría bilateral. Esta simetría bilateral está aún más acentuada en los erizos acorazonados, con el ano (posterior) en la cara oral y la boca desplazada desde el polo oral hacia el extremo anterior (Figura 22-21).

\* (M. del T) Los términos «testa» o «concha», que se utilizan para referirse a la cubierta de los moluscos y de los quelonios (tortugas) no se deben emplear para referirse al caparazón de los equinoideos.

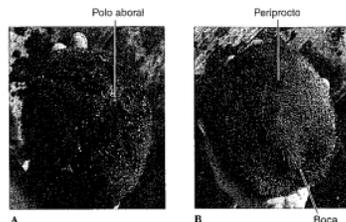


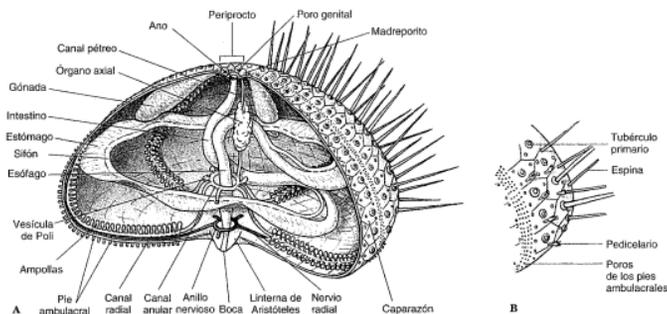
Figura 22-21

El equinoideo irregular *Meoma*, uno de los más grandes erizos acorazonados (el caparazón mide hasta 18 cm). *Meoma* se encuentra en el Caribe y desde el golfo de California hasta las islas Galápagos. A, Vista aboral. El área ambulacral anterior en los erizos acorazonados no se ha modificado como petaloideo, pero sí en los dólares de arena. B, Vista oral. Véase la boca curvada en el extremo anterior y el periprocto en el extremo posterior.

En el interior del caparazón (Figura 22-22) se encuentra el tubo digestivo, arrollado, y un complejo aparato masticador (en los dólares de arena y erizos regulares) denominado **linterna de Aristóteles** (Figura 22-23), al que están unidos los dientes. Un largo **sifón** ciliado conecta el esófago con el intestino y evita el paso del agua por el estómago, lo que concentra los alimentos para su digestión en el intestino. Los erizos de mar son fundamentalmente omnívoros, pero su dieta primaria a menudo consiste en algas y otras sustancias orgánicas que van raspando con sus dientes. Los dólares de arena tienen unas espinas cortas y mazzadas con las que remueven la arena y las partículas orgánicas que tengan sobre su superficie aboral o bajo las laterales. Las partículas alimenticias caen entre las espinas y son transportadas por bandas ciliadas hacia la cara oral y hasta la boca.

Los sistemas hemal, perihemal y nervioso son básicamente similares a los de los asteroideos. Los surcos ambulacrales están cerrados y los canales radiales del aparato acuífero corren justo por debajo del caparazón, uno en cada radio ambulacral (Figura 22-22). Los pies ambulacrales están provistos de ampollas en el interior del caparazón, cada una de las cuales comunica, generalmente, con su pie mediante dos canales que atraviesan los poros de la placa ambulacral; en consecuencia, los poros de las placas están dispuestos por pares.

Las branquias peristomiales, cuando existen, tienen una importancia reducida o nula en el intercambio respiratorio de gases, función que es desempeñada por los otros pies ambulacrales. Aunque las branquias parecen aportar algo de oxígeno a los músculos asociados a la linterna de Aristóteles, parece que su función primordial es acomodar los cambios de presión en el celoma faríngeo durante los movimientos alimentarios del complejo de la linterna. En los erizos irregulares, los pies respiratorios tienen paredes finas, lisas o lobuladas, y están dispuestos sobre la cara aboral en unos campos ambulacrales denominados **ambulacros petaloideos**. Estos ambulacros petaloideos forman un dibujo con aspecto de flor en la cara superior de los dólares de arena (Figura 22-20). Los erizos irregulares también tienen unos pies cortos con ventosas, que salen por un solo poro en las áreas ambulacrales y, en ocasiones, en las interambulacrales, y cuya función es manipular y transportar el alimento.

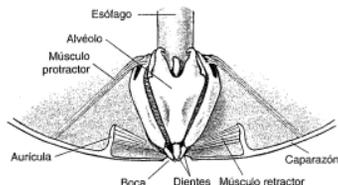


**Figura 22-22**  
A, Estructura interna de un erizo de mar; el sistema vascular acuífero aparece sombreado. B, Detalle de una parte del endoesqueleto.

Los sexos son separados y los óvulos y espermatozoides se vierten al mar para la fecundación, que es externa. Algunos, como sucede en ciertos erizos lávra, incuban a sus jóvenes en depresiones situadas entre las espinas. La larva **equinopluteo** (Figura 22-12D) de los equinodermos no incubadores puede llevar una vida planctónica durante varios meses antes de sufrir una rápida metamorfosis para dar lugar a jóvenes erizos.

### Clase Holoturoideos

En un filo caracterizado por sus extraños representantes, la clase Holoturoideos contiene animales que se encuentran, estructural y fisiológicamente entre los más raros. Estos animales tienen un notable parecido con las hortalizas que les prestan su nombre común (Figura 22-24). Comparados con los otros equinodermos, las holoturias están considerablemente alargadas según el eje oral-aboral, y en la mayoría los oscículos del esqueleto están muy reducidos, de forma que los animales



**Figura 22-23**  
Linterna de Aristóteles, el complejo mecanismo utilizado por los erizos de mar para masticar su alimento. Los cinco pares de músculos retractores introducen la linterna en el interior del caparazón; cinco pares de músculos protractores empujan la linterna hacia abajo, exponiendo los dientes. Otros músculos producen diversos movimientos. Solamente están representados en el esquema los principales músculos y piezas esqueléticas.

presentan cuerpos blandos. Algunas especies reptan sobre el fondo marino, otras se refugian bajo las rocas y otras son excavadoras.

Algunas especies comunes a lo largo de la costa oriental de Norteamérica son *Cucumaria frondosa* (L. *cucumis*, pepino), *Sclerodactyla briarens* (Gr. *skleros*, duro, + *daktylos*, dedo) (Figura 22-26), y *Leptosynapta* (Gr. *leptos*, delgado, + *synapsis*, unión), transilicida y excavadora. A lo largo de la costa del Pacífico se encuentran varias especies de *Cucumaria* (Figura 22-24C) y *Parastichopus* (Gr. *para*, al lado, + *stichos*, línea o fila, + *podas*, pedos, pie) de color pardo rojizo (Figura 22-24A), con papilas muy largas.

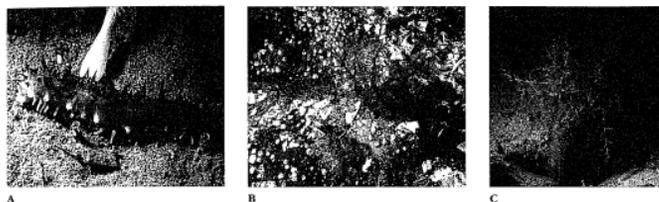
### Forma y función

La pared del cuerpo es de consistencia correa, con oscículos diminutos embebidos en ella (Figura 22-25), aunque unas pocas especies tienen oscículos grandes, que constituyen una armadura dérmica (Figura 22-24B). Las holoturias, debido a su cuerpo alargado, descansan de forma característica sobre uno de sus lados. La pared corporal presenta músculos circulares y longitudinales a lo largo de los ambulacros.

En algunas especies, los pies ambulacrales locomotores están distribuidos por igual en las cinco áreas ambulacrales (Figura 22-24C) o por todo el cuerpo, pero la mayoría tienen pies solamente en aquellos ambulacros que están normalmente en contacto con el sustrato (Figura 22-24A y B). Aparece por ello una simetría bilateral secundaria, si bien de distinto origen que la de los erizos irregulares. El lado que se aplica al sustrato tiene pies ambulacros, y se denomina **planta o suela\***, los pies ambulacrales de las áreas dorsales\*\*, cuándo existen, normalmente carecen de ventosas y pueden estar

\* (Un. del T) Clásicamente, este grupo de tres ambulacros se ha denominado **planta**, mientras que los dos ambulacros restantes constituyen el **bivio**.

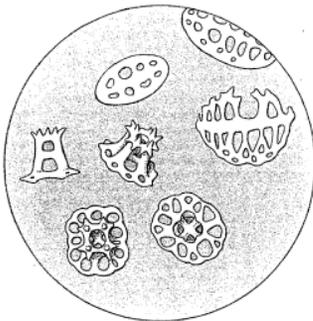
\*\* (Un. del T) Se ha respetado aquí el término «dorsal» tal como aparece en el original inglés. No obstante, este término es parte de la nomenclatura de los sistemas de simetría bilateral, en los que se definen los lados dorsal, ventral anterior, posterior, izquierdo y derecho, y no debería aplicarse a animales con simetría radial, como los cnidarios y los equinodermos.



**Figura 22-24**  
Pepinos de mar (clase Holoturoideos). A, Común a lo largo de las costas del Pacífico de Norteamérica, *Parastichopus californicus* crece hasta los 50 cm de longitud. Sus pies ambulacrales de la cara dorsal están reducidos a papilas y verrugas. B, En contraste con la mayoría de los cohombres de mar, los oscículos superficiales de *Psolus chitonoides* se han desarrollado como una armadura. La superficie ventral es una suela plana y blanda, y la boca (rodeada por tentáculos) y el ano están girados hacia arriba. C, En todas las áreas ambulacrales de *Cucumaria miniata* se encuentran pies ambulacrales, pero están mejor desarrollados en su lado ventral, que se muestra aquí.

modificados como papilas sensoriales. En las formas excavadoras pueden faltar todos los pies ambulacrales, excepto los tentáculos orales. Los tentáculos orales son de 10 a 30 pies ambulacrales retráctiles modificados que rodean la boca.

La cavidad celomática es espaciosa, llena de líquido y con abundantes celomocitos. El fluido celomático actúa como esqueleto hidrostático. Los oscículos dérmicos son pequeños y no están unidos entre sí, por lo que no tienen función esquelética alguna.



**Figura 22-25**  
Los oscículos de las holoturias son generalmente diminutos y están embebidos en la dermis coriácea. Pueden aislarse del tejido mediante soluciones clásticas, y son caracteres taxonómicos importantes. Los oscículos de la ilustración, llamados **moses**, **botones** y **placas**, son del pepino de mar *Holothuria difficilis*. Ponen de manifiesto la estructura en malla (tormento) de los oscículos de todos los equinodermos en algún momento de su desarrollo ( $\times 250$ ).

El tubo digestivo desemboca en una **cloaca** muscularizada en el extremo posterior (Figura 22-26). Tienen un **árbol respiratorio** formado por dos largos tubos ramificados, que también desembocan en la cloaca, la cual bombea el agua en su interior. Los árboles respiratorios sirven tanto para la respiración como para la excreción, y no se encuentran en ningún otro grupo de equinodermos actuales. También se produce un intercambio gaseoso a través de la piel y de los pies ambulacrales.

El sistema renal está mejor desarrollado en las holoturias que en los demás equinodermos. El aparato acuífero se caracteriza porque el madreporito se encuentra libre en el celoma.

Los sexos son separados, aunque algunas holoturias son hermafroditas. Entre los equinodermos, solamente las holoturias tienen una gónada única, lo que se considera como un carácter primitivo. La gónada tiene generalmente la forma de uno o dos penachos de túbulos que se retienen en un gonoducto. La fecundación es externa, y la larva, de vida libre, se denomina **auricularia** (Figura 22-12E). Algunas especies incuban a la prole, tanto dentro del cuerpo como, en ocasiones, en su superficie.

### Biología

Los pepinos de mar son poco activos, y se mueven en parte mediante sus pies ambulacrales y en parte por ondas de contracción de la musculatura de la pared del cuerpo. Las especies más sedentarias capturan las partículas alimenticias en suspensión con el moco de sus tentáculos orales extendidos, o recogen las partículas de los alrededores. Entonces introducen los tentáculos en la faringe, uno por uno, succionando las sustancias alimenticias (Figura 22-27A). Otras especies se arrastran por el fondo, recogiendo los alimentos con sus tentáculos (Figura 22-27B).

Las holoturias tienen un notable poder de automutilación, que en realidad es un mecanismo de defensa. Cuando se irritan, algunas pueden expulsar al exterior parte de sus vísceras mediante una violenta contracción muscular que puede llegar a romper la pared del cuerpo o sacar su contenido por el ano. Las partes perdidas se regeneran rápidamente. Ciertas especies tienen túbulos de Cuvier en la región posterior de árbol respiratorio, que pueden expulsarse hacia un enemigo y entredarlo (Figura 22-27C). Estos túbulos pueden ser largos y pegajosos una vez expulsados, y en ocasiones contienen toxinas.

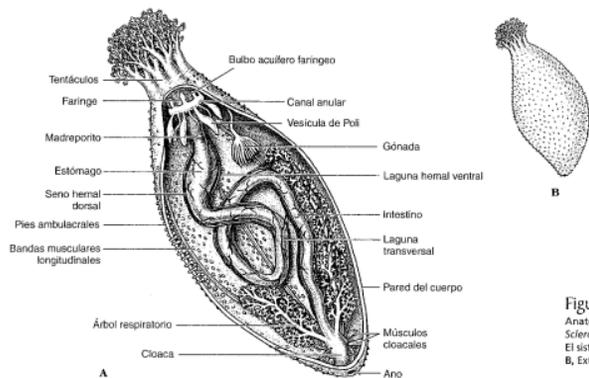


Figura 22-26  
Anatomía de la holoctaria  
*Sclerozoa*. A, Interna.  
El sistema hemal, en rojo.  
B, Externa.

Existe una interesante relación de comensalismo entre algunas holoctarias y un pequeño pez, *Carapus*, que utiliza la cloaca y el árbol respiratorio de la holoctaria como refugio.

### Clase Crinoideos

Los crinoideos comprenden unas 625 especies de lirios de mar y comátulas. Como muestra el registro fósil, alguna vez fueron mucho más abundantes que en la actualidad. Difieren del resto de los equinodermos en que permanecen una parte sustancial de sus vidas

adheridos al sustrato. Los lirios de mar tienen un cuerpo en forma de flor, situado en el extremo de un pedúnculo de fijación (Figura 22-28). Las comátulas tienen brazos largos muy ramificados y los adultos son de vida libre, aunque pueden permanecer en un mismo emplazamiento durante mucho tiempo (Figura 22-29). Durante la metamorfosis, las comátulas son sésiles y pedunculadas, pero tras varios meses se sueltan y quedan libres. Muchos crinoideos son animales de aguas profundas, pero las comátulas pueden vivir en aguas someras, especialmente en el Indopacífico y en el Caribe, donde se encuentra el mayor número de especies.

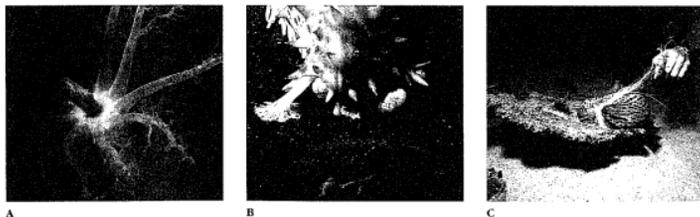


Figura 22-27  
A, *Eupentacta quinquesemita* extiende sus tentáculos para recoger materia particulada del agua; después introduce los tentáculos en la boca uno a uno y los limpia de alimento. B, Tentáculos en forma de escoba de *Parastichopus californicus*, que utiliza para alimentarse de depósitos del fondo. C, *Bohadschia argus* expulsando sus órganos de Cuvier, partes modificadas de su árbol respiratorio, cuando es molestada. Estas hebras pegajosas, que contienen una toxina, desaniman a los potenciales predadores.

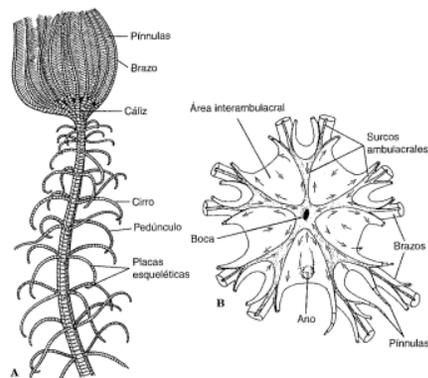


Figura 22-28

Estructura de los crinoideos. A, Lirio de mar (crinoideo pedunculado) con parte del pedúnculo. Los pedúnculos de los crinoideos actuales raramente exceden de 60 cm, pero hay formas fósiles que llegaban a los 20 m de largo. B, Vista oral del cáliz del crinoideo *Aristedes*, que muestra la dirección de las corrientes ciliares de alimentación. Los surcos ambulacrales con podos se extienden desde la boca a lo largo de los brazos y las pinnulas ramificadas. Las partículas de alimento que tocan los podos son depositadas en los surcos ambulacrales y transportadas, envueltas en moco, por fuertes corrientes ciliares hacia la boca. Las partículas que caen en áreas interambulacrales son transportadas por cilios primero hacia la boca, después hacia fuera, y por último arrojadas por el borde, lo que mantiene limpio el disco oral.

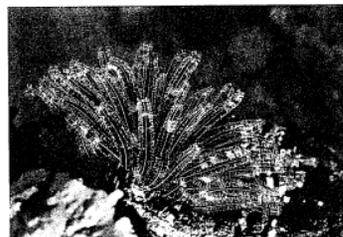


Figura 22-29

*Comantheria briareus* es un crinoideo de los arrecifes de coral del Pacífico. Extienden sus brazos en el agua para captar partículas, tanto de día como de noche.

### Forma y función

El disco corporal, o **cáliz**, está cubierto por una piel coriácea (**tegmen**) que contiene placas calcáreas, mientras que la epidermis está poco desarrollada. Poseen cinco brazos flexibles que se ramifican en muchos otros, cada uno de ellos con numerosas **pinnulas** laterales, dispuestas como las bámbas de una pluma (Figura 22-28). El conjunto de cáliz y brazos se denomina **corona**. Las formas sésiles tienen un largo **pedúnculo** articulado unido a la cara aboral del cuerpo. Este pedúnculo está formado por placas articuladas entre sí, y puede llevar cirros. Carecen de madreporito, espinas y pedicelarios.

El lado superior (oral) lleva la boca, que se continúa por un esófago corto, del cual a su vez sale aboralmente un largo intestino con divertículos. El intestino da una vuelta completa hasta desembocar en el **ano**, que puede encontrarse sobre una chimenea anal cónica (Figura 22-28B). Los **surcos ambulacrales** son abiertos y ciliares, y sirven para transportar los alimentos hasta la boca (Figura 22-28B). En los surcos, que se prolongan por las pinnulas, se encuentran los pies ambulacrales, que carecen de ventosas. Los crinoideos se alimentan de pequeños organismos del agua circundante que capturan en los surcos ambulacrales con la ayuda de los pies ambulacrales y las trampas de moco.

El aparato acuífero es el típico de los equinodermos; sin embargo, el sistema funciona exclusivamente con el líquido celomático. No existe un madreporito que permita el intercambio de fluidos con el entorno. El sistema nervioso está formado por un anillo oral y un nervio radial hacia cada uno de los brazos. El sistema aboral o profundo (entoneural) está más desarrollado en los crinoideos que en el resto de los equinodermos. Este sistema inerva los podos, que proliferan en las pinnulas laterales, lo que les confiere funciones alimentarias y sensoriales. El resto de los órganos de los sentidos son escasos y primitivos.

Los sexos son separados. Las gónadas son simples masas de células situadas en la cavidad genital de los brazos y en las pinnulas. No existen conductos de salida al exterior, por lo que los gametos son expulsados mediante la rotura de la pared de las pinnulas. Se sabe que algunas formas son incubadoras. Las larvas **doliolarias** (Figura 22-12F) nadan libremente durante algún tiempo antes de fijarse y sufrir la metamorfosis.

## FILOGENIA Y DIVERSIFICACIÓN ADAPTATIVA

### FiLOGENIA

Los equinodermos han dejado un importante registro fósil. Evolucionaron en unas 25 formas corporales anatómicamente diferentes, que se organizan en las 20 clases reconocidas en la actualidad. De ellas, la mayoría se extinguieron a finales del Paleozoico, y solamente cinco clases han llegado hasta hoy. A pesar de la existencia de un extenso registro fósil, hay numerosas hipótesis contrapuestas acerca de la filogenia de los equinodermos. Basándose en las larvas bilaterales, muchos investigadores creen que los antecesores fueron bilaterales, y que su celoma tenía tres pares de cavidades (trianemático o tripartito). Algunos investigadores han apoyado la idea de que la simetría radial surgió en un equinodermo ancestral de vida libre, y

## Clasificación del filo Equinodermos

Existen unas 7000 especies actuales de equinodermos, y aproximadamente otros 20 000 extintos o fósiles. La clasificación tradicional agrupa todas las formas de vida libre con la cara oral hacia abajo en el subfilo *Leoterozoos*, que contenía a la mayoría de las especies actuales. El otro subfilo, los *Pelmatozoos*, integraba fundamentalmente formas pedunculadas con la cara oral hacia arriba; la mayor parte de las especies extintas y los *Crinoides* actuales pertenecen a ese grupo. Aunque otros esquemas alternativos tienen defensores, el análisis cladista pone en evidencia que los dos subfilos tradicionales son clados monofiléticos. La siguiente clasificación solamente incluye grupos con miembros actuales.

**Subfilo Pelmatozoos** (Gr. *pelmatoz*, pedúnculo, + *zoon*, animal). Cuerpo en forma de copa o cáliz, sujeto mediante un pedúnculo aboral durante parte o toda su vida; superficie oral dirigida hacia arriba; surcos ambulacrales abiertos; madreporito ausente; boca y ano en la superficie oral; varias clases fósiles y los *Crinoides* actuales.

**Clase Crinoides** (Gr. *krinos*, lirio, + *eidos*, forma). **Lirios de mar.** Cinco brazos ramificados en su base y provistos de pinnulas; surcos ambulacrales cilíndricos en la superficie oral con pies ambulacrales tentaculares para la captación de alimento; carecen de espinas, madreporito y pedicelarios. Ejemplos: *Antedon*, *Comantheria* (Figura 22-29).

**Subfilo Eleutherozoos** (Gr. *eleutheros*, libre, no sujeto, + *zoon*, animal). Cuerpo estrellado, discoidal, globular o aplanado; superficie oral dirigida hacia el surco o eje oral aboral paralelo a él; cuerpo con o sin brazos; surcos ambulacrales abiertos o cerrados.

**Clase Asterozoos** (Gr. *aster*, estrella, + *eidos*, forma). **estrellas de mar.** Cuerpo estrellado, sin límites claros entre los brazos y el cuerpo; surcos ambulacrales abiertos, con pies ambulacrales en el lado oral, a menudo provistos de ventosas,

ano y madreporito aborales; con pedicelarios. Ejemplos: *Asterias*, *Pisaster* (p. 469). Este grupo incluye a los miembros de la antigua **clase Concentricoloides** (L. *cum*, junto, + *centrum*, concéntrico, + Gr. *kyklios*, círculo, + *eidos*, forma): **margaritas de mar.** Cuerpo discoidal, con espinas marginales pero sin brazos; placas esqueléticas dispuestas concéntricamente; anillo de pedos sin ventosas cerca del borde del cuerpo; con hidroporos, con o sin tubo digestivo y sin ano. Ejemplo: *Xylophora* (Figura 22-13).

**Clase Ofuroideos** (Gr. *ophis*, serpiente, + *oura*, cola, + *eidos*, forma). **ofiuras.** Cuerpo estrellado, con los límites entre el cuerpo y los brazos claramente marcados; surcos ambulacrales cerrados, cubiertos por ósculos; pies ambulacrales sin ventosas, que no utilizan para la locomoción; sin pedicelarios ni ano. Ejemplos: *Ophiura* (Figura 22-14A), *Gyogonopobalia* (Figura 22-17B).

**Clase Equinoideos** (Gr. *equinos*, esizo, + *eidos*, forma). **erizos de mar** y **dólares de arena.** Cuerpo discoidal o más o menos globular, sin brazos; esqueleto compacto o caparazón, con placas estrechamente yuxtapuestas; espinas móviles, surcos ambulacrales cerrados; pies ambulacrales con ventosas; con pedicelarios. Ejemplos: *Arbacia*, *Strongylocentrotus* (Figura 22-19), *Lytechinus*, *Mellita*.

**Clase Holoturoideos** (Gr. *holothurian*, cohombre de mar, + *eidos*, forma). **pepinos de mar.** Forma aplanada, sin brazos; sin espinas; ósculos microscópicos embudados en la gruesa pared muscular; con ano; surcos ambulacrales cerrados; pies ambulacrales con ventosas; tentáculos cirromorales (pies ambulacrales modificados), sin pedicelarios; madreporito interno. Ejemplos: *Sclerodactyla*, *Parastichopus*, *Cucumberia* (Figura 22-24C).

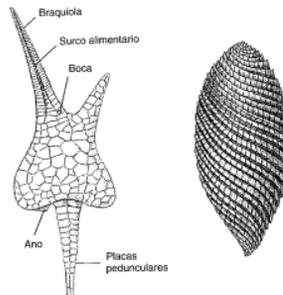


Figura 22-30

A. *Dendrogythites*, un carpoideo (subfilo Homalozoon) con una braquiola. Las braquiolas se llaman así por distinguirlas de los brazos, mucho más robustos, de asteroideos, ofiuroideos y crinoides. Este grupo poseyó algunos caracteres intermedios como pertenecientes a los cordados. B. *Helicoplacus*, un helicoplocoideo, tenía tres áreas ambulacrales y, aparentemente, un sistema vascular acuífero. Representa un grupo hermano de los equinodermos actuales.

la superficie oral es anterior y la aboral posterior. De acuerdo con esta hipótesis, los brazos representan zonas de crecimiento lateral.

Los equinodermos se han diversificado como animales bentónicos; por ello no es sorprendente que sea tan grande el número de formas bentónicas reptantes, filtradoras, detritívoras, carroñeras y herbívoras; y muy raras las formas pelágicas. De acuerdo con esto, el reciente éxodo de los asteroideos como depredadores es imprevisto, y probablemente pueda atribuirse al avanzado grado de explotación del mecanismo hidráulico de los pies ambulacrales.

El plan corporal básico de los equinodermos ha limitado en gran medida sus oportunidades evolutivas para parasitar a otros animales. De hecho, los equinodermos más móviles, los ofiuroideos, que son también los más capacitados para introducir su cuerpo en espacios pequeños, son los únicos con un número relativamente grande de especies comensales.

## FILO HEMICORDADOS

Los hemicordados (Gr. *hemi*, media, + *chorda*, cuerda, cordón) son animales marinos, que se consideraron anteriormente un subfilo de los cordados, en función de la posesión de hendiduras branquiales y una notocorda rudimentaria. Sin embargo, actualmente se acepta que la llamada notocorda de los hemicordados es realmente un divertículo bucal (llamado **estomocorda**, es decir, «cuerda bucal») sin homología con la notocorda de los cordados y, por tanto, se les ha dado la categoría de filo independiente.

Los hemicordados son animales vermiformes, bentónicos y de aguas poco profundas. Algunos son coloniales y viven en tubos secretados por ellos mismos. La mayoría son sedentarios o sésiles. Su

## Características del filo Hemicordados

1. Cuerpo dividido en **proboscidea**, **collar** y **tronco**; una cavidad celomática única en la proboscidea, pero par en las otras dos regiones; **divertículo bucal** en la parte posterior de la proboscidea.
2. Los enteropneustos se mueven libremente y tienen hábitos excavadores; los pleurobrancios son sésiles, mayoritariamente coloniales, y viven en tubos que ellos mismos segregan.
3. De vida libre.
4. De simetría bilateral; cuerpo bandedo; vermiformes o cortos y compactos, con un pedúnculo de fijación. Sistema circulatorio con vasos dorsal y ventral y un corazón dorsal.
5. Trilobulados.
6. Saco celomático impar en la proboscidea, pero sacos pares en el collar y el tronco.
7. Epidermis cilada.
8. Tubo digestivo completo.
9. Músculos circulares y longitudinales en la pared del cuerpo de algunos.
10. Plecto nervioso subepidérmico, engrosado para formar dos cordones nerviosos, dorsal y ventral, con un anillo que los conecta en el collar; el **cordón dorsal** en el collar es hueco en algunos casos.
11. Neuronas sensoriales en la proboscidea, que probablemente sean quimiorreceptoras.
12. Los pterobranchios forman colonias por gemación; en los enteropneustos hay reproducción asexual por fragmentación.
13. Sexos separados en los enteropneustos, con gónadas que sobresalen dentro de la cavidad corporal; larva tornaria en algunos enteropneustos.
14. Un **glomérulo** único conectado con los vasos sanguíneos puede tener funciones excretoras; se considera como un metanefrídio.
15. Sistema respiratorio mediante **hendiduras branquiales** (pocos o ninguna en los pterobranchios) que comunican la faringe con el exterior.
16. Sistema circulatorio con un vaso dorsal y otro ventral y un corazón dorsal.

distribución es casi cosmopolita, pero lo escondido de los hábitats que ocupan y sus frágiles cuerpos hacen difícil su recolección.

Existen dos clases en el filo. Los representantes de la clase Enteropneustos (Gr. *enteron*, intestino, + *pneustos*, respiración, [gusano bellota] presentan unas dimensiones de entre 20 mm y 2,5 m de longitud. Los representantes de la clase Pterobranchia (Gr. *pteron*, pluma, + *branchia*, branquias) son de menor tamaño, de 1 a 12 mm, sin incluir el pedúnculo. Se reconocen unas 75 especies de enteropneustos y tres pequeños géneros de pterobranchios.

Los hemicordados tienen un celoma tripartito.

## Clase Enteropneustos

Los enteropneustos, o gusanos bellota, son animales vermiformes y viscosos que viven en galerías o bajo las piedras, normalmente en fango o arena en la zona intermareal. *Balanoglossus* (Gr. *balanos*, bellota, + *glossa*, lengua) y *Saccoglossus* (Gr. *sakkos*, saco, + *glossa*, lengua) (Figura 22-31) son los géneros más comunes.

## Forma y función

El cuerpo de los enteropneustos está cubierto de moco, y se divide en una proboscidea, un collar corto y un largo tronco (protozona, mesozona y metazona).

que los grupos sésiles han derivado varias veces, e independientemente, de antecesores móviles. Sin embargo, este punto de vista no tiene en cuenta el significado adaptativo de la simetría radial, como adaptación a la vida sésil.

La opinión más tradicional es que los primeros equinodermos fueron sésiles, se hicieron radiales para adaptarse a este tipo de vida, y posteriormente dieron lugar a los grupos móviles o libres. La Figura 22-23 está de acuerdo con esta argumentación. Considera la evolución de las placas endoesqueléticas, con estructura de estereomas, y la presencia de los surcos cilíndricos externos para la alimentación como desarrollados tempranamente por los equinodermos (o por pre-equinodermos). El grupo extinto de los Carpoideos (Figura 22-30A) tenía ósculos con estereomas, pero no poseía simetría radial, y el desarrollo de su sistema acuífero, si es que lo tuvieron, se desconoce. Algunos autores consideran a los carpoideos como un subfilo de equinodermos independiente (Homalozoon), mientras otros piensan que tienen más afinidades con los cordados. Los helicoplocoideos fósiles (Figura 22-30B) muestran claramente tres verdaderos surcos ambulacrales, y su boca está situada en un lado del cuerpo. Consideramos a ambos grupos como equinodermos que divergieron muy tempranamente (Figura 22-3).

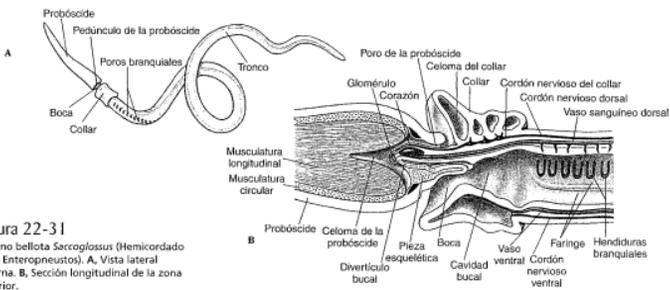
La fijación al sustrato por la superficie aboral podría haber conducido a la simetría radial, lo que explica el origen del subfilo Pelmatozoos, cuyos representantes actuales son los Crinoides. Tanto los Cistóideos (extintos) como los Crinoides estaban prima-

riamente unidos al sustrato por un pedúnculo aboral. Un antecesor que adoptara la vida libre y aplicara su superficie oral al sustrato podría haber dado lugar al subfilo Eleutherozoos.

La filogenia en el seno de este último grupo es controvertida. La mayoría de los investigadores están de acuerdo en que los equinoideos y los holoturoideos están relacionados y constituyen un único clado, pero las opiniones divergen cuando se trata de los ofiuroideos y los asteroideos. La Figura 22-3 ilustra la idea de que los ofiuroideos aparecieron tras el cierre de los surcos ambulacrales, pero este esquema considera la evolución de cinco radios ambulacrales (brazos) en los ofiuroideos y asteroideos como independiente. Por el contrario, si ofiuroideos y asteroideos son un único clado, el carácter de los surcos ambulacrales cerrados debería haber evolucionado por separado en los ofiuroideos y en el antecesor común de equinoideos y holoturoideos.

## Diversificación adaptativa

La diversificación de los equinodermos ha quedado limitada por sus características más importantes: la simetría radial, el sistema vascular acuífero y el endoesqueleto dérmico. Si sus antecesores tuvieron un cerebro y órganos sensoriales especializados, se perdieron con la adopción de la simetría radial. Sólo muy recientemente los estudios de expresión génica están ayudando a los investigadores a identificar estructuras, como el eje anteroposterior en los equinodermos adultos. Las pruebas más sólidas de que se dispone actualmente sugieren que



**Figura 22-31**  
Gusano bellota *Sacoglossus* (Hemicordado clase Enteropneustos). A, Vista lateral externa. B, Sección longitudinal de la zona anterior.

**Probóscido** La probóscide es la parte activa del animal. Tantea en el fango recogiendo alimento por medio de tiras de moco situadas en su superficie. Este alimento es transportado por corrientes ciliares a un surco que se encuentra en el borde anterior del collar y dirigido hacia la boca, en la zona ventral, donde es ingerido. Las partículas de gran tamaño pueden ser rechazadas, cubriendo la boca con el borde del collar (Figura 22-32).

Los que viven en galerías utilizan la probóscide para excavar, introduciéndola en la arena o el fango, y se van desplazando hacia atrás por la acción de los cilios y del moco; pueden también ingerir la arena o el barro al avanzar, extrayendo su contenido orgánico. Las galerías están revestidas de moco y tienen forma de U, generalmente con dos aberturas alejadas entre 10 y 30 cm y con el fondo del tnel a 50 ó 75 cm bajo la superficie. Pueden sacar la probóscide por la abertura anterior

para alimentarse. Los restos de alimento son expulsados por la abertura posterior del tubo, acumulándose en unos moldes espirales muy peculiares que permiten una rápida localización de las galerías.

En la parte posterior de la probóscide se encuentra un pequeño saco celómico (protocele), dentro del cual se sitúa el **divertículo bucal**, que es una prolongación, en forma de saco ciego, de la parte anterior del tubo digestivo (estomocordo), y que fue considerado en un principio como una notocorda. El protocele se comunica con el exterior por un estrecho canal que se abre en el **poro de la probóscide** (Figura 22-31B). El par de cavidades celómicas del collar se comunica también mediante poros con el exterior. Tomando agua por estos poros hacia los sacos celómicos de la probóscide y del collar, éstos pueden ponerse turgentes, facilitando así la excavación de las galerías. Las contracciones de la musculatura corporal permiten expulsar el exceso de agua a través de las **hendiduras branquiales**, reduciendo así la presión hidrostática y permitiendo el avance del animal.

**Sistema branquial** Una fila de **poros branquiales** se dispone dorsolateralmente a cada lado del collar, detrás del collar (Figura 22-32A). Abren a las cámaras branquiales, que a su vez comunican con las **hendiduras branquiales** (internas) en forma de U de los lados de la faringe (Figura 22-31B). Las hendiduras branquiales no asumen la función de verdaderas branquias, pero se cree que en el epitelio vascular branquial se produce algún intercambio gaseoso, así como en la superficie corporal. Mediante las corrientes ciliares se mantiene un aporte constante de agua, desde la boca y a través de la faringe, que sale por las hendiduras y las cámaras branquiales al exterior.

**Tubo digestivo y alimentación** Los hemicordados se alimentan principalmente mediante las corrientes mucociliares. Las partículas alimenticias son recogidas en el moco sobre la probóscide y el collar. Los cilios mueven el alimento hacia la zona ventral de la faringe para, a través del esófago, pasar al intestino, donde tienen lugar la digestión y la absorción.

**Aparatos circulatorio y excretor** Un vaso mediodorsal, situado sobre el tubo digestivo, conduce la sangre hacia delante. En el collar, este vaso origina un seno y una vesícula cardíaca, situada sobre el divertículo bucal. La sangre entra en una red de senos sanguíneos

que constituyen el **glomérulo**, que rodea parcialmente estas estructuras. El glomérulo realiza funciones de excreción y es homólogo al complejo axial de los equinodermos. La sangre es conducida a la región caudal por el vaso ventral, dispuesto bajo el intestino, pasando a través de extensos senos al epitelio digestivo y al plexo lagunar de la pared del cuerpo.

**Sistemas nervioso y sensorial** Su sistema nervioso está constituido principalmente por un plexo subepitelial de células nerviosas y fibras que están en contacto con prolongaciones de células epiteliales. Engrosamientos de este plexo forman los cordones nerviosos dorsal y ventral, que se unen en la parte posterior del collar mediante el conectivo anular. El cordón dorsal continúa y se prolonga por el collar, emitiendo fibras al plexo de la probóscide. El cordón nervioso dorsal (**neurocorda**) está formado por una invaginación del ectodermo y es hueco en algunas especies. Esta notable semejanza con el patrón de los cordados se considera como una prueba de homología con el cordón nervioso dorsal de los Cordados, aunque no todos los investigadores aceptan esta interpretación. La neurocorda contiene neuronas gigantes que emiten fibras que se ponen en contacto con los troncos nerviosos. Este plexo nervioso primitivo recuerda al sistema nervioso de los cnidarios y los equinodermos.

Los receptores sensoriales incluyen células neurosensoriales en toda la epidermis (especialmente en la probóscide, con un órgano ciliar preoral con posibles funciones quimiorreceptoras) y células fotoreceptoras.

**Reproducción y desarrollo** Los sexos están separados. Aunque muchas especies sólo se reproducen sexualmente, al menos una de ellas tiene reproducción asexual. Las gónadas se disponen en hileras dorsolaterales a ambos lados en la parte anterior del tronco. La fecundación es externa y, en algunas especies, se desarrolla una larva **toronaria** cilada que, en ciertos estados, recuerda a la larva bipinnaria de los equinodermos, con la que se confundió en un principio (Figura 22-33). El género *Saccoglossus*, de las mares de América, tiene desarrollo directo sin estado de tornaria.

## Clase Pterobranquios

El modelo básico de la clase Pterobranquios es muy semejante al de los enteropneustos, pero hay ciertas diferencias estructurales en relación con el modo de vida sedentario de los pterobranquios. El

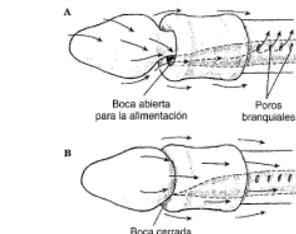
primer pterobranquio descrito se recogió en la famosa expedición del Challenger (1872-1876). Aunque en un principio se consideró como un Polizooc (los actuales Ectoproctos y Endoproctos), posteriormente se reconocieron sus afinidades con los hemicordados. Sólo se conocen tres géneros (*Atubaria*, *Cephalodiscus* y *Rhabdopleura*).

Son animales pequeños, generalmente de entre 1 y 7 mm de longitud, aunque el pedúnculo puede ser más largo. Muchos individuos de *Cephalodiscus* (*Gr. bophaiki*), cabeza, + *disco*, disco) (Figura 22-34) viven reunidos en tubos gelatinosos, que con frecuencia forman un sistema anatómico. Sin embargo, los zooides no están conectados y viven independientemente en los tubos. Por las aberturas de estos tubos extienden su corona de tentáculos. Se fijan a las paredes de los tubos mediante pedúnculos extensibles que les permiten retraerse dentro de aquéllos cuando es necesario.

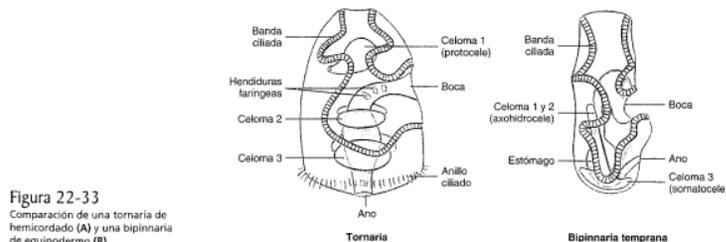
El cuerpo de *Cephalodiscus* está dividido en las tres regiones —probóscide, collar y tronco— características de los hemicordados. Sólo hay un par de hendiduras branquiales y el tubo digestivo presenta una disposición en forma de U, con el ano cerca de la boca. La probóscide tiene forma de escudo y en su base hay de cinco a nueve pares de brazos con tentáculos, que contienen una prolongación de la cavidad celomática del mesosoma, como en un lolíforo. Surcos ciliares de los brazos y de los tentáculos recogen el alimento. Algunas especies son dioicas y otras monoicas, pero puede darse también una reproducción asexual por gemación.

En *Rhabdopleura* (*Gr. rhabdos*, caña, + *pleura*, pared), de menor tamaño que *Cephalodiscus*, los individuos se mantienen juntos formando colonias de zooides unidos por un estolón y encerrados en un tubo o cenobio común (Figura 22-35). El collar en estas formas lleva dos brazos a brazos ramificados con tentáculos. No existen hendiduras branquiales ni glomérulo. Los nuevos individuos se producen por gemación, a partir de un estolón basal, que se ramifica por el sustrato. Ningún pterobranquio tiene cordón nervioso tubular en el collar, pero por otro lado, su sistema nervioso es semejante al de los enteropneustos.

Los graptolitos fósiles del Paleozoico medio se incluyen con frecuencia como una clase extinguida de los Hemicordados. Se les considera como fósiles indicadores importantes de los estratos geológicos del Ordovícico y el Silúrico. La semejanza de los graptolitos con los hemicordados ha sido muy controvertida, pero el descubrimiento de un organismo que parece un graptolito vivo ha reforzado la hipótesis. Se ha descubierto como una nueva especie de pterobranquio, llamado *Cephalodiscus graptolitoideus*.



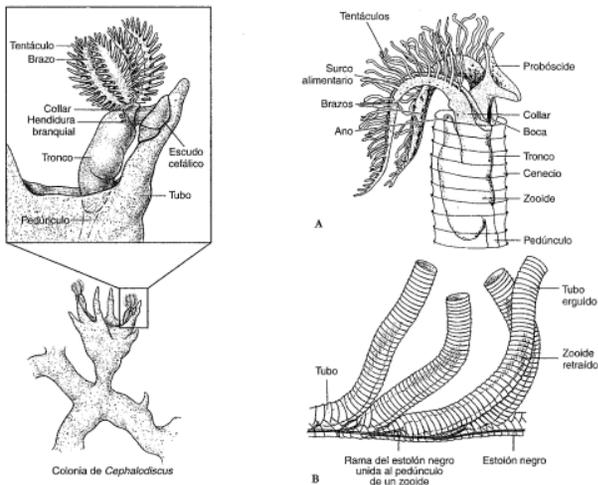
**Figura 22-32**  
Corrientes alimentarias en un hemicordado enteropneusto. A, Vista lateral de un gusano bellota con la boca abierta, que muestra la dirección de las corrientes creadas por los cilios de la probóscide y del collar. Las partículas de alimento se dirigen hacia la boca y el tracto digestivo. Las partículas rechazadas son expulsadas del collar. El agua sale por los poros branquiales. B, Cuando la boca se cierra, se rechazan todas las partículas, que pasan hacia el collar. Los hemicordados no excavadores y algunos excavadores utilizan este sistema de alimentación.



**Figura 22-33**  
Comparación de una tornaria de hemicordado (A) y una bipinnaria de equinodermo (B).

Figura 22-34

**Cephalodiscus**, un hemicordado pterobranquio. Estas delicadas formas (de 5 a 7 mm) viven en tubos formando comunidades (cenocios), pero pueden moverse dentro de los tubos y no constituyen verdaderas colonias. Los tentáculos cilidados y los brazos dirigen las corrientes de agua y las partículas de alimento hacia la boca.



## FILOGENIA Y DIVERSIFICACIÓN ADAPTATIVA

### Filogenia

La filogenia de los hemicordados ha sido un gran enigma. Comparan características con los cordados y con los equinodermos. Con los cordados tienen en común las hendiduras branquiales. Si los Hemicordados son el taxón hermano de los Equinodermos, como sugiere la hipótesis Ambulacrarios (Figura 22-1), entonces las hendiduras branquiales son un carácter ancestral de los deuterostomos. Presumiblemente, las hendiduras branquiales se perdieron en un linaje ancestral de todos los equinodermos, aunque algunos investigadores han encontrado vestigios de hendiduras branquiales en los extintos equinodermos carpoideos. Así, la pérdida de las hendiduras branquiales se habría producido antes de que los linajes de los equinodermos actuales se separaran de otros equinodermos (Figura 22-3). La hipótesis Ambulacrarios reúne a equinodermos y hemicordados sobre la base de compartir un sistema nervioso epidérmico y difuso; por tanto, es poco probable que el cono cordón nervioso dorsal y en cierto modo hueco del collar de los hemicordados sea homólogo al tubo nervioso dorsal de los cordados.

Otro carácter filogenéticamente importante es la presencia de un celoma tripartito en equinodermos y hemicordados. Actualmente se considera a este rasgo como característico de los miembros de los Ambulacrarios. El estudio del desarrollo de los compartimientos celomáticos en los lofozoarios y en los quetognatos indica que en

Figura 22-35

*A. Rhadopleura*, un hemicordado pterobranquio en su tubo. Los individuos viven en tubos ramificados conectados por estolones, y asoman por ellos los tentáculos cilidados para alimentarse. B, Porción de un celocio.

estos animales estos compartimientos no son homólogos a los de los Ambulacrarios.

El divertículo bucal de la cavidad bucal de los hemicordados fue durante mucho tiempo considerado una rudimentaria notocorda, homóloga a la notocorda de los cordados; actualmente se considera como una sinapomorfia propia de los hemicordados.

Las primeras fases de la embriogénesis son muy parecidas a las de los equinodermos y la larva toma es, en muchas cosas, idéntica a la bipinnaria de los asteroideos, lo que sugiere que los equinodermos forman el grupo hermano de los hemicordados y los cordados (Figura 22-1). El análisis de la secuencia del rDNA 18S sugieren que los Enteropneustos no son un grupo monofilético, y que los hemicordados son el grupo hermano de los equinodermos.<sup>1</sup> Este mismo análisis y otros más recientes sitúan a los cordados como taxón hermano del clado equinodermos-hemicordados dentro de los Deuterostomos.

### Diversificación adaptativa

Durante mucho tiempo se ha creído que los pterobranquios, debido a que viven sésiles en tubos que ellos mismos segregan en los

fondos oceánicos, donde las condiciones son regularmente estables, han sufrido una divergencia adaptativa escasa a partir del antecesor común de los hemicordados. Han mantenido un tipo de alimentación tentacular mediante cilios, que se supone ancestral para los hemicordados. Los enteropneustos, por otro lado, aunque son lentos, son más activos que los pterobranquios y, habiendo perdido los brazos tentaculares, utilizan la probóscide para atrapar pequeños organismos en el moco, o comen tierra cuando excavan, dirigiendo los sedimentos orgánicos que hay en ella, una forma

Los gusanos flecha (filo Quetognatos) son un pequeño grupo, aunque constituyen una fracción importante del plancton. Tienen un celoma bien desarrollado y son depredadores eficaces, que capturan otros organismos planctónicos mediante los dientes y espinas quinosos situados alrededor de su boca.

El filo Equinodermos muestra las características del grupo de los Deuterostomos del reino animal. Son un grupo marino importante, claramente discernible de cualquier otro grupo de animales. Presentan simetría pentaradial, pero derivan de antecesores bilaterales. Las estrellas de mar (clase Asteroideos) pueden utilizarse como ejemplo de los equinodermos. Generalmente tienen cinco brazos, que emergen gradualmente de un disco central. Como el resto de los equinodermos, carecen de cabeza y poseen muy pocos órganos sensoriales. La boca está dirigida hacia el sustrato. Tienen oscículos dérmicos, papulas respiratorias y surcos ambulacrales abiertos. Muchas estrellas de mar poseen pedicelarios. Su aparato vascular acuifero es un complejo sistema hidráulico, embriológicamente derivado de uno de los compartimientos celomáticos. A lo largo de las áreas ambulacrales, las ramificaciones (pies) del sistema ambulacral son importantes para la locomoción, la captación del alimento, la respiración y la excreción. Muchas estrellas de mar son depredadoras, mientras que otras se alimentan de pequeñas partículas. Los sexos están diferenciados, y los sistemas reproductores son muy simples. Las larvas, de vida libre y simetría bilateral, se fijan para transformarse en un individuo juvenil radial que posteriormente se libera y se convierte en una estrella adulta y libre.

Los brazos de las ofiuras (clase Ofiuroideos) son delgados y tienen un origen muy marcado en el disco central. No tienen pedicelarios ni ampollas, y sus surcos ambulacrales están cerrados. Sus pies ambulacrales carecen de venozos, y su madreporita se encuentra en la cara oral. Respiran mediante el movimiento de sus brazos, mientras que utilizan sus pies ambulacrales para capturar alimento.

Los oscículos dérmicos de los erizos de mar (clase Equinoideos) son placas íntimamente unidas, que configuran un cuerpo compacto y sin brazos. Las áreas ambulacrales están cerradas y se extienden hacia el polo aboral. Los erizos se mueven por medio de pies ambulacrales o mediante sus espinas. Algunos erizos (los dólares de arena

de alimentación que se suponía derivada. Sin embargo, recientes datos moleculares sugieren que los pterobranquios proceden de dentro del linaje de los enteropneustos, lo que contradice lo anterior.

Algunos autores también reconocen la clase monotípica Placotrochozoa. Sin embargo, la mayoría de los zoólogos de los invertebrados creen que este animal es más bien una larva de hemicordado, a pesar de que no ha podido ser relacionado con ningún adulto en concreto.

y los erizos acorazonados) están evolucionando hacia el regreso a la simetría bilateral.

Los oscículos dérmicos de los colombrinos de mar (clase Holuroideos) son muy pequeños, lo que se traduce en una pared del cuerpo blanda. Las holurias son alargadas respecto al eje oral-aboral y descansan sobre un costado. Como cierras áreas ambulacrales son las que están siempre en contacto con el sustrato, las holurias también están evolutivamente volviendo a la simetría bilateral. Los pies ambulacrales alrededor de la boca se han transformado en tentáculos, con los que se alimentan. Presentan un árbol respiratorio interno, y el madreporito cuelga libre en el celoma.

Los lirios de mar (clase Crinoideos) son, aparte de los asteroideos, el único grupo actual de equinodermos con surcos ambulacrales abiertos. Se alimentan de partículas mediante mecanismos mucocilarios, y su cara oral está dirigida hacia arriba.

Las margaritas de mar (antigua clase Concentriceloides) son un enigmático grupo que hoy se sitúa dentro de los Asteroideos. Tienen forma circular, pies ambulacrales marginales y dos canales anulares concéntricos en su sistema vascular acuifero.

El antecesor de los equinodermos tenía simetría bilateral, y probablemente evolucionó a través de un estado sésil que desarrolló simetría radial y posteriormente dio lugar a las formas de vida libre.

Los hemicordados son gusanos marinos que fueron consideradas afines a los cordados porque se pensaba que su divertículo bucal era homólogo al de una notocorda. En común con los cordados, la mayoría poseen hendiduras branquiales. Las porciones en que se divide el cuerpo (probóscido, collar, tronco) poseen las típicas cavidades celomáticas (procelocele, mesocele, metacele) de los deuterostomos. Los hemicordados de la clase Enteropneustos incluyen especies fosoras, que capturan alimento mediante el moco y los cilios de su probóscide. Los pterobranquios son tubícolas y también se alimentan mediante moco y cilios, pero capturan el alimento con sus tentáculos. Los hemicordados, filogenéticamente, son importantes juntos muestran afinidades con los cordados y los equinodermos. Junto con estos últimos forman el clado Ambulacrarios. Trabajos recientes sugieren que *Xenoturbella*, un extraño organismo vermiforme, constituye el grupo hermano de los Cordados.

1. ¿Cuál es el conjunto de caracteres de los equinodermos que no aparecen en ningún otro grupo?
2. ¿Cómo sabemos que los equinodermos derivaron de un antecesor con simetría bilateral?
3. Distinga entre sí los siguientes grupos de equinodermos: Crinoideos, Asteroideos, Ofiuroideos, Equinoideos, Holuroideos, Concentriceloides.
4. ¿Qué es un ambulaco y cuál es la diferencia entre los surcos ambulacrales abiertos y cerrados?
5. Señale, en una copia sin rotular de la Figura 22-6B, las partes del sistema vascular acuifero de una estrella de mar.
6. Explique brevemente el mecanismo de acción de un pie ambulacral de una estrella.
7. Cite las estructuras implicadas en las siguientes funciones de las estrellas de mar, y describa brevemente su mecanismo de acción: respiración, alimentación y digestión, excreción y reproducción.

<sup>1</sup>Cameron et al., 2000.

8. Compare las estructuras y funciones del punto 7 en las ofiuras, los erizos de mar, las holoturias y los crinoideos.
9. Describa brevemente el desarrollo de las estrellas de mar, metamorfosis incluida.
10. Empareje los grupos de la columna izquierda con todas las respuestas correctas de la columna derecha.
 

<ul style="list-style-type: none"> <li>_____ Crinoideos</li> <li>_____ Asteroideos</li> <li>_____ Ofiuroideos</li> <li>_____ Equinoideos</li> <li>_____ Holoturoideos</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>a. Surcos ambulacrales cerrados</li> <li>b. Superficie oral generalmente hacia arriba</li> <li>c. Con brazos</li> <li>d. Sin brazos</li> <li>e. Forma aproximadamente globosa o discoidal</li> <li>f. Alargados según el eje oral-aboral</li> <li>g. Con pedicelarios</li> <li>h. Madopeposito interno</li> <li>i. Madopeposito en una placa oral</li> </ul>
--	---

11. Defina: pedicelario, madopeposito, árbol respiratorio, linterna de Aristóteles, papulas, tubos de Cuvier.
12. ¿Hay alguna evidencia de que el antecesor de los equinodermos fue sésil?
13. Cite cuatro ejemplos de la importancia de los equinodermos para el hombre.
14. ¿Cuál es la principal diferencia en el funcionamiento del celoma de las holoturias comparado con el del resto de los equinodermos?
15. Exponga una razón por la que el antecesor de los grupos de Eleuterozoos fue probablemente un organismo radial y sésil.
16. ¿Qué características tienen en común los Hemicordados con los Equinodermos, y en qué se diferencian los dos filos?
17. Distinga los Enteropneustos de los Proterobranchios.
18. ¿Cómo se alimentan los quetognatos?

Aizenberg, J., A. Tkachenko, S. Weiner, L. Addadi and G. Hendler. 2001. Calcitic microtesserae as part of the photoreceptor system in brittle stars. *Nature* **412**:819-822. *Pequeños alambres de los ojos de los estrellas de mar de los brazos sirven de microteleros para enfocar la luz sobre los fotoreceptores invertebrados.*

Ball, E. E. and D. J. Miller. 2005. Phylogeny: the continuing classificatory quandary of chaetognaths. *Curr. Biol.* **16**:R859-R860. *Un buen resumen de la biología de los quetognatos y los recientes estudios filogenéticos sobre los mismos.*

Baker, A. N., P. W. E. Rowe, and H. E. S. Clark. 1981. A new class of Echinodermata from New Zealand. *Nature* **321**:862-864. *Descripción de las estrellas margaritas de mar.*

Boutati, S. J., T. Juliano, C. J. Lowe, R. Freeman, J. Aronowicz, M. Kirschner, E. S. Lander, M. Thornthwaite, H. Nakano, A. B. Kohn, A. Heyland, L. Moroz, R. E. Coppley, and M. J. Telford. 2006. Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature* **444**:85-88. *El taxón hermano de los cordados son las ambulacrales más Xenoturbellida; las proterobranchias caracteres que unen a las clases dentro de los Echinodermos.*

Boutati, S. J., C. C. Heiser, A. E. Lockyer, D. T. J. Littlewood, and M. J. Telford. 2003. *Xenoturbellida* is a deuterostome that eats molluscs. *Nature* **424**:925-928. *Explicación para el material genético de molusco asociado a Xenoturbellida en algunos estudios filogenéticos.*

Cameron, C.B., J. R. Garey, and B. J. Swalla. 2000. Evolution of the chordate body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phylogeny. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **97**(9):4669-4674. *Los datos de las secuencias moleculares sugieren que los enteropneustos son parafiléticos y que los xenoturbellidos derivan de un antecesor parecido a un enteropneusto.*

Gilbert, S. F. 2006. *Developmental Biology*, ed 8. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Cualquier texto moderno de biología del desarrollo, como lo es éste, proporciona multitud de ejemplos de la contribución de los equinodermos a nuestro conocimiento del desarrollo embrionario.*

Halarych, K. M. 1996. Testing hypothesis of chaetognath origins: long branches revealed by 18S ribosomal DNA. *Syst. Biol.* **45**:223-246. *El análisis sugiere que los quetognatos están estrechamente relacionados con los nematodos.*

Hendler, G., J. E. Miller, D. L. Pawson, and P. M. Kier. 1995. *Sea stars, sea urchins, and allies*. Echinoderms of Florida and the Caribbean. Washington, Smithsonian Institution Press. *Una excelente guía de campo para la identificación de equinodermos.*

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanp214e](http://www.mhhe.com/hickmanp214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.



Dos anfioxos en posición de alimentación.

# 23

## Los cordados

### • CARACTERES GENERALES, PROCORDADOS Y EL ORIGEN DE LOS VERTEBRADOS



## Un largo camino desde el anfioxo

A lo largo de las costas sureñas de Norteamérica, y parcialmente enterrado en la arena del fondo marino, vive un pequeño animal, translúcido y pasiforme, que filtra calladamente partículas orgánicas del agua del mar. Poco llamativo, sin valor comercial y prácticamente desconocido, esta criatura es sin embargo uno de los animales más famosos de la zoología clásica. Se trata del *amphioxo*, un animal que posee claramente los cinco rasgos característicos del filo Cordados: (1) cordón nervioso tubular dorsal, (2) una notocorda de soporte, (3) hendiduras branquiales para la alimentación por filtración, (4) un endostilo para la alimentación por filtración y (5) una cola postanal para la propulsión. Todos estos caracteres aparecen reunidos en una forma primitiva, con la simplicidad de un libro de texto. El anfioxo es un animal que podría haber sido diseñado por un zoólogo para sus clases. Durante el siglo XIX, con el interés por el origen de los vertebrados, un animal que posee claramente los cinco rasgos característicos del filo Cordados: (1) cordón nervioso tubular dorsal, (2) una notocorda de soporte, (3) hendiduras branquiales para la alimentación por filtración, (4) un endostilo para la alimentación por filtración y (5) una cola postanal para la propulsión. Todos estos caracteres aparecen reunidos en una forma primitiva, con la simplicidad de un libro de texto. El anfioxo es un animal que podría haber sido diseñado por un zoólogo para sus clases. Durante el siglo XIX, con el interés por el origen de los vertebrados, un animal que posee claramente los cinco rasgos característicos del filo Cordados: (1) cordón nervioso tubular dorsal, (2) una notocorda de soporte, (3) hendiduras branquiales para la alimentación por filtración, (4) un endostilo para la alimentación por filtración y (5) una cola postanal para la propulsión. Todos estos caracteres aparecen reunidos en una forma primitiva, con la simplicidad de un libro de texto. El anfioxo es un animal que podría haber sido diseñado por un zoólogo para sus clases.

Durante el siglo XIX, con el interés por el origen de los vertebrados, un animal que posee claramente los cinco rasgos característicos del filo Cordados: (1) cordón nervioso tubular dorsal, (2) una notocorda de soporte, (3) hendiduras branquiales para la alimentación por filtración, (4) un endostilo para la alimentación por filtración y (5) una cola postanal para la propulsión. Todos estos caracteres aparecen reunidos en una forma primitiva, con la simplicidad de un libro de texto. El anfioxo es un animal que podría haber sido diseñado por un zoólogo para sus clases. Durante el siglo XIX, con el interés por el origen de los vertebrados, un animal que posee claramente los cinco rasgos característicos del filo Cordados: (1) cordón nervioso tubular dorsal, (2) una notocorda de soporte, (3) hendiduras branquiales para la alimentación por filtración, (4) un endostilo para la alimentación por filtración y (5) una cola postanal para la propulsión. Todos estos caracteres aparecen reunidos en una forma primitiva, con la simplicidad de un libro de texto. El anfioxo es un animal que podría haber sido diseñado por un zoólogo para sus clases.

*Hay un largo camino desde el anfioxo*

*Es un largo camino hasta nosotros*

*Hay un largo camino desde el anfioxo*

*Hasta las cumbres del pensamiento humano.*

*Adiós a branquias y aletas.*

*Bienvenidos pelo y piel.*

*Hay un largo camino desde el anfioxo,*

*Pero venimos de él.*

Pero su situación privilegiada no iba a durar eternamente. Por una parte, el anfioxo carece de una de las más importantes características de los vertebrados: una cabeza definida, con órganos sensoriales especiales y dotada de lo necesario para llevar un modo de vida depredador. Esto, junto con varios rasgos especializados, sugiere actualmente a los zoólogos que el anfioxo representa una línea que se separó tempranamente del linaje de los cordados. Parece que, de hecho, estamos alejados un largo trecho del anfioxo. Sin embargo, aunque se le haya denegado al anfioxo el premio al ancestro de los vertebrados, creemos que se sigue pareciendo al primer prevertebrado más que ningún otro animal conocido.

## LOS CORDADOS

Los animales más conocidos por la mayoría de la gente pertenecen al filo Cordados (*L. chorda*, cuerda). Nuestra propia especie es miembro de este filo, y comparte con el resto de los cordados la característica de la que deriva el nombre del filo: la **notocorda** (Gr. *nóton*, espalda, + *L. chorda*, cordón) (Figura 23-1). Esta estructura la poseen todos los representantes del grupo, ya sea en estados larvarios, embrionarios o durante toda la vida. La notocorda es una especie de varilla semi rígida de naturaleza celular y cubierta por una vaina fibrosa que se extiende, en la mayoría de los casos, a todo lo largo del cuerpo entre el tubo digestivo y el sistema nervioso central. Su principal función es dar consistencia al cuerpo y actuar como un eje esquelético para la inserción de la musculatura natatoria.

El plan estructural de los cordados conserva muchas de las estructuras de los invertebrados no cordados, como una simetría bilateral, un eje anteroposterior, el celoma, la disposición en tubo dentro de un tubo, la metameria y la cefalización. Sin embargo, la posición filogenética exacta de los cordados en el reino animal no está clara.

Se han propuesto dos posibles líneas evolutivas. Las primeras especulaciones, que apuntaban hacia el grupo Artropodos-Artrópodos-Moluscos (rama de los Protostomos) han perdido partidarios. Ahora parece que sólo el grupo formado por Equinodermos y Hemicordados (rama de los Deuterostomos) merece serias consideraciones como grupo hermano de los cordados. Los cordados comparten varias características importantes con los deuterostomos: segmentación radial (p. 166), construcción del ano a partir de la primera abertura embrionaria (blastoporo), con formación de la boca a partir de una abertura de ori-

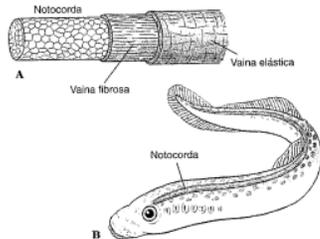


Figura 23-1

A. Estructura de la notocorda y sus vainas circundantes. Las células de la notocorda presentan gruesas paredes, están dispuestas apretadamente y vacuolizadas. La rigidez es producida principalmente por la turgencia del líquido que llena las células y por las vainas del tejido conjuntivo que las rodean. Este tipo primitivo de endoesqueleto es característico de todos los cordados en algún estado de su ciclo vital. La notocorda proporciona la rigidez longitudinal del eje principal del cuerpo, una base de inserción para los músculos del tronco y un eje alrededor del cual se desarrolla la columna vertebral. B. En mixinos y lampreas persiste durante toda la vida, pero en los vertebrados superiores es reemplazada por las vértebras. En los mamíferos encontramos ligeros vestigios de la notocorda en el núcleo pulposo de los discos intervertebrales. Su proceso de formación es diferente en los distintos grupos de los animales. En el anfibio se forma a partir del endodermo; en las aves y los mamíferos aparece como una excrescencia anterior de la línea germinal primitiva.

### Características del filo Cordados

1. Simetría bilateral; cuerpo segmentado; tres hojas embrionarias; celoma bien desarrollado.
2. **Notocorda** (varilla esquelética) existente, al menos, en algún estado de su ciclo.
3. **Cordón nervioso tubular, simple y dorsal**; extremo anterior del cordón generalmente ensanchado para formar el cerebro.
4. **Divertículos faríngeos** presentes en algún estado de su ciclo. En los cordados acuáticos se desarrollan como hendiduras faríngeas.
5. **Endostilo** en el suelo de la faringe o una **glándula tiroidea** derivada del endostilo.
6. **Cola postanal**, generalmente prolongada por detrás del ano, en algún estado, aunque puede persistir o no.
7. Sistema digestivo completo.
8. **Segmentación**, si existe, restringida a la pared del cuerpo, la cabeza y la cola; no afecta al celoma.

gen secundario, y celoma formado primitivamente por fusión de sacos enterocólicos (aunque en la mayoría de los vertebrados la formación del celoma es esquizocélica, una forma de acomodar la gran cantidad de vísceras). Estas características comunes indican una unidad natural entre los Deuterostomos.

El filo Cordados muestra una mayor unidad en cuanto a órganos y sistemas que muchos otros filos. Ecológicamente, los cordados están entre las formas orgánicas con mayor capacidad de adaptación, capaces de ocupar la mayoría de los tipos de hábitat. Ilustran, mejor quizá que cualquier otro grupo animal, los procesos evolutivos básicos del origen de nuevas estructuras, estrategias adaptativas y radiación adaptativa.

### Clasificaciones tradicional y cladista de los Cordados

La clasificación linneana tradicional de los cordados (p. 509) proporciona una forma adecuada de indicar los taxones incluidos en cada uno de los grandes grupos. Sin embargo, desde el punto de vista cladista, algunos de los taxones tradicionales, como los Agnatos o los Reptiles, ya no se reconocen. Esto sucede porque tales taxones no satisfacen el criterio cladista de considerar como taxones válidos solamente a los grupos **monofiléticos**, es decir, a grupos que contengan a todos los descendientes conocidos de un único antecesor común. Los reptiles, por ejemplo, se consideran **parafiléticos** porque no contienen a todos los descendientes de su antecesor común más reciente (p. 568). El antecesor común de los reptiles lo es también de las aves y los mamíferos. Por ello, y como se muestra en el cladograma (Figura 23-3), los reptiles, las aves y los mamíferos componen un clado **monofilético**, denominado Amniotas porque todos ellos desarrollan un huevo con membranas extraembrionarias especiales, una de las cuales es el amnios. Por tanto, y de acuerdo con el cladismo, los reptiles sólo pueden agruparse según un criterio negativo: amniotas que no son ni pájaros ni mamíferos, no hay caracteres nuevos o positivos que unan a los reptiles con exclusión de aves y mamíferos. De forma semejante, los Agnatos (mixinos y lampreas) son un grupo parafilético, porque el antecesor común de los agnatos lo es también del resto de los vertebrados (los Gnatoostomados). Las razones por las que los grupos parafiléticos no se utilizan en la taxonomía cladista se explican detalladamente en el Capítulo 10 (p. 209).

El árbol filogenético de los cordados (Figura 23-2) y el cladograma de éstos (Figura 23-3) proporcionan diferentes tipos de

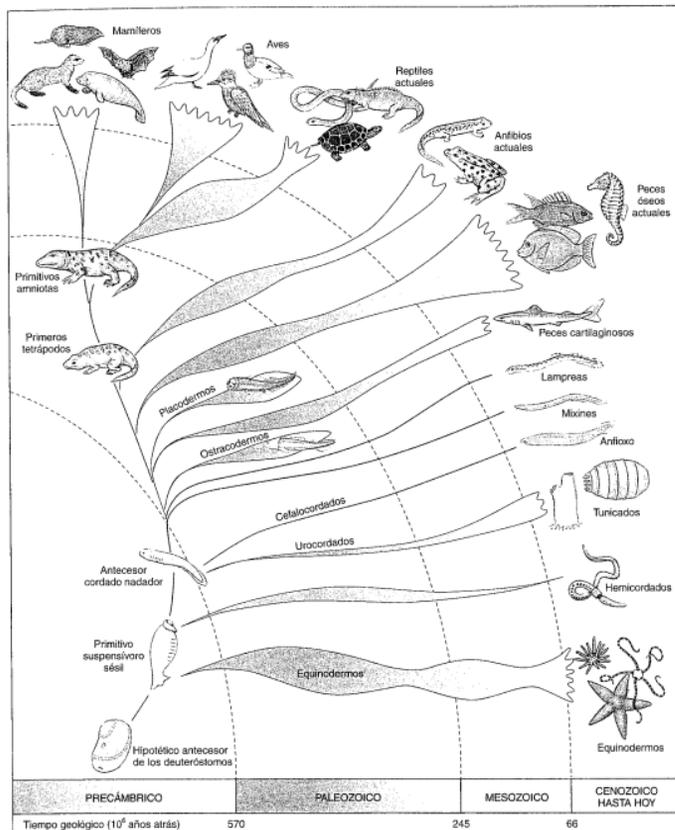


Figura 23-2

Árbol filogenético de los cordados, que sugiere posibles orígenes y relaciones. Se han sugerido otros esquemas, que también son posibles. La abundancia relativa en número de las especies de cada grupo a lo largo del tiempo geológico, según indica el registro fósil, queda sugerida por el engrosamiento y el adelgazamiento de la línea de descendencia de ese grupo.

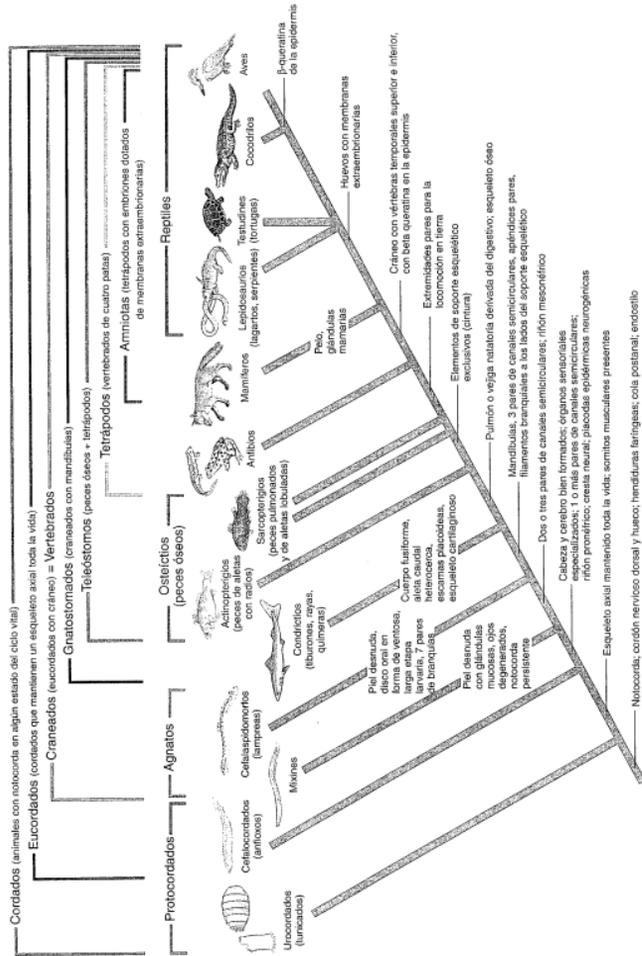


Figura 23-3

Diagrama del filo Cordados, que muestra las probables relaciones entre los grupos monofiléticos que componen el filo. Cada rama del cladograma representa un grupo monofilético. Algunos de los caracteres derivados que identifican las ramificaciones se muestran a la derecha de los puntos de ramificación correspondientes. En la parte superior del cladograma aparece la inclusión progresiva de los grupos monofiléticos en el filo. El término Craneados, aunque comúnmente equivalente a Vertebrados, es preferido por muchos autores porque reconoce que los vertebrados sin mandíbulas (Agnatos) presentan cráneo pero no vertebras. Inmediatamente debajo se encuentran los agrupaciones taxonómicas: Protocondados, Agnatos y Reptiles, que son grupos parafiléticos, no reconocidos como taxones por el cladismo, pero que se mantienen aquí por estar su uso ampliamente extendido.

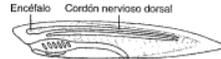
## CINCO CARACTERÍSTICAS EXCLUSIVAS

Las cinco características que, en conjunto, distinguen a los cordados de todos los otros filos son: la **notocorda**, el **cordón nervioso tubular dorsal**, las **hendidas** o **sacos faríngeos**, el **endostilio** y la **cola postanal**. Estas características se presentan siempre en estado embrionario, aunque podrían modificarse o desaparecer en etapas más avanzadas de su ciclo vital. Todos estos rasgos son exclusivos de los cordados, excepto las hendidas faríngeas; los hemocordados también las poseen. En algunos hemocordados también aparece un cordón nervioso dorsal, pero su homología con el de los cordados no está clara.



### Notocorda

La notocorda es una estructura flexible, en forma de varilla, que se extiende a todo lo largo del cuerpo; es también la primera parte del endoesqueleto que aparece en el embrión. La notocorda es un eje para la inserción de la musculatura, y al poder doblarse sin acortarse, permite los movimientos ondulatorios del cuerpo. En la mayoría de los protocondados y en los vertebrados sin mandíbulas, la notocorda persiste durante toda la vida (Figura 23-1). En todos los vertebrados se forman una serie de vértebras cartilaginosas u óseas a partir de las células mesenquimáticas derivadas de bloques mesodérmicos (somitos) a los lados de la notocorda. En la mayoría de los vertebrados la notocorda es reemplazada por las vértebras, aunque generalmente quedan restos entre estas o en su interior.



### Tubo nervioso dorsal

En la mayoría de los filos de vertebrados que tienen cordón nervioso, éste es macizo y ventral con respecto al tubo digestivo, pero

TABLA 23-1

División tradicional del filo Cordados									
Urocordados (unicelulares)	Cefalocordados (lanternas)	Mixines	Petromizantidos (lampreas)	Condriktos (tiburones)	Osteictos (peces óseos)	Anfibios	Reptiles	Aves	Mamíferos
				Cordados					
Protocondados			Vertebrados						
Acranius			Craneados						
Agnatos				Gnatostomados					
					Peces				
						Tetrapodos			
Anamniotas							Amniotas		

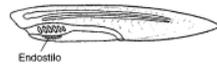
en los cordados es dorsal y tubular (aunque el hueco central pueda quedar casi obliterado durante el crecimiento). El extremo anterior se ensancha para formar el cerebro. El cordón hueco se forma en el embrión por la invaginación de células ectodérmicas de la zona dorsal del cuerpo sobre la notocorda. En los vertebrados, el cordón nervioso corre protegido por los arcos neurales de las vértebras, y el cerebro está rodeado por un cráneo óseo o cartilaginoso.



## Hendiduras o sacos faríngeos

Las hendiduras branquiales faríngeas son aberturas a modo de rendijas que comunican el exterior con la cavidad faríngea. Se forman por invaginación del ectodermo (sarcos faríngeos) y evaginación del endodermo (sacos faríngeos) que limita la farínge. Ambos se unen cuando se encuentran, constituyendo la hendidura en los vertebrados acuáticos. En los amonitos, estas bolsas faríngeas pueden no abrirse y quedan como unas ranuras o sacos. En los tetrápodos los sacos faríngeos dan lugar a varias estructuras diferentes, como la trompa de Eustaquio, la cavidad del oído medio, las tonsilas y la glándula paratiroides (p. 181).

La farínge perforada surgió como un sistema de alimentación por filtración, y como tal se utiliza en los protocordados. El agua, con las partículas alimenticias en suspensión, es dirigida hacia la boca mediante movimientos cilíares y fluye luego al exterior a través de las hendiduras branquiales, donde el alimento queda atrapado en una masa de moco. En los vertebrados, la acción cilíar se sustituye por una bomba muscular que conduce el agua a través de la farínge mediante contracciones y expansiones de la cavidad faríngea. También se modificaron los arcos aórticos, que llevan la sangre por las ramas branquiales. En los protocordados se trata de simples vasos rodeados por tejido conjuntivo. En los peces primitivos se añadió una red capilar en la que sólo las finas paredes, permeables al agua, separaban el agua exterior de la sangre interior. Esto mejoró la eficacia del intercambio gaseoso. Tales adaptaciones condujeron a la evolución de las **branquias internas**, completando así la conversión de la farínge desde un aparato para la alimentación filtradora en los protocordados hasta un órgano respiratorio en los vertebrados acuáticos.



## Endostilo o glándula tiroidea

Hasta hace poco, el endostilo no se reconocía como un carácter fundamental de los cordados. Sin embargo, el endostilo, o su derivado, la glándula tiroidea, se encuentra en todos los cordados, pero no en otros animales. Situado en el suelo de la farínge, segrega moco que atrapa pequeñas partículas de alimento que llegan a la cavidad faríngea. En los protocordados y en la larva de las lampreas se encuentra un endostilo. Algunas células endostilares producen

proteínas yodadas. Estas células son homólogas de la glándula tiroidea secretora de hormonas yodadas en las lampreas adultas y en el resto de los vertebrados. En los cordados primitivos, el endostilo y la farínge perforada trabajan juntos para configurar un eficaz aparato para la alimentación filtradora.



## Cola postnatal

La cola postnatal, junto con la musculatura somática y la rígida notocorda, proporcionan la movilidad que necesitan las larvas de los tunicados y el anfibio para su vida libre nadadora. Como una estructura añadida al cuerpo, por detrás del tubo digestivo, ha evolucionado claramente para la propulsión en el agua. Su eficacia se incrementa más tarde en los peces con la adición de aletas. La cola se investiga en el hombre (forma el cóccix, una serie de pequeñas vértebras en el extremo de la columna vertebral), pero la mayoría de los mamíferos tienen colas bien formadas.

## ORIGEN Y EVOLUCIÓN

Desde mediados del siglo pasado, cuando la teoría de Darwin de la ascendencia común llegó a ser el punto clave para el reconocimiento de las relaciones entre los distintos grupos de organismos, los zoólogos han discutido el problema del origen de los vertebrados. Ha sido difícil reconstruir la historia evolutiva de los cordados más antiguos, ya que eran probablemente criaturas de cuerpo blando que tuvieron pocas oportunidades de llegar a formar fósiles. Aunque recientemente se han descubierto más cordados del Cámbrico (p. 507-510), el registro fósil sigue siendo disperso. Consecuentemente, estas reconstrucciones se realizaron a partir del estudio de organismos vivos, especialmente del análisis de estados tempranos del desarrollo, que tienden a estar más aislados de los cambios evolutivos que las formas adultas diferenciadas.

La mayoría de los primeros intentos por establecer el parentesco entre los cordados y los invertebrados estaban basados en semejanzas referidas a la analogía más que a la homología. Estructuras análogas son aquellas que realizan funciones similares, pero con orígenes diferentes (como las alas de aves y mariposas). Por otro lado, las estructuras homólogas comparten un origen común, pero podrían parecer bastante diferentes (al menos superficialmente) y desempeñar funciones muy distintas. Por ejemplo, las extremidades anteriores de todos los vertebrados son homólogas porque derivan de un apéndice pentadactilo, pudiendo estar modificadas de un modo tan distinto como el brazo de un ser humano y el ala de un ave. Las estructuras homólogas comparten una herencia genética, las análogas no. Obviamente, sólo las homólogas implican una relación evolutiva.

Las primeras especulaciones de los zoólogos apuntaban a que los cordados evolucionaron dentro de la línea protostoma (anélidos y artropodos), pero descartaron esta posibilidad cuando se dieron cuenta de que las supuestas similitudes morfológicas no eran

homólogas. Al principio de este siglo, cuando más se teorizó sobre los patrones de desarrollo de los animales, se hizo poco patente que los cordados debían haberse originado en la rama deuterostoma del reino animal. Como ya se ha explicado antes en el Capítulo 8 (p. 166 y Figura 8-10), los Deuterostomos, un grupo que incluye a Equinodermos, y Esponjas y Cnidarios, tienen varios rasgos embriológicos importantes y comparten secuencias genéticas que los separan claramente de los Protostomos y establecen, sin lugar a dudas, su monofiletismo. Por lo tanto, los deuterostomos son casi con toda seguridad un grupo natural de animales interrelacionados, que tienen su origen en los antiguos mares del Precámbrico. Hay varias líneas de investigación anatómica, embriológica y molecular que sugieren que algún tiempo más tarde, al principio del período Cámbrico, hace 570 millones de años, aparecieron los primeros cordados auténticos, evolucionados a partir de un linaje cercano a los equinodermos y a los hemicordados (Figura 23-2). Las pruebas procedentes del análisis filogenético de secuencias genéticas, del desarrollo y de la morfología sugieren claramente la existencia de un clado que *contenga* a los Equinodermos y los Hemicordados, y de un clado que *contenga* a los Cordados (Figura 22-1, p. 470). Se puede sea el grupo hermano de los Cordados de los primeros cordados a partir del estudio de los dos grupos de cordados actuales que no son vertebrados: los Urocordados y los Cephalocordados.

## SUBFILO UROCORDADOS (TUNICADOS)

Los Urocordados (cordados con cola) o tunicados comprenden unos 1600 especies ampliamente distribuidas en todos los mares, desde la cresta hasta grandes profundidades. La mayoría son sésiles en estado adulto, aunque hay algunos de vida libre. El nombre tunicados está sugerido por la **túnica** resistente e inerte que reviste y protege al animal y que contiene celulosas (Figura 23-4). Cuando son adultos, los tunicados son cordados altamente especializados, ya que en la mayoría de las especies solamente la forma larvaria, que se asemeja a un renacuajo microscópico, presenta las características distintivas de los cordados. Durante la metamorfosis, la notocorda (que en las larvas está restringida a la cola, de ahí el nombre del grupo, Urocordados) y la cola desaparecen, y el cordón nervioso dorsal queda reducido a un simple ganglio.

Los Urocordados están divididos en tres clases: **Ascidáceos** (Gr. *askallon*, bolista, + *aceos*, sufijo), **Appendicularios** (L. *appendix*, que cuelga) y **Talioceos** (Gr. *thalia*, exuberancia, + *aceos*, sufijo). De ellos, los miembros de los Ascidáceos son, con diferencia, los más comunes y mejor conocidos. A menudo son llamados «jerings de mar» debido a que algunas especies descargan con fuerza un chorro de agua por el sífon exhalante cuando se les irrita. Todas las especies de ascidias, excepto unas pocas, son animales sésiles, que se fijan a rocas u otros sustratos duros, como pilotes o cascos de barcos. En muchas regiones se encuentran entre los animales intermareales más abundantes.

Las ascidias pueden ser solitarias, coloniales o compuestas. Cada una de las formas coloniales y solitarias tiene su propia túnica, pero entre las compuestas muchos individuos pueden compartir la misma túnica (Figura 23-5). En algunas de estas ascidias compuestas, cada miembro tiene su propio sífon inhalante, pero la abertura exhalante es común al conjunto.

Las ascidias solitarias (Figura 23-4) son normalmente formas esféricas o cilíndricas. Tapizando la túnica hay una membrana interna, el **manto**. Hacia el exterior se observan dos salientes: el **sífon inhalante**, o sífon oral, que corresponde al extremo anterior del cuerpo, y

el **sífon exhalante**, o sífon atrial, que marca el lado dorsal. Cuando la jeringa de mar se hincha, el agua entra por el sífon inhalante y pasa a una espaciosa **farínge cilíada** que está finamente perforada por hendiduras branquiales, formando una complicada especie de cesta. El agua pasa a través de las hendiduras branquiales hacia una **cavidad atrial**, y de ahí al exterior a través del sífon exhalante.

La alimentación depende de la formación de una red de moco secretada por un surco glandular, el **endostilo**, situado a lo largo de la línea medioventral de la farínge. Los cilios de las hendiduras de la farínge contienen el moco en una lámina que se extiende dorsalmente a través de la cara interna de la farínge. Las partículas alimenticias capturadas en la abertura inhalante quedan atrapadas en la red mucosa, que es entonces transformada en un cordón y transportada posteriormente por los cilios al esfórago y al estómago. Los nutrientes se absorben en el tubo digestivo y los desechos indigeribles se expulsan por el ano, situado cerca del sífon exhalante.

El sistema circulatorio consiste en un corazón ventral y dos grandes vasos, uno a cada lado del corazón; estos vasos conectan con un sistema difuso de vasos menores y espacios sanguíneos al servicio de la «cesta» faríngea (desde se produce el intercambio respiratorio), los órganos digestivos, las gónadas y otras estructuras. Una característica singular, que no se encuentra en ningún otro cordado, es que el corazón conduce la sangre primero en una dirección durante unos cuantos latidos, después hace una pausa, invierte su acción, y dirige la sangre en dirección opuesta durante otros pocos latidos. Otro rasgo subrayable es la presencia de niveles significativamente altos de elementos extraños en la sangre, como vanadio o níobio. La concentración de vanadio en la jeringa de mar *Ciona* puede alcanzar dos millones de veces su concentración en el agua de mar. La función de estos metales raros es un misterio.

El sistema nervioso está reducido a un **ganglio nervioso** y a un piezo localizado en el lado dorsal de la farínge. Bajo el ganglio nervioso se encuentra la **glándula subneural**, que se comunica con

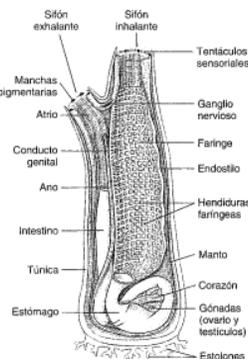


Figura 23-4 Estructura de un tunicado común, *Ciona* sp.

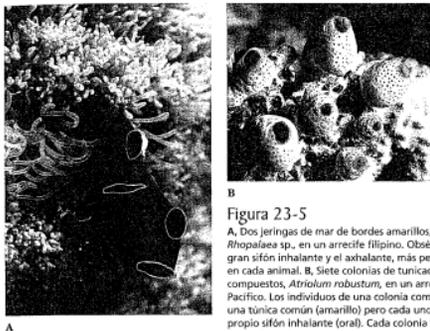


Figura 23-5

A, Dos jeringas de mar de bordes amarillos, *Rhopalaea* sp., en un arrecife filipino. Obsérvese el gran sifón inhalante y el exhalante, más pequeño, en cada animal. B, Siete colonias de tunicados compuestos, *Atrium robustum*, en un arrecife del Pacífico. Los individuos de una colonia comparten una túnica común (amarillo) pero cada uno tiene su propio sifón inhalante (oral). Cada colonia tiene un gran sifón exhalante (atrial) en la parte superior.

la faringe por medio de un conducto. Aparentemente esta glándula toma muestras del agua que entra en la faringe, y adicionalmente puede llevar a cabo una función endocrita relacionada con la reproducción. Las ascidias adultas carecen de notocorda.

Las jeringas de mar son hermafroditas, generalmente con ovarios y testículos únicos en el mismo animal. Las células germinales son transportadas por conductos hasta la cavidad atrial, y de allí al agua circundante, donde se produce la fecundación.

De las cinco características principales de los cordados, las ascidias adultas sólo poseen dos: las hendiduras branquiales faringicas y el endostilo. Sin embargo, la larva larvaria revela el secreto de su verdadero parentesco. La larva renacuajo (Figura 23-6) es una forma alargada y transparente con las cuatro características de los cordados: una notocorda, un cordón nervioso dorsal hueco, una cola propulsora postoral y una gran faringe con endostilo y hendiduras branquiales. La larva no se alimenta, pero nada durante bastantes horas antes de unirse verticalmente mediante su papila adhesiva a algún objeto

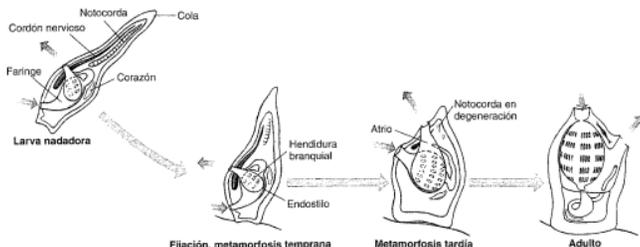


Figura 23-6

Metamorfosis de una ascidia solitaria a partir del estado larvario planctónico.

sólido. Sufre entonces una drástica metamorfosis (Figura 23-6) para convertirse en un adulto sésil, tan modificado que es difícilmente reconocible como cordado.

Los tunicados de la clase Taliceos son formas pelágicas semejantes a un barril o a un linón, con cuerpos transparentes y gelatinosos que, a pesar del considerable tamaño que alcanzan algunas especies, son casi invisibles en la superficie soleada del agua. Algunos son solitarios, pero otros forman cadenas coloniales que pueden llegar a alcanzar varios metros de longitud (Figura 23-7). El cuerpo cilíndrico de los taliceos está típicamente rodeado de bandas de musculatura circular, con los sifones inhalante y exhalante en extremos opuestos. El agua bombeada a través del cuerpo mediante contracciones musculares (no por cilios, como en las ascidias) se utiliza para la locomoción por una especie de propulsión a chorro, para la respiración, y como una fuente de partículas alimenticias que son filtradas en las superficies mucosas. Muchos están provistos de órganos luminosos y emiten una luz brillante por la noche. La mayor parte del cuerpo es hueca, con las vísceras formando una masa compacta en el lado ventral.

El ciclo vital de los taliceos es a menudo complejo y está adaptado para responder a incrementos repentinos de su fuente de alimento. La aparición de gran cantidad de fitoplancton, por ejemplo, es seguida por un incremento explosivo de la población que conduce a una densidad de taliceos extremadamente alta. *Doliolum* y *Salpa* son formas comunes, que se reproducen por la alternancia de generaciones sexuales y asexuales. Se cree que los taliceos han evolucionado a partir de antecesores sésiles, como hicieron las ascidias.

La tercera clase de tunicados, los Apendicularios (Larváceos en algunas clasificaciones) son curiosas criaturas pelágicas parecidas a un renacuajo torcido. El nombre Larváceos hace referencia a su semejanza con los estados larvarios de otros tunicados. Se alimentan de una forma única en el reino animal. Cada uno de ellos construye un delicado hábitculo, una esfera de moco hueca y transparente entrelazada con filtros y pasajes por los que circula el agua (Figura 23-8).



Figura 23-7

Salpas. Los individuos transparentes y delicados de esta especie planctónica están agrupados en cadena. En el interior de cada uno de ellos se ve una gónada opaca, un tubo digestivo opaco y una larga barra branquial serrada.

El fitoplancton y las bacterias atrapados en un filtro en el interior del hábitculo son conducidos a la boca del animal a través de un tubo. Cuando los filtros se obstruyen con desechos, lo que ocurre aproximadamente cada cuatro horas, el apendiculario abandona su hábitculo y construye uno nuevo, un proceso en el que sólo invierte unos pocos minutos. Como los taliceos, los apendicularios pueden constituir densas poblaciones muy rápidamente cuando el alimento es abundante. Bucar entre estos animales, que tienen el tamaño aproximado de nueces, es como nadar en una tormenta de nieve. Los apendicularios son pedomórficos, esto es, son animales sexualmente maduros que han retenido la forma corporal larvaria de sus antecesores evolutivos (ver la nota explicativa de la pedomorfosis en la p. 508).

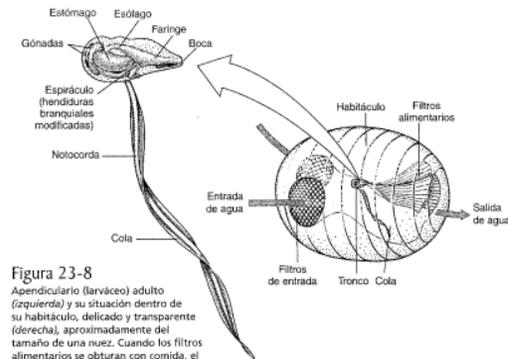


Figura 23-8

Apendiculario (larváceo) adulto (*izquierda*) y su situación dentro de su hábitculo, delicado y transparente (*derecha*), aproximadamente del tamaño de una nuez. Cuando los filtros alimentarios se obturan con comida, el tunicado abandona su vivienda y construye una nueva.

## SUBFILO CEFALOCORDADOS

Los cefalocordados son las lancetas marinas: delgados animales comprimidos lateralmente y transparentes, de 3 a 7 cm de longitud (Figura 23-9) que habitan los fondos arenosos de las aguas costeras de todo el mundo. Las lancetas fueron originalmente el nombre genérico de *Amphioxus* (*Gr. amphí*, ambos extremos, + *oxys*, apuntado), más tarde abandonado por el de *Branchiostoma* (*Gr. branchia*, branquias, + *stoma*, boca). Esto dejó al término -anfioxo como un nombre común adecuado para las 29 especies de este diminuto subfilo. En las aguas costeras de Norteamérica se encuentran cinco especies de anfioxo.

El anfioxo es especialmente interesante, ya que posee las cuatro características distintivas de los cordados de una forma simple. El agua entra por la boca, impulsada por los cilios de la cavidad bucal, y pasa a través de numerosas hendiduras branquiales en la faringe, donde el alimento es atrapado en un moco segregado por el endostilo y posteriormente trasladado al intestino. Aquí las partículas alimenticias se separan del moco y pasan a un ciego hepático, donde son fagocitadas y digeridas intracelularmente. El alimento se mueve a través del tubo digestivo por la acción de los cilios, concentrados en una zona que se tñe de oscuro, llamada anillo ileocólico (Figura 23-9), en vez de mediante contracciones musculares como en los vertebrados. Al igual que en los tunicados, el agua filtrada es conducida al atrio y abandona el cuerpo por un atrioforo (equivalente al sifón exhalante de los tunicados).

El sistema circulatorio es complejo para un cordado tan simple. El patrón de corrientes es marcadamente similar al de los peces primitivos, aunque no existe corazón. La sangre es bombeada hacia delante en la **aorta ventral** mediante contracciones peristálticas de la pared del tubo, y pasa después a través de las arterias branquiales (arcos aórticos) en las barras branquiales, a

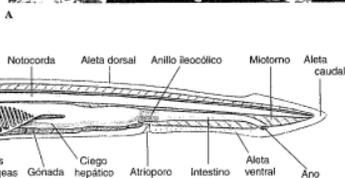
las dos **aortas dorsales**, que después se unen para constituir una única aorta. Desde aquí la sangre se distribuye a los tejidos corporales por microcirculación y se recoge en venas que la devuelven a la aorta ventral. La sangre carece de eritrocitos y hemoglobina, por lo que se piensa que solamente transporta nutrientes, sin intervenir en el intercambio gaseoso. No existen branquias especializadas para la respiración en la faringe; el intercambio gaseoso se realiza a través de la superficie corporal.

El sistema nervioso se centra alrededor de un cordón nervioso hueco situado sobre la notocorda. Pares de nervios espinales emergen en cada segmento miotómico (muscular) del tronco. Los órganos de los sentidos son receptores simples, e incluyen un ocelo anterior e impar, que funciona como un fotoreceptor. Aunque el extremo anterior del tubo nervioso no está ensanchado en el característico cefaló de los vertebrados, sí parece ser homólogo a pates de éste.

Los sexos están diferenciados. Los gametos se liberan en la cavidad atrial y

Figura 23-9

**Anfioxo.** Este interesante cefalocordado, habitante de los fondos, posee las cuatro características distintivas de los cordados (notocorda, cordón nervioso dorsal, hendiduras branquiales faríngeas y cola postanal). Se cree que el antecesor de los vertebrados tenía una organización similar **A**. Anfioxo vivo en la posición típica para alimentarse por filtración. Véase el capuchón oral con tentáculos alrededor de la boca. **B**, Estructura interna.



salen por el atrio poro al exterior, donde se produce la fecundación. La segmentación es total (holoblástica), y se produce una gástrula por invaginación. Las larvas maduran pronto tras la puesta y asumen gradualmente la forma de adultos.

Ningún otro cordado exhibe las características diagnósticas de los cordados tan claramente como el anfioxo. Además de los cuatro rasgos anatómicos distintivos de los cordados, el anfioxo posee varias características que anticipan el patrón de los vertebrados. Entre ellas está el divertículo hepático, un ciego que recuerda al páncreas de los vertebrados o en su secreción de enzimas digestivas y al hígado por almacenar glucógeno, la **musculatura del tronco segmentada**, y el patrón circulatorio básico de los cordados más avanzados. Como se tratará más adelante, (p. 508), muchos zoólogos consideran al anfioxo como un descendiente vivo del antecesor que dio lugar tanto a los cefalocordados como a los vertebrados. En tal caso, y en términos cladistas, los Cefalocordados son el grupo hermano actual de los Vertebrados (Figura 23-3).

## SUBFILO VERTEBRADOS (CRANEADOS)

El cráneo subfilo de los cordados es el amplio y diverso grupo de los Vertebrados, que se tratarán en los Capítulos 24 a 28. Este grupo monofilético comparte las características básicas de los cordados con los otros dos subfilos, pero además presenta una serie de homologías nuevas que los otros no tienen. El otro nombre del subfilo, Craneados, describe mejor al grupo, ya que todos ellos presentan un cráneo (envuelta ósea o cartilaginosa del encéfalo) pero no todos tienen vértebras, como por ejemplo los peces sin mandíbulas.

## Adaptaciones que han guiado la evolución de los vertebrados

Los primeros vertebrados eran considerablemente más grandes y más activos que los protocordados. Su mayor velocidad y movilidad fueron el resultado de modificaciones en el esqueleto y en el sistema muscular. El mayor nivel de actividad y el mayor tamaño también necesitan estructuras especializadas en la localización, la captura y la digestión del alimento, además de adaptaciones para mantener una mayor tasa metabólica.

### Modificaciones musculo-esqueléticas

La mayoría de los vertebrados poseen un exoesqueleto y un endoesqueleto de cartilago o de hueso. El endoesqueleto permite un tamaño corporal casi ilimitado, con mucha mayor economía de material de construcción que el exoesqueleto de los artrópodos. Cientos de vertebrados se han convertido en los mayores animales de la tierra. El endoesqueleto constituye un excelente armazón articulado para los músculos. La forma de los músculos segmentarios (miómeros) cambió desde la V de los cefalocordados hasta la W de los vertebrados. Esta mayor complejidad en el plegamiento de los miómeros proporciona un potente control sobre una mayor longitud del cuerpo. También son exclusivos de los vertebrados los radios de las aletas de origen dérmico, que ayudan a la natación.

El endoesqueleto estaba probablemente compuesto al principio por cartilago, que más tarde daría paso al hueso. El cartilago, por su rápido crecimiento y flexibilidad, resulta ideal como el primer esqueleto que aparece en todos los embriones de vertebrados. En los agnatos (mixines y lampreas), en los tiburones y sus parientes, e incluso en algunos peces óseos primitivos como los esturiones, el

### Características del subfilo Vertebrados

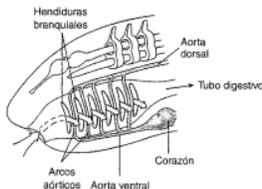
1. Las principales características de los cordados (**notocorda**, **cordón nervioso dorsal**, **hendiduras branquiales y cola postanal**), todas ellas manifiestas en algún estado de su ciclo vital.
2. El **tegumento**, constituido por dos porciones, una **epidermis** externa de epitelio estratificado, formada a partir del ectodermo, y una **dermis** interna, de tejido coqueño, que deriva del mesodermo; muchas modificaciones en la piel, entre ellas glándulas, escamas, plumas, garras, astas y pelo.
3. **Endoesqueleto** diferenciado de cartilago o hueso, que consiste en una columna vertebral (excepto en los mixines, que carecen de vértebras) y un esqueleto cefálico (cráneo y esqueleto faríngeo) formado principalmente a partir de **células de la cresta neural**.
4. **Farínge musculosa** y perforada; en los peces las hendiduras faríngeas presentan branquias y arcos aórticos musculares; en los tetrápodos, la farínge, muy reducida, es una fuente de tejido glandular.
5. Músculos segmentarios en forma de W, o **miómeros**, para optimizar los movimientos.
6. **Sistema digestivo completo y muscularizado**, provisto de hígado y páncreas.
7. Sistema circulatorio que consiste en un **corazón ventral** de múltiples cámaras; sistema cerrado de vasos sanguíneos con arterias, venas y capilares; fluido sanguíneo con **eritrocitos** que contienen **hemoglobina**; arcos aórticos pares, que conectan las aletas dorsal y ventral y se ramifican hacia las branquias en los vertebrados acuáticos; en los terrestres presentan modificaciones en la disposición de los arcos aórticos para constituir los sistemas pulmonar y sistémico.
8. **Celoma** bien desarrollado, dividido en una cavidad pericárdica y una cavidad pleuroperitoneal.
9. Sistema excretor constituido por **riñones pares** (de tipo mesartrio o metartrio en los adultos) que provee de conductos de desague a la cloaca.
10. **Encefalo tripártito**; altamente diferenciado; diez o doce pares de **nervios craneales**; un par de nervios espinales por cada nervio motomero; **órganos sensoriales especiales**, pares, derivados de **placodas epidérmicas**.
11. **Sistema endocrino** de glándulas sin conductos dispersas por el cuerpo.
12. Sexos casi siempre separados; cada sexo presenta gónadas pares con conductos que descargan sus productos en la cloaca o en aberturas cerca del ano.
13. La mayoría de los vertebrados con dos pares de apéndices, mantenidos por cinturas y un esqueleto apendicular.

mos con tasas metabólicas elevadas. El almacenamiento y la regulación de iones de calcio y fósforo fueron probablemente importantes funciones del hueso en los primeros vertebrados. Debemos notar que la mayoría de los vertebrados poseen un exoesqueleto bien desarrollado (que se forma a partir del tegumento), aunque en muchas formas está muy modificado. Algunos peces primitivos, como los ostracodermos y los placodermos, estaban parcialmente cubiertos por una armadura de hueso dérmico. Esta armadura se ha modificado dando lugar a escamas en los peces posteriores. Muchos de los huesos que protegen al cerebro de los vertebrados más avanzados se forman en realidad a partir de células de la dermis! La mayoría de los vertebrados están protegidos además con estructuras queratinizadas derivadas de la epidermis, como las escamas de los reptiles, el pelo, las plumas, las garras y los cuernos.



### Mejoras fisiológicas

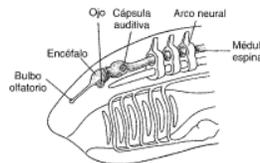
Los vertebrados presentan modificaciones en los sistemas digestivo, respiratorio, circulatorio, y excretor para satisfacer unas mayores necesidades metabólicas. La farínge perforada evolucionó en los primeros cordados como un sistema para la alimentación filtradora, que utiliza cilios y moco para mover el agua y atrapar pequeñas partículas de alimento en suspensión. En los vertebrados, la adición de musculatura a la farínge creó una poderosa bomba para el movimiento del agua. Al originarse las branquias, muy vascularizadas, la función de la farínge pasó a ser el intercambio gaseoso. Los cambios en el tracto digestivo, que incluyen el paso de la acción ciliar a la acción muscular para el movimiento del alimento, además de las glándulas digestivas accesorias, el hígado y el páncreas, fueron necesarios para manejar la mayor cantidad de comida ingerida. Un corazón ventral, con tres cámaras: seno venoso, aseo y ventrículo, más los enterocitos con hemoglobina, mejoraron el transporte de nutrientes, gases y otras sustancias. Los protocordados no tienen riñones diferenciados, pero los vertebrados poseen riñones glomerulares pares que extraen los residuos metabólicos y regulan el equilibrio de iones y fluidos corporales.



endoesqueleto del adulto está compuesto mayoritariamente de cartilago. El hueso puede haber resultado adaptativo para los primeros vertebrados de distintas formas. La presencia de hueso en el tegumento de los ostracodermos y otros peces primitivos les dotó de protección frente a los depredadores, aunque hay ventajas del hueso aún más importantes. La fuerza estructural del hueso es superior a la del cartilago, lo que lo hace ideal para la inserción de musculatura en áreas de alto estrés mecánico. Una de las ideas más interesantes es que la función que estuvo asociada a la aparición del hueso fue la regulación de los minerales del organismo. El fósforo y el calcio se utilizan en muchos procesos metabólicos y tienen una demanda muy alta en los organos-

## Cabeza, cerebro y sistema sensorial nuevos

Cuando los antecesores de los vertebrados pasaron de una alimentación filtradora a un tipo de vida depredadora, se hicieron esenciales nuevos controles integradores, sensoriales y motores para la localización y captura de presas más grandes. El extremo anterior del cordón nervioso se ensanchó para formar un **cerebro tripartito** (anterior, medio y posterior), protegido por un cráneo cartilagenoso u óseo. Se desarrollaron pares de órganos sensoriales externos, especialmente diseñados para la recepción a distancia. Se trataba de ojos con lentes y retinas invertidas; receptores de presión, tales como oídos internos diseñados para el equilibrio y para incluir la recepción sonora, y receptores químicos que incluían receptores del gusto y órganos olfativos exquisitamente sensibles; un sistema de línea lateral para detectar las vibraciones del agua; y electroreceptores para percibir corrientes eléctricas que desvelaran la presencia de presas.



## Cresta neural, placodas neurales y genes Hox

El desarrollo de la novedosa cabeza y los órganos sensoriales puros de los vertebrados fue fundamentalmente el resultado de dos innovaciones embrionarias que solamente se encuentran en los vertebrados: la **cresta neural** y las **placodas epidérmicas**. La cresta neural, una población de células ectodérmicas situadas a lo largo del tubo neural del embrión (Figura 8-27, p. 182), contribuye a la formación de muchas estructuras distintas, como la mayor parte del cráneo, el esqueleto faringeo, la dentina de los dientes, algunos nervios craneales, los ganglios, las glándulas endocrinas y las células de Schwann. Además, puede regular el desarrollo de los tejidos adyacentes, como el esmalte dentario y los músculos faríngeos (branciómetros). Las placodas epidérmicas (*Gr. placó*, placa) son engrosamientos de la ectodermis que aparecen en el extremo anterior, a cada lado del tubo neural. Dan lugar al epitelio olfativo, al cristalino del ojo, al epitelio del oído interno, a ciertos ganglios, y a los nervios craneales y los mecano y electroreceptores de la línea lateral. Las placodas también inducen la formación de las papilas gustativas. Por tanto, la cabeza de los vertebrados, con sus estructuras sensoriales situadas junto a la boca (posteriormente equipada con mandíbulas para la captura de presas) comenzó su configuración mediante la aparición de tipos celulares completamente nuevos.

Recientes estudios sobre la distribución de los genes con secuencias hométicas que controlan el modelo corporal de los embriones de los cordados (los genes hométicos se describen en las pp. 171-172) sugieren que los genes *Hox* se duplicaron aproximadamente en el momento del origen de los vertebrados. En el anfibio y en otros invertebrados se encuentra una copia de los genes *Hox*, mientras que los gnatóstomados actuales tienen cuatro copias. Quizás estas copias adicionales de genes controladores de la organización corporal proporcionen material genético "libre" con el que desarrollar un tipo de animal más complejo.

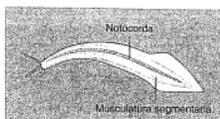


Figura 23-10

*Pikaia*, el cordado más antiguo que se conoce, de los estratos de Burgess, en la Columbia Británica, Canadá.

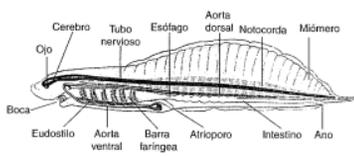


Figura 23-11

Haikouella, un cordado con varios rasgos de vertebrado, procedente de los yacimientos cámbricos de Haikou, en China. Se ha propuesto como el grupo hermano de los Vertebrados (Craneados).

## Búsqueda del vertebrado ancestral

La mayoría de los vertebrados fósiles de principios del Paleozoico, los ostracodermos, que no tenían mandíbulas (p. 510), comparten muchas características novedosas en cuanto al desarrollo de sus sistemas orgánicos con los vertebrados actuales. Estos sistemas de órganos debieron originarse en un vertebrado muy temprano o en el linaje de los cordados invertebrados. Los cordados invertebrados fósiles son raros, y se conocen principalmente gracias a dos yacimientos: los famosos estratos de Burgess en la Columbia Británica, Canadá (p. 110), del Cámbrico medio, y los recientemente descubiertos lechos fósiles de principios del Cámbrico en Chengjiang y Haikou, China. De Chengjiang conocemos una ascidia y *Yunnanzoon*, posiblemente un cefalocordado. Algo mejor conocido es *Pikaia*, una criatura acintada y en cierto modo pisciforme, de unos 5 cm de longitud, descubierta en los estratos de Burgess (Figura 23-10). La presencia de mióneros en forma de Y y una notocorda idéntica a *Pikaia* es un cordado. Su semejanza superficial con el anfibio sugiere que puede ser un cefalocordado primitivo.

*Haikouella lanceolata* ha proporcionado gran cantidad de información acerca del origen de los vertebrados, esta criatura pisciforme, de la que se conocen unos 300 ejemplares fósiles, se ha descubierto recientemente en sedimentos de 530 millones de años de antigüedad cerca de Haikou. Poseían varios rasgos que los identifican claramente como cordados, como una notocorda, faringe y un cordón nervioso dorsal, pero también tenían caracteres más típicos de los vertebrados, como músculos faríngeos, ojos pares y un encefalo desarrollado (Figura 23-11). Sin embargo, no se trata de un vertebrado, porque los fósiles carecen de varios rasgos diagnósticos de éstos, como un cráneo, el oído y un telencefalo (la región más adelantada del cerebro anterior) patente. Así, resulta ser morfológicamente transitorio entre los cefalocordados y los vertebrados. John Mallat, Jun-Yuan Chen y sus colaboradores, que han estudiado profundamente estos fósiles, creen que *Haikouella* puede ser el taxón hermano de los Vertebrados. A pesar de los recientes hallazgos fósiles de cordados primitivos, la mayoría de las especulaciones sobre el origen de los vertebrados se han centrado

en los protocordados actuales, en parte porque se conocen mucho mejor que las formas fósiles.

Butler y Hodon han propuesto una explicación sobre cómo los ojos pares de los vertebrados han evolucionado a partir del único ojo mediano de un antecesor semejante al anfibio. El gen homeótico *Pax-6* es el responsable de la formación de una región ocular cerca del cerebro medio. Los productos de otro gen, *Sonic hedgehog*, inhiben la expresión de *Pax-6* en la línea media, dando lugar así a la producción de ojos pares a los lados. Se ha comprobado en ratones que la ausencia de *Sonic hedgehog* mediante manipulación genética da como resultado la formación de un único ojo mediano.

## Hipótesis de Garstang de la evolución larvaria de los cordados

Los cordados han seguido dos rutas en los primeros tiempos de su evolución: una conlujó a los sedentarios urocordados, y la otra a los cefalocordados y los vertebrados, activos y móviles. En 1928, W. Garstang, en Inglaterra, propuso una nueva hipótesis. Sugirió que el grupo ancestral de los cordados estuvo en el estado adulto la forma larvaria de los animales tunicados sésiles, semejantes a las ascidias. De hecho, la larva renacuajo de las ascidias presenta todos los caracteres que la califican de posible antecesor de los cordados; notocorda, cordón nervioso dorsal y hueco, hendiduras faríngeas, endostilo y cola postanal. Garstang sugirió que, en algún momento, la larva renacuajo no sufrió la metamorfosis hasta un tunicado adulto, sino que desarrolló gónadas y se reprodujo en estado larvario. Como el devenir de la evolución, apareció un nuevo grupo de animales nadadores, los ancestros de los cefalocordados y vertebrados (Figura 23-12).

Garstang llamó a este proceso **pedomorfosis** (*Gr. país*, niño, + *morfé*, forma), un término que describe la presencia de caracteres juveniles o larvales en el cuerpo del adulto. Garstang sugirió que la

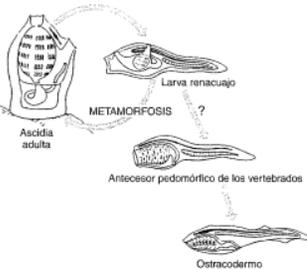


Figura 23-12

Hipótesis de Garstang sobre el origen de los vertebrados. Las ascidias adultas viven en los fondos marinos, pero se reproducen usando un estado larvario planctónico. Hace más de 500 millones de años, una larva de ese tipo lograría reproducirse en estado libre. Esas formas evolucionarían hacia los ostracodermos, los primeros vertebrados conocidos.

evolución puede actuar en los estados larvares de los animales, lo que en este caso condujo al linaje de los vertebrados. La pedomorfosis es un fenómeno bien conocido en varios grupos de animales (la pedomorfosis de los anfibios se describe en las pp. 550-551). Aunque ha sido aceptada durante mucho tiempo, la hipótesis de Garstang se ha puesto en cuestión recientemente. En primer lugar, las filogenias generadas a partir de datos moleculares, junto con la información del registro fósil, sugieren que el antecesor de los deuterostomos nadaba libremente. En segundo lugar, otras filogenias a partir de datos moleculares apuntan a que las ascidias sésiles representan un modelo corporal derivado, y que los apendicularios, de vida libre, son probablemente más similares en su organización a los cordados ancestrales.

La pedomorfosis, o desplazamiento de caracteres larvares o juveniles ancestrales a un descendiente adulto, puede producirse por tres fenómenos evolutivos y del desarrollo: la reetenia, la progesnisis y el desarrollo retardado. En la reetenia, la tasa de crecimiento del cuerpo se ralentiza, de forma que el animal alcanza la madurez sexual sin tener aún la forma adulta. La progesnisis es la maduración precoz de las gónadas en un organismo larvario o juvenil, que deja entonces de crecer y nunca alcanza el estado adulto. En el desarrollo retardado, la aparición de un proceso del crecimiento se retrasa con respecto a la madurez reproductora, por lo que en el momento de la reproducción la forma adulta anterior no se ha conseguido todavía. Por lo tanto, la reetenia, la progesnisis y el desarrollo retardado describen modos diferentes en los que puede producirse la pedomorfosis. Los biólogos utilizan el término global **pedomorfosis** para describir los resultados de estos procesos evolutivos.

## Posición del anfibio

Los zoólogos consideran que el anfibio es el pariente vivo más próximo de los vertebrados. Los cefalocordados comparten varios caracteres con los vertebrados que no existen en los tunicados, como los mióneros segmentados, las aortas dorsal y ventral, los arcos branquiales o aórticos y los podocitos, células excitadoras especializadas. Sin embargo, y como ya se apuntó en el prólogo de este capítulo (p. 495), es poco probable que el anfibio sea el antecesor común más reciente de los vertebrados, ya que carece de cerebro tripartito, cráneo con cavidades, órganos sensoriales especiales, faringe y tracto digestivo muscularizado, y tejido de la cresta neural, todo ello supuestamente presente en tal antecesor. Además, las aletas más grandes de algunos cefalocordados extintos sugieren que eran meros nadadores que el actual anfibio.

A pesar de estas especializaciones, muchos zoólogos piensan que el anfibio ha retenido la estructura corporal de la condición prevertebrada primitiva. Por tanto, los cefalocordados son probablemente los parientes vivos más cercanos de los vertebrados (Figura 23-3). El fósil *Haikouella* es probablemente el taxón hermano de los vertebrados.

## La larva ammocete de la lamprea como modelo del arquetipo de los cordados

Las lampreas (peces sin mandíbulas de la clase Petromyzoniformes, objeto de discusión en el próximo capítulo) tienen un estado larvario en forma dulce conocida como estado **ammocete** (Figura 23-13). En el agua del cuerpo, la apariencia, los hábitos de vida y la mayoría de los detalles

## Clasificación linneana tradicional de los actuales miembros del filo Cordados

### Filo Cordados

**Subfilo Urocordados** (*Gr. oura, cola*, + *L. chorda, cordón*) (**Tunicados**). Notocorda y cordón nervioso sólo en larvas nadadoras; adultos sésiles y rodeados por una túnica. Unas 1600 especies.

**Subfilo Cefalocordados** (*Gr. cephalo*, cabeza, + *L. chorda, cordón*) **lanctans (anfioxo)**. Notocorda y cordón nervioso a lo largo de toda la longitud del cuerpo y que persiste durante toda la vida; psiciformes. 29 especies.

**Subfilo Vertebrados** (*L. vertebratus*, dorso óseo). (**Craneados**): vertebrados. Cráneo óseo o cartilaginoso que rodea al cerebro tripartito; cabeza bien desarrollada con órganos sensoriales pares; generalmente con vértebras, con corazón muscular, tracto digestivo muscularizado, riñones pares.

**Superclase Agnatos** (*Gr. agnathos, mandíbula*) **mixines y lampreas**. Sin verdaderas mandíbulas ni apéndices. Grupo parafilético.

**Clase Mixines** (*Gr. myxoz, viscosidad*): **mixines**. Boca terminal con cuatro pares de tentáculos; sin embudo bucal; 1 a 16 pares de aberturas branquiales externas; sin vértebras; glándulas mucilaginosas. Unas 70 especies.

**Clase Petromizontídeos** (*Gr. petros, piedra*, + *myxoz, sorber*) **lampreas**. Boca succiona con dientes córneos y sin tentáculos; con embudo bucal; siete pares de bolsas branquiales; vértebras sólo presentes como arcos neurales. 38 especies.

**Superclase Gnathostomados** (*Gr. gnathos, mandíbula*, + *stoma, boca*) **peces con mandíbulas, tetrápodos**. Con mandíbulas y, generalmente, extremidades pares.

**Clase Condrictios** (*Gr. chondros, cartilago*, + *ichthys, pez*): **tiburones, rayas, torpedos y quimeras**. Esqueleto cartilaginoso; intestino con válvula espiral; apéndices copuladores en los machos; sin vejiga natatoria. Unas 970 especies.

**Clase Actinoptergios** (*Gr. aktis, rallo*, + *pteryg, aleta, ala*) **peces de aletas con radios**. Esqueleto ósificado; branquias simples abiertas a cada lado, cubiertas con óperculo; aletas pares sujetas por radios óseos; musculatura de los apéndices interna; vejiga natatoria fundamentalmente como órgano hidrostático; atrió y ventrículo sin dividir. Unas 27 000 especies.

**Clase Sarcopterygios** (*Gr. sarxos, blanco*, + *pteryg, aleta*) **peces de aletas lobuladas**. Esqueleto ósificado; abertura branquial única cubierta por un óperculo; aletas pares con esqueleto interno y musculatura interna; cola diférica; intestino con válvula espiral; generalmente con vejiga natatoria semejante a un pulmón; atrió y ventrículo parcialmente divididos. 8 especies. Parafiléticos a menos que se incluya con ellos a los tetrápodos.

**Clase Anfibios** (*Gr. amphí, ambos o doble*, + *bios, vida*) **anfibios**. Tetrápodos ectotérmicos; respiración pulmonar, branquial o cutánea; desarrollo a través de estados larvares; piel húmeda, que contiene glándulas mucosas y carece de escamas. Unas 5500 especies.

**Clase Reptiles** (*L. reptare, reptar*) **reptiles**. Tetrápodos, poikilotermos o ectotermos (algunos homeotermos) con pulmones; desarrollo embrionario dentro de un huevo con cáscara, sin etapas larvares; piel seca, que carece de glándulas mucosas y está cubierta de escamas epidérmicas. Es un grupo parafilético a menos que se incluya a las aves. Unas 8100 especies.

**Clase Aves** (*pl. de avis, pájaro*) **aves**. Vertebrados homeotermos; extremidades anteriores modificadas para el vuelo; cuerpo cubierto con plumas; escamas en las patas. Unas 9700 especies.

**Clase Mamíferos** (*L. mamma, pecho*, *teta*) **mamíferos**. Vertebrados homeotermos con glándulas mamarias; cuerpo más o menos cubierto con pelo; cerebro grande; con neocórtex; tres huesecillos en el oído medio. Unas 4800 especies.

anatómicos, la larva ammocete recuerda a un anfioxo. De hecho, la larva de la lamprea recibió el nombre genérico de *Ammocetes* (*Gr. ammos, arena*, + *koité*, lecho, refiriéndose al hábitat preferente de la larva), en el siglo XIX, cuando erróneamente se pensó que era un cefalocordado adulto, estrechamente relacionado con el anfioxo. La

larva ammocete es tan diferente de la lamprea adulta que el error es comprensible; la relación correcta entre ambas no se explicó hasta que se observó la metamorfosis en la lamprea adulta.

La larva de la lamprea tiene un cuerpo largo y delgado con un capuchón oral rodeando a la boca, muy semejante al del anfioxo

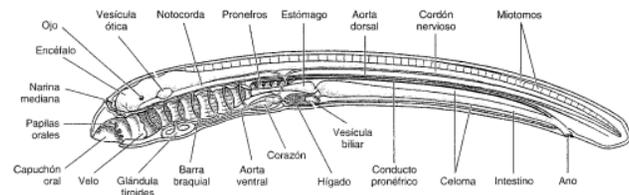


Figura 23-13

Larva ammocete, estado larvario dulciacuicola de una lamprea marina. Aunque se parece al anfioxo en muchos aspectos, la larva ammocete tiene un encéfalo bien desarrollado, ojos pares, riñón pronéfrico, y otros caracteres que faltan en el anfioxo, pero son representativos del arquetipo de los vertebrados.

(Figura 23-13). El ammocete se alimenta por filtración, pero en vez de hacerlo como el anfioxo, absorbiendo agua al interior de la faringe por acción de los cilios, el ammocete crea una corriente mediante bombeo muscular, de forma parecida a como lo hacen los peces modernos. La organización de la musculatura del cuerpo en miotomas, la presencia de una notocorda que funciona como eje esquelético principal y el esquema del sistema circulatorio son características estructurales muy semejantes a las del anfioxo.

La larva ammocete tiene varias características que no presenta el anfioxo y que son homólogas a las correspondientes de los vertebrados. Éstas son: un corazón bicameral, un cerebro tripartito, órganos sensoriales especiales derivados de placodas epidérmicas, y una glándula hipoesférica. El riñón es pronéfrico (pp. 673-674) y conforme con el plan básico de los vertebrados. En vez de las numerosas hendiduras branquiales presentes en el anfioxo, la larva ammocete sólo tiene siete pares de bolsas branquiales y otras tantas hendiduras. De las barras branquiales que separan las hendiduras branquiales sobresalen filamentos con lamelas secundarias muy semejantes a las de los peces superiores (Figura 24-29, p. 533). La larva ammocete tiene también un verdadero órgano en lugar del ciego hepático del anfioxo, una vesícula biliar, y tejido pancreático (pero no una glándula pancreática diferenciada).

La larva ammocete muestra la condición más primitiva para estos rasgos de todos los vertebrados actuales. Presenta claramente muchos de los caracteres distintivos derivados del grupo, que quedan enmarcados en el desarrollo de otros vertebrados actuales. Puede que su estado sea el más próximo al supuesto arquetipo del vertebrado ancestral.

## Otros vertebrados: los ostracodermos sin mandíbulas

Los fósiles más antiguos de vertebrados fueron hasta hace muy poco peces acorazados sin mandíbulas procedentes de depósitos del Cámbrico tardío y del Ordovícico, llamados **ostracodermos** (*Gr. ostrakon, concha*, + *derma, piel*). Durante los últimos 10 años, los

investigadores han descubierto numerosos fósiles de 530 millones de años en los fructíferos yacimientos de Chengjiang que pertenecen a dos (probablemente sólo uno) vertebrados psiciformes: *Myloburina* (*Gr. mylla, pez marino*, + *Kunning, una ciudad china*) y *Haikouichthys* (*Haikou, una ciudad china*, + *Gr. ichthys, pez*). Estos fósiles llevan hacia atrás el origen de los vertebrados, al menos hasta principios del Cámbrico. Estos fósiles muestran muchos rasgos típicos de los vertebrados, como un corazón, ojos pares, cápsulas óticas, y lo que se ha interpretado como vértebras rudimentarias.

Los primeros ostracodermos estaban protegidos por hueso en su demás y carecían de las aletas pares que en los peces posteriores resultaron tan importantes para la estabilidad (Figura 23-14). Los movimientos nataatorios de uno de los primeros grupos, los **heterostracos** (*Gr. heteros, diferente*, + *ostrakon, concha*), también llamados prespillofóros, debían ser lentos e ineficaces, aunque suficientes para propulsarse por el fondo marino en busca de alimento. Con bocas circulares fijas o en forma de hendidura, probablemente filtraban pequeñas partículas de alimento del agua marina o del fondo oceánico. Sin embargo, y a diferencia de los protovertebrados, los ostracodermos introducían agua en su faringe por bombeo muscular, una innovación importante, que ha sugerido a algunos autores que los ostracodermos pudieron ser depredadores móviles, que se alimentaban de presas de cuerpo blando.

El término «ostracodermo» no designa un conjunto evolutivo natural, sino que se ha adoptado por conveniencia para describir varios grupos de peces extintos, sin mandíbulas y fuertemente acorazados.

Durante el período Devónico, los heterostracos sufrieron una gran radiación que condujo a la aparición de varias formas peculiares. Sin desarrollar en ningún caso aletas pares ni mandíbulas, estos primitivos vertebrados dominaron durante 150 millones de años, hasta que se extinguieron al final del Devónico.

Otro grupo de ostracodermos, los **osteostracos** (*Gr. osteon, hueso*, + *ostrakon, concha*), convivieron con los heterostracos

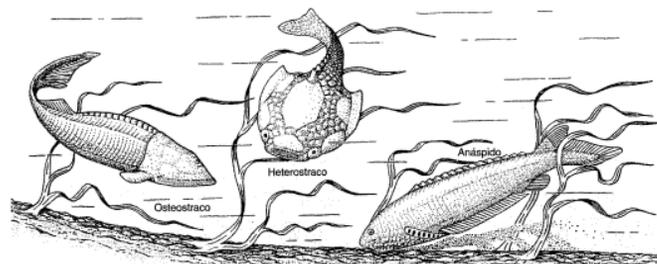


Figura 23-14

Tres ostracodermos, peces sin mandíbulas del Silúrico y el Devónico. Se representan tal y como aparecían mientras se alimentaban en los fondos de un mar o lago del Devónico. Eran filtradores, pero empleaban una potente bomba faríngea para introducir agua en la boca, en lugar de los mecanismos cilíares, mucho más limitados, de sus antecesores provertebrados (que presumiblemente se parecían más al anfioxo a este respecto).

durante el Devónico. Los osteostracos poseían aletas pectorales pares, una innovación que mejoró la eficacia nadadora al controlar el grado de inclinación, el giro y la desviación. Un osteostraco típico, como *Cephalaspis* (Gr. *kephalé*, cabeza, + *aspis*, coraza) (Figura 23-14), era un animal pequeño, rara vez superior a los 30 cm de longitud, cubierto por una pesada coraza ósea bien desarrollada, con un sólido escudo para la cabeza. El examen de los rasgos internos de la caja craneana revela un sofisticado sistema nervioso y órganos de los sentidos, semejantes a los de las lampreas modernas.

Otro grupo de osteostracos, los **aspidios** (Figura 23-14) eran más hidrodinámicos que el resto. Éstos y otros osteostracos disfrutaron de una enorme radiación durante el Silúrico y el Devónico, sin embargo, todos se extinguieron al final de este último.

Durante décadas, los geólogos han utilizado unos extraños fósiles microscópicos con forma de diente, los **condontos** (Gr. *kónos*, cono, + *odontos*, diente), para datar sedimentos marinos del Paleozoico sin tener ni idea del tipo de criatura a la que originalmente pertenecieron. El descubrimiento, a principios de los ochenta, de fósiles completos de condontos ha cambiado esta situación. Con sus "dientes" fosfatados, miómeros, notocorda, y cápsulas óticas y ojos pares, los condontos pertenecen claramente al clado de los Cordados (Figura 23-15). Aunque su posición en el clado sigue sin estar clara, resultan importantes para la comprensión del origen de los vertebrados.

El paleozoólogo sueco Erik Stenstål fue el primero que estudió la anatomía fósil con la misma minuciosidad y meticulosidad para los mínimos detalles que los anatomistas han aplicado al estudio de los peces vivos. Desarrolló nuevos y precisos métodos para la progresiva demolición de un fósil, unos pocos micrómetros cada vez, hasta revelar las estructuras internas. En capaz de reconstruir no sólo la anatomía ósea, sino también nervias, vasos sanguíneos y músculos en numerosos grupos de peces del Paleozoico y principios del Mesozoico. Sus métodos innovadores son ahora ampliamente utilizados por los paleozoólogos.

## Primeros vertebrados mandibulados

Todos los vertebrados mandibulados, ya sean extintos o vivos, se denominan conjuntamente **gnatostomados** (boca con mandíbulas), en contraste con los vertebrados sin mandíbulas, los **agnatos** (sin mandíbulas). Los agnatos actuales, lampreas y misines, se denominan también ciclostomos (boca circular). Los gnatostomados son un grupo monofilético, ya que la presencia de mandíbulas es un carácter derivado compartido por todos los peces mandibulados y los tetrápodos.

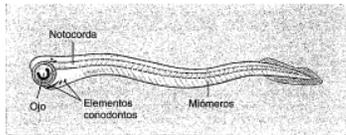


Figura 23-15

Reconstrucción de un condonto. Superficialmente se parece a un anfibio, pero posee un grado decefalización mucho mayor (ojos pares y cápsulas auditivas) e elementos mineralizados semejantes a huesos, todo lo cual indica que se trataba de un vertebrado. Se cree que los elementos duros eran parte de un aparato para la alimentación suspensiva.

Los agnatos, en cambio, se caracterizan por la ausencia de un rasgo, las mandíbulas, que no es exclusivo de los peces sin mandíbulas, ya que éstas faltan en los antecesores de los vertebrados. Por tanto, los Agnatos son parafiléticos.

El desarrollo de las mandíbulas constituyó uno de los avances más importantes en la evolución de los vertebrados. Las ventajas de poseer mandíbulas son obvias, ya que permiten la depredación sobre un alimento más grande y activo, inalcanzable para los vertebrados sin mandíbulas, y posibilitan el manejo de objetos. Existen pruebas evidentes de que las mandíbulas aparecieron mediante modificaciones de los dos primeros arcos branquiales cartilagineos. Pero ¿cómo cambió este arco mandibular desde una función de soporte del arco branquial y ventilatoria a otra alimentaria como mandíbula? La expansión de este arco y la evolución de nuevos músculos asociados a él pudo haber contribuido al principio a la ventilación de las branquias, quizás para satisfacer las mayores demandas metabólicas de los primeros vertebrados. Las aves aumentado y equipado con musculatura adicional, el primer arco faríngeo pudo fácilmente resultar modificado para funcionar como una mandíbula. Las pruebas de esta sorprendente transformación son: primero, que tanto los arcos branquiales como las mandíbulas se forman a partir de barras superiores e inferiores que se doblan hacia delante y están articuladas en el centro (Figura 23-16). En segundo lugar, tanto los arcos branquiales como las mandíbulas derivan de las células de la cresta neural. Y tercero, la musculatura de las mandíbulas es homóloga a la musculatura original de soporte de las branquias, como puede manifestarse la distribución de los nervios craneales. Tan importante como esta drástica remodelación morfológica es el destino subsiguiente de los huesos mandibulares: su transformación en los osículos del oído medio de los mamíferos (véase la nota de la p. 745).

Un rasgo adicional, característico de todos los gnatostomados, es la presencia de apéndices pectorales y pelvianos pares en forma de aletas o extremidades. Probablemente se originaron como estabilizadores para controlar el cabeceo, el giro y la inclinación durante la

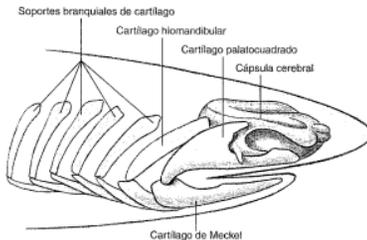


Figura 23-16

Como adquirieron los vertebrados las mandíbulas. La semejanza entre las mandíbulas y los soportes branquiales de los peces primitivos, como este tiburón del Carbonífero, sugiere que la mandíbula superior (el palato cuadrado) y la mandíbula inferior (el cartilago de Meckel) evolucionaron a partir de estructuras que originalmente funcionaron como soportes branquiales. Los soportes branquiales están inmediatamente por detrás de las mandíbulas están articulados, como éstas, y sirven para unirlos a la caja craneana. Restos de esta transformación son visibles durante el desarrollo de los tiburones modernos.

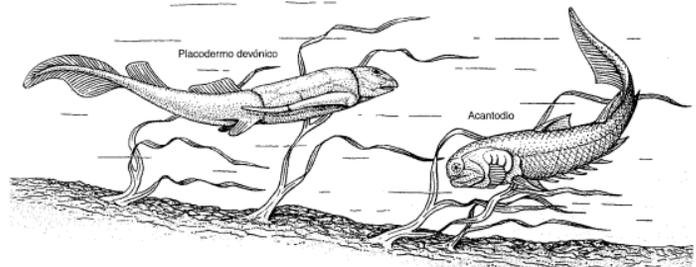


Figura 23-17

Peces mandibulados primitivos del periodo Devónico, hace 400 millones de años. Se muestran un placodermo (*Figueria*) y un acantodio (*Derecha*). Las mandíbulas y los soportes branquiales a partir de los cuales evolucionaron aquéllas se formaron a partir de células de la cresta neural, un carácter diagnóstico de los vertebrados. Los placodermos eran habitantes de los fondos que se alimentaban de detritus, aunque algunos fueron depredadores activos. Los acantodios, los peces mandibulados más antiguos que se conocen, estaban menos acazados que los placodermos y tenían grandes ojos anteriores, y prominentes espinas en las aletas pares. La mayoría eran marinos, pero algunos penetraron en las aguas dulces.

natación. Para explicar el origen de las aletas pares se ha propuesto la hipótesis del pliegue-aleta. De acuerdo con esta hipótesis, las aletas pares aparecen a partir de pliegues ventrolaterales pares y continuos, o zonas formadoras de aletas. La adición de soportes esqueléticos en las aletas sirvió para reforzar sus propiedades estabilizadoras durante la natación. Esta hipótesis se ha visto reforzada por las aletas pares de *Mylobunnigia* y los aspidios, y por las múltiples aletas pares de los acantodios, también descritos en esta sección. Sin embargo, las aletas pectorales aparecen en el registro fósil antes que las pelvianas, lo que sugiere un escenario evolutivo algo más complicado. En un linaje de peces, la musculatura y los soportes esqueléticos de las aletas pares se reforzaron, permitiéndoles adaptarse a la locomoción en tierra como patas. El origen de las mandíbulas y de los apéndices pares puede estar ligado a una segunda duplicación *Hox*, cerca del origen de los gnatostomados. La aparición de mandíbulas y aletas pares fueron innovaciones decisivas en la evolución de los vertebrados, quizás las razo-

nes más importantes para su gran radiación, que dio lugar a los peces modernos y a todos los tetrápodos, incluido el lector de este libro.

Entre los primeros vertebrados mandibulados se encontraban los **placodermos** (Gr. *plax*, placa, + *derma*, piel) fuertemente acorazados, su primera aparición en el registro fósil data de principios del Silúrico (Figura 23-17). Los placodermos evolucionaron en una gran variedad de formas, algunas muy grandes (hasta 10 m de longitud) y de apariencia grotesca. Eran peces acorazados, cubiertos con escamas en forma de diamante o con grandes placas óseas. Todos ellos se extinguieron al final del Devónico, sin que parecieran haber dejado descendientes. Sin embargo, los **acantodios**, uno de los primeros grupos de peces mandibulados, que vivieron entre los periodos Silúrico y Pérmico y estaban caracterizados por grandes ojos anteriores y aletas con largas espinas (Figura 23-17), se incluyen en un clado que pudo haber dado lugar a la gran radiación de los peces óseos que dominan actualmente las aguas de todo el mundo.

El filo Cordados recibe su nombre de la notocorda en forma de varilla que forma un eje corporal rígido en alguna etapa del ciclo vital de cada cordado. Todos los cordados comparten cinco características distintivas que los separan de cualquier otro filo: notocorda, coelón nervioso tubular dorsal, hendiduras branquiales frías, endostilo y cola postural. Dos de los tres subfilos de cordados son inventados y carecen de cabeza bien desarrollada. Son los Urocordados (unicados), la mayoría de los cuales son sésiles cuando son adultos, pero que todos poseen un estado larvador nadador, y los Cefalocordados (lanetas), animales psicómeros que incluyen al famoso anfibio.

Los cordados tienen afinidades evolutivas con los hemicordados y los equicordados, pero su verdadero origen es controvertido. La mayoría de los zoólogos consideran hoy que el antecesor de los cor-

dados fue una criatura pequeña, que nadaba libremente y se alimentaba por filtración.

El subfilo Vertebrados está formado por los miembros con huesos del reino animal (los misines carecen en realidad de vertebras, pero se incluyen en los vertebrados por tradición, ya que comparten numerosas homologías). Se caracterizan como grupo por poseer una cabeza bien desarrollada, por su tamaño comparativamente grande, alto grado de movilidad y un patrón corporal circular, lo que implica varias características distintivas que han conducido al enorme éxito del grupo. Las más importantes de estas características son: el endoesqueleto vivo, que permite el crecimiento continuo y proporciona un buen armazón para el anclaje y la acción eficaces de la musculatura; una faringe perforada por hendiduras branquiales (perdidias o muy modi-

ficadas en los vertebrados terrestres) con un enorme incremento de la eficacia respiratoria, un tubo digestivo muscularizado, un corazón con cavidades, un riñón glomerular para satisfacer altas necesidades metabólicas, y un sistema nervioso avanzado con un cerebro desarrollado y órganos sensoriales pares. El conocimiento de la evolución tem-

prana de los cordados es posible gracias al estudio de diversas formas fósiles, como *Halkioulia*, los conodontos y los peces ostracodermos, además de la larva amniocetes de las actuales lampreas. La evolución de las mandíbulas y las extremidades pares probablemente contribuyó al increíble éxito de un grupo de vertebrados, los gnátoostomados.

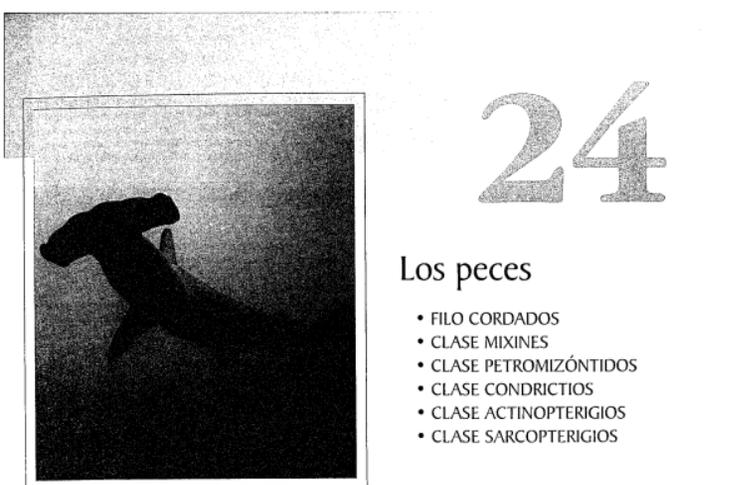
1. ¿Qué características, compartidas por los filos de deuterostomados, indican que se trata de un grupo monofilético de animales relacionados?
2. Explique cómo la utilización de la clasificación cladista para los Vertebrados produce importantes reorganizaciones de los taxones tradicionales (tómese como referencia la Figura 23-3). ¿Por qué ciertos grupos tradicionales, como los Reptiles y los Anfibios, no son reconocidos por los cladistas?
3. Nombre cinco características compartidas por todos los cordados y explique la función de cada una de ellas.
4. Al debatir sobre el origen de los vertebrados, los zoólogos se pusieron de acuerdo en que los cordados debieron evolucionar dentro del conjunto de los deuterostomados, y no a partir de un grupo de protostomados, como se había sugerido anteriormente. ¿Qué pruebas embriológicas apoyan este punto de vista?
5. Describa un tunicado adulto de forma que pueda ser identificado como un cordado y que se distinga de cualquier otro grupo de cordados.
6. El anfibio ha despertado durante mucho tiempo el interés de los zoólogos en la búsqueda del antecesor de los vertebrados. Explique por qué el anfibio fue mercedero de esta atención y

- por qué actualmente ya no se considera que se parezca tanto al vertebrado aneural.
7. Tanto las jiringas de mar (urocordados) como las lancetas (cefalocordados) se alimentan por filtración. Describa el sistema de captación de alimento de una ascidia y explique sus semejanzas y diferencias con el anfibio.
  8. Explique por qué es necesario conocer el ciclo vital de una ascidia para comprender a los tunicados con cordados.
  9. Enumere tres adaptaciones que guiaron la evolución de los vertebrados y explique cómo ha contribuido cada una de ellas al éxito del grupo.
  10. En 1928, Walter Garstang propuso que los tunicados se asemejan al antecesor de los vertebrados. Explique esta hipótesis.
  11. ¿Cuál es la posición filogenética de *Halkioulia*, y qué pruebas la apoyan?
  12. Distinga entre ostracodermos y placodermos. ¿Con qué importantes novedades contribuyeron cada uno de ellos a la evolución de los vertebrados? ¿Qué son los Conodontos?
  13. Explique cómo creemos que ha evolucionado la mandíbula de los vertebrados.

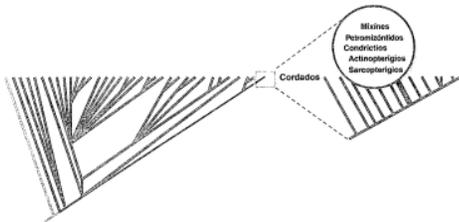
- Ahlgren, P. E. 2001. Major events in early vertebrate evolution. London, Taylor & Francis. *La evolución de los vertebrados hasta la separación de los grandes grupos de peces con mandíbulas, con datos moleculares, fósiles y embriológicos. Con muchas contribuciones importantes, aunque algunas conclusiones son controvertidas.*
- Allridge, A. 1976. *Appendicularia*. Am. Sci. 23:95-102 (July). *Describe la biología de los larvácidos, que constituyen delicados heliozoos para atrapar alimento.*
- Bowen, P. J. 1996. *Life's splendid drama: evolutionary biology and the reconstruction of life's ancestry 1860-1940*. Chicago, University of Chicago Press. *Exposición completa y solución de los debates científicos sobre la reconstrucción de la historia de la vida en la Tierra, el Capítulo 4 trata las teorías sobre el origen de los cordados y los vertebrados.*
- Carroll, R. L. 1997. *Patterns and processes of vertebrate evolution*. New York, Cambridge University Press. *Un completo análisis de los procesos evolutivos que han producido cambios a gran escala en la evolución de los vertebrados.*
- Donoghue, P. C. J., P. L. Forey, and R. J. Aldridge. 2000. Conodont affinity and Chordate phylogeny. *Biol. Rev.* 75:191-251. *Es una revisión de la evolución temprana de los cordados, las ascidias proporcionan pruebas de que los conodontos son vertebrados y que las lampreas y los mixinos no constituyen un grupo monofilético.*
- Forey, P. and P. Janvier. 1994. *Evolution of the early vertebrates*. Am. Sci. 82:554-565. *Resume la biología y la evolución de muchos grupos de cefalocordados y otros craniados primitivos.*
- Ger, H. 1996. *Before the backbone: views on the origin of the vertebrates*. New York, Chapman & Hall. *Una completa revisión de las muchas hipótesis*

- sobre el origen de los vertebrados. Se relacionan muchas de las recientes pruebas genéticas, moleculares y del desarrollo.*
- Gould, S. J. 1989. *Wonderful life: The Burgess Shale and the nature of history*. New York, W. W. Norton & Company. *En este libro, que describe los maravillosos fósiles de Burgess Shale, Gould dice lo mejor para el final al incluir un capítulo sobre Pikaia, el primer cordado conocido.*
- Jeffries, R. P. S. 1986. *The ancestry of the vertebrates*. Cambridge, Cambridge University Press. *Jeffries propone a los Cnkicordados como ancestros directos de los vertebrados, un punto de vista que no todos los zoólogos están dispuestos a aceptar. En cualquier caso, este libro es un excelente resumen de los grupos de deuterostomados y de las diversas hipótesis en litigio.*
- Long, J. A. 1995. *The rise of fishes: 500 million years of evolution*. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. *Una autorizada y ampliamente ilustrada historia evolutiva de los peces.*
- Mallat, J. and J. Y. Chen. 2003. Fossil sister group of caninates: predicted and found. *J. Morph.* 258:1-31. *La reconstrucción de los fósiles de Halkioulia reveló varios caracteres que sugieren que se trata del tío del hermano de los craniados.*
- Maisey, J. G. 1996. *Discovering fossil fishes*. New York, Henry Holt & Company. *Una buena ilustración cronológica de la evolución de los peces con un análisis cladístico de las relaciones de evolución.*
- Shinnick, S. M., & P. W. Holland. 2000. Vertebrate amniotisms. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 97:1440-1452. *Incluye en los registros del desarrollo, como la crista neural, las placodas ectodérmicas y los genes Hox.*
- Stokes, M. D., and N. D. Holland. 1988. *The lancelet*. Am. Sci. 86(6):550-560. *Describe el papel histórico del anfibio en las primeras hipótesis sobre el origen de los vertebrados y resume datos moleculares recientes que han llevado a disputar el interés sobre el anfibio.*

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanjp14e](http://www.mhhe.com/hickmanjp14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.



Pez martillo, *Sphyrna*, cerca de las islas Galápagos.



## ¿Qué es un pez?

En el lenguaje común, y de forma especial antiguamente, el término «pez» designaba a un abigarrado conjunto de animales acuáticos, sin límites ni definición precisa. Incluso los biólogos de tiempos pasados cayeron en este error. Los naturalistas del siglo XVI calificaron como peces a ballenas, ballenas, cocodrilos, incluso a hipopótamos y a cierto número de vertebrados acuáticos. Más tarde los biólogos hicieron más fino y descartaron primero a los invertebrados y después a los anfibios, los reptiles y los mamíferos, estrechando así los límites de su concepción de «pez». Hoy en día reconocemos como tal a un vertebrado acuático, que respira por medio de branquias y que posee miembros en forma de aletas y una piel generalmente cubierta por escamas de origen dérmico. Incluso este concepto moderno solamente se utiliza por conveniencia y no

como unidad taxonómica. Los peces no son un grupo monofilético, porque el antecesor común de los vertebrados terrestres (tetrapodos) se encuentra en un grupo de peces (los sarcopterigios). Así, los peces pueden definirse en sentido evolutivo como los vertebrados que no son tetrapodos. Como los peces viven en un hábitat básicamente extraño para el hombre, la gente no ha apreciado en su totalidad la increíble diversidad de estos animales. A pesar de ello, y admirados o no por el hombre, los peces han disfrutado de una intensa diversificación que ha dado lugar a la existencia de 28 000 especies actuales (más que todas las restantes especies de vertebrados juntas), con adaptaciones que les han permitido adueñarse a casi cualquier entorno acuático concebible. Ningún otro animal anenzaba su dominio de los mares, los ríos y los lagos.

La vida de un pez es producto de la forma de su cuerpo. Su dominio de los ríos, los lagos y las mares es consecuencia de las muchas formas en las que los peces han armonizado su diseño con las propiedades físicas de su entorno. Suspendidos en un medio que es 800 veces más denso que el aire, una trucha o un mero pueden permanecer inmóviles, controlando su flotación neutra mediante la adición o extracción de aire de su vejiga natatoria, o pueden desplazarse rápidamente hacia adelante o hacia atrás usando sus aletas como frenos y timones. Con órganos altamente especializados para el intercambio de sales y agua, los peces óseos pueden mantener y controlar de forma muy precisa la composición de sus líquidos corporales con respecto a su entorno, marino o de agua dulce. Sus branquias son el sistema respiratorio más eficaz del reino animal para extraer oxígeno de un medio que lo contiene en una cantidad 20 veces menor que el aire. Los peces tienen excelentes sentidos de la vista y del olfato, y un exclusivo sistema de la línea lateral, que con su exquisita sensibilidad para detectar corrientes de agua y vibraciones proporciona un «tacto a distancia» en el agua. Al sojuzgar los problemas físicos de su elemento, los peces desarrollaron un arquetipo corporal y un juego de adaptaciones fisiológicas que dirigió, pero también limitó, la evolución de los grupos que descendieron de ellos.

## ORIGEN Y RELACIONES DE LOS PRINCIPALES GRUPOS DE PECES

Los peces son un vasto conjunto de vertebrados acuáticos con aletas y respiración branquial, con parentescos a veces distantes. Son los más antiguos y los más diversos miembros del clado Vertebrados, y comprenden cinco de sus nueve clases, y aproximadamente la mitad de sus 55 000 especies.

Los peces son de antiguo linaje, y descienden de un antecesor protocordado, nadador y desconocido de hace 550 millones de años (las hipótesis acerca del origen de cordados y vertebrados se discuten en el Capítulo 23). Los primeros vertebrados fueron un conjunto parafilético de «peces-agnatos», sin mandíbulas, los ostracondermos (Figura 23-14, p. 510). Un grupo de ostracondermos dio lugar a los **gnatostomados**, con mandíbulas.

Los **Agnatos**, el más primitivo de los dos grupos, incluye a los extintos ostracondermos y a los **mixines** y **lampreas** actuales, peces adaptados como carroñeros o parásitos. Los mixines no tienen vértebras, y las de las lampreas son sólo rudimentarias, pero ambos se incluyen en el subfilo Vertebrata por la presencia de un cráneo y otras homologías. Aunque superficialmente los mixines y lampreas son muy semejantes, de hecho son tan diferentes que los zoólogos les han asignado clases separadas.

Todos los peces restantes tienen extremidades pares y mandíbulas, y están incluidos, al igual que los tetrápodos (vertebrados terrestres), en el grupo monofilético de los gnatostomados. Aparecen en el registro fósil en el período Silúrico, con mandíbulas completamente formadas, sin que se conozcan formas intermedias entre los agnatos y los gnatostomados. Durante el período Devónico, la era de los peces, eran comunes varios grupos de peces mandíbulados. Uno de ellos, los Placodermos (p. 512), se extinguió sin des-

cendientes en el período Carbonífero que siguió al Devónico. Un segundo grupo, los **peces cartilaginosos** de la clase Condriictios (tiburones, rayas y quimeras), perdió la pesada armadura dérmica de los primeros peces mandíbulados y adoptó el cartilago en vez del hueso para su esqueleto. La mayoría son depredadores activos, con un cuerpo escualiforme que ha cambiado muy poco a lo largo del tiempo. Como grupo, los tiburones y sus parientes florecieron durante los períodos Devónico y Carbonífero de la era Paleozoica, pero declinaron progresivamente, casi hasta la extinción, al final del Paleozoico. Comenzaron a recuperarse a principios del Mesozoico y se estabilizaron en el modesto, pero muy extenso, conjunto de los actuales tiburones (Figura 24-1).

Los otros dos grupos de peces gnatostomados, los **acantodios** (p. 512) y los **peces óseos**, eran abundantes y diversos en el Devónico. Los acantodios se parecían a los peces óseos, pero se distinguían de ellos por la presencia de fuertes espinas en todas las aletas excepto la caudal. Se extinguieron a principios del Pérmico. Aunque las afinidades filogenéticas de los acantodios son muy controvertidas, muchos autores creen que son el grupo hermano de los peces óseos. Los **peces óseos** (Osteictios, Figura 24-2) son los peces más abundantes en la actualidad. Podemos distinguir dos líneas fundamentales de peces óseos. Con diferencia, la más diversa de las dos es la de los peces de **aletas con radios** (clase Actinopterygios), que se diversificó para dar lugar a los peces óseos actuales. La otra línea, los peces de **aletas lobuladas** (Clase Sarcopterygios), aunque hoy es un grupo relicto, tiene el honor de ser el grupo hermano de los tetrápodos. Los peces de aletas lobuladas están representados actualmente por los **peces pulmonados** y el **celacanto**, meros remanentes de grupos que florecieron en el Devónico (Figura 24-1). En la p. 540 se da una clasificación de los principales taxones de peces.

## PECES ACTUALES SIN MANDÍBULAS

Los representantes actuales de los agnatos constituyen unas 108 especies divididas en dos clases: Mixines, con 70 especies, y Petromizónidos (lampreas), con 38 especies (Figuras 24-3 y 24-4). Los miembros de ambos grupos carecen de mandíbulas, osificación interna, escamas y aletas pares, y ambos presentan aberturas branquiales en forma de poros y cuerpo anguiforme.

Debido a esta semejanza morfológica, estos dos grupos se unieron bajo el nombre «Ciclostomos», una agrupación que resultó ser parafilética cuando los rasgos morfológicos se analizaron con métodos cladistas (p. 209). Las lampreas tienen muchos caracteres, como las vértebras, los músculos intrínsecos del ojo, al menos dos canales semicirculares y cerebelo, que solamente comparten con los gnatostomados. Es interesante que recientes análisis de caracteres moleculares sugieran que los tiburones y los mixines forman una unidad monofilética. Este punto de vista, que no es consistente con los datos morfológicos, no es seguido por la mayoría de los zoólogos, por lo que esta hipótesis «ciclostoma» necesita comprobaciones adicionales. Nosotros adoptaremos la postura de que los mixines constituyen el grupo hermano de un clado que incluye a las lampreas y a los gnatostomados (Figura 24-2).

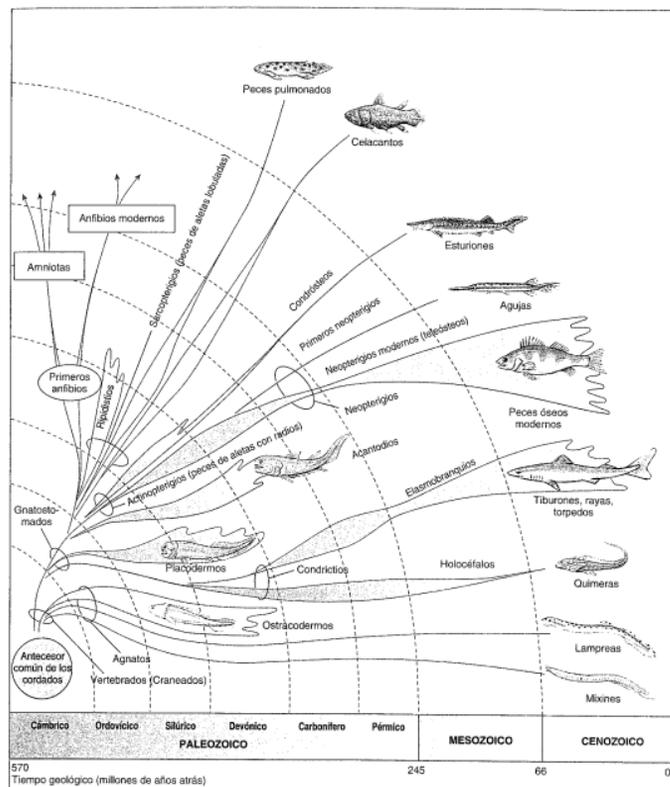
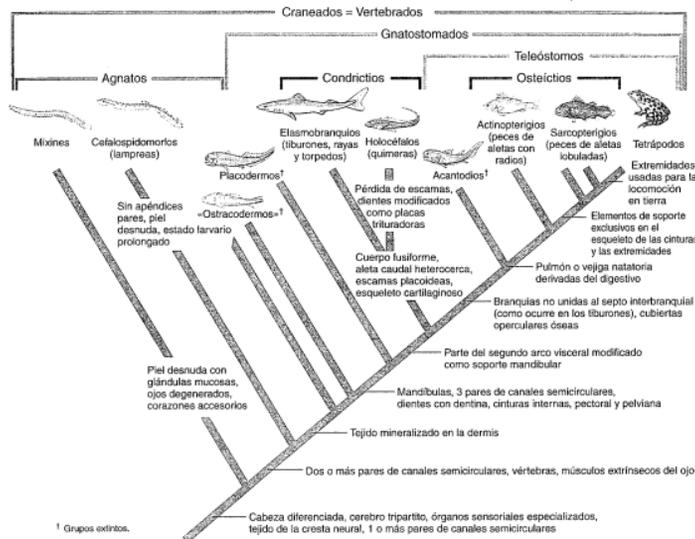


Figura 24-1

Representación gráfica del árbol evolutivo de los peces, que muestra la evolución de los grupos principales a través del tiempo geológico. Hay muchos linajes de peces extintos que no aparecen en el esquema. Las zonas ensombreadas en las líneas de descendencia indican períodos de radiación adaptativa y el número relativo de especies en cada grupo. Los peces de aletas lobuladas (Sarcopterygios), por ejemplo, florecieron en el Devónico, pero declinaron y actualmente sólo están representados por cuatro géneros supervivientes (los peces pulmonados y el celacanto). Las homologías compartidas por los sarcopterygios y los tetrápodos sugieren que son grupos hermanos. Los tiburones y las rayas se diversificaron durante el período Carbonífero. Se acercaron filogenéticamente a la extinción durante el Pérmico, pero se recuperaron en el Mesozoico y son actualmente un grupo consistente. Los teleosteos, tan espectacularmente diversos, son evolutivamente los más tardíos, y constituyen la mayoría de los peces actuales.



## Figura 24-2

Cladograma de los peces, que muestra las probables relaciones de los principales taxones monofiléticos. Se han propuesto otros esquemas alternativos. Los grupos extintos se indican con una cruz (1). Algunos de los caracteres derivados compartidos están indicados a la derecha de la ramificación correspondiente. Los grupos Agnatos y Osteictios se consideran grados estructurales parafiléticos y por lo tanto rechazables en una clasificación cladista, aunque son reconocidos sin problema por la sistemática evolutiva por compartir ampliamente patrones de organización estructural y funcional.

## Clase Mixines

Los mixines son un grupo enteramente marino que se alimenta de peces muertos o moribundos, anélidos, moluscos y crustáceos. Por ello no son parásitos como las lampreas, sino depredadores y carroñeros. Hay unas 70 especies descritas de mixines, de las que la más conocida en Norteamérica es la del Atlántico, *Myxine glutinosa* (Gr. *myxa*, viscoso) (Figura 24-3) y la del Pacífico, *Epiplatys stouthi* (N. L. *epi*, Gr. *bepta*, siete, + *trous*, perforado). Aunque casi completamente ciegos, los mixines resultan atraídos hacia la comida, especialmente peces muertos o moribundos, por sus desarrollados sentidos del olfato y el tacto. Los mixines entran en su presa a través de algún orificio o bien perforan su propia entrada. Se agarran a su víctima mediante dos placas de la lengua, cónicas y dentadas, que se pliegan como una piza y arrancan pedazos de carne. Para hacer más fuerza, muchas veces los mixines hacen un nudo consigo mismos en la cola y lo deslizan hacia delante a lo largo del

cuerpo hasta que quedan anclados con seguridad contra el flanco del su presa (Figura 24-3D).

Aunque sus características anatómicas y fisiológicas únicas son de interés para los biólogos, los mixines no tienen admiradores entre los pescadores. En los días de pesca comercial tradicional, a base de redes flotantes (trasmallos) y equipos de palangres, los mixines mordían y penetraban en los cuerpos de los peces atrapados, devorando el contenido y abandonando un saco de piel y huesos. Pero como los métodos de pesca han pasado hoy al uso de grandes y eficaces arneses de puertas, los mixines han dejado de ser una plaga importante. Recientemente, la industria ha dado la vuelta a la situación y se está empezando a explotar a los mixines como fuente de piel para fabricar bolsas de golf y botas. La presión pesquera ha sido tan intensa que algunas especies han disminuido mucho.

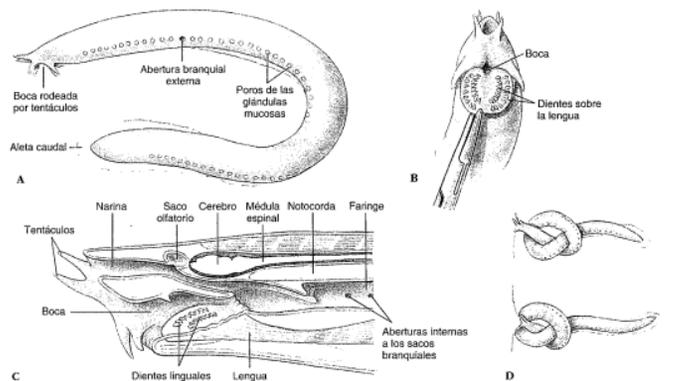


Figura 24-3

El mixine del Atlántico, *Myxine glutinosa* (clase Mixines). A, Anatomía externa; B, Vista ventral de la cabeza en la que se muestran las placas cónicas utilizadas para raspar el alimento; C, Sección sagital de la región cefálica (observe la posición retrasada de la lengua raspadora y las aberturas internas de una fila de sacos branquiales); D, Anudamiento de un mixine, que muestra cómo encuentra apoyo para sujetarse mejor a su presa.

Los mixines son famosos por su capacidad para producir enormes cantidades de moco viscoso. Si se les molesta o manipula bruscamente, exudan un fluido lechoso mediante glándulas especiales localizadas a lo largo del cuerpo. Al entrar en contacto con el agua de mar, el fluido se vuelve tan viscoso que es virtualmente imposible agarrar al animal.

A diferencia de cualquier otro vertebrado, los fluidos corporales de los mixines están en equilibrio osmótico con el agua de mar, como en la mayoría de los invertebrados. Los mixines presentan otras peculiaridades anatómicas y fisiológicas, como un sistema circulatorio a baja presión con tres corazones accesorios, además del corazón principal, situado por detrás de las branquias.

La biología reproductora de los mixines es, desde siempre, un misterio, a pesar de la recompensa, todavía sin reclamar, que ofreció hace más de 100 años la Academia de Ciencias de Copenhague por información sobre los hábitos reproductores de este animal. Se sabe que las hembras, que en algunas especies son más numerosas que los machos, en una proporción de 100 a 1, producen un pequeño número de huevos sorprendentemente grandes, con mucho vitelo y entre 2 y 7 cm de diámetro según las especies. No existen estados larvarios.

## Clase Petromizóntidos: lampreas

Todas las lampreas del hemisferio norte pertenecen a la familia Petromizóntidos (Gr. *petros*, roca, + *myzon*, absorbente). El nombre del grupo hace referencia a la costumbre de las lampreas de agarrarse a las piedras con su boca para sujetarse en la corriente. La destructiva lamprea marina, *Petromyzon marinus*, se encuentra a ambos lados del océano Atlántico (en América y Europa) y puede alcanzar una longitud de un metro (Figura 24-4). *Lampetra* (L. *lambo*, lamer) tiene también una amplia distribución en Norteamérica y Eurasia, y su tamaño oscila entre 15 y 60 cm de longitud. Existen 20 especies de lampreas en



Figura 24-4

Lamprea marina, *Petromyzon marinus*, alimentándose de un pez muerto.

### Características de la clase Mixines

- Cuerpo delgado, anguiliforme, de sección circular, con la piel desnuda y con glándulas mucosas.
- Sin apéndices pares ni aleta dorsal (la aleta caudal se extiende hacia delante por el dorso).
- Esqueleto fibroso y cartilaginoso. Notocorda persistente.
- Boca con dos filas de dientes eversibles, pero sin mandíbulas.
- Comación con un atrio y un ventrículo; corazones accesorios en la región caudal; arcos aórticos en la región branquial.
- Cinco a 16 pares de branquias con un número variable de aberturas branquiales.
- Riñones pronefrio y mesonefrio segmentado; marinos; fluidos corporales isosmóticos con el agua de mar.
- Sistema digestivo sin estómago; sin válvula espiral ni clicos en el intestino.
- Cordón nervioso dorsal con un cerebro diferenciado; sin cerebelo; diez pares de nervios craneales; raíces nerviosas dorsal y ventral unidas.
- Órganos sensoriales del gusto, olfato y oído; ojos degenerados; un par de canales semicirculares.
- Sexos separados (ovarios y testículos en el mismo individuo, pero solamente uno de ellos es funcional); fecundación externa; huevos con mucho vitelo; sin estado larvario.

Notemérica, la mitad de las cuales, aproximadamente, son parásitas. El género *Ichthyomyzon* (Gr. *ichthys*, pez, + *myzon*, absorbir), que incluye tres especies parásitas y otras tres no parásitas, está restringido al este de Norteamérica. En la costa este, la principal forma marina es *Lampra tridentata*, que muchas empresas de material biológico comercializan como *P. marinus*.

Todas las lampreas ascienden por ríos o corrientes de agua dulce para reproducirse. Las formas marinas son anádromas (Gr. *anadromos*, correr hacia arriba); esto es, dejan el mar donde viven de adultos y remontan los ríos y corrientes de agua dulce para desovar. En Norteamérica, todas las lampreas desovan en invierno o en primavera, pero algunas especies europeas se reproducen en otoño. Los machos comienzan la construcción del nido, y son ayudados posteriormente por las hembras. Utilizando sus discos orales para transportar piedras y guijarros, así como poderosas contracciones del cuerpo para apartar desperdicios, forman una depresión oval (Figura 24-5). En el momento del desove, con la hembra sujeta a una roca para mantenerse en posición sobre el nido, el macho se adhiere por el lado dorsal a la cabeza de la hembra. A medida que los huevos son depositados en el nido, van siendo fecundados por el macho. Los pegajosos huevos están adheridos a los guijarros en el nido, y rápidamente quedan cubiertos por arena. Los adultos mueren poco después de la puesta.

Los huevos eclosionan dos semanas más tarde, y de ellos sale una pequeña larva, llamada ammocete, que es tan distinta a sus padres que los biólogos antiguos se describieron como una especie diferente. La larva presenta una marcada semejanza con el anfoxo, y posee las características básicas de los cordados de una manera tan

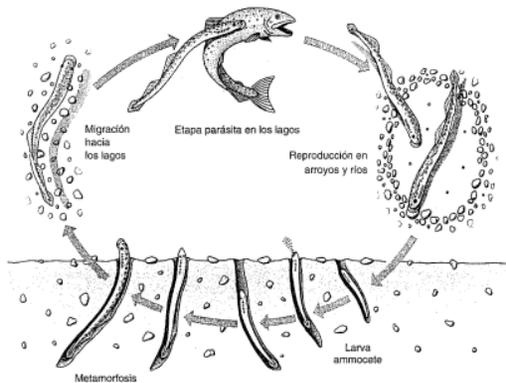


Figura 24-5  
Ciclo vital de la forma «continental» de la lamprea marina, *Petromyzon marinus*.

### Características de la clase Petromizóntidos

- Cuerpo delgado, anguiliforme, de sección redondeada y con la piel desnuda.
- Una o dos aletas impares (medianas); sin apéndices pares.
- Esqueleto fibroso y cartilaginoso; notocorda persistente.
- Disco oral en forma de ventosa, provisto, al igual que la lengua, de dientes queratinizados bien desarrollados.
- Corazón con un atrio y un ventrículo; arcos aórticos en la región branquial.
- Siete pares de branquias, con sus aberturas externas correspondientes.
- Riñón opitonérfico (p. 673); dulciclorúlos y anádromos; fluidos corporales regulados osmótica e iónicamente.
- Cordón nervioso dorsal con cerebro desarrollado y un pequeño cerebelo; 10 pares de nervios craneales; raíces dorsal y ventral de los nervios separadas.
- Sistema digestivo sin estómago; intestino con pliegues espirales.
- Órganos de los sentidos del gusto, olfato y oído; ojos bien desarrollados en el adulto; dos pares de canales semicirculares.
- Sexos separados; gónada simple sin conducto; fecundación externa; etapa larvaria (ammocete) muy larga.

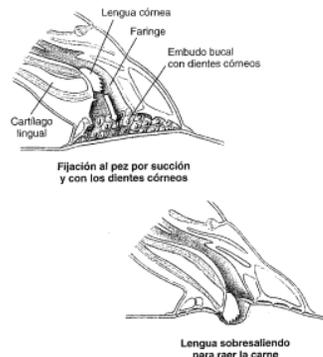


Figura 24-6  
Utilización de la lengua de la lamprea en la alimentación. Tras adherirse firmemente a un pez mediante su ventosa, la lengua protrahible raspa en el agujero rasando en el tegumento del pez, y la lamprea ingiere fluidos corporales, piel y músculo.

simplificada y fácilmente visible, que es considerada un arquetipo cordado (p. 509). Después de reabsorber los restos de vitelo nutritivo, la joven ammocete, ahora de unos 7 mm de longitud, abandona el nido y se deja llevar corriente abajo para instalarse en una zona arenosa apropiada de aguas lentas. Aquí lleva una existencia suspensiva mientras crece lentamente durante tres a siete años, y entonces se transforma rápidamente en adulto. Este cambio comprende el desarrollo de grandes ojos, la sustitución del capuchón oral por el disco con dientes queratinizados, el crecimiento de las aletas, la maduración de las gónadas y la modificación de las aberturas branquiales.

Las lampreas parásitas, ya migran al mar, si son marinas, o permanecen en agua dulce, se adhieren a los peces por su boca a modo de ventosa y, con sus afilados dientes cónicos, rasgan la carne y chupan los fluidos corporales (Figura 24-6). Para aumentar el flujo se sangre, las lampreas inyectan un anticoagulante en la herida. Cuando la lamprea se ha saciado, suelta su presa, pero deja al pez con una gran herida que puede llegar a ser mortal. Los parásitos adultos de agua dulce viven un año o dos antes del desove y después mueren; las formas anádromas viven dos o tres años.

Las lampreas no parásitas no se alimentan después de convertirse en adultos: su tubo digestivo degenera como un cordón de tejido no funcional. Al cabo de pocos meses se reproducen y mueren.

La invasión de los Grandes Lagos por la lamprea marina *Petromyzon marinus* en este siglo ha tenido un efecto devastador sobre los recursos pesqueros. No habían existido lampreas en los Grandes Lagos al oeste de las cataratas del Niágara hasta que, entre 1913 y 1918, fue construido el canal de Welland Ship, lo que les permitió superar las cataratas. Primero a través del lago Erie y después por los lagos Hurón, Michigan y Superior, las lampreas y la sobrepesca produjeron el hundimiento de la multimillonaria industria pesquera, que quebró a principios de los años cincuenta. Entonces las lampreas se inclinaron por la trucha arco iris, la perca y el arenque, que también destruyeron. Coincidiendo con el declive de las especies atacadas, la lamprea de mar comenzó a declinar después de alcanzar un pico de abundancia

en 1951 en los lagos Hurón y Michigan, y en 1961 en el lago Superior. La disminución ha sido atribuida a la escasez de comida y a la efectividad de las medidas de control (principalmente larvicidas químicos en áreas seleccionadas de puesta). Las truchas de lago, ayudadas por un programa de reintroducción, están hoy en día recuperándose, pero las proporciones de los daños son todavía importantes en algunos lagos.

## CLASE CONDRICTIOS: PECES CARTILAGINOSOS

Hay unas 970 especies vivientes en esta clase, que es un grupo antiguo, que apareció en el Devónico. Aunque son un conjunto mucho menos numeroso y menos diversificado que los peces óseos, la impresionante combinación de unos órganos sensoriales bien desarrollados: potentes mandíbulas, musculatura natatoria y hábitos depredadores, les aseguran una posición ecológica firme en la comunidad acuática. Una de sus características distintivas es su esqueleto cartilaginoso. Aunque la calcificación puede ser importante en sus esqueletos, el hueso falta por completo en toda la clase, un curioso hecho evolutivo, ya que los condriktios derivan de unos antecesores que presentaban esqueleto óseo bien desarrollado. Aunque el hueso se perdió en los condriktios, simplemente por un proceso de neocesia (p. 508), los tejidos mineralizados con fosfatos persisten en dientes, escamas y espinas. Casi todos los peces cartilaginosos son marinos, solo 28 especies viven en aguas dulces.

Con la excepción de las ballenas, los tiburones incluyen a los mayores vertebrados vivos. Los tiburones más grandes pueden llegar a alcanzar los 12 m de longitud. El tiburón jala, tan ampliamente estudiado en laboratorios zoológicos, raramente supera el metro.

## Subclase Elasmobranquios: tiburones, rayas y torpedos

Hay trece órdenes vivos de elasmobranquios, con unas 937 especies. Las aguas costeras están dominadas por los representantes del orden *Carcharhiniformes* (en inglés *requiem sharks*), que incluye tiburones de forma típica, como el tiburón tigre o el tiburón toro, y otras formas más extrañas, como el pez martillo (Figura 24-7). El orden *Lamniformes* agrupa a varios tiburones pelágicos de gran tamaño y peligrosos para el hombre, como el marrajo (*Isurus* spp., "mako shark") y el jaquetón o tiburón blanco (*Carcharodon carcharias*, "great white"). El orden *Squaliformes* comprende, entre otros, a la piñanaja o tiburón lila, conocido de varias generaciones de estudiantes de anatomía comparada. Los torpedos, el pez sierra y varios grupos de rayas pertenecen al orden *Rajiformes*, mientras que otras formas afines (pastinaca, águilas marinas, mantas y raya diablo) forman el orden *Milobatiformes*.

Aunque la mayoría de los tiburones son tímidos y cautos, algunos son peligrosos para el hombre. Hay numerosos ataques comprobados producidos por *Carcharodon* (*Gr. carcharodon*, afilado, + *odon*, dientes), el gran tiburón blanco (comenzando alcanza los 6 m); el marrajo (*Isurus* shark), del género *Isurus* (*Gr. is*, igual, + *urus*, cola); el tiburón tigre *Galeocerdo* (*Gr. galeus*, tiburón, + *heros*, zorro); y el tiburón martillo

*Sphyrna* (*Gr. sphyra*, martillo). La mayoría de los accidentes con tiburones han ocurrido en las aguas cálidas y tropicales de la región australiana. En la Segunda Guerra Mundial hubo varios casos de ataques masivos de tiburones sobre víctimas de barcos hundidos en aguas tropicales.

Las pesquerías mundiales de tiburones están experimentando una presión sin precedentes, principalmente por la demanda de aletas para cocinar la famosa sopa de aleta de tiburón, un exquisito plato (a razón de 100 dólares el plato). Las poblaciones de tiburones costeros han disminuido tan rápidamente que el comercio de aletas va a prohibirse en los Estados Unidos; además, otros países están estableciendo cuotas para proteger las poblaciones de tiburones. Incluso en la Reserva de Recursos Marinos de las islas Galápagos, uno de los lugares más salvajes del mundo, se han matado legalmente decenas de miles de tiburones con destino al mercado asistido. A la amenaza de colapso de la industria tiburonería mundial contribuye la baja fecundidad de los tiburones y el largo tiempo que requieren la mayoría de las especies hasta alcanzar la madurez sexual, algunas especies tardan hasta 35 años.

### Forma y función

Aunque para la mayoría de la gente los tiburones tienen una apariencia siniestra y una reputación espantosa, se cuentan al mismo tiempo entre los más elegantes y gráciles de todos los peces. El cuerpo de un tiburón, tal como el de la muela (Figura 24-8) es fusiforme (alargado). El extremo posterior de la columna vertebral se eleva para terminar en

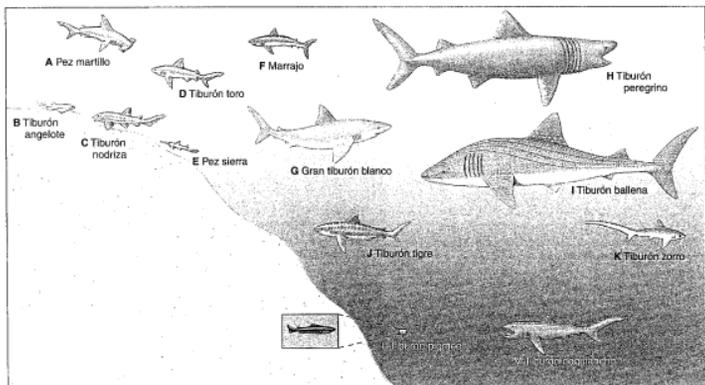


Figura 24-7

Diversidad en los tiburones de la familia Elasmobranquios: A, pez martillo, *Sphyrna*; B, el angelote, *Squatina*; C, tiburón nodriza, *Ginglymostoma cirratum*; D, tiburón toro, *Carcharhinus leucas*; E, pez sierra, *Pristigaster*; F, marrajo, *Isurus paucus*; G, gran tiburón blanco, *Carcharodon carcharias*; H, tiburón peregrino, *Cetorhinus maximus*; I, tiburón ballena, *Rhincodon typus*; J, tiburón tigre, *Galeocerdo cuvier*; K, pez zorro, *Alopias vulpinus*; L, tiburón pigma, *Squalius laticaudus*; y M, tiburón boquiancho, *Megachasma pelagios*.

### Características de la clase *Condrictos*

- Grandes (unos 2 m de media), cuerpo fusiforme o deprimido dorsoventralmente, con aleta caudal heterocerca (diferencia en las quimeras) (Figura 24-16); aletas pectorales y pelvianas pares; aletas pelvianas modificadas en el macho como "órganos de la cópula".
- Boca ventral; dos sacos olfatorios que no abren en la cavidad bucal en los elasmobranquios; las narinas desembocan en la cavidad bucal en las quimeras; tienen mandíbulas.
- Piel con escamas placoides (denticulos dérmicos) (Figura 24-17) o desnuda; dientes o escamas placoides modificadas polifoides en los elasmobranquios; dientes transformados en placas trituradoras en las quimeras.
- Endoesqueleto enteramente cartilágino; notocorda persistente pero reducida; vértebras completas y separadas en elasmobranquios; vértebras sin centro en las quimeras.
- Sistema digestivo con estómago en forma de J (sin estómago en las quimeras) e intestino con válvula espiral; a menudo con un hígado rico en aceite para la flotación.
- Sistema circulatorio con varias pases de arcos aórticos; circulación simple; sistemas porta renal y hepático, corazón tetraembraco con seno venoso, atrio, ventrículo y cono arterioso.
- Respiración por medio de cinco a siete pares de branquias, con hendiduras branquiales independientes y expuestas en los elasmobranquios; óptico que cubre cuatro aberturas branquiales en las quimeras.
- No presentan vejiga natatoria ni pulmones.
- Ritón opistoanfórico y glándula rectal; sangre isosmótica o ligeramente hiperosmótica con el agua de mar, altas concentraciones de urea y óxido de trimetilamina en la sangre.
- Cerebro con dos lóbulos olfatorios, dos hemisferios cerebrales; dos lóbulos ópticos, un cerebelo y un bulbo raquídeo; 10 pares de nervios craneales, tres pares de canales semicirculares. Sentidos del olfato, recepción de vibraciones (sistema de la línea lateral), visión y electrorecepción, bien desarrollados.
- Sexos separados; glándulas pares; los conductos de las glándulas abren en la cloaca (aberturas anal y urogenital independientes en las quimeras); ovíparos, ovovivíparos o vivíparos; desarrollo directo; fecundación interna.

el largo lóbulo superior de la cola, que por ello se califica de heterocerca, y proporciona empuje y algo de sustentación al moverse hacia atrás y adelante. El juego de aletas consta de dos pares, pectorales y pelvianas, sostenidas por los esqueletos apendiculares, una o dos aletas impares dorsales (cada una con una espina en *Squalus* L., una clase de pez marino), y una aleta caudal impar. La muela (*Megastius L.*, *mastela*, *comdrejala*), como muchos tiburones, presenta una aleta anal mediana. En el macho, la parte central de las aletas pelvianas está modificada para formar un órgano de la cópula, usado en el apareamiento. Los orificios nasales (bolsas ciegas), son pares, ventrales y anteriores respecto a la boca (Figura 24-9). Los ojos, laterales, carecen de párpados, y detrás de cada ojo hay un espiráculo (resto de la primera hendidura branquial). Por delante de cada aleta pectoral presentan cinco hendiduras branquiales. El duro y correo legamento está cubierto por escamas placoides dispuestas para reducir la turbulencia del flujo de agua sobre la superficie corporal durante la natación.

Los tiburones están bien preparados para su vida depredadora. Localizan a sus presas utilizando sus importantes capacidades sensoriales en una secuencia ordenada. Pueden descubrir una presa a más de un kilómetro de distancia con sus grandes órganos olfatorios, que pueden detectar una sustancia química a una concentración de una parte por mil millones. Las narinas laterales del tiburón martillo (Figura 24-7) favorecen la localización de un olor al estar "en estremo". Las presas también pueden ser localizadas a distancia por la detección de vibraciones de baja frecuencia mediante el sistema de la línea lateral. Este sistema está compuesto por órganos receptores especiales (neumastos) situados en un conjunto de canaliculos y poros que se extiende a lo largo del cuerpo y sobre la cabeza (Figura 24-10). A menor distancia, el tiburón utiliza la vista como principal método para localizar a su presa. Continuamente a la creencia popular, la mayoría de los tiburones tienen una vista excelente, incluso en aguas con poca luz. En la etapa final del ataque, los tiburones se agitan por los campos bioeléctricos que hay en torno a todos los animales. Los receptores, las ampollas de Lorenzini (Figura 24-9), están situados en la cabeza del tiburón. Además, pueden utilizar la electrorecepción para localizar presas enteradas en la arena.

Ambas mandíbulas, superior e inferior, están provistas de muchos dientes triangulares afilados. La fila de dientes funcionales situada en el borde de la mandíbula tiene detrás otras hileras de dientes en crecimiento, que reemplazan a los que se pierden a lo largo de la vida del tiburón (Figuras 24-8 y 24-9). La cavidad bucal se abre en una amplia faringe que contiene las aberturas independien-

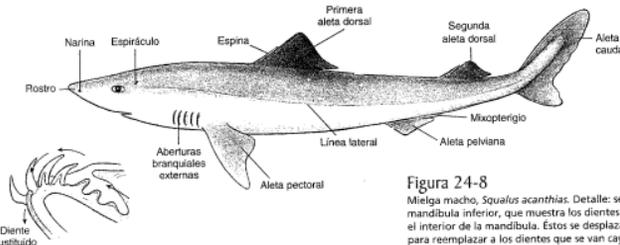


Figura 24-8

Muela macho, *Squalus acanthias*. Detalle: sección de la mandíbula inferior, que muestra los dientes en formación en el interior de la mandíbula. Estos se desplazan hacia delante para reemplazar a los dientes que se van cayendo. La tasa de sustitución varía en las diferentes especies.



**Figura 24-9**  
Cabeza de tiburón tigre, *Carcharias* sp. Obsérvase la serie de dientes sucesivos. También pueden verse las ampollas de Lorenzini, en una fila bajo el ojo.

tes de las hendiduras branquiales y espiráculos. Un corto y ancho esófago corre hacia un estómago en forma de J. El **hígado** y el **páncreas** se abren en el corto y recto **intestino**, que contiene la exclusiva **válvula espiral** para retardar el paso del alimento y aumentar la superficie absorbente (Figura 24-11). La **glándula rectal**, exclusiva de los condrictos, está unida al corto recto y segrega un fluido incoloro que contiene una alta concentración de cloruro sódico; ayuda al **riñón opistonefrico** en la regulación de la concentración de sal en la sangre. Las cámaras del **corazón** están dispuestas una a continuación de la otra y el sistema circulatorio es básicamente el mismo que el de otros vertebrados con branquias (Figura 24-11). La sangre que abandona el corazón por la aorta ventral entra en los lechos capilares de las branquias, donde se absorbe el oxígeno para ser repartido después por el resto del cuerpo mediante la aorta dorsal y volver por último al corazón (Figura 31-10A, p. 692).

Todos los peces cartilagosos tienen fecundación interna, pero la dependencia que el embrión tiene de la madre es muy variable. Muchos elasmobranchios ponen grandes huevos, cargados de vitelo, inmediatamente después de la fecundación; son los **ovíparos**. Algunos tiburones y rayas ovíparas depositan sus huevos en una cápsula

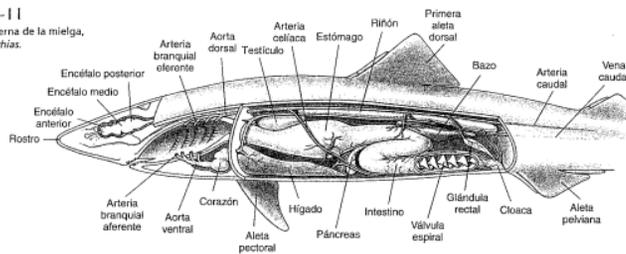
córnea, llamada vulgarmente «monedero de sirena», a menudo provista de zarzillos que se enrollan sobre el primer objeto firme que tocan, de forma parecida a como lo hace una parra. El embrión se nutre del vitelo durante un período prolongado (de 6 a 9 meses en algunas especies, en ocasiones hasta 2 años) antes de nacer como una réplica en miniatura del adulto. Sin embargo, muchos tiburones retienen a los embriones en el tracto genital de la madre durante mucho tiempo. Algunas especies son **ovovivíparas** (vivíparas lecitotróficas), y retienen al embrión en desarrollo en el oviducto mientras se nutre de su saco vitelino hasta que nace. Incluso hay otras especies auténticamente **vivíparas**, en las que el embrión recibe nutrientes de la corriente sanguínea materna a través de una **placenta** o mediante secreciones nutritivas de la madre, la llamada **leche materna**. Algunos tiburones tienen un terrible tipo de reproducción, en el que los embriones reciben nutrición adicional comiéndose otros huevos o sus propios hermanos. La evolución de la retención prolongada de los embriones en muchos elasmobranchios fue una innovación importante que contribuyó al éxito evolutivo de estos peces. Sin embargo, e independientemente de la relación con la madre, una vez que se ha puesto el huevo o ha nacido la cría, termina todo cuidado parental.

Los elasmobranchios marinos han desarrollado una solución interesante al problema fisiológico de vivir en un medio salino hiperosmótico. Para evitar la pérdida de agua por ósmosis, los elasmobranchios retienen los metabolitos nitrogenados, especialmente urea y óxido de trimetilamina en la sangre. Estos metabolitos, combinados con las sales del plasma, permiten que la concentración de solutos de la sangre exceda ligeramente la del agua marina, eliminando el desequilibrio osmótico entre su cuerpo y el agua de mar circundante.

Algo más de la mitad de todos los elasmobranchios son rayas, un grupo que incluye a los torpedos, los peces sierra, las pastinacas, las águilas marinas y las mantas. Todos ellos están especializados para habitar los fondos, con las aletas pectorales muy ensanchadas y fusionadas a la cabeza, que utilizan como alas en la natación (Figura 24-12). Las aberturas branquiales están situadas debajo de la cabeza, pero los grandes espiráculos son dorsales. El agua para la respiración se toma a través de los espiráculos para impedir la obstrucción de las branquias, ya que la boca a menudo está enterrada en la arena. Sus dientes están adaptados para triturar sus presas: moluscos, crustáceos y, en ocasiones, pequeños peces.

**Figura 24-11**

Anatomía interna de la mielga, *Squalus acanthias*.

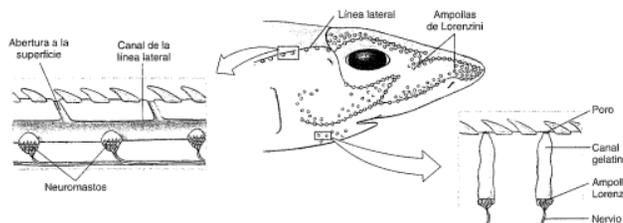


En la pastinaca, la cola está adelgazada y tiene forma de látigo, y va armada con una o más espinas terminadas en sierra y conectadas por la base a glándulas venenosas. Puede producir heridas muy dolorosas, que cicatrizan lentamente y dejan secuelas. Las rayas eléctricas (pez torpedo) son peces poco activos con grandes órganos eléctricos a cada lado de la cabeza (Figura 24-13). Cada órgano está compuesto por numerosas pilas verticales de células discoidales conectadas en paralelo, de forma que cuando todas las células se descargan a la vez, se produce una corriente de alto amperaje que fluye al agua circundante. El voltaje producido es relativamente bajo (50 voltios), pero la potencia de salida puede ser de casi un kilovatio, suficiente como para aturdir a una presa o desanimar a un



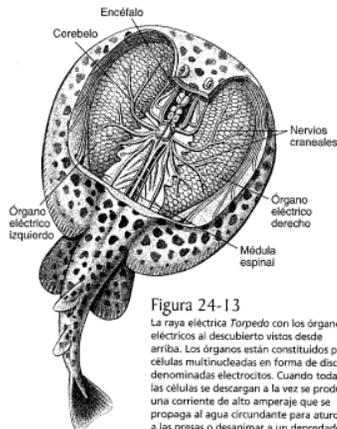
**Figura 24-12**

Las rayas están especializadas para vivir en el fondo marino. Tanto la raya, *Rajelanteria* (A), como la pastinaca, *Dasyatis americana* (B), están aplanadas dorsoventralmente y se mueven mediante ondulaciones de las aletas pectorales, muy ensanchadas y con aspecto de alas. La pastinaca (B) es seguida por un pez piloto.



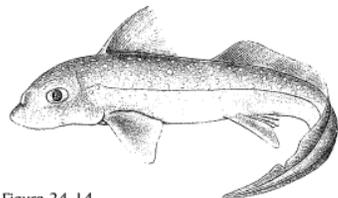
**Figura 24-10**

Canales y receptores sensoriales de un tiburón. Las ampollas de Lorenzini responden a los campos eléctricos débiles, y posiblemente a la temperatura, la presión hidráulica y la salinidad. Los sensores de la línea lateral, llamados neurastos, son sensibles a las alteraciones del agua, capacitando al tiburón para detectar objetos cercanos mediante ondas reflejadas.



**Figura 24-13**

La raya eléctrica *Torpedo* con los órganos eléctricos al descubierto vistos desde arriba. Los órganos están constituidos por células multinucleadas en forma de disco, denominadas electrocitos. Cuando todas las células se descargan a la vez se produce una corriente de alto amperaje que se propaga al agua circundante para aturdir a la presa o desanimar a un depredador. La información electrosensorial se procesa en el cerebro, de gran tamaño.



**Figura 24-14**  
Quimera o rata de mar, *Myxolagus collei*, de la costa occidental de Chile. Esta especie es una de las quimeras más bonitas, pero los holocéfalos tienen aspectos extraños y casi repulsivos.

predador. Los torpedos fueron utilizados por los antiguos egipcios como una forma de electroterapia en el tratamiento de afecciones como la artritis y la gota.

### Subclase Holocéfalos: quimeras

Los miembros de la pequeña subclase Holocéfalos, caracterizados por unos nombres sugerentes como pez rata (Figura 24-14), pez conejo, pez fantasma y pez espectro, son restos de una estirpe aberrante que se separó de los elasmobranchios hace al menos 360 millones de años (períodos Devónico o Silúrico de la era Paleozoica). Los fósiles de quimeras aparecen por primera vez en el Jurásico, alcanzando su cénit en el Cretácico y el Terciario temprano (hace 120 a 50 millones de años), y han disminuido desde entonces. En la actualidad sólo existen unas 33 especies supervivientes.

Anatómicamente, las quimeras presentan varios caracteres que las relacionan con los elasmobranchios, pero también poseen rasgos exclusivos. En vez de dientes, sus mandíbulas llevan placas anchas y lisas. La mandíbula superior está completamente fusionada al cráneo, un rasgo muy poco usual en los peces. Se alimentan de algas, moluscos, equinodermos, crustáceos y peces, una sorprendente dieta mixta para una dentición especializada en triturar el alimento. Las quimeras no son especies comerciales y se capturan raramente. A pesar de su forma grotesca, presentan unas coloraciones muy llamativas, con brillo iridescente.

## OSTEÍCTIOS: PECES ÓSEOS

### Origen, evolución y diversidad

Entre principios y mediados del Silúrico, un linaje de peces con endoquelos óseos dio lugar a un clado de vertebrados que contiene al 96% de los peces actuales y a todos los tetrápodos. Los peces de este grupo se han denominado tradicionalmente peces óseos (**Osteíctios**), porque se creyó que se trataba de los únicos peces con esqueleto de hueso. Aunque hoy se sabe que el hueso aparece en muchos otros peces primitivos (ostracodermos, placodermos y acantodios), los peces óseos y sus descendientes tetrápodos están relacionados por la posesión de **hueso endocondral** (hueso que sustituye al cartilago durante el desarrollo, p. 650), por la presencia de pulmones o vejigas gaseosas derivadas del tubo digestivo, y por otros caracteres craneales y dentarios. Como el uso tradicional de los Osteíctios no describe un grupo monofilético (natural) (Figura 2-2), la mayoría de las clasificaciones

modernas, incluida la que aparece en la p. 540, no reconocen a este grupo como un taxón válido. No obstante, se sigue utilizando este término por conveniencia para describir a un grupo de vertebrados con hueso endocondral, que convencionalmente se denominan peces.

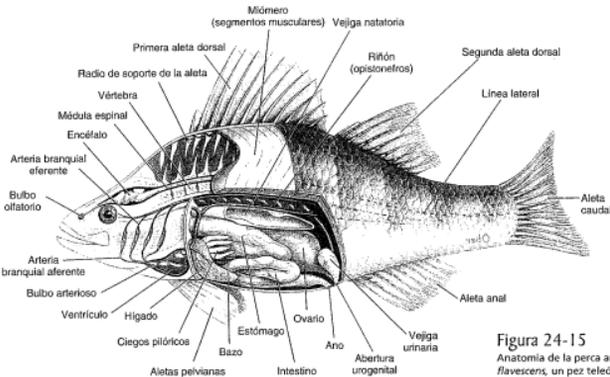
Los fósiles de los primeros peces óseos muestran semejanzas con los acantodios en varias estructuras craneofaríngeas, como el opérculo óseo y los radios braquiostegales (p. 512 y Figura 23-17), lo que indica que probablemente descendieron de un antecesor común. Hacia la mitad del período Devónico, los peces óseos se habían diversificado extensamente en dos linajes principales, con adaptaciones que los adecuaron para todos los hábitats acuáticos, excepto para los más inhóspitos. Uno de ellos, los peces de aletas con radios (Actinoptergios), incluye a los peces óseos modernos (Figura 24-15), el grupo con mayor número de especies de todos los vertebrados. La otra rama, los peces de aletas lobuladas (Sarcoptergios), se permaneció como un grupo relicto, representado hoy en día solamente por ocho vertebrados pisciformes, los peces pulmonados y los celacantos (Figuras 24-22 y 24-23). Sin embargo, son el grupo hermano de todos los vertebrados terrestres (tetrápodos).

Varias adaptaciones clave contribuyeron a su diversificación. Los peces óseos tienen un **opérculo** sobre las branquias, formado por placas óseas y unido a una serie de músculos. Esta estructura mejoró la eficacia de la respiración, porque la rotación hacia afuera del opérculo creaba una presión negativa de forma que el agua era arrastrada a través de las branquias, además de ser impulsada por la bomba bucal (Figura 31-20). Una bolsa llena de gas derivada del esófago proporcionó una forma adicional de intercambio gaseoso en aguas hipoxicas y un medio eficaz para conseguir una flotación neutra. En los peces que utilizan estas bolsas fundamentalmente para el intercambio gaseoso, reciben el nombre de pulmones, mientras que en los peces que las usan para la flotación se denominan vejigas natatorias (pp. 531-532). La progresiva especialización de la musculatura mandibular y de los elementos esqueléticos implicados en la alimentación es otro rasgo clave en la evolución de los peces óseos.

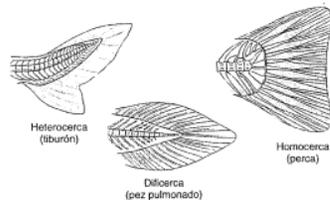
### Clase Actinoptergios: peces de aletas con radios

Los peces de aletas con radios son un inmenso grupo que incluye a la gran mayoría de los peces óseos más conocidos (casi 27 000 especies). Los primeros actinoptergios, conocidos como **paleoniscos**, eran pequeños peces de ojos grandes, aleta caudal heterocerca (Figura 24-16) y gruesas escamas yuxtapuestas, con una capa externa de **ganoina** (Figura 24-17). Estos peces tenían una única aleta dorsal y numerosos radios óseos derivados de las escamas, con un aspecto completamente diferente al de los peces de aletas lobuladas, con los que compartían las aguas del Devónico. Los paleoniscos están representados por restos fósiles tan antiguos como de principios del Silúrico, y florecieron durante el final de la era Paleozoica, el mismo período en que los ostracodermos, los placodermos y los acantodios desaparecieron y los sarcoptergios iniciaron su declive (Figura 24-1).

De estos primeros actinoptergios surgieron varios grupos. Los bichires, en el clado Cladistios, tienen pulmones, gruesas escamas ganoinicas y otros rasgos similares a los de los paleoniscos (Figura 24-18). Las 16 especies de bichires viven en aguas dulces africanas. Otro grupo son los **condrósteos** (*Gr. chondros*, cartilago, + *osteon*, hueso), representados hoy por 27 especies de esturiones, de agua dulce y anádromos, y por los peces espada (Figura 24-18). Casi todos los condrósteos han experimentado graves descensos de población por la construcción de presas, la sobrepesca y la contaminación.



**Figura 24-15**  
Anatomía de la perca amarilla, *Perca flavescens*, un pez teleosteo de agua dulce.



**Figura 24-16**  
Tipos de aletas caudales.

El tercer gran grupo de peces de aletas con radios que surgieron de los paleoniscos fueron los **neoptergios** (*Gr. neo*, nuevo, + *pteryx*, ala, aleta). Los neoptergios aparecieron al final del Pérmico y se extendieron profusamente durante el Mesozoico (Figura 24-1). A lo largo del Mesozoico, una línea dio lugar a una radiación secundaria que condujo a los modernos peces óseos, los teleosteos. Sólo hay dos géneros supervivientes de los primeros neoptergios, el *Amia* (*Gr. nombre de pez semejante al anito*) de aguas poco profundas y con abundantes algas de los Grandes Lagos y del valle del Mississippi, y *Lepisosteus* (*Gr. lepidos*, escama, + *osteon*, óseo) del este y el sur de Norteamérica (Figura 24-19). Las siete especies de lepidósteos son grandes depredadores, de cuerpo alargado y mandíbulas con dientes afilados como agujas. Los lepidósteos y el *Amia* pueden tragar aire en la superficie, liendano su vascularizada vejiga natatoria, como suplemento del oxígeno obtenido en las branquias.

El principal grupo de neoptergios son los **teleosteos** (*Gr. teleos*, perfecto, + *osteon*, hueso), los peces óseos modernos (Figura 24-15). La diversidad de los teleosteos es impresionante, con casi 27 000 especies descritas, lo que representa el 96% de todos los peces actuales y aproximadamente la mitad de todos los vertebrados (Figura 24-20). Además, se ha estimado que existen entre 5000 y 10 000 especies sin describir. Aunque la mayoría de las aproximadamente 200 especies de teleosteos que se describen cada año proceden de zonas poco conocidas, como América del Sur, o de aguas profundas, todos los años se citan nuevas especies de áreas tan familiares como los ríos de Norteamérica. El tamaño de los teleosteos varía entre los 7 mm de los gobios adultos hasta los 17 m del pez cinta (*Rogulicus* spp., -arriño) y los 900 kg y 4,5 m del marlin azul (Figura 24-20). Estos peces ocupan casi cualquier hábitat imaginable, desde aguas profundas por encima de los 5200 m en el Tibet, hasta 8000 m bajo la superficie oceánica. Algunas especies viven en aguas templadas a 44 °C, mientras que otras se encuentran bajo los hielos antárticos a -2 °C. Pueden vivir en lagos con concentraciones salinas tres veces superiores a la del agua marina, en cuevas en total oscuridad, en pantanos desprovistos de oxígeno, o incluso hacer incursiones en tierra firme, como los saltarines del fango (Figura 24-20).

Varias tendencias morfológicas en el linaje de los teleosteos les han permitido diversificarse en esta increíble variedad de hábitats y formas. La pesada armadura de escamas de los peces más primitivos fue reemplazada por escamas **cicloideas** y **ctenoideas**, flexibles, delgadas y ligeras (Figura 24-17). Algunos teleosteos, como las anguilas o el pez gato, carecen por completo de escamas. La pérdida de una pesada armadura proporcionó mayor agilidad y rapidez, mejorando así la huida de los depredadores y la captura del alimento. Los cambios en las aletas de los teleosteos incrementaron su maniobrabilidad y velocidad, y permitieron utilizarlas para otras funciones. La forma simétrica de la cola **homocerca** (Figura 24-16) de la mayoría de los teleosteos concentró las contracciones de la musculatura en

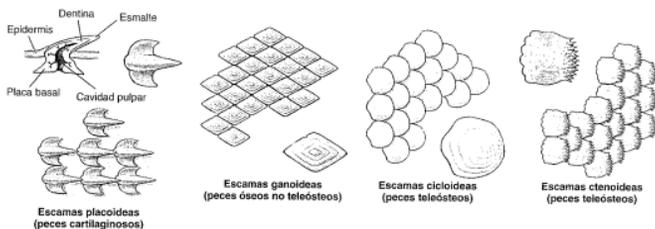


Figura 24-17

Tipos de escamas en los peces. Las escamas ganoideas son pequeñas estructuras cónicas, semejantes a dientes, características de los condriktos. Las escamas ganoideas, en forma de rombo, se presentan en peces óseos primitivos, como el esturión, y están compuestas por capas de un esmalte plateado (ganoína) en la superficie superior, y hueso en la inferior. Los peces óseos avanzados tienen escamas cicloideas o ctenoideas, finas, flexibles y dispuestas en filas imbricadas.

Figura 24-18

Peces condriktos, primitivos peces de aletas con radios de la subclase Actinopterygios. A, Esturión atlántico, *Acipenser oxyrinchus* (actualmente raro) de los ríos atlánticos. B, El bichir, *Polypterus bichir*, del África occidental ecuatorial. Es un depredador nocturno. C, Pez espátula, *Polyodon spathula*, del Mississippi; llega a alcanzar una longitud de 2 metros y un peso de 80 kg.

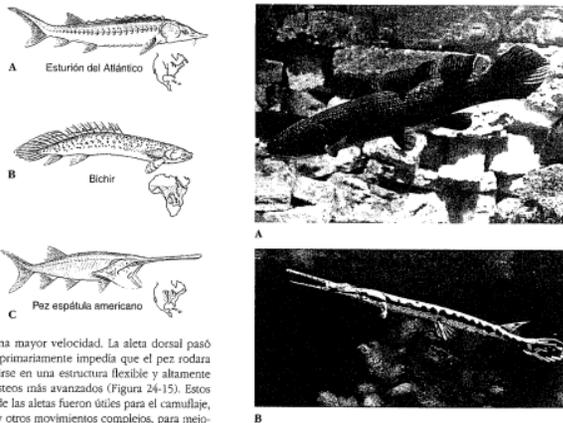


Figura 24-19

Peces neopterygios no teleosteos. A, *Amia calva*. B, El lepidosteo *Peliasosteus asseus*. Freecuentan corrientes tranquilas, donde pueden permanecer casi inmóviles acechando el paso de otros peces.

de las mandíbulas deslizando hacia delante la mandíbula superior aumentó la velocidad final de ataque. Los arcos branquiales de los teleosteos se diversificaron en poderosas **mandíbulas faringales** para masticar, sujetar y romper. Con tantas novedades, los teleosteos se han convertido en los peces más diversos.

### Características de la clase Actinopterygios

1. **Esqueleto con hueso endocondral**; aleta caudal **heterocerca** en las formas ancestrales, pero generalmente **homocerca** en las formas avanzadas. (Figura 24-16); tegumento con glándulas mucosas y escamas dérmicas incluidas (Figura 24-21); escamas **ganoideas** en las formas ancestrales, pero con escamas **cicloideas**, **ctenoideas** o sin escamas en las formas avanzadas (Figura 24-17).
2. Aletas pares e impares con **largos radios dérmicos (lepidotriquijs)**; músculos para el control del movimiento de las aletas en el interior del cuerpo.
3. Con mandíbulas, generalmente con dientes, cubiertos de esmalte; sacos olfativos pares que no se abren en la boca; víbula espiral en las formas ancestrales, pero sin ella en las formas avanzadas.
4. Respiración por branquias soportadas por arcos branquiales y cubiertas por un **opérculo**.
5. A menudo con **vejiga natatoria** o sin conducto conectado al esófago, generalmente con funciones en la flotación.
6. Sistema circulatorio dotado de un corazón con un seno venoso, un atrio y un ventrículo sin dividir; circulación sencilla y típicamente cuatro pares de arcos aórticos; eritrocitos nucleados.
7. Sistema excretor con ríñones opistonefricos pares, sexes generalmente separados, fecundación generalmente externa; las larvas pueden diferir mucho de los adultos.
8. Sistema nervioso cuyo encefalo comprende lóbulos olfatorios y un pequeño cerebro; lóbulos ópticos y cerebelo; 10 pares de nervios craneales; tres pares de canales semicirculares.

### Clase Sarcopterigios: peces de aletas lobuladas

El antecesor de los tetrapodos se encuentra en un grupo de peces sarcopterigios extintos denominado **ripidistios**, formado por varios linajes que florecieron en las aguas dulces y en las zonas costeras poco profundas de finales del Paleozoico. Los ripidistios, como *Eusthenopteron* (Figura 25-2, p. 546), eran peces cilíndricos de grandes cabezas con aletas carnosas y, presumiblemente, pulmones. La evolución de los tetrapodos a partir de los ripidistios se tratará en el Capítulo 25.

Todos los antiguos sarcopterigios tenían tanto pulmones como branquias y una cola **heterocerca**. Sin embargo, durante el Paleozoico la orientación de la columna vertebral cambió, de forma que la cola se hizo simétrica o **difícera** (Figura 24-16). Estos sarcopterigios tenían mandíbulas poderosas, y su piel estaba cubierta con fuertes escamas, formadas por un material semejante a la dentina, llamado **cosmina**; y las huesos y carnosas aletas lobuladas pares (pectorales y pelvianas) de los sarcopterigios pudieron muy bien utilizarse como cuatro patas para trasladarse sobre el fondo, lleno de restos vegetales. Los peces de aletas lobuladas solamente están representados en la actualidad por ocho especies: seis especies de peces pulmonados (en tres géneros) y dos especies de celacantos (Figuras 24-22 y 24-23).

De los tres géneros supervivientes, el más parecido a las formas primitivas es *Neoceratodus* (Gr. *neos*, nuevo, + *heratos*, córneo, + *odus*, forma), pez pulmonado australiano actual que puede alcanzar una longitud de 1.5 m (Figura 24-22). Este pez pulmonado, a diferencia de sus parientes, respira normalmente por branquias, y no puede sobrevivir fuera del agua. El pez pulmonado sudamericano *Lepidosteus* (L. *lepidus*, bonito, + *steus*, sierras miticas) y el africano *Protopterus* (Gr. *protos*, primero, + *pteron*, ala) pueden vivir fuera del agua durante largos períodos de tiempo. *Protopterus* vive en África, en corrientes y ríos que se agotan durante la estación seca, con un lecho fangoso endure-

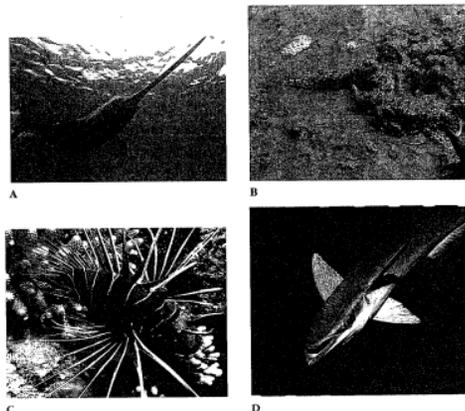


Figura 24-20

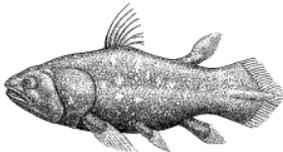
Diversidad entre los teleosteos. A, Marlin azul, *Makaira nigricans*, uno de los teleosteos más grandes. B, El saltarín del fango, *Pterois* sp., realiza excursiones a tierra firme para alimentarse de algas y capturar insectos; construye nidos en los que eclosionan los huevos, protegidos por la madre. C, Coloración de aviso del pez dragón *Pterois* sp., que indica peligro: las espines dorsales son venenosas. D, Ventosa de la rémora, *Etheus naurates*, una modificación de la aleta dorsal.



**Figura 24-21**  
Sección de la piel de un pez óseo, que muestra las escamas solapadas (en amarillo). Éstas se encuentran en la dermis y están cubiertas por la epidermis.



**Figura 24-22**  
Los peces pulmonados son peces con aletas lobuladas, de la clase Sarcopterigios. El dipnoo australiano, *Neoceratodus forsteri*, es el menos especializado de los tres géneros de dipnoos. El género africano *Protopterus* es el mejor adaptado de los tres, ya que permanece quiescente en capullos rodeados de moco y respirando aire durante los prolongados períodos de sequía.



**Figura 24-23**  
El celacanto *Latimeria* es un fósil viviente, relicto de un grupo de peces que florecieron hace unos 350 millones de años.

cido por el caloroso sol tropical. El pez excava y se hunde en el fango al aproximarse el período de sequía, y segrega una baba copiosa que se mezcla con el fango para formar un duro capullo en el que estira hasta la llegada de las lluvias. Las adaptaciones para utilizar oxígeno atmosférico

consisten en un pulmón para el intercambio respiratorio y en circuitos cardiovasculares pulmonar y sistémico parcialmente independientes.

Los **celacantos**, que aparecieron también en el Devónico, sufrieron una pequeña radiación y alcanzaron su cima evolutiva en el Mesozoico. Al final de esta era estuvieron a punto de desaparecer, pero dejaron un género superviviente muy interesante, *Latimeria* (Figura 24-23). Como se creía que los últimos celacantos se habían extinguido hace 70 millones de años, es imaginable el asombro del mundo científico cuando se encontraron los restos de un celacanto en un dragado en la costa de Sudáfrica en 1938. Comenzó una investigación intensiva para encontrar más ejemplares, que tuvo éxito en las islas Comores, cerca de Madagascar. Allí lo capturaron ocasionalmente pescadores nativos con anzuelos, a mano, a grandes profundidades,

lo que proporciona ejemplares para la investigación. Se creía que ésta era la única población de *Latimeria* hasta 1998, cuando la comunidad científica se sorprendió de nuevo por la captura de una nueva especie en Sulawesi, Indonesia ¡a más de 10 000 km de las Comores!

Los celacantos marinos «modernos» descienden de un grupo de agua dulce del Devónico. La aleta caudal es del tipo diférico (Figura 24-16), pero posee un pequeño lóbulo entre los lóbulos caudales superior e inferior, lo que proporciona una estructura trilobulada (Figura 24-23).

Los celacantos son de color anil metálico profundo, con manchas irregulares blancas o bronceadas, lo que los camufla en los oscuros arrecifes y cuevas de lava en los que vive. Las crías nacen completamente formadas tras la eclosión interna de los huevos, de 9 cm de diámetro, los mayores entre los peces óseos.

## ADAPTACIONES ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LOS PECES

### Locomoción en el agua

Para el ojo humano, algunos peces son capaces de nadar a velocidades extremadamente altas, pero nuestro juicio está involuntariamente influido por la propia experiencia de que el agua es un medio que ofrece mucha resistencia cuando nos desplazamos en él. La mayoría de los peces, tales como la trucha o un fofoño, pueden nadar a un máximo de 10 cuerpos por segundo, obviamente una hazaña impresionante para las medidas humanas. Cuando transformamos estas velocidades en km/h, significa que una trucha de unos 30 cm solamente alcanza cerca de 10,4 km/h. Como regla general, cuanto más grande es el pez, más rápido puede nadar.

### Características de la clase Sarcopterigios

1. **Esqueleto con hueso endocondrio**; aleta caudal **diférica** en las formas actuales, heteroocrea en las primitivas, piel con escamas dérmicas incluidas (Figura 24-17), con una capa de **cosmina**, material semejante a la dentina, en las formas ancestrales.
2. **Aletas pares e impares**; las primeras con un único elemento esquelético en su base y cortos radios dérmicos; los músculos que mueven las aletas pares están situados en las extremidades.
3. Con **mandíbulas**; los dientes están cubiertos con auténtico esmalte, y típicamente están reducidos a placas trituradoras situadas en el paladar; sacos olfatorios pares, que pueden o no abrirse en la boca; intestino con una válvula espiral.
4. Branquias soportadas por arcos óseos y cubiertas por un **opérculo**.
5. Vejiga gaseosa vascularizada y utilizada para la respiración y la flotación (llena de grasa en el celacanto).
6. En el sistema circulatorio, el corazón tiene un seno venoso, y típicamente está reducido a placas trituradoras situadas en el paladar; sacos olfatorios pares, que pueden o no abrirse en la boca; intestino con una válvula espiral.
7. Branquias soportadas por arcos óseos y cubiertas por un **opérculo**.
8. Sexos separados, fecundación interna o externa.

Para medir la velocidad de cruce<sup>o</sup> de un pez se utiliza un «seda para pescar», se trata de un curul en forma de anillo lleno de agua, que se hace girar a igual velocidad, pero en dirección opuesta a como nada el pez. Mucho más difíciles de medir son los repentinos acelerones que pueden realizar la mayoría de los peces para capturar una presa o para evitar ser a su vez capturados. Un atún fue cronometrado a 66 km/h; se cree que el pez espada y el marlin son capaces de conseguir aceleraciones de velocidad que llegan o incluso sobrepasan los 110 km/h. Tales velocidades no pueden mantenerse durante más de 1 a 5 segundos.

El mecanismo de propulsión de un pez es la musculatura de su tronco y su cola. La musculatura locomotriz axial está compuesta de bandas musculares en zigzag llamadas **miómeros**. Las fibras musculares de cada miómero son relativamente cortas, y se anclan en los septos de tejido conjuntivo que separan cada miómero de los adyacentes. En la superficie del cuerpo los miómeros toman forma de W a cada lado (Figura 24-24), pero internamente las bandas musculares están plegadas de forma compleja y encajadas unas en otras, de manera que el empuje de cada miómero afecta a varias vértebras. Esta disposición proporciona un control más preciso y poderoso, ya que para flexionar una determinada parte del cuerpo resultan implicados muchos miómeros.

La comprensión de cómo nadan los peces puede abordarse estudiando cómo nada un pez tan flexible como la anguila (Figura 24-25). El movimiento es un serpenteo, no muy diferente al de una culebra, con ondas de contracción que se desplazan hacia atrás a lo largo del cuerpo mediante contracciones alternativas de los miómeros de cada lado. El extremo anterior del animal se curva menos que el posterior, por lo que cada ondulación aumenta en amplitud a medida que reco-

re el cuerpo. Mientras que las ondulaciones se desplazan hacia atrás, la curvatura del cuerpo presiona lateralmente contra el agua, provocando obviamente una **fuerza de reacción** dirigida hacia adelante. Esta fuerza consta de dos componentes: la fuerza de **empuje**, utilizada para vencer la resistencia al avance y propulsar al pez hacia adelante, y una **fuerza lateral**, que tiende a desviar la cabeza del pez en la misma dirección que la cola. Este movimiento de la cabeza de un lado a otro es muy patente en una anguila o un tiburón cuando nadan, pero muchos peces tienen una cabeza rígida y nadan con bastante superficie de resistencia para hacer mínimo ese cabeceo.

El movimiento de una anguila es relativamente eficaz en bajas velocidades, pero la forma de su cuerpo genera mucha resistencia de rozamiento en una natación rápida. Los peces que nadan rápidamente, como la trucha, son menos flexibles y limitan las ondulaciones del cuerpo fundamentalmente a la región caudal (Figura 24-25). La fuerza muscular generada en la gran masa muscular anterior es transferida a través de los tendones al pedúnculo caudal, relativamente poco musculoso, donde se genera el empuje. Esta forma de natación alcanza su máximo desarrollo en los atunes, cuyos cuerpos no se flexionan. Virtualmente, todo el empuje deriva de los potentes golpes de la aleta caudal (Figura 24-26). Muchos peces marinos veloces, como el pez vela o marlin (*Histiogobius*), el pez espada o emperador (*Xiphias*), la seriola (*Seriola zonata*) y el quaparucú (*Acanthibium solanderi*)\*, de gran envergadura, tienen aletas caudales con amplio barido, de forma muy semejante a la de una hoz. Estas aletas son la contrapartida acuática de la relación anchura/longitud de ala de las aves más veloces (p. 601).

La temperatura corporal de la mayoría de los peces es la misma que la de su entorno, porque cualquier calor generado internamente se pierde inmediatamente en el agua circundante. Sin embargo, algunos peces como los atunes (Figura 24-26) y los marajós, mantienen una temperatura alta en su musculatura de natación y sus vísceras (Figura 24-20A), y otros peces elevan la temperatura de sus cerebros y su retina. Las investigaciones de E.G. Carey y otros explican cómo estos peces llevan a cabo este tipo de termorregulación, denominada **endotermia regional**. El calor se genera como un subproducto de varias actividades, como la digestión y la natación, o en el caso de los marajós, por un órgano especializado productor de calor situado bajo el cerebro. Este calor se conserva en una **rete mirabilis**, un haz de vasos sanguíneos paralelos dispuestos para proporcionar un flujo contracorriente (p. 682). Parece que las altas temperaturas favorecen la natación potente y mejoran la actividad digestiva y nerviosa. Los peces con endotermia regional son los más veloces del mundo.

La natación es el sistema de locomoción animal más económicamente sostenido por su medio y necesitan gastar poca energía para vencer la fuerza de la gravedad. Si comparamos el coste energético por kilogramo de peso de un desplazamiento de 1 km en diferentes formas de locomoción, encontramos que es de 0,39 kcal para un salmón (nadando), 1,45 kcal para una gaviota (volando) y 5,43 kcal para una aradilla (corriendo). Sin embargo, un problema biológico

\* (N. del T.) Lo mismo que en el caso de los elasmobranchios (véase nota en p. 505) se han adoptado los nombres españoles más comunes y se han ahorrado las denominaciones científicas. Los cuatro peces citados son grandes escombros, afines a las caballas, pero de gran porte, y apreciados en la pesca deportiva.

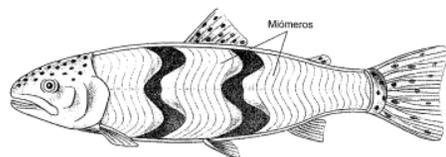


Figura 24-24

Musculatura del tronco de un pez teleosteo, parcialmente diseccionada para mostrar la disposición interna de los paquetes (miómeros). Los miómeros están complicadamente plegados, de forma que favorecen una natación más potente y mejor controlada.

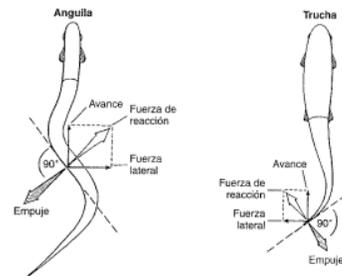


Figura 24-25

Movimientos nataatorios de los peces, que muestran las fuerzas desarrolladas por un pez anguiforme y por un fusiforme.

Fuente: Vertebrate Life, Pough et al., 1996. Reproducido con permiso de Prentice-Hall Inc., Upper Saddle River, NJ.

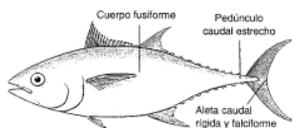


Figura 24-26

Adaptaciones del atún, *Thunnus thynnus* para la natación rápida. Los poderosos músculos del tronco tiran de la fina base de la cola. Como el cuerpo no se dobla, todo el impulso proviene del batido de la cola, rígida y con forma de guadaña.

sin resolver es comprender cómo los peces y los mamíferos acuáticos son capaces de moverse en el agua sin crear casi ninguna turbulencia. El secreto reside en la forma en que los animales acuáticos cimbrean sus cuerpos y aletas para nadar, y en las propiedades de la superficie corporal, que reducen la fricción.

## Flotación neutra y vejiga natatoria

Todos los peces son ligeramente más pesados que el agua porque sus esqueletos y otros tejidos contienen elementos pesados que existen en el agua sólo en muy pequeñas cantidades. Para evitar hundirse,

los tiburones deben estar siempre en movimiento. La cola asimétrica (heterocerca) de un tiburón proporciona la sustentación caudal necesaria durante la natación, y la amplia superficie de la cabeza y las aplanadas aletas pectorales (Figura 24-8) actúan a modo de alerones para mantener elevada la cabeza. A la flotación de los tiburones contribuye también el que sus hígados contengan un hidrocarburo especial llamado **escualeno**, que tiene una densidad de sólo 0.86 mg/ml. El hígado, por lo tanto, actúa como un gran saco de flotación oleoso que ayuda a compensar el pesado cuerpo del tiburón.

Con mucho, el mecanismo de flotación más eficaz es un espacio repleto de gas. La **vejiga natatoria** sirve para este propósito en los peces óseos (Figura 24-27). Se originó a partir de los pulmones pares de los peces óseos primitivos del Devónico. Los pulmones eran probablemente una característica omnipresente en todos los peces óseos de agua dulce en el Devónico cuando, como hemos visto, la alternancia de climas secos y húmedos habría hecho que esta estructura respiratoria accesoría fuera esencial para la vida. Las vejigas nataatorias existen en la mayoría de los peces pelágicos, pero faltan en los atunes, en la mayoría de los peces abisales y en las formas bentónicas, como los langostinos y las plaiatas.

Sin una vejiga natatoria, los peces óseos se hundirían, porque sus tejidos son más densos que el agua. Para conseguir una flotación neutra desplazan el agua adicional por un volumen de gas en la vejiga natatoria, ajustando así su densidad total a la del agua del entorno. Esto permite a los peces con vejiga natatoria mantenerse suspendidos indefinidamente a cualquier profundidad sin esfuerzo muscular. A diferencia del hueso, la sangre y otros tejidos, el gas se puede comprimir y cambia su volumen conforme el pez cambia de profundidad. Si el pez desciende a una profundidad mayor, la presión creciente ejercida por el agua del entorno comprime el gas en la vejiga, con lo que el pez llega a pesar más y tiende a hundirse. Debe añadirse gas a la vejiga para restablecer de nuevo el equilibrio de flotación. Si el pez sube, el gas de la vejiga se expande, haciendo al pez más ligero. A no ser que el gas sea expulsado, el pez cubrirá cada vez con más velocidad, a medida que la vejiga natatoria continúa expandiéndose.

Los peces extraen el gas de la vejiga natatoria de dos maneras. Los peces **fisóstomos** (Gr., *phys*, vejiga, + *stoma*, boca), menos especializados (la trucha, por ejemplo) tienen un **conducto neumático** que conecta la vejiga natatoria con el esófago; estos animales pueden simplemente expulsar el aire al exterior a través del conducto neumático. Los teleosteos más especializados son **fisiclistos** (Gr., *phys*, vejiga, + *chis*, cerrado), es decir, en estado adulto han perdido el conducto neumático. En estos peces, el gas debe incorporarse

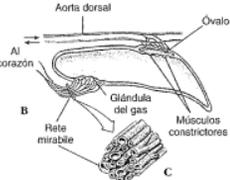


Figura 24-27

**A.** Vejiga natatoria de un pez teleosteo. La vejiga natatoria se encuentra en el celoma, justo bajo la columna vertebral. **B.** La glándula gaseosa segrega gas en la vejiga natatoria. Desde la sangre, el gas es transportado hasta la glándula gaseosa por la rete mirabile, un complicado conjunto de capilares enmarañados que actúan como un multiplicador contracorriente para aumentar la concentración de oxígeno. La disposición de los capilares arteriales y venosos en la rete mirabile se muestra en **C.** Para liberar gas durante la ascensión se abre una válvula muscular, lo que permite al gas penetrar en el óvalo, de donde es extraído por difusión a la circulación.

a la sangre desde un área vascularizada llamada **óvalo** (Figura 24-27). Ambos tipos de peces deben segregar gas en la vejiga a partir de la sangre, aunque unos pocos fisóstomos de aguas someras pueden tragar aire para llenar su vejiga natatoria.

Los fisólogos, que al principio estaban desconcertados con el mecanismo de secreción de gas, comprenden ahora cómo opera. En resumen, la glándula del gas segrega ácido láctico, que penetra en la sangre causando una alta acidez localizada en la **rete mirabile**, lo que fuerza a la hemoglobina a deshacerse de su carga de oxígeno. Los capilares de la red están dispuestos en paralelo, creando un multiplicador contracorriente (p. 677), de forma que el oxígeno liberado es acumulado en la red, alcanzando momentáneamente una presión tan alta que el oxígeno se difunde al interior de la vejiga natatoria. La presión del gas alcanzada en la vejiga natatoria depende de la longitud de los capilares de la red, éstos son relativamente cortos en los peces que viven cerca de la superficie, pero extremadamente largos en los peces de las profundidades.

La increíble eficacia de este mecanismo está ejemplificada por los peces que viven a profundidades de 2400 m. Para mantener la vejiga inflada a esta profundidad, el gas interno (principalmente oxígeno, pero también cantidades variables de nitrógeno, dióxido de carbono y argón, e incluso algo de monóxido de carbono) debe tener una presión superior a 240 atmósferas, mucho mayor que la presión de una bomba de acero de gas industrial. No obstante,

la presión de oxígeno en la sangre del pez no puede sobrepasar las 0.2 atmósferas: igual a la presión del oxígeno en la superficie.

## Audición y osculos de Weber

Los peces, al igual que otros vertebrados, detectan los sonidos como vibraciones en el oído interno. La detección de tales vibraciones es difícil para los vertebrados acuáticos, porque su cuerpo tiene casi la misma densidad que el agua que los rodea, con lo que las ondas sonoras pasan a través del cuerpo del pez casi sin poder ser detectadas.

Una elegante solución a este problema se encuentra en los ostariónicos, un grupo de teleosteos que incluye, entre otros, a los caracinos y a los peces gato. Los ostariónicos comprenden más de 7900 especies y generalmente son los peces dominantes, tanto en diversidad como en abundancia, en los hábitats de agua dulce. Su éxito se debe en parte a los **osculos de Weber**, un conjunto de pequeños huesos que les permite captar sonidos tenues en un rango de frecuencias mayor que al resto de los teleosteos. La recepción del sonido comienza en la vejiga natatoria, que puede vibrar con facilidad porque está llena de aire. Las vibraciones sonoras se transmiten desde la vejiga hasta el oído interno a través de los osculos de Weber (Figura 24-28). Este sistema tiene cierto parecido con el tímpano y los osculos del oído medio de los mamíferos (pp. 744-745), pero ha evolucionado de forma independiente. Las adaptaciones para mejorar la audición no se limitan a los ostariónicos. Por ejemplo, los arenques y los boquerones tienen expansiones de la vejiga natatoria que están en contacto directo con el cráneo. La importancia de la vejiga natatoria en estos peces ha quedado demostrada mediante experimentos en los que se desinfla la vejiga artificialmente, lo que produce una reducción de la sensibilidad sonora.

## Respiración

Las branquias de los peces están compuestas de finos filamentos cubiertos por una delgada membrana epitelial que está plegada repetidamente en **lamelas** (*lamellae*) aplanadas (Figura 24-29) y ricamente provista de vasos sanguíneos. Las branquias están localizadas en el interior de la cavidad fríngea y cubiertas por una placa móvil, el **operculo**. Esta disposición proporciona una excelente protección a los delicados filamentos branquiales, hace hidrodinámico el cuerpo y posibilita un sistema de bombeo para mover el agua. En vez de la boca y las branquias hacia el exterior por el operculo. En lugar de placas operculares como en los peces óseos, los elasmobrancios tienen una serie de **hendiduras branquiales** (Figura 24-8) a través de las cuales el agua fluye hacia fuera. Tanto en los elasmobrancios como en los peces óseos, el mecanismo branquial está dispuesto para bombear suave y continuamente agua sobre las branquias aunque para el observador pareciera que la respiración de los peces es pasiva. La corriente de agua es opuesta a la del flujo sanguíneo (flujo contracorriente), el más eficaz dispositivo para extraer la mayor cantidad posible de oxígeno del agua. Algunos peces óseos pueden extraer hasta un 85% del oxígeno del agua al pasar por las branquias. Los peces más activos, como el arenque y la caballa, sólo pueden tener suficiente agua para su elevada demanda de oxígeno si permanecen nadando continuamente; así fuerzan al agua a entrar en su boca y a pasar a través de las branquias. Esto se denomina ventilación forzada. Estos peces se asfixiarían si los dejásemos en un acuario que limitase su libertad de movimientos, incluso aunque el agua estuviese saturada de oxígeno.

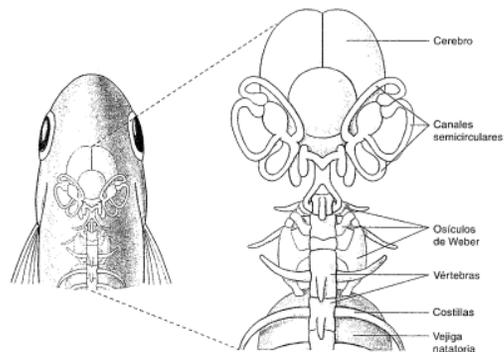


Figura 24-28

Los oisculos de Weber son huesos diminutos que transmiten las vibraciones sonoras que recibe la vejiga natatoria hasta el oído interno. Los teleosteos que poseen este sistema pueden detectar sonidos débiles con un rango de frecuencia mucho mayor que otros peces.

Un sorprendente número de peces puede vivir fuera del agua durante diferentes períodos de tiempo respirando aire atmosférico. Peces diversos utilizan distintos dispositivos para ello. Hemos descrito los pulmones de los peces pulmonados, de *Polypterus*, y de los extintos crosopterigios. Las anguilas de agua dulce a menudo hacen excursiones tierra adentro durante períodos lluviosos, usando el tegumento como principal superficie respiratoria. La anguila eléctrica *Electrophorus* (Gr. *Elektron*, algo brillante, +

*poros*, llevar) tiene las branquias degeneradas y debe complementar la respiración branquial inspirando aire a través de su cavidad bucal vascularizada. Uno de los peces mejor adaptados al intercambio gaseoso atmosférico es la perca trepadora de la India *Anabas* (Gr. *anabainō*, subir, trepar), que pasa la mayoría de su tiempo en tierra, cerca de la orilla del agua, respirando aire a través de unas cámaras aéreas especiales situadas por encima de las branquias, que son muy reducidas.

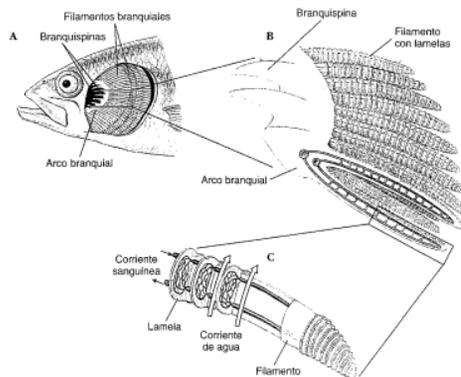


Figura 24-29

Branquias de los peces. Se ha extirpado la lámina ósea protectora (opérculo) que cubre las branquias A, para poner al descubierto la cámara branquial. Hay cuatro arcos branquiales en cada lado, cada uno de ellos con numerosos filamentos. Una parte de un arco branquial (B) muestra las branquispinas que sobresalen hacia adelante para filtrar el alimento y los desechos, y los filamentos branquiales dirigidos hacia atrás. Se ha disecado un único filamento branquial (C) para mostrar los capilares sanguíneos en el interior de las lamelas planas. La dirección de la corriente de agua (*flechas grandes*) es opuesta a la dirección de la corriente sanguínea (*flechas pequeñas*).

## Regulación osmótica

El agua dulce es un medio extremadamente diluido, con una concentración de sal (0.001 a 0.005 moles gramo por litro [M]) muy inferior a la de la sangre de los peces que viven en ella (0.2 a 0.3 M). De esta manera, el agua tiende a entrar osmóticamente en sus cuerpos, y las sales se pierden por difusión hacia el exterior. Aunque la superficie escamosa y mucosa del cuerpo es casi totalmente impermeable al agua, la ganancia de agua y la pérdida de sales se producen a través de las delgadas membranas de las branquias. Los peces de agua dulce son **reguladores hiperosmóticos** que tienen varias defensas contra estos problemas (Figura 24-30). Primero, el exceso de agua es bombeado al exterior por medio del riñón **opistonéfrico** (p. 673), que es capaz de formar una orina muy diluida. Segundo, unas **células especiales absorbentes de sales**, localizadas en el epitelio de las branquias, transportan activamente iones, principalmente sodio y cloruro, desde el agua a la sangre. Esto, junto con la sal presente en la comida de los peces, reemplaza las sales perdidas por difusión. Estos mecanismos son

tan eficaces que un pez de agua dulce sólo invierte una pequeña parte de su gasto energético total para mantener su equilibrio osmótico.

Aproximadamente el 90 % de los peces óseos están restringidos a hábitat de aguas dulces o marinas, ya que no son capaces de regular osmóticamente en un hábitat no habitual. La mayoría de los peces dulcícolas mueren rápidamente si se les coloca en agua de mar, como igualmente ocurrirá con los peces marinos dejados en agua dulce. Sin embargo, cerca del 10 % de los teleosteos pueden ir y venir entre los dos hábitat. Estos **peces eurihalinos** (Gr. *europs*, amplio, + *halos*, sal) son de dos tipos: los que viven en estuarios o en ciertas áreas intermareales, donde la salinidad fluctúa a lo largo del día; y aquellos, como el salmón y la anguila, que pasan parte de su ciclo vital en el mar y parte en aguas dulces.

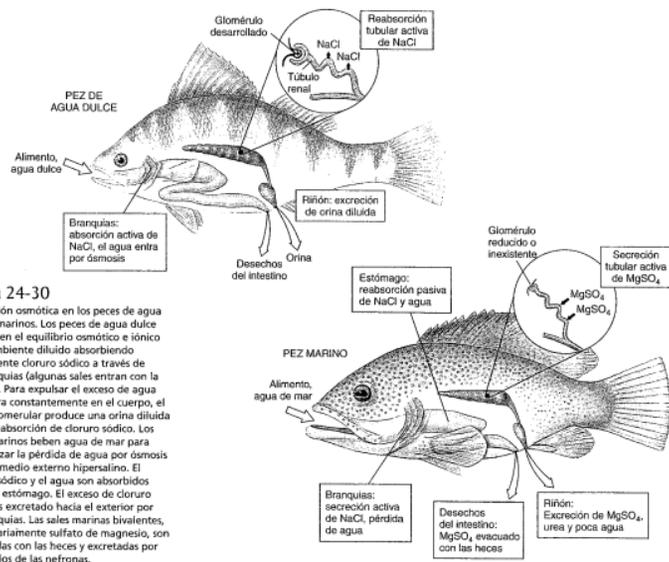


Figura 24-30

Regulación osmótica en los peces de agua dulce y marinos. Los peces de agua dulce mantienen el equilibrio osmótico e iónico en su ambiente diluido absorbiendo activamente cloruro sódico a través de las branquias (algunas sales entran con la comida). Para expulsar el exceso de agua que entra constantemente en el cuerpo, el riñón glomerular produce una orina diluida por la reabsorción de cloruro sódico. Los peces marinos beben agua de mar para reemplazar la pérdida de agua por ósmosis hacia el medio externo hipersalino. El cloruro sódico y el agua son absorbidos desde el estómago. El exceso de cloruro sódico es excretado hacia el exterior por las branquias. Las sales marinas bivalentes, mayoritariamente sulfato de magnesio, son eliminadas con las heces y excretadas por los túbulos de las nefronas.

Los peces óseos marinos son **reguladores hipoosmóticos** que se encuentran con un conjunto de problemas completamente diferentes. Al tener una concentración salina mucho más baja (0.3 a 0.4 M) que el agua marina circundante (alrededor de 1 M), tienden a perder agua y ganar sales. Los peces teleosteos marinos, casi literalmente, corren el riesgo de deshidratarse, como un mamífero sin agua en un desierto. Para compensar la pérdida de agua, los teleosteos beben agua de mar (Figura 24-30). El exceso de sal que acompaña al agua marina se elimina de varias formas. Los iones principales (sodio, cloruro y potasio) son transportados por la sangre hasta las branquias, donde son segregados al exterior por **células especiales secretoras de sales**. Los iones restantes, mayoritariamente magnesio, sulfato y calcio, son expulsados con las heces o excretados por el riñón. A diferencia del riñón de los peces de agua dulce, que forman su orina por la secreción normal de filtración-reabsorción típica de la mayoría de los riñones de los vertebrados (pp. 673-677), los riñones de los peces marinos excretan iones bivalentes por secreción tubular. Puesto que el filtrado, si lo hay, es muy pequeño, el glomerulo ha perdido su importancia y ha desaparecido en algunos teleosteos marinos. Los peces-aguja y el pez rana de la Figura 24-32 son ejemplos de peces marinos aglomerulares.



Figura 24-31 La morena, *Anarrhichthys ocellatus*, alimentándose de una holoturra que ha capturado y arrastrado hasta la entrada de su guarida.

## Comportamiento trófico

Para cualquier pez, la alimentación es una de las principales actividades de la vida diaria. Aunque muchos pescadores fallos de suerte jurarán lo contrario, el hecho es que un pez invierte más tiempo y energía en comer o buscar comida que en ninguna otra actividad. A lo largo de la evolución de los peces ha habido una implacable presión selectiva hacia aquellas adaptaciones que permitan a un pez sinzarse en el lado más favorable de la alternativa «comer o ser comido». Ciertamente, el hecho más relevante fue la evolución de las mandíbulas (p. 511). Las mandíbulas liberaron a los peces de una existencia parásita o de alimentarse, como detritívoros, del fango, y pudieron adoptar un modo de vida depredador. Lograr medios para capturar presas más grandes requiere músculos más fuertes, movimientos más ágiles, mayor equilibrio y la adquisición de sentidos especiales. El comportamiento trófico conforma al pez más que cualquier otro aspecto de su género de vida.

La mayoría de los peces son **carnívoros** y atacan a todo tipo de animales, desde zooplácton y larvas de insectos hasta grandes vertebrados. Algunos peces marinos de las profundidades son capaces de comerse víctimas de casi dos veces su tamaño (una adaptación para la supervivencia en un mundo en el que las presas son escasas). Los actinopteros más evolucionados no pueden masticar su comida como nosotros, ya que, haciéndolo, bloquearían la corriente de agua a través de las branquias. De cualquier forma, algunos como la morena (Figura 24-31) tienen dientes molares en las mandíbulas para triturar a sus presas, que pueden ser crustáceos de cuerpos duros. Otros utilizan fuertes dientes faríngeos para triturar el alimento. La mayoría de los peces carnívoros casi invariablemente tragan a sus víctimas enteras, utilizando dientes agudos en las mandíbulas y sobre las paredes de la boca para sujetar la presa. La incompatibilidad del agua hace la tarea más fácil a algunos depredadores con bocas grandes. Cuando la boca está abierta, se crea una presión negativa que absorbe a la víctima hacia el interior (Figura 24-32).

Un segundo grupo de peces son **herbívoros** y se alimentan de plantas y macroalgas. Los herbívoros son relativamente poco numerosos, pero resultan intermediarios fundamentales en la cadena trófica de ciertos hábitats. Los herbívoros son comunes en los arrecifes de coral (peces loro, pecec damisela o peces cirujano) y en los entornos tropicales de agua dulce (caracinos y peces gato).



Figura 24-32 El pez rana, *Antennarius multifacatus*, agarrado su comida. Sobre su cabeza cimbrera una espina modificada de su aleta dorsal, terminada en un tentáculo carnoso que se contrae y se expande de forma muy convincente, como un gusano. Cuando un pez se siente atraído por él, la enorme boca se abre de repente, creando una fuerte corriente que absorbe a la presa hacia su interior. Todo ha terminado en solamente 4 milisegundos.

Los **suspensoívoros**, que engullen los abundantes microorganismos marinos, forman un tercer grupo que comprende desde las larvas de peces hasta los tiburones ballena. De cualquier forma, los más característicos de los comedores de plancton son los peces del grupo de los arenques (arenque, boquerón, capelán, sardina y otros), que son en su mayor parte **pelágicos** (habitantes del mar abierto) y viajan en grandes bancos. Tanto el fitoplancton como el

más pequeño zooplácton son extraídos del agua mediante un mecanismo semejante a un tamiz, las branquias (Figura 32-1, pp. 710). Como los planctívoros son los más abundantes de todos los peces, resultan un importante alimento para los carnívoros, más grandes pero menos numerosos. Muchos peces de agua dulce también dependen del plancton para su nutrición.

Otros grupos de peces son los **carroñeros**, como los mixines, que se alimentan de animales muertos o moribundos, y los **basureros** o **detritívoros**, que se alimentan de partículas orgánicas (detritus). Los **parásitos**, como las lampreas (p. 518) y el candiru, *Vandellia*, un pequeño y alargado pez gato que se alimenta del epitelio branquial de su pez hospedador. Finalmente, hay que precisar que la mayoría de los peces, aunque estén especializados en una dieta determinada, pueden utilizar otros alimentos si están disponibles.

La **digestión** en la mayoría de los peces sigue el plan típico vertebrado. Excepto en varios que carecen de estómago, la comida pasa de éste al intestino tubular, que tiende a ser corto en los carnívoros (Figura 24-15) y extremadamente largo y enrollado en las formas herbívoras. En la carpa, por ejemplo, el intestino puede medir nueve veces la longitud del cuerpo, una adaptación para la lenta digestión requerida por los hidratos de carbono vegetales. En los carnívoros, la digestión de algunas proteínas puede iniciarse en el medio ácido del estómago, pero la principal función de éste es almacenar las a menudo grandes, pero escasas, tomas de alimento en espera de su paso al intestino.

La digestión y la absorción se producen simultáneamente en el intestino. Un carácter curioso de los peces actinopteros, especialmente de los teleosteos, es la presencia de numerosos **cegos pilóricos** (Figura 24-15) que no se encuentran en ningún otro grupo de vertebrados. Su función primaria parece ser la absorción de grasas, aunque segregan toda clase de enzimas (proteasas, carbohidrasas y lipasas).

## Migración

### La anguila de agua dulce

Durante siglos, los naturalistas han estado desorientados respecto al ciclo vital de la anguila de agua dulce *Anguilla* (L. anguilla), una especie comercial común e importante de los ríos costeros del Atlántico Norte. Las anguilas son peces **catádroinos** (Gr. *kato*, hacia abajo, + *dromos*, correr), lo que significa que pasan la mayor parte de su vida en agua dulce pero migran al mar para reproducirse. Cada otoño, un gran número de anguilas son vistas nadando río abajo, pero nunca vuelven como adultos; y cada primavera, un incontable número de anguilas jóvenes, llamadas **angulas** (Figura 24-33), cada una del tamaño de una cerilla, aparecen en los ríos costeros y comienzan a nadar río arriba. Se suponía que las anguilas debían desovar en algún lugar en el mar, pero la localización de sus áreas de cría era totalmente ignorada.

La primera pista fue proporcionada por dos científicos italianos, Grassi y Calandruccio, quienes en 1896 publicaron que las anguilas no eran larvas de anguilas, sino estados juveniles relativamente avanzados. Asimismo, descubrieron que las verdaderas larvas eran diminutas criaturas, con forma de hoja y completamente transparentes, que no presentan ninguna semejanza con los estados adultos. Los naturalistas antiguos, que nunca sospecharon su verdadera identidad, las llamaron **leptocefalos** (Gr. *leptos*, del-

gado, + *kephalaí*, cabeza). En 1905, Johann Schmidt, subvencionado por el Gobierno danés, comenzó un estudio sistemático de la biología de la anguila, que continuó hasta su muerte, en 1933. Con la cooperación de capitanes de barcos mercantes que cruzaban el Atlántico regularmente, fueron capturados miles de leptocefalos de diferentes áreas del Atlántico con redes de plancton que Schmidt les suministraba. Anotando en qué lugar del océano eran capturados los distintos estados de desarrollo, Schmidt y sus colegas reconstruyeron la migración hasta las áreas de puesta.

Cuando las anguilas adultas abandonan los ríos costeros de Europa y Norteamérica, nadan continuamente a gran profundidad durante uno a dos meses hasta que alcanzan el mar de los Sargazos, una vasta extensión de océano tropical al sudoeste de las Bermudas (Figura 24-33). Allí, a profundidades de 300 metros o más, las anguilas desovan y mueren. La diminuta rana comienza entonces un increíble viaje de regreso a las costas de Europa y Norteamérica. Puesto que el mar de los Sargazos está mucho más seco de la costa norteamericana, las larvas de la anguila americana sólo necesitan ocho meses para realizar el viaje, comparados con los tres años de las larvas de anguila europea. Los machos permanecen en las aguas salobres de las desembocaduras de los ríos y estuarios, mientras que las hembras continúan remontando el río, a menudo viajando cientos de kilómetros río arriba. Después de 8 a 15 años de crecimiento, las hembras, ahora de 1 metro o más largas, vuelven al mar para reunirse con los machos más pequeños; ambos vuelven a las áreas de apareamiento en el mar de los Sargazos.

---

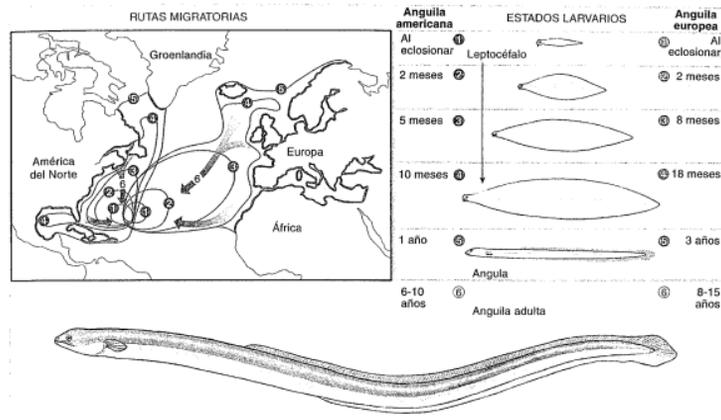
Recientes análisis con electroforesis enzimática de las larvas de anguila han confirmado no solamente la existencia de dos especies distintas, europea y americana, sino la presunción de Schmidt de que las anguilas europeas y americanas realizan la puesta en áreas parcialmente solapadas en el mar de los Sargazos.

---

## Vuelta a casa del salmón

El ciclo vital del salmón es casi tan interesante como el de la anguila y, ciertamente, ha recibido mucha más atención popular. Los salmones son **anádroinos** (Gr. *anadromos*, que corre hacia arriba); esto es, pasan su vida adulta en el mar, pero vuelven al agua dulce para desovar. El salmón del Atlántico (*Salmo salar*) y el salmón del Pacífico (seis especies del género *Oncorhynchus* [Gr. *onkos*, gancho, + *rhynehos*, morri]) realizan esta migración, pero hay importantes diferencias entre las siete especies. El salmón del Atlántico puede realizar varios viajes río arriba para la puesta. Las seis especies del salmón del Pacífico (*king*, *sockeye*, *silver*, *humpback*, *chum* y *japanese massi*) hacen cada una un único viaje para la puesta (Figura 24-34), después del cual mueren.

El instinto de orientación virtualmente infalible de las especies del Pacífico es proverbial: después de la migración río abajo en estado de murgón, un salmón sockeye recorre muchos cientos de millas a través del Pacífico durante cuatro años, aumentando de peso de 2 a 5 kg, entonces vuelve irremisiblemente a desovar en las cabezeras de los ríos de sus padres. Suelen ocurrir algunos extravíos, lo que supone una importante posibilidad para aumentar el flujo genético y la colonización de nuevos ríos.



**Figura 24-33**

Ciclos vitales de la anguila europea (*Anguilla anguilla*) y de la anguila americana (*Anguilla rostrata*). En rosa, patrones de migración de la especie europea. En azul, patrones de migración de la especie americana. Los números dentro del círculo hacen referencia a los estados del desarrollo. La anguila americana completa su metamorfosis y migración en un año. La anguila europea necesita cerca de tres años para llevar a cabo su largo viaje.

Los viajes del salmón en el Pacífico noroeste se han visto muy afectados por una combinación letal de degradación de las zonas de desove por la industria maderera, la contaminación, y muy especialmente por las más de 50 pesas hidroeléctricas que obstruyen la migración río arriba del salmón y matan a los que van río abajo al pasar por las turbinas de los generadores. Además, la cadena de embalses de las presas, que han convertido los cursos de los ríos Columbia y Snake en una serie de lagos, aumenta la mortalidad de los jóvenes salmones que van río abajo, al ralentizar su paso hacia el mar. El resultado es que la cantidad de salmones actuales es solamente de alrededor del 3% de los 10 a 16 millones de peces que subían por los ríos hace 150 años. Mientras los planes de recuperación se ven retrasados por las industrias de la energía, los grupos conservacionistas argumentan que, a la larga, la pérdida del salmón puede resultar más dañina para la economía regional que invertir hoy en los cambios necesarios que permitan recuperar a las poblaciones de salmones.

Los experimentos de A. D. Hasler y otros han demostrado que el regreso del salmón río arriba está guiado por el olor característico del río de sus padres. Cuando los salmones alcanzan los lechos de freza de sus padres (donde ellos mismos nacieron), se apestan



**Figura 24-34**

Salmón del Pacífico (*Oncorhynchus nerka*) en migración.

y mueren. En la siguiente primavera, los alevines se transforman en murgones antes y durante su migración río abajo. Es entonces cuando adquieren la impronta (p. 791) del olor distintivo de la corriente, que parece ser un mosaico de compuestos liberados por la vegetación característica y el suelo del lecho del río parental. También parece que adquieren la impronta de olor de las distantes corrientes que atraviesan al migrar río abajo, y que utilizan estos olores en secuencia inversa, como un mapa, durante el viaje río arriba cuando son adultos.

«Como encuentra el salmón su camino hasta la boca del río desde el mar abierto? El salmón se aparta cientos de kilómetros de la costa, demasiado lejos como para ser capaces de detectar el olor del río familiar. Experimentos recientes sugieren que ciertos peces migradores, y algunas aves, se guían por la posición del Sol. Sin embargo, se han observado salmones en migración trasladándose en días nublados o por la noche, lo que indica que la orientación solar, si es que se utiliza, no es el único recurso de los salmones. Los peces de nuevo también (como las aves) son capaces de detectar y orientarse en el campo magnético terrestre. Finalmente, otros biólogos opinan que el salmón no necesita especiales aptitudes para la navegación, sino que utiliza las corrientes oceánicas, los gradientes de temperatura y la disponibilidad de alimento para alcanzar el área costera donde se encuentra su río. A partir de aquí se orientaría por el mapa de olor adquirido por impronta, realizando los giros adecuados en cada bifurcación fluvial hasta alcanzar su arroyo natal.

## Reproducción y crecimiento

En un grupo tan diverso como el de los peces no es una sorpresa encontrar unas variaciones extraordinarias en la reproducción sexual. La mayor parte de los peces han seleccionado la más simple: son dioicos, con **fecundación externa** y **desarrollo externo** de los huevos y del embrión (oviparismo). Sin embargo, como saben todos los aficionados a los peces tropicales, los populares «guppies» y «mollies» de los acuarios domésticos llevan, tras el desarrollo embrionario, a sus jóvenes vivos en la cavidad ovárica de la madre (Figura 24-35). Como ya se ha dicho anteriormente en este capítulo (p. 523), existen incluso algunos tiburones vivíparos que desarrollan un cierto tipo de unión placentaria, a través de la cual los jóvenes se nutren durante la gestación.

Pero volvamos al sistema de reproducción ovíparo, mucho más común. Muchos peces marinos son productores de huevos extraordinariamente profíficos. Machos y hembras van juntos en grandes bancos y, sin previo apareamiento, liberan una inmensa cantidad de gametos en el agua que son transportados por la corriente. La gran hembra del bacalao podría liberar de cuatro a seis millones de

**Figura 24-35**

La perca *Hypsurus caryi* pariendo. Todo este grupo de peces de la costa oeste (de la familia Embiotócidos) son ovovivíparos.



huevos en una única puesta. Menos de uno entre un millón sobrevivirá a los numerosos peligros del océano hasta alcanzar la madurez reproductora.

A diferencia de los pequeños, flotantes y transparentes huevos de los teleosteos marinos pelágicos, los huevos de los teleosteos litorales o costeros son más grandes, con mucho vitelo nutritivo, no flotan y son adhesivos. Algunos los entierran, muchos los sujetan a la vegetación, otros los depositan en nidos, y otros incluso los incuban en sus bocas (Figura 24-36). Muchas especies costeras vigilan a sus huevos. Los intrusos, que buscan en los huecos una fácil presa, se encuentran con una estrecha vigilancia, a menudo belicosa, desarrrollada por el guardián, que es casi siempre el macho.

Los peces de agua dulce producen casi invariablemente huevos no flotantes. Los que no desarrollan cuidados parentales, como la perca, simplemente dispersan sus miriadas de huevos entre las algas y por el fondo. Los peces de agua dulce que presentan algún tipo de cuidado de los huevos producen huevos más grandes y en menor cantidad, que gozan de mejores oportunidades para sobrevivir.

Por regla general, los peces de agua dulce desarrollan elaborados preliminares antes del apareamiento. La hembra del salmón del Pacífico, por ejemplo, lleva a cabo una «danza» junto con su pareja, llegando después al lugar de la puesta en un río de corriente rápida y fondo de guijarros (Figura 24-37). Entonces la hembra gira sobre su costado y excava un nido con su cola. A medida que la hembra deposita los huevos, éstos son fecundados por el macho (Figura 24-37). Una vez que la hembra los cubre con grava, el pez, exhausto, muere y es arrastrado río abajo.

Poco después de que los huevos de las especies ovíparas sean fecundados y depositados, absorben agua y se endurecen. Sigue la segmentación y se forma el blastodermo, disponiéndose a caballo de una masa relativamente grande de vitelo nutritivo. Pronto esta masa de vitelo queda incluida dentro del blastodermo en desarrollo, que entonces, empieza a adquirir un aspecto pisciforme. Muchos peces nacen como una larva cargada con una masa de vitelo globular, semitransparente, que le proporciona alimento hasta que la boca y el tracto digestivo están formados. Entonces, las larvas empiezan a buscar sus propios alimentos. Después de un periodo de crecimiento, la larva sufre una metamorfosis, especialmente llamativa en muchas especies marinas como la anguila de agua dulce descrita anteriormente (Figura 24-33). La forma del cuerpo se reconpone, las aletas y la coloración cambian, y el animal alcanza el estado juvenil con la inconfundible estructura corporal de su especie.

**Figura 24-36**

*Opistognathus macrognathus* macho con la puesta en la boca. El macho retiene la freza de la hembra e incubo los huevos hasta la eclósión. Durante breves periodos, y mientras se alimenta, el macho deja los huevos en el nido.



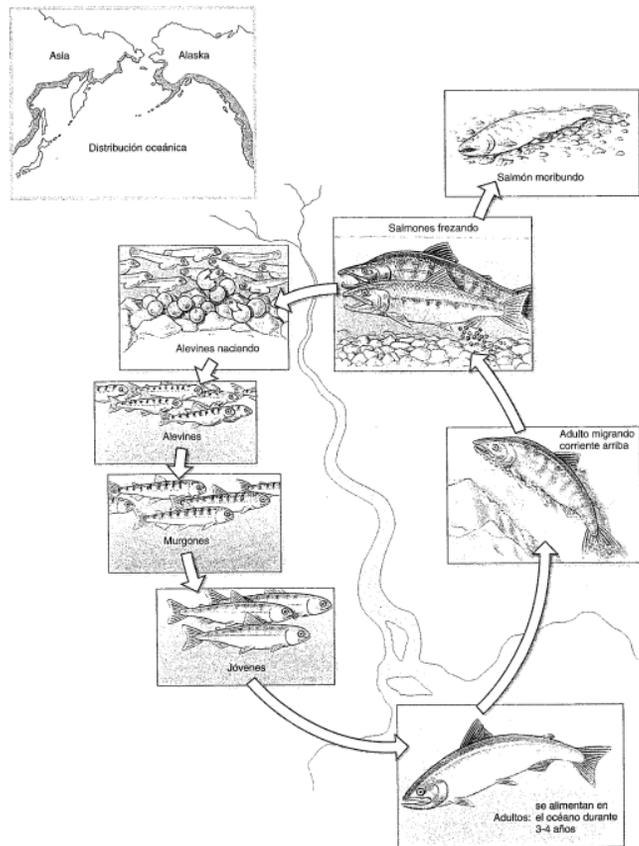


Figura 24-37

Cortejo de copula del salmón del Pacífico y desarrollo del huevo y el alevín.

## Clasificación de los peces actuales

Esta clasificación lineánea sigue en su mayor parte la de Nelson (2006). Las probables relaciones de estos grupos tradicionales, junto con sus principales grupos extintos, se muestran en forma de cladograma en la Figura 24-2. Se han propuesto otros esquemas de clasificación. La increíble dificultad para establecer la relación entre el gran número de especies vivas y un vasto número de fósiles de diferentes épocas es razón suficiente para que la clasificación de los peces haya estado, y siga estando, sometida a continuos cambios.

## Filo Cordados

## Subfilo Vertebrados (Craneados)

## Superclase Mixinomorfos

**Clase Mixines** (Gr. *mysa*, viscosidad) **mixines**. Sin mandíbulas; faltan las aletas pares; boca terminal con cuatro pares de tentáculos; sin embudo bucal; de cinco a 16 pares de aberturas branquiales externas; sin véntres; con glándulas mucígeas. Ejemplos: *Myxine*, *Epiplatys* marinos, unas 70 especies.

## Superclase Petromizontomorfos

**Clase Petromizontidos** (Gr. *petra*, cabeza + *aspis*, escudo, + *morphe*, forma) **lampreas**. Boca succiona con dientes córneos; saco nasal no conectado con la boca; siete pares de bólas branquiales; ojos bien desarrollados. Ejemplos: *Petromyzon*, *Ichthyomyzon*, *Lampetra*. 28 especies, dulcícolas y anádromos.

**Superclase Gnathostomados** (Gr. *gnathos*, mandíbula, + *stoma*, boca). Con mandíbulas pateres; aletas pares (pueden perderse secundariamente en algunos); tres pares de canales semicirculares; notocorda persistente o reemplazada por centros vertebrales.

**Clase Condrictios** (Gr. *chondros*, cartilago, + *ichthys*, pez) **peces cartilagosos**. Esqueleto cartilaginoso; dientes no fusionados a las mandíbulas y sustituidos; sin vejiga natatoria; intestino con válvula espiral; órganos copuladores en los machos.

**Subclase Elasmobranchios** (Gr. *elasmos*, placa de metal, + *branchia*, branquias) **tiburones, rayas y torpedos**. Escamas placoides o derivados (placas o denticulos denticos); de cinco a siete pares de arcos branquiales y branquias con hendiduras separadas a lo largo de la faringe; mandíbula superior no fusionada al cráneo. Ejemplos: *Squalus*, *Raja*, *Chimaerodon*, *Sphyrna*, principalmente marinos, unas 937 especies.

**Subclase Holocéfalos** (Gr. *holos*, entero, + *cephala*, cabeza) **quimeras**. Sin escamas; cuatro hendiduras branquiales cubiertas con un opérculo; mandíbulas con placas dentarias; órganos accesorios para la cópula en los machos; mandíbula superior fusionada al cráneo. Ejemplos: *Chimaera*, *Hydrolagus* marinos, cerca de 33 especies.

**Clase Actinopterygios** (Gr. *aktis*, radio, + *pteryx*, aleta, ala) **peces de aletas con radios**. Esqueleto esoficado; aberturas branquiales simples en cada lado; cubiertas con un opérculo; aletas pares soportadas por espinas dérmicas; musculatura apendicular en el interior del cuerpo; la vejiga gaseosa, si existe, es un órgano hidrostático; ariño y ventrículo sin dividir; dientes cubiertos de esmalte.

**Subclase Cladistios** (Gr. *cladhi*, rama) **bichires**. Escamas ganoides rómicas; pulmones; con espiráculo; aleta dorsal con 5-18 unidades. Ejemplos: *Polypterus*; unas 16 especies, dulcícolas.

**Subclase Condrictios** (Gr. *chondros*, cartilago, + *ostion*, hueso) **pez espátula, esturión**. Esqueleto principalmente cartilaginoso; aleta caudal heterocerca; grandes escudos o pequeñas escamas de tipo ganoides; generalmente con espiráculo; más radios en las aletas que piezas basales. Ejemplos: *Polyodon*, *Acipenser*; dulcícolas y anádromos, 29 especies.

**Subclase Neopterygios** (Gr. *neo*, nuevo, + *pteryx*, ala, aleta) **lepidostios, bowfin, teleosteos**. Esqueleto principalmente óseo; aleta caudal generalmente homocerca; escamas cicloides o ctenoides; nunca o raramente ganoides; número de radios en las aletas dorsal y anal igual al de piezas basales. Ejemplos: *Amia*, *Lepisosteus*, *Anguilla*, *Oncorhynchus*, *Perca*; En casi todos los hábitat acuáticos, 27 000 especies.

**Clase Sarcopterygios** (Gr. *sarkos*, carne, + *pteryx*, aleta, ala) **peces de aletas lobuladas**. Esqueleto ofisocado; única abertura branquial cubierta por el opérculo; aletas pares con esqueleto interno y musculatura dentro de la extremidad; cola diférica; intestino con válvula espiral; generalmente con vejiga gaseosa semejante a un pulmón, ariño y ventrículo divididos al menos parcialmente; dientes cubiertos de esmalte. Ejemplos: *Latimeria* (celacanto), *Neoceratodus*, *Lepidosteus*, *Protipterus* (peces pulmonados); marinos y dulcícolas, 8 especies. No constituyen un taxón monofilético a menos que se incluyan en ellos a los tetrapodos.

El crecimiento depende de la temperatura. Consecuentemente, un pez que viva en regiones templadas crece rápidamente en verano, cuando la temperatura es alta y la comida abundante, pero casi detiene su crecimiento en invierno. El crecimiento estacional queda reflejado en los anillos anuales de las escamas, los otolitos y otras estructuras óseas (Figura 24-38), un registro distintivo importante para los biólogos marinos que deseen determinar la edad de un pez. A diferencia de las aves y los mamíferos, que alcanzan un tamaño de adulto definitivo, la mayoría de los peces continúan creciendo durante toda su vida después de alcanzar la madurez reproductora. Esto es posible porque su medio es tan denso que compensa el empuje de la gravedad. Es también probablemente una ventaja selectiva para las especies, ya que cuanto más grande es el pez, más ganancias produce y más grande será su contribución a las generaciones futuras.

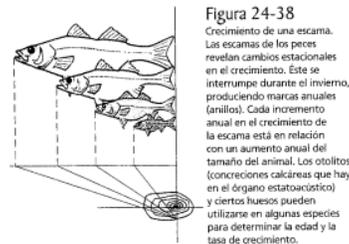


Figura 24-38

Crecimiento de una escama. Las escamas de los peces revelan cambios estacionales en el crecimiento. Éste se intermite durante el invierno, produciendo marcas anuales (anillos). Cada incremento anual en el crecimiento de la escama está en relación con un aumento anual del tamaño del animal. Los otolitos (concreciones calcáreas que hay en el órgano estatocístico) y ciertos huesos pueden utilizarse en algunas especies para determinar la edad y la tasa de crecimiento.

Los peces son vertebrados acuáticos poiquiloterms, con respiración branquial y con aletas. Son los vertebrados más antiguos, habiéndose originado a partir de un cordado antecesor desconocido en el Cámbrico o posiblemente antes. Hay cinco clases de peces. Los más primitivos son los mixines (clase Mixinés) y las lampreas (clase Petromyzontídeos), con cuerpo anguiforme, sin aletas pares, esqueleto cartilaginoso, una notocorda que persiste a lo largo de la vida y una boca en forma de disco adaptada para chupar o morder. El resto de los vertebrados tiene mandíbulas, un paso decisivo en la evolución de éstos. Los miembros de la clase Condriictos (tiburones, rayas, torpedos y quimeras) son un grupo con gran éxito evolutivo, que tienen esqueleto cartilaginoso (característica regresiva), aletas pares, excelente equipamiento sensorial y característicos hábitos depredadores. Los peces de aletas pueden dividirse en dos grupos. Los peces de aletas lobuladas de la clase Sarcopterigios, representados hoy por el celacanto y los peces pulmonados, constituyen un grupo parafilético si se excluyen de él a los Tetrapodos, como ocurre en las clasificaciones tradicionales. El otro grupo son los peces de aletas con radios espinales (clase Actinoptergios), un inmenso conjunto moderno que comprende casi todas las especies de peces marinos y de agua dulce más conocidos. Las modificaciones de los sistemas esquelético y muscular han mejorado la locomoción y la eficacia alimentaria. Los peces óseos modernos (peces teleosteos) se han diversificado en casi 27 000 especies, que presentan una enorme cantidad de adaptaciones en la forma del cuerpo, el comportamiento y las preferencias ecológicas. Los peces nadan mediante contracciones ondulatorias de la musculatura, que generan un empuje (fuerza propulsora) y una fuerza lateral de sustentación. Los peces anguiformes

ondulan la totalidad del cuerpo, pero, en los nadadores más rápidos, las ondulaciones están limitadas a la región caudal, o solamente a la aleta caudal.

La mayoría de los peces óseos pelágicos consiguen una flotación neutra para mantenerse en el agua utilizando una vejiga natatoria rellena de gas, el mecanismo más eficaz de secreción de gas conocido en el reino animal. La sensibilidad a los sonidos puede mejorarse mediante los oscículos de Weber, que transmiten los sonidos desde la vejiga natatoria hasta el oído interno. Las branquias de los peces tienen un flujo contracorriente eficaz entre el agua y la sangre, que les facilita unos elevados niveles de intercambio de oxígeno. Todos los peces, a excepción de los mixines, tienen una regulación osmótica e iónica bien desarrollada, conseguida principalmente por los riñones y las branquias.

Con la excepción de los agnatos, sin mandíbulas, todos los peces tienen mandíbulas, que están diversamente modificadas según los distintos hábitos de alimentación: carnívora, herbívora, planctofagia y detritívora.

La mayoría de los peces son, hasta cierto punto, migradores, y algunos, como las anguilas de agua dulce y el salmón anádromo, realizan migraciones notables de gran amplitud y precisión. Los peces muestran una variedad extraordinaria de estrategias para la reproducción sexual. La mayoría son ovíparos, aunque los ovovivíparos y vivíparos tanpocho son infrecuentes. La estrategia reproductora puede ser, o bien producir un gran número de gametos (y huevos) con baja supervivencia (muchos peces marinos), o poner pocos huevos con muchos cuidados por parte de los padres para lograr una mayor supervivencia (peces de agua dulce).

1. Describa brevemente a los peces, citando caracteres que los distinguen del resto de los animales.
2. ¿Qué rasgos distinguen a los mixines y las lampreas del resto de los peces?
3. Describa el comportamiento alimentario de mixines y lampreas. ¿En qué se diferencian?
4. Describa el ciclo vital de la lamprea marina, *Petromyzon marinus*, y la historia de su invasión de los Grandes Lagos.
5. ¿En qué sentido están los tiburones bien equipados para un modo de vida depredador?
6. El sistema de la línea lateral se ha descrito como un «tacto a distancia» para los tiburones. ¿Cómo funciona este sistema? ¿Dónde están situados sus receptores?
7. Explique las diferencias entre los peces óseos y los tiburones y rayas con respecto a los siguientes sistemas o características: esqueleto, escamas, flotación, respiración, reproducción.
8. Asigne a cada uno de los peces de aletas con radios de la columna derecha uno de los grupos de la columna izquierda:
 

_____ Condriictos	a. Pezca
_____ Neoptergios	b. Esturión
_____ no teleosteos	c. Anguila
_____ Teleosteos	d. Salmón
_____ Pez espátula	e. Pez
_____ Bowfin	f. Bowfin
9. Construya un cladograma que incluya a los grupos siguientes: condriictos, elasmobranchios, peces pulmonados, teleosteos. Añada las siguientes sinapomorfias a su esquema: órganos

10. Cite cuatro características de los modernos teleosteos que hayan contribuido a su éxito y a su increíble diversidad.
11. Solamente viven hoy ocho especies de peces de aletas lobuladas, restos de un grupo que floreció en el período Devónico de la era Paleozoica. ¿Qué características morfológicas los distinguen? ¿Qué significa literalmente el término «Sarcopterigios», la clase a la que pertenecen los peces de aletas lobuladas?
12. Localice geográficamente los tres géneros actuales de peces pulmonados y explique su presencia en la capacidad para resistir fuera del agua. ¿Cuál es el menos especializado?
13. Relate el descubrimiento del celacanto. ¿Qué significado evolutivo tiene el grupo al que pertenece?
14. Compare los movimientos nataorios de la anguila con los de la trucha, y explique por qué en esta última son más eficaces a la hora de conseguir una locomoción veloz.
15. Los tiburones y los peces teleosteos bascan o consiguen la flotación neutra de formas diferentes. Describa los métodos de cada grupo. ¿Por qué debe un pez teleosteo ajustar el volumen de gas en su vejiga cuando sube o baja en el agua? ¿Cómo se ajusta el volumen de gas en la vejiga?
16. ¿Qué se conoce por «flujo contracorriente» aplicado a las branquias de los peces?
17. ¿Cómo mejoran los oscículos de Weber la sensibilidad a los sonidos?

18. Compare el problema osmótico y los mecanismos de regulación osmótica en peces óseos marinos y dulcícolas.
19. Los carnívoros y los filtradores son, en lo que respecta al comportamiento trófico, dos principales grupos de peces. ¿Cómo se han adaptado estos dos grupos para desarrollar sus costumbres alimentarias?
20. Describa el ciclo vital de la anguila europea. ¿En qué se diferencia del ciclo vital de la anguila americana?

Barton, M. 2007. Bond's biology of fishes, ed. 3. Belmont, California, Thomson Brooks/Cole. Una revisión del texto de Bond, que acentúa los aspectos anatómicos, fisiológicos.

Carey, F. G. 1973. Fishes with warm bodies. *Sci. Am.* 228:36-44 (Feb.). Un artículo clásico sobre cómo se mantienen calientes los peces con endoterma regional.

Heliman, G. J., B. B. Collette, and D. E. Facey. 1997. The diversity of fishes. Malden, Massachusetts, Blackwell Science. Este delicioso libro, lleno de información, se centra en la adaptación y la diversidad, y es particularmente importante en evolución, sistemática e historia de los peces.

Horn, M. H., and R. N. Gibson. 1988. Inertial fishes. *Sci. Am.* 258:64-70 (Jan.). Describe las especiales adaptaciones de los peces en un ambiente exigente.

Long, J. A. 1995. The rise of fishes: 500 million years of evolution. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. Una historia evolutiva de los peces maravillosamente ilustrada.

Marlini, F. H. 1998. Secrets of the slime hag. *Sci. Am.* 279:70-75 (Oct.). Biología del casacaudo vivo más primitivo.

Moyle, P. B., and J. Cech, Jr. 2004. Fishes: an introduction to ichthyology,

21. ¿Cómo encuentra el salmón del Pacífico su camino de vuelta al río de sus padres para reproducirse?
22. Describa cada uno de los siguientes modos de reproducción en los peces: oviparismo, viviparismo, ovoviviparismo.
23. La reproducción en los peces marinos pelágicos y en los peces dulcícolas es marcadamente distinta. ¿En qué y por qué se diferencian?

ed. 5. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, Inc. Texto escrito en estilo muy actual, con especial interés en la ecología, más que en la morfología.

Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world, ed. 4. New York, John Wiley & Sons, Inc. Clasificación autorizada de todos los grandes grupos de peces.

Page, L. M., and B. M. Burr. 1991. A field guide to freshwater fishes: North America north of Mexico. Boston, Houghton Mifflin. Mapas de distribución e ilustraciones en color para la mayoría de las especies.

Patterson, J. R., and W. N. Eschmeyer. 1998. Encyclopedia of fishes, ed. 2. San Diego, Academic Press. Una referencia excelente y autorizada, enfocada en la diversidad y espectacularmente ilustrada.

Springer, V. G., and J. P. Gold. 1989. Sharks in question. Washington, Smithsonian Institution Press. Morfología, biología y diversidad de los tiburones, con ricas ilustraciones.

Webb, P. W. 1984. Form and function in fish swimming. *Sci. Am.* 251:172-82 (July). Especializaciones de los peces para la natación y análisis de la generación del empuje.

Weinberg, S. 2000. A fish caught in time: the search for the coelacanth. London, Fourth Estate. La apasionante historia del descubrimiento del celacanto.

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanip214e](http://www.mhhe.com/hickmanip214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

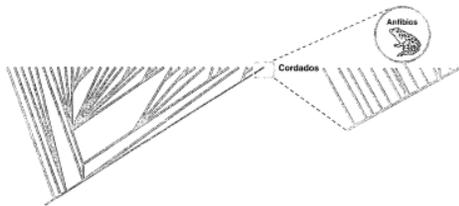
25

## Los primeros tetrápodos y los anfibios modernos

- FILO CORDADOS
- CLASE ANFIBIOS



Una rana, *Rana palustris*, durante la metamorfosis.



### Del agua a la tierra en la ontogenia y la filogenia

El coro de ranas en las orillas de un estanque en una noche primaveral señala uno de los más espectaculares acontecimientos de la naturaleza. Las parejas de ranas producen masas de huevos que pronto eclosionarán, convirtiéndose en larvas, renacuajos carentes de patas, con branquias y de aspecto pisciforme, que se alimentan y crecen. Luego, casi imperceptiblemente, ocurre una curiosa transformación. Aparecen las patas posteriores y se alargan gradualmente. La cola se acorta, los dientes larvarios se pierden. Las branquias son reemplazadas por pulmones, se desarrollan los párpados, aparecen las patas anteriores. En cuestión de semanas, el renacuajo acuático ha completado su metamorfosis convirtiéndose en una rana adulta.

La transición evolutiva desde el agua a la tierra firme no se produjo en semanas, sino en millones de años. Una larga serie de alteraciones acumuladas adaptó el diseño orgánico de los vertebrados para la vida en tierra. El origen de los vertebrados terrestres no

deja por ello de ser un hecho menos importante; este hecho, dicho sea de paso, hubiese tenido pocas posibilidades de éxito en la actualidad, debido a la existencia de competidores terrestres ya establecidos que hubiesen impedido la existencia de formas de transición medioambientalmente adaptadas para la vida fuera del agua.

Los anfibios son los únicos vertebrados actuales que pasan del ambiente acuático al terrestre tanto en su ontogenia como en su filogenia. Incluso ahora, después de unos 350 millones de años de evolución, los anfibios siguen siendo "casi" terrestres, pasando regularmente de unos ambientes acuáticos a los de tierra firme. Esta doble vida queda expresada en su nombre. Estructuralmente se encuentran a mitad de camino entre los peces y los reptiles, y aunque adaptados a una existencia terrestre, pocos pueden permanecer lejos de los ambientes húmedos. Muchos, sin embargo, han desarrollado mecanismos para mantener sus huevos fuera del agua, donde las larvas podrían quedar expuestas a los enemigos.

La adaptación para la vida en el medio terrestre es un aspecto fundamental de la vida del resto de los grupos de vertebrados. Estos animales constituyen un clado denominado superclase Tetrápodos. Los anfibios y los amonios (reptiles, aves y mamíferos) representan las dos grandes ramas actuales de la filogenia de los tetrápodos, que se originaron en el Devónico. Muchos linajes de tetrápodos han perdido uno o ambos pares de extremidades, de las que el grupo recibe su nombre. Los anfibios son tetrápodos eocotermos, primitivamente cuadrúpedos y con un tegumento glandular. Muchos dependen de las aguas dulces para su reproducción. En este capítulo revisaremos los orígenes de los vertebrados terrestres y discutiremos el linaje de los anfibios con detalle. Los grandes grupos de amonios se tratarán en los Capítulos 26 a 28.

### LA INVASIÓN DEL MEDIO TERRESTRE

El avance desde el agua hasta la tierra es quizás el acontecimiento más llamativo de la evolución animal, ya que supone la invasión de un medio físicamente muy peligroso para la supervivencia. La vida se originó en el agua, los animales están compuestos principalmente de agua y todas las actividades celulares se desarrollan en este medio. Sin embargo, los organismos invadieron la tierra, llevando con ellos su composición acuosa. Las plantas vasculares, los caracoles pulmonados y los artrópodos traicionados hicieron la transición mucho antes que los vertebrados, generando así una fuente de alimento que éstos podían eventualmente explotar. Aunque la invasión del medio terrestre requirió la modificación de casi todos los sistemas corporales, tanto los terrestres como los acuáticos mantienen muchas semejanzas estructurales y funcionales. La transición entre los arquetipos corporales de los vertebrados acuáticos y terrestres se aprecia actualmente de forma clara en los muchos anfibios que llevan a cabo esta transición a lo largo de sus ciclos vitales.

Existen varias diferencias físicas importantes entre los dos ambientes, que resultan de peculiar importancia para los animales que intentan salir del agua e invadir la tierra: (1) contenido de oxígeno, (2) densidad, (3) regulación de la temperatura y (4) diversidad de hábitat. El aire contiene, por lo menos, 20 veces más oxígeno que el agua, y éste se difunde con mucha mayor rapidez en el aire que en el agua, por lo que los animales terrestres deben realizar un esfuerzo mucho menor para obtener oxígeno, una vez que poseen la adaptación correspondiente, es decir, pulmones u otras estructuras respiratorias. Sin embargo, el aire es aproximadamente 1000 veces menos denso que el agua y 50 veces menos viscoso, por lo que proporciona un escaso soporte contra la gravedad. Esto ha hecho que los animales terrestres desarrollaran extremidades fuertes y remodelaran el esqueleto para conseguir un soporte estructural adecuado. En el aire se producen fluctuaciones de temperatura mucho más fácilmente que en el agua, con bruscos e impredecibles ciclos de congelación, deshielo, sequías e inundaciones. Los animales terrestres deben desarrollar pautas fisiológicas y de conducta para protegerse de los extremos térmicos.

A pesar de sus riesgos, las variadas ofertas de los nuevos hábitats terrestres incluyen bosques de coníferas, bosques templados y selvas tropicales, praderas, desiertos, montañas, islas oceánicas y regiones polares (pp. 806-812). La consecución de un refugio seguro para la protección de los vulnerables huevos, así como de las crías, es mucho más fácil de lograr en la tierra firme que en el agua.

### EVOLUCIÓN DE LOS PRIMEROS VERTEBRADOS TERRESTRES

En el período Devónico, que comenzó hace unos 400 millones de años, los peces óseos se habían diversificado, con muchas formas

de agua dulce. Un importante conjunto de rasgos, que aparecerían originalmente en los hábitats acuáticos, facultaron a sus poseedores para la exploración del entorno terrestre. Entre estas características, existen dos relacionadas con la faringe: una cavidad llena de aire, que funcionaba como una vejiga gaseosa, y narinas internas pares (su origen evolutivo se muestra en la Figura 25-1) con facultades quimiorreceptoras. En tierra, estas estructuras combinadas se podían utilizar para introducir aire, rico en oxígeno, a través de las narinas hasta la cavidad llena de aire, cuya superficie permitiría un cierto intercambio respiratorio gaseoso con los fluidos corporales. Los elementos óseos de las aletas pares, modificados para facilitar el soporte y el movimiento sobre superficies sumergidas (su origen evolutivo se muestra en la Figura 25-1), consiguieron la suficiente resistencia como para desarrollar las mismas funciones en tierra.

Las narinas internas, la cavidad llena de aire y las extremidades pares de un antecesor tetrápodo acuático estuvieron así disponibles para ser modificadas mediante la evolución posterior hasta adaptarse a la respiración y el soporte en tierra. La cavidad llena de aire ilustra un importante principio evolutivo, según el cual, una estructura que se ha desarrollado por selección natural para una función inicial se dedica posteriormente (se "coopta") a un nuevo papel. Obsérvese que las cavidades aéreas llamadas "pulmones" y "vejigas natatorias o gaseosas" son homólogas y que sus respectivas denominaciones se refieren a la función que realizan, respirar aire en las formas terrestres y flotar durante la natación en las acuáticas.

Durante este período, algunos vertebrados, primeramente acuáticos, desarrollaron dos circuitos que resultan vitales para permitir la subsiguiente evolución de la vida terrestre: pulmones y patas.

El ambiente dulciaquícola es muy inestable, con gran riesgo de desecación o de consunción del oxígeno disuelto necesario para la vida de los vertebrados. Por ello, no es sorprendente que muchos grupos de peces, disponiendo de estructuras que podían ser cooptadas para la respiración terrestre, desarrollaron alguna forma de vida en tierra. Los saltarines del fango y los peces pulmonados son dos ejemplos familiares de desarrollo de hábitats terrestres en los peces; sin embargo, sólo una de estas posibles transiciones dio lugar durante el Devónico a la aparición del linaje ancestral de todos los vertebrados tetrápodos. Este linaje desarrolló finalmente las características adaptaciones de los tetrápodos para la respiración, como una mayor vascularización de la cavidad aérea con una rica red de capilares para formar un pulmón y una **circulación doble**, que dirige la sangre desoxigenada hacia los pulmones para cargarla de oxígeno, y desde éstos llevar la sangre oxigenada al resto de tejidos corporales.

La evolución de las extremidades se produjo también en entornos acuáticos ancestrales durante el período Devónico, previamente a la conquista evolutiva del medio terrestre. Aunque a primera vista las aletas de los peces parecen muy distintas de las extremidades articuladas de los tetrápodos, un examen detenido de los elementos óseos de las aletas pares de los peces de aletas lobuladas muestra que a grandes rasgos recuerdan a estructuras homólogas de las extremidades de los anfibios. En *Eusthenopteron*, un pez de aletas lobuladas del Devónico, podemos reconocer un hueso en la parte superior del brazo y dos huesos en la parte inferior (radio y ulna), así como otros elementos que pueden homologarse a los huesos de la muñeca de los tetrápodos (Figura 25-2). *Eusthenopteron* podía andar, o más bien arrastrarse, por el fondo fangoso de los estanques, ya que el movimiento hacia adelante y atrás de sus aletas estaba limitado a unos 20 o 25 grados. El género fósil *Tiktaalik*, recientemente descubierto, es morfológicamente intermedio entre los peces de aletas lobuladas y los tetrápodos. *Tiktaalik*, probablemente vivió en pantanos o ríos de poco fondo, con escaso oxígeno, y utilizaba sus miembros para mantener su cuerpo mientras sacaba el morro

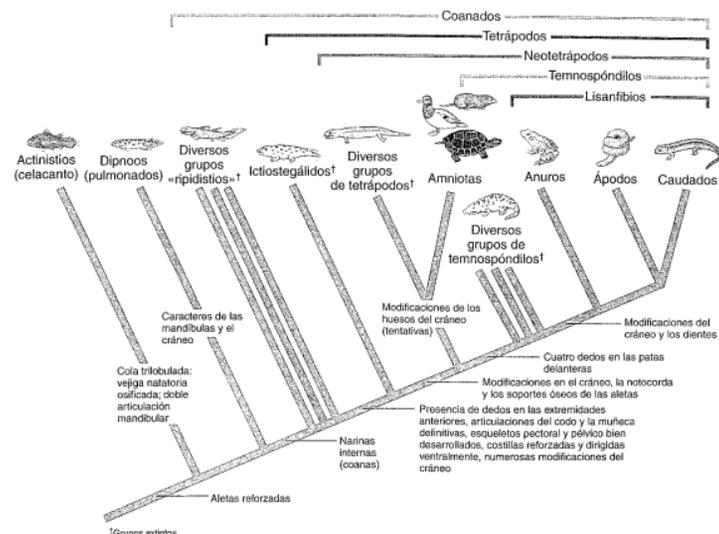


Figura 25-1

Cladograma aproximado de los Tetrápodos, con énfasis en el origen de los anfibios. Son especialmente controvertidas las relaciones de los principales grupos de Tetrápodos (Amniotas, Antracosauros, Lepospondilios, Temnospondilios) y los grupos externos (Actinios, Dignos, Ripidistios). Todos los aspectos de este cladograma son discutibles, pero los miembros de los Lisanfibios están basados en evidencias moleculares recientes. (†)

Fuente: Modificada de E. W. Gaffney en el Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History 13:92-105 (1979).

por encima de la superficie para respirar aire. *Acanthostega*, uno de los primeros tetrápodos conocidos del Devónico, tenía patas de tetrápodo bien formadas, con dedos completos tanto en las extremidades traseras como en las delanteras, pero los miembros estaban tan débilmente constituidos que no permitían al animal levantar su cuerpo de la superficie para caminar auténticamente en tierra. Sin embargo, *Ichthyostega*, con su cintura pectoral completamente formada, sus huesos rotundos, sus músculos bien desarrollados y otras adaptaciones para la vida terrestre, podría haber sido capaz de impulsarse hasta la tierra, aunque es dudoso que pudiera andar muy bien.

Hasta finales de la década de los ochenta se creía que los primeros tetrápodos tuvieron cinco dedos en sus manos y pies, el esquema pentadáctilo básico de casi todos los tetrápodos actuales. Sin embargo, fósiles de tetrápodos del Devónico recientemente descubiertos tenían todos ellos más de cinco dedos, lo que indica que el modelo pentadáctilo se estableció más tarde en la evolución de los tetrápodos.

Las pruebas apuntan hacia los peces de aletas lobuladas como antecesores de los vertebrados terrestres; en términos cladistas, contienen al grupo hermano de los tetrápodos (Figuras 25-1 y 25-3). Los peces de aletas lobuladas y los primeros tetrápodos, como *Acanthostega* e *Ichthyostega*, comparten varias características del cráneo, los dientes y la cintura pectoral. *Ichthyostega* (Gr. *ichthys*, pez, + *stegē*, techo o cubierta, en referencia al techo del cráneo, que tiene la forma del de un pez) representa una rama temprana de la filogenia de los vertebrados, que posee varias adaptaciones nuevas, además de extremidades articuladas, que lo equipan para la vida sobre la tierra. Tenía vértebras más fuertes y una musculatura más potente para sustentar al cuerpo en el aire, nuevos músculos para levantar la cabeza, cinturas pectoral y pelviana reforzadas, una caja torácica protectora, una estructura más evolucionada en el oído para detectar sonidos aéreos, un relativo acortamiento del cráneo y un alargamiento del hocico. Sin embargo, *Ichthyostega* era aún pisciforme, pues todavía contaba con una cola de pez completa, con radios espinales, y el modelo pentadáctilo básico que los tetrápodos.

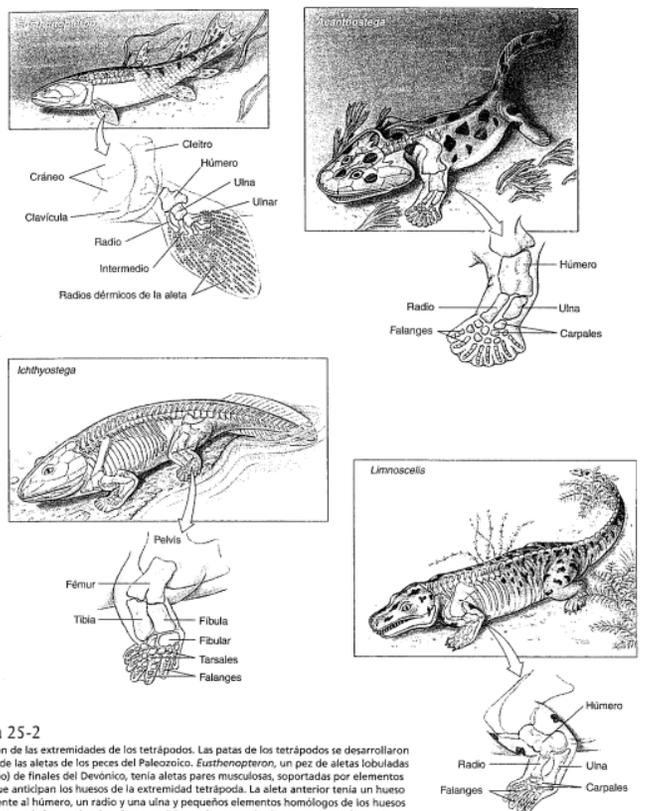


Figura 25-2

Evolución de las extremidades de los tetrápodos. Las patas de los tetrápodos se desarrollaron a partir de las aletas de los peces del Paleozoico. *Eusthenopteron*, un pez de aletas lobuladas (ripidistio) de finales del Devónico, tenía aletas pares musculosas, soportadas por elementos óseos que anticipan los huesos de la extremidad tetrápoda. La aleta anterior tenía un hueso equivalente al húmero, un radio y una ulna y pequeños elementos homólogos de los huesos de la muñeca de los tetrápodos. Como es típico en los peces, la cintura pectoral, formada por cleitro, clavícula y otros huesos, estaba firmemente sujeta al cráneo. En *Acanthostega*,

uno de los primeros tetrápodos conocidos del Devónico (apareció hace unos 360 millones de años), los radios dérmicos del apéndice anterior fueron sustituidos por ocho dedos completamente formados. *Acanthostega* fue, con toda probabilidad, exclusivamente acuático, porque sus patas eran demasiado débiles como para sostenerlo en tierra. *Ichthyostega*, un contemporáneo de *Acanthostega*, tenía extremidades de tetrápodo completamente formadas, una caja torácica protectora y una estructura más evolucionada en el oído para detectar sonidos aéreos, un relativo acortamiento del cráneo y un alargamiento del hocico. Sin embargo, *Ichthyostega* era aún pisciforme, pues todavía contaba con una cola de pez completa, con radios espinales, y el modelo pentadáctilo básico que se convirtió en el estándar de los tetrápodos.

Los huesos de *Ichthyostega*, el más exhaustivamente estudiado de todos los tetrápodos primitivos, fueron descubiertos en la falda de una montaña al este de Groenlandia en 1897, por científicos suecos que buscaban a tres exploradores perdidos dos años antes, durante un malogrado intento de alcanzar el polo Norte en globo. Expediciones posteriores de Gunnar Sève-Söderberg descubrieron cráneos de *Ichthyostega*, pero Sève-Söderberg murió, a los 38 años, antes de haber podido realizar un completo estudio de los mismos. Los paleontólogos suecos volvieron al lugar de Groenlandia donde habían aparecido los restos del esqueleto de *Ichthyostega*, y Erik Jarvik, uno de los asistentes de Sève-Söderberg, asumió la tarea de examinar el esqueleto con detalle. Esto se convirtió en la obra de su vida, y culminó con una descripción de *Ichthyostega* que es la más detallada de las realizadas a un tetrápodo paleozoico. Jarvik sufrió un ataque de parálisis en 1994, a los 88 años, pero por entonces ya había completado una extensa monografía sobre *Ichthyostega*, que se publicó en 1996.

Las relaciones evolutivas de los primeros tetrápodos son todavía objeto de controversia. Presentamos un cladograma tentativo (Figura 25-1) que, con toda seguridad, deberá ser revisado en el futuro a la luz de nuevos datos. Además de los **Lisánfibios**, que contienen a los anfibios modernos, hay varios linajes extintos, agrupados bajo el nombre de **Temospondilios**. Este grupo se caracteriza por tener generalmente sólo cuatro dedos en las patas anteriores, en lugar de los cinco típicos del resto de los tetrápodos. Los lisánfibios aparecieron durante el Carbonífero y después se diversificaron, probablemente a principios del Triásico, para dar lugar a los antecesores de los tres grupos de anfibios que sobreviven en la actualidad, las ranas y sapos (*Anuros* o *Sallentia*), las **salamandras** (*Caudados* o *Urodelos*), y las **cecilias** (*Ápodos* o *Gimnofiones*).

Hay dos grupos de tetrápodos del Carbonífero y el Pérmico que están generalmente reconocidos, pero que no obstante son controvertidos: los **lepospondilios** y los **antrocosaurios**, cuya estructura craneana los acerca más a los anfibios que a los temospondilios (Figura 25-3). Juntos constituyen una segunda rama importante en la filogenia de los tetrápodos, que se tratará en los Capítulos 26 a 28.

## LOS ANFIBIOS MODERNOS

Los tres órdenes de anfibios actuales comprenden más de 6000 especies. La mayoría de ellos comparten adaptaciones generales para la vida en tierra, como el reforzamiento esquelético. Las larvas de los anfibios y algunas salamandras acuáticas adultas utilizan el sistema ancestral de la línea lateral para recibir estímulos, pero los adultos metamorfoseados se sirven tanto del epitelio olfativo como del oído, que se rediseñaron para mejorar la sensibilidad a los olores aéreos y a los sonidos.

Sin embargo, la mayoría de los anfibios se enfrentan a los problemas de la existencia terrestre sólo a medias. En el primitivo ciclo vital de los anfibios, los huevos son acuáticos, y cuando eclosionan producen larvas acuáticas que respiran por branquias. A este estado le sigue una metamorfosis en la que las branquias se pierden. Tras la metamorfosis, los anfibios utilizan la respiración cutánea en tierra, y muchos presentan pulmones, que ya estaban presentes durante la vida larvaria y se activan para respirar en agua. Muchos anfibios reinstituyen este modelo general, pero hay algunas excepciones importantes. Ciertas salamandras no presentan una metamorfosis completa, y mantienen una morfología larvaria y acuática a lo largo de toda su vida. Otras salamandras, algunas ranas y algunas cecilias, en cambio, viven siempre en tierra y han perdido por completo la fase larvaria acuática. Ambos casos son condiciones evolutivamente derivadas. Otros anuros, lisánfibios y cecilias, que sufren una metamorfosis completa, permanecen sin embargo en el agua durante toda su existencia en vez de trasladarse a tierra al adquirir el estado adulto.

Incluso los anfibios más adaptados a la vida terrestre dependen en gran medida de un ambiente muy húmedo. Su piel es muy delgada, y necesita humedad para protegerse contra la desecación del aire. Una rana intacta pierde agua casi con tanta rapidez como otra despelada. Los anfibios también necesitan ambientes relativamente frescos. Al ser ectotérmicos, su temperatura corporal está determinada por la del entorno y varía con ella, lo que restringe en gran manera los lugares donde pueden vivir. Esto es especialmente importante para la reproducción. Los huevos no están bien protegidos contra la desecación, y deben ser depositados directamente en el agua o en superficies terrestres muy húmedas.

### Cecilias: orden Gimnofiones (Ápodos)

El orden Gimnofiones (*Gr. gymnos*, desnudo, + *apodes*, de una serpiente) contiene unas 173 especies de criaturas de aspecto vermiforme, que viven enterradas y que se denominan **cecilias** (Figura 25-4). Se encuentran en las selvas tropicales de Sudamérica (su principal zona de distribución), África y el Sudeste Asiático. Se caracterizan por su cuerpo largo y delgado, algunas con pequeñas escamas en la piel, muchas vértebras, largas costillas, carencia de extremidades y ano terminal. Los ojos son pequeños y muchas especies son totalmente ciegas en estado adulto. Tienen tentáculos sensoriales especiales en el hocico. Debido a que casi todas son formas hipógeas o acuáticas, rara vez son vistas por el hombre. Su alimento se compone normalmente de lombrices y pequeños invertebrados que encuentran bajo tierra. La fecundación es interna, y el macho está provisto de un órgano copulador extensible. Los huevos normalmente se depositan en tierra húmeda cerca del agua. Las larvas pueden ser acuáticas o bien la totalidad del desarrollo larvario puede tener lugar dentro del huevo. En algunas especies, los huevos son guardados cuidadosamente en pliegues del cuerpo durante su desarrollo. La viviparidad es también frecuente entre las cecilias más evolucionadas, cuyos embriones obtienen su alimento al devorar las paredes del óvulo materno.

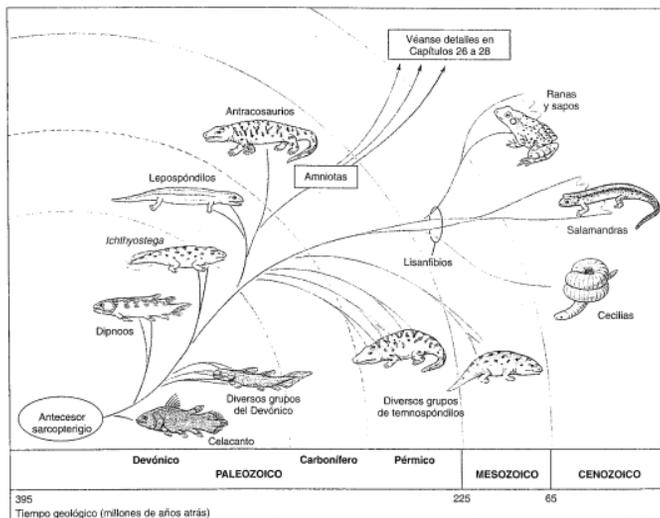


Figura 25-3

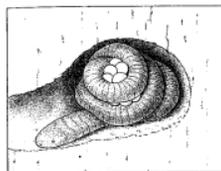
Evolución temprana de los tetrápodos y origen de los anfibios. Los tetrápodos comparten su más reciente antecesor común con los Ripiditios del Devónico. Los anfibios comparten su más reciente antecesor común con los diversos Temospondilios de los períodos Carbonífero y Pérmico, del Paleozoico, y el Triásico, del Mesozoico.

### Características de los anfibios modernos

- Esqueleto fundamentalmente óseo**, con un número variable de vértebras, algunas con costillas y otros sin ellas o fusionados a las vértebras.
- Formas corporales muy variadas: las salamandras tienen un tronco alargado con cabeza, cuello y cola bien diferenciados; las ranas adultas tienen un cuerpo compacto, depauperado, con cabeza y tronco fusionados; ranas y culellos diferenciados, las cecilias tienen un cuerpo alargado sin diferenciar en regiones y un ano terminal.
- Normalmente **dos pares de extremidades (tetrápodos)**, asociadas a las cinturas pectoral y pelviana, aunque algunos tienen un solo par y otros son ápodos; pies a menudo palmados; sin autenticas garras o uñas. **Generalmente caudados en las patas anteriores**, a veces cinco, y otras, menos.
- Corazón con un seno venoso**, dos aurículas, un ventrículo y un cono arterial, y una **circulación doble** a través del corazón en la que las arterias y venas pulmonares irrigan los pulmones (cuando existen) y devuelven la sangre oxigenada al corazón; piel abundantemente provista de vasos sanguíneos.
- Piel lisa y húmeda, con muchas glándulas**; tegumento modificado para la respiración cutánea; células pigmentarias (cromatóforos) muy comunes, con bastante variedad; **glándulas granulares** asociadas a la secreción de sustancias defensivas.
- Respiración a través de la piel y en algunas formas por branquias o pulmones; la presencia de branquias y pulmones varía entre las especies y en los estados larvarios de algunas de ellas; las ranas con larvas acuáticas pierden sus branquias en la metamorfosis; en muchas salamandras, las branquias pueden persistir a lo largo de toda la vida.
- Ectotérmicos; la temperatura corporal depende de la temperatura ambiental y no está modulada por la producción de calor interno generado metabólicamente.
- Sistema excretor con riñones mesonefros u opistonefros pares; urea como principal producto nitrogenado.
- Oído con **membrana timpánica y estribo** para transmitir las vibraciones al oído interno.
- Para la visión aérea, la córnea, y no el cristalino, es la principal superficie de refracción para la luz; los **párpados** y las **glándulas lacrimales** protegen y humedecen el ojo.
- Boca normalmente grande, con pequeños dientes en las mandíbulas superiores o en ambas; dos **narinas internas** que se abren en la cavidad nasal, tapizada por un **epitelio olfativo** en la posición anterior de la cavidad bucal y que permiten respirar en las formas pulmonares.
- Diez pares de nervios craneales.
- Sexos separados; fecundación fundamentalmente externa en ranas y sapos, pero principalmente interna, mediante espermatóforos en las salamandras y en las cecilias; predominantemente ovíparos, algunos ovovivíparos y vivíparos; normalmente presentan metamorfosis, **huevos con una cantidad moderada de vitelo (mesolecíticos) con cubiertas membranosas gelatinosas**.

### Salamandras: orden Urodelos (Caudados)

Como el nombre sugiere, el orden Urodelos (*Gr. oura*, cola, + *delos*, evidente) comprende unas 553 especies de anfibios provistos de cola: las salamandras y los tuítones. Las salamandras se encuentran en casi todas las regiones templadas y tropicales del mundo, con una gran can-



A



B

### Figura 25-4

A, Hembra de cecilia enrollada sobre sus huevos en su galería. B, Cecilia de cabeza rosa (*Herpele multiplicata*), del oeste de África.

tividad y diversidad de especies en Norteamérica. También se encuentran salamandras en las áreas tropicales de América Central y del Sur. Las salamandras son típicamente pequeñas; la mayor parte de las especies norteamericanas tienen menos de 15 cm de longitud. Algunas formas acuáticas son considerablemente mayores, y la salamandra gigante de Japón puede superar el metro y medio de longitud.

Las salamandras tienen extremidades dispuestas en ángulos rectos con relación al cuerpo, y las extremidades anteriores y posteriores son de aproximadamente igual tamaño. En algunas formas acuáticas o excavadoras son rudimentarias o no existen.

Las salamandras son camiónas, tanto en estado larvario como adulto, cazando lombrices de tierra, artrópodos y moluscos pequeños. La mayor parte salamandra eleva presas que se encuentran en movimiento. Como su comida es rica en proteínas, normalmente no almacenan en sus cuerpos grandes cantidades de grasa o de glucógeno. Al igual que todos los anfibios, son ectotermos y tienen una baja tasa metabólica.

### Ciclos vitales

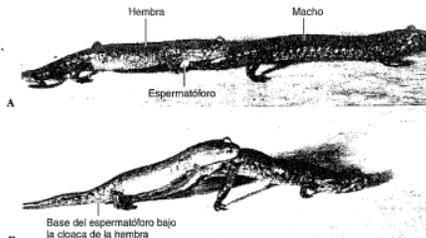
Algunas salamandras son totalmente acuáticas durante todo su ciclo vital, pero la condición antraxial es metamórfica, con larvas acuáticas y adultos terrestres, que viven en lugares húmedos, bajo piedras o en troncos en putrefacción. Los huevos de la mayoría de las salamandras son fecundados internamente, por lo general después de que la hembra recoja un paquete de espermia (**espermatóforo**) que ha sido previamente depositado por el macho en una hoja o en una ranita (Figura 25-5). Las especies acuáticas ponen sus huevos en grupos o en masas acoradas dentro del agua. De los huevos salen larvas acuáticas con branquias externas y una cola con aspecto de aleta. Las especies terrestres depositan los huevos en pequeños racimos, bajo troncos o en pequeños túneles excavados en la tierra blanda, y en muchas especies, los adultos se quedan junto a sus huevos para protegerlos (Figura 25-6). Estas especies terrestres tienen **desarrollo directo**: prescinden del estado larvario y salen de los huevos como versiones diminutas de sus padres. Los ciclos vitales más complejos los presentan las salamandras americanas, cuyas larvas sufren metamorfosis hasta un estado juvenil terrestre, y éste a su vez se vuelve a metamorfosear para dar lugar a los adultos reproductores, secundariamente acuáticos (Figura 25-7). Sin embargo, muchas veces prescinden del estado terrestre «0», y permanecen completamente acuáticas.

### Respiración

Las salamandras muestran un conjunto de mecanismos respiratorios sorprendentemente diverso. Comparten el patrón general de los anfibios, con extensas redes vasculares cutáneas que realizan el intercambio respiratorio de oxígeno y dióxido de carbono. En diversas etapas de su ciclo vital, las salamandras también pueden tener branquias externas, pulmones, ambos, o ninguno de estos órganos. Las salamandras con un estado larvario acuático nacen con branquias, pero las pierden posteriormente si sufren metamorfosis. Varios grupos de salamandras, independientes entre sí, han evolucionado como formas permanentemente acuáticas, que no sufren metamorfosis y mantienen sus branquias y su cola en forma de aleta a lo largo de toda su vida. Los pulmones, el órgano respiratorio más extendido de los vertebrados terrestres, están presentes desde el nacimiento en las salamandras que los poseen, y constituyen el medio primario para la respiración después de la metamorfosis.

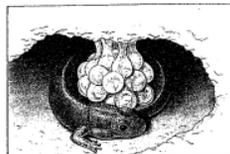
Aunque normalmente asociamos a los pulmones con organismos terrestres y a las branquias con seres acuáticos, la evolución ha producido en las salamandras formas acuáticas que respiran principalmente por pulmones y formas terrestres que carecen de ellos. Los anfibios, de la familia Amphibiidae, presentan un ciclo vital completamente acuático, con una metamorfosis muy reducida. Sin embargo, pierden sus branquias al llegar al estado adulto, en el que respiran fundamentalmente por pulmones. Periódicamente sacan sus narinas fuera del agua para tomar aire.

Estos animales contrastan curiosamente con las salamandras de la familia Plethodontidae, que son completamente terres-



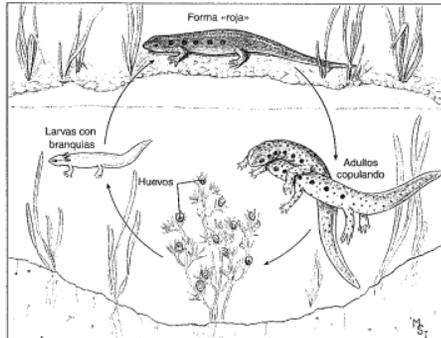
### Figura 25-5

Cortejo y transferencia de espermia en la salamandra pigmea, *Desmognathus whrighti*. Tras juzgar la receptividad de la hembra por la presencia de un lóbulo en la base de la cola, el macho deposita un espermatóforo en la tierra y después se mueve hacia delante unos pocos pasos. A, La masa blanca de espermia sobre una base gelatinosa es visible cerca de la extremidad anterior de la hembra. El macho se mueve hacia adelante y la hembra le sigue hasta que el espermatóforo queda a la altura de su cloaca. B, La hembra ha recogido la masa de espermia en su cloaca, al tiempo que el macho arrega su cola doblando a la hembra hacia arriba y, presumiblemente, facilitando la recuperación de la masa de espermia.



### Figura 25-6

Hembra de la salamandra *Desmognathus sp.* atendiendo a sus huevos. Muchas salamandras cuidan de los huevos, lo que incluye girarlos y protegerlos de infecciones por hongos y de los ataques de depredadores, como diversos artrópodos y otras salamandras.



### Figura 25-7

Ciclo biológico de la salamandra moteada *Notophthalmus viridescens*, de la familia Salamandridae. En muchos hábitat, la larva acuática se transforma por metamorfosis en un estado «salamandras» vivamente coloreado, el cual permanece sobre la tierra de 1 a 3 años antes de transformarse en un adulto acuático.

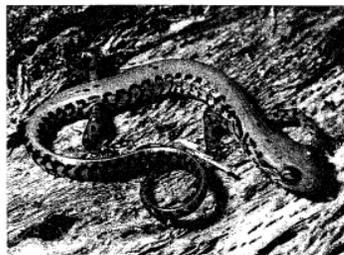
tres pero carecen de pulmones. Esta gran familia contiene más de 350 especies, incluidas la mayor parte de las salamandras comunes de Norteamérica (Figuras 25-5, 25-6 y 25-8). La efectividad de la respiración cutánea aumenta con la penetración de una red capilar dentro de la epidermis, o por el adelgazamiento de la epidermis sobre las capilares dérmicos superficiales. La respiración cutánea se complementa con el bombeo de aire por la boca, donde los gases respiratorios se intercambian a través de las membranas vascularizadas de la cavidad bucal (respiración bucofaríngea). La pérdida evolutiva de los pulmones probablemente se produjo en el linaje ancestral de los Pletodontidae, que vivían en arroyos rápidos, en los que la flotación que proporcionan los pulmones hubiese sido una desventaja y donde el agua está tan fría y tan oxigenada que la respiración cutánea resulta suficiente para vivir. Algunos pletodontídeos tienen larvas acuáticas cuyas branquias se pierden en la metamorfosis. Otros retienen

permanentemente la forma larvaria con branquias. Muchos otros son completamente terrestres, y se distinguen por el hecho de ser los únicos vertebrados sin pulmones ni branquias en ninguna etapa de su ciclo vital. Es curioso que el único linaje de salamandras completamente terrestre haya evolucionado hacia un grupo que carece totalmente de pulmones.

### Pedomorfosis

Una tendencia filogenética persistente que se observa en la evolución de las salamandras es la retención en estado adulto de caracteres que solamente aparecían en las etapas juveniles de sus antecesores. En consecuencia, ciertos rasgos morfológicos de los ancestros adultos se pierden. Esta condición se denomina **pedomorfosis** (Gr. «forma de niño», véase el Capítulo 6, p. 117). La forma más dramática de pedomorfosis se da en aquellas especies que maduran sexualmente mientras todavía mantienen sus branquias, hábitos acuáticos y otros caracteres larvarios. Estas especies no metamórficas reciben el calificativo de **perennibranchiadas**. El género *Necturus* (Figura 25-9), que vive en el fondo de estanques y lagos, es un ejemplo extremo. Ésta y muchas otras salamandras son perennibranchiadas estrictas; nunca se ha observado en ellas metamorfosis.

Algunas otras especies alcanzan la madurez sexual con morfología larvaria, pero a diferencia de *Necturus*, pueden sufrir una metamorfosis hacia formas terrestres en determinadas condiciones ambientales. Un buen ejemplo es *Ambystoma tigrinum* y otras especies relacionadas, de México y los Estados Unidos. Los individuos perennibranchiados se denominan **ajolotes** (Figura 25-9). Su hábitat típico son pequeñas charcas que pueden desaparecer por



### Figura 25-8

Salamandra colliraja *Eurycea longicauda*, un pletodontídeo común.

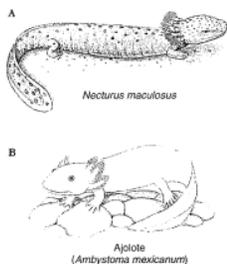


Figura 25-9

Pedomorfosis en las salamandras. A, Las especies de *Neoturus* son formas acuáticas de branquias permanentes (perennibranchiadas). B, Un ajolote (*Ambystoma mexicanum*) puede permanecer siempre sin branquias o, si su charca se seca, pasar por metamorfosis a una forma terrestre que pierde las branquias y desarrolla pulmones.

evaporación en la estación seca. Cuando esto ocurre, el ajolote sufre una metamorfosis para dar lugar a una forma terrestre, perdiendo sus branquias y desarrollando pulmones. Entonces puede viajar por tierra en busca de nuevas charcas donde reproducirse. Puede provocarse artificialmente la metamorfosis en los ajolotes, tratándolos con tiroxina, la hormona tiroidea ( $T_4$ ). Las hormonas tiroideas ( $T_3$  y  $T_4$ ) son esenciales para la metamorfosis. La hipófisis parece quedar inactiva en las formas que no sufren metamorfosis, por lo que no produce la hormona tirotrópica (TSH, p. 759), necesaria para estimular en el tiroides la secreción de hormonas tiroideas.

La pedomorfosis toma diferentes formas según los distintos grupos de salamandras. Puede afectar a todo el cuerpo o restringirse a determinadas estructuras. Los anfibios, mencionados anteriormente, pierden sus branquias y activan sus pulmones al madurar, pero retienen muchos caracteres generales de la forma larvaria. La pedomorfosis es importante incluso en los terrestres pleotodónticos, que nunca pasan por un estado acuático. Podemos ver los efectos de la pedomorfosis, por ejemplo, en la forma de las manos y los pies del género pleotodóntico tropical *Bolitoglossa* (Figura 25-10). La morfología ancestral de este género presentaba dedos bien formados,

que crecían desde el esbozo de mano o pie durante el desarrollo. Algunas especies han perfeccionado su capacidad para trepar por la vegetación lisa, como los bananos, deteniendo o "paralizan" el crecimiento de los dedos y consiguiendo así una extremidad con aspecto de paleta. Así, los pies y manos pueden producir adhesión y succión para sujetar al animal sobre superficies lisas y verticales, lo que constituye una importante mejora adaptativa.

## Ranas y sapos: orden Anuros (Salientia)

Las 5283 especies de ranas y sapos que constituyen el orden Anuros (Gr. *an*, sin. + *aura*, cola) son para la mayor parte de la gente los anfibios más familiares. Los anuros son un grupo antiguo, conocido desde el Triásico, hace 250 millones de años. Las ranas y los sapos ocupan una gran variedad de hábitat. Su reproducción acuática y su piel permeable al agua les impide alejarse, sin embargo, de ésta, y su ectotermia los excluye de las áreas polares y subárticas. El nombre del orden Anuros se refiere a una característica obvia del grupo, la ausencia de cola en los adultos. Aunque todos pasan a través de un estado larvario con cola durante su desarrollo, solamente las especies del género *Ascaphus* tienen cola en estado adulto. Las ranas y sapos están altamente especializados para un tipo de locomoción a saltos, como sugiere el nombre alternativo de Salientia que se ha dado al orden y que significa «saltos».

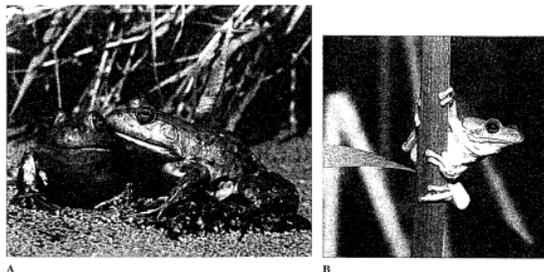


Figura 25-10

Estructura de las patas de tres especies diferentes del género de salamandras *Bolitoglossa*, un pleotodóntico tropical. Los ejemplares se han tratado químicamente para transparentar la piel y los músculos y teñir el hueso de rojo y el cartilago en azul. Las especies con los dedos más desarrollados y cañifidos (A, C) viven fundamentalmente en el suelo del bosque. La especie con la pata en forma de paleta, producida por un crecimiento restringido de los dedos (B), trepa por hojas y tallos lisos utilizando la superficie plantar de la pata para producir succión o adhesión. La pata en paleta evolucionó por pedomorfosis; se interrumpió evolutivamente el desarrollo de la extremidad para impedir la completa formación de los dedos.

## Figura 25-11

Dos ranas comunes norteamericanas. A, Rana toro, *Rana catesbeiana*, la mayor rana de Norteamérica y la de ancas más solicitadas en el mercado (familia Ranidae). B, Rana de San Antonio, *Hyla cinerea*, un habitante común de los pantanos del sudeste de los Estados Unidos (familia Hylidae). Nótese los discos adhesivos en los pies.



Además de esto, los Anuros se diferencian de los Caudados por el aspecto y el modo de vida de sus larvas. De los huevos de la mayoría de las ranas salen renacuajos, cuerpos de patas y proyectos de larga cola, con aletas, branquias externas e internas, sin patas, boca especializada para la fitofagia (las larvas de salamandra, en contraste, son carnívoras), y una anatomía interna muy especializada. Su aspecto y modo de actuar son muy diferentes a los de las ranas adultas. La metamorfosis del renacuajo en rana adulta es, por tanto, una transformación muy radical. La pedomorfosis nunca aparece en las ranas ni los sapos, como lo hace en las salamandras.

Las ranas y sapos se dividen en 44 familias. Las mejor conocidas de las familias de ranas en Norteamérica son las de los Ranidos, a la que pertenecen nuestras ranas más comunes (Figura 25-11A) y la de los Hilidos, las ranas arborícolas (Figura 25-11B). Los verdaderos sapos, que pertenecen a la familia Bufonidos, tienen patas cortas, cuerpos rechonchos y pieles gruesas, normalmente recubiertas de verrugas prominentes (Figura 25-12). Sin embargo, el término «sapo» se utiliza de forma vaga para referirse a los representantes terrestres de otra serie de familias parecidas.

El anuro más grande es la rana del oeste africano, *Conraua goliath*, que tiene más de 30 cm de longitud desde el extremo del hocico hasta el ano (Figura 25-13). Este gigante como animales del tamaño de patos y ratas. Las ranas más pequeñas de las que tenemos noticia son *Eleutherodactylus iberia* y *Psyllophryne didactyla*, que con su aproximadamente 1 cm de longitud son los tetrapodos más pequeños que se conocen. Estas diminutas ranas, que pueden ser cubiertas con una moneda de 10 centavos, se encuentran respectivamente en Cuba y en la selva brasileña. La mayor rana americana es la rana toro, *Rana catesbeiana* (Figura 25-11A), que alcanza una longitud de cabeza y cuerpo de 20 cm.

## Hábitat y distribución

Probablemente, las ranas más conocidas sean las aproximadamente 260 especies del género *Rana* (Gr. rana), que se encuentran por todas las regiones templadas y tropicales del mundo, con excepción de Nueva Zelanda, las islas oceánicas y Sudamérica meridional. Se encuentran normalmente cerca del agua, aunque algunas, como la rana pájaro, *Rana sylvatica*, pasan la mayor parte de su tiempo en los húmedos suelos forestales. La rana parda posiblemente vuelve a las

charcas sólo para reproducirse a principios de la primavera. Las ranas de mayor tamaño, como la rana toro, *Rana catesbeiana*, y la rana verde, *Rana clamitans*, casi siempre se encuentran dentro o cerca de aguas permanentes o en regiones pantanosas. La rana leopardo, *Rana pipiens*, tiene una variedad de hábitat más amplia y, con todas sus subespecies y formas, es la más ampliamente distribuida de todas las ranas norteamericanas. Ésta es la especie más corrientemente utilizada en los laboratorios de biología y para la investigación electrofisiológica clásica. Casi todos los estados de Norteamérica tienen una forma típica de esta rana, aunque en las partes más occidentales de la costa del Pacífico es rara. También se extiende por el Canadá septentrional y alcanza por el sur hasta el istmo de Panamá.

Las especies de ranas a menudo tienen una distribución discontinua, quedando restringidas a ciertos riachuelos o charcas, o pueden ser escasas, faltando por completo en lugares con condiciones de vida idénticas a otras en donde son abundantes. *Rana pulstris*, por ejemplo, sólo es abundante en localidades muy concretas. Estudios



Figura 25-12

Sapo americano *Bufo americanus* (familia Bufonidae). Este anfibio tan familiar, aunque nocturno, se alimenta de gran número de insectos perjudiciales así como de caracoles y lombrices. Su piel verrugosa contiene numerosas glándulas de veneno que producen un fluido lechoso sorprendentemente ponzoñoso, lo que proporciona al animal una excelente protección ante posibles depredadores.

Figura 25-13

*Conraua (gigantorana)*  
*gollath* (familia  
*Ranidae*) del África  
Occidental, la mayor  
rana del mundo. Este  
ejemplar pesa 3.3 kg.



recientes han demostrado que muchas poblaciones de ranas de todo el mundo pueden sufrir descensos en su número y adoptar distribuciones más aisladas de lo habitual.

La mayor parte de las ranas de mayor tamaño son de hábitos solitarios, excepto durante la estación de cría, época ésta en que son muy ruidosas, especialmente los machos. Normalmente cada macho toma posesión de una zona particular, donde puede permanecer durante horas o incluso días, tratando de atraer a una hembra. En algunos momentos, las ranas están silenciosas y su presencia no es detectada hasta que son molestadas. Cuando entran en el agua, se zambullen rápidamente para alcanzar el fondo de la charca, donde remueven una nube de agua fangosa. Al nadar, mantienen las extremidades anteriores cerca del cuerpo y patean hacia atrás con las patas posteriores, cuyos pies tienen dedos palmados. Cuando llegan a la superficie para respirar, sólo quedan expuestas la cabeza y las partes anteriores, y como normalmente suelen utilizar como protección la vegetación, son difíciles de localizar.

Las poblaciones de anfibios decaen en ciertas regiones del globo, por lo que otras sobreviven bastante bien. No hay una única explicación aplicable a todos los casos de descenso poblacional, pero predomina la pérdida de hábitat. En algunos casos, los cambios son simplemente fluctuaciones aleatorias producidas por sequías recurrentes u otros fenómenos naturales. Los huevos de ranas y sapos, al quedar en la superficie de las charcas y estanques, son especialmente sensibles a la acción dañina de la radiación ultravioleta. Los cambios climáticos que reducen la profundidad del agua en los lugares de puesta aumentan la exposición de los embriones a la luz ultravioleta y los hace más susceptibles de sufrir infecciones por hongos. El descenso de la supervivencia de la población puede estar acompañado de un aumento del número de individuos con malformaciones, como las ranas con extremidades adicionales. Estos casos están a menudo relacionados con la infestación por trematodos (p. 298).

La mayoría de las ranas pasan los meses de invierno en los fangos blandos de los fondos de charcas y cursos de agua. Naturalmente, su actividad vital se encuentra disminuida durante el periodo de hibernación, y la mayor parte de la energía que necesitan la obtienen del

glucógeno y de la grasa almacenados en sus cuerpos durante la primavera y el verano. Las ranas más terrestres, como las arborícolas, se entierran en el humus del suelo forestal durante el invierno. Toleran bajas temperaturas y, de hecho, muchas pueden sobrevivir a la congelación de los fluidos extracelulares, lo que representa el 35% de toda el agua corporal. Tales ranas, tolerantes a la congelación, se preparan para el invierno acumulando glucosa y glicerol en sus fluidos corporales, que protegen a los tejidos de los efectos normalmente dañinos de la formación de cristales de hielo.

El declive de las poblaciones de anfibios puede estar causado por otros anfibios. Mientras que los anfibios nativos americanos continúan desapareciendo a medida que se van desecando las zonas húmedas, una rana exótica introducida en el sur de California ha encontrado un clima a su gusto. La rana de urías africana, *Xenopus laevis* (Figura 25-14), es una rana voraz, agresiva y principalmente acuática que está desplazando rápidamente a las ranas nativas y a los peces de varias zonas acuáticas, al tiempo que se está dispersando muy rápidamente. La especie fue introducida en Norteamérica en los años cuarenta, cuando fue utilizada profusamente en las pruebas de diagnóstico del embarazo. Cuando aparecieron pruebas más eficaces en los años sesenta, algunos hospitales simplemente tiraron las ranas sobradas a las charcas cercanas, convirtiéndose en una plaga casi indestructible. Algo similar ocurrió cuando el sapo gigante, *Bufo marinus* (hasta 23 cm de longitud) fue introducido en Queensland, Australia, y en el sur de Florida para el control de las plagas agrícolas. Se están extendiendo rápidamente, e están produciendo numerosos problemas ecológicos, incluido el desplazamiento de los anuros nativos.

Las ranas adultas tienen numerosos enemigos, tales como serpientes, aves acuáticas, tortugas, mapaches, y el hombre mismo; muy pocos renacuajos sobreviven hasta llegar a la madurez. Aunque normalmente carecen de defensas, en las zonas tropicales y subtropicales muchas ranas y sapos son agresivos, saltando y mordiendo a sus depredadores. Algunas se defienden fingiendo estar muertas. La mayoría de los anuros pueden hinchar de aire los pulmones, de manera que resultan difíciles de tragar. Si se les molesta en las orillas de un arroyo o de una charca, las ranas normalmente permanecen quietas, cuando se sienten descu-



Figura 25-14

Rana africana de urías, *Xenopus laevis*. Las urías, un carácter inusual en las ranas, se encuentran en las patas traseras. Esta rana se ha introducido en California, donde se ha convertido en una seria plaga.

biertas saltan, pero no siempre al agua, donde puede haber enemigos esperándolos, sino a la vegetación que crece en las orillas de la charca. Cuando se tienen en la mano, las ranas pueden dejar de luchar durante un momento para descomponer a su depredador y de repente saltar de forma violenta, al tiempo que expulsan su orina. Su mejor protección es su capacidad para saltar y el uso de glándulas venenosas. Las ranas dendrobáticas, o de flecha envenenada, utilizan potentes toxinas para defenderse. Las ranas toro en cautividad no dudan en morder a sus verdugos y son capaces de infligir dolorosos bocados.

### Tegumento y coloración

La piel de la rana es fina y hímida, y se encuentra laxamente sujeta al cuerpo tan sólo en unos determinados puntos. Histológicamente, la piel está formada por dos capas: una **epidermis** externa estratificada y una **dermis** interna esponjosa (Figura 25-15). La capa externa de células epidérmicas, que es renovada periódicamente, cuando un sapo o una rana mudan, contiene depósitos de **queratina**, una proteína fibrosa y resistente que es, en cierta medida, una protección contra el desgaste y la pérdida de agua de la piel. Los anfibios más terrestres, como los sapos, tienen acúmulos particularmente gruesos de queratina; pero la queratina de los anfibios es blanda, a diferencia de la queratina dura que forma las escamas, garras, plumas, cuernos y pelo de los amniotas.

La capa interna de la epidermis da origen a dos tipos de glándulas tegumentarias que crecen dentro de los tejidos dérmicos subyacentes. Pequeñas glándulas **mucosas** segregan un moco protector impermeable sobre la superficie de la piel, y las grandes glándulas **serosas** producen un veneno acuoso y blanquecino que es altamente irritante para los potenciales depredadores. Todo los anfibios producen venenos en el tegumento, pero su efectividad varía de una especie a otra y según los diferentes depredadores. El extremadamente tóxico veneno de tres especies de *Phylllobates*, un género de pequeñas ranas dendrobáticas sudamericanas, es utilizado por ciertas tribus indias de Colombia para envenenar las puntas de sus flechas. Las especies de la familia Dendrobátidos producen secreciones cutáneas tóxicas, algunas de las cuales se cuentan entre las más potentes secreciones animales conocidas; a igual cantidad son más penosas incluso que los venenos de las serpientes marinas o de los más venenosos arácnidos.

El color de la piel de la rana es producido por células pigmentarias específicas, los **crromatoforos**, localizadas principalmente en la dermis. Los **crromatoforos**, de los anfibios, como los de muchos peces y reptiles, son células ramificadas que contienen pigmento, el cual se puede concentrar en una pequeña área o quedar disperso en todas las prolongaciones ramificadas para controlar la coloración de la piel (Figura 25-16; véase también la p. 648). En la mayoría de los anfibios aparecen tres tipos de cromatoforos: los más superficiales son los **xantoforos**,

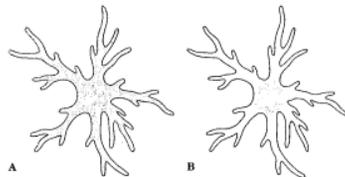


Figura 25-16

Células pigmentarias (**crromatoforos**). A, Pigmento disperso. B, Pigmento concentrado. La célula pigmentada no se contrae ni expande; los efectos de color son producidos mediante corrientes citoplasmáticas que transportan los gránulos de pigmento por las ramificaciones celulares para lograr el efecto de máxima coloración o hacia el centro de la célula para conseguir el efecto de mínimo color. El control sobre la dispersión o concentración del pigmento es debido principalmente a los estímulos luminosos, que actúan a través de una hormona hipofisiaria.

que presentan pigmentos rojos, anaranjados o amarillos; debajo se sitúan los **irridoforos**, con un pigmento plateado y cristalino, y los más profundos son los **melanoforos**, que contienen la melanina negra o parda. Los irridoforos actúan como diminutos espejos que reflejan la luz a través de los xantoforos para producir la brillante coloración, un fenómeno, de muchas ranas tropicales. Quizás sorprendentemente, los colores verdes, tan comunes en las ranas norteamericanas, no son producidos por pigmentos verdes, sino por la interacción de xantoforos que contienen un pigmento amarillo y los irridoforos subyacentes que, por reflexión y dispersión de la luz (dispersión Tyndall), producen un color azul; la luz azul es filtrada por el pigmento amarillo superpuesto y da una apariencia verdosa. Muchas ranas pueden camuflarse, acomodando su coloración a la del sustrato (Figura 25-17).

### Sistemas esquelético y muscular

En los anfibios, como en otros vertebrados, el **endoesqueleto** bien desarrollado, de hueso y cartilago, proporciona el punto de apoyo para los músculos del movimiento, y protección para las vísceras y el sistema nervioso. Pero el movimiento en tierra y la necesidad de transformar las aletas con forma de remos en patas de tetrápodos, capaces de soportar el peso del cuerpo, introdujo una nueva serie de fuerzas y problemas de palancas. Los cambios son particularmente notables en los anuros, cuyo sistema musculoesquelético completo está especializado para el salto y la natación, mediante potentes extensiones simultáneas de las patas posteriores.

La columna vertebral de los anfibios adquiere una nueva función como soporte, del que prende el abdomen y al cual se fijan las patas. Dado que los anfibios se mueven con ésto, en vez de nadar con contracciones seriatas de la musculatura mioelástica del tronco, la columna vertebral ha perdido mucha de la flexibilidad original que caracterizaba a los peces. Se ha convertido en un eje rígido para la transmisión de fuerza desde las patas posteriores al cuerpo. Los anuros, además, se han especializado en un acortamiento extremo del cuerpo. Las ranas típicas solamente tienen nueve vértebras troncales y un **urostilo** cilíndrico, que representa la fusión de varias vértebras caudales (cóccix) (Figura 25-18). Las cecillas, que al ser ápodas no han compartido obviamente estas especializaciones de la locomoción tetrápoda, pueden tener hasta 285 vértebras.

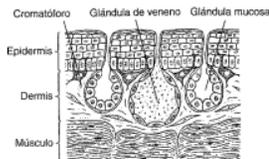


Figura 25-15

Sección de piel de rana.



**Figura 25-17**  
Coloración críptica de la rana gris, *Hyla versicolor*. El camuflaje es tan eficaz que la presencia de esta rana solamente se descubre de noche por su canto, resonante y aflautado.

El cráneo de las ranas se encuentra ampliamente modificado si lo comparamos con sus antecesores vertebrados, es mucho más ligero, de perfil más deprimido y presenta menos huesos y menor osificación. La parte frontal del cráneo, donde se localizan la nariz, los ojos y el cerebro, está bien desarrollada, mientras que la parte posterior, que contenía el aparato branquial de los peces, está mucho más reducida (Figura 25-18).

El modelo de las extremidades es el típico de los tetrápodos, con tres articulaciones principales en cada una de ellas (cadera, rodilla y talón, o bien hombro, codo y muñeca). El pie es una estructura básicamente pentadactílica (pentadactilia), mientras la mano posee cuatro dedos, y en ambos existen varias articulaciones en cada uno de los dedos (Figura 25-18). Es un sistema repetitivo, que puede derivarse, sin mayores problemas, de la estructura ósea de las aletas lobuladas, la cual preclauda la existencia de los anfibios (Figura 25-1). No es difícil imaginar

cómo las presiones selectivas a lo largo de millones de años remodelaron aquella aleta ancestral en la extremidad de los tetrápodos.

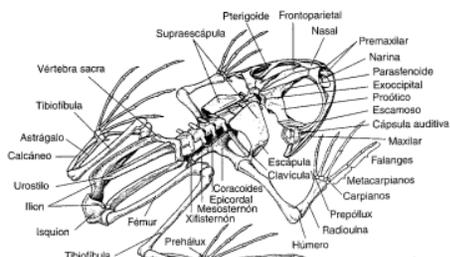
Los músculos de las extremidades derivan presumiblemente de los músculos radiales que movían las aletas de los peces, pero la disposición muscular se ha hecho tan compleja en el apéndice tetrápodo que ya no es posible distinguir paralelismos entre ésta y la musculatura de las aletas. A pesar de esta complejidad, podemos reconocer dos grandes grupos de músculos en cualquier apéndice: un grupo anterior y ventral que tira de él hacia adelante y hacia la línea media del cuerpo (protracción y aducción), y un segundo complejo de músculos posteriores y dorsales que sirve para mover hacia atrás el apéndice y separarlo del cuerpo (retracción y abducción).

La musculatura troncal, que en los peces está organizada segmentariamente en una serie de bandas musculares poderosas (números, p. 530) para una locomoción con flexiones laterales, quedó muy modificada durante la evolución de los anfibios. Los músculos dorsales (epiaxiales) están dispuestos para sostener la cabeza y sujetar a la columna vertebral. La musculatura ventral (hipaxial) está más desarrollada en los anfibios que en los peces, ya que aquellos debían soportar sus vísceras en el aire sin la ayuda que supone la flotación del cuerpo en el agua.

### Respiración y vocalización

Los anfibios utilizan tres superficies respiratorias para el intercambio gaseoso: la piel (respiración cutánea), la boca (respiración bucal) y los pulmones. Las ranas y los sapos muestran una mayor dependencia de la respiración pulmonar que las salamandras; sin embargo, la piel continúa siendo un importante aporte suplementario de intercambio gaseoso en los anuros, especialmente durante la hibernación. Incluso bajo condiciones normales, cuando predomina la respiración pulmonar, la mayor parte del dióxido de carbono se pierde por la piel, mientras que la mayor parte del oxígeno se incorpora a través de los pulmones.

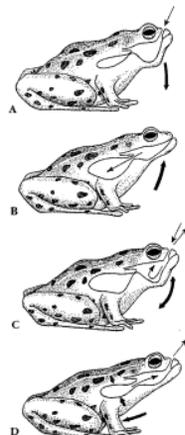
Los pulmones están regados por arterias pulmonares (derivadas del sexto par de arcos aórticos) y la sangre vuelve directamente a la aurícula izquierda a través de las venas pulmonares. Los pulmones de las ranas son sacos ovoides y elásticos, con sus superficies internas divididas por una red de tabiques, subdivididos a su vez en pequeñas cámaras aéreas terminales llamadas faveólas. Éstos son mucho más grandes que los alvéolos de los vertebrados más



**Figura 25-18**  
Esqueleto de la rana toro *Rana catesbeiana*.

evolucionados, y, por lo tanto, el pulmón de las ranas tiene una menor superficie relativa dispuesta para el intercambio gaseoso: la superficie respiratoria de la rana común, *Rana pipiens*, es de alrededor de 20 cm<sup>2</sup> por centímetro cúbico de aire contenido, comparada con los 300 cm<sup>2</sup> del hombre. El problema en la evolución del pulmón no ha consistido en el desarrollo de una buena superficie vascular interna, sino en el movimiento del aire dentro del pulmón. Una rana es un animal que respira por presión positiva, ya que llena sus pulmones forzando al aire a entrar en ellos, lo que contrasta con el sistema de presión negativa de los anfibios. La secuencia de la respiración de una rana y su explicación están representadas en la Figura 25-19. Se puede seguir fácilmente esta representación en un sapo vivo en los movimientos rítmicos de la garganta y de la boca pueden continuar durante algún tiempo antes de que los movimientos de los flaps indiquen que los pulmones se están vaciando y volviendo a llenar.

Las **cuerdas vocales**, localizadas en la **laringe** o caja de resonancia, están mucho mejor desarrolladas en los machos que en las hembras. El sonido se produce al pasar el aire hacia adelante y hacia atrás de las cuerdas vocales, entre los pulmones y un par de grandes sacos (bolsas vocales) en la base de la boca. Estos últimos también sirven como eficaces cámaras de resonancia en el macho. La principal función de la voz es atraer a la pareja. La mayor parte de las especies tienen cantos característicos con los que se reconocen entre sí. Casi todo el mundo está familiarizado con los estridentes cantos de algunos anuros, que resultan increíblemente sonoros para unos animales tan pequeños. Otro sonido familiar para los residentes más meridionales de los Estados Unidos son las **sonoras** llamadas de las ranas. Las notas de la rana verde se parecen al sonido de un banyo y las notas de una rana leopardo son largas y guturales.



**Figura 25-19**  
Respiración en una rana. Las ranas respiran por presión positiva, es decir, llenan sus pulmones forzando al aire a entrar en ellos. A, La base de la boca baja, y entra aire a través de las narinas. B, Con las narinas cerradas y la glotis abierta, la rana fuerza el aire a entrar en sus pulmones elevando la base de la boca. C, La cavidad bucal se ventila rítmicamente durante un cierto tiempo. D, Los pulmones se vacían mediante contracciones de la musculatura de la pared del cuerpo y por su propia recuperación elástica.

### Circulación

La circulación en los anfibios es un circuito cerrado de venas y arterias que sirve a una vasta red periférica de capilares, a través de la cual la sangre es impulsada por la acción de una sola bomba de presión, el corazón. Los cambios principales en el circuito con respecto a los peces suponen el paso de la respiración branquial a la pulmonar. Al eliminar las branquias se eliminó también uno de los principales obáculos del flujo de sangre en el circuito arterial, pero con la respiración pulmonar aparecieron dos nuevos desafíos evolutivos. El primero era proporcionar un circuito sanguíneo a los pulmones. Como hemos visto, esto se solucionó convirtiendo el sexto arco aórtico en unas arterias pulmonares que servían a los pulmones, y desarrollando unas venas pulmonares para devolver sangre oxigenada al corazón (p. 693). El segundo, y evidentemente más difícil problema evolutivo, fue separar la nueva circulación pulmonar de la del resto del cuerpo, de tal manera que la sangre oxigenada de los pulmones fuese selectivamente enviada al cuerpo, y la sangre venosa desoxigenada, procedente del cuerpo, pudiese ser específicamente enviada a los pulmones. En la práctica, esto supone crear una circulación doble con dos circuitos independientes, pulmonar y sistémico. Esto quedó resuelto en los tetrápodos con el desarrollo de una división del corazón en un plano mediano, formando una doble bomba, una para cada circuito. Los anfibios y los reptiles han realizado la separación de este corazón en grado variable, pero es completa en las aves y los mamíferos, que tienen un corazón totalmente dividido en dos aurículas y dos ventrículos.

El corazón de la rana (Figura 25-20) tiene dos aurículas separadas y un ventrículo indiviso. La sangre del cuerpo (circuito sistémico) entra primero en una gran cámara receptora, el seno venoso, que la introduce en la aurícula derecha. La aurícula izquierda recibe sangre recién oxigenada procedente de los pulmones y el tegumento. Las aurículas izquierda y derecha se contraen asincrónicamente, de forma que, aunque el **ventrículo** no está dividido, la sangre permanece fundamentalmente separada. Cuando el ventrículo se contrae, la sangre pulmonar oxigenada es enviada al circuito sistémico, y la sangre sistémica desoxigenada es enviada al circuito pulmonar. Esta separación se ve favorecida por la **válvula espiral**, que divide los flujos sistémico y pulmonar en el **cono arterioso** (Figura 25-20), y por la diferente presión sanguínea en los vasos sanguíneos pulmonares y sistémicos que salen del cono arterioso. El mecanismo exacto y la precisión en la separación de la sangre oxigenada y desoxigenada en el cono arterioso aún no se conocen bien.

### Alimentación y digestión

Las ranas son carnívoras, como la mayor parte de los anfibios, y se alimentan de insectos, arañas, lombrices, caracoles, ciempiés o prácticamente cualquier otra cosa que se mueva y sea suficientemente pequeña para poder ser engullida entera. Atrapan presas en movimiento con su lengua extensible, que se ancla en el borde anterior de la boca y que tiene su extremo posterior libre. El borde libre de la lengua es altamente glandular y produce una secreción viscosa que se adhiere a la presa. Como existen dientes sobre los premaxilares, maxilares y vomeros utilizados para evitar que la presa escape, no para morder ni para masticar. El tracto digestivo es relativamente corto en los anfibios adultos, una característica de la mayor parte de los carnívoros, y produce gran variedad de enzimas para degradar proteínas, hidratos de carbono y grasas.

## Clasificación de la clase Anfibios

**Orden Gimnofoneos** (*Gr. gymnos*, desnudos, + *ophioneos*, serpiente) (**Apodos**): **cecilias**. Cuerpo anguiforme; sin extremidades ni cinturas; algunos presentan en la piel escamas mesodérmicas; la cola es corta o falta; 95-285 vértebras; pantopricas; 3 familias, 35 géneros, aproximadamente 173 especies.

**Orden Urodélos** (*Gr. oura*, con cola, + *delos* evidente) (**Caudados**): **salamandras**. Cuerpo con cabeza, tronco y cola; sin escamas; normalmente dos pares de extremidades iguales (10-60 vértebras; predominantemente holárticos) 9 familias actuales, 64 géneros, aproximadamente 553 especies.

**Orden Anuros** (*Gr. an*, sin, + *oura*, cola) (**Salientia**): **ranas**, **sapos**, **cabeza y tronco fusionados**. Sin cola; sin escamas; dos pares de extremidades; boca grande; pulmones, 6-10 vértebras, incluyendo urotalia (cóccix), cosmopolitas, predominantemente tropicales, 44 familias, 362 géneros, aproximadamente 5283 especies.

Los estados larvarios de los anuros (renacuajos) suelen ser normalmente herbívoros, se alimentan de algas y otras materias vegetales; tienen un tracto digestivo relativamente largo, ya que su comida debe ser sometida a una fermentación prolongada antes de que se puedan absorber los productos útiles que contiene.

## Sistema nervioso y órganos sensoriales

Las tres regiones fundamentales del encéfalo: **encéfalo anterior** (telencefalo), relacionado con el olfato; **encéfalo medio** (mesencefalo), relacionado con la visión; y **encéfalo posterior** (rombencefalo), relacionado con la audición y el equilibrio han sufrido llamativos cambios en su evolución en los tetrápodos (p. 736). Existe unacefalización creciente con mayor énfasis en el proceso de información por parte del encéfalo y la correspondiente pérdida de independencia de los

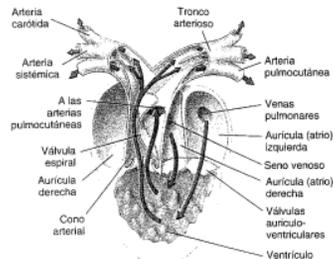


Figura 25-20

Estructura del corazón de una rana. Flechas rojas, sangre oxigenada; flechas azules, sangre desoxigenada.

ganglios espinales, que solamente son capaces de comportamientos reflejos estereotipados. De todas formas, una rana decapitada conserva una gran cantidad de comportamiento coordinado voluntario; a pesar de carecer de mecanismos de respuesta centralizados, y por tanto estar técnicamente muerta. Con sólo la médula espinal intacta puede mantener la postura normal del cuerpo y, con gran precisión, levantar su pata para quitarse un papel de filtro con ácido diluido. Incluso utilizará para este propósito la pata opuesta si la más cercana ha sido inmovilizada de alguna manera.

El encéfalo anterior (Figura 25-21) contiene el centro olfativo, que desempeña el importante cometido de detectar los olores disueltos en el aire. El sentido del olfato es, de hecho, uno de los principales sentidos en las ranas. El resto del encéfalo anterior, el cerebro, tiene poca importancia en los anfibios. En su lugar, las actividades integradoras complejas de la rana están localizadas en los lóbulos ópticos del encéfalo medio. El encéfalo posterior está dividido en un cerebro anterior y una médula posterior. El cerebro (Figura 25-21) se ocupa del equilibrio y la coordinación de los movimientos, y no está bien desarrollado en los anfibios, que permanecen cerca del suelo en todo momento y que no son particularmente hábiles en lo que a movimiento se refiere. La médula oblonga es realmente el extremo anterior dilatado de la médula espinal, a través de la cual pasan todas las neuronas sensoriales, con excepción de las de la vista y el olfato. Aquí se localizan los centros de los reflejos auditivos, la respiración, la deglución y el control vasomotor.

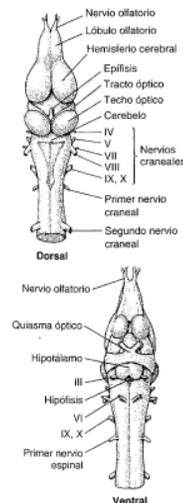


Figura 25-21

Encéfalo de la rana. Vistas dorsal y ventral.

La evolución hacia una vida semiterrestre para los anfibios ha requerido una reorganización de los receptores sensoriales en tierra. La línea lateral (sistema acústico lateral), sensible a las presiones y propia de los peces, únicamente persiste en las larvas acuáticas de los anfibios y en los adultos de algunas especies estrictamente acuáticas. Este sistema, por supuesto, no tiene mucha utilidad en tierra, ya que se basa en la detección y localización de objetos en el agua gracias a ondas de presión reflejadas. En vez de ello, la tarea de detección de sonidos aéreos recae en el oído.

El oído de una rana, comparado con el de los amniotas, es una Estructura primitiva: un oído medio, cerrado externamente por una **membrana timpánica** y que contiene un **ostáculo**, la **colúmena** (el estribo), que transmite las vibraciones al oído interno (Figura 25-22). Este contiene el **utrículo**, del que surgen los canales semicirculares, y está cubierto por un divertículo, la **lagena**. La lagena se encuentra parcialmente cubierta por una **membrana tectoria**, cuya estructura no es muy diferente a la de la cóclea, más avanzada, de los mamíferos. En la mayor parte de las ranas, esta estructura es sensible a los sonidos de baja frecuencia, nunca superiores a los 4000 Hz (ciclos por segundo); en la rana torto la respuesta principal de frecuencias se localiza entre 100 y 200 Hz, y se ajusta perfectamente a la llamada del macho.

La visión es el sentido dominante en la mayor parte de los anfibios (las cecilias, en su mayor parte ciegas, son la excepción obvia). Se requieren varias modificaciones para adaptar el ojo de un pez al funcionamiento en tierra firme. Las glándulas lacrimales y los párpados evolucionaron para mantener al ojo húmedo, limpio de polvo y protegerlo de las heridas. Como la cóclea queda expuesta al aire, se convierte en una importante superficie refractora, que dispensa al cristalino del enfoque de las imágenes sobre la retina. Al igual que ocurre en los peces, la acomodación (el enfoque de objetos cercanos o distantes) se realiza mediante movimientos del cristalino. Pero, a diferencia de los ojos de la mayor parte de los peces, el ojo de los anfibios en posición de descanso está ajustado para distinguir objetos distantes, y se mueve hacia adelante cuando debe enfocar objetos cercanos.

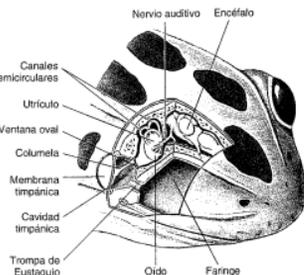


Figura 25-22

Sección de la cabeza de una rana, que muestra la estructura del oído. Las vibraciones sonoras se transmiten desde el timpano hasta el oído interno por medio de la colúmena. La trompa de Eustaquio permite el equilibrio de presión entre la cavidad timpánica y la faringe.

Mantener una imagen nítida sobre la retina para los objetos que se acercan o se alejan requiere de la acomodación. Ésta se realiza de diversas maneras según los distintos vertebrados. El ojo de los peces óseos y de las lampreas está ajustado para la visión de cerca; para enfocar objetos a distancia la lente debe moverse hacia atrás. En los anfibios, los tiburones y las culebras, el ojo relajado está enfocado hacia los objetos distantes, y la lente se mueve **hacia adelante** para enfocar los objetos cercanos. En las aves, los mamíferos y los reptiles, excepto en las culebras, la lente se acomoda cambiando su **curvatura**, en lugar de moverse hacia adelante o hacia atrás. El ojo en reposo en estas formas se ajusta para la visión a distancia, y aumenta la curvatura de la lente para enfocar los objetos cercanos; esto es, la lente se aplasta (o en algunos casos, se relaja) para adquirir una forma más redonda.

La **retina** contiene **conos** y **bastones**; estos últimos dotan a las ranas de visión en color. El iris contiene músculos circulares y radiales bien desarrollados, por lo que puede contraerse o expandirse rápidamente, abriendo de este modo la pupila para ajustarla a la iluminación cambiante. El párpado superior del ojo es fijo, pero el inferior está plegado como una **membrana nictitante** transparente, capaz de desplazarse sobre la superficie ocular (Figura 25-23). En conjunto, ranas y sapos tienen una buena visión, algo importante para animales que dependen de una huida rápida para evitar a sus numerosos depredadores, y de movimientos precisos para capturar rápidamente presas móviles.

Otros receptores sensoriales incluyen receptores táctiles y quimios en la piel, papilas gustativas en la lengua y el paladar, y un quimio olfatorio bien desarrollado que tapiza la cavidad nasal.

## Reproducción

Debido a que las ranas y los sapos son ectotérmicos, se reproducen, alimentan y crecen sólo durante las épocas más cálidas del año. Uno de los primeros impulsos después del periodo de alargamiento de la cría. En primavera, los machos croan para llamar

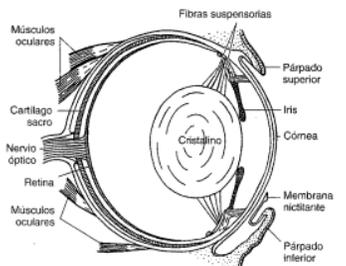


Figura 25-23

Ojo de anfibio.

a sus hembras. Cuando sus huevos han madurado, las hembras entran en el agua y son agarradas por los machos en un proceso que se denomina **amplexo** (Figura 25-24). A medida que la hembra va poniendo los huevos, el macho descarga el fluido seminal que contiene espermatozoides sobre los huevos y, de esta forma, los fecunda. Tras la fecundación, las capas gelatinosas absorben agua y se hinchan. Los huevos se ponen en grandes masas, muchas veces pegadas a la vegetación.

El desarrollo del huevo fecundado (zigoto) comienza casi inmediatamente (Figura 25-25). Por una serie de divisiones repetidas (segmentación), el huevo se convierte en una masa hueca de células (la blástula). La blástula sufre una gastrulación (p. 164) y continúa su diferenciación hasta formar un embrión con un esbozo caudal. Tras dos a veintidós días, según la temperatura, el renacuajo emerge de las paredes gelatinosas protectoras que rodeaban al huevo fecundado original.

En el momento de la eclosión, el renacuajo tiene una cabeza y un cuerpo diferenciados y una cola comprimida. La boca se localiza en la porción ventral de la cabeza y está provista de mandíbulas córneas



Figura 25-24

Un macho de ranita verde, *Hyla cinerea*, se agarra a una hembra, más grande, durante la época de apareamiento en un pantano de Carolina del Sur. El abrazo (amplexo) se mantiene hasta que la hembra pone los huevos. Como muchas ranas arborícolas, son capaces de cambios de color sutiles y muy marcados; aquí, el macho, normalmente verde, se ha oscurecido durante el amplexo.

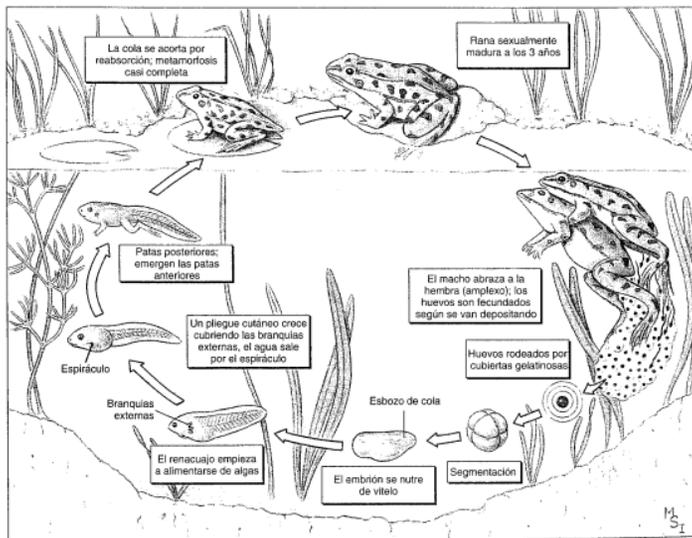


Figura 25-25  
Ciclo vital de una rana leopardo.

para morder la vegetación que le sirve de alimento. Por detrás de la boca existe un disco adhesivo ventral que les permite sujetarse sobre los objetos. Por delante de la boca tiene dos aberturas profundas, que posteriormente se convertirán en las narinas. Aparecen engrosamientos a ambos lados de la cabeza, que acabarán convirtiéndose en las branquias externas. Finalmente habrá tres pares de branquias externas, que después serán reemplazadas por tres pares internos cubiertos por una solapa cutánea (el opérculo) a cada lado. En el lado derecho el opérculo se fusiona completamente con la pared del cuerpo, pero en la zona izquierda queda una abertura, el espiráculo (*L. spinaculum*, respiradero), a través del cual el agua fluye después de haber entrado por la boca y pasado por las branquias internas. Las patas posteriores aparecen primero, mientras que las anteriores, durante un tiempo, están enmascaradas por los pliegues del opérculo. La cola es reabsorbida, el intestino se acorta y la boca sufre una transformación hasta su estructura adulta. Se desarrollan los pulmones y se reabsorben las branquias (Figura 25-25). La rana leopardo normalmente completa su metamorfosis en un periodo de tres meses; la rana toro necesita de dos a tres años para completar el proceso.

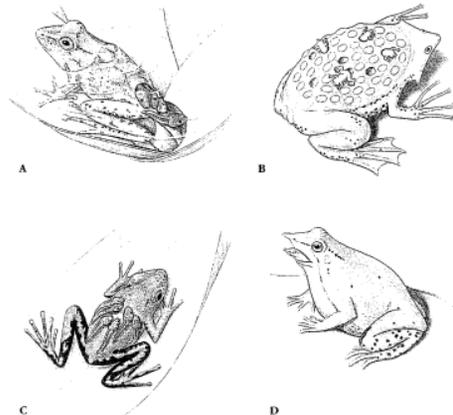
El ciclo vital que acabamos de describir es típico de la mayoría de los anuros de las regiones templadas, pero sólo es una de las posibilidades en los anuros tropicales. En la Figura 25-26 se ilustran algunas sorprendentes estrategias de los anuros tropicales. Algunas especies ponen sus huevos en masas de espuma flotantes; otras realizan la puesta sobre hojas que cuelgan sobre charcas o riachuelos a los que caerán los renacuajos al nacer; otras ponen los huevos en túneles encharcados o en el agua atrapada en cavidades

o huecos de los árboles, o en la base llena de agua de las bromeliáceas (plantas epifitas del dosel arbóreo tropical). Mientras que la mayoría de las ranas abandonan los huevos a su suerte, algunas, como los dendrobates (una familia que incluye a las ranas de flecha envenenada) atienden a su puesta. Cuando nacen los renacuajos, trepan por la espalda de su progenitor para ser transportadas durante un tiempo variable (Figura 25-26C). Las ranas marsupiales llevan sus huevos en desarrollo en un saco dorsal (Figura 25-26A). Los machos y las hembras de la rana de Surinam (Figura 25-26B) dan volteretas hacia atrás al aparearse, y los óvulos y el espermatozoides deslizan al espacio entre los dos individuos. El macho aprieta los huevos fecundados contra la espalda de la hembra, que a su vez desarrolla una capa esponjosa que se desprenderá eventualmente cuando nazcan las crías. En el género tropical *Eliudrodactylus*, con muchas especies, el apareamiento tiene lugar en tierra, y de los huevos salen directamente ranitas, de forma que se ha eliminado la etapa larvaria acuática, lo que libera a estas ranas de la obligada dependencia de charcos o ríos.

Las migraciones de las ranas y de los sapos están relacionadas con sus hábitos reproductores. Los machos normalmente vuelven a una charca o riachuelo antes que las hembras, que son posteriormente atraídas por sus llamadas. Algunas salamandras también tienen un fuerte instinto de orientación, volviendo año tras año a la misma charca para reproducirse, guiadas por estímulos olfativos. El estímulo inicial para la migración parece ser atribuible en muchos casos a un ciclo estacional de las gónadas, y a cambios hormonales que aumentan la sensibilidad de las ranas a las oscilaciones de temperatura y de humedad.

Figura 25-26

Estrategias reproductoras de los anuros. A, Hembra de una rana marsupial pigmea de sudamérica, *Plectonotus pygmaeus*, que transporta a las larvas en desarrollo en una cavidad dorsal. B, Hembra de rana de Surinam, que lleva los huevos en cámaras de incubación especiales en su espalda; las ranitas salen al exterior cuando su desarrollo se ha completado. C, Macho de rana veneno de flecha, *Phylllobates bicolor*, que acarrea renacuajos adheridos a su espalda. D, Los renacuajos de la rana de Darwin, *Rhinoderma darwini* se desarrollan hasta el estado de pequeñas ranitas en el saco vocal del macho. Cuando están listas para emerger, las crías trepan hasta la boca de su padre, que la abre para permitirles la salida.



Los anfibios son vertebrados cuadrúpedos primitivos y ectotérmicos, que poseen una piel glandular y respiración pulmonar, branquial o cutánea. Son los supervivientes de una de las dos grandes ramas de la filogenia de los tetrápodos, los representantes actuales de la otra rama son los anisios. Los anfibios modernos se dividen en tres grupos evolutivos. Las cecilias (Orden Gimnofiones) son un pequeño grupo tropical de formas alargadas y ápodas. Las salamandras (orden Urodelos) son anfibios con cola que han mantenido el arquetipo con cuatro patas de sus antecesores del Paleozoico. Las ranas y sapos (orden Anuros) son el mayor grupo de anfibios actuales y están especializados para la locomoción saltarina en tierra o en el agua.

La mayoría de los anfibios tienen un ciclo vital bifásico que comienza con una larva acuática; esta larva sufre una metamorfosis para dar lugar a un adulto terrestre que vuelve al agua para poner los huevos. Algunas ranas, salamandras y cecilias han conseguido un desarrollo directo que omite la etapa larvaria acuática, y algunas cecilias incluso presentan viviparismo. Las salamandras son únicas entre los anfibios por presentar varias especies perenni-branquiadas, que conservan la morfología larvaria durante toda su vida, eliminando por completo la fase larvaria. La condición perenni-branquiada es obligada en varias especies, pero en otras puede

incluirse la metamorfosis a un estado terrestre mediante la desecación del hábitat acuático.

Aunque los anfibios han desarrollado adaptaciones en la fase acuática de su ciclo, las correspondientes a su existencia terrestre son particularmente notables. El intercambio de gases para la respiración se produce a través de la piel en todos los anfibios, y se complementa en muchos de ellos mediante pulmones. Sorprendentemente, las salamandras más estrictamente terrestres carecen de pulmones, mientras que otras formas acuáticas utilizan los pulmones como su principal mecanismo respiratorio. La vida en la tierra también requiere reforzar y rediseñar elementos esqueléticos, especialmente las costillas, las cinturas pectoral y pelviana y las extremidades. La percepción sensorial en el medio terrestre está favorecida por transformaciones derivadas de los sistemas auditivo y visual.

A pesar de sus adaptaciones a la vida en tierra, los adultos y los huevos de todos los anfibios necesitan los ambientes frescos y húmedos de charcas, estanques o ríos. Los huevos y la piel de los adultos no tienen una protección eficaz ante condiciones de frío, calor o sequedad, lo que restringe en gran manera la diversificación adaptativa de los anfibios a los ambientes con temperaturas moderadas y agua abundante.

1. ¿Cómo han influido las diferencias entre los hábitat acuático y terrestre en la evolución inicial de los tetrápodos?
2. Describa los diferentes mecanismos respiratorios de los anfibios. ¿Qué paradoja plantean las anfibias y los pleurotónicos en relación con los pulmones y la vida terrestre?
3. La evolución de la extremidad de los tetrápodos fue uno de los mayores avances en la historia de los vertebrados. Describa la supuesta secuencia de su evolución.
4. Compare los ciclos vitales de ranas y salamandras. ¿Cuál de ellos presenta mayor variedad de cambios evolutivos a partir del ciclo básico ancestral?
5. Explique el significado literal del nombre Gimnofiones. ¿Qué animales se incluyen en este orden de anfibios, a qué se parecen y dónde viven?
6. ¿Cuál es el significado literal de los nombres de los órdenes Urodelos y Anuros? ¿Qué rasgos distinguen a los miembros de estos dos órdenes entre sí?

7. Describa la conducta reproductora de una típica salamandra de bosque.
8. ¿Cuál es la importancia de la pedomorfosis en la diversificación evolutiva de las salamandras?
9. Describa el tegumento de una rana. ¿Qué produce el color de la piel en las ranas?
10. Describa la respiración y la circulación en los anfibios.
11. Explique cómo el encefalo anterior, medio y posterior, así como las estructuras sensoriales que conciben a cada división del encefalo se han desarrollado para responder a los requerimientos sensoriales necesarios para la vida de los anfibios en tierra.
12. Describa brevemente la conducta reproductora de las ranas. ¿En qué hechos importantes difieren la reproducción de la rana y la salamandra?

Clark, J. A. 2002. Gaining ground: the origin and evolution of tetrapods. Bloomington, Indiana. Indiana University Press. *Una actualizada exposición de los pruebas paleontológicas sobre el origen de los tetrápodos.*

Conant, R., and J. T. Collins. 1991. A field guide to reptiles and amphibians: eastern and central North America. The Peterson field guide series. Boston, Houghton Mifflin Company. *Versión actualizada de una popular guía de campo, ilustraciones en color y mapas de distribución de todas las especies.*

Dreeschler, E. B., N. H. Shubin, and F. A. Jenkins, Jr. 2006. A Devonian tetrapod-like fish and the evolution of the tetrapod body plan. *Nature* 440:757-763. *Descripción de Tiktaalik, un fish intermedio entre los peces de aguas litorales y los tetrápodos.*

Duellman, W. E., and L. R. Trueb. 1994. *Biology of amphibians*. Baltimore, Johns Hopkins University Press. *Importancia y completa fuente de información sobre los anfibios, muy bien documentada e ilustrada.*

Front, D. R., T. Grant, J. Fawcitt, R. H. Brain, A. Haas, C. P. B. Haddad, R. O. de Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, J. A. Campbell, B. L. Blois, P. Moler, R. C. Drewes, R. A. Nussbaum, J. D. Lynch, D. M. Green, and W. C. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 297:1-570. *Una filogenia de los anfibios actuales derivada de una exhaustiva recopilación de caracteres morfológicos y moleculares.*

Halliday, T. R., and K. Adler (eds.). 2002. *Firefly encyclopedia of reptiles and amphibians*. Toronto, Canada, Firefly Books. *Excelente trabajo de referencia con ilustraciones de muy buena calidad.*

Hearwell, H. (ed.). 1994-1995. *Amphibian biology*. Chipping Norton, NSW, Australia. Surrey Beatty and Sons. *Un trabajo en dos volúmenes que cubre exhaustivamente el argumento de los anfibios y sus sistemas sociales.*

Jamieson, B. G. M. (ed.). 2003. *Reproductive biology and phylogeny of Anura*. Enfield, New Hampshire, Science Publishers, Inc. *Proporciona un detallado tratamiento de la biología reproductora y la diversificación evolutiva temprana de ranas y sapos.*

Lanzetta, M. (ed.). 2003. *Amphibian declines: the conservation status of United States species*. Berkeley, California, University of California Press. *A survey of conservation status of American amphibians.*

Lewis, S. 1989. *Cane toads: an unnatural history*. New York, Dolphin/Doubleday. *Basado en un entretenido y divertido documental del mismo título, que describe la introducción de los cañiwashtes en Queensland, Australia, con las inesperadas consecuencias de su explosión demográfica. -Si el National Geographic contratara a Monty Python, el resultado sería Cane Toads.-*

Perana, J. W. 1998. *Salamanders of the United States and Canada*. Washington, DC, Smithsonian Institution Press. *Un tratamiento completo de la biología y la ecología de las salamandras de Estados Unidos y Canadá.*

Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitsky, and K. D. Wells. 2004. *Herpetology*, ed. 3. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice Hall. *Un manual general y actualizado de herpetología.*

Savage, J. M. 2002. *The amphibians and reptiles of Costa Rica*. Chicago, University of Chicago Press. *Costa Rica only: una gran diversidad de especies de anuros, cecilias y salamandras. Los cursos ofrecidos por la Organization for Tropical Studies proporcionan a los estudiantes una oportunidad para conocer esta fauna.*

Sever, D. M. (ed.). 2003. *Reproductive biology and phylogeny of Urodela (Amphibia)*. Enfield, New Hampshire, Science Publishers, Inc. *Una revisión completa de la biología reproductora y las relaciones evolutivas entre las salamandras.*

Sebbins, R. C., and N. W. Cohen. 1995. *A natural history of amphibians*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press. *Cubre la biología de los anfibios en todo el mundo, con énfasis en las adaptaciones fisiológicas, la ecología, la reproducción, la conducta y un capítulo de conclusiones sobre el declive de los anfibios.*

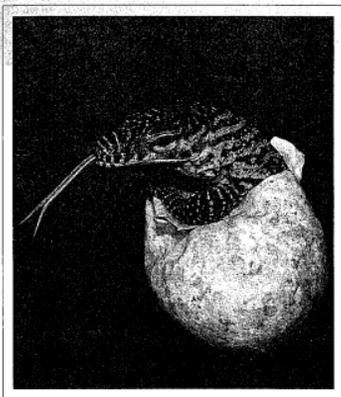
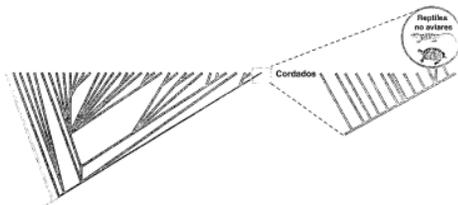
Zug, G. R., L. J. Vitt, and J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology: an introduction to the biology of amphibians and reptiles*. San Diego, Academic Press. *Un manual general y actualizado de herpetología.*

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanp124e](http://www.mhhe.com/hickmanp124e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

## 26

## Los reptiles no aviares y el origen de los amniotas

- FILO CORDADOS
- CLASE REPTILES

Varano o dragón de Komodo (*Varanus komodoensis*) saliendo del huevo.

## «Con la charca puesta»

Los anfíbios, con sus patas bien desarrolladas, sus sistemas sensorial y respiratorio rediseñados y las modificaciones del esqueleto postcranial para soportar el cuerpo en el aire, habían realizado una notable conquista de la tierra. Pero sus huevos sin cáscara y sus larvas con branquias obligaban a un desarrollo forzosamente acuático. El antecesor del clado que comprende a los reptiles, las aves y los mamíferos produjo un huevo que podía ser puesto en tierra. Este huevo con cáscara, quizás más que cualquier otra adaptación, independizó a los primeros reptiles del ambiente acuático al liberar el proceso del desarrollo de sus etapas en el agua o en ambientes extremadamente húmedos. En realidad, estas etapas «en la charca» no se eliminaron, sino que quedaron relegadas al interior de una serie de membranas extraembrionarias que proporcionaban un soporte perfecto para el desarrollo. Una membrana, el amnios, encierra una cavidad llena de

líquido (la «charca») en la que flota el embrión. Otro saco membranoso, el alantoides, sirve tanto de superficie respiratoria como de almacén de residuos nitrogenados. Rodando a ambas hay una tercera membrana, el corion, a través de la cual pueden circular libremente el oxígeno y el dióxido de carbono. Por último, y alrededor de todo el conjunto, hay una cáscara protectora, coriaca y porosa.

Cortado el último lazo con la reproducción acuática, la conquista del medio terrestre por los vertebrados estaba asegurada. Los tetrapodos del Paleozoico, que desarrollaron este patrón reproductor, fueron los antecesores de un conjunto monofilético denominado Amniotas, bautizados así por el nombre de la más interna de las tres membranas extraembrionarias, el amnios. Antes del final de la era paleozoica, los amniotas se habían diversificado en múltiples líneas que dieron lugar a todos los grupos de reptiles, a las aves y a los mamíferos.

Los miembros de la clase parafilética Reptiles (L. repto, arrastrarse) comprenden unas 8000 especies (aproximadamente 340 en los Estados Unidos y Canadá), que ocupan una gran variedad de hábitat terrestres y acuáticos, y que en muchos casos son abundantes y diversas. Sin embargo, los reptiles son recordados más por lo que fueron en otro tiempo que por lo que son en la actualidad. La era de los reptiles, que duró 165 millones de años, vio la aparición de una gran cantidad de linajes reptilianos, formando un amplio conjunto de formas terrestres y acuáticas. Entre ellos se encontraban los dinosaurios, tanto herbívoros como carnívoros, muchos de tamaño gigantesco y de aspecto impresionante, que dominaron totalmente la vida terrestre. Después, durante la extinción masiva al final del Mesozoico, muchos linajes de reptiles se extinguieron. Entre los pocos grupos que sobrevivieron a la extinción del Mesozoico se encuentran los reptiles actuales. Uno de ellos, el tuatara (*Sphenodon*) de Nueva Zelanda, es el único superviviente de un grupo cuyos componentes desaparecieron hace 100 millones de años. Sin embargo, otros, como los lagartos y las serpientes, se han desarrollado desde la extinción mesozoica y han dado lugar a grupos diversos y abundantes. La morfología, la fisiología y el comportamiento de muchos reptiles, especialmente de los lagartos, son probablemente más semejantes a los primeros amniotas que los de cualquier otro grupo de vertebrados actuales. En la siguiente sección trataremos del origen de los amniotas, su radiación en diversos grupos y las adaptaciones para la vida en tierra firme.

## ORIGEN Y EVOLUCIÓN TEMPRANA DE LOS REPTILES

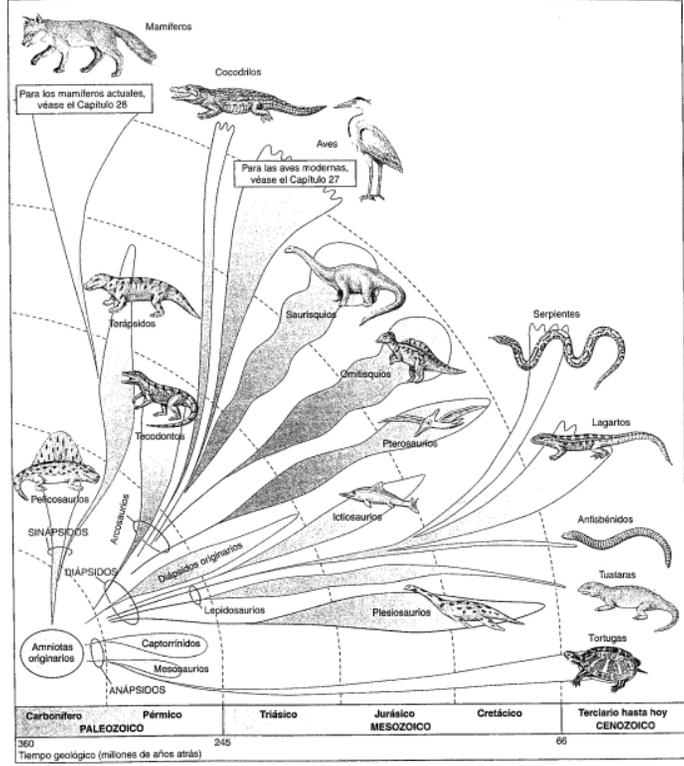
Como se ha mencionado en el prólogo de este capítulo, los amniotas son un grupo monofilético que evolucionó a finales del Paleozoico. La mayoría de los paleontólogos están de acuerdo en que los amniotas están estrechamente relacionados con los antracosaurios, un grupo de **anamniotas** (vertebrados sin amnios) de principios del período Carbonífero. Los antracosaurios estaban mejor adaptados para la vida terrestre que la mayoría de los otros anamniotas, y a veces se los tomó por reptiles primitivos. Su dieta consistía probablemente en insectos, que ya se habían diversificado en el Carbonífero. *Diadectes* es probablemente el taxón hermano de los amniotas, y lo que es muy interesante, pudiera ser el único tetrapodo anamniota completamente herbívoro, pasado o presente. Los primeros amniotas eran pequeños y semejantes a los lagartos, pero pronto se diversificaron a principios del Pérmico en formas variadas en cuanto a su morfología, su alimentación y la utilización del hábitat (Figura 26-1).

La diversificación temprana de los amniotas dio lugar a tres patrones de aberturas o ventanas en la región temporal del cráneo. El cráneo **anápido** (Gr. *an*, sin, + *apsis*, arco), sin abertura temporal detrás de las **órbitas** (las aberturas del cráneo para los ojos), es decir, que tras los ojos el cráneo estaba completamente «techado» con hueso dérmico (Figura 26-2). Esta morfología craneana era propia de los primeros amniotes y solamente está presente en la actualidad en las tortugas, aunque parece que en éstas la condición anápida es secundaria, derivada de antecesores con una ventana temporal. Otros dos clados de amniotas, los **Diápsidos** y los **Sinápsidos**, representan derivaciones evolutivas independientes a partir de la condición ancestral anápida.

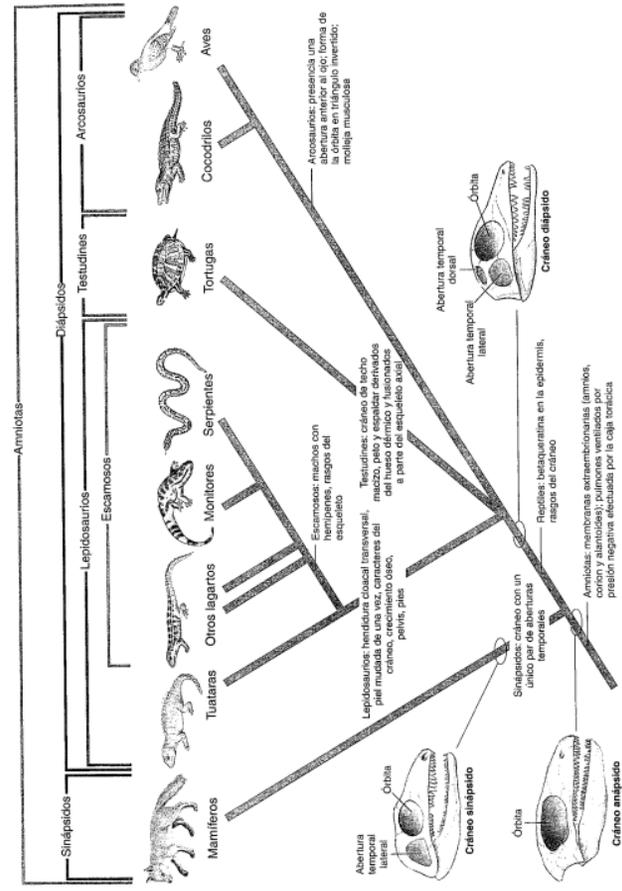
El cráneo **diápsido** (Gr. *di*, doble, + *apsis*, arco) estaba caracterizado por la presencia de dos aberturas temporales: un par situado en las mejillas y un segundo par localizado sobre este último, en el techo del cráneo, y separado de él por un arco óseo (Figura 26-2). Los cráneos diápsidos están presentes en las aves y en todos los amniotas tradicionalmente considerados «reptiles», excepto en las tortugas (Figura 26-1). En muchos diápsidos actuales (lagartos, serpientes y aves), uno o ambos arcos y ventanas se han perdido, quizás para facilitar la cinésis craneal (Figura 26-12). Los primeros diápsidos dieron lugar a cinco clados morfológicamente distintos. Los **lepidosaurios**, que comprenden a la mayoría de los reptiles actuales, incluyen a lagartos, serpientes y tuataras. Los **arcosaurios**, que incluyen a los dinosaurios y pterosaurios y a los actuales cocodrilos y aves. Un tercer grupo más pequeño, los **sauropteri-gios**, comprendía varios grupos acuáticos extintos, los más llamativos de los cuales eran los grandes plesiosaurios, de cuellos larguissimos (Figura 26-1). Los **ictiosaurios**, representados por formas extintas que recuerdan a los delfines (Figura 26-1), constituyen el cuarto subgrupo. La situación del último clado, las **tortugas**, en el clado Diápsidos es controvertida, aunque aquí trataremos a las tortugas como miembros muy modificados del clado Diápsidos. La morfología de las tortugas es una mezcla de caracteres ancestrales y derivados que han cambiado muy poco desde que aparecieron por primera vez en el registro fósil, hace unos 200 millones de años, durante el Triásico. Los cráneos de las tortugas carecen de ventana temporal y a menudo se consideran como los únicos descendientes actuales de los parareptiles, un grupo anápido temprano. Sin embargo, otras pruebas morfológicas y genéticas, publicadas en los últimos 15 años, sitúan a las tortugas en el clado Diápsidos, sugiriendo que los dos pares de ventanas temporales desaparecieron tempranamente durante la evolución del grupo. Las relaciones de las tortugas con otros diápsidos no está clara; la morfología del esqueleto apendicular sugiere afinidades con los lepidosaurios, pero las pruebas genéticas apuntan a una relación con los arcosaurios.

La tercera forma de fenestración craneal es la de los **sinápsidos** (Gr. *syn*, juntos, + *apsis*, arco), que presentan un único par de aberturas temporales situadas en las mejillas y bordeadas por un arco óseo (Figura 26-2). Esta disposición aparece en un clado que incluye a los mamíferos y a las formas extintas emparentadas con ellos, los **terápsidos** y los **pelecosaurios** (Figura 26-1). Los sinápsidos fueron el primer grupo de amniotas en diversificarse, dominando a finales del Paleozoico.

¿Qué significado funcional tuvieron las aberturas temporales en los primeros amniotas? En las formas actuales estas ventanas están ocupadas por grandes músculos que elevan la mandíbula inferior. Las variaciones en la musculatura mandibular pueden reflejar un cambio desde la alimentación suctora de los vertebrados acuáticos a un tipo de alimentación terrestre, que requiere mayores músculos para generar más presión estética y poder así realizar acciones como cortar materia vegetal con los dientes anteriores o triturar el alimento con los posteriores. Los amniotas despliegan una variedad de hábitos alimentarios mucho mayor que los anamniotas, y los herbívoros son comunes en muchos linajes de amniotas. Aunque el significado funcional de la evolución de las ventanas temporales en los amniotas no se ha comprendido por completo, está claro que la expansión de la musculatura mandibular de los amniotas es un factor importante. Incluso en los cráneos de las tortugas, que carecen de ventanas, existen relieves o muescas en el área temporal para proporcionar espacio a los grandes músculos de las mandíbulas.



**Figura 26-1**  
 Evolución de los amniotas. El origen evolutivo de los amniotas se produjo por el desarrollo de un huevo amniótico que hizo posible la vida en la tierra, aunque este huevo pudo haber aparecido antes de que los primeros amniotas se aventuraran en tierra firme. El conjunto de los amniotas, que incluye a reptiles no aviares, aves y mamíferos, evolucionó a partir de una línea de formas pequeñas, parecidas a lagartos, que retenía los caracteres del cráneo de los primeros tetrapodos. El primero en separarse del grupo primitivo fue un linaje caracterizado por un tipo de cráneo denominado sinápsido. Los restantes amniotas, incluidas las aves y todos los reptiles actuales excepto las tortugas, tienen un cráneo diapléido. El cráneo de las tortugas mantiene el primitivo patrón anápsido. La gran radiación de los reptiles en el Mesozoico pudo haberse producido parcialmente por la creciente variedad de hábitat ecológicos que pudieron ocupar.



**Figura 26-2**  
 Cladograma de los amniotas actuales, que muestra los grupos monofiléticos. Se dan algunos de los caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) de cada uno de los linajes. Los caracteres representan la condición ancestral en los tres grupos. Los caracteres de los diapléidos se dan como caracteres derivados compartidos por la pérdida o fusión de huesos, lo que eliminó la línea de los amniotas que los poseen. Los caracteres de los sinápsidos se dan como caracteres derivados compartidos por la pérdida o fusión de huesos, lo que eliminó a los amniotas que poseen un petecosauro. Las relaciones de las tortugas con otros reptiles son controvertidas; algunos autores las consideran arcozauros; otros, lepidosauros o descendientes directos de los sinápsidos.

## Caracteres derivados de los amniotas

1. **Huevo amniótico.** Todos los amniotas tienen huevos con cuatro membranas extrínsecas: el **amnios**, el **alantoide**, el **corion** y el **saco vitelino** (Figura 26-3). El amnios encierra al embrión en un líquido, que lo protege de los golpes y le proporciona un medio acuoso para su crecimiento. Los residuos del metabolismo se almacenan en un saco formado por el alantoide. El corion rodea todo el contenido del huevo, y al igual que el alantoide, está muy vascularizado. De esta forma, el corion y el alantoide forman un órgano respiratorio eficaz a la hora de eliminar el dióxido de carbono y tomar oxígeno. La mayoría de los huevos amnióticos están protegidos por una cáscara mineralizada pero a menudo flexible, aunque muchos lagartos y serpientes y la gran mayoría de los mamíferos carecen de huevos con cáscara. La cáscara constituye una importante protección mecánica, especialmente para las aves, y una barrera semipermeable, que permite el paso de gases pero limita la pérdida de agua. Al igual que los huevos de los anamniotas, los huevos amnióticos poseen un saco vitelino para el almacenamiento de nutrientes (pp. 175-177), aunque tiende a ser mayor en los amniotas. En los marsupiales y los mamíferos placentarios, el saco vitelino no almacena vitelo, sino que forma una placenta temporal o persistente para transferir nutrientes, gases y residuos entre el embrión y la madre.

¿Cómo evolucionó el huevo amniótico? Es tentador pensar en el huevo amniótico como el huevo terrestre. Sin embargo, muchos anfibios ponen huevos en tierra, y muchos huevos amnióticos, como los de las tortugas, deben enterrarse en suelos húmedos o depositarse en zonas con alta humedad. No obstante, los huevos amnióticos pueden dejarse en lugares demasiado secos para cualquier anfibio; claramente, la evolución de los huevos amnióticos fue un factor fundamental para el éxito en tierra de los tetrapodos. Quizás una ventaja selectiva aún más importante del huevo amniótico sea que permitió el desarrollo de un embrión más grande y de crecimiento más rápido. Los huevos amnióticos están protegidos fundamentalmente por una gruesa capa gelatinosa. Esta capa no es adecuada para los huevos grandes y limita el paso de oxígeno al interior del huevo. Una hipótesis sugiere que el primer paso en la evolución del huevo

amniótico fue la sustitución de la capa gelatinosa por una cáscara, que permitió una mejor protección y transferencia de oxígeno. Además, el calcio depositado en la cáscara puede ser disuelto y absorbido por el embrión en crecimiento, proporcionándole así la materia prima necesaria para la construcción de su esqueleto. Esta hipótesis se ve apoyada por estudios fisiológicos, que demuestran que los embriones de especies con huevos amnióticos pequeños tienen una tasa metabólica unas tres veces mayor que la de los huevos anamnióticos del mismo tamaño.

Todos los amniotas carecen de larvas con branquias y presentan fecundación interna. Estas características, junto con los huevos amnióticos, eliminaron la necesidad de entornos acuáticos para la reproducción. Los huevos amnióticos con cáscara requieren fecundación interna porque los espermatozoides no pueden atravesar la cáscara. La fecundación interna en los amniotas se lleva a cabo mediante un órgano copulador, excepto en los tuataras y en la mayoría de las aves, que transfieren el esperma por aposición de las cloacas. El órgano copulador más común en los amniotas, un pedo derivado de la pared cloacal, parece ser una innovación de este grupo.

2. **Ventilación de los pulmones mediante costillas.** Los anfibios, como los peces que respiran aire, llenan sus pulmones *forzando* o *empujando* el aire desde las cavidades oral y faríngea (Figura 31-22). Por el contrario, los amniotas *dirigen* el aire hacia los pulmones (**aspiración**) expandiendo la cavidad torácica mediante los músculos costales o llevando el hígado hacia atrás con otros músculos. Este cambio de la ventilación positiva a la negativa probablemente influyó en la evolución de las extremidades de los amniotas. Los primeros tetrapodos utilizaron sus costillas para realizar oscilaciones laterales en una forma de locomoción sinuosa parecida a la de los peces alargados. El mayor tamaño y la reorganización mecánica de las extremidades posibilitó una locomoción más eficaz en los amniotas, particularmente en la de mayor tamaño, además de permitir a las costillas tomar un papel protagonista en la ventilación pulmonar. Sin embargo, podemos ver que las extremidades no son imprescindibles para la locomoción en tierra, ya que algunos anfibios, como las serpientes y las anfisbenas, tienen un gran éxito y carecen por completo de miembros.

3. **Piel más gruesa e impermeable.** Aunque la estructura cutánea varía mucho en los tetrapodos amniotas y anamniotas actuales, la piel de los amniotas tiende a estar más queratinizada y ser menos permeable al agua. La piel de los amniotas produce una amplia variedad de estructuras compuestas de queratina, como las escamas, el pelo, las plumas y las uñas, y la propia epidermis está más fuertemente queratinizada. La queratina proporciona protección contra traumas físicos, y los lípidos de la piel limitan la pérdida de agua a su través.

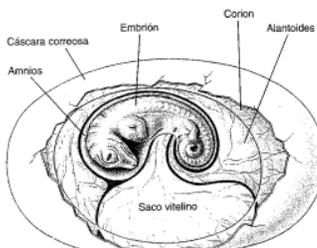


Figura 26-3

Huevo amniótico. El embrión se desarrolla dentro del amnios y está rodeado por el líquido amniótico. El alimento procede del vitelo del saco vitelino y los desechos metabólicos se depositan en el alantoide. Conforme avanza el desarrollo, el alantoide se fusiona con el corion, una membrana adosada a la cara interna de la cáscara del huevo; ambas membranas están irrigadas por vasos sanguíneos que realizan el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono a través de la cáscara porosa. Como este huevo es un sistema cerrado y autofuente, a menudo se califica de huevo «kleidour» (Gr. *kleidour*, encerrado).

Los reptiles tienen una forma exclusiva de queratina, llamada beta queratina. Este tipo de queratina, especialmente dura, aparece en las escamas y escudos de los reptiles, en las alas de las aves y en otras estructuras epidérmicas de los reptiles (Figura 26-4). La queratina y los lípidos limitan la capacidad de la piel para el intercambio de gases respiratorios, de forma que, a diferencia de los anfibios, pocos amniotas utilizan el tegumento como órgano respiratorio primario. El intercambio gaseoso en los amniotas tiene lugar fundamentalmente en los pulmones, que presentan una superficie considerablemente mayor que en los anamniotas.

## Cambios en la clasificación tradicional de los reptiles

Con el uso, cada vez mayor, de la metodología cladista en zoología y su insistencia en la disposición jerárquica de los grupos monofiléticos (p. 209) se han hecho importantes cambios en la clasificación tradicional de los amniotas. La clase Reptiles, tal como se ha definido tradicionalmente, incluye a serpientes, lagartos, tuataras, cocodrilos y tortugas, además de a varios grupos extintos, como dinosaurios, pterosaurios, pterosaurios y los «reptiles mamíferoides», pero excluye a las aves. Sin embargo, los reptiles y las aves comparten varios caracteres derivados, como ciertos rasgos del cráneo y una piel con un tipo especial de queratina llamada beta queratina, que sirven para agruparlos en un conjunto monofilético (Figura 26-2). Las aves evolucionaron a partir de un grupo de dinosaurios llamados dromeosauros (p. 587). En consecuencia, los reptiles, en su concepto tradicional, son un grupo **parafilético** porque no incluyen a todos los descendientes de su antecesor común más reciente.

Los cocodrilos y las aves son grupos hermanos; es decir, descienden de un antecesor común más reciente que cualquier otro que compartan con otro linaje de reptiles actuales. En otras palabras, los cocodrilos y las aves pertenecen a un grupo monofilético independiente de los otros reptiles, y de acuerdo con las reglas del cladismo, deben ser asignados a un clado que los separe del resto de los reptiles. Este clado está de hecho reconocido, son los Arcosauros (Figuras 26-1 y 26-2), un grupo que también incluye a los extintos dinosaurios y pterosaurios. Los arcosauros, más su grupo hermano los lepidosauros (tuataras, lagartos y serpientes), y las tortugas, cons-

tituyen un grupo monofilético que los cladistas denominan Reptiles. Obsérvese que los plesiosauros y los terópodos, antecesores de los mamíferos, se conocían anteriormente como «reptiles mamíferoides». Sin embargo, ya no pertenecen al clado Reptiles y por tanto ya no podemos llamarlos «reptiles» (p. 614 y Figura 26-2). Aquí utilizamos los términos Reptilia y «reptiles» desde el punto de vista cladista para incluir a los grupos de amniotas actuales tradicionalmente conocidos como reptiles junto con las aves y todos los grupos extintos que están más estrechamente relacionados con aquellos que con los mamíferos. El término «reptiles no aviares» se utiliza aquí para referirnos a un grupo parafilético que incluye a las actuales tortugas, los lagartos, las serpientes, las tuataras y los cocodrilos, además de a un conjunto de formas extintas como plesiosauros, icliosauros, pterosaurios y dinosaurios. Los reptiles no aviares son objeto del resto de este capítulo; las aves, con el resto del clado Reptiles, se tratan en el Capítulo 27.

## CARACTERÍSTICAS DE LOS REPTILES QUE LOS DISTINGUEN DE LOS ANFIBIOS

Los anfibios y los reptiles no aviares son tetrapodos ectotermos, que dependen del entorno para la regulación de su temperatura corporal. Sin embargo, difieren en varias características, la mayoría relacionadas con el éxito de los reptiles no aviares en los secos ambientes terrestres.

1. **Los pulmones de los reptiles no aviares están mejor desarrollados que los de los anfibios.** Los reptiles no aviares, como otros amniotas, dependen casi exclusivamente de los pulmones para el intercambio gaseoso. Estos pulmones presentan mayor superficie que los de los anfibios, y a diferencia de éstos, que fuerzan la entrada de aire en los pulmones, en los reptiles no aviares el aire es absorbido dentro de los pulmones. Los reptiles no aviares ensanchan la cavidad torácica por expansión de las costillas (lagartos y serpientes) o mediante movimientos de los órganos internos (tortugas y cocodrilos). La respiración pulmonar está suplementada por una respiración parcial a través de la cloaca o la faringe en varias tortugas acuáticas, y por la respiración cutánea en las serpientes marinas y en algunas tortugas.
2. **Los reptiles no aviares tienen una piel dura, seca y escamosa que les ofrece protección contra la desecación y posibles daños físicos.** Los anfibios deben mantener una piel delgada y húmeda para permitir un intercambio gaseoso efectivo. Sin embargo, esta piel hace a los anfibios vulnerables a la desecación. El cambio de la piel por los pulmones como principal órgano respiratorio permitió que los amniotas tuvieran un tegumento más resistente a la desecación. La piel de los reptiles no aviares consta de una epidermis de grosor variable y una dermis colágena y mucho más gruesa (Figura 26-4). La dermis está provista de cromatóforos, las células portadoras de pigmentos que proporcionan a muchos lagartos y serpientes sus llamativos colores, pero es también la capa que, degradativamente para sus portadores, se convierte en la piel de serpiente o de caimán una estroada en manzanquetera para la confección de zapatos y bolsos. La resistencia a la desecación la proporcionan los lípidos hidrófobos de la epidermis. La epidermis también contiene una variedad dura de queratina, denominada beta queratina, exclusiva del clado Reptiles. Las escamas características de los reptiles están formadas principalmente por beta queratina, y proporcionan protección contra la abrasión en los entornos terrestres. Derivan fundamentalmente de la epidermis y, por tanto, no son homólogos

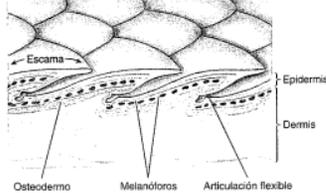


Figura 26-4

Sección de la piel de un reptil, con las escamas epidérmicas queratinizadas solapadas y los osteodermos óseos en la dermis.

de las escamas de los peces, que son estructuras óseas y dérmicas (Figura 29-2, p. 647). En algunos reptiles, tales como los caimanes, las escamas permanecen a lo largo de toda la vida, creciendo gradualmente para suplir el desgaste. En otros, tales como las serpientes y los lagartos, crecen nuevas escamas bajo las antiguas, que entonces se mudan a intervalos. Las tortugas añaden nuevas capas de queratina bajo las viejas capas de los escudos aplamados, que también son escamas modificadas. Los cocodrilos y muchos lagartos poseen placas óseas llamadas **ostodermos** (Figura 26-4) situadas en la dermis, bajo las escamas queratinizadas.

- El huevo amniótico de los reptiles permite el desarrollo de crías grandes en ambientes relativamente secos. Como se ha descrito en la p. 567, el huevo amniótico permite a los reptiles reproducirse fuera del agua, aunque sus huevos muchas veces necesitan de un alto grado de humedad para impedir la deshidratación. Todos los huevos de los reptiles no aviares están impregnados con calcio, pero sólo las tortugas tienen huevos con cáscaras rígidas. Los huevos del resto de los reptiles no aviares tienen una consistencia pergaminosa. En muchas especies de reptiles, el desarrollo del huevo tiene lugar en el tracto reproductor de la hembra, lo que añade una protección aún mayor contra los depredadores y la deshidratación, además de la capacidad, por parte de la madre, de controlar las necesidades fisiológicas del embrión, fundamentalmente las nutricionales.
- Las mandíbulas de los reptiles están eficazmente diseñadas para aplicar una fuerza de trituración sobre sus presas. Las mandíbulas de los peces están diseñadas para la alimentación succiona o para cerrar rápidamente la boca, pero una vez que la presa es capturada, sólo pueden aplicar una ligera fuerza estática. Los músculos de las mandíbulas de los reptiles no aviares, más grandes, ofrecen mayores ventajas

mecánicas. Además, la lengua es musculosa y móvil y se utiliza para mover el alimento en la boca, ayudando así a masticar y tragar.

- Los reptiles tienen un sistema circulatorio más eficaz y una presión sanguínea más alta que los anfibios. En todos los reptiles no aviares, la aurícula derecha, que recibe sangre no oxigenada del cuerpo, está separada de la aurícula izquierda, que recibe sangre oxigenada de los pulmones. En los cocodrilos existen dos ventrículos también completamente separados (Figura 26-5). En los restantes reptiles, los ventrículos sólo están separados de forma incompleta. Incluso en los reptiles con separación incompleta de los ventrículos, los patrones de flujo dentro del corazón evitan la mezcla de sangre pulmonar (oxigenada) y sistémica (no oxigenada); todos los reptiles, por tanto, tienen dos circulaciones funcionalmente independientes. Esta separación incompleta entre las mitades izquierda y derecha del corazón proporciona un beneficio añadido al permitir que la sangre no pase por los pulmones cuando la respiración pulmonar no tiene lugar, como durante el buceo o los períodos de letargo.
- Los reptiles han desarrollado eficaces estrategias para evitar la pérdida de agua. La mayoría de los anfibios excretan sus residuos metabólicos primariamente en forma de amoníaco. El amoníaco es tóxico en concentraciones relativamente bajas, y debe ser eliminado en forma diluida. Pero el agua necesaria para la eliminación del amoníaco no resulta ser adaptativa para los vertebrados que viven en tierra. Los reptiles no aviares eliminan sus residuos nitrogenados en forma de ácido úrico. El ácido úrico es relativamente inactivo, por lo que puede concentrarse sin efectos perjudiciales. Todos los amniotas, incluidos los reptiles, tienen un riñón metanefrítico.

### Características de la clase Reptiles

- Cuerpo cubierto con un exoesqueleto de escamas queratinizadas epidérmicas, a veces con el añadido de algunas placas óseas dérmicas; tegumento con pocas glándulas.
- Extremidades pares, normalmente con cinco dedos, adaptadas para trepar, correr o nadar; son vestigiales o faltan en las serpientes y en algunos lagartos.
- Esqueleto bien osificado; costillas con esternón (no existe en las serpientes) formando una caja o jaula torácica completa; cefálico con un occipital occipital.
- Respiración por pulmones con una mayor superficie respiratoria, que se llenan por absorción; sin branquias; cloaca, fíringe o tegumento utilizados por algunos para respirar.
- Sistema circulatorio dividido funcionalmente en circuitos pulmonar y sistémico; típicamente, el corazón consiste en un seno venoso, un atrio completamente dividido en dos cámaras y un ventrículo parcialmente dividido en tres cámaras; los cocodrilos tienen un seno venoso, dos atrios y dos ventrículos.
- Ectotérmicos; muchos con termoregulación de tipo ecológico.
- Riñón metanefrítico (par); ácido úrico como principal residuo nitrogenado.
- Sistema nervioso con los lóbulos ópticos en la región dorsal del encéfalo; 12 pares de nervios craneales además del nervio terminal; cerebro ensanchado.
- Sexos separados; fecundación interna; el órgano copulador es un pene, un hemipene, o raramente, falo.
- Huevos cubiertos con una cáscara calcárea o coriácea; membranas extraembrionarias (amnios, corion y alantoides) durante la vida embrionaria; sin estados larvarios acuáticos.

aviares tienen una visión particularmente buena, y muchas especies exhiben brillantes colores. En la mayoría de los reptiles el olfato no está tan bien desarrollado, pero las serpientes y muchos lagartos lo utilizan para detectar a sus presas y a sus parejas. El órgano de Jacobson, una cámara olfatoria especial situada en el techo de la cavidad bucal, contribuye a la olfacción y está particularmente bien desarrollado en serpientes y lagartos.

## CARACTERÍSTICAS Y MODOS DE VIDA DE LOS ÓRDENES DE REPTILES

### Orden Testudines (Quelonios): tortugas

Las tortugas no aparecen en el registro fósil hasta el Triásico superior, hace unos 200 millones de años. Desde entonces, las tortugas han llegado hasta nuestros días con muy pocos cambios en su morfología primitiva. Están cubiertas por una coraza que consta de un caparazón dorsal, llamado espaldar, y un plastrón ventral (Fr. placa del pecho). La coraza está compuesta por dos capas: una externa, córnea, de queratina; y otra interna, de hueso. A medida que la tortuga crece y envejecer nuevas capas de queratina se van sucediendo bajo la vieja. La capa ósea resulta de la fusión de costillas, vértebras y diversos elementos dérmicos osificados (Figura 26-6). A diferencia de los demás vertebrados, las extremidades y las cinturas de las tortugas están situadas dentro de la caja torácica! La mandíbula de las tortugas carece de dientes y está provista de placas córneas robustas para aprehender el alimento (Figura 26-7).

Torpes como parecen ser dentro de sus corazas protectoras, son de todas formas un grupo variado y muy próspero, que parece haberse acomodado bien a la presencia humana.

Los términos «tortuga» y «galápago» designan de forma variada a distintos miembros de los quelonios, aunque el uso más general en español aplica el término «tortuga» para las formas terrestres y marinas, y reserva el término «galápago» para los quelonios de agua dulce. Más confuso es el caso del inglés, con tres términos («turtle», «tortoise» y «terrapin») para designar a estos animales, que además se aplican de forma opuesta en Norteamérica y las Islas Británicas.

Una consecuencia de vivir dentro de una cubierta rígida, con las costillas fusionadas, es que las tortugas no pueden expandir su pecho

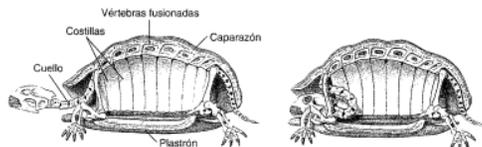


Figura 26-6

Esqueleto y caparazón de una tortuga, que muestra la fusión de vértebras y costillas con el espaldar. El cuello largo y flexible permite a la tortuga recoger la cabeza dentro del caparazón para protegerse.

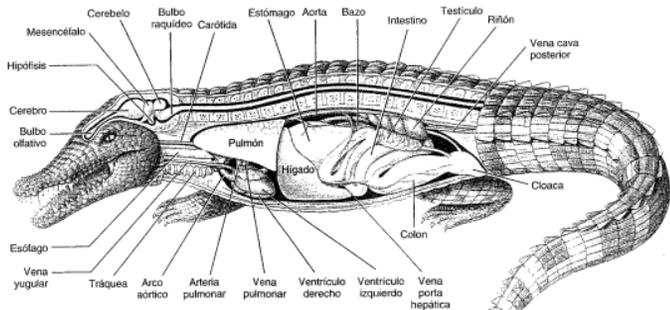


Figura 26-5

Estructura interna de un cocodrilo macho.



Figura 26-7

Tortuga mordedora, *Chelydra serpentina*, que muestra la ausencia de dientes. En su lugar, los extremos de la mandíbula están cubiertos por una placa queratinizada.



Figura 26-8

Tortugas de las Galápagos (*Geochelone elephantopus*) apareándose. El macho tiene un plastrón cóncavo que se adapta al caparazón muy convexo de la hembra, lo que le confiere estabilidad durante el apareamiento. Los machos emiten un sonido ronco durante la copula, el único momento conocido en que vocalizan.

para respirar, problema que solucionaron utilizando algunos de los músculos abdominales y pectorales a modo de «diafragma». El aire es inhalado al contraer los músculos de los flancos de las extremidades para hacer más grande la cavidad corporal. La exhalación de aire se realiza desplazando hacia atrás la cintura pectoral dentro del caparazón para, de esta forma, comprimir las vísceras y forzar al aire fuera de los pulmones. La respiración se hace patente en los movimientos de los pliegues de piel situados entre las extremidades y el caparazón. Los movimientos de las extremidades también contribuyen a la ventilación de los pulmones. Muchas tortugas acuáticas obtienen suficiente oxígeno simplemente bombeando agua en su cavidad bucal o en su cloaca, muy vascularizadas, lo que les permite permanecer sumergidas durante prolongados periodos si se mantienen inmóviles. Cuando están activas deben respirar por sus pulmones con mayor frecuencia.

El encéfalo de una tortuga, como el de otros reptiles, es pequeño, nunca excede del 1% del peso corporal; sin embargo, es mayor que el de un anfibio, por lo que son capaces de aprenderse los trucos de un laberinto casi tan rápidamente como las ratas. Las tortugas tienen tanto oído medio como interno, pero su percepción de los sonidos es pobre. No es raro, por tanto, que sean prácticamente mudas, aunque muchas tortugas emiten algunos sonidos como gruñidos durante el apareamiento (Figura 26-8). Para compensar la poca audición, las tortugas poseen un buen sentido del olfato, visión aguda, y una percepción de los colores tan buena como la de los seres humanos.

Las tortugas son ovíparas, con fecundación interna, e incluso las formas marinas entierran sus huevos amnióticos en la tierra. Normalmente se molestan bastante en la construcción de los nidos pero, una vez que los huevos han sido depositados y cubiertos, la hembra los abandona. Una característica curiosa de la reproducción de las tortugas es que en ciertas familias, como en todos los cocodrilos y algunos lagartos, la temperatura del nido determina el sexo de las crías. En las tortugas, las bajas temperaturas durante la incubación producen machos, mientras que, con más calor, nacen hembras (Figura 26-9). Todos estos reptiles con determinación del sexo dependiente de la temperatura durante la embriogénesis carecen de cromosomas sexuales.

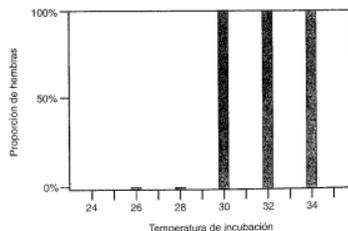


Figura 26-9

Determinación del sexo por la temperatura en el galápagos europeo, *Emys orbicularis*. Los huevos incubados a altas temperaturas producen hembras, mientras que los huevos incubados a bajas temperaturas producen machos.

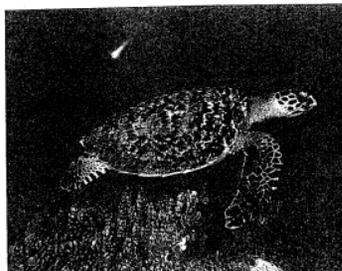


Figura 26-10

Tortuga verde, *Chelonia mydas*. Las tortugas verdes son herbívoras que se alimentan de fanerógamas marinas y algas. Las tortugas marinas se distribuyen ampliamente por los océanos, volviendo a tierra sólo para poner sus huevos. Se encuentran en todos los mares tropicales y templados.

de las Galápagos aproximadamente unos 300 metros, aunque puede moverse con mucha mayor rapidez en distancias más cortas. Su bajo metabolismo probablemente explica su longevidad, ya que algunas se piensa que llegan a sobrepasar los 150 años.

El caparazón, como las armaduras medievales, ofrece ventajas obvias. La cabeza y los apéndices se pueden recoger dentro de él para protegerse. Las familiares tortugas caja, *Terrapene carolina*, tienen un plastrón articulado, formando dos partes móviles que pueden ser plegadas contra el espaldar, tan fuertemente que no se puede meter ni la hoja de un cuchillo entre las mismas placas del caparazón. Algunas tortugas, como las mordedoras del este de los Estados Unidos (Figura 26-7), tienen caparazones reducidos, de tal manera que es casi imposible recoger la cabeza y las extremidades a fin de protegerse, pero, sin embargo, tienen otro tipo de defensa, temible como indica su nombre, son totalmente carnívoras, devoran peces, ranas, aves acuáticas y prácticamente cualquier cosa que se ponga al alcance de sus poderosas mandíbulas. La tortuga caimán atrae a los peces despistados dentro de su boca con un «cebo» carnoso formado por su lengua (Figura 26-11). Las tortugas mordedoras son totalmente acuáticas y únicamente se acercan a tierra para poner sus huevos.

### Orden Escamosos: lagartos, serpientes y culebrillas ciegas

Los lagartos y las serpientes del Orden Escamosos son los productos más recientes de la evolución de los diápsidos, y comprenden aproximadamente el 95% de todos los reptiles actuales. Los lagartos aparearon en el registro fósil ya en el Jurásico, pero no comenzaron su radiación adaptativa hasta el Cretácico, cuando los grandes dinosaurios estaban en el cénit de su existencia. Las serpientes aparearon a finales del Cretácico, probablemente a partir de un grupo de lagartos cuyos descendientes incluyeron al monstruo de Gila y los varanos. Dos adaptaciones, en particular, caracterizan a todas las serpientes: el alar-



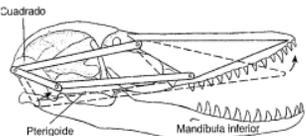
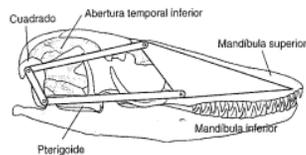
Figura 26-11

Tortuga caimán, *Macrochelys temminckii*, del sudeste de los Estados Unidos; permanece inmóvil, con la boca abierta, atrayendo a sus presas con un saliente ondulante y rosado, parecido a un gusano, de su lengua. Cualquier incauto que intente comerselo el ceco se ve instantáneamente capturado por las fuertes mandíbulas.

gamiento extremado del cuerpo, con el consecuente desplazamiento y reorganización de los órganos internos, y la posibilidad de tragar presas grandes.

El viviparismo en los reptiles está limitado a los escamosos, y se ha desarrollado independientemente al menos 100 veces. La evolución del viviparismo generalmente está asociada a los climas fríos y se produce por un incremento del tiempo que los huevos pasan en el interior del oviducto. Las crías en desarrollo respiran a través de membranas extraembrionarias y obtienen los nutrientes de sacos vitelinos (lecitotrofia u ovoviviparidad), por vía materna (placentotrofia), o de ambas formas. Los lagartos y serpientes vivíparos están generalmente asociados con climas frescos. La viviparidad puede ser una adaptación que permite a los escamosos regular la temperatura de sus embriones en desarrollo, utilizando la **ectotermia**, para lograr un desarrollo óptimo. Las hembras gravidas pueden desplazarse hasta ambientes favorables para mantener calientes a sus crías y a su propio organismo, asegurando así un desarrollo rápido. Además, las crías retenidas dentro de la madre quedan mejor protegidas frente a los depredadores que en un nido de huevos.

Los cráneos de los escamosos están modificados desde la condición diápsida ancestral por la pérdida del hueso dérmico ventral y posterior a la abertura temporal inferior. Esto ha permitido a la mayoría de los lagartos la evolución hacia un cráneo con articulaciones móviles, denominado **cráneo cinético**. El hueso cuadrado, su extremo dorsal, además de su normal articulación ventral con la mandíbula inferior. Asimismo, hay articulaciones en el paladar y en el techo del cráneo que permiten la elevación del morro (Figura 26-12). La movilidad especializada del cráneo facilita a los lagartos la sujeción y manipulación de las presas; también mejora la fuerza de la musculatura mandibular. El cráneo de las serpientes es toda-



### Figura 26-12

Cráneo diápipto cinético de un lagarto moderno (el varano o dragón de Komodo, *Varanus sp.*) con sus articulaciones, indicadas por puntos, que permiten al morro y la mandíbula superior moverse con respecto al resto del cráneo. El cuadrado puede moverse por su extremo dorsal y ventralmente, tanto con la mandíbula inferior como con el pterigoides. La parte frontal de la caja craneana es también flexible, lo que permite levantar el morro. Obsérvese que la abertura temporal inferior es muy grande, sin límite inferior; esta modificación del esquema diápipto, común en los lagartos modernos, proporciona espacio para la expansión de los grandes músculos de las mandíbulas. La abertura temporal superior se encuentra situada dorsal y medialmente con respecto al arco postorbital-escamoso, y no es visible en este esquema.

vía más cinético que el de los lagartos. Esta excepcional movilidad craneana se considera como uno de los factores principales en la diversificación de lagartos y serpientes.

Tradicionalmente, el orden Escamosos se dividía en tres subórdenes: Saurios (o Lacertinos) (lagartos), Serpientes (culebras y serpientes) y Anfisbenios (anfísbenas). Actualmente los anfisbenios se consideran lagartos modificados, y se tratarán con ellos. Las serpientes constituyen un grupo monofilético, pero sólo comparten un ancestro común con los lagartos varinados, lo que convierte a los Saurios en parafiléticos. Utilizaremos los términos "lagarto" y "Saurios" para referirnos a todos los escamosos, a excepción de las serpientes.

### Suborden Saurios: Lagartos

Los lagartos son un grupo extremadamente diversificado que incluye animales arbóreos, acuáticos, terrestres e hipogeos. Entre los grupos más conocidos de este variado suborden se encuentran los **gecos o salamanzas** (*Gekkonidae*) (Figura 26-13), pequeñas criaturas ágiles, fundamentalmente nocturnas, y con discos adhesivos en los dedos, que les permiten caminar boca abajo y por superficies verticales; las **iguanas** (*Iguanidae*) son lagartos del Nuevo Mundo, normalmente de brillantes colores y con adornos en forma de crestas, pequeñas espigas, escamas o abanicos gulares, entre las que se encuentra la llama-



### Figura 26-13

El geco tokay, (*Gekko gecko*), del sudeste de Asia, tiene verdadera voz, estridida y repetitiva (to-kay, to-kay), a la que debe su nombre.

iva iguana marina de las islas Galápagos (Figura 26-14); los **eslizonos** o esquinicos (*Scincidae*) con sus cuerpos alargados, una armadura de osteodermos estrechamente yuxtapuestos (Figura 26-4) y extremidades reducidas en muchas especies, los **monitores** o **varanos** (*Varanidae*), depredadores activos que incluyen al mayor lagarto conocido, el dragón de Komodo, *Varanus komodoensis* (p. 563) y los **camaleones** (*Chamaeleonidae*), un grupo de lagartos arbóreos, principalmente de África y de Madagascar. Los camaleones son curiosas criaturas que capturan insectos con su lengua pegajosa, que puede dispararse rápidamente y con precisión a una distancia que muchas veces supera la propia longitud del cuerpo del animal (Figura 26-15). La gran mayoría de los lagartos tienen cuatro patas y cuerpos relativamente cortos, pero, en muchos, las extremidades han degenerado y algunos, como los luciones (Figura 26-16) son animales totalmente ápodos.

La mayoría de los lagartos presentan párpados móviles, mientras que los ojos de una serpiente están permanentemente cubiertos por una membrana transparente. Los lagartos tienen una buena visión durante el día (la retina tiene abundantes conos y bastones; véase p. 750 sobre la visión en color), aunque en un grupo, las salamanzas nocturnas, en sus retinas únicamente hay bastones. Casi todos los lagartos presentan un oído externo que falta en las serpientes; el oído interno varía en su estructura, pero, igual que ocurre con otros reptiles, la audición no desempeña un papel importante en la vida de



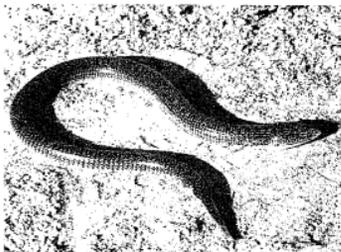
### Figura 26-14

Una gran iguana marina, *Amblyrhynchus cristatus*, de las islas Galápagos, comiendo algas bajo el agua. Éste es el único lagarto marino del mundo. Tiene glándulas salinas especiales en las órbitas oculares y largas uñas que le permiten agarrarse al fondo marino mientras se alimenta de algas, su dieta principal. Puede bucear hasta profundidades de más de 10 metros y permanecer sumergido más de 30 minutos.



### Figura 26-15

Un camaleón caza una libélula. Después de trepar cautelosamente hasta las proximidades de su víctima, el camaleón se abalanza rápidamente hacia adelante, sujetándose a una rama con sus patas posteriores y su cola. Una fracción de segundo más tarde, lanza su pegajosa y larga lengua para atrapar a la presa. Los ojos de este camaleón europeo común, *Chamaeleo chamaeleon*, pueden girarse hacia el frente para proporcionar una visión binocular y una percepción de profundidad excelente.



### Figura 26-16

Lución o lagarto de cristal, *Ophisaurus sp.*, del sudeste de los Estados Unidos. Este lagarto ápodo resulta duro y rígido al tacto y tiene una cola extremadamente larga y frágil que se fractura rápidamente cuando el animal es golpeado o capturado. La mayoría de los ejemplares, como el de la foto, presentan sólo una cola parcialmente regenerada que sustituye a la auténtica cola, mucho más larga, que ha perdido previamente. Los lagartos ápodos se distinguen fácilmente de las serpientes por el surco profundo que discurre longitudinalmente a lo largo de cada lado de su cuerpo. Se alimentan de gusanos, insectos, arañas, huevos de aves y pequeños reptiles.

la mayor parte de los lagartos. Las salamanzas son la excepción, y por que los machos emiten fuertes voces (para marcar sus territorios e impedir la aproximación de otros machos), siendo razonable pensar que deben tener un buen sentido del oído. Otras especies vocan en comportamientos de tipo defensivo.

Muchos lagartos viven en las regiones cálidas y áridas del globo. Como su piel carece de glándulas, la pérdida de agua por

esta vía se reduce sobremanera. Producen una orina semisólida con un alto contenido de ácido úrico cristalino. Esta es una adaptación excelente para conservar el agua, y se encuentra en otros grupos aclimatados en hábitat también áridos (aves, insectos y caracoles pulmonados). Algunos, tales como el monstruo de Gila del suroeste de los Estados Unidos, almacenan grasa en sus colas, que posteriormente utilizan durante los períodos de sequía para producir energía y agua metabólica (Figura 26-17). El monstruo de Gila y su pariente cercano, el lagarto barbudo, son los únicos lagartos capaces de infligir mordeduras venenosas.

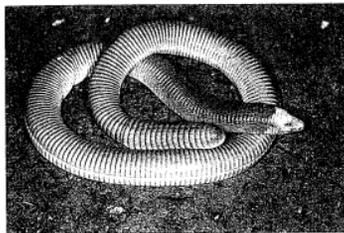
Los lagartos, como casi todos los reptiles, son ectotermos que ajustan su temperatura corporal moviéndose de un microclima a otro (Capítulo 30, p. 680). Los climas fríos ofrecen pocas oportunidades a los ectotermos para alcanzar la temperatura adecuada. Por ello existen pocos reptiles en los climas fríos. Sin embargo, como los ectotermos utilizan mucha menos energía que los endotermos, los reptiles tienen un gran éxito en ecosistemas de baja productividad y climas cálidos, como los desiertos tropicales y las praderas o sabanas. Así, la ectotermia no es un rasgo "inferior" de los reptiles, sino más bien una estrategia adecuada para enfrentarse con éxito a determinadas condiciones ambientales.

Con el nombre común de culebrillas ciegas se designa un grupo de lagartos, los anfisbenidos, altamente especializados para la vida excavadora. El nombre del suborden significa literalmente "andar sobre ambos extremos", refiriéndose a su peculiar capacidad para moverse, tanto para adelante como para atrás. Los anfisbenidos parecen tan diferentes de otros lagartos que hasta muy recientemente se les situaba en un suborden aparte, Amphisbenia. Sin embargo, los análisis filogenéticos de datos moleculares y morfológicos han demostrado que se trata de lagartos altamente especializados, si bien sus relaciones con otros grupos de lagartos no están claras. Tienen cuerpos alargados y cilíndricos de un diámetro casi uniforme y la mayor parte carecen de cualquier resto de extremidades externas (Figura 26-18). Generalmente los ojos están escondidos bajo la piel, y no hay aberturas auditivas externas. El cráneo de las culebrillas ciegas está sólidamente configurado y dotado de la forma adecuada, cónica o de espátula, para excavar en el suelo. La piel está dividida



### Figura 26-17

El monstruo de Gila, *Heloderma suspectum*, de las regiones desérticas del sudeste de los Estados Unidos y su congénere, el lagarto barbudo de México, son los únicos lagartos venenosos que se conocen. Estos lagartos, de colores brillantes, considerados torpes, comen principalmente huevos de aves, crías de pájaros, mamíferos e insectos. A diferencia de las serpientes venenosas, el monstruo de Gila produce el veneno en glándulas situadas en su mandíbula inferior. La mordedura es dolorosa para los hombres, pero raramente mortal.



**Figura 26-18**  
Un lagarto vermiforme del suborden Anfibienios. Los Anfibienios son formas excavadoras con un cráneo macizo, que usan como instrumento excavador. La especie de la foto, *Amphisbaena alba*, está ampliamente distribuida en Sudamérica.

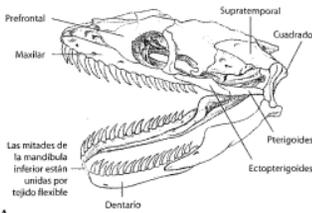
en numerosos anillos cuyo movimiento en el suelo recuerda a las lombrices de tierra. Los anfibienios tienen una extensa distribución en Sudamérica y en África tropical. En los Estados Unidos hay una especie de Florida, *Rhinesura floridana*, conocida con el nombre de «culebra de cemento».

### Serpientes: suborden Serpientes

Las serpientes son ápodas y carecen de las cinturas pectoral y pelviana (esta última puede persistir como un vestigio en las pironas, las boas y algunas otras serpientes). Las numerosas vértebras de las serpientes, más cortas y anchas que las de otros tetrapodos, les permiten rápidas ondulaciones laterales a través de la hielera o sobre terreno rugoso. Las costillas aumentan la rigidez de la columna vertebral al proporcionar más resistencia a las fuerzas laterales. La elevación de las apófisis neurales proporciona más brazo de palanca para que puedan actuar numerosos músculos.

Muchos linajes de lagartos presentan reducción o pérdida de las extremidades, pero ninguno ha experimentado la considerable radiación de las serpientes. La limitada o nula cinesis craneal de anfibiendos y lagartos (Figura 26-12) hace que estos animales sólo puedan consumir alimentos de tamaño relativamente pequeño. Por el contrario, el cráneo altamente cinético y el aparato bucal de las serpientes, que les permiten deglutir presas varias veces mayores que su propio diámetro, son quizás sus más características especializaciones, responsables probablemente de su enorme éxito. A diferencia de las mandíbulas de los lagartos, las dos partes de la mandíbula inferior sólo están unidas por músculos y por piel, lo que les permite dislocarse bastante. Además, muchos de los huesos del cráneo están unidos débilmente articulados que todo el cráneo puede flexionarse asimétricamente para acomodarse a las presas de grandes tamaños (Figura 26-19). Como la serpiente debe continuar respirando durante el lento proceso de la deglución, la abertura traqueal (fig. 26) se extiende hacia adelante entre las dos mandíbulas inferiores.

La córnea del ojo de las serpientes está permanentemente protegida por una membrana transparente que, junto con una falta de movilidad del globo ocular, proporciona a las serpientes su intrigante



A



B

### Figura 26-19

**A.** Vista lateral del cráneo de una serpiente pitón. Cada lado del cráneo, extremadamente cinético, tiene varios huesos móviles (rotulados) que permiten una extraordinaria movilidad de las mandíbulas al comer. Las mitades de la mandíbula inferior están unidas por tejidos blandos, lo que permite su separación y movimiento independiente. **B.** La gran movilidad de las mandíbulas y el cráneo de las serpientes se pone de manifiesto en este ejemplar que está tragando un hueso.

y fría mirada, que muchas personas consideran tan terrorífica. La mayor parte de las serpientes tienen relativamente mala vista, con las serpientes arborícolas de las selvas tropicales como excepción (Figura 26-20). Algunas serpientes arbóreas poseen una excelente visión binocular que les permite localizar a sus presas entre las ramas, donde los rastros de olores serían imposibles de seguir.

Las serpientes carecen de oído externo y de membrana timpánica. Esto, junto con la ausencia de una respuesta olvíva a los sonidos aéreos, ha llevado a la opinión de que las serpientes son totalmente sordas. Pero las serpientes sí tienen oídos internos, y estudios recientes han demostrado claramente que dentro de un margen limitado de bajas frecuencias (de 100 a 700 Hz) la audición de las serpientes puede compararse favorablemente con la de la mayor parte de los lagartos. Por otra parte, son también bastante sensibles a las vibraciones transmitidas por el suelo.

Sin embargo, para la mayor parte de las serpientes son los sentidos químicos, y no la vista y el oído, los utilizados para cazar a sus presas. Además de las áreas olfativas normales de la nariz, que no están bien desarrolladas, existen los **órganos de Jacobson**

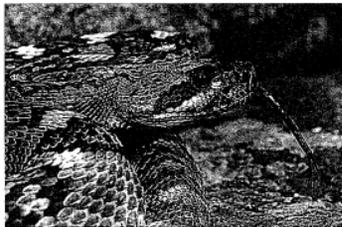


### Figura 26-20

Serpiente lora, *Leptophis ahaetulla*. El delgado cuerpo de esta serpiente arborícola de América Central es una adaptación para deslizarse por las ramas sin que su peso las doble.

(órganos vomeronasales), un par de fosetas en el cielo de la boca, que están tapizados por un epitelio olfativo ricamente innervado. La lengua bífida, que se agita en el aire, recoge las partículas odoríferas y las mete en la boca, después pasa por los órganos de Jacobson, y la información es transmitida al encéfalo, donde los olores serán identificados e interpretados (Figura 26-21).

La locomoción es un problema obvio para un animal ápodas, pero las serpientes han descubierto varias soluciones para él. El patrón más típico de movimiento es el llamado de **ondulación lateral** (Figura 26-22B). El movimiento sigue un curso con forma de S, con la serpiente propulsándose al ejercer fuerzas laterales contra las irregularidades del terreno. La serpiente parece «fluir», ya que las ondas móviles del cuerpo aparecen fijas en relación con el suelo. El movimiento ondulatorio lateral es rápido y eficiente en la mayoría de las circunstancias, aunque no siempre. El movimiento de **acordeón** (Figura 26-22A) permite a una serpiente moverse dentro de un estrecho conducto, por ejemplo, al trepar por un árbol utilizando los canales irregulares de la corteza. La serpiente se extiende hacia

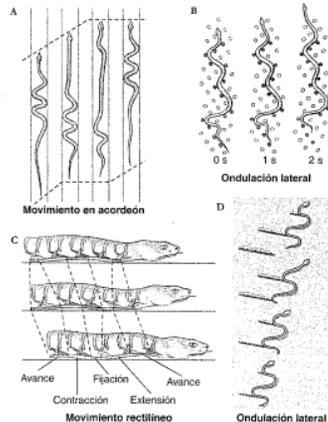


### Figura 26-21

La serpiente cascabel de cola negra, *Crotalus molossus*, saca la lengua para oler su entorno. Las partículas odoríferas atrapadas en la lengua son dirigidas a los órganos de Jacobson, órganos olfativos situados en el cielo de la boca. Observe la foseta termosensoativa entre la nariz y el ojo.

adelante al tiempo que dispone su cuerpo en ondas con forma de S contra los lados del canal. Para avanzar en línea recta, como por ejemplo cuando está acechando presas, las serpientes de cuerpos pesados utilizan **movimientos rectilíneos**. Dos o tres puntos del cuerpo se apoyan en el sustrato, para soportar el peso del cuerpo. Las secciones entre ellos se levantan del suelo y se mueven hacia delante por la acción de músculos (marcados en rojo en la Figura 26-22C) que tienen su origen en las costillas y se insertan en la piel del vientre. El movimiento rectilíneo supone una forma lenta pero eficaz de acercarse sigilosamente a la presa, incluso sobre superficies sin irregularidades. El llamado movimiento de **culebro de flanco** es un cuarto tipo de movimiento que permite a las víboras del desierto moverse con sorprendente rapidez sobre superficies arenosas sueltas y con un mínimo de contacto con el sustrato (Figura 26-22D). El crotalo avanza así formando bucles que se desplazan hacia adelante, al tiempo que su cuerpo yace con un ángulo de 60 grados en relación con la dirección principal de desplazamiento.

La mayoría de las serpientes capturan a sus presas atrapándolas con la boca y tragándolas vivas. Como deglutir un animal que se resiste y contorsiona puede ser peligroso, gran parte de las serpientes que tragan presas vivas se especializan en presas pequeñas, como lombrices, insectos, ranas, y con menos frecuencia, pequeños mamíferos. Muchas de estas serpientes, que pueden ser muy rápidas, localizan a su presa mediante una búsqueda activa. Las serpientes que primero matan a su presa por constricción (Figura 26-23) están generalmente especializadas en grandes mamíferos. Las



### Figura 26-22

Locomoción en las serpientes: **A.** Ondulación lateral. **B.** Movimiento de acordeón. **C.** Movimiento rectilíneo. **D.** Ondulación lateral. Véase el texto.



**Figura 26-23**  
La serpiente africana, *Boaedon fuliginosus*, no venenosa, construyendo a un ratón antes de tragarlo.

constituidas de mayor tamaño son capaces de matar y tragar presas tales como ciervos, leopardos y cocodrilos. Sin embargo, con la reorganización muscular que permite la constricción de las presas también reduce la velocidad de desplazamiento, generalmente estas serpientes cazan al acecho.

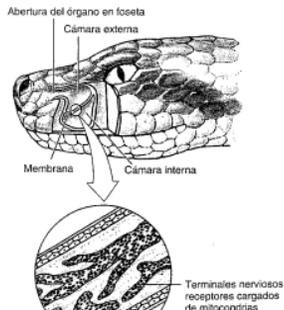
Otras serpientes matan a sus víctimas antes de ingerirlas mediante la inyección de veneno. Menos del 20% de las serpientes son venenosas, aunque en Australia las venenosas superan a las que no lo son en una proporción de 4 a 1. Las serpientes venenosas se dividen generalmente en cinco familias, de acuerdo con el tipo de colmillos. Las víboras (familia Viperidae) poseen colmillos muy desarrollados, móviles y tubulares, en la parte anterior de su boca. Esta familia incluye a las víboras de foseta americana, o crotálicas, y a las auténticas víboras del Viejo Mundo, que carecen de fosetas sensoriales faciales. Entre otras se encuentran la víbora común europea y la víbora bufadora de África. Una segunda familia de serpientes venenosas (familia Elapidae) tiene unos colmillos cortos y permanentemente extendidos en la parte anterior de la boca. En este grupo se encuentran las cobras (Figura 26-24), las mambas y las serpientes de coral. Las serpientes marinas, muy venenosas, tienen su propia familia (Hydrophiidae). Las víboras topo son excavadoras (familia Atractaspidae) y generalmente tienen colmillos semejantes a los de las víboras, aunque sus relaciones con otras serpientes venenosas no están claras. La gran familia Colubridae, que contiene a las familiares e inocuas culebras, también incluye a unas cuantas serpientes responsables del fallecimiento de personas. Dos ejemplos son el boomslang africano y la serpiente pajarrera africana, ambas con colmillos posteriores, que normalmente utilizan su veneno para aquietar a las presas al tiempo que las están engullendo.

Las serpientes de la subfamilia Crotalinae, dentro de la familia Viperidae, a veces se denominan **víboras de foseta**, debido a las fosetas termosenesivas que presentan en sus cabezas, entre las narinas y los ojos (Figuras 26-21 y 26-25). Todas las serpientes venenosas norteamericanas mejor conocidas son víboras de foseta, tales como las diferentes especies de serpientes de cascabel y el mocosán. Las fosetas están inervadas por un gran paquete de terminaciones nerviosas libres, procedentes del quinto nervio craneal. Responden a la



**Figura 26-24**  
Cobra de espejo, *Naja naja*, de la India. Las cobras yerguen la zona anterior del cuerpo y deprimen el cuello, como una llamada de amenaza antes de atacar. Aunque el radio de ataque de la cobra es reducido, todas las cobras son peligrosas por la extrema toxicidad de su veneno.

energía radiante de las largas ondas del infrarrojo (de 5000 a 15000 nanómetros), y son especialmente sensibles al calor emitido por los cuerpos calientes de los mamíferos y las aves que constituyen su sustento (ondas infrarrojas de aproximadamente 10 000 nanómetros). Ciertas mediciones sugieren que los órganos de foseta pueden apreciar diferencias de temperatura de tan sólo 0.003 °C en una superficie radiante. Las víboras de foseta utilizan las fosetas para seguir a las presas de sangre caliente y para dirigir los ataques con gran exactitud, tanto de día como en completa oscuridad. Las boas constrictor y las pitones también tienen receptores térmicos (en los labios), pero la anatomía es bastante diferente a la de las víboras de foseta, lo que posiblemente sugiere una evolución independiente.



**Figura 26-25**  
Órgano en foseta de una serpiente de cascabel. Se dibuja en sección para mostrar la localización de una membrana profunda que divide a la cámara en una zona interna y otra externa. Las terminaciones nerviosas sensibles al calor se concentran en dicha membrana.

## El mundo mesozoico de los dinosaurios

Cuando en 1842 el anatomista inglés Richard Owen acuñó el término dinosaurio (lagarto temblor) para describir a los reptiles fósiles del Mesozoico, sólo se conocían tres géneros de dinosaurios, escasamente estudiados. Pero al sucederse rápidamente los nuevos y maravillosos descubrimientos de fósiles en 1887, los zoólogos ya eran capaces de distinguir dos grupos de dinosaurios basándose en las diferencias estructurales de sus cinturas pélvicas. Los Saurópodos (cintura de lagarto) tenían una pelvis simple, de tres ramas, con los huesos de la cadera dispuestos de forma paralela al eje de los reptiles. El ilion ancho y con forma de pala, se unía a una o dos vértebras sacras. El púbis y el isquion se extendían hacia abajo y hacia atrás, respectivamente, y los tres huesos se unían en la fosa de la cadera, una profunda abertura lateral. Los Ornitisquios (cintura de ave) tenían una pelvis en cierta manera más compleja. El ilion y el isquion estaban dispuestos de la misma forma que en los saurópodos, pero el púbis de los ornitisquios era un hueso estrecho, en forma de bastón, con salientes hacia delante y hacia atrás, y adosado al isquion. Sorprendentemente, aunque la pelvis de los ornitisquios era similar a la de las aves, como sugiere su nombre, éstas pertenecen al linaje de los saurópodos.

Los dinosaurios y sus parientes actuales, las aves, son arcosaurios (primeros lagartos), un grupo que incluye a los tecodontos (primeros arcosaurios, restringidos al Triásico), los cocodrilos y los pterosaurios (clasificación de los amniotas, p. 581). Tal y como se reconoce tradicionalmente, los dinosaurios son un grupo parafilético, ya que no incluyen a las aves, que son descendientes del linaje de los dinosaurios terópodos.

Entre las diversas radiaciones de los arcosaurios en el Triásico surgió una estirpe de tecodontos con extremidades dirigidas por debajo del cuerpo, que proporcionaban una postura erguida. Este linaje dio lugar a los primeros dinosaurios de finales del Triásico. En *Herrerasaurus*, un dinosaurio bípedo de Argentina, se observa una de las características distintivas de los dinosaurios, caminaba erguido sobre patas columnares, en vez de con las patas extendidas hacia fuera, como los anfibios y reptiles actuales. Esta extensión permitía a las patas soportar el enorme peso del cuerpo a la vez que proporcionaba una carrera rápida y eficaz.

Se han propuesto dos grupos de dinosaurios saurópodos de acuerdo con las diferencias en su locomoción y hábitos alimentarios: los terópodos, carnívoros y bípedos, y los saurópodos, herbívoros y cuadrípedos (sauropodomorfos). *Gaoligongosaurus* fue un terópodo primitivo con una forma corporal típica de todos los terópodos: patas traseras poderosas con tres dedos en cada pie; cola larga y pesada como contrapeso; débiles patas delanteras para agarrar; y cuello flexible y una gran cabeza con mandíbulas armadas de dientes en forma de puñal. Los grandes depredadores como *Allosaurus*, común durante el Jurásico, fueron sustituidos por carnívoros aún mayores, como *Tyrannosaurus*, que alcanzaba una longitud de 14.5 m, casi 6 m de altura y un peso más de 7200 kg. No todos los depredadores saurópodos eran tan impresionantes; algunos eran ágiles y vivaces, como *Vélociraptor* (depredador veloz), del Cretácico superior.

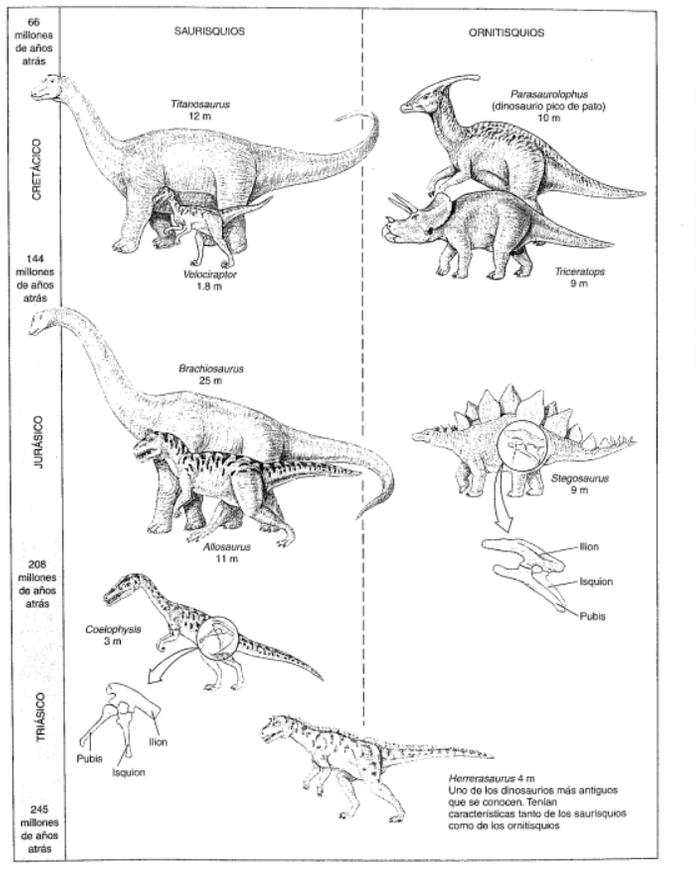
Los sauritisquios herbívoros, o lo que es lo mismo, los saurópodos cuadrípedos, aparecieron a finales del Triásico. Aunque los primeros saurópodos fueron dinosaurios de tamaño pequeño o mediano, los del Jurásico y el Cretácico alcanzaron proporciones gigantescas, los mayores vertebrados terrestres que han existido nunca. *Brachiosaurus* alcanzaba los 25 m de longitud, y podría haber pesado más de 30 000 kg. Se han descubierto saurópodos incluso más grandes, *Argentinosaurus* medía 40 m y pesaba al menos 80 000 kg. Con largos cuellos y largas patas delgadas, los saurópodos fueron los primeros cuadrípedos adaptados para alimentarse de los árboles. Alcanzaron su

mayor diversidad en el Jurásico y comenzaron a declinar en abundancia y variedad durante el Cretácico.

El segundo grupo de dinosaurios, los Ornitisquios, fueron todos herbívoros. Aunque de apariencia más variada que los sauritisquios, incluso grotesca, los ornitisquios están relacionados por varios caracteres esqueléticos derivados que indican un origen común. El inmenso *Stegosaurus* del Jurásico, con placas en la espalda, es un ejemplo bien conocido de ornitisquios acorazados, que constituyen dos de los cinco grupos principales de ornitisquios. Los pesados anquilosaurios, aunque blindados del mundo de los dinosaurios, estaban incluso aún más protegidos por placas óseas que los estegosaurios. Conforme el Jurásico dio paso al Cretácico, aparecieron varios grupos de ornitisquios no acorazados, aunque algunos exhibían unos cuernos impresionantes. El constante incremento de la diversidad de los ornitisquios en el Cretácico se produjo a la vez que el declive gradual de los saurópodos gigantes que habían florecido en el Jurásico. *Triceratops* es un representante de los dinosaurios con cuernos, comunes en el Cretácico superior. Incluso más representativos fueron los dinosaurios de pico de pato (hadrosaurios) como *Parasaurolophus*, que se cree vivieron formando grandes manadas. Muchos hadrosaurios tenían cráneos complejos, con crestas que probablemente funcionaban como cajas de resonancia para producir llamadas particulares de cada especie. Los paquicefalosaurios, de locomoción bípeda, aparecieron al final del Cretácico y poseían gusos que utilizaban en competiciones de fuerza o para defenderse.

Probablemente, los dinosaurios cuidaban de su prole más que la mayoría de los restantes reptiles. Las pruebas de estos cuidados parentales pueden encontrarse al examinar las relaciones filogenéticas de los arcosaurios. Hay dos grupos actuales, las aves y los cocodrilos, que son miembros del clado Arcosaurios, el mismo que incluyó a los dinosaurios (Figura 26-1). Tanto las aves como los cocodrilos dispensan cuidados a sus crías, por lo que parece probable que los dinosaurios también lo hicieran. Además, se conocen raras de dinosaurios en diversos grupos. En un caso se ha encontrado un fósil de un adulto del pequeño terópodo *Ornithomimus*; aparentemente guardando un nido con huevos. Al principio se creyó que el adulto era un hadrosaurio (esto significa *Ornithomimus*). Más tarde se encontró un embrión en huevos suavizados que se identificó como *Ornithomimus*, lo que indicaba que el adulto estaba probablemente con sus propios huevos. El examen de una cita de *Motacilla* (un hadrosaurio) encontrada en un nido reveló un desgaste considerable en sus dientes. Esto sugiere que las crías permanecían en el nido y eran probablemente alimentadas por los adultos durante un cierto tiempo.

Hace sesenta y cinco millones de años, el título de los dinosaurios del Mesozoico se extinguió, dejando a las aves y a los cocodrilos como únicos linajes supervivientes de los arcosaurios. Hay pruebas, cada vez más convincentes, de que la desaparición de los dinosaurios coincidió con el impacto de un gran asteroide en la península de Yucatán, que produjo enormes alteraciones ambientales en todo el planeta. Muchos paleontólogos sugieren que las extinciones se produjeron por cambios climáticos y en la forma de los continentes al final del Cretácico. Sin embargo, estas hipótesis no explican por qué los dinosaurios se extinguieron mientras que muchos otros linajes de vertebrados no lo hicieron. Seguimos estando fascinados por las terroríficas criaturas, a menudo impresionantemente grandes, que dominaron la era Mesozoica durante 165 millones de años, un período incompensablemente largo. Hoy, inspirados por los hallazgos de fósiles y huellas de un mundo perdido, los científicos siguen reconstruyendo el topoclasco de la aparición de los distintos grupos de dinosaurios, de su comportamiento y de su diversidad.



Todas las víboras tienen un par de dientes modificados como colmillos en los huesos maxilares, que yacen en una vaina membranaosa cuando la boca está cerrada. Cuando la víbora ataca, un músculo especial y un sistema de palancas foseta levantan los colmillos cuando se abre la boca (Figura 26-26). Los dientes hacia la presa en el ataque y el veneno es inyectado en la herida a través de un canal situado en dichos colmillos. La víbora suelta su presa inmediatamente después de un mordisco y espera hasta que ésta queda paralizada o muere; entonces, la serpiente traga la presa entera. La mortelura de una víbora de foseta puede ser peligrosa para el hombre, aunque en muchas ocasiones la serpiente inyecta muy poco veneno al morder. Aproximadamente 7000 personas son mordidas por víboras de foseta cada año en los Estados Unidos, y de éstas mueren unas cinco.

La saliva de todas las serpientes, incluso las inocuas, posee cualidades tóxicas limitadas, y es lógico que la evolución haya intentado favorecer esta tendencia tóxica. Los venenos de las serpientes han sido tradicionalmente divididos en dos tipos: El **serpenteo** actúa principalmente sobre el sistema nervioso, afectando a los nervios ópticos (causa ceguera) o al nervio frénico del diafragma (produce parálisis respiratoria). El tipo **hemolítico** destruye los glóbulos rojos y los vasos sanguíneos, causando una extensa extravasación de sangre en los tejidos. De hecho, la mayor parte de estos venenos son mezclas complejas de varias fracciones que atacan diferentes órganos de forma específica; rara vez pueden ser asignados de forma categórica a cualquiera de los tipos tradicionales. Además, todos los venenos poseen enzimas que aceleran los procesos digestivos.

La toxicidad del veneno viene determinada por la dosis letal media en los animales de laboratorio (LD<sub>50</sub>). En relación con esta referencia, los venenos de la serpiente tigre australiana y algunas de las marinas, parecen ser, gata a gata, los más activos de todos; sin embargo, algunas grandes serpientes son más peligrosas. La agresiva cobra rey, que puede pasar de 5.5 m de longitud, es posiblemente la mayor y más peligrosa de todas las serpientes venenosas. Se estima que en todo el mundo mueren entre 50 000 y 60 000 personas cada año por mordeduras de serpiente. La mayoría de los fallecimientos se producen en la India, Pakistán, Myanmar y los países limítrofes, donde la gente está en contacto directo con las serpientes y carece de asistencia médica inmediata tras la morde-

dura. Las serpientes responsables son principalmente la víbora de Russell y diversas especies de cobras.

La LD<sub>50</sub> (dosis letal media) ha sido el procedimiento estándar para evaluar la toxicidad de los fármacos; fue desarrollada originalmente en los años veinte por farmacólogos. En la práctica, se exponen pequeñas muestras de animales de laboratorio, habitualmente ratones, a dosis cada vez mayores del fármaco o toxina. La dosis que mata al 50 % de los animales durante el periodo de prueba se conoce como LD<sub>50</sub>. Por ser cara y requerir mucho tiempo, esta clásica técnica está siendo sustituida por métodos alternativos que reducen mucho la cifra de animales necesarios. Entre estas alternativas se encuentran las pruebas de citotoxicidad, que evalúan la capacidad de las sustancias sometidas a prueba para matar células, y las pruebas toxicométricas, que miden la interacción de un fármaco o toxina con un sistema vivo.

La mayor parte de las serpientes son **ovíparas** (*L. ovum*, huevo, + *parere*, sacar adelante, *parir*) y ponen sus huevos elípticos y coriáceos bajo troncos en putrefacción, bajo rocas, o en agujeros excavados en la tierra. La mayor parte de las restantes, incluyendo todas las víboras de foseta americanas con excepción del *Bothrops*, son **ovovivíparas** (*L. ovum*, huevo, + *vivus*, vivo, + *parere*, parir) y dan a luz crías bien formadas. Muy pocas serpientes son vivíparas (*L. vivus*, vivo, + *parere*, parir); se forma entonces una placenta primitiva que permite el intercambio de materiales entre las corrientes sanguíneas embrionaria y materna. Las serpientes son capaces de almacenar esperma, y pueden poner varias series de huevos fértiles a diferentes intervalos, mucho después de haber copulado una sola vez.

## Orden Esfenodontos: tuataras

El orden Esfenodontos está representado por dos especies actuales del género *Sphenodon* (Gr. *sphenos*, borde, + *odontos*, elemento) de Nueva Zelanda (Figura 26-27). Los tuataras son los únicos supervivientes de un linaje de esfenodontos que se diversificó modestamente a principios del Mesozoico, pero declinó hacia el final de esta era. El tuatara estaba en otros tiempos ampliamente distribuido por el norte de Nueva Zelanda, pero en la actualidad ha quedado restringido a islotes en el estrecho de Cook y en la costa norte de la isla septentrional, donde, bajo la protección del Gobierno neozelandés, puede sobrevivir. El declive de los tuataras en las islas de Nueva Zelanda fue producto de la actividad humana, intencionalmente o por accidente, al introducir animales no nativos, como ratas, gatos, perros y cabras, que tomaron como presas a los tuataras o a sus huevos, o bien destruyeron sus hábitat. Los tuataras son especialmente vulnerables por su lento crecimiento y su baja tasa de reproducción.

El tuatara es un animal con aspecto de lagarto de hasta 66 cm de longitud, que vive en madrigueras, a menudo compartidas con petreos. Son animales con una lenta tasa de crecimiento y larga vida; se ha registrado un caso que vivió 77 años.

Los tuataras han cautivado el interés de los biólogos, debido a sus numerosas características primitivas, que son casi idénticas a las de los fósiles de diápsidos del Mesozoico, con 200 millones de años de antigüedad. Estas características incluyen un cráneo diá-

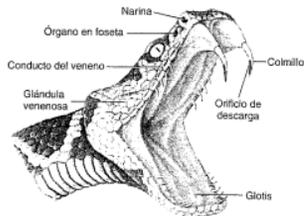


Figura 26-26

Cabeza de una serpiente de cascabel que muestra el aparato del veneno. La glándula del veneno, una glándula salival modificada, está conectada al colmillo hueco mediante un conducto.

## Clasificación de los primeros amniotas con énfasis en los reptiles no aviares actuales

La siguiente clasificación lineal de los grupos de reptiles actuales y los principales fósiles está adaptada de Carroll (1988)<sup>1</sup> y está de acuerdo con las relaciones genéticas de los reptiles que aparecen en la Figura 26-2. Los grupos extintos están indicados con el signo  $\dagger$ . **Subclase Anápsidos:** (Gr. *an*, sin, + *apsis*, arco): **anápsidos.** Amniotas con algunos rasgos primitivos, como cráneo sin abertura temporal.

**Orden Captorrínidos** (Gr. *aght*, medía, + *rhinos*, nariz). Amniotas primitivos del Carbonífero y principios del Pérmico. **Subclase Diápsidos** (Gr. *di*, doble, + *apsis*, arco): **diápsidos.** Amniotas con un cráneo con dos aberturas temporales.

**Orden Testudines** (L. *testudo*, tortuga) (**Quelonios**): **tortugas.** Cuerpo encerrado en una caja ósea, formada por un caparazón dorsal y un peto ventral; mandíbulas con picos córneos en lugar de dientes; vértebras y costillas fusionadas al caparazón, lengua inextensible; cuello generalmente retráctil; unas 300 especies.

**Superorden Lepidosauros** (Gr. *lepidos*, escama, + *sauros*, lagarto). Líneas de diápsidos que aparecieron en el Pérmico, se caracterizan por su postura tendida; sin especializaciones bipedas, cráneo diápsido a menudo modificado por la pérdida de uno o ambos arcos temporales, hendidura cloacal transversal, la piel se muda de una vez.

**Orden Escamosos** (L. *squamatus*, escamoso, + *ata*, caracterizado por): **serpientes y lagartos.** Piel mudable, con escamas o placas córneas; cuadrado movable; cráneo cínico (excepto anfibiápidos); vértebras generalmente cóncavas; órganos copuladores pares.

**Suborden Lacértidos** (L. *lacerta*, lagarto) (**sauros**): **lagartos.** Cuerpo delgado, generalmente con cuatro patas; ranas de la mandíbula inferior fusionadas; párpados móviles, los anfibioides con ojos enterrados bajo la piel, oído externo presente; este suborden parafilético contiene unas 4800 especies.

**Suborden Serpentes** (L. *serpens*, araña-serpiente): **serpientes.** Cuerpo alargado, carecen de extremidades, oídos auditivos u oído medio, mandíbulas unidas anteriormente por ligamentos; párpados fusionados y transparentes; lengua bifida y protrusible; pulmón izquierdo reducido o ausente; unas 2900 especies.

**Orden Esfenodontos** (Gr. *sphen*, cuña, + *odontos*, diente) (**rincocefálos**): **tuataras.** Cráneo diápsido primitivo; vértebras bicóncavas, cuadrado inmóvil; con ojo parietal; el único género actual es *Sphenodon*.

**Superorden Tctiosauros** (Gr. *tchthys*, pez, + *sauros*, lagarto). Diápsidos marinos del Mesozoico, con forma de delphin, grandes ojos y colas verticales.

**Superorden Saurópteros** (Gr. *sauros*, lagarto, + *pterygos*, alado). Reptiles marinos del Mesozoico.

**Orden Plesiosauros** (Gr. *plesios*, cerca, + *sauros*, lagarto). Reptiles marinos del Mesozoico con cuello largo y extremidades en forma de aletas.

**Superorden Arcosauros** (Gr. *archon*, primitivo, + *sauros*, lagarto). Línea de diápsidos del Triásico, con tendencia al bipedalismo, órbitas con forma de triángulo invertido, con ventana anteorbital (abertura del cráneo anterior a la órbita) y molleja; ventrículo completamente dividido; cuidados parentales de los crías.

**Orden Cocodrilios** (L. *crocodilus*, cocodrilo): **cocodrilos.** Cráneo alargado y masivo, narinas terminales, paladar secundario, corazón tetracámaro; vértebras generalmente cóncavas; extremidades anteriores con cinco dedos, las posteriores con cuatro, cuadrado inmóvil, comportamiento social avanzado; 23 especies.

**Orden Pterosauros** (Gr. *pteron*, ala, + *sauros*, lagarto). Arcosauros del Mesozoico con alas membranosas.

**Orden Saurisquios** (Gr. *sauros*, lagarto, + *ischion*, cadera). Dinosaurios mesozoicos, carnívoros bipedos y herbívoros cuadrípedos; estructura de la cadera bipédica (reptiliana).

**Suborden Saurópodomorfos** (Gr. *sauros*, lagarto, + *podis*, pie, + *morphé*, forma). Saurisquios herbívoros que incluyen a los gigantes mesozoicos como *Brachiosaurus*, *Apatosaurus* y *Diplodocus*.

**Suborden Terópodos** (Gr. *ther*, animal salvaje, + *podis*, pie). Saurisquios carnívoros que incluyen a los grandes depredadores como *Tyrannosaurus*, y a carnívoros pequeños y ágiles como *Deinonychus* y *Velociraptor*. Las aves descendientes de este linaje.

**Orden Ornithisquios** (Gr. *ornis*, ave, + *ischion*, cadera). Herbívoros bipedos y cuadrípedos, como *Sagittarius*, *Triceratops* y *Parasaurornithomimus*, estructura de la cadera avanzada (de tipo ave).

**Subclase Sinápsidos** (Gr. *syn*, junto, + *apsis*, arco). Amniotas cuyo cráneo tiene un par de aberturas temporales laterales.

**Orden Pelicosauros** (Gr. *pelos*, pelo de madera, + *sauros*, lagarto). Sinápsidos del Carbonífero y el Pérmico, con muchos rasgos amniotas primitivos; carnívoros y herbívoros.

**Orden Terapsidos** (Gr. *ther*, animal salvaje, + *apsis*, arco). Sinápsidos del Pérmico y el Triásico, con muchos caracteres de mamífero; tanto herbívoros como carnívoros. Los mamíferos descendientes de esta línea.

## Orden Cocodrilios: cocodrilos y caimanes

Los cocodrilos actuales son los únicos reptiles supervivientes del linaje de los arcosauros que dio lugar a la gran radiación de los dinosaurios en el Mesozoico, y a las aves. Aunque los cocodrilos



Figura 26-27

El tuatara, *Sphenodon punctatum*, es el único representante vivo del orden Esfenodontos. Este «fósil viviente» tiene un «ojo parietal bien desarrollado en la bóveda de la cabeza, con una retina, un cristalino y conexiones nerviosas con el encéfalo. Aunque este ojo está cubierto con escamas, es sensible a la luz. El ojo parietal quizá desarrolló una importante función como órgano sensorial en los reptiles primitivos. El tuatara únicamente se encuentra en la actualidad en algunas islas de la costa de Nueva Zelanda.

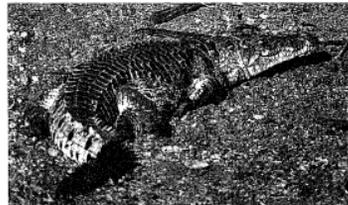
modernos pertenecen a una línea que comienza su radiación en la última parte del período Cretácico, difieren en pocos detalles estructurales de los cocodrilos primitivos de principios del Mesozoico. Han permanecido casi sin cambios durante unos 200 millones de años, pero los cocodrilos se enfrentan a un futuro incierto en este mundo dominado por el hombre. Los cocodrilos modernos se dividen en tres familias: los aligátres y caimanes, fundamentalmente del Nuevo Mundo; los cocodrilos, ampliamente distribuidos y que incluyen al cocodrilo marino, uno de los mayores reptiles vivos, y los gaviales, representados por una única especie de la India y Birma.

Todos los cocodrilos tienen un cráneo alargado, reforzado y robusto, con una musculatura mandibular muy poderosa, dispuesta para proporcionar una apertura amplia y un rápido y potente cierre. Los dientes están alojados en alvéolos, una disposición denominada **tecodonta**, que fue típica de los arcosauros y de las primeras aves. Otra adaptación, que no aparece en ningún otro vertebrado excepto en los mamíferos, es un paladar secundario completo. Esta innovación permite a los cocodrilos respirar cuando tienen la boca llena de agua, de comida, o de ambas cosas. Los cocodrilos también comparten con las aves y los mamíferos un corazón tetracámaro, con atrios y ventrículos completamente divididos.

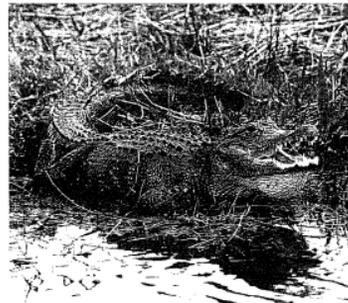
El cocodrilo marino, *Crocodylus porosus*, del sur de Asia, y el cocodrilo del Nilo, *C. niloticus* (Figura 26-28A) llegan a alcanzar gran tamaño (se han citado adultos de hasta 1000 kilos) y son rápidos y agresivos. Los cocodrilos han llegado a atacar al ganado, a ciervos y a personas. Los aligátres o caimanes (Figura 26-28B) son menos agresivos que los cocodrilos y, desde luego, mucho menos peligrosos para el hombre. En los Estados Unidos, *Alligator mississippiensis* (Figura 26-27B) es la única especie de aligátor. *Crocodylus acutus*, restringido al extremo sur de Florida, es la única especie de cocodrilo. Los de mayor tamaño son de todas formas animales poderosos, y los adultos prácticamente carecen de enemigos si exceptuamos

al hombre. Su talón de Aquiles son los estados del desarrollo. Los nidos abandonados por la madre son en muchos casos descubiertos y atacados por mamíferos que se comen los huevos, y los caimanes jóvenes pueden ser devorados por grandes peces o aves acuáticas.

Los caimanes macho pueden lanzar llamadas graves en la estación de cortejo. Los aligátres y los cocodrilos son ovíparos. Generalmente ponen de 20 a 50 huevos en una masa de vegetación, custodiados por la hembra que, cuando eye las aves de los jóvenes en el momento de la eclósión, responde abriendo el nido para permitirles escapar. Como en muchas tortugas y algunos lagartos, la temperatura de incubación de los huevos determina la proporción de los sexos de la prole. Sin embargo, y a diferencia de las tortugas (p. 571), las temperaturas bajas en los nidos sólo producen hembras, mientras que las altas dan lugar sólo a machos, lo que da como resultado proporciones de sexos muy descompensadas en



A



B

Figura 26-28

A, Cocodrilo del Nilo, *Crocodylus niloticus*, tomando el sol. El cuarto diente de la mandíbula inferior sobresale por fuera de la mandíbula superior, más estrecha. Los aligátres o caimanes carecen de este rasgo. B, Caimán o aligátor americano, *Alligator mississippiensis*, un habitante cada vez más frecuente de ríos, marismas y pantanos del sudeste de los Estados Unidos.

<sup>1</sup>Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate paleontology and evolution*. New York, W.H. Freeman and Company.

sido primitivo, con dos aberturas temporales rodeadas por arcos completos. El tuatara también presenta un ojo parietal bien desarrollado y completo, con restos patentes de córnea, cristalino y retina (aunque por estar enterrado bajo la piel sólo puede registrar cambios en la intensidad de la luz). *Sphenodon* representa una de las más bajas tasas de evolución: conocidas en los vertebrados.

algunas áreas. Por ejemplo, en una zona de estudio en Louisiana, las hembras superaban a los machos en razón de cinco a uno.

Los cocodrilos y los aligatores o caimanes pueden distinguirse por la morfología de la cabeza. Los cocodrilos tienen un morro relativamente estrecho, y cuando cierran la boca, es visible el cuarto

diente de la mandíbula inferior, que queda alojado en una muesca de la superior. Los caimanes tienen generalmente un morro más ancho, y el cuarto diente de la mandíbula inferior queda oculto con la boca cerrada (Figura 26-28). Los gaviales tienen un morro muy estrecho, y son funcionalmente piscívoros.

Las anisotas divergieron de un grupo de tetrápodos primitivos durante el final del Paleozoico, hace 300 millones de años, y se diversificaron rápidamente en formas que ocuparon distintos hábitats acuáticos y terrestres. Su éxito, como los primeros vertebrados verdaderamente terrestres, es atribuible al huevo amniótico, cuyas cuatro membranas extraembriónicas (amnios, alantoides, corion y saco vitelino) proporcionan al embrión la posibilidad de desarrollarse rápidamente en tierra. Otras adaptaciones de los amniotas son su gruesa piel seca y escamosa que impide la pérdida de agua, la excreción de urea o ácido úrico, y los pulmones complejos ventilados por músculos del tronco.

Antes del final del Paleozoico, los amniotas sufrieron una radiación que los dividió en tres líneas de acuerdo con la estructura craneal: los anápsidos, que carecen de aberturas temporales; los sínapsidos, con una ventana temporal; y la línea de los dípsidos, con dos ventanas. Los primeros dípsidos fueron los lagartos y los reptiles no aviares actuales (tentativamente incluyen a las tortugas) y a las aves. No hay descendientes actuales de los anápsidos del Paleozoico. Un clado de dípsidos, los arcosaurios, sufrieron una gran radiación en todo el mundo durante el Mesozoico, dando lugar a grandes formas morfológicamente muy diversas, como los icliosauros, los plesiosauros, los pterosaurios y los dinosaurios. Aunque actualmente se han extinguido, los descendientes de algunos dinosaurios sobrevivieron a la gran extinción del final del Mesozoico y se diversificaron dando lugar a las aves.

Las tortugas (orden Testudines), con sus caparazones característicos, han cambiado poco su diseño desde el Triásico. Las tortugas son un pequeño grupo de longevos especies terrestres, semiacuáticas, acuáticas y marinas. Carecen de dientes, son todas ovíparas y enterran sus huevos, incluso las especies marinas.

Los lagartos y serpientes (orden Escamosos) comprenden el 95% de todos los reptiles vivos. Los lagartos (suborden Lacertilia) son un grupo diversificado y abundante, particularmente en climas húmedos. Se diferencian de las serpientes por presentar habitualmente dos

paredes de patas (algunas especies son ápodas), ambas hemimandíbulas inferiores unidas, párpados móviles y ojo externo. Los lagartos y las serpientes son ectotermos, y regulan su temperatura moviéndose entre entornos diferentes. La mayoría de los lagartos y serpientes son ovíparas, aunque la viviparidad no es rara, especialmente en los climas frescos. Las culebrillas ciegas o anfisbénidos son un grupo de lagartos tropicales poco numerosos, de formas hipóginas, adaptadas a la vida excavadora. Tienen cuerpos anillados, son ápodas y poseen un cráneo macizo.

Las serpientes, que evolucionaron de un grupo de lagartos, se caracterizan por sus cuerpos alargados, por ser totalmente ápodas y por un cráneo altamente cinético que les permite tragar presas enteras, incluso mucho más grandes que el diámetro de la propia serpiente. La mayor parte de las serpientes dependen de los sentidos químicos, especialmente los órganos de Jacobson, para cazar, más que de los poco desarrollados sentidos auditivo y visual. Dos grupos de serpientes (las boas y las víboras de foseta) tienen órganos especiales para la detección de infrarrojos que sirven para seguir a las presas de sangre caliente. Algunas serpientes tragan a sus presas vivas; otras matan a sus víctimas por constricción o con veneno. Los distintos grupos de serpientes venenosas se distinguen por la anatomía y la situación de sus colmillos.

Los tuataras de Nueva Zelanda (orden Esfenodontos) son una especie relicta, y el único superviviente de un grupo que ha desaparecido hace 100 millones de años. Presentan varias características primitivas que son totalmente idénticas a las de los dípsidos fósiles del Mesozoico.

Los cocodrilos y los caimanes (orden Crocodylidos) son los únicos reptiles representantes de la línea de los arcosaurios, que dio lugar a los dinosaurios, ya extinguidos, y a las aves actuales. Los cocodrilos cuentan con varias adaptaciones para una vida carnívora y semiacuática, lo que incluye un cráneo masivo con mandíbulas poderosas y un paladar secundario. Son los mayores reptiles vivos y tienen la conducta social más compleja de todo el grupo.

1. ¿Cuáles son las cuatro membranas asociadas con los huevos amnióticos? ¿Cuál es la función de cada una de ellas?
2. ¿En qué difieren la piel y los sistemas respiratorios de los amniotas de los de sus antecesores tetrápodos?
3. Las amniotas están divididos en tres grupos de acuerdo con la morfología de su cráneo. ¿Cuáles son estos grupos y en qué difieren sus cráneos? De los amniotas actuales, ¿cuáles se han originado a partir de estos tres grupos?
4. ¿Por qué se considera a los reptiles como parafiléticos y no como monofiléticos? ¿Cómo han revisado los taxónomos cladistas el contenido de este taxón para que pueda calificarse de monofilético?
5. Describa los aspectos por los que los reptiles no aviares están más adaptados a la vida en tierra, funcional o estructuralmente, que los anfibios.

6. Describa las principales características de las tortugas que las distinguen de los otros órdenes de reptiles.
7. ¿Cómo afecta la temperatura del nido a los huevos de las tortugas? ¿Y a los de los cocodrilos?
8. ¿Qué se conoce por cráneo "cinético" y en qué animales aparece? ¿Cómo son capaces las serpientes de tragar animales tan grandes?
9. ¿En qué se parecen los órganos sensoriales de las serpientes a los de los lagartos y en qué sentido se han especializado para sus estrategias alimentarias?
10. ¿Cómo son los anfisbénidos? ¿Qué adaptaciones morfológicas presentan para la excavación?
11. Distinga los dinosaurios sauriscios de los ornitiscios de acuerdo con la anatomía de la pelvis. ¿Qué grupo dio lugar a las aves?

12. ¿Cómo pueden respirar las serpientes y los cocodrilos cuando sus bocas están llenas de comida?
13. ¿Cuál es la función del órgano de Jacobson de las serpientes?
14. ¿Cuál es la función de la foseta de las víboras de foseta?
15. ¿Qué diferencia hay en la estructura o localización de los colmillos en una serpiente de cascabel, una cobra y un boomslang africano?
16. La mayoría de las serpientes son ovíparas, pero algunas son ovovivíparas o vivíparas placentarias. Compare estos métodos de reproducción en los escamosos, ¿en qué regiones es más común la viviparidad?
17. Describa cómo se mueven las serpientes por ondulación lateral. ¿Por qué sería inútil esta forma de locomoción en una

superficie inestable (como la arena) o en una superficie que no tuviera irregularidades? ¿Qué formas de locomoción podría utilizar una serpiente en estas condiciones?

18. ¿Por qué el tuatara (*Sphenodon*) es especialmente interesante para los biólogos? ¿Dónde tendría que ir para ver uno en su hábitat natural?
19. ¿De qué línea dípsida descienden los cocodrilos? ¿Qué otros grupos de vertebrados, fósiles y actuales, pertenecen a esa línea? ¿Qué caracteres, estructurales y de comportamiento, hacen a los cocodrilos más avanzados que otros reptiles actuales?

Alvarez, W. and F. Sauer. 1990. An entomological impact. *Sci. Am.* 263:78-84 (Oct.). 263:78-84 (Oct.). En este artículo y en otro del mismo número de *Scientific American IV. E. Courtillot. «Una erupción volcánica» se interpretan los mismos datos sobre la extinción masiva del Cretácico de forma opuesta.*

Cogger, H. G., and R. G. Zweifel (eds.). 1998. *Encyclopedia of reptiles and amphibians*. San Diego, Academic Press. Este complejo, puesto al día y magníficamente ilustrado volumen ha sido escrito por algunos de los mejores herpetólogos.

Crews, D. 1994. Animal sexuality. *Sci. Am.* 270:108-114 (Jan.). *Las estrategias reproductivas de los reptiles, incluida la determinación del sexo genético del sexo, profundizan en los orígenes y funciones de la sexualidad.*

Erickson, G. M. 1999. *Brathing like into Tyrannosaurus rex*. *Sci. Am.* 281:42-49 (Sept.). *Las presas actuales sugieren que T. Rex era gregario, y que sus costumbres alimentarias eran carnívoras y depredadoras.*

Greene, H. W. 1997. *Snakes: The evolution of mystery in nature*. Berkeley, University of California Press. *Bellas fotografías en un libro bien escrito, tanto para científicos como para aficionados.*

Halliday, T. B., and K. Adles (eds.). 1986. *The encyclopedia of reptiles and amphibians*. New York, Facts on File, Inc. *Excelente libro de referencia con ilustraciones de gran calidad de los grupos de reptiles, con una introducción muy útil sobre orígenes y características.*

King, G. 1996. *Reptiles and herpetology*. London, Chapman & Hall. *Explica las adaptaciones que usan los reptiles para obtener sus nutrientes a partir de una dieta herbívora.*

Lillywhite, H. B. 1986. Snakes, blood circulation and gravity. *Sci. Am.* 259:92-98 (Dec.). *Incluso las serpientes largas son capaces de mantener la circulación sanguínea cuando se ponen en posición vertical, mediante reflejos circulatorios especiales que controlan la presión sanguínea.*

Lohman, K. J. 1992. How sea turtles navigate. *Sci. Am.* 266:100-106 (Jan.). *Pruebas recientes sugieren que las tortugas marinas utilizan el campo magnético terrestre y la dirección de las olas del océano para orientarse al navegar de vuelta a sus playas de nacimiento, donde pondrán sus huevos.*

Mattison, C. 1995. *The encyclopedia of snakes*. New York, Facts on File, Inc. *Libro ilustrado generalmente que trata la evolución, la fisiología, el comportamiento y la clasificación de las serpientes.*

Norman, D. 1991. *Dinosaur New York*. Prentice-Hall. *Un compendio muy ameno sobre la vida y la evolución de los dinosaurios, con cuidadas ilustraciones.*

Paul, G. S. 2000. *The Scientific American book of dinosaurs*. New York, St. Martin's Press. *Ensayos que sobreviven la morfología funcional, la conducta, la evolución y la extinción de los dinosaurios.*

Pirank, E. R., and L. J. Vitt. 2003. Lizards windows to the evolution of diversity. Berkeley, University of California Press. *Cienas de fotografías en color iluminan un tratado sobre la conducta y la evolución de los lagartos.*

Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky, and K. D. Wells. 2003. *Herpetology*, ed. 3. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice-Hall. *Un completo manual sobre la diversidad, la fisiología, la conducta, la ecología y la conservación de reptiles y anfibios.*

Samuels, S., and K. L. M. Martin (eds.). 1997. *Amniotes origins: completing the transition to land*. San Diego, Academic. *Discute la diversidad, la evolución, la ecología y la morfología adaptativa de los primeros amniotas, con especial énfasis en el origen del huevo amniótico.*

Zug, G. R., L. J. Vitt, and J. P. Caldwell. 2001. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*, ed. 2. San Diego, Academic Press. *Manual general de herpetología actualizado.*

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanipz14e](http://www.mhhe.com/hickmanipz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

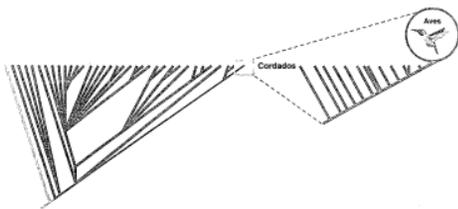
## 27

## Las aves

- FILO CORDADOS
- CLASE AVES



Cigüeñas en vuelo nocturno de emigración.



## Un largo viaje para veranear

Quizás estaba escrito que las aves, tras dominar el vuelo, pudieran utilizar esta facultad para llevar a cabo largas y arduas migraciones estacionales. El viajar entre regiones de inverna da en el sur y regiones de cría en el norte durante el verano, con largos días y abundancia de insectos, permite a los padres alimentar cumplidamente a las crías. En el norte, los depredadores de aves no son especialmente abundantes, y la aparcería breve, una vez al año, de pollos vulnerables no facilita el crecimiento de las poblaciones de depredadores. Las migraciones también incrementan enormemente la cantidad de espacio disponible para la actividad reproductora, reduciendo así la agresividad por motivos territoriales. Finalmente, la migración favorece la homeostasis (el equilibrio de procesos fisiológicos que mantiene la estabilidad interna) al permitir a las aves evitar los climas extremos.

Todavía nos siguen asombrando las migraciones, y aún queda mucho que aprender sobre sus mecanismos. ¿Cómo se decide el momento de migrar, y qué determina que cada ave almacene las reservas suficientes para el viaje? ¿Cómo se originaron las rutas migratorias, a veces difíciles y complicadas, y qué instrumentos utilizan las aves para orientarse? ¿Cuál es el origen de la fuerza instintiva que les hace seguir la retirada del invierno hacia el norte? Porque es el instinto el que guía las olas migratorias en primavera y otoño, una obediencia instintiva y ciega que lleva a la mayoría de las aves con éxito hasta su destino en el norte, mientras muchas otras crían y mueren, víctimas de la siempre desafiante naturaleza.

De todos los vertebrados, las aves (L. plural de *avis*, pájaro) son el grupo más fácil de observar, más melodioso y muchos piensan que también el más hermoso. Con más de 9700 especies distribuidas sobre prácticamente todo el globo, las aves son el grupo más numeroso de vertebrados, con excepción de los peces. Las aves se encuentran en bosques y en desiertos, en montañas con regularidad el polo Norte y una, un eskuja, ha sido visto en el polo Sur. Algunas aves viven en total oscuridad en cuevas, orientándose gracias a la ecolocalización, mientras que otras bucean a profundidades de más de 45 m para capturar animales acuáticos. El colibrí abeja de Cuba, que únicamente pesa 1.8 g, es uno de los vertebrados endotermos más pequeños.

La única característica que diferencia a las aves de otros animales son las plumas. Si un animal tiene plumas es un ave; si carece de ellas, no lo es. Ningún otro grupo de vertebrados lleva una etiqueta de identificación tan fácilmente reconocible como ésta. Algunos dinosaurios terópodos también tenían plumas, pero no eran estructuras capaces de soportar el vuelo.

Existe una gran uniformidad de estructura entre las aves. A pesar de los aproximadamente 150 millones de años de evolución, durante los cuales proliferaron y se adaptaron a diferentes géneros de vida especializados, no tenemos ninguna dificultad para reconocer a un ave como tal. Además de las plumas, todas presentan extremidades anteriores modificadas como alas (aunque éstas no siempre sean utilizadas para el vuelo); todas tienen extremidades posteriores adaptadas para la marcha, la natación o para posarse sobre las ramas, todas tienen picos óseos, y todas ponen huevos. La razón para esta gran uniformidad estructural y funcional es que las aves han evolucionado como máquinas voladoras, lo que restringe en gran manera la diversidad morfológica, mucho más patente en otras clases de vertebrados.

Toda la anatomía de las aves está diseñada en torno al vuelo. Una vida aérea para un vertebrado grande es un reto evolutivo muy importante. Un ave debe, por supuesto, tener alas para sostenerse y propulsarse. Los huesos deben ser ligeros y huecos y, sin embargo, altamente eficientes para contrarrestar la intensa demanda metabólica del vuelo y también servir como un instrumento termorregulador que mantenga una temperatura corporal constante. Un ave debe tener un sistema digestivo rápido y eficiente para procesar una dieta rica en energía. Debe tener una alta tasa metabólica y un sistema circulatorio de alta presión. Pero por encima de todo, debe poseer un sistema nervioso muy desarrollado y sentidos agudos, especialmente la visión, que debe ser excelente, para poder enfrentarse a los complejos problemas de un vuelo a altas velocidades.

## ORIGEN Y RELACIONES

Hace aproximadamente 147 millones de años, un animal volador se ahogó y quedó sobre el fondo de un lago tropical en lo que es actualmente Baviera (Alemania), fue rápidamente cubierto con finos sedimentos y llegó a fosilizar. En este estado permaneció hasta que fue descubierto en 1861 por un obrero que se encontraba extrayendo pizarra en una cantera caliza. El fósil era de aproximadamente el tamaño de un huevo, con un cráneo no muy diferente al de las aves modernas, excepto en que las mandíbulas en forma de pico tenían pequeños dientes óseos situados dentro de alvéolos, al igual que ocurre en los reptiles (Figura 27-1). El esqueleto era decididamente reptiliano, con una larga cola ósea, dedos con uñas y costillas abdominales. Pudo perfectamente haber sido clasificado como un dinosaurio terópodo, salvo porque llevaba el sello inconfundible de las **plumas**, esas maravillas de la ingeniería biológica que

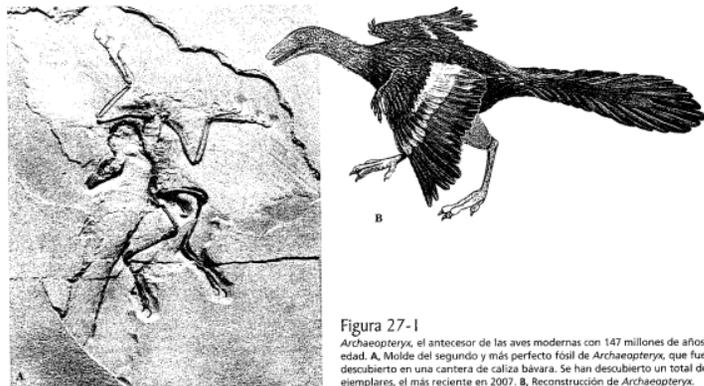


Figura 27-1

Archaeopteryx, el antecesor de las aves modernas con 147 millones de años de edad. A, Molde del segundo y más perfecto fósil de Archaeopteryx, que fue descubierto en una cantera de caliza bávara. Se han descubierto un total de diez ejemplares, el más reciente en 2007. B, Reconstrucción de Archaeopteryx.

solo poseen las aves. *Archaeopteryx lithographica* (en griego quiere decir, 'antigua ala grabada en piedra'), como se llamó al fósil, fue un descubrimiento particularmente afortunado, ya que la secuencia fósil de las aves es notoriamente pobre. El hallazgo era revolucionario porque probaba, más allá de toda duda razonable, la relación filogenética entre las aves y los dinosaurios terópodos.

Los zólogos han reconocido desde antiguo la semejanza de aves y reptiles. Los cráneos de ambos se unen a la primera vértebra del cuello mediante una única articulación 'en bola', el cóndilo occipital (los mamíferos tienen dos cóndilos). Las aves y los reptiles tienen un único hueso en el oído medio, el estribo (los mamíferos tienen tres huesos en el oído medio). Tanto aves como reptiles poseen una mandíbula inferior compuesta por cinco o seis huesos, mientras que la de los mamíferos presenta un único hueso, el dentario. Las aves y los reptiles eliminan sus desechos nitrogenados en forma de ácido úrico, los mamíferos lo hacen como urea. Tanto aves como reptiles ponen huevos similares, con yema, en los que el embrión comienza su desarrollo en la superficie, con divisiones poco profundas.

El gran zoólogo inglés Thomas Henry Huxley estaba tan impresionado con éstas y otras semejanzas anatómicas y fisiológicas entre aves y reptiles que llamó a las primeras 'reptiles glorificados' y las clasificó dentro de un grupo de dinosaurios denominados terópodos (Figuras 27-2 y 27-3). Estos dinosaurios comparten muchos caracteres derivados con las aves, el más obvio de los cuales es un cuello largo y móvil, en forma de S.

Los Dromeosauros, un grupo de terópodos entre los que se encuentra *Velociraptor*, comparten con las aves muchos caracteres derivados adicionales, como la furcula (claviculas fusionadas) y los huesos lunares del carpo, que permiten ciertos movimientos durante el vuelo (Figura 27-3). Hay más pruebas que ligam a los dromeosauros con las aves, procedentes de los fósiles de finales del Jurásico y principios del Cretácico descubiertos recientemente en la provincia de Liaoning, en China. Estos espectaculares fósiles, como *Protarchaeopteryx* y *Gaudrypteryx*, son terópodos semejantes a los dromeosauros, pero ¡con plumas! Sin embargo, no es probable que estos dinosaurios emplumados pudieran volar, ya que tenían extremidades anteriores cortas y los véxelos de las plumas eran simétricos (las plumas de vuelo de las aves modernas son asimétricas). Aunque estas plumas no pudieran utilizarse para el vuelo activo, podrían ser adecuadas para controlar planeos o descensos desde los árboles. Las plumas primitivas, al igual que las actuales, pudieron estar coloreadas y tener funciones de exhibición social. Otros dinosaurios terópodos recientemente descubiertos en China, como *Sinosauropteryx*, aparecen cubiertos con filamentos que parecen homólogos a las plumas. La cobertura filamentososa de estos dinosaurios probablemente tuvo funciones de aislamiento y es un precursor de las plumas con véxelo. Otros fósiles de aves, procedentes de España y Argentina, son más avanzados que *Archaeopteryx*, y documentan el desarrollo de un esternón aplanado y un álula (Figura 27-7), la pérdida de los dientes y la fusión de huesos característica de las aves modernas. Queda claro que una clasificación de tipo filogenético debería incluir a las aves con los dinosaurios terópodos. De acuerdo con ello, los dinosaurios no se han extinguido: están con nosotros y son las aves!

Las aves vivas (Neornites) se dividen en dos grandes grupos: (1) **Paleognatas** (*Gr. palaios*, antiguo, + *gnathos*, mandíbula), las grandes aves no voladoras semejantes al avestruz y los kiwis, a menudo denominadas ratites, que tienen un esternón plano con músculos pectorales mal desarrollados, y (2) las **Neognatas** (*Gr. neos*, nuevo,

+ *gnathos*, mandíbula), las aves voladoras que presentan un esternón con quilla en el que se insertan los poderosos músculos del vuelo. Existen varias aves neognatas no voladoras, algunas de las cuales carecen incluso de quilla (Figura 27-4). La incapacidad para el vuelo ha aparecido independientemente dentro de muchos grupos de aves; el registro fósil revela la existencia de chochinos, palomas, papagayos, grullas, patos, alcas e incluso lechuzas incapaces para volar; los pingüinos no vuelan, pero usan sus alas para 'volar en el agua' (p. 208). La pérdida de la capacidad de vuelo casi siempre ha evolucionado en islas en donde existen pocos depredadores terrestres. Las únicas aves ápteras que viven en los continentes hoy son las grandes paleognatas, tales como el avestruz, el ándalo, el castaño y el emú, capaces de desarrollar grandes velocidades a la carrera para huir de sus depredadores. El avestruz puede correr a 70 km/h, y se pretende haber registrado velocidades de 96 km/h. La evolución y la dispersión de las aves no voladoras se discuten en las pp. 115 y 819, respectivamente.

Los cuerpos de las aves no voladoras están rediseñados de forma espectacular. Todas las restricciones para el vuelo han sido eliminadas. La quilla del esternón se pierde, así como los músculos poderosos del vuelo (hasta el 17% del peso corporal en las aves voladoras), al tiempo que otros aparatos especializados de vuelo desaparecen. Como el peso corporal ya no es una restricción, las aves no voladoras tienden a ser grandes. Algunas aves no voladoras extinguidas eran enormes: las más gigantes de Nueva Zelanda pesaban más de 225 kg, y el pájaro elefante de Madagascar, la mayor ave que haya existido jamás, posiblemente llegaba a los 450 kg y tenía 2 m de altura.

## ADAPTACIONES ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES PARA EL VUELO

Del mismo modo que un avión debe ser diseñado y construido según unas condiciones aerodinámicas estrictas si ha de volar, así deben las aves enfrentarse a los requisitos estructurales precarios que les permitan ser animales aéreos. Todas las adaptaciones especiales que se encuentran en los seres voladores contribuyen a dos cosas: más potencia y menos peso. El vuelo por parte del hombre se hizo posible cuando desarrolló una máquina de combustión interna y aprendió a reducir la relación de peso a potencia hasta un punto crítico. Las aves hicieron esto hace millones de años, pero éstas hacen mucho más que volar: deben alimentarse y convertir la comida en un combustible de alta energía, escapar de los depredadores, reparar sus propios daños, mantener una temperatura corporal constante y reproducirse.

### Plumas

Una pluma es muy ligera y, sin embargo, posee una increíble rigidez y fuerza tensional. Las plumas más típicas son las de contorno o **coberteras**, que cubren y delimitan el cuerpo del ave. Una típica pluma cobertera consta de un **cálimo** hueco o escapo que está metido en un folículo dentro de la piel y un **raquis** (eje), continuación del cálimo, portador de numerosas **barbas** (Figura 27-5). Las barbas están ordenadas de forma paralela y se disponen diagonalmente

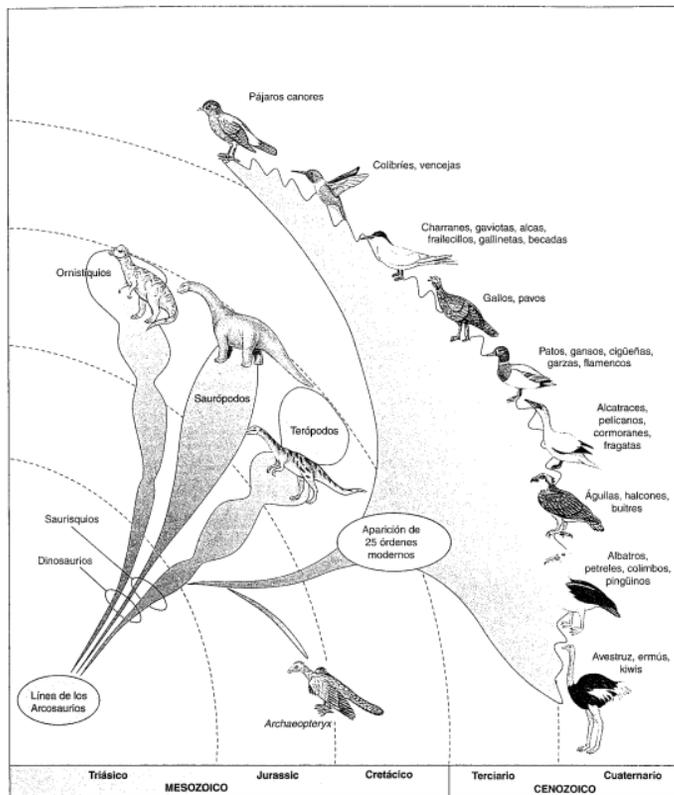
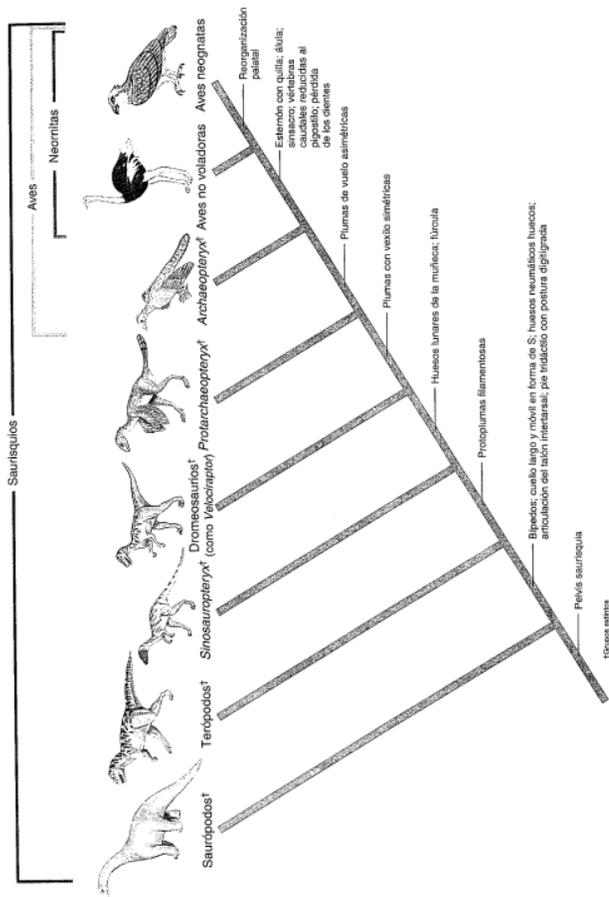


Figura 27-2

Evolución de las aves modernas. De los 30 órdenes actuales, solamente se muestran los 9 mayores. El ave más antigua que se conoce, *Archaeopteryx*, vivió en el Jurásico superior, hace aproximadamente 147 millones de años. *Archaeopteryx* comparte muchos aspectos especializados de su esqueleto con los dinosaurios terópodos, y se considera que evolucionó dentro de su línea. La evolución de los modernos órdenes de aves se produjo de forma muy rápida durante los periodos Cretácico y Terciario inferior.



**Figura 27-3** Características de los Saurisquios, que muestra las relaciones de varios taxones con las aves modernas. Se citan algunos caracteres derivados compartidos, fundamentalmente los relacionados con el vuelo, que se han utilizado para reconstruir la genealogía. Los ornitomisquios son el grupo hermano de los saurisquios y todos ellos son miembros del clado *Archaeosauros* (Figura 26-1, p. 565, y 26-2, p. 566).

**Figura 27-4**

Una de las más raras aves en una tierra extraña es el cormorán áptero de las islas Galápagos (*Nannopterum harrisii*) que aquí está secando sus alas después de una incursión de buceo en busca de comida. Es un excelente nadador que se propulsa a través del agua con sus patas para cazar peces y pulpos. El cormorán áptero es un ejemplo de ave carenada (que tiene un esternón con quilla) que ha perdido la quilla y la capacidad para volar.



hacia afuera a ambos lados, para formar una superficie plana y extensa, que denominamos limbo o estandarte (**vexilo**). En él pueden existir varios cientos de barbas.

Si la pluma es examinada al microscopio, cada barba parece ser una réplica en miniatura de la pluma, con numerosos filamentos paralelos llamados **bárbulas**, que se disponen a ambos lados de la barba y se extienden lateralmente a partir de ella. Puede haber hasta 600 bárbulas a ambos lados de una barba, lo que supone más de un millón de bárbulas por cada pluma. Las bárbulas de una barba se solapan con las bárbulas de una barba vecina, y de una forma tal que quedan enlazadas con gran tenacidad mediante pequeños ganchos. En caso de que dos barbas adyacentes se separasen, y se necesitara una fuerza considerable para separar un estandarte, vuelven a unirse instantáneamente al estar la pluma por las puntas de los dedos. El ave, por supuesto, hace esto con su pico y gran parte de su tiempo lo dedican al acicalamiento para mantener a las plumas en perfectas condiciones.

### Tipos de plumas

En las aves existen diferentes tipos de plumas, que realizan diversas funciones. Las **plumas coberteras** (Figura 27-5E) dan al ave su forma externa y son del tipo que se ha descrito. Las coberteras que se extienden más allá del cuerpo y se utilizan en el vuelo se denominan **plumas de vuelo** (rectrices o timoneras y remeras). Las plumas protectoras o **plumón** (Figura 27-5H) son suaves penachos escondidos por debajo de las plumas coberteras. Son suaves porque sus bárbulas carecen de ganchos. Son especialmente abundantes en el pecho y el abdomen de las aves acuáticas y en los pollos de aves cinegéticas, y sirven principalmente para conservar el calor. Las **filoplumas** (Figura 27-5G) tienen aspecto de pelos o de plumas degeneradas; cada una de ellas es un débil raquis con un penacho de pequeñas barbas en el extremo. Son los pelos-de una gallina desplumada, y no se les conoce función alguna. Las cerdas de alrededor de las comisuras bucales de los vencejos y los choacabras son posiblemente filoplumas modificadas. Un cuarto tipo de pluma muy modificada, llamado **plumón polvosa**, aparece en garzas, avetores, halcones y papagayos. Sus extremos se desintegran a medida que crecen, y van soltando un polvo con aspecto de talco, que ayuda a impermeabilizar las plumas y a proporcionarles un brillo metálico.

### Características de la clase Aves

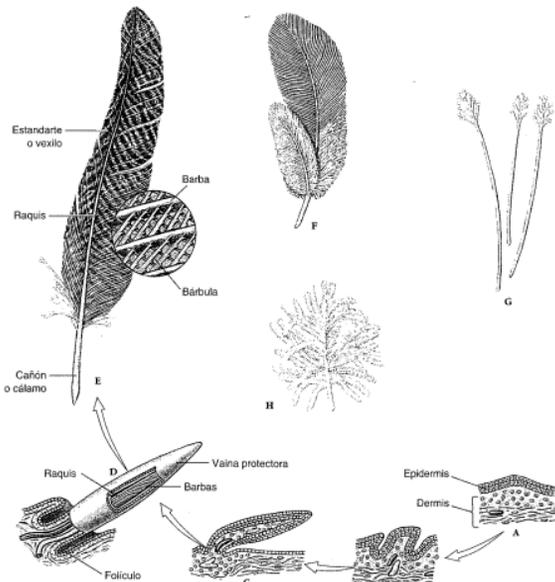
1. Cuerpo normalmente fusiforme, con cuatro regiones: cabeza, cuello, tronco y cola; **cuello largo y en forma de S**.
2. Dos pares de extremidades, las **anteriores normalmente adaptadas para el vuelo**; las posteriores adaptadas de varias formas para posarse, andar y nadar; pie con cuatro dedos (dos o tres en algunos).
3. Cobertura epidérmica formada por **plumas y escamas** en las patas; tegumento fino de epidermis y demias; sin glándulas sudoríparas; una glándula sebácea o acetosa sobre la base de la cola, en la rabadilla; **plumitas del oído rudimentarias**.
4. **Esqueleto totalmente osificado con cavidades neumáticas**; huesos del cráneo fusionados con un **condilo occipital**; cráneo displicado con ventana anterior; cada mandíbula cubierta con una vaina córnea, formando un **pico**; **sin dientes**; costillas con salientes de refuerzo, los salientes unincluidos, que unen las costillas adyacentes; **cola corta**, reducida al **pigostilo**; el esternón está bien desarrollado, con una quilla; un **único hueso en el oído medio**.
5. Sistema nervioso bien desarrollado, con 12 pares de nervios craneales y un encefalo con un **gran cerebro y lóbulos ópticos**.
6. Sistema circulatorio con un **corazón cuatripartito**, con dos atriis y dos ventrículos; circuitos pulmonar y sistémico completamente separados; **persistencia del cayado aórtico derecho** como aorta dorsal; entrocitos nucleados.
7. **Endotermos**.
8. Respiración mediante pulmones ligeramente expansibles (**parabronquios**), provistos de delgados **sacos aéreos** entre los órganos viscerales y el esqueleto; **stringe (aparato fonador)** próxima al punto de unión entre la tráquea y los bronquios.
9. Sistema excretor de riñón metanefrítico; los uréteres se abren en la cloaca; **no existe vejiga**; orina semi-sólida; el principal residuo nitrogenado es el ácido úrico.
10. Sexos separados; testículos pares, con los vasos deferentes desembocando en la cloaca; **las hembras sólo presentan el ovario y el oviducto izquierdos**; órgano copulador en patos, gansos, palmeñatas, y en pocos más.
11. Fecundación interna, **huevo amniótico con mucho vitelo y cáscaras duras, cálcicas; incubación externa**; los jóvenes pueden ser activos en el momento de la eclosión (**precoeces**) o estar desnutridos e indefensos (**altriciales**); determinismo sexual cromosómico (hembras heterogaméticas).

### Origen y desarrollo

Igual que una escama de reptil, de la que es homóloga, la pluma crece a partir de una elevación epidérmica superpuesta a una papila dérmica que la nutre (Figura 27-5A). Sin embargo, en vez de aplastarse igual que una escama, la pluma se enrolla como un cilindro o esbozo de pluma que se hunde en un folículo plumoso a partir del cual crecerá. Durante el crecimiento en el folículo se acumulan pigmentos (lipocromos y melanina) a las células epidérmicas. Conforme la pluma se hace más grande, y al final de su crecimiento, las barbas y el raquis, blandos, se endurecen por el depósito de queratina. La funda protectora se rasga, lo que permite que salga el extremo de la pluma y se desplieguen las barbas.

## Figura 27-5

Tipos de plumas de aves y su desarrollo. A a E, Estados sucesivos en el desarrollo de una pluma cobertera. El crecimiento se realiza dentro de una vaina protectora. D, que se rasga cuando el crecimiento ha terminado y permite desplegar a la pluma madura. F a H, Otras variedades de plumas que incluyen una pluma cobertera con un raquis secundario, F, fitoplumas, G, y una pluma de revestimiento o plumón, H.



## Muda

Cuando una pluma está totalmente desarrollada, como un pelo de un mamífero, es una estructura muerta. La sustitución o muda de las plumas es un proceso muy ordenado. Con la excepción de los pinguinos o pájaros nido, que mudan en su totalidad en un determinado momento, las plumas son reemplazadas gradualmente para evitar la aparición de parches desprovistos de ellas. Las plumas remeras y timoneras son sustituidas en pares exactos, uno a cada lado del cuerpo, de tal manera que se mantenga el equilibrio (Figura 27-6). Los reemplazos aparecen antes de que el siguiente par se haya perdido, y la mayor parte de las aves pueden continuar volando sin mayores inconvenientes durante el período de muda; sin embargo, muchas aves acuáticas, como los patos y los gansos, pierden a la vez todas sus plumas primarias, con lo que quedan incapacitadas para el vuelo durante la fase de muda, llamada mancada. Muchas de estas aves se preparan con antelación, trasladándose a lagos o charcas aisladas donde puedan encontrar alimento y escapar fácilmente de los enemigos. Casi todas las aves mudan por lo menos una vez al año, normalmente a finales de verano, después de la estación de cría.



## Figura 27-6

Águila pescadora, *Pandion haliaetus* (orden Falconiformes), posándose con un pez recién capturado. Las plumas se mudan según una secuencia estrictamente por pares, de modo que se mantiene el equilibrio durante el vuelo.

El llamativo color de las plumas es de dos tipos: pigmentario y estructural. Las plumas rojas, naranjas y amarillas reciben su color de pigmentos llamados lipocromos depositados en las barbillas de la pluma según se van formando. Los colores negro, pardo, pardo-rojizo y gris son producidos por otro pigmento, la melanina. Las plumas azules de arrojados y roqueros no son debidas a pigmentos, sino a fenómenos de difracción de la luz de onda más corta consecuencia de una serie de partículas situadas dentro de la pluma. Las plumas azules suelen superponerse sobre zonas de melanina que absorbe algunas ondas luminosas, intensificando el azul. Tales plumas tienen el mismo aspecto, se las mire por donde se las mire. Los colores verdes son casi siempre una combinación de pigmentos amarillos y una estructura de pluma azul. Otro tipo de color estructural es el bello color iridiscente de muchas aves, que oscila desde el naranja, rojo o cobre hasta el dorado, verde, azul y violeta. El color iridiscente está basado en fenómenos de interferencia que refuerzan, debilitan o anulan las ondas luminosas. Los colores iriscentes pueden cambiar según el ángulo de visión; el quetzal, por ejemplo, puede verse verde desde un punto y azul desde otro. Entre los venterabados, sólo los peces de coral rivalizan con las aves en intensidad y espectacularidad de colorido.

## Esqueleto

Una de las principales adaptaciones para el vuelo es el poco peso, pero gran resistencia, de su esqueleto (Figura 27-7A). Comparados con los de la primera ave conocida, *Archaeopteryx* (Figura 27-7B), los huesos de las aves modernas son increíblemente ligeros, delicados y ocupados por cavidades huecas; sin embargo, estos huesos neumatinizados (Figura 27-8) son fuertes. El esqueleto de una fragata con una envergadura de 2.1 m sólo pesa 114 g, menos que el peso de la totalidad de sus plumas.

Como los arcosaurios, las aves evolucionaron a partir de antecesores con cráneos diplosidos (p. 566). Sin embargo, se han especializado tanto que es difícil detectar algún rasgo del estado diplosido original. El cráneo de las aves está casi todo él fusionado en una pieza. La caja craneana y las órbitas son grandes, para acomodar un cerebro prominente y los grandes ojos que se necesitan para una coordinación motora rápida y una visión extraordinaria. El cráneo de una paloma sólo pesa el 0.21% de su peso corporal; el cráneo de una rata, en contraste, pesa 1.25%. Sin embargo, en conjunto, el esqueleto de un ave no es menos pesado que el de un mamífero del mismo tamaño. La diferencia reside en la distribución de la masa ósea: mientras que el cráneo y los huesos neumatinizados de las alas son especialmente ligeros, los huesos de las patas son más pesados que los de los mamíferos. Esto contribuye a que el centro de gravedad del ave se sitúe más abajo, lo que conviene a la estabilidad aerodinámica.

En *Archaeopteryx*, ambas mandíbulas tenían dientes en los alvéolos, un carácter arcosaurio. Las aves actuales carecen de dientes, y poseen un pico córneo (queratinizado) alrededor de los huesos de las mandíbulas. La mandíbula inferior es un conjunto de varios huesos, articulados para hacer posible una acción de doble encaje que permite abrir ampliamente la boca. La mayoría de las aves tienen cráneos cinéticos (los cráneos cinéticos de los lagartos se describen en la p. 572). La unión de la mandíbula superior al cráneo es flexible; esto permite a la mandíbula superior moverse ligeramente, lo que aumenta la abertura. En algunas aves, como loros y periquitos, la mandíbula superior es especialmente flexible porque está articulada con el cráneo.

La característica más llamativa de la columna vertebral de las aves es su rigidez. La mayor parte de las vértebras, exceptuando las cervicales del cuello, se fusionan entre sí. La mayoría de las vértebras caudales están unidas formando el **pigostilo** (Figura 27-7A), mientras que la mayoría de las vértebras restantes se fusionan en el **sin sacro**. Estas vértebras fusionadas forman con la cintura pélvica un eje rígido, pero ligero, que soporta las patas posteriores y la rigidez al ave durante el vuelo. Para contribuir a esta rigidez, las costillas están unidas entre sí mediante estructuras óseas adicionales llamadas salientes uncinados (Figura 27-7A). Excepto en las aves no voladoras, el esternón está provisto de una quilla ancha y delgada, que es el lugar de inserción de los poderosos músculos del vuelo. Las clavículas fusionadas constituyen una elástica **fúrcula** que probablemente almacena energía cuando se dobla durante el batido alar. El examen de la anatomía de *Archaeopteryx* permite deducir ciertos aspectos de su capacidad de vuelo. Las plumas asimétricas y la desarrollada fúrcula de *Archaeopteryx* apoyan que fuera un ave voladora. Sin embargo, si se compara con un ave actual, probablemente no tenía un vuelo potente, porque su pequeño esternón ofrecía una reducida superficie de inserción para los músculos del vuelo (Figura 27-7B).

Los huesos de las extremidades anteriores se han modificado enormemente para el vuelo. Se han reducido en número y algunos también se fusionan entre sí. A pesar de estas alteraciones, el ala del ave es claramente una readaptación del apéndice básico de los tetrápodos del cual se origina (p. 546), y todos los elementos, antebrazo, brazo, muñeca y dedos, están representados en forma modificada (Figura 27-7).

## Sistema muscular

Los músculos locomotores de las alas son relativamente voluminosos, para poder enfrentarse a las demandas que exige el vuelo. El mayor es el **pectoral**, que abate las alas durante el vuelo. Su antagonista es el músculo **supracoracoideo**, que las eleva (Figura 27-9). Sorprendentemente, quizá, este último no está localizado en el dorso (cualquiera que se haya servido el de un ave sabe que tiene muy poca carne), sino que se sitúa bajo el pectoral, en el mismo pecho. Está anclado por un tendón a la rama superior del húmero, de tal manera que tira de él desde abajo, gracias a una ingeniosa disposición de «oga y polea». Ambos músculos se encuentran anclados a la quilla. De este modo, con la masa muscular situada en una zona baja del cuerpo, la estabilidad aerodinámica mejora considerablemente.

Desde la principal masa muscular de la pierna, localizada en el muslo,\* se extienden hacia abajo delgados pero fuertes tendones a través de finas vainas hasta los extremos de los dedos del pie. Consecuentemente, los pies prácticamente carecen de músculo, lo que explica el aspecto delicado de la pata del ave. Esta disposición sitúa a la principal masa muscular cerca del centro de gravedad del ave y, al mismo tiempo, permite gran agilidad a los pies ligeros y delicados; y como éstos están principalmente compuestos de hueso, tendones, y una dura y escamosa piel, resisten muy bien las bajas temperaturas. Cuando un ave se posa sobre una rama, se activa un curioso mecanismo de bloqueo de los dedos (Figura 27-10) que evita que el ave se suelte de su apoyo mientras está dormida. Este mismo mecanismo provoca un cierre automático del

\* (N. Del T.) Observe que lo que en el lenguaje corriente se denomina «muslo» de las aves de corral no es la parte de la extremidad inferior en que se encuentra el fémur (el verdadero muslo), como en la pterosaurio (la «contra-muslo»), sino el tibio-tarso. El error está tan extendido y asentado que resulta imposible de rectificar. ¿QUÉHN pedía en un restaurante «pantorrillas de pollo en peptitoria?»

Figura 27-7

A. Esqueleto de un cuervo, que muestra la posición de las plumas remeras. B. Esqueleto de *Archaeopteryx* en el que aparecen las características reptilianas (azul) que se han conservado, modificado o perdido en las aves modernas. La fúrcula (hueso de los deseos) y el hueso lunar de la muñeca (rojo) son rasgos nuevos, propios de las aves.

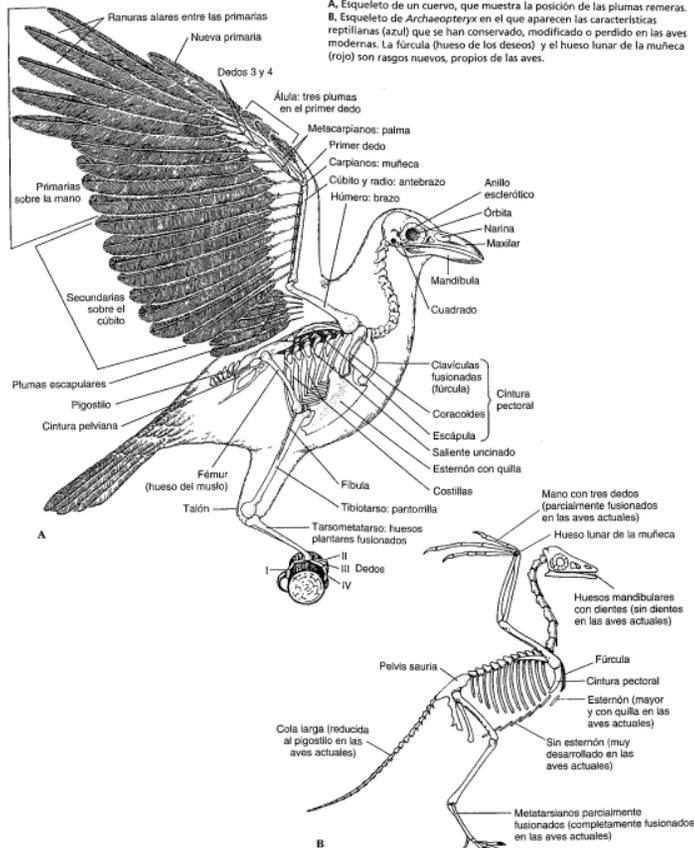


Figura 27-8

Hueso hueco del ala de un ave canora en el que se muestran las trabéculas de refuerzo y las oquedades que reemplazan a la médula del hueso. Tales huesos «neumatizados» son notablemente ligeros y fuertes.

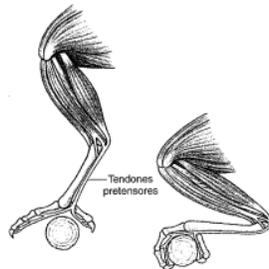
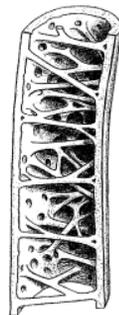


Figura 27-10

Mecanismo de un ave para posarse. Cuando el ave reposa sobre una rama, los tendones se tensan automáticamente, cerrando los dedos alrededor de ésta.

quedaría rápidamente paralizado, incapaz de respirar y, quizá, perforado de forma múltiple por las garras del agresor.

Las aves han perdido la larga cola reptiliana, que todavía era evidente en *Archaeopteryx*, y la han sustituido por un grupo de músculos sobre los que se insertan las plumas de la cola. Esta formación contiene una increíble variedad de pequeños músculos, más de 1000 en algunas especies, que controlan a las cruciales plumas caudales. Pero el sistema muscular más complejo de todos se encuentra en el cuello de las aves, los delgados y acordonados músculos, subdivididos y entrelazados elaboradamente, dotan al cuello de una increíble flexibilidad, desconocida en otros vertebrados.

## Alimento, alimentación y digestión

Al principio de su evolución, la mayor parte de las aves eran carnívoras y se alimentaban principalmente de insectos, que estaban bien establecidos en la superficie de la tierra, tanto en variedad como en número, mucho antes de que las aves hicieran su aparición y, por tanto, representaban una enorme y valiosa fuente de alimentos que era explotada sólo parcialmente por los anfibios y los reptiles. Gracias al vuelo, las aves podían cazar insectos y alcanzar sus escondites en lugares que resultaban totalmente inaccesibles para sus compañeros tetrapodos ligados a la tierra. Hoy existe un ave para cazar prácticamente cualquier insecto; algunas perforan la tierra, otras buscan en la madera, otras se dedican a husmear todas las hojas o ramitas, e incluso unas pocas perforan las galerías de los insectos que están escondidas en los troncos de los árboles.

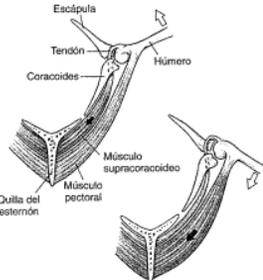
Muchas aves también se alimentan de otros animales (lombrices de tierra, moluscos, crustáceos, peces, ranas, reptiles, manífera, e incluso de otras aves). Un grupo muy grande, casi un quinto de todas las aves, se alimenta de néctar. Algunas aves son omnívoras (a menudo denominadas **euriáfgas**, o «de amplio espectro trófico»), y pueden comer todo lo que sea estacionalmente abundante. Sin embargo, las aves omnívoras deben competir con muchos otros omnívoros para el mismo amplio espectro de alimento. Otras son especialistas (denominadas **estenofágas** o «de alimentación estricta»), que tienen una ventaja,

Figura 27-9

Los músculos del vuelo de un ave están dispuestos de tal forma que sitúan el centro de gravedad muy bajo en el cuerpo. Los dos principales músculos del vuelo están anclados en la quilla del esternón. La contracción de los pectorales impulsa el ala hacia abajo. Así, cuando los pectorales se relajan, los supracoracoides se contraen y, actuando como un sistema de polea, tiran del ala hacia arriba.

talón de un halcón o de una lechuza cuando su pata choca contra el cuerpo de la víctima. La poderosa sujeción del ave de presa ha sido descrita por L. Brown<sup>1</sup>:

Cuando un águila sujeta con fuerza, la mano de uno se queda agarrada y resulta del todo imposible liberarla o simplemente aljar el pizamiento de los dedos del águila con la otra mano. Sólo se puede esperar a que el ave decida relajar la contracción, y mientras se espera, se dispone del suficiente tiempo para darse cuenta de que un animal, tal como un conejo así aprisionado,



<sup>1</sup>De Brown, L. 1970. *Eagles*. New York, Arco Publishing.

## Figura 27-11

Algunos picos de aves, que muestran una gran variedad de adaptaciones.



pero también un pico. En el caso de que la comida se reduzca o desaparezca por alguna razón (enfermedades, climas adversos, etc.), la supervivencia de muchas especies puede verse seriamente amenazada.

Los picos de las aves están fuertemente adaptados para diferentes hábitos alimentarios, desde los más comunes, como los fuertes y apuntados de los cuervos, a los grotescos y altamente especializados de flamencos, pelícanos y avocetas (Figura 27-11). El pico de un picamaderos o pájaro carpintero es recto, duro y con aspecto de cortafíos. Agarrado a un tronco y sirviéndose también de su cola como apoyo, un picamaderos puede perforar la madera para construir nidos o para dejar expuestas las galerías de los insectos barrenadores; a continuación utilizan sus largas, erizadas y flexibles lenguas para extraer los insectos de sus escondrijos. El cráneo del picamaderos está especialmente engrosado para absorber los impactos.

¿Cuánto comen las aves? Por una curiosa paradoja, la frase «comer como un pájaro» es sinónimo de una dieta minúscula, sin embargo, debido a su intenso metabolismo, son animales voraces. Las aves pequeñas comen relativamente más que las grandes, ya que su tasa metabólica es también mayor. Esto se debe a que el consumo de oxígeno sólo aumenta el 75% de la rapidez con que lo hace el peso corporal. Por ejemplo, la tasa metabólica de reposo (oxígeno consumido por gramo de peso corporal) de un colibrí es 12 veces la de una paloma y 25 veces la de un gallo. Un colibrí de 3 g puede consumir el 100% de su peso corporal en comida todos los días, un herretillo de 11 g, un 30%, y un gallo de 1880 g, sólo el 3.4%. Obviamente, el peso del alimento consumido también depende del contenido en agua de la comida, ya que ésta no tiene valor nutritivo. Un apéndice bohemio de 57 g se calculó que devoraba 170 g de bayas azosadas del género *Cotoneaster* por día, lo que representa tres veces su peso! Los pájaros granívoros de tamaños equivalentes quizá coman solamente 8 g de semillas diariamente.

Las aves procesan rápidamente su alimento mediante un sistema digestivo muy eficaz. Un alcáudon puede digerir un ratón en tres horas y las bayas pueden pasar completamente a lo largo del tracto digestivo de un mirlo en tan sólo 30 minutos. Además, las aves utilizan un alto porcentaje de la comida que ingieren. No hay dientes en la boca y las mal desarrolladas glándulas salivales segregan principalmente un moco para humedecer la comida y la lengua coriácea y delgada. Hay pocas papilas gustativas, aunque casi todas las aves pueden tener sentido del gusto en mayor o menor medida. Los colibríes y otras aves tienen lenguas adhesivas, y los picamaderos las tienen terminadas en estiletes. A la corta faringe le sigue un largo, musculoso y elástico esófago que comunica con el estómago. Muchas aves presentan en este punto una dilatación (**buche**) en el extremo inferior del esófago que sirve como cámara de almacenamiento de alimentos.

En tortolas, palomas y loros el buche no solamente almacena comida, sino que también produce una «leche» rica en lípidos y proteínas gracias a la descamación de las células epiteliales que lo tapizan. Tanto los machos como las hembras regurgitan en la boca de los jóvenes pichones esta «leche» tras la eclosión.



Pelícano Red de pesca



Loro Rompe nueces



Flamenco Filtra fango



Anhuja Arponea peces



Aguila Desgarra carne

El estómago en sí está dividido en un **proventrículo** que segrega jugos gástricos, y una **molleja** muscular tapizada con placas coriáceas que sirven como piedras de molino para triturar la comida. Para ayudar en el proceso de trituración, las aves ingieren pequeñas piedrecillas u objetos rugosos y duros que almacenan en la molleja. Gieras aves de presa, como las lechuzas, forman pelotas de materiales indigeribles, o egagrópias, por ejemplo, de pieles y de huesos, en el proventrículo, y las expulsan por la boca. En la unión del intestino con el recto aparecen un par de **ciegos**; éstos están bien desarrollados en las aves herbívoras, en las que funcionan como cámaras de fermentación. La porción terminal del sistema digestivo es la cloaca, que también recibe los conductos genitales y los uréteres, en las aves jóvenes, la pared dorsal de la cloaca contiene la **bolsa de Fabricio**, un órgano productor de linfocitos B, que son importantes en la respuesta inmunitaria (p. 774).

## Sistema circulatorio

El plan general de la circulación de las aves no es sustancialmente diferente del de los mamíferos, aunque algunas características derivadas comunes a ambos evolucionaron de forma paralela. El corazón cuatripartito es grande y con paredes ventriculares fuertes; por tanto, las aves comparten con los mamíferos una separación total de las circulaciones respiratoria y sistémica. Sin embargo, en las aves es el cayado aórtico derecho, en vez del izquierdo, como en los mamíferos, el que conduce a la aorta dorsal. Las dos venas yugulares del cuello están conectadas por una vena transversa, que es una adaptación para desviar la sangre de una vena yugular a la otra, a medida que se gira la cabeza. Las arterias braquiales y pectorales, de las alas y el pecho, son increíblemente grandes.

La frecuencia de los latidos cardiacos es extremadamente rápida, y al igual que en los mamíferos, hay una reacción inversa entre frecuencia cardíaca y peso corporal. Por ejemplo, un pavo tiene una tasa cardíaca en los momentos de descanso de 95 pulsaciones por minuto, aproximadamente, un gallo, 250, y un chochín pequeño, 500 cuando está descansando, que puede ser aumentada a la increíblemente rápida tasa de 1000 pulsaciones por minuto durante la fase

de ejercicio. La presión sanguínea en las aves es aproximadamente equivalente a la de los mamíferos de tallas similares.

La sangre de las aves contiene **eritrocitos nucleados biconvexos**. Los mamíferos, los otros vertebrados endotérmicos, tienen eritrocitos biconcavos y anucleados, algo más pequeños que los de las aves. Los **fagocitos** o células ameboides móviles de la sangre son increíblemente activos y eficientes para la reparación de heridas, así como para la destrucción de microbios.

## Sistema respiratorio

El sistema respiratorio de las aves difiere radicalmente de los pulmones de reptiles y mamíferos, y está maravillosamente adaptado para enfrentarse a las altas demandas metabólicas del vuelo. En las aves, las finas ramificaciones de los bronquios, en lugar de terminar en alveólos como en los mamíferos, se desarrollan como una especie de tubos, los **parabronquios**, a través de los cuales el aire fluye continuamente. También es exclusivo el gran sistema de nueve **sacos aéreos** interconectados, que están localizados por pares en el tórax y el abdomen, y que incluso se extienden a través de diminutos tubos dentro de las médulas de los huesos largos (Figura 27-12). Los sacos aéreos están conectados a los pulmones de tal forma que la mayor parte del aire inspirado pasa de largo por los pulmones, y fluye directamente dentro de los sacos aéreos posteriores, que servirán como reservorios de aire fresco. Al expirar, este aire oxigenado es canalizado a través del pulmón y el respirador en los sacos aéreos anteriores, desde los que fluye directamente al exterior. Así, el aire de una inspiración necesita de dos ciclos respiratorios completos para pasar a través de todo el sistema, lo que permite un flujo continuo y unidireccional a través de las cámaras de intercambio respiratorio, los parabronquios (Figura 27-12). La ventaja de tal disposición es que los pulmones reciben aire fresco tanto durante la inspiración como durante la expiración. Una corriente así continua de aire oxigenado pasa a través del sistema de parabronquios altamente vascularizado. Aunque muchos detalles del sistema respiratorio de las aves todavía no se han comprendido totalmente, está claro que se trata de un sistema más eficaz que el de cualquier otro vertebrado.

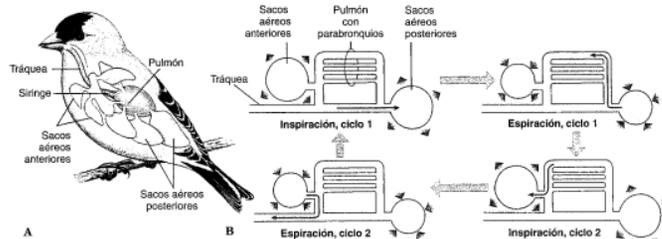


Figura 27-12

Sistema respiratorio de un ave. A, Pulmones y sacos aéreos. Solamente se muestra un lado del sistema bilateral de sacos aéreos. B, Movimiento de un único volumen de aire a través del sistema respiratorio del ave. Se necesitan dos ciclos respiratorios completos para que el aire pase a través del sistema.

La enorme eficacia del sistema respiratorio de las aves se pone de manifiesto en el caso de los gansos de cabeza barrada que migran rutinariamente sobre las montañas del Himalaya, han sido vistos sobre el Everest (8848 m), en condiciones de hipoxia grave. Alcanzan altitudes de 9000 m en menos de un día, sin el proceso de aclimatación que resulta imprescindible en las personas sólo para acercarse a las estratificaciones del Everest.

Aparte de desarrollar la principal función respiratoria, el sistema de sacos aéreos ayuda a enfriar al ave durante el ejercicio prolongado. Una paloma, por ejemplo, produce aproximadamente 27 veces más calor cuando vuela que cuando está posada. Los sacos aéreos presentan numerosos divertículos, que se extienden dentro de los mayores huesos neumáticos de las cinturas pectorales y pelvianas, las alas y las patas. Debido a que contienen aire recalentado, proporcionan al ave una considerable capacidad de flotación.

## Sistema excretor

La orina se forma en los riñones metanefricos, pares y relativamente grandes, mediante una filtración glomerular, seguida de una modificación selectiva del filtrado en el túbulo (los detalles de esta secuencia están descritos en las pp. 674 a 679). La orina pasa a la cloaca a través de los **uréteres**, que son exista vejiga urinaria.

Las aves, igual que los reptiles, excretan sus desechos nitrogenados como ácido úrico en vez de como urea. En el huevo con cáscara, todos los productos de excreción deben permanecer en la cáscara junto con el embrión. El ácido úrico, sin embargo, cristaliza fuera de la solución y puede ser almacenado sin peligro dentro de la cáscara. Dado que el ácido úrico presenta una baja solubilidad, un ave puede excretar 1 g de ácido úrico con sólo 1.5 ó 3 ml de agua, mientras que en un mamífero puede requerir hasta 60 ml de agua para excretar 1 g de urea. La concentración de ácido úrico ocurre prácticamente en su totalidad dentro de la cloaca, donde se combina con materias fecales, y el agua se reabsorbe.

Los riñones de las aves son mucho menos efectivos como órganos concentradores de solutos que los de los mamíferos, principalmente iones sodio, potasio y cloruro. La mayoría de los mamíferos pueden concentrar solutos entre 6 y 8 veces más que en su sangre, y algunos, como ciertos roedores desérticos, pueden excretar su orina hasta 25 veces más concentrada que la sangre. En comparación, la mayoría de las aves concentran sus solutos solamente algo más que en la sangre (la mejor marca de concentración de un ave es aproximadamente 6 veces la de la sangre).

Para compensar la débil capacidad concentradora del riñón, algunas aves, especialmente las aves marinas, han desarrollado una original solución para excretar las grandes cantidades de sal ingeridas con el alimento y con el agua que beben. El problema se soluciona gracias a la presencia de **glándulas salinas**, que se localizan cada una sobre un ojo (Figura 27-13). Estas glándulas son capaces de excretar una solución altamente concentrada de cloruro sódico, casi el doble de la concentración del agua marina. La solución salina pasa de las narinas internas a las externas, proporcionándoles a gaviotas, petreles y otras aves marinas una nariz perpetuamente moqueante. El desarrollo de la glándula salina, en algunas aves, depende de la cantidad de sal que contenga su dieta. Por ejemplo, una raza de azulones que vivía en un hábitat semimarinero en Groenlandia tenía glándulas de la sal 10 veces mayores que las de los azulones corrientes habitantes de las aguas dulces.

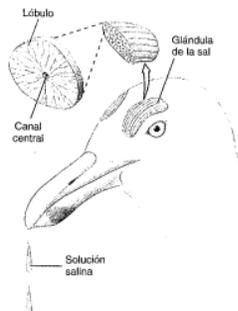


Figura 27-13

Glándulas salinas de una gaviota (gaviota). Hay una glándula salina por encima de cada ojo. La glándula está formada por una serie de lóbulos dispuestos paralelamente. Uno de estos lóbulos se ha dibujado en sección transversal muy aumentada. La sal es segregada a los numerosos túbulos dispuestos radialmente y, a continuación, fluye hacia un canal central que conduce a la nariz.

## Sistemas nervioso y sensorial

El diseño del sistema nervioso y sensorial de un ave refleja de forma precisa los complejos problemas de vuelo y una existencia de tipo eminentemente visual en la que se deben llevar a cabo la alimentación, el apareamiento, la defensa del territorio, la incubación y el cuidado de la prole, así como distinguir correctamente al amigo del enemigo. El encéfalo de un ave tiene **hemisferios cerebrales** bien desarrollados, **cerebelo** y **lóbulos ópticos** (Figura 27-14). La **corteza cerebral**, el principal centro de coordinación de los mamíferos, es delgada, no está plegada y se encuentra poco desarrollada en general en las aves, pero el centro del cerebro, la **cresta ventricular dorsal**, se ha dilatado hasta convertirse en el primer centro integrador del encéfalo y controla funciones tales como la deglución, el canto, el vuelo y casi todas las actividades reproductoras instintivas.

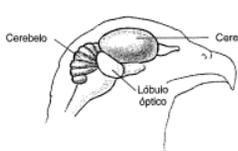


Figura 27-14

Encéfalo de ave en el que se muestran las principales divisiones.

Las aves relativamente inteligentes, tales como los cuervos y los loros, tienen grandes hemisferios cerebrales, que superan con mucho a los que poseen aves menos inteligentes, tales como los gallos o las palomas. El **cerebelo** es mucho mayor en las aves que en los reptiles, y constituye un centro de coordinación vital, donde el sentido de la posición muscular, el del equilibrio, así como las impresiones visuales, son ensamblados y utilizados para coordinar el movimiento y el equilibrio. Los **lóbulos ópticos**, estructuras que sobresalen lateralmente en el cerebro mismo, forman una asociación visual comparable a la corteza visual de los mamíferos.

Los sentidos del gusto y el olfato son bastante pobres en muchas aves, pero se encuentran relativamente bien desarrollados en otras, como las aves carnívoras, las corredoras, las oceánicas y las acuáticas. Las aves poseen un buen sentido auditivo y una extraordinaria visión, con diferencia, la más aguda de todo el reino animal. Igual que en los mamíferos, el oído de las aves está formado por tres regiones: (1) el **oído externo**, un canal conductor de los sonidos que se extiende hasta la **membrana timpánica**; (2) el **oído medio**, con una **columna** cilíndrica que transmite las vibraciones, y (3) el **oído interno**, donde se localiza el órgano de audición, la **cóclea**. La cóclea es mucho más corta que la cóclea enrollada de los mamíferos y, sin embargo, las aves pueden oír aproximadamente las mismas frecuencias de sonidos que las personas. No obstante, no oyen sonidos de alta frecuencia tan bien como un mamífero de tamaño similar. De hecho, el oído de las aves supera ampliamente al del hombre en su capacidad para diferenciar cambios de intensidad y para responder a rápidas fluctuaciones de tono.

El ojo de las aves se parece al de otros vertebrados en la estructura general, pero es relativamente más grande, menos esférico y casi inmóvil; en vez de girar sus ojos, las aves giran sus cabezas con sus cuellos largos y flexibles para abarcar la totalidad del campo visual. La **retina**, sensible a la luz (Figura 27-15), tiene una rica y estructurada provisión de bastones (para la visión nocturna o crepuscular) y conos (para la agudeza visual y la visión en color). Los conos predominan en las aves diurnas y los bastones son más numerosos en las aves nocturnas. Una característica diferencial del ojo de las aves es el **pecten**—o peine, un órgano altamente vascularizado, anclado a la retina cerca del nervio óptico e inmerso dentro del humor vítreo (Figura 27-15). Se piensa que el pecten proporciona nutrientes y oxígeno al ojo. En el extremo anterior del ojo se encuentra un **anillo esclerótico**.

Se han propuesto dos hipótesis para explicar el origen del vuelo: las aves empezaron a volar bien porque trepaban hacia un lugar elevado y planeaban hacia abajo, o bien por levantarse desde el suelo batiendo sus extremidades en el aire. La primera hipótesis (el «modelo arbóreo») es la más ampliamente aceptada. Sus defensores piensan en un antecesor arbóreo de *Archaeopteryx*, que se deslizaba de árbol en árbol o quizás se dejaba caer sobre las presas desde lo alto, utilizando las alas para controlar su ataque. Las modificaciones que permitieron la elevación y el vuelo activo resultarían una gran ventaja para este tipo de vida. De hecho, hay muchas ardillas y lagartos arborícolas que utilizan el planeo para pasar de un árbol a otro. Quizás el mejor ejemplo actual del tipo de locomoción propuesto por la hipótesis arbórea es el kakapo, un loro de Nueva Zelanda que no vuela, pero que trepa a los árboles usando sus patas traseras y planea de un árbol a otro con sus

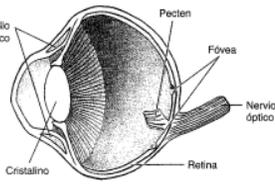


Figura 27-15

El ojo del halcón tiene todos los componentes estructurales del ojo de mamífero, además de una estructura apéndice peculiar, el pecten, que se supone sirve para nutrir la retina. La extraordinaria buena visión del halcón se atribuye a la extrema densidad de conos en su fóvea: 1.5 millones por fóvea, comparada con los 0.2 millones en el caso del hombre.

**esclerótico** formado por huesos laminares, que refuerzan y enfocan el voluminoso globo ocular (Figura 27-7).

La posición de los ojos en la cabeza del ave está relacionada con su género de vida. Las formas herbívoras, que deben evitar a los depredadores, tienen los ojos localizados lateralmente para proporcionarles una amplia visión del entorno, las aves de presa, tales como los halcones y las lechuzas, tienen los ojos dirigidos hacia delante, lo que permite un mayor campo de visión binocular para una mejor percepción de la profundidad. En las aves de presa y en algunas otras, la **fóvea**, la región retiniana de visión más aguda, queda localizada en una profunda depresión que hace necesario que el ave sea capaz de enfocar exactamente sobre el punto de mira. Muchas aves, además, tienen dos fóveas en sus retinas (Figura 27-15): una central, para visiones monoculares agudas, y otra posterior, para la visión binocular. La chochia predice posiblemente puede ver binocularmente, tanto hacia adelante como hacia atrás. La agudeza visual de un halcón se cree que es ocho veces superior a la del hombre (lo cual le permite ver claramente un conejo agazapado a dos kilómetros), y la capacidad de una lechuzca para ver en la oscuridad es más de 10 veces superior a la capacidad humana. Las aves tienen buena visión cromática, especialmente para los extremos rojos del espectro.

Muchas aves pueden ver en el ultravioleta, lo que las capacita para percibir características ambientales invisibles para nosotros pero sí para los insectos (como las flores con «guías» para el néctar en el ultravioleta, que atraen a los insectos polinizadores). Varias especies de patos, colibries, marines pescadores y pterisferos canosos pueden ver en el ultravioleta próximo (UV) por debajo de 370 nm (el ojo humano filtra la luz ultravioleta por debajo de 400 nm). ¿Para qué usan las aves la sensibilidad ultravioleta? Algunas, como los colibries, pueden ser atraídas hacia el néctar de las flores, como los insectos. Pero, para las restantes, los posibles beneficios derivados de la sensibilidad al ultravioleta son objeto de conjeturas.

## VUELO

¿Qué descendieron la evolución del vuelo en las aves, esa capacidad para levantarse sobre la tierra que prácticamente todo ser humano ha soñado con poder realizar en algún momento? El aire era un hábitat relativamente inexplorado, repleto de insectos voladores que podían servir de alimento. El vuelo también ofrece la posibilidad de huir de depredadores terrestres, y la oportunidad de viajar rápida y ampliamente para establecer nuevas áreas de cría, así como para beneficiarse de un clima anual perpetuamente favorable, emigrando al norte o al sur, según las estaciones.

Se han propuesto dos hipótesis para explicar el origen del vuelo: las aves empezaron a volar bien porque trepaban hacia un lugar elevado y planeaban hacia abajo, o bien por levantarse desde el suelo batiendo sus extremidades en el aire. La primera hipótesis (el «modelo arbóreo») es la más ampliamente aceptada. Sus defensores piensan en un antecesor arbóreo de *Archaeopteryx*, que se deslizaba de árbol en árbol o quizás se dejaba caer sobre las presas desde lo alto, utilizando las alas para controlar su ataque. Las modificaciones que permitieron la elevación y el vuelo activo resultarían una gran ventaja para este tipo de vida. De hecho, hay muchas ardillas y lagartos arborícolas que utilizan el planeo para pasar de un árbol a otro. Quizás el mejor ejemplo actual del tipo de locomoción propuesto por la hipótesis arbórea es el kakapo, un loro de Nueva Zelanda que no vuela, pero que trepa a los árboles usando sus patas traseras y planea de un árbol a otro con sus

alas, con algún batido ocasional para perfeccionar su planeo. Un punto débil de esta hipótesis reside en que los dromeosauros con plumas eran principalmente terrestres, si bien alguno de los más pequeños parece que contraron con adaptaciones morfológicas para trepar.

Los defensores de la hipótesis del «despegue» sugieren que las alas emplumadas de los antecesores terrestres de las primeras aves voladoras podían haberse utilizado como trampas para capturar insectos o para un refinado control aerodinámico durante los saltos en la captura de insectos voladores. Así, al hacerse las alas más grandes, podrían haber sido capaces de levantar el vuelo. No obstante, un despegue desde el suelo necesita vencer a la fuerza de la gravedad, en vez de que ésta sirva de ayuda. No existen planeadores que despeguen desde el suelo, y no hay vertebrados terrestres que persigan insectos al vuelo. Una hipótesis algo más convincente es la sugerida por el estudio de los pollos de la perdiz de chukar, que utiliza los batidos de sus alas para ayudarse a subir fuertes pendientes. Quizás los antecesores de las aves utilizaron las alas para ayudarse a trepar. Aunque las pruebas se inclinan a favor de la hipótesis arbórea, el debate sobre el origen del vuelo no ha concluido. Resulta interesante que, aunque las plumas son evidentemente necesarias para el vuelo de las aves, no lo han sido para el vuelo batido en otros dos grupos, los muñicélagos y los extintos pterosaurios, que carecen de ellas y también de hipótesis convincentes sobre el origen de sus facultades aéreas.

## El ala de las aves como sistema elevador

Para volar, las aves deben generar una fuerza ascensional mayor que su propio peso, con el fin de mantenerse en el aire, y una fuerza propulsora para desplazarse. Las alas se utilizan para ambas cosas. En general, la parte distal del ala, con los huesos de la mano modificados y sus plumas primarias, actúa como impulsor para proporcionar avance. La elevación la facilitan las plumas de la parte media del ala, las secundarias, unidas al antebrazo. El ala del ave es aerodinámica en sección transversal, con una superficie inferior ligeramente cóncava y con unas pequeñas plumas estrechamente apiladas donde el margen anterior choca contra el aire (Figura 27-16). El aire fluye suavemente sobre el ala, provocando la ascensión con mínimas fuerzas de resistencia. Parte de la elevación se produce por presión positiva contra la superficie inferior del ala. Pero en la cara superior, donde el corriente de aire debe desplazarse más rápido y durante un trayecto más largo sobre la superficie convexa, se crea una presión negativa que equivale a más de dos tercios de la ascensión total.

La relación de elevación-resistencia de un plano de sustentación viene determinada por el ángulo (o borde) de ataque y por la velocidad del aire (Figura 27-16). Un ala que transporta una determinada carga puede pasar a través del aire a altas velocidades y con un pequeño ángulo de ataque, o a bajas velocidades y con mayores ángulos de ataque. A medida que la velocidad disminuye, se puede aumentar la elevación haciendo mayor el ángulo de ataque, pero también aumentan las fuerzas de resistencia. Finalmente se alcanza un punto, alrededor de los quince grados, en que el ángulo de ataque llega a ser demasiado grande; aparecen entonces turbulencias en la superficie superior, se anula la ascensión, y el ala entra en barrena. Esto puede ser retrasado o evitado situando una pequeña **ranura alar** por delante del margen anterior, de tal manera que una capa de aire se dirige a gran velocidad a lo largo de toda la superficie superior al ala. Las ranuras alares se usan todavía en aviones que viajan a bajas velocidades. En las aves se han desarrollado dos tipos de ranuras alares: (1) el **áñala**, un grupo de pequeñas plumas situadas sobre el dedo pulgar (Figuras 27-6 y

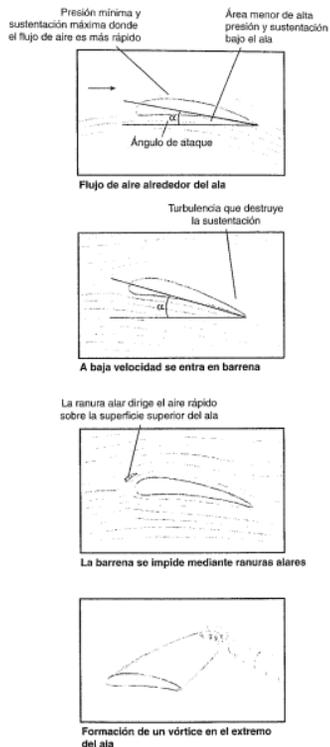


Figura 27-16

Patrones de aire formados por un plano de sustentación o ala, moviéndose de la derecha a la izquierda. A bajas velocidades, el ángulo de ataque ( $\alpha$ ) debe aumentar para mantener la elevación, pero esto incrementa la posibilidad de entrar en barrena. Las figuras superiores muestran cómo puede impedirse la barrena a bajas velocidades mediante hendiduras en el ala. Abajo, vórtice en el extremo del ala, una turbulencia que tiende a desarrollarse a altas velocidades y que reduce la eficacia del vuelo. El efecto se reduce en las alas acodadas y terminadas en punta.

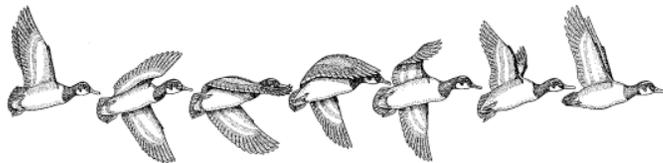


Figura 27-17

En un vuelo batido normal de voladores fuertes, como los patos, las alas baten hacia abajo y hacia delante totalmente extendidas. El avance lo proporcionan las plumas primarias del extremo del ala. Para empezar el batido hacia arriba el ala se dobla, llevándola hacia arriba y hacia atrás. El ala entonces se extiende, lista para el siguiente batido hacia abajo.



Figura 27-18

El secreto de la capacidad de los colibríes para cambiar de dirección instantáneamente o quedar «suspendidos» en el aire mientras liban néctar de una flor reside en la estructura de sus alas. El ala es casi rígida, pero está unida al hombro por el músculo supracoracoides, inusualmente grande con relación al tamaño del ave. Mientras se cierra, el ala se mueve como un remo. El borde de ataque del ala se dirige hacia delante al batir y después gira casi 180 grados sobre el hombro para moverse hacia atrás en el batido de recuperación. El efecto consiste en proporcionar elevación sin propulsión en ambos batidos.

27-7), que proporciona una ranura a mitad del ala, y (2) las **ranuras entre las plumas primarias**, que dejan hendiduras en los extremos del ala. En una serie de aves canoras, este último conjunto supone un mecanismo de ranuras antibarrena para la mitad externa del ala, aerodinámicamente más importante.

## Vuelo batido

Para el vuelo batido se requieren dos fuerzas: una fuerza ascendente que soporte el peso del cuerpo, y un empuje horizontal que haga avanzar al ave contra las fuerzas de fricción. En el vuelo batido, las plumas primarias del extremo del ala originan la aconetida, mientras que las plumas secundarias del interior del ala, que no se mueven tanto ni tan rápido, actúan como un alerón, proporcionando la elevación. La mayor fuerza se aplica en el batido hacia abajo. Las plumas primarias se doblan hacia arriba y giran con un gran ángulo de ataque, penetrando en el aire como una hélice (Figura 27-17). El ala entera (y el cuerpo del ave) es empujada hacia adelante. En el batido hacia arriba, las plumas primarias se doblan en la dirección opuesta, de forma que sus superficies superiores giran en un ángulo positivo de ataque para producir la aconetida, precisamente como las superficies inferiores hicieron en el batido hacia abajo. Se necesita un batido hacia arriba poderoso para el vuelo suspendido, como el de los colibríes (Figura 27-18), y es importante para los rápidos despegues casi verticales de pequeños pájaros con alas elípticas.

## Formas básicas de las alas de las aves

Las alas varían de tamaño y forma, debido a que la explotación efectiva de diferentes hábitat ha impuesto unos requisitos aerodinámicos específicos. Se reconocen fácilmente cuatro tipos de alas<sup>2</sup>.

### Alas elípticas

Las aves que deben maniobrar en los hábitat forestales, como gorriones, mosquiteros, tórtolas, picamaderos y urracas (Figura 27-19A) tienen alas elípticas. Este tipo de aves tiene una **relación de tipo bajo** (relación de longitud a anchura). Las alas del Spitzfire, un caza británico de la Segunda Guerra Mundial altamente maniobrable, tienen un contorno casi idéntico al ala de un gorrión. Las alas elípticas están provistas de numerosas ranuras entre las plumas primarias, lo que evita entrar en barrena durante un giro agudo, un vuelo a baja velocidad, y en los despegues y aterrizajes frecuentes. Cada pluma primaria aislada se comporta como una miniala estrecha con un ángulo de ataque alto, que proporciona gran elevación a baja velocidad. La ala maniobrabilidad

<sup>2</sup>Saville, D. B. O. 1957. Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution* 11:212-224.

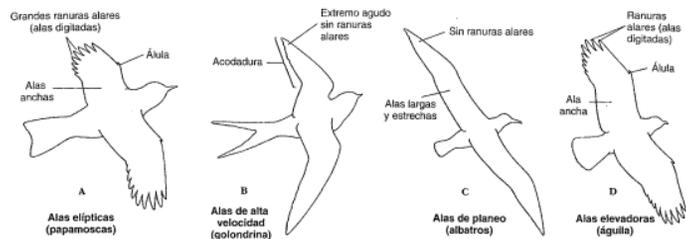


Figura 27-19  
Cuatro formas básicas de alas de aves.

del ala elíptica está ejemplificada por el diminuto chochín, que puede cambiar de curso en 0.03 segundos.

### Alas de alta velocidad

Las aves que se alimentan al vuelo, tales como las golondrinas, los colibríes y los vencejos, o aquellas que hacen grandes migraciones, como los chorlitos, las limícolas, las golondrinas marinas y las gaviotas (Figura 27-19B), tienen alas acodadas en dirección caudal que se afinan hacia su extremo. Son de sección bastante plana, tienen una **relación de tipo alto** y carecen de las características hendiduras en la puna del grupo precedente. La angulación hacia atrás y la amplia separación de los extremos de las alas reducen los vórtices del extremo del ala, unas turbulencias que generan resistencia al avance y que tienden a desarrollarse a altas velocidades justamente en las puntas (Figura 27-16). Este tipo de ala es aerodinámicamente eficaz para el vuelo rápido, pero no puede mantener fácilmente a un pájaro en el aire a bajas velocidades. Las aves más rápidas, tales como las limícolas, que se ha calculado alcanzan velocidades de 175 km por hora, pertenecen a este grupo.

### Alas de planeo dinámico

Las aves oceánicas planeadoras, como los albatros, las fragatas y los alcatrazes (Figura 27-19C), tienen alas con relaciones de tipo alto, parecidas a las de los aviones planeadores para el vuelo sin motor (veleros). Sus alas, largas y estrechas, carecen de ranuras y están adaptadas para un **plano dinámico**. El plano dinámico sólo puede realizarse aprovechando los muy regulares y potentes vientos marinos, utilizando corrientes de aire adyacentes de diferentes velocidades, cerca de la superficie del agua (frenta) o a gran distancia de ella (rápida). Un ave que utilice esta forma de vuelo comienza su plano descendente desde una posición elevada y gana velocidad conforme pierde altura. Cerca de la superficie, se vuelve al viento y se eleva con corrientes más fuertes. Aunque su velocidad con relación al océano es más lenta, los fuertes vientos sobre las alas proporcionan la elevación necesaria para mantenerse en el aire.

### Alas con alta capacidad elevadora

Los buitres, halcones, águilas, lechuzas y águilas pescadoras (Figura 27-19D) son depredadores que llevan cargas pesadas, tienen alas con muchas hendiduras terminales, con ábulas y con un pronunciado

combamiento, todo lo cual promueve una alta capacidad de elevación a bajas velocidades. Las alas de estas aves tienen una relación intermedia entre las alas elípticas y las de alta velocidad. Muchas de estas aves son planeadores terrestres, con alas amplias y hendidas, que suponen una respuesta adecuada para la maniobrabilidad requerida en un plano estático sobre las capriciosas corrientes que se forman sobre la tierra.

## MIGRACIÓN Y NAVEGACIÓN

Las ventajas de la migración quedaron expuestas en la introducción a este capítulo. Por supuesto, no todas las aves migran, pero muchas de las especies americanas y europeas sí lo hacen, y los viajes bianuales de algunas de ellas son realmente extraordinarios.

### Rutas migratorias

La mayor parte de las aves voladoras tienen rutas bien establecidas que recorren el norte y el sur. Como la mayor parte de las aves (y de otros animales) viven en el hemisferio norte, en donde se concentra la mayor parte de la masa continental del planeta, la mayoría de ellas invernan en el sur y pasan el verano en el norte. De las aproximadamente 4000 especies de aves migradoras (un poco menos de la mitad del total), la mayor parte crían en las latitudes más norteadas del hemisferio. Algunas utilizan diferentes rutas en el otoño y en la primavera (Figura 27-20); otras, especialmente algunas especies acuáticas, completan sus rutas migratorias en un tiempo muy corto. Muchas, sin embargo, se toman el viaje con más tranquilidad, parando a menudo para alimentarse. Sabemos que algunas curruacas y águilas tardan entre 50 y 60 días en migrar desde sus cuarteles de invernada en Centroamérica a sus áreas de cría en Canadá. Muchas de las especies de menor tamaño migran por la noche y se alimentan durante el día; otras, realizan migraciones principalmente diurnas, y muchas aves valedoras y nadadoras migran tanto de día como de noche.

Muchas aves se guían por señales terrestres, tales como ríos y costas, pero otras no dudan en volar directamente sobre grandes extensiones de agua en sus rutas. Algunas tienen muy amplias vías de migración, mientras que otras, como algunas limícolas, están restringidas a vías muy estrechas y se mantienen muy cerca de las costas debido a sus necesidades alimentarias.

Algunas especies son conocidas por sus migraciones de larga distancia. El charán ártico es el campeón de esta categoría, ya que se reproduce en el círculo polar ártico e inverna en las regiones andinas. El charán adopta una ruta circular en la migración desde Norteamérica, pasando sobre las costas de Europa y de África, y luego hacia sus cuarteles de invierno, un viaje que puede muy bien superar los 18 000 km.

Muchas aves canoras, como mosquiteros, curruacas y torcos, también hacen grandes viajes migratorios (Figura 27-20). Muchas aves que anidan en Europa o Asia Central pasan el invierno en África.

### Estímulo para la migración

Sabemos desde hace siglos que el ciclo reproductor de las aves está estrechamente relacionado con las estaciones. Sólo recientemente,

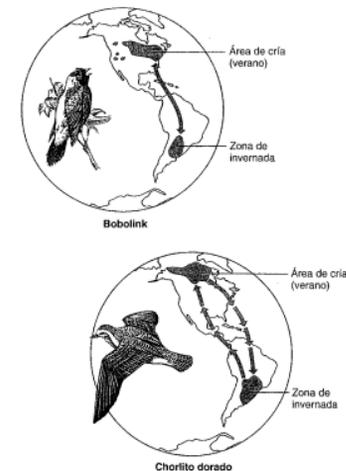


Figura 27-20

Migraciones del bobolink, *Dolichonyx oryzivorus*, y del chorroto dorado, *Pipilo dominica*. El bobolink realiza desplazamientos anuales de 22 500 km entre los lugares de cría, en Norteamérica, y sus zonas de invernada, en la Argentina, un trayecto increíble para un ave de tan pequeño tamaño. Aunque la zona de cría se ha extendido a colonias en las zonas occidentales, estas aves no toman ningún tipo de atajo, sino que siguen apegadas a la antigua ruta que bordea toda la costa oriental. El chorroto dorado realiza una migración circular volviendo por el Atlántico en su migración hacia el sur durante el otoño, pero ascendiendo a través de Centroamérica y el valle del Mississippi, ya que las condiciones ecológicas de la zona son más favorables para él en ese momento.

sin embargo, se ha demostrado que el alargamiento de los días a finales de invierno y principios de primavera estimula el desarrollo de las gónadas y la acumulación de grasa, cambios internos importantes que predisponen a las aves a migrar hacia el norte. Existen pruebas de que el aumento de la longitud del día estimula el lóbulo anterior de la hipófisis, haciéndolo entrar en actividad. La secreción de la hormona hipofisiaria gonadotropica, a su vez, pone en marcha una compleja serie de cambios fisiológicos y etológicos que tienen como resultado el crecimiento de las gónadas, la reposición de grasas, la migración, el cortejo, y los comportamientos de apareamiento y cría de los jóvenes.

### Orientación durante la migración

Numerosos experimentos sugieren que la mayor parte de las aves se orientan fundamentalmente por la vista. Las aves reconocen señales topográficas terrestres y siguen rutas migratorias familiares, un comportamiento al que ayuda la migración en bandadas, durante la cual los recursos navegatorios y la experiencia de las aves más viejas se acumulan en beneficio de todas. Pero además de la navegación visual, las aves tienen un sentido innato del tiempo. Numerosos estudios apoyan la vieja y muy debatida hipótesis de que las aves pueden detectar el campo magnético de la tierra y viajar utilizando. Las capacidades de las aves como navegantes son en gran parte innatas, aunque pueden necesitar una calibración mediante marcas topográficas reconocibles. Con todo ello, el aprendizaje también tiene un importante papel, ya que las capacidades de navegación aérea del ave pueden mejorar con la experiencia.

A principios de los años setenta, W. T. Keeton demostró que la capacidad de retorno de las palomas se destruyó o se alteraba de forma significativa si se sujetaban pequeños imanes en su cabeza o si se producían pequeñas fluctuaciones en el campo geomagnético. Pero hasta muy recientemente la naturaleza y posición del receptor magnético en las palomas continuó siendo un misterio. Se han descubierto depósitos de una sustancia magnética llamada magnetita ( $Fe_3O_4$ ) en la musculatura cervical de palomas y gorriones migratorias de cabeza blanca. Se ha sugerido que si este material se acopla a receptores musculares sensibles, la estructura serviría como una brújula que capacitaría a las aves para detectar y orientar sus migraciones dentro del campo magnético terrestre.

Experimentos recientes de los ornitólogos alemanes G. Kramer y E. Sauer y del americano S. Emlen han demostrado convincentemente que las aves pueden navegar con orientación celeste: el sol de día y las estrellas de noche. Utilizando jaulas circulares especiales, Kramer concluyó que las aves poseen un sentido temporal incorporado, que les permite mantener una dirección de brújula con referencia al Sol, independientemente de la hora del día (Figura 27-21). Esto se denominó **orientación solar azimutal** (*azimuth*, portador de la brújula del sol). Para utilizar el sol como referencia, las aves deben conocer el momento del día en que se encuentran, porque el sol cambia de posición a lo largo de este. Exponiendo a las aves a ciclos alternados de luz y oscuridad, con el fin de variar su percepción del día, los investigadores demostraron que las aves utilizan, efectivamente, un reloj interno para estos propósitos. Los ingeniosos experimentos de Sauer y Emlen con planetarios sugieren que algunas aves, posiblemente muchas, son capaces de detectar el eje de la Estrella Polar, alrededor del cual parecen girar las constelaciones, y navegar siguiendo el

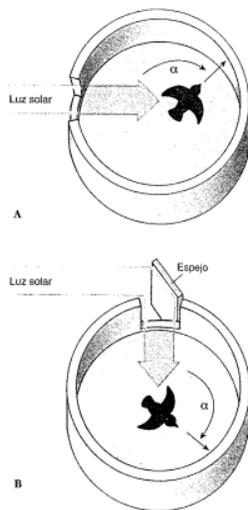


Figura 27-21

Experimentos de Gustav Kramer con brújula solar de navegación en estorninos. **A**, En una caja circular, con una ventana, el ave aletea para alinearse en la misma dirección que seguiría si estuviese libre. **B**, Cuando el auténtico ángulo del sol es reflejado en un espejo, el ave mantiene la misma posición relativa con respecto al sol. Esto demuestra que estas aves utilizan el sol como una brújula. El ave navega correctamente durante el día, cambiando su orientación con respecto al sol a medida que éste se mueve en el firmamento.

En un elegante conjunto de experimentos diseñados para determinar si las aves migratorias nocturnas tienen un sentido innato de la orientación o lo aprenden cuando son pollos. Stephen Emlen crió pollos de porfirine indigo (*Passerina cyanea*) bajo tres tipos de condiciones en un planetario en el que se podía modificar la disposición de las estrellas. Un grupo de pollos podía ver las estrellas en un cielo nocturno normal, girando alrededor de la Estrella Polar. Un segundo grupo de pollos veía las estrellas en rotación alrededor de Betelgeuse, una brillante estrella de la constelación de Orión, como si Betelgeuse fuera la Polar. Un tercer conjunto de pollos se crió viendo solamente estrellas fijas, puntos de luz que no giraban.

Cuando las aves alcanzaron la edad de la migración fueron colocadas en jaulas a cielo abierto, que permitían girar la dirección en la que trataban de orientarse o migrar. Las aves que sólo habían visto estrellas fijas durante su desarrollo, sin rotación estelar, no mostraron capacidad alguna para orientarse y se movían al azar. Los pájaros que crecieron bajo un cielo normal, girando sobre la Estrella Polar, se orientaron correctamente para migrar. Sin embargo, el grupo que se crió viendo el cielo girar alrededor de Orión se orientó claramente como si Betelgeuse fuera la Estrella Polar. Incluso aunque ahora estaban expuestos a un cielo normal, con el firmamento rotando sobre la Estrella del Norte. Así, Emlen demostró elegantemente que estas aves no nacen con un sentido innato de la orientación, sino que deben aprenderlo observando al cielo girar sobre una estrella -polar.

Algunos interesantes hechos de la navegación de las aves todavía se resisten a una explicación racional. Muchas, indudablemente, utilizan una combinación de mecanismos ambientales e innatos para migrar. La migración es un asunto serio; el objetivo normalmente es pequeño y la selección natural elimina automáticamente a aquellos individuos que cometen errores durante sus migraciones, dejando sólo a los mejores navegantes para propagar la especie.

## COMPORTAMIENTO SOCIAL Y REPRODUCCIÓN

Dice el adagio que «Dios los cría y ellos se juntan», y muchas aves son indudablemente criaturas altamente sociales. En especial durante la estación de cría, las aves marinas se congregan a veces en colonias gigantes para anidar y criar a sus pollos (Figura 27-22). Las aves terrestres, con algunas excepciones, como los estorninos o las grullas, tienden a ser menos gregarias que las aves marinas durante la cría, y buscan el aislamiento para sacar adelante a sus polluelos. Pero estas especies que durante la cría se hacen ariscas y solitarias, pueden agregarse con sus compañeros para migrar o alimentarse. La sociabilidad ofrece ventajas: protección mutua contra los enemigos, mayor facilidad para encontrar pareja, menor oportunidad para que los individuos se pierdan durante la migración, y el amontonamiento como medida de protección contra las bajas temperaturas nocturnas durante la migración. Algunas especies, tales como los pelícanos (Figura 27-23), pueden utilizar un comportamiento cooperativo altamente organizado para pescar. En ningún momento son más evidentes las alteraciones sociales de las aves que durante la estación de cría, cuando establecen territorios, eligen pareja, construyen sus nidos, incuban los huevos y crían a sus polluelos.

Figura 27-22 Parte de una colonia de alcatrazes norteros, *Morus bassanus*, donde se muestra el extremadamente reducido espacio entre los individuos de esta especie altamente social. Orden Pelicaniiformes.

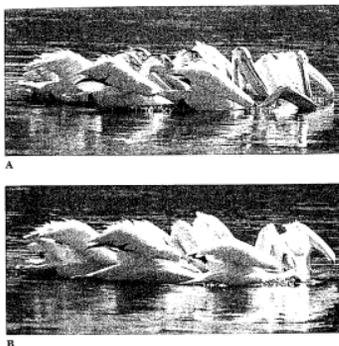


Figura 27-23

Comportamiento cooperativo para pescar de los pelícanos blancos, *Pelecanus onocrotalus*. **A**, Los pelícanos se sitúan en herradura para agrupar a los peces. **B**, Entonces se zambullen simultáneamente para capturar peces con su balsa gular. Las fotos fueron tomadas con dos segundos de intervalo.

## Sistema reproductor

Durante la mayor parte del año, los **testículos** del macho son órganos diminutos con aspecto de judía, pero en la estación de cría pueden aumentar su tamaño hasta 300 veces, tras lo cual vuelven a su estado original. Como los machos de la mayoría de las especies carecen de pene, la cópula es una cuestión de aposición de cloacas, normalmente mientras el macho yace sobre el dorso de la hembra (Figura 27-24). Algunos vencejos y halcones copulan en vuelo.

En la hembra de la mayoría de las aves sólo se desarrolla el ovario izquierdo y su oviducto, los derechos desaparecen o se convierten en estructuras vestigiales (Figura 27-25). Los huevos expulsados del ovario son recogidos por el extremo expandido del oviducto, llamado **infundíbulo**. El oviducto conduce posteriormente hacia la cloaca. A medida que los huevos descienden por el oviducto, se les va añadiendo la **albúmina** o clara de huevo, procedente de glándulas especiales; más abajo, en el oviducto, también se segregan alrededor del huevo la fátiga, la cáscara y los pigmentos de ésta. La fecundación tiene lugar en la porción superior del oviducto pocas horas antes de que se añadan las capas de albúmina, la fátiga y la cáscara. El espermia permanece vivo en el oviducto de la hembra durante muchos días después de un único acoplamiento. Los huevos de las gallinas tienen buena fertilidad durante cinco o seis días después de la cópula, pero tras esto, la fertilidad cae en picado. Ocasionalmente, un huevo de gallina puede continuar fértil 30 días después del apareamiento.

## Sistemas de apareamiento

Los dos tipos más comunes de relación sexual en los animales son la **monogamia**, en la cual un individuo se aparea con un solo compa-



Figura 27-24

La cópula en las aves. En la mayoría de las especies, el macho carece de pene. El macho copula situándose sobre el dorso de la hembra, presionando su cloaca contra la de ésta, y transfiriendo así el espermia.

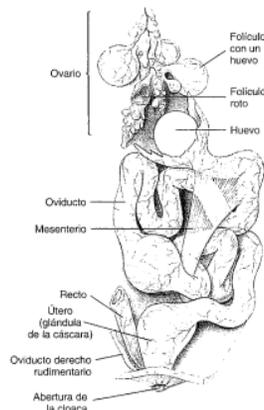


Figura 27-25

Sistema reproductor de una ave hembra. En la mayoría de las aves, sólo el ovario y el tracto reproductor izquierdos son funcionales. Las estructuras correspondientes del lado derecho son vestigiales.

hevo en cada estación de cría, y la **poligamia**, en la que un individuo se aparea con más de un compañero en cada estación. La monogamia es rara en la mayor parte de los grupos animales, pero es común en las aves; más del 90% de las aves son monógamas, e incluso en algunas especies, tales como los cisnes y los gansos, las parejas son para toda la vida, y a menudo permanecen juntas durante todo el año. La monogamia estacional, sin embargo, es más común en la mayor parte de las aves migradoras, que se emparejan durante la estación de cría, pero que llevan a cabo vidas independientes durante el resto del año y que quizás al año siguiente escojan una pareja distinta.

Una razón de por qué la monogamia es más corriente entre las aves que entre los mamíferos es que ambos sexos proporcionan cuidados parentales por igual. Un macho no pasa por la gestación o no da de mamar a las crías, por lo que proporciona pocos cuidados a la prole. Los machos y las hembras de las aves pueden alternarse en el cuidado del nido y de los pollos, lo que permite que siempre esté uno de los padres en el nido. En algunas especies, la hembra permanece en el nido incluso durante meses, pero entonces es alimentada por el macho. Esta constante atención al nido es particularmente importante en especies que podrían experimentar graves pérdidas de huevos o de pollas a causa de los depredadores o de las aves rivales si el nido quedara desprotegido. En muchas especies de aves, la intensa solicitud de cuidados que recibe un macho por parte de las crías de su pareja impide que establezca nuevos nidos con otras hembras.

Aunque la mayoría de las aves siguen un sistema de emparejamiento monógamo, ambos miembros de la pareja pueden copular con un individuo ajeno. Recientes análisis de **DNA** han demostrado que muchas especies de passeriformes son "infieles" con frecuencia, apareándose fuera de la pareja. El resultado es que los nidos de muchas de estas especies monógamas contienen una proporción considerable (del 30% o más) de pollos cuyos padres no son el macho que les atiende. [Por qué los individuos realizan acoplamientos fuera de la pareja? Al aparearse con un individuo de mejores cualidades genéticas, se puede mejorar la adaptabilidad de la prole. También, el acoplamiento con varias parejas incrementa la variación genética de la descendencia. Un macho puede ser padre de otros pollos con distintas hembras, y los machos emparejados con éstas cuidarán de su prole.]

La forma más común de poligamia en las aves, cuando aparece, es la **poligamia** ("muchas hembras"), en la que un macho se aparea con más de una hembra. En muchas especies de gallos de las praderas, los machos se congregan en un lugar colectivo de cortejo, el **lek**, que está dividido en territorios privados, cada uno de los cuales está agresivamente defendido por un macho en particular (Figura 27-26). No hay nada de valor en el lek para la hembra, con excepción del macho, y todo lo que él le puede ofrecer son sus genes, ya que sólo las hembras cuidan de la prole. Normalmente en el lek existe un macho dominante y varios machos subordinados. La competencia entre ellos por las hembras es intensa, pero éstas parecen elegir al macho dominante para aparearse, ya que, presumiblemente, el rango social está relacionado con la calidad genética.

La poliandria ("muchos machos"), en la que una hembra se aparea con varios machos y el macho es quien incuba los huevos, es relativamente rara en las aves. La practican varias aves limícolas, como *Actitis macularia*. ("andariós maculado" o "playentío manchado"). Las hembras de esta especie defienden el territorio y se aparean con múltiples machos. Los machos incuban los huevos en el territorio de la hembra y cuidan del nido y de los pollos. Esta estrategia reproductora poco corriente y la agrupación de los individuos pueden responder a la elevada depredación que soportan sus nidos.

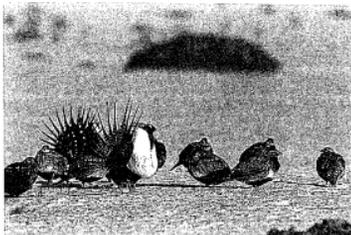


Figura 27-26

El macho dominante del gallo de las praderas, *Centrocercus urophasianus*, rodeado por varias gallinas que han sido atraídas por sus maniobras de cortejo.

## Cría y cuidado de los jóvenes

Para reproducirse, todas las aves ponen huevos que deben ser incubados por uno o ambos progenitores. La mayor parte de los trabajos de incubación recaen sobre la hembra, aunque en muchos casos la pareja comparte la tarea y, ocasionalmente, es sólo el macho el que incuba los huevos.

La mayor parte de las aves construyen algún tipo de nido en el cual crían a la prole. Algunas simplemente ponen sus huevos en la tierra o en rocas, y no hacen intento alguno por construir un nido; otras, en cambio, los hacen muy elaborados, como, por ejemplo, los nidos pendulares contruidos por las oropéndolas, los cubiertos de líquenes de los colibríes (Figura 27-27) y de los papamoscos, los nidos de arcilla con forma de chimenea que forman las golondrinas, o los flotantes de algas somnolijas. La mayor parte de las aves realizan un considerable esfuerzo para esconder sus nidos de los enemigos. Los pájaros carpinteros y muchas aves canoras los sitúan en huecos de los árboles o en otras cavidades; los marines pescadores excavan túneles en los taludes que bordean los ríos, y las aves de presa construyen sus nidos en árboles altos y frondosos o sobre acantilados inaccesibles. Algunas aves, como el cuco europeo y ciertas oropéndolas americanas, no construyen nidos, sino que simplemente ponen sus huevos en los contruidos por aves de menor tamaño que ellos. Cuando sus huevos eclosionan, los padres adoptivos se encargan de la cría de los jóvenes, que desplazan a las crías de su hospedador.

El estado de desarrollo de las aves recién nacidas varía según las especies. Los pollos **precozes**, tales como los de las codornices, las galliformes, los patos y la mayor parte de las aves acuáticas están cubiertos con un plumón en el momento del nacimiento, y pueden correr o nadar un pronto como su plumaje se seca (Figura 27-28). Las aves más precozes son los aligálicos o megápodas de Australia, que incuban los huevos en la arena o bajo montones de vegetación, como los cocodrilos. Los pollos pueden volver al salir del huevo; sin embargo, la mayoría de las aves precozes, incluso las que abandonan el nido a poco de nacer, siguen siendo alimentados y protegidos por sus padres durante cierto tiempo. Los pollos **altriciales**, en cambio, nacen desnudos e incapaces de ver



Figura 27-27

El colibrí *Calypate anna* alimenta a su polluelo en su nido de restos vegetales y tela de araña, decorado externamente con líquenes. La hembra construye el nido, incuba los dos huevos, del tamaño de un guintante, y cría a los jóvenes sin la ayuda del macho. Estos pequeños colibríes son habitantes comunes de California. Es el único colibrí que pasa el invierno en los Estados Unidos.

o andar, y permanecen en el nido durante una semana o más. Los padres de las especies altriciales deben llevar comida a sus crías casi constantemente, ya que la mayor parte de los pollos suelen comer diariamente más que su propio peso. Muchas aves no pueden calificarse exactamente de precozes o altriciales, porque sus pollos tienen un desarrollo intermedio. Por ejemplo, las gaviotas y los charriarres nacen cubiertos de plumón y con los ojos abiertos, pero no pueden dejar el nido hasta pasado un tiempo.

Aunque pueda parecer que los pollos precozes tienen todas las ventajas, por su mayor capacidad para encontrar alimento y escapar de los depredadores, los pollos altriciales tienen también varias cosas a su favor. Como las aves altriciales ponen huevos relativamente pequeños, con poco vitelo, la madre invierte poca energía en sus propios huevos. Los huevos perdidos por la depredación o por condiciones ambientales rigurosas son sustituidos fácilmente.



Figura 27-28

Comparación de un pollo altricial de un día con otro de la misma edad, pero precoz. El triguero altricial (izquierda) nace prácticamente desnudo, ciego y desamparado. La bonasa americana, que es un ave precoz (derecha), está cubierta de plumón, alerta, con fuertes patas y capaz de alimentarse por sí misma.

Los pollos altriciales también crecen más deprisa, quizás debido al mayor potencial de crecimiento de sus tejidos inmaduros.

## POBLACIONES DE AVES

Las poblaciones de aves, como las de cualquier otro grupo animal, varían de tamaño de un año para otro. Los búhos navales, por ejemplo, están sujetos a ciclos de población que siguen bastante bien a los ciclos de sus recursos alimentarios, fundamentalmente roedores. Los topillos y lemmings de las regiones norteañas tienen unos ciclos bastante regulares de abundancia cada cuatro años; en los momentos de máxima densidad, las poblaciones de depredadores, tales como zorros, comadrejas y ratoneros, al igual que los mismos búhos navales, aumentan porque existe abundante comida para la cría de sus jóvenes. Después del colapso en las poblaciones de roedores, los búhos navales se mueven hacia el sur tratando de buscar fuentes alternativas de alimento. Ocasionalmente, aparecen grandes cantidades en el sur de Canadá y en el norte de los Estados Unidos, en donde por no tener ningún miedo al hombre, son fácil blanco de los cazadores desamparados.

Ocasionalmente, las actividades humanas han supuesto cambios espectaculares en la distribución de las aves. Tanto los estorninos (Figura 27-29) como los gorriónes han sido accidental o deliberadamente introducidos en numerosos países, siendo ahora dos de las más abundantes especies de aves del mundo, con la excepción de la gallina doméstica.

El hombre es también responsable de la extinción de muchas aves; desde 1681, en que desapareció el dodo, más de 80 especies han corrido la misma suerte. Muchas murieron víctimas de cambios en su hábitat o de competiciones con especies introducidas. Pero algunas han sido cazadas hasta la misma extinción, entre ellas las tórtolas pasajeras que tan sólo hace un siglo mullaban los cielos

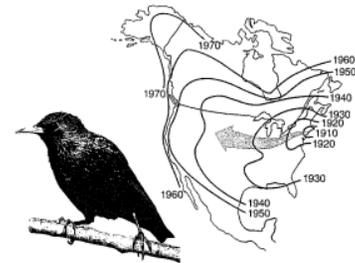


Figura 27-29

Colonización de Norteamérica por parte del estornino pinto, después de la introducción de 120 aves en el Central Park de Nueva York en 1850. Existen en la actualidad unos 200 millones de estorninos sólo en los Estados Unidos, testimonio del gran potencial reproductor de las aves. Los estorninos son omnívoros, y se alimentan fundamentalmente de insectos en primavera y verano, pero cambian a las frutas en otoño.



Figura 27-30

Caza deportiva de tórtolas pasajeras en Louisiana durante el siglo XIX. La cacería y el deporte desmedidos, antes de promulgar las disposiciones estatales reguladoras de la caza, redujeron la población demasiado como para sostener la colonia reproductora. La última tórtola pasajera murió en cautividad en 1914.

norteamericanos en tal cantidad que se estimaban en miles de millones (Figura 27-30).

Hoy día, la caza de aves es un buen negocio en Estados Unidos y Canadá, y aunque los cazadores matan anualmente millones de aves de interés cinegético, ninguna de las 74 especies de aves legalmente cazadas están en peligro de extinción. Sin embargo, los intereses cinegéticos, gracias a la adquisición de grandes humedales como refugios o santuarios de las aves migratorias, han beneficiado probablemente por igual a las aves con interés cinegético que al resto.

El envenenamiento por plomo de las aves acuáticas es un efecto colateral de la caza. Antes de que en 1991 entraran en vigor las leyes federales, largamente aplazadas, que obligan al uso de munición sin plomo para toda la caza de pluma, las armas de fuego dispersaban más de 3000 toneladas de plomo al año solamente en los Estados Unidos. Cuando las aves acuáticas tragan los perdigones, que toman por semillas, éstos son revueltos y degradados en la molleja, lo que facilita la absorción del plomo por la sangre. El envenenamiento por plomo paraliza o debilita a las aves, conduciéndolas a la muerte por inanición. Actualmente, las aves siguen muriendo por la ingestión del plomo acumulado a lo largo del tiempo.

Es especialmente preocupante el repentino declive de los passeriformes de Estados Unidos y el sur de Canadá. Los ornitólogos y los amantes de los pájaros han registrado la escasez actual de muchas especies de pájaros que eran abundantes hace sólo cuarenta años.

Hay varias razones para explicar este descenso. La agricultura extensiva, que permite el uso de herbicidas, pesticidas y fertilizantes, ha privado a los pájaros que nidifican en tierra de sus habituales territorios de cría. La excesiva fragmentación de las masas de bosque en todos los Estados Unidos ha hecho que los nidios de las especies de bosque queden más expuestos a depredadores como los arrendajos, los mapaches y las zarigüeyas, y a parásitos como los cucos. Los gatos castrados también matan a millones de pajarillos cada año. Un estudio realizado en Wisconsin con gatos de granja dotados de radiocollares permitió estimar que en ese estado los gatos pueden matar 19 millones de pájaros en un solo año.

La rápida desaparición de las selvas tropicales (aproximadamente 170 000 km al año, una superficie equivalente al estado de Washington) está privando a unas 250 especies de pájaros migradores de sus áreas de invernada. Recientes estudios indican que la presión sobre las áreas de invernada hace descender peligrosamente la condición fisiológica de las aves, particularmente las cañoras, antes de su emigración al norte. De todas las amenazas a largo plazo para las poblaciones de pájaros, la deforestación tropical es la más grave y la de más difícil solución. Si la tasa de deforestación se acelera en los próximos años, como probablemente ocurra, las selvas tropicales de todo el mundo habrán desaparecido hacia el 2040 (Terborgh, 1992).

Algunas aves, como los petirrojos, los estorninos y los gorriónes, pueden acomodarse a estos cambios e incluso prosperar. Pero para la mayoría son letales. Terborgh (1992) advierte que a menos que tomemos la iniciativa de administrar inteligentemente nuestros recursos naturales, pronto nos enfrentaremos a la primavera silenciosa que predijo Rachel Carson en 1962.

## Clasificación de las aves actuales

La clase Aves está formada por más de 9700 especies distribuidas en 30 órdenes de aves vivas. Ha sido difícil comprender las relaciones de las aves actuales, y en consecuencia, situarlas en un esquema de clasificación, debido a la rápida diversificación que han sufrido en el Cretácico y principios del Terciario. Hasta los estudios de hibridación del DNA de Sibley y Alquist (1990), las clasificaciones se han basado en semejanzas morfológicas. La clasificación propuesta por Sibley y Alquist ha sido ampliamente adoptada, aunque este estudio sugiere varias relaciones sorprendentes, como la consideración de grupos hermanos a las Anseriformes (patos y gansos) y las ratites. Se han utilizado muchos tipos de datos para dilucidar las relaciones superiores de las aves, pero principalmente las secuencias de DNA mitocondrial y nuclear. La clasificación y los números de especies actuales en los órdenes respectivos que se ofrecen aquí siguen fundamentalmente los datos de Gill (2006), a su vez basados en los estudios de Sibley y Alquist y en otras reconstrucciones filogenéticas más recientes. Hay que señalar que la determinación de las relaciones de las aves en los niveles superiores es un área de estudio muy activa, y que la comprensión de estas relaciones probablemente cambiará en un futuro próximo.

### Clase Aves (L. *avis*, ave)

**Superorden Palaeognathos** (Gr. *palaios*, antiguo, + *gnathos*, mandíbula). Aves modernas con paladar de tipo arcoausario. Ratites, como el avestruz, *hantides*, casuaros, emúes y kiwis (con esternón sin quilla) y tinamúes (con esternón aplanado).

**Orden Estrucioniiformes** (L. *struthio*, avestruz, + *forma*, forma). **avestruz**. El avestruz africano *Struthio camelus* (Figura 27-31) es la mayor ave viva, con algunos individuos que alcanzan los 2.4 m de altura y pesan 135 kg. Los pies están provistos con sólo dos dedos de distinto tamaño cubiertos con coque que les permiten viajar rápidamente a través de terreno arenoso.

**Orden Reiformes** (Gr. *rhea*, rea, + *forma*). **ãandúes**. Dos especies de grandes aves no voladoras de las praderas de América del Sur.

**Orden Casuariformes: casuaros, emú**. Las tres especies de casuaros viven en selvas del norte de Australia y Nueva Guinea. El emú es la segunda ave más grande en la actualidad, confinado en Australia. Ninguna de ellas vuela.

**Orden Dinornitiformes** (Gr. *din*, terrible, + Gr. *ornith*, ave, + *forma*). **kiwis**. Los kiwis, del tamaño de una gallina, sólo presentan un mero vestigio de las alas. Este orden también incluye a los extintos moas, algunos de los cuales llegaban a medir dos metros en la cruz. Tres especies actuales, todas de Nueva Zelanda.

**Orden Tinamiformes** (N.L. *Tinamus*, género tipo, + *forma*). **tinamúes**. Éstos son aves voladoras que se encuentran en América Central y del Sur. Unas 47 especies.

**Superorden Neognathos** (Gr. *neos*, nuevo, + *gnathos*, mandíbula). Aves modernas, con paladar flexible.

**Orden Anseriformes** (L. *anser*, ganso, + *forma*). **cisnes, gansos y patos**. Los miembros de este orden presentan anchos picos con crestas filtradoras en sus márgenes, una membrana digital que queda limitada a los dedos anteriores, y un largo esternón con una baja quilla. Unas 162 especies; distribución mundial.

**Orden Galliformes** (L. *gallus*, gallo, + *forma*). **codornices, gallos de las praderas, faisanes, perdices nivalas, pavos,**

**gallinas**. Son aves vegetarianas con fuertes picos y robustas patas, que nidifican en tierra. El colín de cola blanca (*Colinus virginianus*) se encuentra por toda la mitad oriental de Estados Unidos. El gallo de bosque (*Bonasa umbellus*) habita también en la misma región, sólo que en los bosques en vez de en las zonas abiertas y en los campos de grano que la codorniz y el colín frecuentan. Unas 290 especies, distribución mundial.

**Orden Esfenisciformes** (Gr. *Spheniscus*, diminutivo de *sphero*, cono, aludiendo a la contorted de las alas, + *forma*). **pingüinos** o **pájaros niño**. Tienen los pies palmados y nadan en los mares meridionales, desde la Antártida hasta las islas Galápagos. Aunque son aves arenadas, utilizan sus alas como remos más que para el vuelo. Unas 17 especies.

**Orden Gaviformes** (L. *gavia*, ave, posiblemente gaviota, + *forma*). **colimbos**. Las cinco especies de colimbos son extraordinarios buceadores y nadadores, con cortas patas posteriores y cuerpos robustos. Viven exclusivamente de peces y de pequeños animales acuáticos. El conocido



Figura 27-31

Avestruz africano, *Struthio camelus*. La mayor de todas las aves actuales. Orden Estrucioniiformes.

## Clasificación de las aves actuales

colombo grande (*Gavia immer*) se encuentra principalmente en las aguas de Norteamérica y Eurasia.

**Orden Podicipediformes** (*Gr. podic, trasera, + pes, patas, pie;* **zampullines**. Son buceadores patocortos, con los dedos de las patas lobulados. El somormujo patallón (*Polydornis podiceps*) es un ejemplo común de este orden. Los zampullines son frecuentes en las viejas charcas, donde construyen sus nidos flotantes a modo de balsas. Existen 22 especies, de distribución mundial.

**Orden Fenicopteriformes** (*Gr. phoeniceo, rojo púrpura, + pter, ala, + forma*). **flamencos** (Figura 27-32) Grandes y coloradas aves vadadoras, que utilizan una lamela de su pico para filtrar el plancton del agua. Cinco especies.

**Orden Procelariiformes** (*L. procella, tempestad, + forma*; **albatros, petreles, fulmares y pardelas**. Son aves marinas con picos ganachos y narinas tubulares. Por emergencia alar (más de 3.6 m en algunos), los albatros son las mayores de las aves voladoras. Unas 112 especies con distribución mundial.

**Orden Pelcaniformes** (*Gr. pelican, pelican, + forma*; **pelicanos, cormoranes, alcaes, etc.** Son aves coloniales icetífagas con una bolsa gular y con los cuatro dedos incluidos dentro de una membrana común. Unas 65 especies y distribución mundial, especialmente en los trópicos.

**Orden Ciconiiformes** (*L. ciconia, cigüeña, + forma*; **garzas, avetores, cigüeñas, ibices, espátulas, buitres**. Son aves coloniales vadeadoras, con cuellos y patas muy largos, además de los buitres. Una representante frecuente en el este de los Estados Unidos es la gran garza azul (*Ardea herodias*), que frecuenta los pantanos y las charcas. Unas 116 especies y distribución mundial.

**Orden Falconiformes** (*L. falco, halcón, + forma*; **águilas, halcones, cernícalos, cóncores y ratoneros**. Son las grandes aves de presa diurnas. Todas son robustas voladoras con muy buena visión y garras curvas. Unas 304 especies, distribución mundial.

**Orden Gruiformes** (*L. grus, grulla, + forma*; **grullas, rascones, fochas, gallinas de agua**. Son aves de pradera o de pantanos. Unas 212 especies, distribución mundial.

**Orden Charadriiformes** (N.L.: *Charadrius*, género de los chorlitos, + forma); **gaviotas** (Figura 27-33), **ostreros, chorlitos, limícolas, charranes, chochas, perdices, vuelvecillas, avocetas, falaropos, sikuas, aicas, frañicillos**. Todos son aves de costa. Son buenos voladores y normalmente coloniales. Unas 367 especies, distribución mundial.

**Orden Columbiformes** (*L. columba, paloma, + forma*; **tórtolas y palomas**. Todas tienen corta el cuello y las patas, y el pico fino. El dodo, *Raphus cucullatus*, de las islas Mauricio fue un ave voladora que se extinguió en 1681. Unas 308 especies, distribución mundial.

**Orden Psittaciformes** (*L. psittacus, loro, + forma*; **cahuatús, papagayos y loros**. Aves con la mandíbula articulada y móvil y la lengua carnosa. Unas 364 especies, distribución pantropical.

**Orden Oryziformes** (*Gr. oryza, arroz, + forma*; **cazós, largos cabeleños, + forma**); **hoatzín**. Las relaciones de la única especie de este orden con las otras aves no está clara. Los jóvenes de este pájaro herbívoro de Sudamérica tienen largas uñas en las alas, que utilizan para trepar a los árboles



Figura 27-32

Grupo de flamencos, *Phoenicopterus ruber*, en un lago alcalino del este de África. Orden Fenicopteriformes.

**Orden Muscivagiformes** (*L. must, plátano, + Gr. phag, comer, + forma*; **turacos**. Aves de tamaño mediano o grande de las selvas densas, con una conspicua mancha carmel en las amplias alas. Pico brillante/rojo, alas cortas y redondeadas. Veintitrés especies, todas coloradas.

**Orden Cuculiformes** (*L. cuculus, cuco, + forma*; **cuocos, correcaminos**. El cuco común (*Cuculus canorus*) pone sus huevos en los nidos de aves de menor tamaño, que luego le crían a los polluelos. Los cuocos americanos de pico negro y pico amarillo normalmente crían a su prole. Unas 138 especies, distribución mundial.

**Orden Strigiformes** (*L. strix, águila, + forma*; **búhos y lechuzas**. Son depredadores nocturnos de grandes ojos, poderosos picos y patas, y vuelo silencioso. Unas 180 especies, de distribución mundial.

**Orden Caprimulgiformes** (*L. caprimulgus, chotacabras, + forma*; **chotacabras**. Las aves de este grupo son nocturnas y crepusculares con pequeñas y débiles patas, y amplias bocas bordeadas de cerdas prominentes. Algunos chotacabras (*Antraxanthus coquereli*) son corrientes en los bosques de los estados del este, y otros (*Chordeiles minor*) normalmente se ven y oyen volando por las noches alrededor de edificios en las ciudades. Unas 118 especies, distribución mundial.



Figura 27-33

Gaviotas reidoras, *Larus atricilla*, en vuelo. Orden Charadriiformes.

## Clasificación de las aves actuales

**Orden Apodiformes** (*Gr. apus, sin patas, + forma*; **vencejos, colibríes**. Son pequeñas aves con patas cortas y rápido batido alar. El conocido vencejo de las chineesas norteamericanas, *Chaetura pelagia*, fija su nido en las chineesas por medio de la saliva. Un vencejo de China (*Collocalia*) construye un nido de saliva que es utilizado por los chinos para hacer la famosa sopa de nidos de golondrina. La mayor parte de los colibríes se encuentran en los trópicos, pero hay 14 especies en los Estados Unidos, de las cuales sólo una, el colibrí de garapaña de nido, se encuentra en esta parte este del país. Unas 425 especies, distribución mundial.

**Orden Coliiformes** (*Gr. kolos, picamadero verde, + forma*); **aves ratón**. Son un pequeño grupo de aves de relaciones inciertas. Seis especies, restringidas al sur de África.

**Orden Trogoniformes** (*Gr. tragon, mastigar, + forma*); **trogones**. Aves de vivos colores y largas colas. Unas 39 especies, distribución pantropical.

**Orden Coraciiformes** (N.L. *coraci* del *Gr. korax*, un tipo de chova, + forma); **marines pescadores, calaos, etc.** Estas aves tienen fuertes y prominentes picos y anidan en agujeros. En la mitad oriental de los Estados Unidos vive el martin pescador de collar (*Megasceryle alcyon*), común en la mayor parte de los cursos de agua de cualquier tipo. Unas 209 especies, distribución mundial.

**Orden Piciformes** (*L. picus, picamaderos, + forma*); **picamaderos, tucanes, indicadores, etc.** Las aves de este orden tienen dos de los dedos dirigidos hacia adelante y dos hacia atrás, y un pico altamente especializado. Todos anidan en cavidades. Existen muchas especies de pájaros carpinteros o picamaderos en Norteamérica, los más corrientes son el de vientre rojo, el de cabeza roja y el de vientre amarillo. El mayor de todos es el picamadero pileado, que habita en las zonas más profundas de la espesura. Unas 398 especies, distribución mundial.

**Orden Paseriformes** (*L. passer, gorrón, + forma*); **aves canoras** (Figura 27-34). Este orden es el más numeroso de la clase; contiene 56 familias, que representan el 60% de todas las aves. La mayor parte de ellas tiene una siringa bien desarrollada. Sus pies están adaptados para posarse sobre delgadas ramas y troncos. Los jóvenes son altriciales. A este orden pertenecen muchas aves con melodiosos cantos, tales como la alondra, el ruiseñor, el millo, el petirrojo, etc. Otras especies de este orden, tales como la golondrina, la urraca, el estornino o el cuervo, no tienen canto alguno digno de mención. Más de 5750 especies, distribución mundial.



Figura 27-34

Pinzón terrestre, *Geopiza fuliginosa*, uno de los famosos pinzones de Darwin de las islas Galápagos. Orden Paseriformes.

Las más de 9700 especies de aves vivas son vertebrados endotermos ovíparos, cubiertos con plumas, que presentan las extremidades anteriores modificadas como alas. Están estrechamente relacionadas con un grupo de dinosaurios del Mesozoico con varios caracteres aviares, los terópodos. El ave fósil más antigua que se conoce, *Archaeopteryx*, del Jurásico, tenía muchos rasgos reptilianos y era casi idéntico a ciertos dinosaurios terópodos, excepto por la presencia de plumas. Probablemente debe considerarse como el grupo hermano de las aves actuales.

Las adaptaciones de las aves para el vuelo son de dos tipos básicos: las que reducen el peso corporal y las que producen mayor potencia para el vuelo. Las plumas, distintivo de las aves, son derivados complejos de las escamas reptilianas, y combinan ligereza con fuerza, impermeabilidad y alta capacidad aislante. El peso corporal de otros (para proporcionalizar rigidez para el vuelo), y por la presencia en muchos huesos de espacios aéreos o cavidades neumáticas. El pico ligero y queratinizado, que reemplaza a las pesadas mandíbulas y dientes de los reptiles, sirve como mano y boca para muchas aves, y se ha adaptado de varias formas para los diferentes tipos de dieta.

Las adaptaciones que proporcionan potencia para el vuelo incluyen una tasa metabólica alta y una temperatura corporal acoplada a una dieta altamente energética; un sistema respiratorio muy eficaz, que consiste en un sistema de sacos aéreos dispuestos para producir un flujo constante y unidireccional de aire a través de los pulmones; músculos poderosos de vuelo y de las patas, dispuestos cerca del centro de gravedad del ave, y una circulación eficaz y de alta presión.

Las aves tienen muy buena visión, buen oído, y una extraordinaria coordinación para el vuelo. Los riñones metanéricos producen ácido úrico como principal producto nitrogenado.

Las aves vuelan aplicando los mismos principios aerodinámicos que un aeroplano, y utilizando un equipo similar: alas para el apoyo y la elevación, y cola para los giros y aterrizajes; también utilizan hendidos para controlar el vuelo a bajas velocidades. La ausencia de vuelo en las aves es rara, pero ha evolucionado independientemente en varios órdenes, normalmente en islas donde los depredadores terrestres son escasos o faltan; todas ellas proceden de antecesores voladores. Se han propuesto dos hipótesis, arborea y cursora, para el origen del vuelo. La hipótesis arborea, actualmente la más aceptada, propone que las alas y las plumas se utilizaron primeramente para

dejarse caer desde los árboles y se modificaron posteriormente para el vuelo batido.

La migración de las aves implica movimientos regulares entre los cuarteles de verano y las regiones de invernada. La migración de primavera hacia el norte, donde existe más comida disponible para los polluelos, permite un mayor éxito reproductor. Durante la migración son utilizados muchos tipos de señales para orientarse, incluyendo el sentido innato para la dirección, y la capacidad de navegar utilizando el sol, las estrellas y el campo magnético terrestre.

La conducta social altamente desarrollada de las aves se manifiesta en una serie de vívidos cortejos, la selección de compañeros de apareamiento, el comportamiento territorial, la incubación y el cuidado de los polluelos. La mayoría de las aves tienen un sistema de emparejamiento monógamo, aunque son comunes los apareamientos fuera de la pareja estable. Los pollinos nacen con distintos niveles de desarrollo; los altriciales están desnudos e indefensos, mientras que los precoces nacen con plumas y son capaces de valerse por sí mismos.

1. Explique el significado del descubrimiento de *Archaeopteryx*. ¿Por qué este fósil prueba, fuera de dudas, que las aves están relacionadas con los reptiles?
2. Todas las adaptaciones especiales de las aves contribuyen a dos condiciones esenciales para el vuelo, mayor fortaleza y menor peso. Atribuya cada una de las siguientes características a una u otra condición esencial (o a ambas): plumas, esqueleto, distribución muscular, sistema digestivo, sistema circulatorio, sistema respiratorio, sistema excretor, sistema reproductor.
3. ¿Cómo eliminan las aves marinas el exceso de sal?
4. ¿De qué manera los ojos y los oídos de las aves están especializados para las demandas del vuelo?
5. Explique cómo está diseñada el ala de las aves para proporciónar elevación. ¿Qué rasgos de diseño ayudan a impedir que el ave entre en barrena a bajas velocidades?

6. Describa las cuatro formas básicas de las alas de las aves. ¿Cómo están correlacionados la forma de las alas con la velocidad y la maniobrabilidad?
7. Compare las hipótesis arbórea y cursora sobre el origen del vuelo en las aves.
8. ¿Cuáles son las ventajas de la migración estacional para las aves?
9. Describa las diferentes rutas de navegación que las aves pueden utilizar en la migración de larga distancia.
10. ¿Qué ventajas tiene la agregación social entre las aves?
11. Más del 90% de las aves son monógamas. Explique por qué la monogamia es mucho más frecuente entre las aves que entre los mamíferos.
12. Describa brevemente un ejemplo de poliginia en las aves.
13. Defina los términos precoz y altricial referidos a las aves.
14. Cite algunos ejemplos de cómo las actividades humanas han afectado a las aves.

Ackerman, J. 1998. Dinosaurs take wing. *Nat. Geog.* 194(1):74-99. Una sinopsis bellamente ilustrada de la evolución de los dinosaurios a las aves.

Beratz, P. M., and I. E. Owens. 2002. Evolutionary ecology of birds: life histories, mating systems, and extinction. Oxford, UK, Oxford University Press.

Una aproximación filogenética a la comprensión de cómo la selección natural y la selección sexual han producido la increíble diversidad de los sistemas de apareamiento de las aves.

Brooke, M., and T. Birkhead (eds.). 1991. The Cambridge encyclopedia of ornithology. New York, Cambridge University Press. Un tratamiento completo y profusamente ilustrado, que incluye un repaso a los órdenes actuales.

Elphick, J. (ed.). 1995. The atlas of bird migration: tracing the great journeys of the world's birds. New York, Random House. Colección de mapas magníficamente ilustrada sobre las áreas de cría e invernada de las aves, sus rutas migratorias, y muchos otros datos sobre los viajes de cada especie.

Emlen, S. T. 1975. The stellar-orientation system of a migratory bird. *Sci. Am.* 233:102-111 (Aug.). Describe investigaciones fascinantes en zorro a la capacidad para orientarse por las estrellas que manifiestan los porfirinos azules.

Feduccia, A. 1996. The origin and evolution of birds. New Haven, Yale University Press. Un sucesor actualizado del libro del mismo autor, The Age of Birds (1980), pero más extenso; una rica fuente de información sobre las relaciones evolutivas de las aves.

Gill, F. B. 2006. Ornithology, ed. 3. New York, W. B. Freeman and Company. Texto de ornithología popular, completo y preciso.

Norbert, U. M. 1990. Venerable flight. New York, Spingere-Verlag. Revisión detallada de la mecánica, la fisiología, la morfología, la ecología y la evolución del vuelo. Trata tanto de aves como de murciélagos.

Padua, R., and L. M. Chiappe. 1998. The origin of birds and their flight. *Sci. Am.* 279:38-47 (Feb.). El autor sostiene que las aves evolucionaron a partir de pequeños dinosaurios depredadores que vivían en tierra.

Peterson, R. T. 2002. A field guide to the birds of eastern and western North America, ed. 5. Boston, Houghton Mifflin. Una de las mejores guías de campo de la zona.

Proctor, K. S., and P. J. Lynch. 1998. Manual of ornithology: avian structure and function. New Haven, Connecticut, Yale University Press.

Sibley, C. G., and J. E. Ahlquist. 1990. Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. New Haven, Yale University Press. Una discusión aplicación de las técnicas del DNA al problema de la filogenia de las aves.

Tetlow, J. 1992. Why American songbirds are vanishing. *Sci. Am.* 266:88-104 (May). El número de aves canoras ha descendido notablemente. El autor analiza las razones.

Temes, J. K. 1980. The Audubon Society encyclopedia of North American birds. New York, Alfred A. Knopf, Inc. Análisis: libro de rigor y profusamente ilustrado.

Walshvigel, J. A. 1990. The bird's eye view. *Am. Sci.* 78:342-353 (July-Aug.). Las aves poseen capacidades visuales más avanzadas para el hombre. ¿Cómo podemos saber lo que ven realmente?

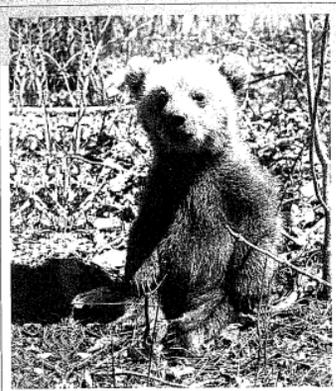
Wetliker, F. 1990. *Archaeopteryx*. *Sci. Am.* 262:70-77 (May). Descripción del fósil quizá más importante de los que se han descubiertos.

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickman1p24e](http://www.mhhe.com/hickman1p24e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

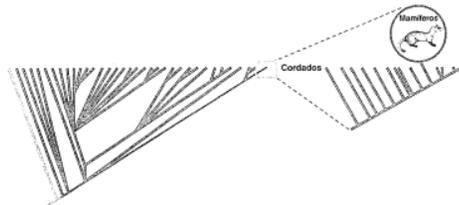
# 28

## Los mamíferos

- FILO CORDADOS
- CLASE MAMÍFEROS



Una cría de oso pardo, *Ursus arctos* horribilis.



### El pelo no es cosa de cuento

El pelo evolucionó en el ancestro común de todos los mamíferos, y todas las especies que descendieron de él lo mantuvieron. Así, el pelo es un carácter diagnóstico para los mamíferos; excepto en casos patológicos, todos los mamíferos tienen pelo en algún momento de su vida, y el pelo no existe en ningún otro ser vivo. Incluso los mamíferos actuales que aparentemente son pelones, como las ballenas, generalmente tienen algún pelo en el cuerpo.

El pelo de los mamíferos ha sufrido numerosas modificaciones adaptativas para distintas funciones. Los mamíferos lo utilizan como protección contra los elementos, como coloración defensiva, como aislamiento antumbrado y para la flotación, y como señal de aviso; han transformado el pelo en las sensibles vibras del hocico y en las agudas pias del oído. Quizás lo más importante de todo sea que el pelo proporciona a los mamíferos aislamiento térmico, lo que les permite mantener una temperatura corporal alta y constante en todos los climas, y por tanto mantener un alto nivel de actividad. Los mamíferos

se encuentran entre los animales más activos, rápidos y resistentes en los entornos acuáticos, aéreos y terrestres. Mantienen su actividad en casi cualquier condición ambiental, lo que incluye el frío nocturno, los tórridos desiertos, los fríos polos y los inviernos helados. Existen numerosas innovaciones evolutivas que subyacen a esta exuberante diversificación adaptativa. Además del pelo, los mamíferos poseen en exclusiva un conjunto de huesecillos en el oído medio para transmitir los sonidos al oído interno, glándulas mamarias para nutrir al recién nacido, un gran encéfalo con una exclusiva corteza cerebral, o neocórtex, un diafragma para la ventilación eficaz de los pulmones, y adaptaciones para conseguir un sentido del olfato muy desarrollado. La mayoría de los mamíferos tienen una placenta extrauterina muy perfeccionada para nutrir al embrión, dientes especializados y mandíbulas musculadas para procesar el alimento, y una postura erguida para una rápida y eficiente locomoción.

Los mamíferos, con su sistema nervioso altamente desarrollado y con numerosas adaptaciones, ocupan prácticamente todos los ambientes que en la tierra pueden soportar vida. Aunque no son un grupo grande (4800 especies, comparadas con las más de 9700 de aves, aproximadamente 28 000 de peces y 1 100 000 de insectos), la clase Mamíferos (*L. mamma*, tetra) es uno de los grupos con mayor diferenciación biológica de todo el reino animal. Los mamíferos son increíblemente diversos en tamaños, formas y funciones. Su tamaño varía entre el de un diminuto murciélago descubierta recientemente en Tailandia, de sólo 1.5 g de peso, y las ballenas, algunas de las cuales superan las 130 Tm de peso.

Sin embargo, a pesar de su adaptabilidad y en algunos casos debido a ella, los mamíferos se han visto afectados por la presencia del hombre, mucho más que cualquier otro grupo de animales. Hemos domesticado numerosos mamíferos para alimento y vestido, como bestias de carga y como animales de compañía. Utilizamos millones de mamíferos todos los años en la investigación biomédica. Hemos introducido mamíferos extraños en hábitat nuevos, ocasionalmente con resultados beneficiosos, aunque son mucho más frecuentes los desastres inesperados. La historia nos ofrece numerosas señales de aviso, pero continuamos exterminando valiosas poblaciones de mamíferos de forma irresponsable. La industria ballenera está amenazada de colapso total a causa del exterminio de su propio recurso, un ejemplo clásico de autoextinción en el mundo moderno, donde los sectores en competencia por una industria únicamente se preocupan de recoger el máximo beneficio hoy, sin importarle para nada el suministro de mañana. En algunos casos, la destrucción de un recurso valioso ha sido deliberada, como ocurrió con la política oficialmente sancionada (y trágicamente acertada), de exterminación del bisonte durante las guerras indias para matar de hambre a los indios de las praderas. Aunque la caza comercial ha declinado, una población humana en perpetuo aumento, con la consiguiente destrucción de los hábitat silvestres, ha atacado y desfigurado la fauna de mamíferos. En 2006, 510 especies de mamíferos se han considerado en peligro de extinción por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza y los Recursos Naturales (IUCN), lo que incluye todos los cetáceos, los felinos (excepto los domésticos), las nutrias y los primates (excepto el hombre).

Vamos dándonos cuenta poco a poco que nuestra presencia en este planeta nos hace responsables de nuestro entorno natural. Ya que nuestro bienestar ha estado y continúa estando muy cercanamente ligado al de otros mamíferos, es preciso, en nuestro beneficio, conservar el ambiente natural en el que todos los mamíferos, incluidos nosotros, vivimos. Necesitamos recordar que la naturaleza puede pasar sin nosotros, pero que nosotros no podemos sobrevivir sin la naturaleza.

## ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS

El linaje evolutivo de los mamíferos desde sus antecesores amniotas más remotos es quizás la transición mejor documentada en la historia de los vertebrados. Podemos seguir, mediante el registro fósil, la transformación a lo largo de 150 millones de años desde pequeños animales ectotérmicos y sin pelo hasta los mamíferos actuales, endotérmicos y peludos. El cráneo, y especialmente los dientes, son los fósiles más abundantes, y es fundamentalmente con estas estructuras con las que podemos identificar la ascendencia evolutiva de los mamíferos.

La estructura del techo del cráneo nos permite identificar tres grandes grupos de amniotas que divergieron durante el período Carbonífero del Paleozoico: los **sinápsidos**, los **anápsidos** y los **diápsidos**. El grupo de los sinápsidos, que incluye a los mamíferos y a sus antecesores, tiene un par de aberturas en el techo del cráneo para la inserción de los músculos de las mandíbulas (Figura 28-1B). Los sinápsidos fueron el primer linaje de amniotas que se dispersó ampliamente por hábitat terrestres. Como ya se vio en el Capítulo 26, el grupo de los anápsidos se caracteriza por cráneos macizos, e incluye a algunos de los amniotas más tempranos (Figura 28-1A). Los diápsidos tienen dos pares de aberturas temporales en el techo del cráneo (Figura 28-1C; Figura 26-2, p. 566), y este grupo contiene a los dinosaurios, los lagartos, las serpientes, los cocodrilos, las aves y sus respectivos antecesores. Las tortugas tienen un cráneo de morfología anápsida, pero los análisis filogenéticos las sitúan en el clado Diápsidos, lo que sugiere que la morfología de su cráneo ha evolucionado de forma independiente.

Los primeros sinápsidos se diversificaron en distintos tipos de herbívoros y carnívoros, a menudo denominados colectivamente **pelicosaurios** (Figuras 28-2 y 28-3). Estos primeros sinápsidos fueron los amniotas más abundantes a principios del Pérmico. Los pelicosaurios tienen un aspecto general semejante a los lagartos, pero este parecido es falso. Los pelicosaurios no están relacionados con los lagartos, que son diápsidos, ni forman un grupo monofilético. Los **terápsidos** (Figura 28-3), que surgieron a partir de uno de los primeros grupos de sinápsidos, son el único de estos grupos que sobrevivió más allá del Paleozoico. En los terápsidos se observa por primera vez una locomoción erecta, con extremidades erguidas situadas bajo el cuerpo. Como la estabilidad se redujo al elevar al animal del suelo, el centro cerebral de la coordinación muscular, el cerebelo, pasó a tener mayor importancia. Con los primeros terápsidos comenzaron los cambios en la morfología del cráneo y de los músculos aductores de la mandíbula, asociados con una mayor eficacia masticatoria. Los terápsidos se diversificaron como formas herbívoras y carnívoras, pero la mayor parte desaparecieron durante la gran extinción de finales del Pérmico.



A Anápsido

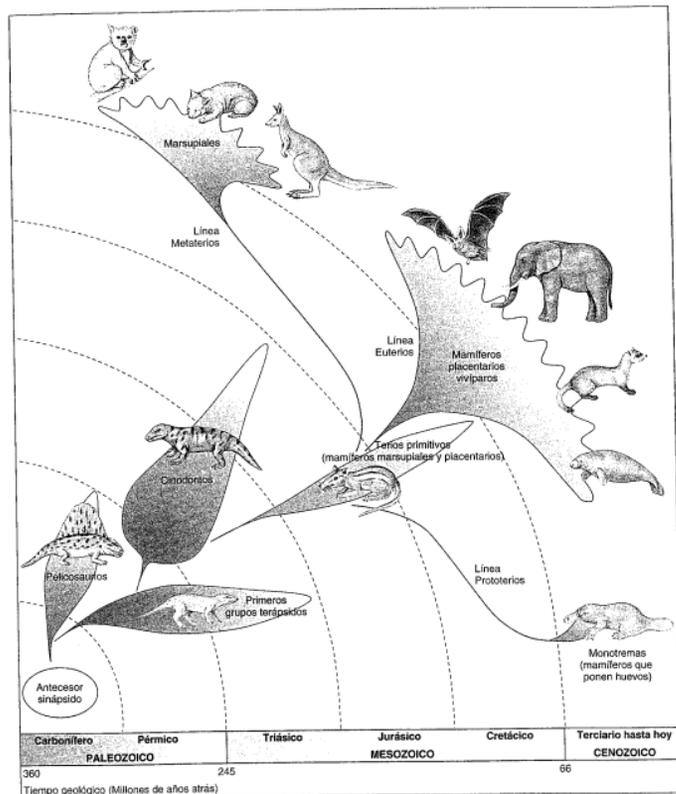


B Sinápsido



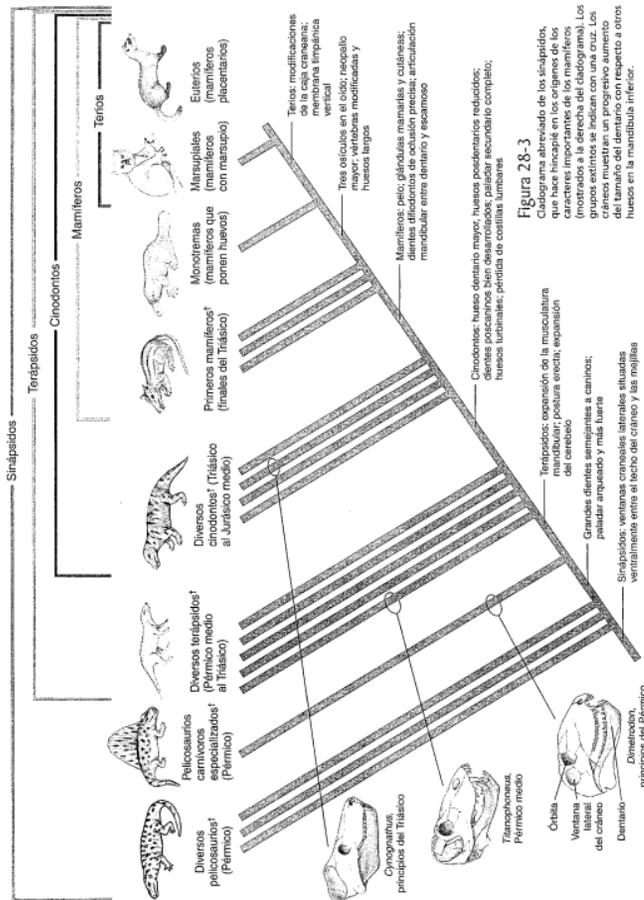
C Diápsido

**Figura 28-1**  
Cráneos de los primitivos amniotas, con el patrón de aberturas temporales que distinguen a los tres grupos.



**Figura 28-2**

Evolución de los principales grupos de sinápsidos. El linaje de los sinápsidos, caracterizados por una abertura temporal lateral, comenzó con los pelicosaurios, reptiles mamíferoídeos de principios del Pérmico. Los pelicosaurios sufrieron una extensa radiación, y desarrollaron cambios en las mandíbulas, los dientes y la forma corporal, que presajearon los caracteres de los futuros mamíferos. Esta tendencia continuó en sus sucesores, los terápsidos, especialmente en los cinodontos. En el Tríasico, una línea de cinodontos dio lugar a los Terios, (los marsupiales y los mamíferos placentarios). El registro fósil, tal como se interpreta actualmente, indica que los tres grupos de mamíferos modernos (monotremas, marsupiales y placentarios) derivan del mismo origen. La gran radiación de los modernos órdenes de placentarios se produjo durante los periodos Cretácico y Terciario.

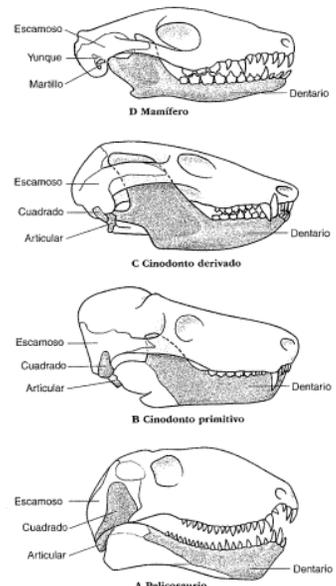


**Figura 28-3**  
 Cladograma abreviado de los sinapsidos, que hace hincapié en los orígenes de los caracteres importantes de los mamíferos (insinuado a la derecha del cladograma). Los caracteres que se muestran en el cuadro grisado muestran un progresivo aumento del tamaño del dentario con respecto a otros huesos en la mandíbula inferior.

Fuentes: Datos de T.S. Kemp, *Mammalian life: origins and the origin of mammals*. Academic Press, New York, 1982; Z. Kielan-Jaworowska, A.W. Crompton y F.A. Jenkins, "The origin of egg-laying mammals in Nature, 286:873 (1987); J. Gauthier, A.G. Kluge, y T. Rowe, "Mammalian phylogeny and the importance of fossils in Cladistics 105:269 (1988); J.L. Carroll, *Vermitteln paläontologie und evolution*. York University, New York, 1985; y H. Pough, C. M. Janis, J.S. Reeder; *Vertebrates* (ed. 7, ed. Prentice Hall, New Jersey, 2005).

### Características de la clase Mamíferos

- Cuerpo cubierto mayoritariamente con pelo**, aunque reducido en algunos.
- Tegumento provisto de glándulas sudoríparas, odoríferas, sebáceas y mamarias**, con una capa de grasa subyacente.
- Caracteres del esqueleto: cráneo con dos cóndilos occipitales y paladar óseo secundario; huesos turbinales** en la cavidad nasal; articulación mandibular entre los huesos escamoso y dentario (Figura 28-4), oído medio con tres osículos (martillo, yunque y estribo); **siete vértebras cervicales** (excepto algunos edentados y el manatí); **huesos pélvicos fusionados**.
- Boca con **dientes difodontos** (dientes de leche, deciduos, reemplazados por un juego de dientes permanentes), **dientes heterodontos** en la mayoría (varían en estructura y función); un **único hueso (dentario)** en la mandíbula inferior.
- Párpados móviles y oído externo carnoso**.
- Circulación con un corazón tetraembral (dos aurículas y dos ventrículos), **aorta izquierda persistente y eritrocitos no nucleados** y bicóncavos.
- Sistema respiratorio pulmonar con alvéolos y laringe; **paladar secundario** (un paladar óseo anterior y una continuación posterior de tejido blando, el paladar falso) que separa las vías respiratorias de la alimentación (Figura 28-5); **diafragma muscular** que separa las cavidades torácica y abdominal; **huesos turbinales** enrollados en la cavidad nasal para calentar y humedecer el aire inspirado.
- Sistema excretor de riñones metanefricos y uréteres que normalmente comunican con una vejiga.
- Encefalo altamente desarrollado, especialmente la **corteza cerebral**; 12 pares de nervios craneales.
- Endotermicos y homeotermicos.
- Clausa sólo en los monotremas (en los marsupiales una clausa poco profunda).
- Sexos separados; órganos reproductores que comprenden un pene, testículos (normalmente dentro de un escroto), ovarios, oviductos y vagina. Determinación del sexo por los machos (heterogamética).
- Fecundación interna; **los embriones se desarrollan en un útero con unión placentaria** (placenta rudimentaria en los marsupiales; presente en los monotremas); **membranas fetales (amnion, corion, alantoides)**.
- Jvenes alimentados con el leche de las glándulas mamarias**.



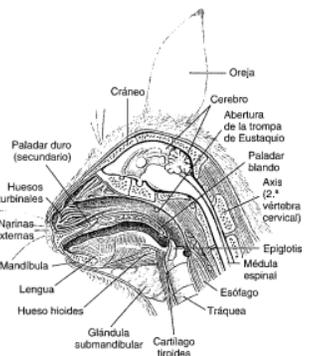
**Figura 28-4**  
 Evolución de la articulación mandibular y los huesecillos del oído medio en el linaje de los sinapsidos. La articulación de la mandíbula en los primeros sinapsidos, los pelicosaurios, tenía lugar entre los huesos articular y cuadrado. En los cinodontos, más avanzados, apareció una nueva articulación entre el dentario y el escamoso. En los mamíferos, el articular y el cuadrado ya no intervienen en la articulación de la mandíbula, sino que transmiten las vibraciones sonoras en el oído medio, transformadas en el martillo y el yunque.

Anteriormente, los pelicosaurios y los terápsidos se calificaban de "reptiles mamiferoides", pero esta denominación ha caído en desuso, ya que no forman parte del linaje de los reptiles.

Un subgrupo de los terápsidos, los **cinodontos**, sobrevivió y pasó al Mesozoico. Los cinodontos desarrollaron varios caracteres novedosos, como una alta tasa metabólica; un aumento de la musculatura mandibular, que produjo una mordedura más fuerte; varios cambios esqueléticos, que proporcionaron mayor agilidad; dientes **heterodontos**, que permitían un mejor procesamiento del alimento (Figura 28-4); **huesos turbinales**, en la cavidad nasal, que contribuyen al mantenimiento del calor corporal (Figura 28-5); y un paladar óseo secundario (paladar duro, Figura 28-5), que permitía al animal respirar mientras mantenía una presa en la boca o masticaba el alimento. El paladar secundario sería de gran importancia en la subsecuente evolución de los mamíferos, porque permitiría a las

crías respirar mientras mataban. La pérdida de costillas lumbares en los cinodontos está relacionada con la evolución del **diafragma**, además de conferir una mayor flexibilidad dorsoventral a la columna vertebral. Dentro del crán conjunto de los cinodontos (Figura 28-3), un pequeño grupo de carnívoros denominados triletoodontos es el que más se asemeja a los mamíferos, con los que comparten diversos caracteres derivados, tanto dentarios como craneales.

Los primeros mamíferos de finales del Tríasico fueron pequeños animales del tamaño de ratones, con un cráneo relativamente grande, mandíbulas diseñadas para masticar y un nuevo tipo de dentición, denominado **difodontia**. Estos dientes son reemplazados una sola vez



**Figura 28-5**  
Sección sagital de la cabeza de un conejo.

(dentaduras de leche y definitiva), a diferencia del primitivo patrón de los amniotas, en el que los dientes se sustituyen continuamente a lo largo de la vida (dentición polyodontia). Una de las más sorprendentes transformaciones está relacionada con los tres huesillos del oído medio, (el martillo, el yunque y el estribo), que transmiten el sonido en los mamíferos (p. 745). El estribo, homólogo de la columela o hueso hemicolumelar de otros vertebrados, ya funcionaba al servicio de la audición en los primeros sinápsidos. El martillo y el yunque se originaron a partir del articular y el cuadrado, respectivamente, dos huesos que anteriormente servían para la articulación mandibular pero que quedaron reducidos de tamaño (mejor para transmitir vibraciones sonoras) y se resituaron en el oído medio (Figura 28-4). Una nueva articulación mandibular se formó entre los huesos dentario y escamoso (temporal). Esta articulación dentario-escamoso es la característica definitoria de los mamíferos fósiles.

Los primeros mamíferos fueron casi con seguridad endotérmicos, aunque su temperatura corporal era probablemente bastante inferior a la de los mamíferos placentarios actuales. El pelo era esencial como aislamiento, y su presencia implica así mismo que las glándulas sebáceas y sudoríparas deben haber aparecido también en este punto, para lubricar el pelo y facilitar la termorregulación. El registro fósil guarda silencio en lo que se refiere a la aparición de las glándulas mamarias, pero deben haber evolucionado antes del final del Triásico. Las crías de los primeros mamíferos probablemente salían de huevos en un estado muy inmaduro, lo que las hacía totalmente dependientes de la leche, el calor y los cuidados de la madre. Esta forma de reproducción persiste actualmente en los monotremas (un subgrupo de mamíferos que incluye a los ornitorrinos y las equidnas).

Sorprendentemente, los primeros mamíferos del Triásico medio, que ya habían desarrollado casi todos los nuevos atributos de los mamíferos modernos, tuvieron que esperar otros 150 millones de años para alcanzar su gran diversidad. Durante ese período, los dinosaurios se hicieron abundantes y diversos, mientras que todos los grupos

sinápsidos no mamíferos se extinguieron. Pero los mamíferos sobrevivieron, al principio probablemente como pequeñas criaturas nocturnas, semejantes a las musarañas. Después, en el Cretácico y especialmente en el Eoceno, que comenzó hace 58 millones de años, los mamíferos comenzaron su rápida diversificación. La gran radiación de los mamíferos en el Cenozoico se atribuye en parte al gran número de ambientes que quedaron vacíos por la extinción de muchos grupos de amniotas al final del Cretácico. La radiación de los mamíferos fue promovida, casi con seguridad, por el hecho de que eran animales ágiles, endotérmicos, inteligentes, adaptables, y que daban a luz crías vivas, que protegían y nutrían con su propia secreción de leche, en vez de abandonar los huevos vulnerables en un nido.

Los recientes descubrimientos fósiles y los análisis cladistas han arrojado nueva luz sobre el origen de las ballenas (orden Cetáceos), a la vez que demuestran la importancia de utilizar datos fósiles para responder a los problemas filogenéticos. Aunque tradicionalmente se pensaba que las ballenas estaban relacionadas con un grupo extinto de animales semejantes a los lobos llamados mesocénidos, los análisis moleculares de las especies actuales situaron a las ballenas como el grupo hermano de los hipopótamos, dentro del orden de los mamíferos con pezuñas (Artiodáctilos). Los recientes hallazgos fósiles en Pakistán y otros lugares han proporcionado un registro casi continuo de la evolución de las primeras ballenas. Son particularmente importantes los restos de los huesos del tobillo, un carácter diagnóstico para los artiodáctilos. Las primeras ballenas tuvieron un carácter diagnóstico con forma de pata, que claramente las relaciona con los artiodáctilos. Aunque los análisis cladistas de estos últimos fósiles sugieren tentadoramente que las ballenas son el grupo hermano de todos los artiodáctilos y no solamente de los hipopótamos, la falta de acuerdo entre los especialistas pone de relieve la necesidad de más material fósil y de pruebas adicionales para refinar las hipótesis evolutivas.

La clase Mamíferos incluye 26 órdenes: un orden de monotemas, siete órdenes de marsupiales y 18 órdenes de mamíferos placentarios. En las pp. 637 a 640 se da una clasificación completa.

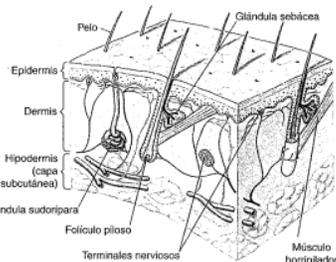
## ADAPTACIONES FUNCIONALES Y ESTRUCTURALES DE LOS MAMÍFEROS

### Tegumento y sus derivados

La piel y sus modificaciones son un carácter distintivo de los mamíferos como grupo. Como intermediaria entre el animal y su entorno, la piel está fuertemente adaptada al género de vida que lleva el animal. En general, es más gruesa en los mamíferos que en cualquier otra clase de vertebrados, aunque como en todos ellos está formada por **epidermis y dermis** (Figura 28-6). En los mamíferos, la dermis es mucho más gruesa que la epidermis; esta última es relativamente fina allí donde está bien protegida por el pelo, pero en las zonas en que está sujeta a mucho contacto y desgaste, como por ejemplo en las palmas y en las plantas, sus capas se espesan y cornifican con queratina.

### Pelo

El pelo es una característica especial de los mamíferos, aunque los seres humanos no seamos particularmente peludos, y en las ballenas el pelo está reducido a unas pocas cerdas sensoriales situadas en el hocico. Un pelo crece a partir de un folículo, el cual, aunque es una estructura



**Figura 28-6**  
Estructura de la piel humana (epidermis y dermis) y su hipodermis, que muestra los pelos y las glándulas.

epidérmica, se hunde en la dermis (Figura 28-6). El pelo crece continuamente por una rápida proliferación de células en el folículo. A medida que el tallo del pelo es empujado hacia arriba, hay nuevas células que quedan privadas de su fuente de alimento y mueren, convirtiéndose en el mismo tipo denso de proteína fibrosa, la **queratina**, que constituye las garras, las uñas, las pezuñas y las plumas. Así, el verdadero pelo, que sólo se encuentra en los mamíferos, está compuesto de células epidérmicas repletas de queratina.

Los mamíferos presentan característicamente dos tipos de pelos que forman el **pelaje**: (1) pelos aislantes, densos y suaves llamados **borra**, con función aislante, y (2) pelos más gruesos y más largos denominados **cerdas**, cuyo conjunto constituye la **jarra**, y que sirven de protección contra el desgaste del tiempo y que confieren coloración al pelaje. La borra atapa una capa de aire aislante; en los animales acuáticos, como focas, nutrias y castores, es tan densa que es casi imposible mojarla. En el agua, los pelos de protección, las cerdas, se mojan y se pliegan sobre la borra, formando una capa protectora (Figura 28-7).

Cuando un pelo alcanza una determinada longitud, deja de crecer. Normalmente permanece en el folículo hasta que comienza a crecer uno nuevo, momento en el que este viejo pelo cae. En la mayor parte de los mamíferos existen mudas periódicas de toda la capa pilosa. En la especie humana, en cambio, el pelo es reemplazado y mudado a lo largo de toda la vida (aunque los hombres calvos pueden confirmar que la sustitución no está asegurada).

Un pelo es algo más que una fibra de queratina. Está formado por tres capas: la médula o canal central, la corteza con los gránulos de pigmento próximos a la médula, y la cutícula externa, compuesta de escamas imbricadas. El pelo de los diferentes mamíferos presenta una considerable variabilidad de estructuras. Puede carecer de corteza, tal como ocurre con los pelos de los ciervos, o puede faltarle la médula, como es el caso de los pelos huecos rellenos de aire del glócn. Los pelos de los conejos y de otros animales están cubiertos por escamas para engancharse entre sí cuando se presionan. El pelo rizado, como el de las ovejas, crece a partir de folículos curvados.

En los casos más simples, tales como los de los zorros y las focas, el pelaje se muda una vez cada año durante los meses de verano. La mayor parte de los mamíferos tienen dos mudas anuales, una en primavera y otra en otoño. El pelaje de verano es siempre mucho menos espeso que el de invierno y, normalmente, también presenta un color diferente. Algunos de los carnívoros mustélidos norteamericanos, como el armiño, tienen capas blancas en invierno y pelajes pardos en verano. Se pensó en otros tiempos que el pelaje blanco de los animales árticos conservaba el calor corporal al reducir la pérdida por radiación; sin embargo, los pelajes blancos y negros irradian calor igual de bien. El blanco invernal de los animales árticos es, simplemente, un camuflaje en un entorno nevado. La liebre variable de Norteamérica tiene tres mudas anuales: la blanca libre invernal es reemplazada por una capa estival parda, que a su vez es sustituida en otoño por un pelaje más gris que se cae rápidamente, dejando ver la capa blanca invernal (Figura 28-8). Los pelajes blancos de los mamíferos árticos en invierno (leucocrania) no deben ser confundidos con el albinismo, causado por unos genes recesivos que bloquean la formación de pigmento. Los albinos poseen ojos rojos y una piel rosada, mientras que los animales árticos, con sus pelajes de invierno, tienen ojos oscuros y, con frecuencia, los extremos del hocico, las orejas, las patas y la cola, negros.

Fuera del Ártico, la mayor parte de los mamíferos presentan colores discretos de carácter protector. A menudo, las especies están marcadas con coloraciones disruptivas que les permiten ocultarse y pasar inadvertidos en su entorno natural. Ejemplos de este tipo pueden ser las manchas de los leopardos y de los cervatillos, o el listado de los tigres. Otros mamíferos, tales como las mofetas, señalan su presencia con coloraciones de advertencia (aposemáticas).

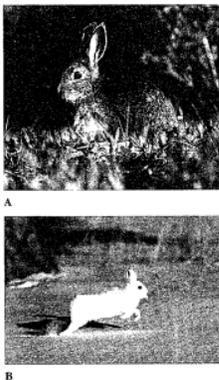
El pelo de los mamíferos se ha modificado para determinadas funciones. Las cerdas de los suidos, las vibrissas de los hocicos de la mayor parte de los mamíferos, así como las espigas de los puercoespines y sus parientes son buenos ejemplos. Las **vibrissas**, con frecuencia llamadas bigotes, son en realidad pelos sensoriales que proporcionan un sentido táctil muy sensible a muchos mamíferos. El menor movimiento de una vibrisa genera impulsos en los terminales nerviosos que se reciben en áreas sensoriales especiales del cácc-



**Figura 28-7**  
Castor americano, *Castor canadensis*, mordiendo un álamo temblón. Este roedor, el segundo más grande (el capibara sudamericano es mayor), tiene un pelaje espeso, resistente al agua, formado por cerdas fuertes y largas que cubren la borra sedosa y densa, tan apreciada en la industria peletera. Orden Rodentia, familia Castoridae.

## Figura 28-8

Liebre variable o nival, *Lepus americanus*, con el pelaje pardo de verano, A, y con el pelaje blanco de invierno, B. Durante el invierno, un crecimiento adicional de pelo en las patas posteriores hace más ancho el apoyo del animal sobre la nieve. Las liebres navales son residentes corrientes de la taiga (bosques de coníferas norteros), y son una importante fuente de alimento para los linces, los zorros y otros carnívoros. Las fluctuaciones de la población de liebres y de sus depredadores están íntimamente relacionadas. Orden Lagomorfos, familia Leporidae.



## Figura 28-9

Los porcos son víctimas frecuentes de la impropia cobertura espesa de los puercospines. A menos que se extraiga (normalmente por un veterinario), las piñas pueden continuar hundiéndose en la carne, causando gran dolor y pueden incluso producir la muerte a su víctima.

cria. Pocos meses después aparecen nuevos esbozos que anuncian el siguiente conjunto de astas. Durante varios años, cada nuevo par de astas supone un desgaste del metabolismo mineral, ya que, durante la época de cría, un gran alce o ciervo debe acumular 25 kg o más de sales de calcio a partir de su dieta vegetal.

Los cuernos de los rebecos (familia Antilocapridae) son semejantes a los cuernos de los bóvidos, excepto porque la parte queratinizada es alorquillada y se muda anualmente. Los cuernos de la jirafa son similares a las astas, pero mantienen su cubierta tegumentaria y no se mudan. El cuerno del rinoceronte consiste en fibras

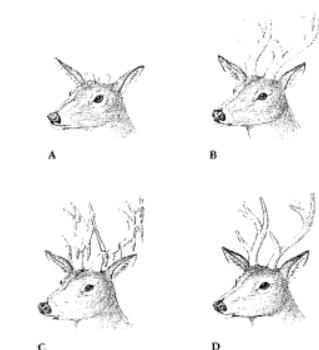
falo. Las vibrisas son particularmente largas en los animales fosores y nocturnos.

Los puercospines, los erizos y los equidnas, al igual que otros pocos mamíferos, han desarrollado una eficaz y peligrosa cobertura espesa. Cuando se siente acorralado, el puercospin americano vuelve la espalda contra el agresor y le desalta con la cola. Las piñas pueden ser rompedoras por su base en el momento de chocar contra algo y, ayudadas por diminutos ganchos dirigidos hacia atrás, pueden penetrar profundamente en el cuerpo de sus víctimas. Los porcos son víctimas frecuentes (Figura 28-9), pero los glotones y los linces son capaces de dar la vuelta al puercospin para dejar expuesta su vulnerable región ventral.

## Cuernos y astas

En los mamíferos pueden observarse varios tipos de cuernos, o de estructuras córneas. Los auténticos cuernos, que presentan los miembros de la familia Bóvidos, tales como los bovinos y las ovejas, son vainas huecas de epidermis queratinizada, que se disponen alrededor de un núcleo de hueso que sale del cráneo (Figura 29-3). Los auténticos cuernos no se mudan ni son ramificados, aunque a veces pueden estar muy curvados, crecer continuamente y se encuentran en ambos sexos.

Las astas de la familia de los ciervos son totalmente óseas cuando están completamente formadas. Durante su crecimiento anual, las astas se desarrollan por debajo de una cobertura de piel muy suave y altamente vascularizada que se denomina terciopelo (Figura 28-10). Excepto en el reno o caribú (Figura 28-17A), sólo los machos portan astas. Cuando el crecimiento de las astas se ha completado, justo antes de la época de celo, los vasos sanguíneos se construyen, y el ciervo desgasta este terciopelo rascando el asta contra los árboles. Las astas se pierden después de cada estación de



## Figura 28-10

Crecimiento anual de las astas de los ciervos. A, Astas que comienzan su crecimiento a finales de primavera estimuladas por las gonadotropinas hipofisarias. B, El hueso crece muy rápidamente hasta que se detiene debido a una rápida elevación de la producción de testosterona en los testículos. C, La piel (terciopelo) muere y es mudada. D, Los niveles de testosterona alcanzan un máximo durante la estación de cría en el otoño. Las astas son mudadas en enero, a medida que descienden los niveles de testosterona.

córneas con aspecto de pelo, que se originan en papilas dérmicas y se cementan juntas para formar estos cuernos, aunque no están unidos al cráneo.

La escalada en el comercio de productos derivados del rinoceronte, especialmente sus cuernos, ha colocado a los rinocerontes africanos y asiáticos al borde de la extinción. El cuerno de rinoceronte es muy apreciado en China como febrífugo y en el tratamiento de enfermedades cardíacas, renales y cutáneas; en la India se le considera un afrodisíaco. Estas supuestas facultades médicas no tienen la mínima base farmacológica. No obstante, la principal utilización de los cuernos de rinoceronte es en la fabricación de empuñaduras de lujo para dagas en Oriente Medio. Debido a su forma filar, las dagas de cuerno de rinoceronte son un regalo tradicional en los ritos de puerbio. Entre 1970 y 1997, y solamente en Yemen del Norte, se importaron los cuernos de 23 350 rinocerontes. Una reglamentación internacional ha reducido, pero no eliminado, este comercio ahora ilegal, y las poblaciones continúan sufriendo.

## Glándulas

Los mamíferos tienen la mayor variedad de glándulas tegumentarias de todos los vertebrados. La mayoría se pueden encuadrar en una de estas cuatro categorías: sudoríparas, odoríferas, sebáceas y mamarías. Todas son derivadas de la epidermis (Figura 28-6).

Las glándulas sudoríparas son glándulas tubulares, simples y muy pegadas, que aparecen en bastantes partes del cuerpo en la mayor parte de los mamíferos (Figura 28-6) y que no existen en otros vertebrados. Pueden distinguirse dos tipos de glándulas sudoríparas: ecricas y apocrinas. Las glándulas ecricas segregan un sudor acuoso que, cuando se evapora sobre la superficie de la piel, absorbe el calor de la piel y la enfría. Aparecen en regiones carentes de pelo, especialmente en las palmas y plantas de manos y pies, en la mayor parte de los mamíferos, aunque en los caballos y muchos primates también están dispersas por todo el cuerpo. Pueden estar muy reducidas o incluso faltar en los roedores, los conejos y las ballenas. Las glándulas apocrinas son mayores que las glándulas ecricas y tienen los conductos más largos y retorcidos. Su zona secretora se localiza en la demis y se hunde profundamente en la hipodermis. Siempre desarrollan en el folículo de un pelo o allí donde ha existido uno. Se desarrollan aproximadamente en la época de la pubertad, y están restringidas (en la especie humana) a axilas, zona púbica, pecho, prepucio, escroto y canales auditivos externos. Su secreción no es acuosa, como el sudor ordinario (glándula ecrica), sino lechosa, blanquecina o amarillenta, y se seca sobre la piel formando una película. Las glándulas apocrinas no tienen nada que ver con la regulación térmica, pero su actividad se sabe que está relacionada con determinados aspectos de la reproducción, como la etapa del ciclo sexual y la receptividad de la hembra, o el grado de madurez y parentesco de los individuos de una especie.

Las glándulas odoríferas existen prácticamente en todos los mamíferos, con localización y funciones muy variadas. Son utilizadas en la comunicación con miembros de la misma especie, para marcar territorios, para señales de aviso y para defensa. Estas glándulas se localizan en las regiones orbitarias, metatarsianas e interdigitales (ciervos); por detrás de los ojos y en los carrillos (pikas y marmotas); en las regiones prepucales del pene (ratas almizcleras, castores y muchos cánidos); en la base de la cola (zorros y lobos); en la región occipital (dromedarios); y en la región anal (mofetas,

armillos y comadrejas). Estas últimas, las más olorosas de todas las glándulas, se abren a través de conductos en el ano; sus secreciones pueden ser descargadas con fuerza a una distancia de dos a tres metros. Durante la época de cría, muchos mamíferos producen fuertes olores para atraer al sexo opuesto. La especie humana también está dotada de glándulas odoríferas, pero la civilización nos ha enseñado a que nos desagraden nuestros propios olores, lo que ha estimulado a la lucrativa industria de los desodorantes a producir una cantidad increíble de jabones y otra serie de compuestos para enmascarar los olores.

Las glándulas sebáceas (Figura 28-6) están íntimamente asociadas con los folículos pilosos, aunque algunas son libres y se abren directamente en la superficie. El tapizado celular de la propia glándula se descarga durante el proceso de secreción, por lo que debe ser renovado en la siguiente ocasión. Estas células glandulares se dilatan con acumulaciones grasas y, posteriormente, mueren y son expelidas como una masa grasienta, denominada sebo, dentro del folículo piloso. Llamada «sebo-grasa educada», porque no se vuelve rancia, y sirve para mantener el pelo y la piel dóciles y lustrosos. La mayor parte de los mamíferos tienen glándulas sebáceas por todo el cuerpo; en la especie humana son más numerosas en el cuero cabelludo y en la cara.

Las glándulas mamarías, que dan nombre a los mamíferos, aparecen en todas las hembras de éstos y, en forma rudimentaria, en todos los machos. Se desarrollan por un engrosamiento de la epidermis que forma una línea mamaría a lo largo de ambos lados del abdomen en el embrión. En ciertas partes de estas crestas aparecen mamas, mientras que en las partes intermedias la cresta desaparece totalmente. Las glándulas mamarías aumentan de tamaño con la madurez, creciendo considerablemente durante el embarazo y el subsiguiente período de cría. En las mujeres, las glándulas mamarías empiezan a aumentar de tamaño en la pubertad, debido a la acumulación de grasa. En la mayoría de los mamíferos, la leche sale de las mamas a través de los pezones, pero los monotemas carecen de ellos y simplemente segregan la leche en una depresión del vientre de la madre donde es lamada por la cría.

## Alimento y nutrición

Los mamíferos han explotado una gran variedad de fuentes de alimento; algunos necesitan dietas altamente especializadas, mientras que otros son oportunistas que sobreviven con una alimentación muy diversa. En conjunto, los hábitos alimentarios y la estructura física están íntimamente ligados. Las adaptaciones de un mamífero para el ataque y la defensa, así como sus especializaciones para encontrar, capturar, masticar, tragar y digerir comida, determinan sus hábitos y su forma.

Los dientes, quizás más que cualquier otra característica física, revelan el estilo de vida de un mamífero (Figura 28-11). Todos los mamíferos tienen dientes, con excepción de algunas ballenas, los monotemas y los osos hormigueros, y sus modificaciones están relacionadas con lo que come el animal.

Conforme los mamíferos evolucionaban durante el Mesozoico, se produjeron grandes cambios en sus mandíbulas. A diferencia de la dentición uniforme, homodonta, de los reptiles, los dientes de los mamíferos se modifican para realizar funciones específicas, como cortar, masticar, suetar, desgarrar, triturar, etc. Los dientes diferenciados de esta manera se denominan heterodontos. En la dentición de los mamíferos se distinguen cuatro tipos de dientes: los incisivos, con coronas simples y extremos ligeramente afilados, están especializados para morder o morderisquear; los caninos, con coronas largas y cóncavas, se usan para perforar; los premolares

y los **molares**, con coronas comprimidas y una o dos cúspides, están diseñados para cortar, rebatir, triturar y masticar. La fórmula dentaria primitiva, que expresa el número de dientes de cada tipo en la mitad de las mandíbulas superior e inferior, es  $I\ 3/3, C\ 1/1, PM\ 4/4, M\ 3/3 = 44$ . Los miembros del orden Insectívoros (como las musarañas), algunos omnívoros y los carnívoros, son los que más se aproximan a este patrón primitivo (Figura 28-11).

A diferencia de los reptiles, los mamíferos no reemplazan continuamente sus dientes a lo largo de su vida. La mayoría tienen solamente dos juegos de dientes, un juego temporal, **de leche** o **deciduo**, que es sustituido por un juego permanente cuando el cráneo ha crecido lo suficiente como para albergar a todos los dientes. Solamente los incisivos, los caninos y los premolares son deciduos; los molares pertenecen a la dentición definitiva, y deben durar toda la vida.

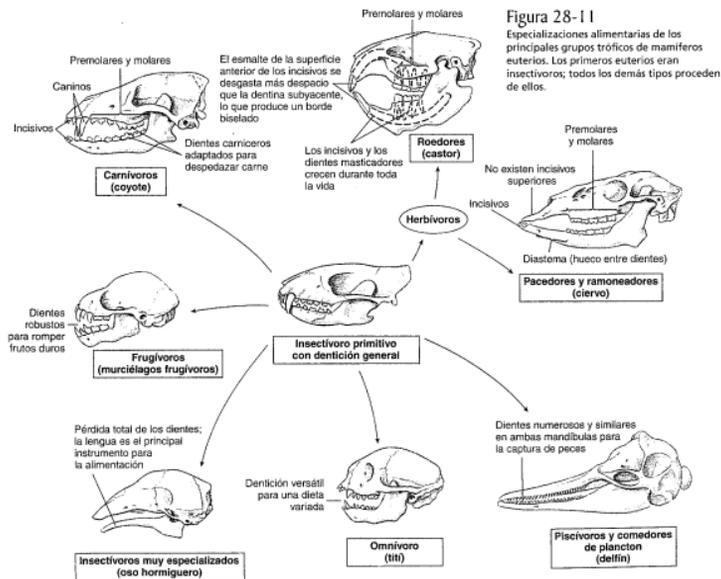
### Especializaciones alimentarias

El sistema digestivo de un mamífero (los dientes, las mandíbulas, la lengua y el tubo digestivo) están adaptados a su régimen alimentario particular. De acuerdo con sus hábitos alimentarios, los mamíferos

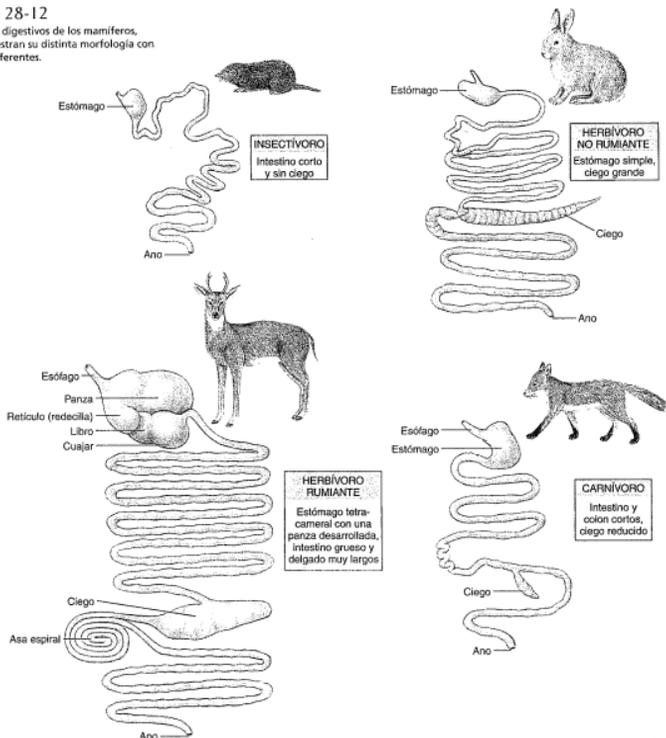
pueden dividirse en cuatro grupos tróficos: los insectívoros, los carnívoros, los omnívoros y los herbívoros, aunque también se han desarrollado muchas otras especializaciones, al igual que ocurre con otros organismos, y los hábitos alimentarios de muchos mamíferos no admiten una clasificación rigurosa. Las principales especializaciones en cuanto a la alimentación de los mamíferos se muestran en la Figura 28-11.

Los **insectívoros** son pequeños mamíferos como las musarañas, los topos, los osos hormigueros y muchos murciélagos. Se alimentan de insectos, además de una gran variedad de pequeños invertebrados, como lombrices y caracoles. Como ingieren muy poca materia vegetal con fibra, que requiere largos procesos de fermentación, los insectívoros tienden a poseer un tracto intestinal corto (Figura 28-12). Los mamíferos insectívoros tienen dientes con cúspides puntiagudas, que les permiten perforar el exoesqueleto o la piel de sus presas. La calificación de insectívoro no siempre es exacta, ya que diversos carnívoros y omnívoros incluyen muchas veces insectos en sus dietas.

Los animales **herbívoros** forman dos grupos principales: aquellos que **pacen** o que **ramonean**, como los ungulados (caballos,



**Figura 28-12**  
Sistemas digestivos de los mamíferos, que muestran su distinta morfología con dietas diferentes.



cerdos, ciervos, antílopes, bovinos, ovejas y cabras), y los **mor-disquedores**, como los roedores, y los conejos y liebres. En los herbívoros los caninos suelen reducirse o desaparecer, mientras que los molares, adaptados para la trituración, son amplios y de altas coronas. Los roedores, como los castores, tienen incisivos en forma de cortafierros que crecen durante toda la vida, y que deben ser desgastados continuamente para mantener equilibrado su constante crecimiento (Figura 28-11).

Los mamíferos herbívoros tienen una serie de adaptaciones interesantes debido a su dieta de origen vegetal. La **celulosa**, el hidrato de carbono estructural de las plantas, es un alimento potencialmente nutritivo, compuesto de largas cadenas de unidades de glucosa. Sin embargo, en la celulosa las moléculas de glucosa están unidas por un tipo de enlace químico que pocas enzimas pueden atacar. Ningún vertebrado sintetiza enzimas que puedan romper la celulosa (**celulasas**); sin embargo, los herbívoros almacenan una

microflora de bacterias anaeróbicas y protozoos en grandes cámaras de fermentación en el tubo digestivo. Estas bacterias y protozoos se rompen y metabolizan la celulosa, dejando libres una serie de ácidos grasos, azúcares y aminoácidos, que el hospedador puede absorber y utilizar.

La fermentación en algunos herbívoros, tales como caballos y cebras, conejos y liebres, elefantes, algunos primates y muchos roedores, tiene lugar en el colon en un divertículo lateral bien desarrollado denominado **ciego**, (Figura 28-12). Aunque en el colon y el ciego se absorbe algo, la mayor parte de la fermentación tiene lugar tras el área absorbitiva primaria, el intestino delgado, por lo que muchos nutrientes se pierden con las heces. Las liebres, los conejos y algunos roedores comen a menudo sus propias heces (**copro-fagia**), con lo cual pasan el alimento dos veces a través del tubo digestivo para extraer nutrientes adicionales.

Los **rumiantes** (bueyes, bisontes, búfalos, cabras, antílopes, ovejas, ciervos, jirafas y okapis) tienen un enorme **estómago con cuatro cámaras** (Figura 28-12). Cuando un rumiante come, la hierba pasa por el esófago hasta la **panza**, donde es desmenuada por bacterias y protozoos y se van formando pequeñas bolas de alimento. En los momentos de tranquilidad, el rumiante regurgita estas pelotas a la boca, donde las masca lenta y deliberadamente para triturar la fibra. Una vez tragado de nuevo, el alimento vuelve a la panza, donde es digerido por las bacterias celulolíticas. La pulpa pasa a la **redécilla**, y a continuación al **libro u omaso**, donde se reabsorben agua, nutrientes solubles y productos microbianos. El resto llega al auténtico **estómago** (llamado **cuajar o abomaso**), donde se segregan las enzimas proteolíticas y tiene lugar la digestión normal. Como los rumiantes son particularmente efectivos al extraer nutrientes del forraje, son los grandes herbívoros en ecosistemas con escasez de alimento, como las tundras y los desiertos.

Los herbívoros, en general, tienen tractos digestivos grandes y largos, y deben comer una cantidad considerable de plantas para sobrevivir. Un gran elefante africano, con 6 toneladas de peso, debe consumir aproximadamente cada día de 135 a 150 kg de materia vegetal para obtener suficiente alimento y sobrevivir.

Los mamíferos **carnívoros** se alimentan principalmente de herbívoros. Este grupo incluye a zorros, comadreas, gatos, perros, glóxones, leones y tigres. Los carnívoros están bien equipados con dientes perforadores y cortantes, y con extremidades dotadas de poderosas garras para matar a sus presas. Como su dieta de proteínas se digiere mucho más fácilmente que la comida vegetal de los herbívoros, su tubo digestivo es más corto, y el ciego, si existe, más pequeño (Figura 28-12). Los carnívoros espacian sus comidas, en vez de alimentarse continuamente como los herbívoros, y tienen mucho más tiempo para jugar y explorar.

Obsérvese que los términos «insectívoros» y «carnívoros» tienen dos usos diferentes en los mamíferos: para describir el tipo de dieta y para denotar órdenes taxonómicos específicos. Por ejemplo, no todos los carnívoros pertenecen al orden Carnívoros (muchos marsupiales y cetáceos son carnívoros), y no todos los miembros del orden Carnívoros comen carne. Muchos son oportunistas y algunos, como el panda, son vegetarianos estrictos.

En general, los carnívoros llevan a cabo una vida más activa, y desde nuestro propio punto de vista más interesante, que la de los herbívoros. Como el carnívoro debe encontrar y capturar su presa, existe un premio para los más inteligentes, muchos carnívoros, como

los gatos, son conocidos por su habilidad y destreza en la caza (Figura 28-13). Su éxito ha conllevado a una selección de herbívoros capaces de defenderse o de detectar y escapar de estos carnívoros, por lo que se han potenciado más sus sentidos y agilidad. Algunos herbívoros, sin embargo, sobreviven simplemente por sus tamaños (por ejemplo, los elefantes), o por una conducta de defensa basada en el grupo (como los bueyes almizcleros).

Los hombres han cambiado las reglas en la lucha entre carnívoros y herbívoros. Los primeros, a pesar de su inteligencia, se han visto muy afectados por la presencia humana y han sido virtualmente exterminados en algunas áreas. Los pequeños herbívoros, en cambio, con su enorme potencial reproductor, han vencido sistemáticamente los más ingeniosos esfuerzos para eliminarlos de nuestro entorno. El problema de las plagas de roedores en la agricultura se ha intensificado (Figura 28-30, p. 632). Hemos suprimido a los carnívoros que servían como regulador natural de las poblaciones de herbívoros, pero no hemos sido capaces de encontrar un sustituto apropiado.

Los mamíferos **omnívoros** comen tanto alimentos animales como vegetales. Ejemplos de ello son los cerdos, los mapaches, las ratas, los osos, la especie humana y la mayoría de los otros primates. Muchas formas carnívoras también comen bayas, frutas y hierbas cuando no les queda más remedio. El zorro, que normalmente come ratones, otros pequeños roedores y aves, llega a comer manzanas, nueces y maíz cuando sus fuentes de alimentos son escasas. Otros mamíferos considerados generalmente como herbívoros, como algunos roedores, tienen una dieta mixta de insectos, semillas y frutas.

Pero existen muchos mamíferos previsores que forman pequeñas densidades durante los períodos de abundancia. Este hábito es muy corriente en los roedores, como las ardillas de tierra, las ardillas comunes y algunos ratones. Todas las ardillas, el zorro, la roya y la gris, recolectan nueces y piñones, e incluso hongos, que posteriormente esconden en pequeñas despensas para consumirlos durante el invierno. Muchas veces esconden cada cosa en un lugar diferente, y la marcan con un olor que ayuda a su futura localización. Algunas de sus despensas pueden llegar a ser bastante grandes (Figura 28-14).

### Peso corporal y consumo de comida

La relación entre el peso corporal y la tasa metabólica ha sido discutida en relación con el consumo de alimento en las aves (p. 595). Cuanto más pequeño es el animal, más alta es su tasa metabólica y



Figura 28-13

Leones, *Panthera leo*, devorando a una víctima. Los leones acechan a sus presas y cargan contra ellas repentinamente, sorprendiéndolas. Cargan de resistencia para una persecución larga. Una vez saciados, pueden echarse a dormir incluso durante una semana seguida antes de volver a cazar y comer. Orden Carnívoros, familia Felidae.

Figura 28-14

La ardilla norteamericana *Tamias striatus*, con los abazones (bolsas de las mejillas) repletos de semillas para almacenarlas en su despensa. Intentará guardar una gran cantidad para el invierno. Aunque hiberna, se despierta periódicamente para alimentarse de la comida almacenada. Orden Rodentia, Familia Sciuridae.



tanto más debe comer en relación con su tamaño corporal (Figura 28-15). Esto ocurre porque la tasa metabólica de un animal y, por lo tanto, la cantidad de comida que debe ingerir para mantener esa tasa, varía más o menos en proporción a la superficie, más que con el peso corporal. La superficie es proporcional al peso corporal elevado a 0,7, y la cantidad de comida que ingiere un mamífero (o ave) es también proporcional a su peso corporal elevado a la potencia 0,7. Un ratón de 3 g consumirá *por gramo de peso* cinco veces más comida que un perro de 10 kg, y 30 veces más que un elefante de 5000 kg. Se puede ver fácilmente por qué los mamíferos pequeños

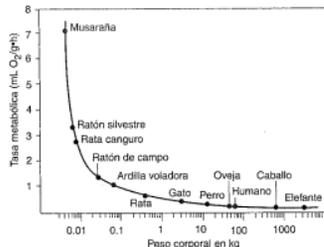


Figura 28-15

Relaciones entre el peso corporal y la tasa metabólica en los mamíferos. Esta relación, llamada muchas veces la curva «del ratón al elefante», muestra que la tasa metabólica es intensa en los mamíferos pequeños, como musarañas y ratones, y disminuye conforme aumenta el peso corporal de las especies.

Fuente: Datos de Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations, de D. Randall, W. Burggren, K. French, © 1978, 1982, 1988, y 1997 por W. H. Freeman and Company. Utilizada con autorización.

(musarañas, ratones, murciélagos) deben pasar mucho más tiempo cazando y comiendo que los mamíferos de mayor tamaño. Las musarañas más pequeñas, que sólo pesan 2 g, pueden comer cada día una cantidad mayor que su propio peso y morir de hambre en pocas horas si carecen de comida (Figura 28-16). Por el contrario, un gran carnívoro puede permanecer sano y bien alimentado con una sola comida cada pocas días, por ejemplo, un puma caza un promedio de un ciervo por semana, aunque el número aumenta si las presas son más abundantes.

### Migración

La migración es mucho más difícil de realizar para los mamíferos que para las aves o los peces, porque la locomoción terrestre gasta más energía que nadar o volar. No es sorprendente que pocos mamíferos hagan migraciones estacionales regulares y prefieran, en cambio, centrar sus actividades en un hábitat local bien definido y limitado. Sin embargo, hay algunos llamativos ejemplos de migraciones de mamíferos. Hay más migraciones en el continente norteamericano que en cualquier otro.

Un ejemplo es el caribú de Canadá y Alaska, que lleva a cabo migraciones en masa en las que se desplaza de 160 hasta 1100 km dos veces al año (Figura 28-17). Desde las zonas de invierno, en los bosques boreales (taiga), migran rápidamente a finales del invierno y principios de primavera a las zonas de cría en la tundra. Las crías nacen a mediados de junio. Conforme avanza el verano, se ven hostigados por moscas parásitas que penetran en su carne y mosquitos que se alimentan de su sangre (a razón de un litro por roe y semana en la temporada álgida), así como por los ataques de los lobos a las crías. Los renos viajan entonces hacia el sur en julio y agosto, alimentándose muy poco durante el desplazamiento. En septiembre alcanzan el bosque y se alimentan de forma continuada sobre el tapiz vegetal del suelo. El celo se presenta en octubre.

El bisonte, antes de su casi deliberada extinción por parte del hombre, desarrolló gigantescas migraciones circulares entre las zonas de invierno y las estivales.



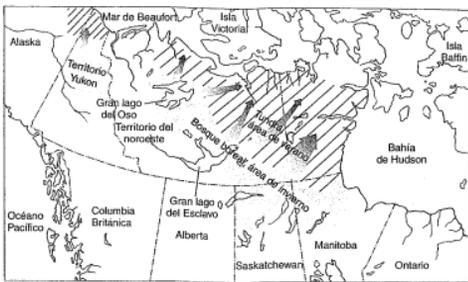
Figura 28-16

Musaraña colorata, *Blarina brevicauda*, devorando un saltamontes. Este animal pequeño pero feroz, con una aptencia enorme por insectos, ratones, caracoles y gusanos, pasa la mayor parte de su tiempo bajo tierra y por ello rara vez los hombres lo ven. Las musarañas son un grupo primitivo que se cree que está estrechamente relacionado con los antecesores insectívoros de los mamíferos placentarios. Orden Insectívoros, familia Soricidae.



Figura 28-17

Caribú, *Rangifer tarandus*, de Canadá y Alaska. **A**, Caribú adulto macho con pelaje de otoño y con las astas aterciopeladas. **B**, Territorios de invernada y de verano de algunos rebaños de caribúes de Canadá y Alaska (otros rebaños no indicados aparecen en la isla de Baffin y en Alaska central y del oeste). Las principales rutas migratorias de primavera están indicadas por flechas; las rutas varían considerablemente de año en año. La misma especie en Europa se denomina reno. Orden Artiodáctilos, familia Cervídeos.



Los renos han sufrido un drástico declive desde los tiempos lejanos en que había millones de ellos. Hacia 1958 solamente quedaban 200 000 en Canadá. El declive se ha atribuido a varios factores, como la alteración del hábitat por la explotación y el desarrollo de la civilización en el norte, pero especialmente se ha debido a la caza excesiva. Por ejemplo, la manada ártica del oeste en Alaska sobrepasaba en 1970 los 250 000 renos. Después de 5 años de caza abusiva no regulada, en 1976 el censo reveló que sólo quedaban alrededor de 75 000 animales. Tras restringir la caza, la manada fue incrementándose hasta 340 000 en 1988, y 490 000 en 2006. Sin embargo, se ha anunciado recientemente la intención de abrir varios parques naturales a la explotación petrolera, entre ellos el *Arctic National Wildlife Refuge*, lo que amenaza esta recuperación. La manada Porcupine, del *Arctic National Wildlife Refuge*, tiene unos 123 000 individuos, aproximadamente un tercio menos que en 1989.

Las migraciones de mamíferos más largas son las llevadas a cabo por las focas oceánicas y las ballenas. Por ejemplo, las ballenas grises viajan entre Alaska, en verano, y Baja California, México, en invierno, una migración anual de más de 18 000 km. Una de las más llamativas de estas migraciones es la de las focas de pelo, que se reproducen en las islas Pribilof, aproximadamente a 300 km de distancia de la costa de Alaska y al norte de las islas Aleutianas. Desde las zonas de invernada frente al sur de California, las hembras viajan 2800 km en mar abierto y llegan en primavera a las islas Pribilof, donde se congregan en número enorme (Figura 28-18). Los jóvenes nacen en las pocas horas o días de la legada de las hembras; entonces los machos, que habían llegado previamente y establecido los territorios, forman harenes de hembras que son defendidos tenazmente. Una vez termina la cría de las pequeñas focas, que dura aproximadamente tres meses, los jóvenes y las hembras vuelven a abandonar el territorio y migran hacia el sur. Los machos no las siguen, sino que permanecen en el golfo de Alaska durante el invierno.

Aunque cabría esperar que los murciélagos, los únicos mamíferos alados, utilizasen su facultad de volar para realizar migraciones, muy pocos lo hacen. La mayor parte de ellos hibernan durante el invierno. Las cuatro especies de murciélagos americanos que migran, el rojo, el plateado, el peludo y el de cola libre brasileño, pasan sus veranos en los estados del norte o del oeste, y los inviernos en el sur de los Estados Unidos o de México.

## Vuelo y ecolocación

Muchos mamíferos han proliferado en los árboles, donde son enormemente ágiles. Algunos pueden planear de árbol en árbol (Figura 28-19), y un grupo, los murciélagos o quirópteros, es capaz del vuelo activo. El plano y el vuelo evolucionaron independientemente en varios grupos de mamíferos, como los marsupiales, los roedores, los lémuridos voladores y los quirópteros. Las ardillas voladoras (Figura 28-19), de hecho, planean más que vuelan, utilizando un patagio que han desarrollado en los flancos.

Los murciélagos o quirópteros, el único grupo de mamíferos voladores, son nocturnos o crepusculares y, por tanto, ocupan un nicho que han dejado vacante la mayoría de las aves. Su evolución se atribuye a dos razones: el vuelo y la capacidad para orientarse gracias a la ecolocación. Estas dos adaptaciones les permiten volar y evitar obstáculos en la más absoluta oscuridad, localizar y capturar insectos con precisión, y encontrar su camino dentro de las oscuras galerías de las cuevas (otro hábitat que ha sido prácticamente ignorado tanto por los mamíferos como por las aves), donde duran durante el día.

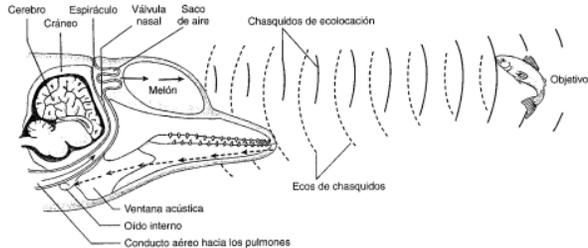
La investigación se ha centrado en los miembros de la familia Vespertilionidae, a la que pertenecen la mayor parte de los quirópteros neotropicalmente. Cuando vuelan, estos murciélagos emiten cortos pulsos (ultrasonidos) de cinco a diez milisegundos de duración en un estrecho haz dirigido desde la boca o la nariz (Figura 28-20). La frecuencia de cada pulso es modulada; es decir, más alto al principio, hasta 100 000 hertzios (Hz, ciclos por segundo), bajando hasta quizá 30 000 Hz al final

de la emisión. Los sonidos de estas frecuencias no son captados por el oído humano, que tiene un límite superior de aproximadamente 20 000 Hz. Cuando el murciélago está buscando su presa, produce cerca de 10 pulsos por segundo. Si detecta una víctima, la frecuencia aumenta rápidamente hasta 200 pulsos por segundo en la fase final de aproximación y captura. Además, los pulsos están asociados de tal manera que el eco de cada uno se recibe justo antes de emitir el siguiente pulso, una adaptación que evita la congestión. Como el tiempo de transmisión a recepción disminuye a medida que el animal se aproxima al objeto, puede aumentar la frecuencia de pulsos para obtener más información sobre ese objeto. La longitud de pulso también se ajusta a medida que el murciélago se aproxima a su blanco. Es interesante que algunas presas de los murciélagos, como ciertas polillas nocturnas, han desarrollado detectores ultrasónicos para percibir y evitar a los atacantes (p. 745).

Los pabelones de las orejas de los murciélagos son grandes, como trompetillas auditivas, y tienen distintas formas en las diferentes especies. Poco se conoce sobre el oído interno de los quirópteros, pero obviamente está capacitado para recibir los ultrasónidos emitidos. Los biólogos creen que la navegación de los murciélagos es tan refinada que, a partir de un barrido de ecos, el animal consume una imagen mental de su entorno que es virtualmente tan completa como una imagen visual producida en los ojos de un animal diurno.

No todos los murciélagos utilizan la ecolocación para volar. Los aproximadamente 170 especies de murciélagos del suborden Megachiroptera no tienen capacidad ecolocalizadora. Son principalmente nocturnos, aunque varias especies son diurnas. Estos principal-

Muchos insectívoros utilizan la ecolocación (por ejemplo, las musarañas y tenecas), pero ésta es grosera en comparación con la de los murciélagos. Las ballenas con dientes, sin embargo, tienen una capacidad muy desarrollada para situar objetos por ecolocación. Se han capturado cachalotes totalmente ciegos y perfectamente sanos con alimento en sus estómagos. Aunque el mecanismo de producción y recepción de sonidos sigue sin comprenderse bien, se cree que se producen chasquidos de baja y alta frecuencia en las vías nasales cuando el aire se mueve a través de las válvulas nasales, y las cavidades sinusales, mientras el espiráculo permanece cerrado. Estos chasquidos se centran en un haz estrecho mediante un cuerpo



Los delfines producen chasquidos moviendo aire en su canal nasal, que son enfocados en un haz por el melón. Los sonidos de retorno, o ecos, se reciben a través de la ventana acústica. La parte posterior de la mandíbula dotada de un hueso muy delgado; después son canalizados por el aceite del interior de la mandíbula hasta los oídos medio e interno.

ciélagos se alimentan de fruta y néctar, y utilizan sus grandes ojos y su olfato para encontrar comida.

Las flores de las plantas que son polinizadas por los murciélagos se abren por la noche, son blancas o de colores claros y emiten un olor almizclado, parecido al de los quirópteros, que estos murciélagos nectarívoros encuentran atractivo.

El famoso vampiro tropical tiene incisivos afilados como cuchillas que utiliza para seccionar la epidermis de sus presas, exponiendo así los capilares subyacentes. Después de inyectar un anticoagulante para mantener fluyendo la sangre, lame su comida y la almacena en un estómago especialmente modificado.

## Reproducción

### Ciclos reproductores

La mayor parte de los mamíferos tienen estaciones de cría definidas, normalmente en invierno o en primavera, y ajustadas de forma que la época más favorable del año coincide con el momento de criar a la prole tras el parto. Muchos machos son capaces de la cópula féril en cualquier momento, pero la cópula efectiva de la hembra está restringida a un determinado momento de un ciclo periódico que se denomina **ciclo estral**. La hembra es receptiva para el macho sólo durante un período relativamente corto, el **estro** o celo (Figura 28-21).

La frecuencia con la que las hembras se encuentran preparadas para copular (es decir, en el estro) varía bastante entre los diferentes mamíferos. Los animales que sólo tienen un estro durante la estación

en forma de lente situada en la parte anterior de la cabeza (el melón). Debido a ciertas propiedades físicas del agua, es necesario que las ballenas con dientes emitan pulsos de muy alta frecuencia, tanta como 220 000 Hz. Los ecos que regresan se canalizan a través de senos llenos de aceite de la mandíbula inferior hacia el oído interno. El oído interno está rodeado por una cápsula ósea que contiene una mezcla de grasas que bloquea los sonidos, excepto los transmitidos a través del hueso de la mandíbula inferior. Las ballenas dentadas pueden, aparentemente, determinar el tamaño, la forma, la velocidad, la distancia, la dirección y la densidad de los objetos en el agua y saber la posición de cada ballena en el grupo.

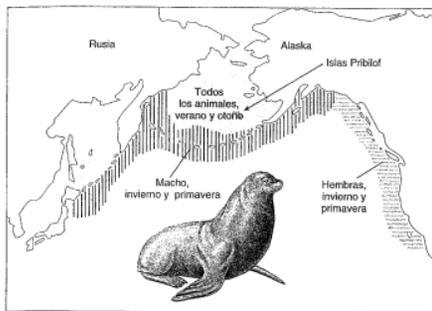


Figura 28-18

Migraciones anuales de las focas nortías, donde se muestran los territorios de invierno separados de machos y hembras. Tanto los machos como las hembras de la gran población de las Pribilof migran al comienzo del verano a las islas Pribilof, donde las hembras dan a luz a sus cachorros y entonces se emparejan con los machos. Orden Carnívoros, familia Otariidae.

de cría son llamados **monoéstricos**; aquellos que tienen un estro recurrente se denominan **poliéstricos**. Los ratos, los zorros y los quíproteros pertenecen al primer grupo, los perros de campo y las ardillas son todos poliéstricos, del mismo modo que lo son muchos mamíferos que viven en las regiones más tropicales del mundo. En los monos del Viejo Mundo y en la especie humana hay un ciclo algo diferente, en el que el período postovulatorio se denomina **menstruación**, durante el cual el revestimiento del útero (endometrio) se colapsa y es expulsado mediante una hemorragia. Esto se denomina **ciclo menstrual** y se describe en el Capítulo 7 (pp. 150-152).

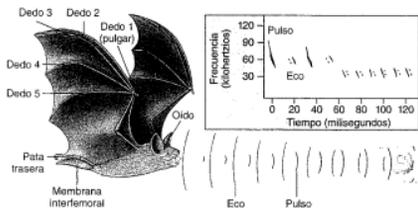


Figura 28-20

Ecolocación de un insecto por el murciélago *Myotis lucifugus*. Los pulsos de frecuencia modulada forman un "corchero" estrecho de la boca. Conforme se acerca a la presa, el murciélago emite señales más bajas y cortas, a mayor velocidad. Orden Quirópteros, familia Vespertilionidae.



Figura 28-19

Arilla voladora, *Glaucocystis sibiricus*, aterrizando. El área de la superficie inferior casi se triplica cuando se despliega la piel de plomo. Son frecuentes planeos de 40 ó 50 m; la buena maniobrabilidad durante el vuelo se alcanza ajustando la posición de la piel planeadora con músculos especiales. Las arillas voladoras son nocturnas y tienen una extraordinaria vista en la oscuridad. Orden Roedores, familia Escleridae.

Un fenómeno curioso que prolonga el período de gestación de muchos mamíferos es la implantación retardada. El blastocisto permanece latente mientras se postpone su implantación en la pared uterina durante períodos que oscilan de unas semanas a varios meses. En muchos mamíferos (p. ej., osos, focas, comadrejas, tejones, murciélagos, muchos ciervos) el retraso de la implantación sirve para prolongar la gestación de forma que las crías nazcan en el período del año mejor para su supervivencia.

### Patrones de reproducción

Existen tres diferentes modelos de reproducción en los mamíferos. Un patrón está representado por los mamíferos que ponen huevos (ovíparos), los **monotremas**. El ornitorrinco tiene una estación de cría cada año. Los huevos de cada ovulación, normalmente dos, son fecundados en el oviducto. Las embriones continúan desarrollándose en el útero durante 10 ó 12 días, en los cuales se nutren con aportes de vitelo depositados antes de la ovulación y con secreciones de la madre. Alrededor de los embriones se deposita una fina cáscara córnea, antes de poner los huevos. El ornitorrinco pone sus huevos en un nido excavado, donde los incuba durante 12 días. Los equidnas incuban sus huevos en un saco alambicado. Tras la eclosión, las crías se alimentan de la leche producida por las glándulas mamarias maternas. Como los monotremas no tienen pezones, las crías lamen la leche segregada sobre la piel del vientre de la madre.



Figura 28-21

Leones africanos, *Panthera leo*, copulando. Los leones se reproducen en cualquier estación, aunque predominantemente en primavera y en cualquier estación, aunque predominantemente en primavera y verano. Durante el corto período en que la hembra es receptiva, puede copular repetidas veces. Tras una gestación de 100 días nacen tres o cuatro cachorros. Una vez que la madre ha introducido a los cachorros en la manada, son tratados con afecto tanto por los machos como por las hembras adultas. Los cachorros llevan a cabo un aprendizaje de 18 a 24 meses, aprendiendo a cazar y, a continuación, suelen ser expulsados de la manada para que se valgan por sí mismos. Orden Carnívoros, familia Felidae.

Los **marsupiales** son mamíferos vivíparos con marsupio, que presentan un segundo patrón de reproducción. Aunque solamente los euterios merecen la denominación de "mamíferos placentarios", los marsupiales tienen un tipo primitivo de placenta, llamada **coriovitelina**. El embrión (blastocisto) de un marsupial queda envuelto en una cápsula por unas membranas y flota libre en el fluido uterino durante unos días. Tras "eclosionar", el embrión no se implanta en el útero, como ocurre en los euterios, sino que "excava" una pequeña depresión en la pared uterina en la que se aloja y absorbe los nutrientes de la mucosa mediante el saco vitelino vascularizado. La gestación (el desarrollo intravulvino) es breve en los marsupiales, y todos ellos dan a luz a crías diminutas, que de hecho son todavía embriones, tanto anatómicamente como fisiológicamente. Sin embargo, el nacimiento prematuro va seguido por un largo período de lactancia y cuidados parentales (Figura 28-22).

Aunque es tentador considerar la efímera placenta coriovitelina de los marsupiales como una forma de transición entre la ausencia de placenta de los monotremas y la placenta corioalantoidea de los mamíferos placentarios, los análisis cladistas indican que esto puede no ser cierto. Todos los marsupiales y los mamíferos placentarios tienen una placenta coriovitelina, y la placenta corioalantoidea está presente en algunos marsupiales. Quizás la placenta corioalantoidea ya existía en el antecesor común de los marsupiales y los mamíferos placentarios, pero se perdió posteriormente en la mayor parte de los marsupiales.

En los canguros rojos (Figura 28-23), el primer período de preñez de la estación consiste en una gestación de 33 días, después de la cual nace el joven canguro, trepa hasta la bolsa marsupial sin ayuda alguna de su madre, y se agarra a un pezón.

Inmediatamente la madre vuelve a quedar preñada, pero la presencia de un joven lactante en la bolsa interrumpe el desarrollo del nuevo embrión en el útero, aproximadamente en el estado de 100 células. Este período de detención, llamado **diapausa embrionaria**, puede durar aproximadamente 235 días, durante los cuales el primer canguro continúa creciendo en la bolsa. Cuando esta cría abandona el marsupio, el embrión uterino prosigue su desarrollo y nace aproximadamente un mes más tarde. La hembra de nuevo vuelve a quedar preñada, pero debido a que el segundo canguro está en la fase lactante, otra vez más el desarrollo del nuevo embrión queda detenido. Mientras tanto, el primer canguro vuelve a la bolsa de cuando en cuando a mamar. En este momento, la madre tiene tres hijuelos de diferentes edades dependiendo de ella: uno que ya se mantiene por su propio pie, otro en la bolsa, y un embrión en fase de diapausa en el útero. Existen variaciones de esta llamativa secuencia (no todos los marsupiales tienen diapausas en el desarrollo como los canguros, incluso algunos ni siquiera tienen bolsas), pero, en todos, los jóvenes nacen en un estado de desarrollo extremadamente incipiente, que se prolonga mientras se encuentran unidos al pezón (Figura 28-24).

El tercer modelo de reproducción es el de los **mamíferos placentarios**, los euterios. En ellos, la inversión reproductora se produce en la gestación, a diferencia de los marsupiales, en los que se invierte en la lactancia (Figura 28-22). El embrión permanece en el útero materno alimentado por los nutrientes que recibe a través de una placenta de tipo corioalantoideo (pp. 177-178), una conexión íntima entre la madre y el embrión. La duración de la gestación es mayor en los placentarios que en los marsupiales, y en los grandes mamíferos es considerablemente más larga (Figura 28-22). Por ejemplo, los ratones tienen un período de gestación de 21 días; los conejos y las liebres, de 30 a 36; los gatos y los perros, de 60; el ganado bovino, de 280 días, y los elefantes, de 22 meses, el más largo de todos. Pero existen importantes excepciones, como en los roedores, los mayores mamíferos, que llevan en el útero a sus crías únicamente durante 12 meses, mientras que los quíproteros, que no son mucho mayores que

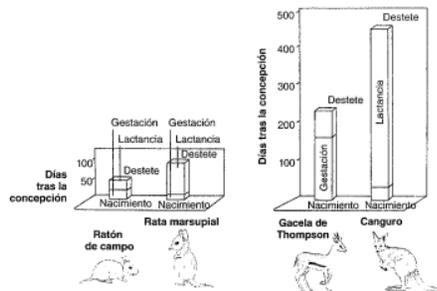
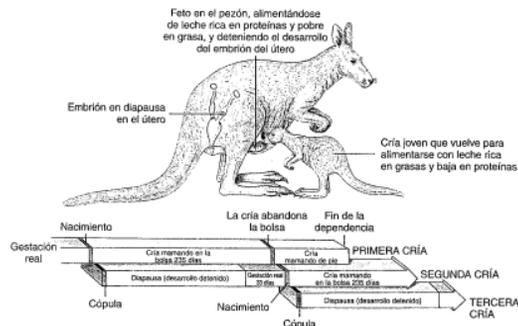


Figura 28-22

Comparación de los períodos de gestación y lactancia entre pares de especies de marsupiales y placentarios, ecológicamente similares. La gráfica muestra que los marsupiales tienen intervalos de gestación mucho más cortos e intervalos de lactancia comparativamente mucho más largos que los de los placentarios.

Figura 28-23

Los canguros tienen un patrón reproductor complejo, en el que la madre puede mantener a la vez a tres crías en diferentes estados de desarrollo. Orden Diprotodontos, familia Macropodidos.



los ratones, tienen períodos de gestación de 4 ó 5 meses. La condición en que nacen los jóvenes también varía mucho. El antlope da a luz a sus crías bien cubiertas de pelo, con los ojos abiertos y capaces de correr desde el primer momento. Los ratones recién nacidos, en cambio, son ciegos, carecen de pelo y están totalmente indefensos. Todos nosotros sabemos la cantidad de tiempo que necesita un bebé humano para ponerse de pie. De hecho, el crecimiento humano es más lento que el de cualquier otro mamífero, lo que constituye uno de los atributos diferenciales que nos diferencia de ellos.

¿La forma de reproducción placentaria es superior a la de los marsupiales? La opinión tradicional dice que sí, arguyendo a su favor la baja diversidad de especies y el pequeño rango geográfico de los marsupiales, así como el éxito de los mamíferos placentarios introducidos en Australia a expensas de ciertos marsupiales. Está claro que los placentarios tienen la ventaja de una mayor tasa reproductora, y que mantener a las crías en un marsupio no es posible en las formas acuáticas. Sin embargo, los marsupiales pueden tener sus ventajas. Como invierten menos energía en las crías, pueden dedicarla a sustentar a las crías que pierden. Este modo de reproducción puede ser ventajoso en climas muy impredecibles, como el australiano. Independientemente de

estos argumentos, los marsupiales han sobrevivido con éxito junto con los mamíferos placentarios en América Central y del Sur, donde han experimentado una modesta radiación de unas 80 especies, y nadie duda de la tenacidad de las zarigüeyas de Norteamérica.

La afamada fecundidad de los ratones de campo, y el efecto que tendría eliminar a los depredadores naturales de las poblaciones de ratones, quedan oportunamente reflejados en este fragmento de la obra de Thorton Burgess: «Retrato de un ratón de campo».

Es feo en alto grado. Ésa es la única fama que puede haber reclamado. En doce meses tan sólo habrá un millón de ratones si sobreviven todos. Una prole así, eso está claro, es un récord en sólo un año. Sin que nadie se dé cuenta, por la noche y por el día, se come toda la hierba, forraje ya no sería. Cualquier prado pierde, en un año, toneladas, si no me engaño. Y es que el hombre, por prejuicio, destruye de la tierra el beneficio; mientras, el ratón prospera y a la vez, se rie de nuestra estupidez.

El número de crías producidas por los mamíferos en una estación depende de la tasa de mortalidad que, para algunos mamíferos como los ratones, puede ser elevada a cualquier edad. Normalmente, cuanto mayor es el animal, menor es el número de crías por camada. Los pequeños roedores, que sirven de presa a muchos carnívoros, normalmente producen más de una camada

de varios animales en cada estación. *Microtus pennsylvanicus*, es un ratón silvestre que produce hasta 17 camadas anuales, de entre cuatro y nueve crías cada una. La mayor parte de los carnívoros no tienen más que una camada de tres a cinco crías anuales. Los grandes mamíferos, como los elefantes y los caballos, paren un solo animal en cada parto. El promedio de un elefante a lo largo de toda su vida reproductora, de aproximadamente 50 años, no supera las 4 crías.

## Territorialidad y área de influencia

Muchos mamíferos mantienen territorios, o áreas de las que quedan excluidos individuos de la misma especie. De hecho, muchos mamíferos silvestres, como mucha gente, son básicamente desagradados con los individuos de su propio especie, especialmente durante la estación de cría si son de su propio sexo. Si el mamífero vive en una madriguera o en una galería, ésta constituye el centro de su territorio. Si no tiene domicilio fijo, el territorio suele ser normalmente marcado con las glándulas odoríferas, muy desarrolladas (p. 620). La extensión de los territorios varía mucho, y también depende del tamaño del animal y de sus hábitos alimentarios. El oso pardo tiene territorios de varios kilómetros cuadrados, que guarda celosamente contra cualquier congénere.

Los mamíferos, normalmente, utilizan los accidentes naturales de su entorno para marcar sus territorios. Se marcan con secreciones de las glándulas odoríferas o también orinando o defecando. Cuando un intruso entra conscientemente en el territorio marcado por otro miembro de su especie, se encuentra inmediatamente en una situación de desventaja psicológica. En caso de que surja algún conflicto, el intruso, casi invariablemente, abandona la competición mediante alguna señal de sumisión característica para la especie. La territorialidad y las conductas agresivas y de sumisión se describen con mayor detalle en el Capítulo 36 (pp. 793 a 796).

Una colonia de castores es una unidad familiar, y estos animales se cuentan entre las varias especies de mamíferos en las que el macho y la hembra forman un fuerte lazo monógamo que perdura de por vida. Debido a que los castores invierten un tiempo y una energía considerable en construir su refugio y su presa, así como en recolectar el alimento durante el invierno (Figura 28-25), la familia, especialmente el macho adulto, defiende vigorosamente su propiedad contra cualquier castor intruso. La mayor parte del trabajo en la construcción de las presas y refugios lo llevan a cabo los machos, pero las hembras también ayudan si no están ocupadas con sus crías.

Una excepción interesante a la naturaleza fuertemente territorial de la mayor parte de los mamíferos es el perro de las praderas, que vive en grandes y amistosas comunidades llamadas «ciudades».

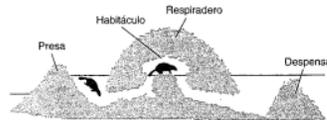


Figura 28-25

Cada colonia de castores construye su propio refugio en una charca, que cada año repasan un curso de agua. Cada año, la madre trae al mundo cuatro o cinco crías; cuando llega la tercera camada, los animales de dos años de edad son expulsados de la colonia, y establecerán nuevas colonias en otros lugares. Orden Roedores, familia Castoridos.

(Figura 28-26). Cuando se ha sacado adelante una nueva camada, los adultos legan la vieja casa a los jóvenes y se desplazan hacia territorios marginales de la comunidad para establecer una nueva cría. Tal práctica es la anécdota total del comportamiento de la mayor parte de los mamíferos, que expulsan a sus jóvenes cuando son autosuficientes.

El área de influencia de un mamífero es un área de búsqueda mucho más amplia, que rodea el territorio defendido. Estas áreas no se defienden de la misma forma que los territorios; de hecho, en muchos casos pueden solaparse, produciendo zonas neutrales que son utilizadas por los propietarios de varios territorios para buscar comida.

## Poblaciones de mamíferos

Una población de animales incluye a todos los miembros de una especie que comparten un determinado espacio y pueden reproducirse entre sí (Capítulo 38). Todos los mamíferos (como otros organismos) viven en comunidades ecológicas, cada una de ellas compuesta por numerosas poblaciones de diferentes especies, animales y vegetales. Cada especie se ve afectada por las actividades de las otras y por los distintos cambios que pueden producirse, especialmente climáticos. Por ello, las poblaciones están siempre cambiando de tamaño. Las poblaciones de pequeños mamíferos se encuentran en su mínimo justo antes del comienzo de la estación de cría, y alcanzan un máximo justo después del nacimiento de los nuevos individuos. Además de estos previsibles cambios en el tamaño de la población, las poblaciones animales pueden fluctuar debido a otras causas.



Figura 28-26

Individuos jóvenes de perros de las praderas, *Cynomys ludovicianus*, alrededor de un adulto. Estos habitantes de las praderas altamente sociales son herbívoros y suponen una importante fuente de alimento para muchos animales. Viven en complejos sistemas de túneles, tan intrínsecamente entrelazados que forman «ciudades» de hasta 1000 individuos. Las ciudades están subdivididas en barrios, que a su vez se dividen en manzanas, las principales unidades familiares, y contienen uno o dos machos adultos, varias hembras y sus camadas. Aunque los perros de las praderas ejercen una cierta prolección sobre sus galerías con llamadas territoriales, son amistosos con los habitantes de las galerías adyacentes. El número pero de pradera deriva del curioso ladrado que emite cuando se encuentra amenazado. Orden Roedores, familia Escúridos.

Figura 28-24

Zarigüeyas, *Didelphis marsupialis*, de 15 días de vida, agarradas a los pezones en el marsupio de su madre. Al nacer tras un período de gestación de sólo 12 días, no son mayores que las abejas. Permanecen aferradas a los pezones durante 50 ó 60 días. Orden Marsupiales, familia Didelphidos.



Se producen comúnmente fluctuaciones irregulares debido a las variaciones climáticas, tales como tiempo particularmente frío, caliente o seco, o también por catástrofes naturales como fuegos, tormentas o huracanes. Estas son causas **independientes de la densidad**, porque afectan a una población tanto si está concentrada como dispersa. Sin embargo, las fluctuaciones más espectaculares **dependen de la densidad**; esto es, están relacionadas con el tamaño mismo de la población. Estos límites extrínsecos del crecimiento se tratan en el Capítulo 38 (p. 830).

En su libro *El Ártico* (1974, Montreal, Infacor, Ltd), el naturalista canadiense Fred Innes describe el crecimiento de las poblaciones de lemmings en el Ártico canadiense:

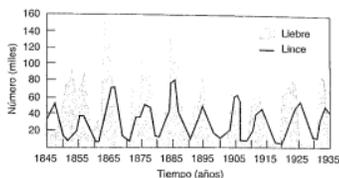
«Después de una fase de despoblación, uno apenas ve signos de lemmings; puede haber uno cada 10 acres. Al siguiente año son evidentemente numerosos, sus galerías serpentean bajo la vegetación de la tundra y los frecuentes cúmulos férciles de granos de arena indican su presencia. El tercer año uno los ve por todas partes. El cuarto, generalmente el año del máximo en su ciclo, las poblaciones explotan. Ahora pueden vivir más de 150 lemmings dentro de cada acre de tierra, convertido en una colmena con hasta 4000 galerías. Los machos se encuentran con frecuencia y luchan instantáneamente; persiguen a las hembras y copulan después de un breve pero ardiente cortejo. Por todos los sitios uno oye los gritos y chillidos de los irritables y excitados animales. En tres o cuatro meses podrán difundirse por toda la tierra en marabuntas entropicadas.»

Los ciclos de abundancia son comunes en muchas especies de roedores. Los ciclos de población y las migraciones en masa de los lemmings escandinavos, árticos y norteamericanos son conocidos desde antiguo. Los lemmings (Figura 28-27) se reproducen durante todo el año, aunque más en verano que en invierno, con un período de gestación de sólo 21 días; los jóvenes que nacen a principios del verano se independizan a los 14 días, y su capacidad de reproducción a finales del verano. En los máximos de densidad de sus poblaciones, y tras devastar la vegetación debido a la construcción de túneles y al pastoreo, comienzan migraciones largas y masivas en busca de nuevos biotopos donde encontrar espacio y alimentos. Nadan a través de torrentes y pequeños lagos, pero no llegan a distinguir entre éstos y los grandes lagos, ríos o incluso el mar, donde pueden llegar a ahogarse. Como los lemmings son la principal dieta de muchos mamíferos carnívoros y también de algunas aves, cualquier cambio en la densidad de población de estos animales afecta también a todos sus depredadores.

La hiena variable de Norteamérica (Figura 28-8) muestra ciclos decenales de abundancia. La bien conocida fecundidad de los conejos les permite producir camadas de tres a cuatro gazapos hasta cinco veces al año. La densidad puede aumentar hasta 4000 liebres compi-



**Figura 28-27**  
Lemming de collar, *Dicrostonyx* sp., un pequeño roedor del norte. Las poblaciones de lemmings fluctúan ampliamente. Orden Roedores, familia Cricetidae.



**Figura 28-28**  
Cambios en las poblaciones de liebre variable y de linca canadiense, basados en las pieles recibidas por la Compañía de la Bahía de Hudson a lo largo de un período de 90 años. La abundancia del linca (depredador) sigue a la de la liebre (presa).

tiendo por el alimento cada 3 km<sup>2</sup> de bosque noroeste. Los depredadores (húhos, águilas, zorros y especialmente los linces) también aumentan (Figura 28-28). Entonces la población se colapsa precipitadamente por razones que durante mucho tiempo han sido un rompecabezas para los científicos. Las liebres mueren en gran cantidad, no debido a la falta de alimento ni tampoco a ningún tipo de epidemia (como se trata en otro tiempo) sino, evidentemente, debido a alguna causa psicológica dependiente de la densidad. A medida que aumenta la densidad, las liebres se hacen más agresivas, muestran signos de miedo y de defensa, e incluso cesan totalmente de reproducirse. El conjunto de la población muestra síntomas de agotamiento de la hipófisis y de las glándulas adrenales, un desequilibrio endocrino que a veces se denomina «enfermedad de choque» y que acorta la vida. Estos espectaculares declives no se comprenden demasiado bien todavía. Independientemente de las causas, estos colapsos de la población que siguen a la superabundancia, aunque duros, son indudablemente ventajosos para la especie, ya que la vegetación puede volver a recobrar y ofrecer a los supervivientes mejores posibilidades de una cría con éxito.

## EL HOMBRE Y LOS MAMÍFEROS

Hace unos 10 000 años, cuando el hombre empezó a desarrollar métodos y prácticas agrícolas, comenzó también la domesticación de los mamíferos. Los perros fueron sin duda los primeros en ser domesticados, posiblemente entrando de forma voluntaria a depender de los humanos. El perro es una especie extremadamente adaptable y genéticamente plástica derivada de los lobos. Mucho menos variable genéticamente, y desde luego menos social, es el gato doméstico, seguramente derivado de una raza africana silvestre. Los gatos silvestres parecen gatos domésticos de gran tamaño, y todavía son bastantes comunes en Eurasia y en África. La domesticación del ganado, los búfalos, las ovejas y los cerdos, seguramente se produjo mucho más tarde. Se piensa que las bestias de carga (caballos, camellos, bueyes y llamas) probablemente fueron domesticadas por los nómadas en distintas zonas. Algunas especies domésticas no existen ya como animales silvestres, como ocurre por ejemplo con el dromedario, la llama y la alpaca de Sudamérica. Todos los animales verdaderamente domésticos se reproducen en cautividad, y han pasado a ser totalmente dependientes del hombre; muchos de ellos han sido moldeados a través de una selección creativa para producir características deseables para los propósitos humanos.

Algunos mamíferos tienen especial consideración como animales «domésticos». El elefante no ha sido nunca realmente domesti-



**Figura 28-29**  
Rebaño de renos, *Rangifer tarandus*, durante el rodeo anual de los lapones en el norte de Suecia. La misma especie se denomina caribú en Norteamérica. Orden Artiodactílos, familia Cervidae.

ado, porque raramente se reproduce en cautividad. En Asia, los adultos son capturados y sometidos a una vida de trabajos con una pasmosa facilidad. Los renos del norte de Escandinavia sólo están domesticados en el sentido de que «pertenecen» a nómadas que continúan siguiéndolos en sus migraciones estacionales (Figura 28-29). El órice taurorogro («land» siendo domesticado experimentalmente en varios lugares. Es un animal plácido, amable e inmune a las enfermedades endémicas africanas, y que además produce excelente carne.

Los mamíferos pueden, en ciertos casos, interferir con la actividad humana. Los roedores y los conejos son capaces de producir terribles pérdidas en las cosechas y en los alimentos almacenados (Figura 28-30). Hemos creado una tenazadora densa para los roedores al acabar con la mayor parte de sus depredadores naturales. Los roedores también son portadores de varias enfermedades. La rata casera es transmisora, entre otras, de la peste bubónica y del tifus enteroténico. La tularemia o la fiebre de los conejos se transmite al hombre por una garrapata que se encuentra en las ratas alámiz-



**Figura 28-30**  
Rata parda *Rattus norvegicus*. Habitantes con demasiado éxito en el entorno humano, las ratas pardas no sólo causan gran daño en las despensas, sino que también propagan enfermedades como la peste bubónica (una enfermedad transmitida por las pulgas infestadas) y que tuvo una enorme influencia en la historia de la Europa medieval). Tifus, ictericia, intoxicación alimentaria por *Salmonella* y rabia. Orden Roedores, familia Muridae.

ras, las marmotas, los conejos y otros roedores. La fiebre moteada de las Montañas Rocosas se propaga al hombre por garrapatas que aparecen en perros y en ardillas terrestres. La enfermedad de Lyme, una artritis epidémica, se transmite por piojos de los ciervos de cola blanca. La triquinosis y las solitarias, parásitos comunes de la especie humana, provienen del consumo de carne infestada de cerdo, ganado bovino y otros mamíferos.

En la introducción de este capítulo hemos aludido a la desafortunada explotación de las ballenas como un ejemplo de nuestra incapacidad para reconciliar las necesidades humanas con la protección de la vida libre. El exterminio de las especies con fines comerciales es tan injustificable que no necesita explicación. Una vez que se ha extinguido una especie, no hay equipo de científicos ni ningún invento técnico que puedan recuperarla. Lo que supone millones de años de evolución, puede ser destruido en una década de explotación irracional. Mucha gente está preocupada por el terrible impacto que provocamos sobre la vida libre, y hoy día hay mayor interés que en otro tiempo en reutilizar el lamentable camino que llevamos. Si tuvieran oportunidad, los mamíferos podrían respetarse espectacularmente de las depredaciones humanas, como han hecho la nutria de mar y el antlope saiga, ambos una vez en peligro de extinción y ahora numerosos.

## EVOLUCIÓN HUMANA

Darwin dedicó un libro completo, *El origen del hombre y la selección en relación con el sexo* (1871), a la evolución humana. La idea de que el hombre comparte un origen común con los simios y otros animales era repulsiva para el mundo victoriano, que reaccionó con la esperada violencia (Figura 6-15, p. 115). Debido a que en aquella época no existía virtualmente una evidencia fósil que relacionara al hombre con los simios, Darwin basó su argumentación fundamentalmente en comparaciones anatómicas entre ellos. Para Darwin, las estrechas semejanzas entre los monos y el hombre sólo podían explicarse por un ancestro común.

La búsqueda de fósiles, especialmente de uno «eslabón perdido» que proporcionara una conexión entre los simios y el hombre comenzó con el hallazgo de dos esqueletos del hombre de Neanderthal en la década de 1880. Más tarde, en 1891, Eugene Dubois descubrió el famoso hombre de Java (*Homo erectus*). Sin embargo, los descubrimientos más espectaculares se han llevado a cabo en África, especialmente entre 1967 y 1977, en lo que el paleoantropólogo americano Donald C. Johanson llama «la década dorada». Durante este mismo período, estudios de bioquímica comparada demostraron que el hombre y el chimpancé son genéticamente tan similares como muchas especies estrechamente emparentadas. La citología comparada puso de manifiesto que los cromosomas del hombre y los simios son homólogos (p. 114). Ya no se sigue buscando un mítico «eslabón perdido» para establecer el origen común del hombre y los simios, nuestros parientes vivos más próximos.

## Radiación evolutiva de los primates

El hombre es un primate, hecho que ya reconoció incluso el pre-evolucionista Linneo. Todos los primates comparten ciertos caracteres significativos: dedos prensiles en las cuatro extremidades, unas planas en lugar de garras y ojos dirigidos hacia delante, con visión binocular y una excelente percepción de la profundidad.

Los detalles de la filogenia de los primates no están resueltos por completo. El siguiente resumen aclarará las probables relaciones de los principales grupos de primates.

El primate más antiguo fue probablemente un pequeño animal nocturno, de aspecto similar a las musarañas arbóreas. Este grupo ancestral se dividió en dos estadios principales, una de las cuales dio lugar a los lemures y lorísidos, con narices húmedas (Estrepsirinos); y la otra a los tarseros (Figura 28-31), monos en general (Figura 28-32) y simios (Figura 28-33). Tradicionalmente se ha llamado **prosímios** a los lemures, los tarseros y los lorísidos, una agrupación que hoy se sabe parafilética, y **simios** o **antropoides** al resto. Los prosímios y muchos simios son arbóreos, lo que probablemente constituye el modo de vida ancestral de ambos grupos. Una extremidad flexible es esencial para animales activos que se mueven de un árbol a otro. Las manos y pies prensiles, en contraste con las patas con garras de ardillas y otros roedores, permitieron a los primates colgarse de las ramas, trepar y manipular el alimento, y lo más significativo, utilizar herramientas. La posesión de órganos sensoriales altamente desarrollados, especialmente una visión aguda, y la coordinación adecuada de los músculos de dedos y extremidades son esenciales para una vida arbórea activa. Por supuesto, los órganos sensoriales son tan buenos como permita el cerebro que procese la información sensorial. La medida precisa del tiempo, la apreciación de las distancias y el estado de alerta requieren una corteza cerebral desarrollada.

Los fósiles de simios más antiguos aparecieron en África, en depósitos del Eoceno tardío, hace aproximadamente 40 millones de años. Muchos de estos primates eran más activos de día que de noche, lo que hizo de la visión el sentido dominante, reforzado aún más por la visión en color. Los simios comprenden tres grupos principales; (1) los monos del Nuevo Mundo (ceboideos, Figura 28-32A), como el mono aullador, el mono araña y el tamarino; (2) los monos del Viejo Mundo (cercoptecídeos), como el papión



A



B

Figura 28-32

Monos. A, Títes dorados, *Alouatta seniculus*, orden Primates, familia Cebidos, un ejemplo de mono del Nuevo Mundo. B, Un babuino, *Papio hamadryas*, orden Primates, familia Cercoptecídeos, un ejemplo de mono del Viejo Mundo.

(Figura 28-32B), el mandrill y el colobo y (3) los monos antropoides (Figura 28-33). Los monos del Viejo Mundo y los simios antropoides (incluido el hombre) son taxones hermanos, y en conjunto constituyen el grupo hermano de los monos del Nuevo Mundo. Además de su separación geográfica, los monos del Viejo Mundo se diferencian de los del Nuevo en que carecen de cola prensil, tienen las narinas juntas, los pulgares prensiles más oponibles y los dientes más diversificados. Los simios antropomorfos difieren de los del Viejo Mundo por su mayor cerebra, la posición más dorsal de la escápula y la pérdida de la cola. Hoy se reconoce que el hombre, el orangután, el gorila y el chimpancé pertenecen a la misma familia, Homínidae, y nos referimos a ellos como **homínidos**.



Figura 28-33  
Gorilas, *Gorilla gorilla*, orden Primates, familia Homínidos, un ejemplo de mono antropoide.

Figura 28-31

Un prosimio, el tarsero de Mindanao, *Tarsius syrrhota carbonarius*, de la isla de Mindanao en las Filipinas. Orden Primates, familia Tarsíidos.



Calificamos de **humanos** a todas las especies de homínidos fósiles que filogenéticamente están más próximas a la especie humana actual que a los chimpancés.

Los restos fósiles más antiguos de monos antropomorfos datan de hace 25 millones de años. En esta época aparecieron las sabanas de África, Europa y Norteamérica. Quizás movidos por una mayor abundancia de alimento en el suelo, estos simios abandonaron los árboles y se hicieron predominantemente terrestres.

## Los primeros homínidos

La sustitución gradual en el este de África de los bosques por praderas impulsó a los simios a poblar un ambiente abierto, las sabanas. Debido a las ventajas que suponía la posición erguida (una mejor vigilancia de los depredadores y la liberación de las manos para manejar herramientas y tomar alimento), los primeros homínidos se fueron poniendo gradualmente en pie. Esta importante transición supuso un lapso de tiempo muy grande, ya que requirió redefinir por completo el esqueleto y las inserciones musculares.

Los restos de los homínidos más antiguos de este período son macadamianos escasos. Pero en 2001, los desiertos de Chad revelaron uno de los descubrimientos más importantes de la paleoantropología moderna, un cráneo completo de un homínido datado en 7 millones de años, denominado *Sahelanthropus tchadensis* ('el hombre del Sahel en el Chad') por su descubridor, el paleontólogo francés Michel Brunet. Esta criatura con aspecto de chimpancé es, con mucho, el más antiguo homínido descubierto (Figura 28-34). Aunque su cerebro no es mayor que el de un chimpancé (entre 320 y 380 cm<sup>3</sup>) sus narinas relativamente pequeñas, los masivos arcos superciliares en una cara estrecha, y una boca y una mandíbula menos prominentes que en otros simios confirman que el cráneo es verdaderamente el de un homínido. Hasta el descubrimiento de este cráneo, el fósil más antiguo era *Ardipithecus ramidus*, procedente de las arenas de Etiopía y datado en 4.4 millones de años (Figura 28-34). *Ardipithecus ramidus* es un mosaico de rasgos simioses y rasgos homínidos derivados, con índices indirectos (y controvertidos) de bipedación. Entre 1997 y 2001 se descubrieron otros fósiles de *A. ramidus* que extendieron su existencia hasta los 5.8 millones de años. *Sahelanthropus* y *Ardipithecus* fueron probablemente habitantes de los bosques, de acuerdo con la presencia en los mismos de depósitos fosilíferos de organismos asociados a estos entornos.

El fósil humano más famoso es un esqueleto, completo en un 40%, de una hembra de *Australopithecus afarensis* (Figura 28-35). Encontrado en 1974 y bautizado como "Lucy" por su descubridor, Donald Johanson, *Australopithecus afarensis* era un homínido bípedo y bajo, cuyo rostro y capacidad craneana se parecen a los del chimpancé. Esta especie era sexualmente dimórfica en cuanto al tamaño; las hembras medían alrededor de un metro, y los machos llegaban a metro y medio. Sus dientes sugieren que se alimentaban de frutos, pero probablemente incorporaron algo de carne en su dieta. Se han desenterrado numerosos fósiles de esta especie, cuya datación se sitúa entre los 3.7 y 3 millones de años.

En 1995 se descubrió *Australopithecus anamensis* en el valle del Rift, de Kenia. Muchos investigadores están de acuerdo en que esta especie, que vivió entre 4.2 y 3.9 millones de años atrás, es intermedia entre *Ardipithecus* y *A. afarensis* (Lucy). Los huesos de sus extremidades inferiores, extraordinariamente semejantes a los humanos, apoyan sólidamente que esta especie era bípeda.

En las dos últimas décadas se ha producido una explosión de hallazgos fósiles de australopitecos, con ocho posibles especies que

necesitan ser interpretadas. La mayoría de estos hallazgos se conocen como australopitecos gráciles debido a su constitución ligera, especialmente en el cráneo y los dientes (si bien todos eran más robustos que la especie humana actual). Los australopitecos gráciles se consideraban como ancestros directos de las poblaciones de los primeros *Homo* y, por extensión, del linaje conducente al hombre moderno. Tras *A. anamensis* y *Lucy* (*Australopithecus afarensis*), hace 3.7 a 3 millones de años apareció el bípedo *Australopithecus africanus*, que vivió entre 2.8 y 2.3 millones de años atrás. Esta especie era similar a *A. afarensis*, pero tenía una faz más humana, un cuerpo ligeramente más grande y una capacidad craneana alrededor de un tercio de la del hombre actual. En 1998 se descubrió parte de un cráneo en Etiopía, datado en 2.5 millones de años. Bautizada como *Australopithecus garhi*, esta especie se ha propuesto como el eslabón perdido entre *Australopithecus* y *Homo*, aunque su situación sigue siendo controvertida. Las primeras especies de *Homo* coexistieron con una línea diferente de australopitecos, grandes y robustos, que vivieron entre 2.5 y 1.2 millones de años atrás. Uno de ellos fue *Paranthropus robustus* (Figura 28-34), con un tamaño probablemente cercano al de un gorila. Estos australopitecos robustos tenían pesadas mandíbulas, cresta craneana y grandes molares posteriores, probablemente para masticar raíces y tubérculos. Constituyen una línea lateral de la evolución de los homínidos y no forman parte de nuestro propio linaje.

## Aparición de *Homo*

Aunque existen profundas discrepancias entre los investigadores sobre cuál fue el primer *Homo*, y de hecho, sobre la definición del género *Homo*, la especie más antigua conocida fue *Homo habilis*, un homínido completamente erguido. Se cree que *Homo habilis* medía unos 127 cm y pesaba unos 45 kg, aunque las hembras eran probablemente más pequeñas. Esta especie, poco conocida, tenía un cerebro mayor que el de los australopitecos, y su cerebro era más semejante al humano. Este cerebro presenta un rasgo que corresponde al área motora de Broca, que controla el habla, lo que sugiere que *H. habilis* era capaz de manejar al menos un limitado lenguaje. *Homo habilis* es la primera especie que, incuestionablemente, manipuló simples herramientas de piedra. Muchos investigadores consideran que los restos más antiguos de *H. habilis*, de entre 2.4 y 1.8 millones de años, representan una especie diferente, *Homo rudolfensis*.

Hace aproximadamente 1.8 millones de años apareció *Homo erectus*, un homínido grande, con una talla de entre 150 y 170 cm, una frente baja pero clara y fuertes arcos superciliares. Su capacidad craneana era de unos 1000 cm<sup>3</sup>, intermedia entre la de *H. habilis* y el hombre actual (Figura 28-34). *Homo erectus* fue una especie con cultura compleja y organización social, y fue el primer homínido que salió de África extendiéndose a través de Asia. La forma de su cerebro, revelada por los molares craneales, sugiere una limitada capacidad para hablar, y los depósitos de carbón indican que controló e hizo uso del fuego. Los fósiles más antiguos de *H. erectus* se denominan a menudo *H. ergaster*. Pero otro hallazgo sorprendente se anunció en 2004. *Homo floresiensis*, una especie de sólo un metro de altura encontrada en la isla de Flores, en Indonesia. Esta especie derivó de *H. erectus* y se extinguió hace solamente unos 13 000 años.

## *Homo sapiens*: el hombre moderno

Los últimos estudios de genética molecular indican que las poblaciones humanas han constituido un único linaje evolutivo durante los últimos 1.7 millones de años. En este tiempo, las poblaciones

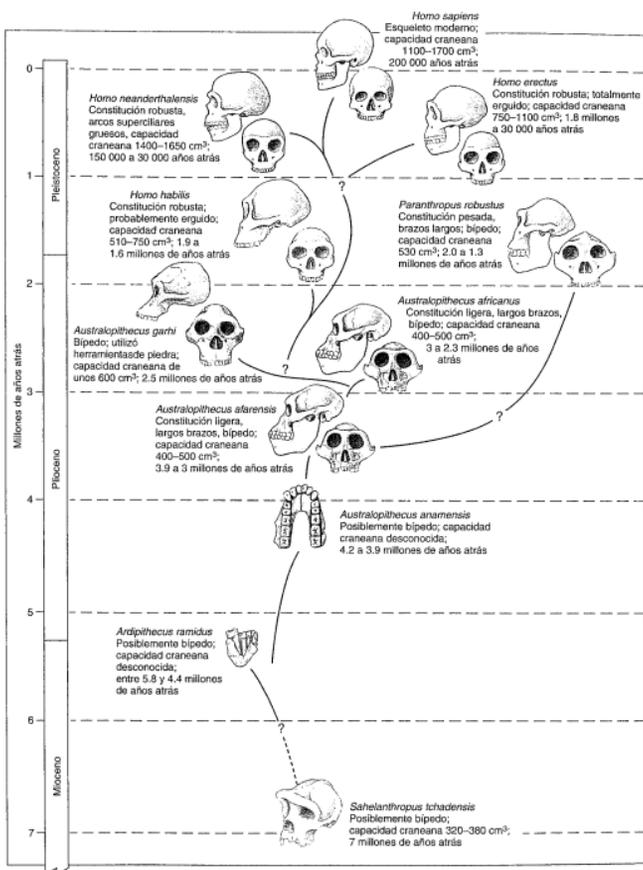


Figura 28-34  
Cráneos de homínidos, que muestran algunas de las líneas evolutivas mejor conocidas, que precedieron al hombre moderno (*Homo sapiens*).



Figura 28-35

Lucy (*Australopithecus afarensis*), el esqueleto casi completo más antiguo que se conoce de un homínido. La edad de Lucy se ha datado en 3.2 millones de años. En 1994 se ha descubierto un cráneo casi completo de *A. afarensis*.



Figura 28-36

Reconstrucción del aspecto de Lucy (derecha) comparado con una persona actual, *Homo sapiens*, orden Primates (izquierda).

de los diferentes continentes han mostrado cierta diferenciación geográfica, pero han mantenido al menos bajas tasas de intercambio genético y todas ellas han contribuido genéticamente al hombre moderno. Durante este tiempo se han producido varias grandes expansiones poblacionales fuera de África.

Los antropólogos han dado nombre a las especies fósiles para denotar la variación espacial y temporal de los caracteres fenotípicos en este linaje; sin embargo, todo el linaje constituiría una única especie, de acuerdo con la mayoría de los criterios biológicos. Los restos humanos más antiguos clasificados originalmente como *Homo sapiens* (hombre sabio), que datan de 500 000 a 300 000 años atrás y de 800 000 años atrás, son identificados por los antropólogos actuales como *H. heidelbergensis* y *H. antecessor*. Un grupo bien conocido, los **neandertales**, aparecieron hace unos 150 000 años y ocuparon la mayor parte de Europa y el Medio Oriente. Estos robustos homínidos se clasificaron originalmente como una subespecie de *H. sapiens*, pero pruebas recientes, que ponen de manifiesto sus rasgos distintivos, han llevado a los antropólogos a reconocerlos como *H. neanderthalensis*. Con una capacidad craneana dentro de los márgenes del hombre actual, los neandertales fueron unos eficaces cazadores y usuarios de herramientas más sofisticadas que las de *H. erectus*. Sus cuerpos robustos y musculados les permitieron sobrevivir a la Edad del Hielo y cazar los grandes mamíferos del Pleistoceno, como el rinoceronte lanudo, el bisonte o el mamut. El enterramiento de los muertos se conoce por primera vez en los neandertales, y posiblemente tenían rituales complejos o religión. Sin embargo, carecían del arte, la tecnología y la cultura de sus sucesores.

Las pruebas procedentes del registro fósil y del DNA mitocondrial indican que las características de *H. sapiens*, como las conocemos actualmente, aparecieron en África hace unos 200 000 años (Figura 28-34). Todo el DNA mitocondrial podría rastreearse hasta una única hembra, llamada "Eva", que vivió en África hace aproximadamente 179 000 años. Hace unos 30 000 años, los neandertales y el resto de *H. erectus* desaparecieron, aproximadamente 10 000 años tras la primera aparición de *H. sapiens* en Europa y Oriente Próximo. El hombre moderno era genie alta, con una cultura muy diferente de los neandertales. Desarrollaron rápidamente mejoras en sus habilidades, y su cultura se enriqueció con aportaciones estéticas, artísticas y un lenguaje sofisticado.

Al cerrar nuestra discusión sobre la evolución humana, es importante notar que el reconocimiento de especies en *Homo* (y hasta cierto punto también en otros fósiles de homínidos) se basa por completo en la morfología. La consideración de tres o más especies distintas de *Homo* no implica necesariamente la existencia de especiación de tipo ramificado en esta estirpe; es posible que estemos presenciando cambios filéticos dentro de una única especie a través del tiempo, utilizando los nombres específicos solamente como indicativos de grados de evolución. Lo que si es claro es que actualmente solamente vive una única especie de *Homo*, una situación inusual si consideramos que durante los últimos cuatro millones de años han existido entre tres y cinco especies de humanos.

### La exclusiva posición del hombre

Biológicamente, *Homo sapiens* es un producto del mismo proceso que ha regido la evolución de cualquier organismo desde el origen de la vida. La mutación, el aislamiento, la deriva genética y la

## Clasificación de los órdenes de mamíferos actuales<sup>1</sup>

### Clase Mamíferos

**Subclase Prototerios** (Gr. *prōtos*, primero, + *thēr*, animal silvestre).

**Infraclasse Ornitoléidos** (Gr. *ornis*, ave, + *dēlphos*, útero).  
Mamíferos monócormos.

**Orden Monotremas** (Gr. *monos*, uno, + *tremas*, abertura):  
**mamíferos ovíparos: ornitoléidos y equidna.** Las tres especies de este orden provienen de Australia, Tasmánia y Nueva Guinea. El miembro más famoso de este orden es el ornitoléido (*Ornithorhynchus anatinus*). El equidna (*Tachylous*) tiene un largo y estrecho hocico adaptado para la caza de bormigas, que constituyen su principal alimento.

**Subclase Terios** (Gr. *thēr*, animal silvestre).

**Infraclasse Metaterios** (Gr. *meta*, después, + *thēr*, animal silvestre). Marsupiales.

**Orden Didelfimorfos** (Gr. *dili*, dos, + *dēlphos*, útero, + *morphē*, forma): **zariquiyas americanas.** Estos animales, como otros marsupiales, se caracterizan por un saco abdominal, o marsupio, en el que crían a sus hijos. La mayoría de las especies se encuentra en América Central y del Sur, pero una especie, *Didelphis virginiana*, está extendida por Norteamérica, 66 especies.

**Orden Paucituberculados** (L. *pauci*, pocos, + *tuberculum*, tubérculo): **ratón runcho.** Pequeños marsupiales del tamaño de una musaraña del oeste de Sudamérica, siete especies.

**Orden Microbioterios** (Gr. *micro*, pequeño, + *bios*, vida, + *thēr*, animal silvestre): **monoito del monte.** Un marsupial sudamericano del tamaño de un ratón, que puede estar emparejado con los marsupiales australianos; una especie.

**Orden Dasimurmorfos** (Gr. *dasys*, peludo, + *ura*, cola, + *morphē*, forma): **mamíferos carnívoros australianos.** Además de varios grandes carnívoros, este orden incluye a varios "ratones" marsupiales, todos ellos carnívoros. Confinados en Australia, Tasmánia y Nueva Guinea; 64 especies.

**Orden Peramelemorfos** (Gr. *per*, por, boca, + *mael*, glóbulo, + *morphē*, forma): **bandicutas.** Como los marsupiales, los miembros de este grupo tienen una placenta coelocantolotéa y una tasa de reproducción alta para los marsupiales. Confinados en Australia, Tasmánia y Nueva Guinea; 22 especies.

**Orden Notoricetomorfos** (Gr. *not*, espaldia, + *oryct*, excavador, + *morphē*, forma): **topos marsupiales.** Extraños marsupiales acaecavadores de Australia, diez especies.

**Orden Diprotodontes** (Gr. *dipros*, a pro, anterior, + *odont*, diente): **koalas, wombats, canguros.** Grupo diverso, que contiene a los marsupiales mayores y más conocidos. Presente en Australia, Tasmánia, Nueva Guinea y muchas islas de las Indias Occidentales; 131 especies.

**Infraclasse Euterios** (Gr. *eus*, austral, + *thēr*, animal silvestre).  
Mamíferos placentarios vivíparos.

**Orden Insectívoros** (L. *insectum*, insecto, + *vorare*, devorar): **mamíferos insectívoros musarañas, erizos, tenreques, topos.** Su principal alimento son los insectos. Ampliamente distribuidos por todo el mundo, con excepción de Australia y Nueva Zelanda, son animales pequeños de

hocicos puntiagudos, con rasgos primarios, que pasan gran parte de sus vidas bajo tierra. Las musarañas están entre los mamíferos más pequeños que se conocen; 440 especies.

**Orden Macroscelidos** (Gr. *makros*, grande, + *skelos*, patas): **musarañas elefante.** Mamíferos tímidos con patas largas, una nariz adaptada para capturar insectos y ojos grandes. Están ampliamente distribuidos en África; 15 especies.

**Orden Dermopteros** (Gr. *derma*, piel, + *pteron*, ala): **lémures voladores.** Están relacionados con los auténticos murciélagos, y formados por un solo género, *Galeopithecus*. Se encuentran en la península Malaya, en las Indias Orientales. No son lémures verdaderos (ya que éstos son primates), y no pueden volar en el sentido estricto de la palabra, sino que planean como las ardillas voladoras; dos especies.

**Orden Quirópteros** (Gr. *cheir*, mano, + *pteron*, ala): **murciélagos.** Las alas de los murciélagos, los únicos mamíferos verdaderamente voladores, son las extremidades anteriores modificadas, en las que los dedos del segundo al quinto están enormemente alargados para soportar una delgada membrana tegumentaria que sirve para el vuelo. El pulgar es corto y está provisto de una uña. Las formas más corrientes en Norteamérica son los murciélagos pardos (*Lepus*), los de cola libre (*Tadarida*), que viven en las cuevas, y las grandes murciélagos pardos (*Pteropus*). En los trópicos del Viejo Mundo, los azores voladores (*Pteropus*) son los mayores de todos los quirópteros, con una envergadura alar de 1.2 a 1.5 m. Se alimentan principalmente de frutas; 977 especies.

**Orden Escandentios** (L. *scandens*, trepador): **musarañas arborícolas.** Son animales pequeños, parecidos a ardillas, de los bosques húmedos tropicales del sudeste y sudeste de Asia. A pesar de su nombre, muchas no están especialmente adaptadas a la vida arborícola y algunas son completamente terrestres; 16 especies.

**Orden Primates** (L. *primo*, primero) **prosímios, monos, simios, humanos.** Este orden es el primero en el reino animal en cuanto al desarrollo de su cerebro se refiere, con hemisferios cerebrales particularmente grandes. La mayoría de las especies son arbóreas y aparentemente derivan de insectívoros arborícolas. Los primates representan el producto final de una línea que se separó de los otros mamíferos muy al principio de su evolución, y que ha conservado muchas características primarias. Se piensa que sus hábitos arborícolas y su habilidad para capturar la comida o evitar a los enemigos han sido en gran parte responsables de sus avances en la estructura del cerebro. Como grupo, están poco especializados, con cinco dedos (normalmente provistos de uñas planas) tanto en las patas posteriores como en las anteriores. Todos tienen el cuerpo cubierto por pelo, con normalmente están adaptados para sujetar, lo mismo que ocurre en muchos casos con las posteriores. El grupo es llanamente debido a su ausencia de garras, escamas, cuernos y pezuñas. Existen dos subórdenes; 279 especies.

**Suborden Estrepsirinos** (Gr. *strepsis*, girar, doblar, + *rhinos*, nariz): **lémures, aye-aye, lorises, potos.** Seis familias de primates arborícolas, conocidos anteriormente como prosímios, que se concentran en Madagascar, aunque también hay varias especies en África y la península Malaya. Todos presentan una zona húmeda y desnuda alrededor de las narinas, que tienen forma de coma, el segundo dedo provisto de una garrá, cosa larga no preñil. Sus alimentos están compuestos tanto de materia vegetal como de pequeños animales; 49 especies.

**Suborden Haplorrinos** (Gr. *haplos*, única, impar, + *rhinos*, nariz): **tarsos, titis, monos del Viejo y del Nuevo Mundo, gibones, gorilas, chimpancés, humanos.** Seis familias, todas excepto los tarsos en el clado Astrapoides. Los primates haplorrinos tienen morros secos y peludos, narinas circulares y diferencias en la anatomía uterina, desarrollo placentario y morfología del cráneo que los distingue de los primates estrepsirinos. La familia **Társidos** contiene a los tarsos, crepusculares y nocturnos (Figura 28-31), con grandes ojos dirigidos hacia delante y mono reducidos (como especies). Los monos del Nuevo Mundo, a veces llamados plátinos debido a sus narinas altamente separadas, están agrupados en dos familias: **Callictridos** (tities y tamarinos; 35 especies) y **Cebidos** (monos semejantes a los capuchinos; 65 especies). Los callictridos, como el titi dorado, tienen manos preñiles y locomoción cuadrípala. Los monos cebidos son mucho mayores que cualquier callictrido. Los miembros más conocidos son el mono capuchino (*Cebus*), el araña (*Ateles*) y el aullador (*Alouatta*). Algunos cebidos (como el mono araña y el mono aullador) tienen colas prensiles, que utilizan como una mano adicional para agarrar y trasladar.

Los monos del Viejo Mundo, llamados catarrinos por sus narinas juntas y dirigidas hacia delante, están reunidos en la familia **Cercopitécidos**, que incluye 96 especies. Entre los ejemplos se encuentran mandriles (*Manadilla*), babuinos (*Papio*), macacos (*Macaca*) y langures (*Protopithecus*). Los pulgares de manos y pies son oponibles, y muchos de ellos tienen también abazones, pero ninguno posee cola prensil. La familia **Hilobátidos** incluye a los gibones y al siamang (11 especies del género *Hylobates*), con los brazos mucho más largos que las extremidades posteriores, manos preñiles con pulgares totalmente oponibles y locomoción por auténtica braquación. La familia **Hominoides** contiene cuatro géneros y cinco especies: **Gorilas**, los gorilas, una especie; **Pan**, dos especies de chimpancés, **Pongo**, el orangután, una especie, y **Homo**, el hombre, una especie. Los primeros tres géneros se situaban antes en la familia parafilética Pongíidos, mientras que el hombre era el único representante de la familia Hominoides. La taxonomía cladista no reconoce esta diferenciación porque el más reciente antecesor común de los Pongíidos lo es también de los Hominoides.

**Orden Xenartras** (Gr. *xenos*, extraño, + *artros*, articulación) (antiguamente **Ulemas**, L. *ulomachus*, sin dientes): **armadillos, hormigueros, perezosos.** Las especies de este orden carecen de dientes (como hormiguero) o poseen molares simples, sin raíces (perezosos y armadillos). Muchos viven en América Central y del Sur, aunque el armadillo de nueva banda

## Clasificación de los órdenes de mamíferos actuales

que también hay varias especies en África y la península Malaya. Todos presentan una zona húmeda y desnuda alrededor de las narinas, que tienen forma de coma, el segundo dedo provisto de una garrá, cosa larga no preñil. Sus alimentos están compuestos tanto de materia vegetal como de pequeños animales; 49 especies.

**Suborden Haplorrinos** (Gr. *haplos*, única, impar, + *rhinos*, nariz): **tarsos, titis, monos del Viejo y del Nuevo Mundo, gibones, gorilas, chimpancés, humanos.** Seis familias, todas excepto los tarsos en el clado Astrapoides. Los primates haplorrinos tienen morros secos y peludos, narinas circulares y diferencias en la anatomía uterina, desarrollo placentario y morfología del cráneo que los distingue de los primates estrepsirinos. La familia **Társidos** contiene a los tarsos, crepusculares y nocturnos (Figura 28-31), con grandes ojos dirigidos hacia delante y mono reducidos (como especies). Los monos del Nuevo Mundo, a veces llamados plátinos debido a sus narinas altamente separadas, están agrupados en dos familias: **Callictridos** (tities y tamarinos; 35 especies) y **Cebidos** (monos semejantes a los capuchinos; 65 especies). Los callictridos, como el titi dorado, tienen manos preñiles y locomoción cuadrípala. Los monos cebidos son mucho mayores que cualquier callictrido. Los miembros más conocidos son el mono capuchino (*Cebus*), el araña (*Ateles*) y el aullador (*Alouatta*). Algunos cebidos (como el mono araña y el mono aullador) tienen colas prensiles, que utilizan como una mano adicional para agarrar y trasladar.

Los monos del Viejo Mundo, llamados catarrinos por sus narinas juntas y dirigidas hacia delante, están reunidos en la familia **Cercopitécidos**, que incluye 96 especies. Entre los ejemplos se encuentran mandriles (*Manadilla*), babuinos (*Papio*), macacos (*Macaca*) y langures (*Protopithecus*). Los pulgares de manos y pies son oponibles, y muchos de ellos tienen también abazones, pero ninguno posee cola prensil. La familia **Hilobátidos** incluye a los gibones y al siamang (11 especies del género *Hylobates*), con los brazos mucho más largos que las extremidades posteriores, manos preñiles con pulgares totalmente oponibles y locomoción por auténtica braquación. La familia **Hominoides** contiene cuatro géneros y cinco especies: **Gorilas**, los gorilas, una especie; **Pan**, dos especies de chimpancés, **Pongo**, el orangután, una especie, y **Homo**, el hombre, una especie. Los primeros tres géneros se situaban antes en la familia parafilética Pongíidos, mientras que el hombre era el único representante de la familia Hominoides. La taxonomía cladista no reconoce esta diferenciación porque el más reciente antecesor común de los Pongíidos lo es también de los Hominoides.

**Orden Xenartras** (Gr. *xenos*, extraño, + *artros*, articulación) (antiguamente **Ulemas**, L. *ulomachus*, sin dientes): **armadillos, hormigueros, perezosos.** Las especies de este orden carecen de dientes (como hormiguero) o poseen molares simples, sin raíces (perezosos y armadillos). Muchos viven en América Central y del Sur, aunque el armadillo de nueva banda

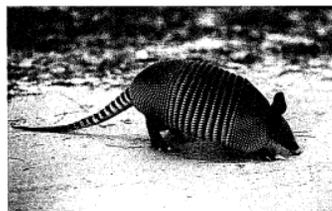


Figura 28-37

Armado de nueve bandas, *Dasypus novemcinctus*. Esta especie nocturna vive en largos túneles durante el día, que excava con las poderosas uñas de sus patas delanteras. Orden Xenartras, familia Dasipodidae.

(*Dasypus novemcinctus*) es común en el sur de los Estados Unidos; 29 especies.

**Orden Folíidos** (Gr. *pholis*, escama cómea): **pangolines.** Un grupo extraño de animales cuyos cuerpos están completamente cubiertos con escamas cómeas superpuestas que se han desarrollado a partir de pelos aglutinados. Habitan en Asia y África tropical; siete especies.

**Orden Lagomorfos** (Gr. *lagos*, liebre, + *morphē*, forma): **conejos, liebres y pilkas.** Los lagomorfos tienen incisivos grandes que crecen constantemente, igual que los roedores, pero, a diferencia de ellos, poseen un par adicional de incisivos, con forma de estalquias, que crece por detrás del primer par. Todos los lagomorfos son herbívoros con distribución cosmopolita; 81 especies.

**Orden Rodedores** (L. *rodere*, roer): **mamíferos roedores: ardillas, ratas, marmotas.** Los roedores comprenden

Figura 28-38

Un pilka, *Ochotona princeps*, sobre una roca en Alaska. Este pequeño mamífero, del tamaño de una rata, no hiberna, pero se prepara para el invierno almacenando hierba seca bajo las piedras. Orden Lagomorfos, familia Ochotonidae.



<sup>1</sup>Basado en Nowak, R. M. 1999. Walker's Mammals of the World, ed. 6. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.



Figura 28-39

Oso pardo, *Ursus arctos horribilis*, de Alaska. Los osos, una vez comunes en los 48 estados más al sur, están ahora relegados a las áreas vírgenes. Orden Carnívoros, familia Ursidae.

cerca del 40% de todas las especies de mamíferos y están caracterizadas por poseer dos pares de incisivos en forma de navaja afilada que usan para roer las vainas y cáscaras resistentes para alimentarse. Con su impresionante capacidad reproductiva, su adaptabilidad y su capacidad para invadir todos los hábitats terrestres, tienen gran importancia ecológica. Son familias importantes los **Eucariúridos** (ardillas y marmotas), los **Múridos** (ratas y ratones caseros), los **Castorídeos** (castores), los **Ereútidontidos** (puercoespines), los **Geomíridos** (topos roedores) y los **Cricetídeos** (hamsters, jerbillos, jerbos, topillos, lemingos); 2052 especies.

**Orden Carnívoros** (l. caro, carne, + zontre, devoraci): **mamíferos carnívoros: perros, lobos, gatos, osos** (Figura 28-39), **focas, leones marinos** (Figura 28-40), y **morsas**. Todos los ciervos, excepto el panda gigante, tienen hábitos depredadores y sus dientes están particularmente adaptados para desgarrar carne. Están distribuidos por todo el mundo, con excepción de las



Figura 28-40

Un león marino de las Galápagos, *Zalophus californianus*, ladra para indicar su dominio territorial. Orden Carnívoros, familia Otariidae.

regiones de Australia y la Antártida, donde no hay formas indígenas. Entre las familias más conocidas están los **Cánidos** (familia de los perros, lobos, zorros y coyotes), los **Felidos** (familia de los gatos domésticos, tigres, leones, pumas y linces); los **Ursídeos** (familia de los osos), los **Procionídeos** (mapaches), los **Mustelídeos** (familia de las marta, zorro, comadreja, nutria, tejón, armiño y glotón); y los **Otariídeos** (focas y leones marinos); 280 especies.

**Orden Tubulidentados** (l. tubulus, tubo, + dens, dientes). **cerdo hormiguero**. Éste es un animal peculiar, con cuerpo de cerdo, que se encuentra en África. El orden está representado por una sola especie.

**Orden Proboscídeos** (Gr. *probos*, trompa de elefante, a partir de *pro*, antes, + *bos*, alimentación): **elefantes**. Son los mayores animales terrestres actuales. Los dos incisivos superiores están alargados formando cuernillos (defensas), y los molares están bien desarrollados. El elefante indio o asiático (*Elephas maximus*) ha sido domesticado desde largo tiempo y se utiliza en trabajos pesados. El elefante africano (*Loxodonta africana*) es más difícil de domesticar, pero ya lo consigieron los cartagineses y los romanos, que lo emplearon en sus ejércitos, dos especies.

**Orden Hircacoides** (Gr. *hircax*, morsa): **damaes**. Los damaes son herbívoros restringidos a África y Siria. Tienen algunas semejanzas con conejos de cortas orejas, pero sus dientes son parecidos a los de los rinocerontes y presentan pezuñas en sus dedos y cojinetes en las palmas de sus patas. Tienen cuatro dedos en las patas anteriores y tres en las posteriores, siete especies.

**Orden Sireníos** (Gr. *siren*, ríñta marina): **vacas marinas y manatíes**. Los sireníos son animales acuáticos grandes y torpes, de cabeza voluminosa, sin patas posteriores y con las patas anteriores transformadas en aletas. La vaca marina (dugongo) de las costas tropicales del este de África, Asia y Australia y tres especies de manatíes del Caribe y Florida, río Amazonas y oeste de África son las únicas especies actuales. Una quinta especie, la vaca marina de Steller, fue extirpada por el hombre en el siglo XVIII, cuatro especies.

**Orden Perisodáctilos** (Gr. *perissos*, impar, + *actylis*, dedo): **ungulados imparidigitados: caballos, asnos, cebras, tapires y rinocerontes**. Los ungulados imparidigitados tienen uno o tres dedos en cada pata, cada uno de los cuales está provisto de una pezuña cornificada. Tanto los Perisodáctilos como los Artiodáctilos se denominan a veces **ungulados** (l. *ungula*, pezuña), o maníferos con pezuñas, con dientes adaptados para la trituración. La familia del caballo, *Equidae*, que también incluye a las cebras y los asnos, tiene un solo dedo funcional. Los tapires presentan una corta probósida formada a partir del labio superior y de la nariz. Los rinocerontes, *Rhinoceros*, incluyen varias especies de África y el Sudeste Asiático. Todos son herbívoros; 17 especies.

**Orden Artiodáctilos** (Gr. *artios*, par, + *dactylis*, dedo): **ungulados con pezuñas pares: cerdos, camellos, ciervos y sus parientes, hipopótamos, antílopes, buyes, ovejas y cabras**. La mayor parte

## Clasificación de los órdenes de mamíferos actuales

de estos ungulados presentan dos dedos, aunque el hipopótamo y algunos otros tienen cuatro (Figura 28-41). Cada dedo está rodeado por una pezuña cornificada. Muchos, como la vaca, el ciervo y la oveja, presentan cuernos o astas. Muchos son ruminantes, es decir, animales que regurgitan y vuelven a masticar el alimento. Como los Perisodáctilos, son estrictamente herbívoros. El grupo se divide en nueve familias vivas y muchas otras extinguidas, e incluye algunas de los más volucrosos animales domésticos. Este gran orden se divide normalmente en tres subórdenes: los **Suínos** (cerdos, pécari y hipopótamos), los **Tiropéidos** (camellos) y los **Ruminantes** (ciervos, jirafas, ovejas, bovinos, etc.); 221 especies.

**Orden Cetáceos** (l. cetia, ballena): **ballenas** (Figura 28-42), **delfines, marsopas**. Las extremidades anteriores de los cetáceos están modificadas como amplias aletas; las

posteriores faltan. Algunos tienen una aleta dorsal carnos, y la cola está dividida en dos lóbulos carnosos transversales. Las narinas están representadas por un crificio único o doble en el dorso de la cabeza. Carecen de pelos, con excepción de algunas cerdas en el hocico; tampoco tienen glándulas tegumentarias, salvo las mamas y las del ojo; carecen de oído externo y los ojos son pequeños. Este orden se divide en **ballenas con dientes** (suborden Odontocetos), representados por delfines, marsopas y cachalotes; y **ballenas con barbas** (suborden Mysticetos), que comprende a los rucuales y las ballenas grises. Las ballenas con barbas son generalmente más grandes que las ballenas con dientes. La ballena azul, un rucual, es el animal más grande que jamás ha existido. En vez de dientes, poseen un peculiar mecanismo de filtrado formado por barbas (ballenas) sujetas al paladar, que utilizan para filtrar el plancton del agua; 78 especies.

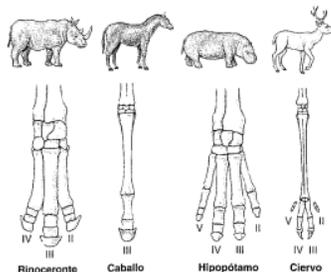


Figura 28-41

Ungulados con dedos pares e impares. Los rinocerontes y el caballo (orden Perisodáctilos) tienen dedos impares, mientras que el hipopótamo y el ciervo los tienen pares (orden Artiodáctilos). Los mamíferos más ligeros y rápidos solamente corren sobre uno o dos dedos.



Figura 28-42

Una ballena jorobada, *Megaptera novaeangliae*, saltando. Estas ballenas son de las más acrobáticas, y parece que saltan para atontar los bancos de peces o para comunicar información a los miembros de la manada. Orden Cetáceos, familia Balenopterídeos.

selección natural han operado sobre nosotros como lo han hecho con otros animales. Sin embargo, nosotros tenemos algo que ningún otro animal posee: una evolución cultural no genética, que proporciona una retroalimentación constante entre la experiencia pasada y la futura. Nuestros lenguajes simbólicos, la capacidad de pensamiento conceptual, el conocimiento de nuestra historia y la posibilidad de manipular nuestro entorno surgen de este domi-

nio cultural no genético. En último término, debemos gran parte de nuestras conquistas culturales e intelectuales a nuestra herencia arborícola, que nos equipó con una visión binocular, una soberbia capacidad de discriminación visual y táctil, y habilidades manipuladoras en el uso de las manos. Si un caballo (que tiene un solo dedo en vez de cinco) tuviera la capacidad intelectual del hombre ¿podría haber llegado donde lo ha hecho este?

Los mamíferos son vertebrados homeotermos y endotermos, con el cuerpo cubierto de pelo, que alimentan a sus crías con leche. Las aproximadamente 4800 especies descendientes del linaje sinápsido de los mamíferos que aparecieron en el período Carbonífero del Paleozoico. Su evolución se puede seguir desde los Pelicosaurios del período Pérmico hasta los Terápsidos de los períodos Pérmico y Triásico de la era Mesozoica. Un grupo de terápsidos, los cinodontos, dieron lugar durante el Triásico a los Terios, los verdaderos mamíferos. La evolución de los mamíferos se ha visto acompañada por la aparición de muchos caracteres derivados de gran importancia como el desarrollo de los dientes más integración sensorial, tasas metabólicas altas, endotermia y muchos cambios en el esqueleto que permitieron una vida más activa. Los mamíferos se diversificaron rápidamente durante el período Terciario de la era Cenozoica.

Los mamíferos reciben su nombre de los órganos glandulares secretores de leche de la hembra (mamelucos en el macho), una adaptación física que, combinada con un prolongado cuidado de la prole, asegura a las crías la provisión de alimento y facilita la transición al estado adulto. El pelo, una diferenciación tegumentaria que cubre el cuerpo de muchos mamíferos, sirve de variadas formas como protección mecánica, aislamiento térmico, coloración protectora e impermeabilización. La piel de los mamíferos es rica en glándulas: las sudoríparas, que funcionan en el enfriamiento por evaporación; las odoríferas, utilizadas en la conducta social; y las sebáceas, que segregan aceites lubricantes para la piel. Todos los mamíferos placentarios presentan dientes deciduos que son reemplazados por dientes permanentes (dentición difiodonta). Los cuatro grupos de dientes, incisivos, caninos, premolares y molares, pueden estar altamente modificados en los diferentes mamíferos para las distintas tareas de cortar, triturar y desgarrar alimentos, pudiendo incluso faltar.

Los hábitos de alimentación de los mamíferos influyen enormemente en su forma corporal y su fisiología. Los insectívoros tienen dientes puntiagudos para perforar el exoesqueleto de los insectos y otros pequeños invertebrados. Los mamíferos herbívoros tienen dientes especializados para triturar la celulosa y las plantas ricas en sílice, y presentan cámaras especiales para almacenar microfloras intestinal, que descomponen la celulosa de la dieta vegetal. Los mamíferos carnívoros poseen adaptaciones, como los dientes y la musculatura de las mandíbulas, para matar y procesar su alimento, principalmente mamíferos herbívoros. Los omnívoros se alimentan tanto de plantas como de animales, y presentan diversos tipos de dientes.

Algunos mamíferos marinos, terrestres y aéreos migran, ciertas migraciones, como las de las focas o los renos, son amplias. Las migraciones son generalmente hacia climas favorables y condiciones alimentarias óptimas, o para aproximar ambos sexos para el apareamiento. Los mamíferos con vuelo verdadero, los quirópteros, son nocturnos y, por tanto, evitan la competencia directa con las aves. La mayor parte de ellos emplean ecolocalización ultrasónica para volar y alimentarse en total oscuridad.

Los mamíferos vivos más primitivos son los monotremas de la región australiana, que ponen huevos. Tras el nacimiento, las crías se alimentan de la leche de la madre. Todos los demás mamíferos son vivíparos. Los marsupiales (tienen periodos de gestación breves, por lo que los embriones nacen poco desarrollados y completan su crecimiento en el marsupio de la madre, alimentándose con leche. Los mamíferos restantes son euterios, mamíferos que desarrollan una unión placentaria evolucionada entre la madre y los embriones, a través de la cual éstos pueden alimentarse durante largo tiempo.

Las poblaciones de los mamíferos fluctúan por razones tanto dependientes como independientes de la densidad, y algunos mamíferos, particularmente los roedores, pueden experimentar ciclos de extrema abundancia en la densidad de sus poblaciones. El éxito insustentable de los mamíferos como grupo no puede ser atribuido a una perfección de los sistemas orgánicos, sino a su impresionante adaptabilidad de conjunto, la capacidad para engranarse de manera más perfecta en el conjunto organizado de las condiciones ambientales y, de este modo, operar prácticamente todas las hábitat de la tierra.

Los principios evolutivos darwinistas nos nos proporcionan una buena perspectiva de nuestros propios orígenes. El hombre es un primate, un grupo de mamíferos que descienden de un antecesor pareado a una musaraña. El ancestro común de todos los primates actuales era arbóreo, y tenía dedos prensiles y ojos frontales capaces de conseguir una visión binocular. Los primates se diversificaron durante los últimos 80 millones de años, para formar dos grandes líneas de descendencia: (1) los lemures y lorises (y (2) los tarsieros, los monos y los simios (incluido el hombre). Los primeros homínidos aparecieron en África hace unos 7 millones de años, y dieron lugar a diversas especies de australopithecinos, que previvieron durante más de 3 millones de años. Éstos dieron lugar a la especie *Homo habilis*, el primer fabricante de herramientas de piedra, y convivieron con él. *Homo erectus* apareció hace 1.8 millones de años y fue sustituido eventualmente por el hombre moderno, *Homo sapiens*.

- ¿Qué relación existe entre la masa corporal y la tasa metabólica en los mamíferos?
- Describe las migraciones anuales de los renos y de las focas de pelo.
- Explicar qué características tiene el tipo de vida y el modo de navegación de los murciélagos.
- Describe y diferencie los patrones de reproducción en monotremas, marsupiales y mamíferos placentarios. ¿Qué aspectos de la reproducción de los mamíferos están presentes en todos los mamíferos pero no en otra clase de vertebrados?
- Diferencie entre territorialidad y área de influencia en los mamíferos.
- ¿Cuál es la diferencia entre densidad dependiente y densidad independiente como causas de la fluctuación de la población de mamíferos?
- Describe el ciclo de la población de lince y liebres,

considerado como un ejemplo de la relación depredador-presa (figura 28-28). Considerando el ciclo, puede formular una hipótesis para explicar las oscilaciones?

- ¿Qué significan literalmente los términos Terios, Metaterios, Euterios, Monotemas y Marsupiales, y qué grupos de mamíferos pertenecen a cada taxón?
- ¿Qué características anatómicas diferencian a los primates del resto de los mamíferos?
- ¿Cuál es la importancia del fósil llamado "Lucy" en la reconstrucción de la historia evolutiva humana?
- ¿En qué se diferencian los géneros *Australopithecus* y *Homo*, que coexistieron durante al menos un millón de años?
- ¿Cuándo aparecieron aproximadamente las especies de *Homo* en qué se diferenciaron socialmente?
- ¿Qué caracteres fundamentales hacen que la posición del hombre en la evolución animal sea única?

Feldhamer, G. A., L. C. Drickamer, S. H. Vessey, and J. F. Merritt. 2003. *Mammalogy: adaptation, diversity, and ecology*, ed. 2. Dubuque, Iowa, WCB/McGraw-Hill. *Libro de texto moderno y bien ilustrado.*

Grainin's encyclopedia of animals. 1990. vol. 1-5. New York, McGraw-Hill Publishers Company. *Una fuente valiosa de información sobre los órdenes de mamíferos.*

Johanson, D. C., and M. A. Edey. 1981. *Lucy, the beginnings of humankind*. New York, Simon & Schuster. *Un entretenido relato del descubrimiento de Johanson del famoso esqueleto, casi completo, de Australopithecus afarensis.*

Macdonald, D. (ed.) 1984. *The encyclopedia of mammals*. New York, Facts on File. *Tratado de todos los grupos de mamíferos escrito de manera clara y sin compromisos; mejorado con buenas fotografías y gráficos en color.*

Neswick, R. M. 1990. *Walker's mammals of the world*, ed. 6. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. *La definitiva obra ilustrada de referencia sobre los mamíferos, con descripciones de todas las especies extintas y actuales.*

Pilbeam, D. R., D. Martin, and D. Jones. 1994. *Cambridge encyclopedia of human evolution*. New York, Cambridge University Press. *Una enciclopedia completa e informativa escrita para público no especializado. Muy legible y altamente recomendable.*

Preston-Mafham, R., and K. Preston-Mafham. 1992. *Primates of the world*. New York, Facts on File Publications. *Un pequeño libro de iniciación, con fotografías de alta calidad y descripciones sintés.*

Rico, J. A. (ed.) 1994. *The marvelous mammalian parade*. Nat. Hist. **108**:4-39-91. *Una acción especial de varios autores sobre la evolución de los mamíferos.*

Rimmler, P. D., and R. S. Seymour. 1991. *The echidna*. Sci. Am. **264**:66-103 (Feb.). *Estudios recientes sobre este monotema fascinante han revelado muchos secretos de su biología y reproducción.*

Steiger, C. B. 1990. *The emergence of modern humans*. Sci. Am. **263**:98-104 (Dec.). *Una revisión de los orígenes geográficos del hombre moderno.*

Stups, N. 1990. *Bioacoustics and neural computation in bats*. Sci. Am. **262**:60-68 (June). *Cómo procesa las señales el sistema nervioso de los murciélagos.*

Tattersall, I. 2001. *How we came to be human*. Sci. Am. **285**:56-63 (Dec.). *Cómo la adaptación del lenguaje y la capacidad para la representación artística y simbólica separó a Homo sapiens de los neandertales.*

Templeton, A. R. 2002. *Out of Africa and again*. Nature **416**:45-51. *Un completo análisis de los datos de genética molecular que indican que el hombre ha evolucionado como un linaje coherente durante los últimos 1.7 millones de años, con poblaciones que migraron de África múltiples veces.*

Wong, K. 2002. *The mammals that conquered the seas*. Sci. Am. **286**:70-79 (May). *Nuevas pruebas fósiles y de DNA contribuyen a descubrir la historia evolutiva de las ballenas.*

- Describe la evolución de los mamíferos, siguiendo el linaje sinápsido desde los primeros antecesores amniotas hasta los vertebrados mamíferos. ¿Cómo podría distinguir a los pelicosaurios, los primeros terápsidos, los cinodontos y los mamíferos?
- Describe algunas de las adaptaciones estructurales y funcionales que aparecieron en los reptiles mamíferos, anticipando el modelo mamífero. ¿Qué rasgos mamíferos cree que fueron importantes para la radiación del grupo?
- Es sabido que el pelo evolucionó en los terápsidos en respuesta a la necesidad de aislamiento, pero los modernos mamíferos tienen el pelo para otras funciones. Describe las.
- ¿Qué distingue a las siguientes estructuras: cuernos de los ruminantes, astas de la familia de los ciervos y cuernos de los rinocerontes? Describe brevemente el ciclo de crecimiento de las astas.

- Describe la situación y principal(es) función(es) de las siguientes glándulas cutáneas: glándulas sudoríparas (de los dos tipos, ecrinas y apocrinas), glándulas odoríferas, glándulas sebáceas y glándulas mamaras.
- Define los términos «difiodonta» y «heterodontia» y explique cómo se aplica los mismos términos a la dentición de los mamíferos.
- Describe los hábitos alimentarios de los mamíferos herbívoros, carnívoros, omnívoros e insectívoros. Cite los nombres comunes de algunos mamíferos de cada grupo.
- Muchos mamíferos herbívoros tienen en la celulosa su principal fuente energética, aunque ningún mamífero sintetiza enzimas que puedan romper la celulosa. ¿Cómo están especializados los tractos digestivos de los mamíferos para la digestión en simbiosis de la celulosa?
- ¿En qué se diferencia la fermentación de los caballos de la de las vacas?

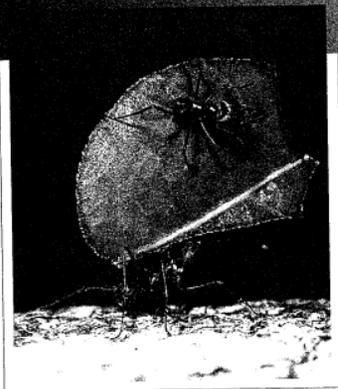
Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickman12e](http://www.mhhe.com/hickman12e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

4

- 29 Soporte, protección y movimiento
- 30 Homeostasis: regulación osmótica, excreción y regulación de la temperatura
- 31 Fluidos internos y respiración
- 32 Digestión y nutrición
- 33 Coordinación nerviosa: el sistema nervioso y los órganos de los sentidos
- 34 Coordinación química: el sistema endocrino
- 35 Inmunidad
- 36 Comportamiento animal



Hembra de colibrí libando el néctar de una flor.



Una hormiga carga fácilmente con un fragmento de una hoja, más pesado que ella misma.

Soporte, protección y movimiento

Los saltamontes y Superman

En el siglo XVII Galileo afirmó: "Probablemente, un perro puede transportar sobre su lomo a dos o tres de sus congéneres; pero creo que un caballo no podría soportar a otro de su propio tamaño". Galileo se refería con estas palabras al principio de la escala, que nos permite comprender las consecuencias de los cambios en el tamaño del cuerpo. Un saltamontes puede saltar hasta una altura de más de 50 veces la longitud de su propio cuerpo, mientras que un hombre, al realizar un salto atlético, no puede superar un obstáculo de una altura similar a la suya. Sin tener en cuenta el principio de la escala, esta comparación podría llevarnos a la conclusión errónea de que los insectos tienen "algo" muy especial en su musculatura. Para los entomólogos del siglo XIX, "esta fuerza extraordinaria de los insectos, sin ningún género de dudas, se debía, en parte, a que su musculatura tenía una estructura y una disposición peculiares, pero sobre todo a un extraordinario poder de contracción". Pero los músculos de los saltamontes no son más poderosos que los del hombre, ya que los músculos, tanto de los animales pequeños como de los grandes, ejercen la misma fuerza por unidad de superficie

en sección transversal. Los saltamontes pueden saltar tanto por su pequeño tamaño, y no por poseer unos músculos extraordinariamente poderosos.

Estos autores del siglo XIX incluso llegaron a sugerir que si los vertebrados fuesen tan fuertes como los insectos seguramente "causarían la destrucción del mundo". Aunque es más probable que ser tan poderosos hubiese sido la causa de su propia destrucción. Se necesitaría una musculatura propia de un superhombre para poder realizar saltos proporcionalmente similares a los de los saltamontes. Ello requeriría la presencia de tendones, ligamentos y huesos de superhombre, para que se pudiesen soportar unas contracciones musculares tan poderosas, y todo ello sin hacer mención del tremendo impacto que se tendría que soportar al caer al suelo tras un salto así. Las proezas de Superman serían totalmente imposibles de conseguir si estuviese constituido por los materiales estructurales disponibles en la Tierra, en vez de con los maravillosos "materiales" de que están constituidos los habitantes del mítico planeta Krypton.

## EL TEGUMENTO

El tegumento es la cubierta externa del cuerpo, una envuelta protectora que incluye la piel y todas las estructuras derivadas o asociadas a ella, como pelos, sedas, escamas, plumas y cuernos. En la mayor parte de los animales es resistente y flexible, y proporciona una protección mecánica contra la abrasión y la perforación, al tiempo que forma una eficaz barrera contra las invasiones bacterianas. También impide la pérdida o ganancia de fluidos. La piel ayuda a proteger a las células subyacentes contra la acción dañina de la radiación ultravioleta del Sol. Además de ser una capa protectora, la piel tiene diversas e importantes funciones reguladoras. Por ejemplo, en los animales endotérmicos la mayor parte del calor corporal se pierde a través de la piel; está provista de dispositivos que enfrían el cuerpo cuando está demasiado caliente, o que retienen la pérdida de calor cuando está demasiado frío. La piel contiene receptores sensoriales que proporcionan información esencial sobre el ambiente más inmediato. Posee funciones excretoras y, en algunos animales, funciones respiratorias. Gracias a la pigmentación de la piel, un organismo puede hacerse más o menos visible. Las secreciones tegumentarias pueden hacer al animal sexualmente atractivo o repulsivo, o constituyen señales olfatorias, que influyen en las interacciones de comportamiento entre los individuos.

## El tegumento de los invertebrados

Muchos protozoos sólo poseen delgadas membranas celulares, o plasmáticas, como coberturas externas; otros, como *Paramecium*, han desarrollado una película protectora. Sin embargo, la mayor parte de los invertebrados pluricelulares poseen coberturas tisulares más complejas. La principal de ellas es la **epidermis** monoestratificada. Algunos invertebrados segregan una **cutícula** acelular sobre la epidermis, a modo de protección adicional.

La epidermis de los moluscos es delgada y blanda, y posee glándulas mucosas, algunas de las cuales secretan el carbonato cálcico de la concha. Los moluscos cefalópodos (calamares y pulpos) han desarrollado un tegumento más complejo, que desde el exterior al interior está formado por la cutícula, una epidermis simple, una capa de tejido conjuntivo, otra de células reflectoras (iridocitos) y otra, más gruesa, de tejido conjuntivo.

Los artrópodos tienen los tegumentos más complejos de todos los invertebrados, que no sólo les sirven como protección, sino también como soporte esquelético. El desarrollo de un exoesqueleto resistente y con apéndices articulados, que sirve como punto de anclaje a los músculos, es la clave de la extraordinaria diversidad de este filo, el mayor de todos los grupos animales. El tegumento de los artrópodos está formado por una **epidermis** monoestratificada (también llamada, de forma más precisa, **hipodermis**) que secreta una cutícula compleja, dividida en dos capas (Figura 29-1A). La más interna, la **procutícula**, está formada por proteínas y quitina (un polisacrido) dispuestas en forma de láminas (lamelas), como si se tratase de un contrachapado. La capa externa de la cutícula, que yace sobre la superficie por encima de la anterior, es la delgada **epicutícula**. La epicutícula está constituida por un complejo no quitinoso de proteínas y lípidos, que actúa como una barrera protectora e impermeabilizante del tegumento.

La cutícula de los artrópodos, aunque resistente, puede ser blanda y flexible, como sucede en muchos microcrustáceos y en las larvas de los insectos. Sin embargo, puede endurecerse de dos formas distintas. En los crustáceos decápodos, los cangrejos y las

lagostas, la cutícula se endurece por **calcificación**, la deposición de carbonato cálcico en las capas externas de la procutícula. En los insectos, el endurecimiento se logra cuando las moléculas de ciertas proteínas forman puentes de unión estabilizantes en el interior de las lamelas y entre las lamelas adyacentes de la procutícula. El resultado de este proceso, denominado **esclerotización**, es la formación de una proteína insoluble y muy resistente, la **esclerotina**. La cutícula de los artrópodos es uno de los materiales más resistentes sintetizados por los animales, es muy resistente a la presión, al desgarramiento por tracción y puede aguantar la cocción en sustancias alcalinas concentradas, al tiempo que es ligera, con una densidad de sólo 1.3 (1.3 veces el peso del agua).

Cuando los artrópodos mudan, las células epidérmicas se dividen primero mitóticamente. A continuación, las enzimas secretadas por la epidermis disuelven la mayor parte de la procutícula. Entonces estos materiales, así digeridos, se reabsorben y, en consecuencia, no se pierden. Luego, en el espacio que queda bajo la vieja cutícula, se forman una epicutícula y una procutícula nuevas. Una vez que la cutícula vieja se muda, la nueva se espesa y se calcifica o esclerotiza.

## El tegumento de los vertebrados y sus derivados

La estructura básica del tegumento de los vertebrados, como puede apreciarse en la piel de la rana y en la humana (Figura 29-1B y C), incluye una fina capa, externa, estratificada y derivada del ectodermo, de células epiteliales, llamada **epidermis**, y una capa más interna, gruesa y de origen mesodérmico, denominada **dermis**, la verdadera piel. (El ectodermo y el mesodermo son capas germinales embrionarias, que se describen en la Figura 8-26, p. 179).

Aunque la epidermis es delgada y su estructura parece simple, da lugar a la mayor parte de las estructuras derivadas del tegumento, como pelos, plumas, uñas y pezuñas. La epidermis es un epitelio escamoso estratificado (p. 195), formado por varias capas de células. Las células de la parte basal sufren divisiones mitóticas frecuentes, para renovar a las de las capas que se encuentran por encima de ellas. A medida que las capas más externas de células son desplazadas hacia el exterior por las nuevas generaciones de células más internas, en el interior de ellas se va acumulando una proteína fibrosa increíblemente resistente, la **queratina**. Gradualmente, la queratina va reemplazando todo el citoplasma metabólicamente activo de estas células, que entonces mueren y son mudadas, como si se tratase de escamas. Este es el origen de la capa y también de una parte significativa del polvo doméstico. Este proceso se denomina **queratinización**, y las células así transformadas se dice que están **cornificadas**. Las células cornificadas, que son muy resistentes a la abrasión y a la difusión del agua, constituyen el llamado **estrato córneo**. Esta capa de la epidermis es particularmente gruesa en las zonas más sometidas a presiones o a un desgaste continuo, tales como las callosidades o las almohadillas plantares de los mamíferos, y las escamas de los reptiles y las aves.

La dermis es una capa de tejido conjuntivo denso (p. 196) que contiene vasos sanguíneos, fibras de colágeno, nervios, células pigmentarias, células adiposas y unas células conjuntivas denominadas fibroblastos. Estos elementos soportan, amortiguan y alimentan a la epidermis, que carece de vasos sanguíneos. Además, en esta capa de tejido conjuntivo hay otras células (macrófagos, mastocitos y linfocitos, Capítulo 35), que constituyen una primera línea de defensa cuando la epidermis sufre alguna rotura.

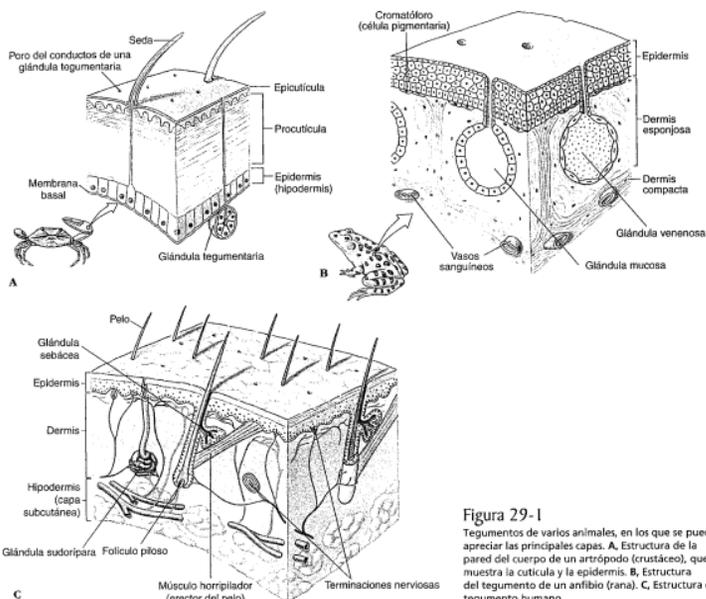


Figura 29-1

Tegumentos de varios animales, en los que se pueden apreciar las principales capas. A, Estructura de la pared del cuerpo de un artrópodo (krill), que muestra la cutícula y la epidermis. B, Estructura del tegumento de un anfibio (rana). C, Estructura del tegumento humano.

La **dermis** también puede tener auténticas estructuras óseas de origen dérmico. La posesión de gruesas placas óseas fue normal entre los antiguos ostracodermos y placodermos del Paleozoico (Figura 23-17, p. 512), y aún las conservan algunos peces actuales, como los esturiones (Figura 24-19, p. 527). Las escamas de los peces actuales son estructuras óseas dérmicas que han evolucionado a partir de la armadura ósea de los peces paleozoicos, pero son mucho más pequeñas y flexibles. Las escamas de los peces son láminas óseas delgadas que se encuentran recubiertas por una epidermis secretora de moco (Figura 29-2). La mayoría de los anfibios carecen de huesos dérmicos en la piel, aunque unas pocas especies de cecilias tropicales tienen vestigios de escamas dérmicas. En los reptiles los huesos dérmicos forman la "armadura" de los cocodrilos, que dan apariencia arrosaziada a la piel de muchos lagartos y forman parte de la concha de las tortugas. Los huesos dérmicos también dan origen a las cuernas y a las fundas óseas de los cuernos.

Las estructuras como las garras, los picos, las uñas y los cuernos están formadas por una mezcla de componentes epidérmicos (queratinizados) y dérmicos. Su organización básica es similar, con una zona central ósea recubierta por una capa dérmica vasculari-

Los lagartos, los ofidios, las tortugas y los cocodrilos se encuentran entre los primeros animales en explorar las posibilidades adaptativas ofrecidas por la queratina, una proteína increíblemente resistente. La escama epidérmica reptiliana, que se desarrolla a partir de la queratina, es una estructura macho más ligera y flexible que la escama dérmica ósea de los peces y, sin embargo, proporciona una excelente protección contra el desgaste y la desecación (Figura 29-2). Las escamas pueden presentarse como estructuras imbricadas, como sucede en los ofidios y en algunos lagartos, o desarrollarse como una serie de placas, como ocurre en las tortugas y en los cocodrilos. Las aves encuentran otras utilidades para la queratina. Las plumas, los picos y las garras, igual que las escamas, son estructuras epidérmicas compuestas de queratina densa. Los mamíferos continúan explotando las propiedades de la queratina, utilizándola como el principal componente de pelos, penachos, garras y uñas. Debido a su contenido en queratina, el pelo es, con diferencia, el material más fuerte del cuerpo. Posee una resistencia a la tracción comparable a la del aluminio, y es casi dos veces más fuerte, para un peso similar, que el más fuerte de todos los huesos.

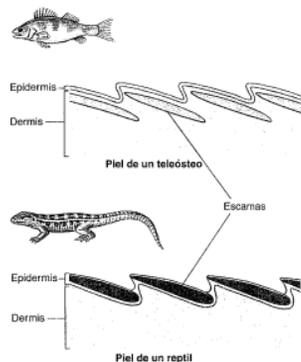


Figura 29-2

Tegumento de los peces óseos y de los reptiles. Los peces óseos (teleosteos) poseen escamas óseas de origen dérmico, mientras que los reptiles tienen escamas córneas derivadas de la epidermis, por tanto, no son estructuras homólogas. Las escamas dérmicas de los peces se mantienen durante toda la vida. Ya que cada año se les añade un nuevo anillo de crecimiento, los ictiólogos utilizan las escamas para determinar la edad de los peces. Las escamas epidérmicas de los reptiles se mudan periódicamente.

zada y nutritiva y una capa epitelial externa. Esta capa epitelial es el componente germinativo responsable del crecimiento continuo de cuernos, pezuñas, garras y picos. La capa epitelial externa está queratinizada. El crecimiento exagerado de estas estructuras se evita gracias al roce y al desgaste constantes (Figura 29-3).

### La coloración de los animales

Los colores de los animales pueden ser muy vistosos o llamativos cuando sirven como marcas de reconocimiento o como señales de

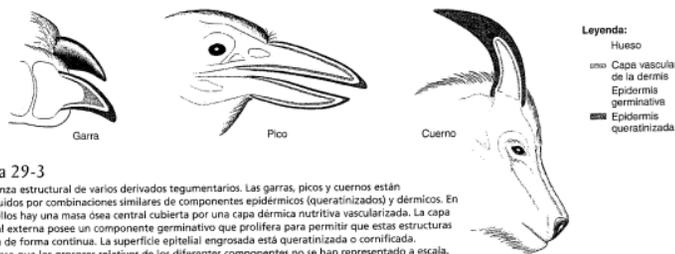


Figura 29-3

Semejanza estructural de varios derivados tegumentarios. Las garras, picos y cuernos están constituidos por combinaciones similares de componentes epidérmicos (queratinizados) y dérmicos. En todos ellos hay una masa ósea central cubierta por una capa dérmica nutritiva vascularizada. La capa epitelial externa posee un componente germinativo que prolifera para permitir que estas estructuras crezcan de forma continua. La superficie epitelial engrosada está queratinizada o cornificada. Obsérvese que los grosores relativos de los diferentes componentes no se han representado a escala.

aviso, o pueden ser poco atractivos o crípticos, cuando sirven de camuflaje. El color del tegumento normalmente se debe a los pigmentos, pero en muchos insectos y en algunos vertebrados, especialmente en las aves, determinados colores se deben a la estructura física de los tonos superficiales, que reflejan la luz de determinadas longitudes de onda, eliminando el resto. Los colores que se producen de esta forma se denominan **colores estructurales** y son los responsables de los tonos más bonitos, iriscentes y metálicos, que se dan en todo el reino animal. Muchas mariposas, escarabajos y algunos peces comparten con las aves la fama de ser los animales más vistosos de la tierra. Ciertos colores estructurales de las plumas son debidos a unos diminutos espacios rellenos de aire, o a poros, que reflejan la luz blanca (plumas blancas) o alguna parte del espectro luminoso (por ejemplo, el azul Tyndall que se produce por la dispersión de la luz (véase nota, p. 592)). Los colores iriscentes que cambian de tono cuando varía el ángulo desde el que se observa al animal, se producen cuando la luz es reflejada por varias capas finas y transparentes superpuestas. Por interferencia de fases, al cambiar su longitud, las ondas luminosas se refuerzan, disminuyen o se eliminan unas a otras, obteniéndose algunos de los colores más puros y brillantes que se conocen.

Los colores que se deben a **pigmentos** (biocromos), un grupo muy variado de grandes moléculas que reflejan los rayos luminosos, son más comunes que los colores estructurales. En los crustáceos y en los vertebrados ectotérmicos, estos pigmentos están contenidos en unas células grandes y ramificadas, llamadas **crromatóforos** (Figuras 29-1 y 29-4B). El pigmento puede concentrarse en el centro de estas células, formando un agregado demasiado pequeño como para ser visible, o puede dispersarse por toda la célula y por sus ramificaciones, provocando su máxima exhibición. Los cromatóforos de los moluscos cefalópodos son totalmente diferentes (Figura 29-4B). Cada uno es una pequeña célula en forma de saco llena de gránulos de pigmento y rodeada por células musculares que cuando se contraen extienden toda la célula formando una zona muy pigmentada. Cuando los músculos se relajan, el cromatóforo, que es elástico, se contrae rápidamente y toma la forma de una pequeña esfera. Con tales células pigmentarias, los calamares y los pulpos pueden cambiar de color más rápidamente que cualquier otro animal.

Los pigmentos animales más frecuentes son los **melaninas**, un grupo de polímeros de color negro o marrón que son los responsables de las coloraciones terrosas que poseen la mayoría de los animales. Los colores amarillos y rojos normalmente se deben a pigmentos **carotenoides** que, con frecuencia, se encuentran en el interior de células pigmentarias especiales denominadas **xantóforos**. La mayor

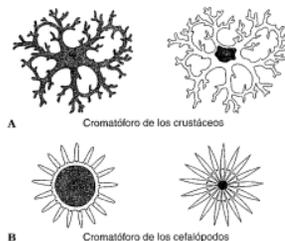


Figura 29-4

**Cromatóforos.** A, Cromatóforos de un crustáceo mostrando el pigmento disperso (izquierda) y concentrado (derecha). Los cromatóforos de los vertebrados son similares. B, Los cromatóforos de los cefalópodos son cápsulas elásticas rodeadas de fibras musculares que cuando se contraen (izquierda) ensanchan la cápsula para exponer el pigmento.

parte de los vertebrados son incapaces de sintetizar sus propios pigmentos carotenoides, y deben obtenerlos, directa o indirectamente, de las plantas. Otros dos tipos de pigmentos totalmente diferentes, denominados oncomorinos y peridinas, normalmente son los responsables de los colores amarillentos de los moluscos y los artrópodos. Los colores verdes son raros, y cuando aparecen, por lo general se deben a un pigmento amarillo y a una coloración azul estructural superpuesta. Los **iridóforos**, un tercer tipo de cromatóforos, contienen cristales de guanina o de alguna otra purina, en lugar de tener un pigmento. Producen un efecto plateado o metálico al reflejar los rayos luminosos.

En comparación con los demás vertebrados, los mamíferos presentan un grupo de coloraciones apagadas (pp. 618-619). La mayor parte de ellos son más o menos ciegos para el color (daltonícos), una deficiencia relacionada, indolablemente, con la falta de coloraciones brillantes dentro del grupo. Algunas excepciones son los parches colorados de algunos hámbrinos y mandriles. Curiosamente, los primates sí tienen visión en color, y, por lo tanto, pueden apreciar este tipo de ornamentos. Los colores apagados de los mamíferos están producidos por la melanina, que es depositada en el pelo en crecimiento, por melanoforos dérmicos.

### Efectos nocivos de la luz solar

La conocida vulnerabilidad de la piel humana a las quemaduras solares nos recuerda los efectos potencialmente dañinos de la radiación ultravioleta sobre el protoplasma. Muchos animales, como los tiburones, si se exponen al sol en aguas someras se ven afectados por las radiaciones ultravioleta llegando incluso a morir. La mayoría de los animales terrestres están protegidos frente a este peligro por la existencia de cubiertas corporales especiales, por ejemplo, la cutícula de los artrópodos, las escamas de los reptiles, las plumas de las aves y el pelaje de los mamíferos. Sin embargo, el hombre es un "mono desnudo" y carece de los pelos protectores que poseen la mayor parte de los mamíferos. Por ello, para protegerlos dependemos del engrosamiento de la capa externa de la epidermis (estrato córneo) y de la pigmentación epidérmica. La mayor parte de la radiación ultravioleta es absorbida por la epidermis, pero cerca del 10% penetra hasta la dermis. Las células dañadas, tanto de la epidermis como de

la dermis, liberan histaminas y otras sustancias vasodilatadoras, que ocasionan un aumento del tamaño de los vasos sanguíneos de la dermis y la característica coloración roja de las eritemas solares. Las pieles claras se broncean al producirse **melanina** en las zonas más profundas de la epidermis, y por un "ocurecimiento pigmentario", es decir, el engrosamiento fotooxidativo de los pigmentos claros ya existentes en la epidermis. Por desgracia, el bronceado no es una protección perfecta. Los rayos del sol producen un envejecimiento prematuro de la piel y el bronceado, además, la reseca y la vuelve corchosa. Anualmente, la luz del sol es responsable de la aparición de alrededor de un millón de nuevos casos de cáncer de piel, sólo en los Estados Unidos, y es más común de los tumores malignos. En la actualidad se sabe que las mutaciones genéticas producidas por la exposición prolongada a los rayos del sol durante la infancia y la pubertad son las responsables de la aparición del cáncer de piel en personas de mediana edad.

## SISTEMAS ESQUELÉTICOS

Un esqueleto es un sistema de soporte que proporciona rigidez al cuerpo, superficies para el anclaje de los músculos y protección a los vulnerables órganos viscerales. Los huesos del esqueleto de los vertebrados sólo representan uno de los diferentes tipos de tejido conectivo y de soporte que realizan diversas funciones como puntos de anclaje y soporte del peso, como se describe más adelante.

### Esqueletos hidrostáticos

No todos los esqueletos son rígidos; muchos grupos de invertebrados utilizan sus fluidos corporales como un esqueleto hidrostático interno. Los músculos de la pared del cuerpo de las lombrices de tierra, por ejemplo, no tienen una base firme a la que anclarse, pero desarrollan su fuerza muscular al contraerse contra el líquido celomático, que es incompresible y está contenido en el interior de un espacio limitado, igual que un sistema de frenos hidráulicos de un automóvil.

Las contracciones alternas de los músculos corporales y longitudinales de la pared del cuerpo permiten a las lombrices engrosarse y adelgazarse, produciendo unas ondas de movimiento que se desplazan hacia atrás (retrogradas) y propulsan al animal hacia delante (Figura 29-5). Para el movimiento, las lombrices de tierra y otros anélidos se ayudan de sus septos, que dividen el cuerpo en compartimientos más o menos independientes (Figura 17-3, p. 365). Una ventaja obvia es que si una lombriz es perforada, o incluso fragmentada, cada parte puede todavía desarrollar presión y desplazarse. Los gusanos que carecen de compartimentación interna, por ejemplo los poliquetos del género *Arenicola* (Figura 17-5, p. 367), quedan inmobilizados en caso de que pierdan el líquido celomático a través de una herida.

Muchos músculos no sólo producen movimiento, sino también una forma peculiar de soporte esqueletal. La trompa de los elefantes es un excelente ejemplo de una estructura que carece de un soporte esqueletal evidente, aunque es capaz de doblarse, entorsearse, alargarse y levantar grandes pesos (Figura 29-6). La trompa de los elefantes, la lengua de los mamíferos y de los reptiles, y los brazos y tentáculos de los moluscos cefalópodos, son ejemplos de **músculos hidrostáticos**. Igual que los esqueletos hidrostáticos de las lombrices, los músculos hidrostáticos funcionan porque están constituidos por tejidos incompresibles, en los que el volumen siempre se mantiene constante. La enorme diversidad de movimientos que se pueden realizar gracias a estos sistemas hidrostáticos depende de la compleja disposición de los músculos que los forman.

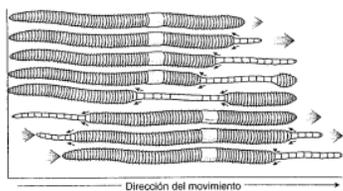


Figura 29-5

Forma en que avanza una lombriz de tierra. Cuando los músculos circulares se contraen, los longitudinales se alargan debido a la presión que ejerce el líquido interno, y la lombriz se alarga. Entonces, por contracciones alternas de los músculos longitudinales y circulares, una onda de contracción se va desplazando desde el extremo anterior hasta el posterior. Las sedas se extienden para anclar al animal al sustrato e impedir que resbale a medida que se desplaza hacia delante.

Figura 29-6

Los músculos de la trompa del elefante son un buen ejemplo de músculos hidrostáticos.



## Esqueletos rígidos

Los esqueletos rígidos se diferencian de los hidrostáticos en un aspecto fundamental: están formados por elementos duros, generalmente articulados, en los que se pueden andar los músculos. Ya que los músculos únicamente son capaces de contraerse y no pueden alargarse activamente, para estirarse tienen que ser extendidos por una serie de músculos antagonistas. Los esqueletos rígidos proporcionan los puntos de anclaje que necesitan ambos tipos de músculos contrarios, por ejemplo, los músculos flexores y extensores que permiten los movimientos en más de una dirección.

Hay dos tipos principales de esqueletos rígidos: los **exoesqueletos**, como los de moluscos, artrópodos y otros muchos invertebrados, y los **endoesqueletos**, característicos de equinodermos, vertebrados y algunos cnidarios. El exoesqueleto de los invertebrados suele ser principalmente protector, pero también puede desempeñar un papel fundamental en la locomoción. Un exoesqueleto puede presentarse bajo la forma de una concha, de una serie de epitelios, o de placas calcáreas, proteicas o quitinosas. Puede ser rígido, como el de los moluscos, o articulado y móvil, como el de los artrópodos. A diferencia del endoesqueleto, que crece con el animal, el exoesqueleto

normalmente es una armadura limitante que debe ser mudada periódicamente para acomodarse a un cuerpo de mayor tamaño (la muda y la ecdisis de los crustáceos se describen en la p. 428). Los exoesqueletos de algunos invertebrados, como las conchas de los caracoles o de los bivalvos, crecen a medida que lo hace el animal.

Para los animales de tamaño pequeño, el poseer un exoesqueleto como el de los artrópodos es bastante mejor que presentar un endoesqueleto como el de los vertebrados, ya que un tubo cilíndrico puede soportar mucho más peso sin dilatarsé que una varilla cilíndrica del mismo material y peso. Así, los artrópodos pueden utilizar su exoesqueleto como estructura tanto de protección como de soporte estructural. Para los animales de mayor tamaño, el poseer un esqueleto cilíndrico y hueco resulta totalmente imposible. Si se hiciese lo suficientemente grueso como para poder soportar el peso del cuerpo, sería demasiado pesado para que poder moverse; pero si fuese delgado y ligero, sería excesivamente sensible a las flexiones y a los golpes. Además, ¿podría uno imaginarse la difícil situación ante la que se encontraría un animal del tamaño de un elefante si tuviese que mudar periódicamente su exoesqueleto?

El endoesqueleto de los vertebrados se forma en el interior del cuerpo y está compuesto de huesos y cartílagos, que son formas de tejido conjuntivo denso (p. 196). Además de cumplir las funciones de soporte y protección, el hueso es el principal reservorio de calcio y de fósforo. En los vertebrados amniotas, los eritrocitos, las plaquetas y los leucocitos sanguíneos se forman en la médula ósea.

## La notocorda y el cartílago

La **notocorda** (Figura 23-1, p. 497) es una varilla axial semirígida que se encuentra en los procerodios y en las larvas y embriones de todos los vertebrados. Está constituida por unas células grandes muy vacuolizadas, y rodeada por varias capas de un tejido fibroso y elástico. Es una estructura que proporciona rigidez al cuerpo y le permite mantener su forma durante la locomoción. Excepto en los vertebrados sin mandíbulas (lampreas y mixines), durante el desarrollo embrionario la notocorda es rodeada, o reemplazada, por tejido óseo.

El cartílago es el principal elemento esquelético de algunos vertebrados. Los peces sin mandíbulas (por ejemplo, las lampreas) y los elasmobranchios (tiburones y rayas) tienen esqueletos exclusivamente cartilagineos, lo que curiosamente es una característica derivada, ya que sus antecesores paleozoicos tenían esqueletos óseos. Los demás vertebrados, cuando son adultos, tienen esqueletos principalmente óseos, aunque con algunos cartillos intercalados. El cartílago es un tejido blando, flexible y resistente a la compresión. La principal variedad, el **cartílago hialino**, tiene un aspecto cristalino y claro (Figura 9-10, p. 196). Está constituido por las células cartilagineas (**condrocitos**) rodeadas por un complejo gel proteico y de hidratos de carbono, que se entremezcla con una serie de fibras de colágeno. Carece casi por completo de vasos sanguíneos, razón por la que las lesiones deportivas del cartílago son de curación lenta. Además de formar el esqueleto cartilagineo de algunos vertebrados adultos y el de los embriones de todos los vertebrados, el cartílago hialino forma las superficies de articulación de la mayoría de los huesos de los vertebrados adultos y los anillos de soporte de la tráquea, la laringe y los bronquios (p. 701). Los otros dos tipos de cartílago, el elástico y el fibroso, son similares al hialino, aunque en el caso del elástico las fibras predominantes son elásticas, mientras que en el caso del fibroso hay numerosos paquetes de fibras de colágeno que en muchos casos se disponen en forma de espiga.

En algunos grupos de invertebrados aparecen cartílagos similares al hialino, por ejemplo, en la rídula de los moluscos gasterópodos (p. 342) y en el lóbulos de los braquiópodos (p. 326). El cartílago de los moluscos cefalópodos es de un tipo especial, con unas largas ramificaciones que recubren a las células de los huesos de los vertebrados.

## El hueso

El hueso es un tejido vivo que se diferencia de los demás tejidos conjuntivos y de soporte por el hecho de presentar importantes depósitos de sales de calcio inorgánico, que se acumulan sobre una matriz extracelular compuesta de fibras de colágeno que se disponen en el interior de lo que ocurre en el cartílago, el hueso está muy vascularizado. Su organización estructural es tal, que el hueso tiene la misma resistencia a la tensión que el hierro, pero sólo pesa un tercio que éste.

El hueso nunca se forma en un espacio vacío, sino que se deposita en áreas ocupadas por algún tipo de tejido conjuntivo y lo reemplaza. La mayoría de los huesos se desarrollan a partir de cartílago, y se denominan **huesos endocraiales** ('dentro del cartílago') o de **reemplazo**. El cartílago embrionario se desgasta gradualmente, dando lugar a unos grandes huesos; entonces, las células formadoras de hueso invaden estas áreas y comienzan a depositar matriz ósea extracelular, que se va calcificando alrededor de los bordes, donde aún quedan restos de cartílago. Un segundo tipo de hueso es el **hueso de membrana**, que se desarrolla directamente a partir de laminas de células embrionarias. El hueso dérmico, antes mencionado (p. 646), es un tipo de hueso de membrana. En los vertebrados tetrapodos, los huesos de membrana están restringidos a la cara, el cráneo y las clavículas; el resto del esqueleto está formado por huesos endocraiales. A pesar de esta diferencia embriológica, una vez que los huesos se han formado totalmente, no hay ninguna diferencia histológica entre el hueso endocraial y el de membrana, y ambos tienen una apariencia similar.

No obstante, una vez que se han formado totalmente, los huesos pueden tener diferente densidad. El **hueso esponjoso** consiste en un armazón de tejido óseo situado por los huesos interconectados, orientado de manera que proporcione la misma resistencia a los esfuerzos que el hueso ha de soportar en condiciones normales. Todos los huesos se forman al partir como huesos esponjosos, pero algunos se hacen **compactos** a causa de posteriores depósitos de sales óseas. El hueso compacto es denso y aparentemente macizo a simple vista. Los huesos largos de los tetrapodos están constituidos por tejido óseo tanto esponjoso como compacto (Figura 29-7).

**Estructura microscópica del hueso** El hueso compacto está constituido por una matriz ósea calcificada, que se dispone como una serie de anillos concéntricos. Entre estos anillos hay cavidades (**lagunas**) que contienen células óseas (**osteocitos**), interconectadas por una multitud de conductos minúsculos (**canaliculos**). Estos conductos permiten la comunicación entre los osteocitos, por medio de uniones estrechas (p. 46), y sirven para distribuir los nutrientes por todo el hueso. Las lagunas y canaliculos se disponen formando un cilindro alargado denominado **osteona** (también conocido como **sistema de Havers**) (Figura 29-7). El hueso está formado, en definitiva, por conjuntos de osteonas cementadas entre sí e interconectadas por vasos sanguíneos y nervios, aunque predomina la matriz acelular. Ya que poseen vasos sanguíneos y nervios, los huesos rotos pueden sanar en poco tiempo, y las enfermedades óseas pueden ser tan dolorosas como las de cualquier otro tipo de tejido.

(Igual que ocurre con los músculos, los huesos están sujetos al 'uso y desuso'. Cuando hacemos ejercicios musculares continuados, los

huesos responden produciendo más tejido óseo, aumentando así su resistencia. De hecho, las protuberancias y salientes que sirven de anclaje a los músculos se producen como respuesta de los huesos a las fuerzas ejercidas por los músculos. Por el contrario, cuando los huesos no se someten durante un tiempo a un cierto esfuerzo, como ocurre en los viajes espaciales, el cuerpo absorbe minerales y los huesos se debilitan. Los astronautas que pasan varios meses en el espacio tienen que hacer más ejercicio que en la tierra para evitar la reabsorción y la debilitación de sus huesos.

El hueso es un tejido dinámico, y su reestructuración y crecimiento son procesos complejos, que implican directamente, realizada por unas células que reabsorben el hueso (**osteoclastos**), y construcción, debida a las células formadoras del hueso (**osteoblastos**). Ambos procesos se producen simultáneamente, de forma que se van formando osteonas nuevas a medida que otras van siendo reabsorbidas. La cavidad medular interna se va haciendo más grande por la reabsorción de la superficie interna del hueso circundante, al mismo tiempo que se va añadiendo hueso nuevo en la superficie externa por deposición. El crecimiento del hueso está regulado por varias hormonas, en particular por la **hormona paratiroidea**, que estimula la reabsorción ósea, y la **calcitonina**, que se secreta en la glándula tiroidea y que inhibe dicha reabsorción. Estas dos hormonas, junto con un derivado de la vitamina D, la **1,25-dihidroxivitamina D<sub>3</sub>**, son las responsables de que el nivel de calcio en sangre se mantenga constante. Los efectos de las hormonas en la formación y la reabsorción del tejido óseo se describen con más detalle en la p. 764.

Después de la menopausia, una mujer pierde anualmente entre un 5% y un 6% de su masa ósea. Lo que a menudo conduce a que padezcan la enfermedad conocida como osteoporosis, y a que aumente en ellas el riesgo de sufrir fracturas de huesos. Para evitar estos riesgos se ha fomentado un mayor consumo de calcio y de vitamina D en la dieta, pero a pesar de que se tomen grandes cantidades de estos suplementos, sólo se consigue una pequeña ralentización en el proceso de desmineralización después de la menopausia. Tras la menopausia es frecuente que las mujeres sigan un tratamiento a base de estrógenos (p. 150), ya que la producción de estas hormonas femeninas por los ovarios disminuye de forma significativa. No obstante, es más frecuente emplear tratamientos con pequeñas dosis de estrógenos y de progesterona, ya que esta combinación disminuye el riesgo de que padezcan cáncer de mama y de útero, que son usos importantes efectos secundarios, cuando sólo se emplean los estrógenos. El empleo de **bifosfonatos** es un tratamiento alternativo a la terapia hormonal sustitutiva (THS) en aquellas mujeres con antecedentes familiares de cáncer de mama o de útero. Los compuestos de este tipo no son hormonales y actúan haciendo que la acción de los osteoclastos de reabsorción del hueso sea más lenta. Otros tipos de tratamiento contra la osteoporosis son los que se basan en sustancias moduladoras de los receptores específicos de estrógenos (SERM). Estas sustancias son hormonas artificiales sustitutivas que actúan imitando los efectos de los estrógenos sobre el hueso, pero que parece que no aumentan el riesgo de padecer cáncer de mama o de útero. Entre los animales, sólo la especie humana padece osteoporosis, probablemente debido a su larga esperanza de vida tras el período reproductor. Generalmente se considera que la osteoporosis es una enfermedad femenina, pero en la actualidad se estima que uno de cada ocho hombres puede padecerla (<http://www.iofbonehealth.org/>).

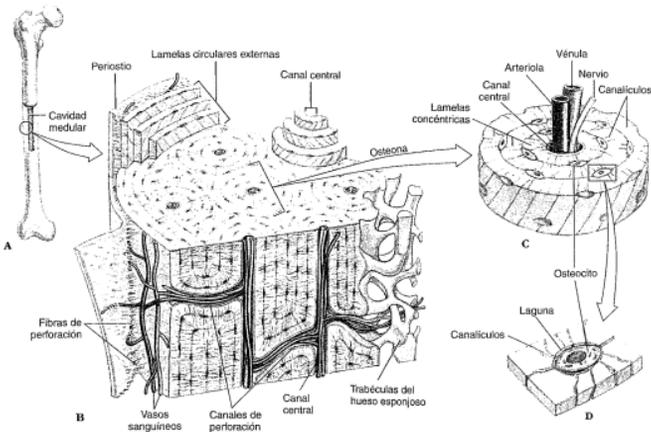


Figura 29-7

Estructura del hueso compacto. **A**, Hueso largo de un adulto, con una sección de su cavidad medular. **B**, Detalle, a mayor aumento, en el que se han representado las osteonas, las unidades histológicas básicas de los huesos. **C**, Vista, aún a mayor aumento de una osteona, en la que se pueden apreciar cómo se disponen las lamelas concéntricas y los osteocitos (células óseas) en el interior de las lagunas. **D**, Un osteocito en el interior de una laguna. Las células óseas reciben los nutrientes del sistema circulatorio a través de una serie de delgados canales, que atraviesan la matriz calcificada. Las células óseas se denominan osteoblastos cuando están "fabricando" hueso, pero en un hueso maduro, se denominan osteocitos. El hueso está recubierto por un tejido conjuntivo compacto denominado periostio.

### Disposición del esqueleto de los vertebrados

El esqueleto de los vertebrados está constituido por dos componentes principales: el **esqueleto axial**, formado por el cráneo, la columna vertebral, el esternón y las costillas, y el **esqueleto apendicular**, que incluye las extremidades (patas, aletas o alas) y las cinturas escapular y pelviana (Figuras 29-8 y 29-9). No es sorprendente que el esqueleto haya sufrido importantes remodelaciones durante la evolución de los vertebrados. El paso del medio acuático al terrestre forzó cambios importantes en la forma del cuerpo. Con el incremento de lacefalización, se produjo una mayor concentración del encéfalo, los órganos de los sentidos y los aparatos para la recolección de los alimentos en la cabeza, y el cráneo se convirtió en la parte más compleja de todo el esqueleto. Algunos peces primitivos tienen más de 180 huesos craneales (lo que representa un gran problema para los paleontólogos), pero por la pérdida de algunos de ellos y la fusión de otros, el número de los huesos del cráneo se ha ido reduciendo durante el curso de la evolución de los tetrápodos. Los anfibios y lagartos tienen de 50 a 95 huesos craneales, los mamíferos 35 o menos, y el hombre sólo tiene 29.

La columna vertebral es el principal eje rígido del esqueleto postocraneal. En los peces cumple la misma función que la notocorda, proporcionando puntos de anclaje para los músculos y rigidez, lo que facilita el mantenimiento de la forma del cuerpo durante la contrac-

ción muscular. Con la evolución de los anfibios y de los tetrápodos terrestres, el cuerpo dejó de ser sustentado por el agua y la columna vertebral tuvo que adaptarse estructuralmente ante las nuevas tensiones que recibía desde los dos pares de extremidades. En los tetrápodos amniotas (reptiles, aves y mamíferos), las vértebras se dividen en **cervicales** (cuello), **torácicas** (tórax), **lumbares** (lomo), **sacras** (pelvis) y **caudales** (cola). En los amniotas, las aves y en el hombre, las vértebras caudales se reducen tanto en número como en tamaño, y las sacras se fusionan entre sí. El número de vértebras es variable entre los diferentes vertebrados. La serpiente pitón encabeza la lista, con más de 400. En el hombre (Figura 29-9) hay 33 en el niño, pero en el adulto, 5 de ellas se fusionan para formar el **sacro**, y otras 4 también lo hacen para formar el **coxis**. Así pues, la columna vertebral del adulto humano está constituida por 7 vértebras cervicales, 12 torácicas, 5 lumbares, el sacro y el coxis. El número de vértebras cervicales (7) es constante para casi todos los mamíferos, tanto si el cuello es corto, caso de los defínies, como si es largo, caso de las jirafas.

En los mamíferos, las dos primeras vértebras cervicales, el **atlas** y el **axis**, están modificadas para soportar el cráneo y permitir los giros de éste. El atlas sostiene el globo céfalico de forma parecida a como Atlas, el gigante mitológico, soportaba el globo terráqueo sobre sus espaldas. El axis, la segunda vértebra cervical, permite los movimientos laterales de la cabeza.

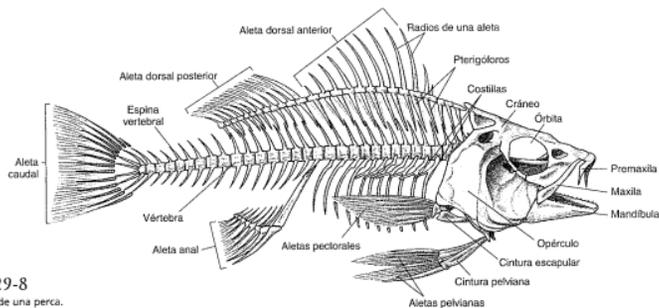


Figura 29-8

Esqueleto de una perca.

Las costillas son estructuras esqueléticas, largas o cortas, que están articuladas con las vértebras y se extienden siguiendo la pared corporal. Los peces tienen un par de costillas por cada vértebra (Figura 29-8), sirven como elementos de soporte para los sepas de tejido conjuntivo que separan los paquetes de musculatura, mejorando así la efectividad de las contracciones musculares. Muchos peces tienen costillas dorsales y ventrales, y algunos también presentan numerosos huesos intermusculares con aspecto de costillas, lo que dificulta y reduce el placer de comer ciertas especies de peces. Otros vertebrados tienen un número de costillas más reducido, y algunos, como la conocida rana leopardo, carecen totalmente de ellas. En los mamíferos, el conjunto de las costillas forma la caja torácica, que soporta la pared del pecho y evita el colapso de los pulmones. Los perezosos tienen 24 pares de costillas y los caballos 18 pares. Los primates no humanos poseen 13 pares de costillas, y los humanos tienen 12 pares, aunque aproximadamente en una de cada veinte personas también aparece un decimotercer par.

La mayoría de los vertebrados, incluidos los peces, presentan apéndices pares. Todos los peces, con la excepción de los agnatos, poseen aletas pectorales y pelvianas delgadas, sostenidas por la cintura escapular (torácica o pectoral) y pelviana (abdominal o ventral), respectivamente (Figura 29-8). Los tetrápodos (con las excepciones de las cecílias, algunas salamandras, los odiosos y los lagartos ápodos), poseen dos pares de extremidades **pentadáctilas** (con cinco dedos), que también están sostenidas por las cinturas. La extremidad pentadáctila es similar en todos los tetrápodos, tanto actuales como extintos, incluso cuando los hábitos de vida son muy diferentes, los distintos entornos de las extremidades son fácilmente homologables (la evolución de las extremidades pentadáctilas se ilustra en la Figura 25-2, p. 546).

Las modificaciones de la extremidad pentadáctila básica para la vida en diferentes ambientes implican mucho más frecuentemente la pérdida o fusión de elementos que la aparición de nuevos huesos. Normalmente se ven más afectados los extremos de los apéndices, como sucede en las estructuras óseas de los pies y las manos. Los caballos y sus parientes desarrollaron una estructura del pie, adaptada a la carrera, mediante el alargamiento del tercer dedo. En efecto, un caballo se mantiene de pie apoyándose sólo sobre la punta de una uña de sus terceros dedos (cascos), del mismo modo que una bailarina de ballet se apoya sobre la punta de los dedos de

sus pies. Las alas de las aves son un buen ejemplo de modificación distal. El embrión de las aves presenta 13 huesos diferenciados en la muñeca y en la mano (carpianos y metacarpianos), pero la mayor parte de los huesos de los dedos (falanges) se pierden durante el desarrollo, quedando sólo cuatro huesos en tres de los dedos de los adultos (p. 593). No obstante, los huesos proximales (húmero, radio y ulna) están muy poco modificados en las alas de las aves.

En casi todos los tetrápodos, la cintura pelviana está firmemente anclada al esqueleto axial, ya que las principales fuerzas locomotoras que se transmiten al cuerpo llegan desde las extremidades posteriores. Por el contrario, la cintura escapular está anclada mucho más débilmente al esqueleto axial, lo que permite a las extremidades anteriores una mayor libertad de movimientos para la manipulación de objetos.

### Efectos del tamaño del cuerpo sobre la resistencia de los huesos

Como Galileo apreció en 1638, la capacidad de las extremidades de los animales para soportar su peso va disminuyendo según va aumentando el tamaño de los propios animales (ver introducción del presente capítulo, p. 644). Imaginemos dos animales, uno de ellos el doble de grande que el otro, pero cuyas proporciones corporales sean idénticas. Es decir, el animal grande es el doble de largo, el doble de ancho y el doble de alto que el pequeño. El volumen (y el peso) del más grande será ocho veces mayor que el del pequeño ( $2 \times 2 \times 2 = 8$ ). No obstante, la resistencia de las extremidades del animal grande sólo será cuatro veces mayor que la de las extremidades del pequeño, ya que la resistencia de los huesos, los tendones y los músculos es proporcional al área de sus respectivas secciones. Así, como Galileo apuntó, un peso ocho veces mayor ha de ser sustentado por unas extremidades sólo cuatro veces más resistentes. Ya que los huesos de los mamíferos tienen una resistencia máxima por unidad de superficie, prácticamente uniforme, ¿cómo pueden los animales aumentar de tamaño sin que los huesos largos de sus extremidades tengan que aguantar unos esfuerzos insostenibles? Una solución evidente es hacer los huesos más sólidos y por tanto más resistentes. No obstante, el tipo de hueso en los mamíferos de diferentes tallas no cambia demasiado. En cambio,

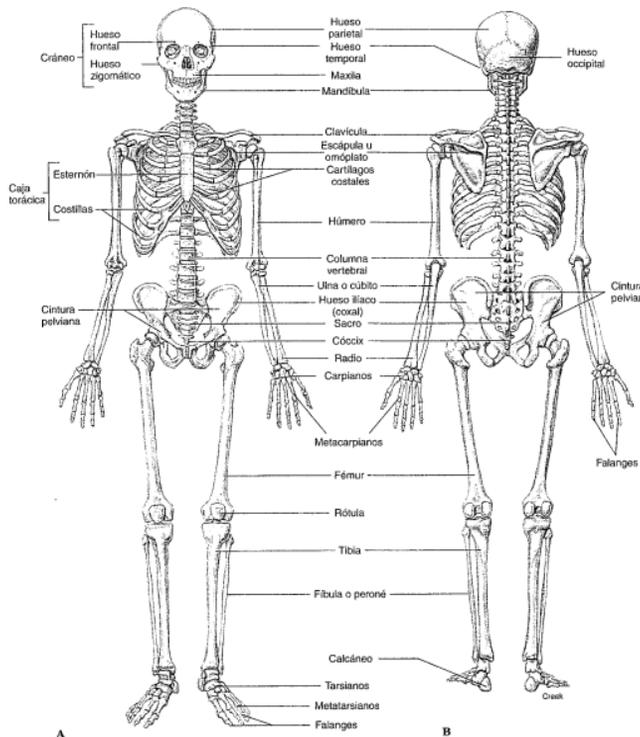


Figura 29-9

Esqueleto humano. **A**, Vista ventral. **B**, Vista dorsal. En comparación con el de otros mamíferos, el esqueleto humano es un mosaico de partes primitivas y evolucionadas. La postura erguida se pudo lograr gracias a cambios ocurridos en las piernas y en la pelvis, y permitió la persistencia de la disposición primitiva de las manos y los brazos (partes adaptadas a la vida arbórea de los antecesores de los humanos) que posteriormente fueron utilizadas para la manipulación de herramientas. El desarrollo del cráneo y del cerebro fue consecuencia de una selección natural que concedió importancia a la destreza manual y a la capacidad para percibir mejor el medio circundante.

los mamíferos han adaptado la postura de sus miembros, de forma que el sentido de la presión coincida con el eje longitudinal de los huesos, y no incida transversalmente sobre ellos. Los animales de

tamaño pequeño, como las ardillas, corren con sus extremidades recogidas, mientras que los grandes, como un caballo, lo hacen con ellas estradas (Figura 29-10). Los huesos y los músculos pueden

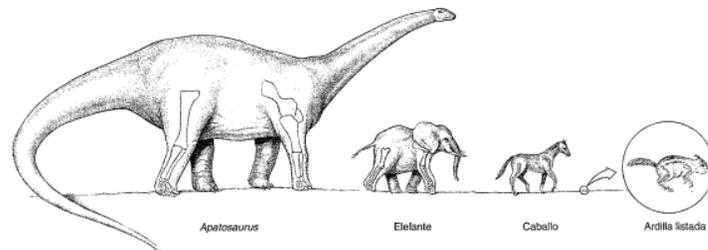


Figura 29-10

Comparación de la postura en mamíferos pequeños y grandes, ilustrando el efecto de la escala. Ya que los huesos son en cada caso más verticales, la presión que han de resistir es similar en un caballo y en una ardilla. En los mamíferos más grandes que el caballo (aproximadamente más de 300 kg), el enorme aumento de la presión que han de soportar hace que los huesos se hagan excesivamente robustos y el animal pierde algo de agilidad.

soportar más peso cuanto más alineados están con respecto a la fuerza de la gravedad, tal y como sucede en las patas de los caballos. En este sentido, el esfuerzo máximo que soportan los huesos durante una actividad fuerte no es mayor para un caballo galopando que para una ardilla o un perro corriendo.

Los animales de un tamaño superior al de un caballo no pueden obtener ventajas mecánicas adicionales mediante el cambio de posición de sus extremidades, ya que éstas ya están totalmente rectas. En lugar de eso, los huesos largos de un elefante, que soportan un peso de 2.5 toneladas, y los del enorme dinosaurio *Apatosaurus*, que se estima que tenían que soportar 34 toneladas, son (eran) extraordinariamente densos y robustos (Figura 29-10), proporcionando la suficiente seguridad que estos animales necesitan (necesitaban). No obstante, las velocidades máximas en carrera de los mayores mamíferos terrestres van disminuyendo según aumenta el tamaño, y cálculos recientes sobre uno de los dinosaurios más formidables, *Tyrannosaurus*, llevan a la conclusión de que estos animales no podían correr (Hutchinson y García, 2002).

## MOVIMIENTO DE LOS ANIMALES

El movimiento es una característica importante de los animales. Puede producirse de diversas formas y en diferentes tejidos, oscilando entre los apenas distinguibles flujos en el citoplasma, hasta los llamativos movimientos que producen los más fuertes músculos esqueléticos. La mayoría de los movimientos de los animales dependen de un único mecanismo: las **proteínas contráctiles**, que pueden cambiar su forma para relajarse o contraerse. Esta maquinaria contráctil siempre está constituida por filamentos ultrafinos dispuestos para contraerse cuando se les suministra **ATP**. Con mucho, el sistema de proteínas contráctiles más importante es el **sistema actinomiiosinico**, compuesto por dos proteínas, la **actina** y la **miosina**. Es un sistema biomecánico casi universal, que se encuentra tanto en los protozoos como en los vertebrados, y que realiza una gran variedad de funciones diferentes. No obstante, los cilios y los flagelos están constituidos por otras proteínas y, por tanto, son la excepción que confirma la regla. En esta exposición examinaremos los tres tipos principales de movimientos de los animales: ameboides, ciliar y flagelar, y muscular.

## Movimiento ameboides

El movimiento ameboides es característico de las amebas y otros organismos unicelulares; también se da en muchas células móviles de los metazoos, tales como los leucocitos, las células mesenquimáticas embrionarias y otras muchas células móviles que se desplazan a través de los espacios tisulares.

Las investigaciones realizadas sobre diversos tipos de células ameboides, incluidos los fagocitos sanguíneos, han llevado a la elaboración de un modelo único para explicar el mecanismo de extensión y retracción de los **pseudópodos** (falsos pies) y el movimiento ameboides. El estudio al microscopio óptico de una ameba en movimiento sugiere que existe una capa externa no granular y de consistencia gelatinosa, el **ectoplasma**, que rodea a una masa interna más fluida, el **endoplasma** (Figura 11-10, p. 222). El movimiento depende de la actina y de otras proteínas reguladoras. De acuerdo con una hipótesis (Sissel, 1994), a medida que el pseudópodo se extiende, la presión hidrostática hace que subunidades de actina penetren en el fluido del endoplasma del pseudópodo, donde se disocian de las proteínas reguladoras y entonces son capaces de ensamblarse y formar un entramado para constituir el gelatinoso ectoplasma. En el extremo posterior de este gel, el entramado va desensamblándose y los filamentos de actina que se van liberando interactúan, en presencia de iones de calcio, con los de miosina, de manera que se crea una fuerza de contracción que tira de la célula, haciendo que ésta se desplace hacia la zona en la que se encuentra extendido el pseudópodo. La locomoción se ve favorecida por la existencia de unas proteínas de membrana adhesivas, que se van pegando de forma temporal al sustrato y que proporcionan los puntos de apoyo necesarios para que la célula pueda desplazarse (Figura 11-12, p. 224).

## Movimientos ciliar y flagelar

Los **cilios** son prolongaciones diminutas y móviles con aspecto de pelo, que se extienden desde la superficie de las células de muchos animales. Son una característica particularmente distintiva de los protistas ciliados, pero con las excepciones de los nematodos, que

carecen de cilios móviles, y de los artrópodos, en los que son raros, los cilios están presentes en el resto de los principales grupos de animales. Los cilios desempeñan diversas funciones, tanto para mover pequeños organismos, a través de su medio acuático, como sucede en los protozoos ciliados o en los flagelados y en los teníferos (Figura 29-12B), como para mover fluidos y materiales sobre las superficies de los epitelios en otros animales de mayor tamaño.

Los cilios tienen un diámetro lamitavmente uniforme (de 0.2 a 0.5  $\mu\text{m}$ ) en todos los sitios en que se encuentran. El microscopio electrónico ha mostrado que cada cilio posee en su base un **corpo basal** (cinetosoma) que estructuralmente es similar a un centriolo (Figura 3-14, p. 46). Cada cuerpo basal da origen a un círculo periférico formado por nueve pares de microtúbulos (dobletes) que rodean a otros dos microtúbulos centrales adicionales (Figura 29-11) que, en conjunto, forman el soporte estructural y la "maquinaria" para el movimiento de cada cilio. Cada microtúbulo está formado por una serie de subunidades proteicas de **tubulina** (Figura 3-13B, p. 45), que se disponen en espiral. Los dobles periféricos están unidos entre sí y con el doblote central por medio de un complicado sistema de **proteínas asociadas a los microtúbulos (MAP)**. De cada doblote sale un par de brazos de otra proteína, la **dineína**. Los brazos de dineína, que actúan como puentes entre doblotes contiguos, funcionan como si se tratase de raíles para los microtúbulos. Durante el movimiento ciliar los microtúbulos se comportan como "filamentos deslizantes" que se desplazan uno sobre otro de forma similar a como lo hacen los filamentos de los músculos esqueléticos de los vertebrados, que se describen a continuación (hipótesis de los filamentos deslizantes, p. 658). Cuando se produce la flexión de un cilio, los brazos de dineína se enlazan al doblote contiguo, pivotan y se liberan, repitiéndose el ciclo sucesivas veces. Esto hace que los microtúbulos del lado cóncavo se doblen más que los microtúbulos del lado convexo y, por tanto, aumenta la curvatura de todo el cilio. Durante el movimiento de recuperación, los microtúbulos del otro lado hacen que el cilio vuelva a la posición inicial.

Un **flagelo** es una estructura con aspecto de látigo, mucho más largo que un cilio y por lo general presente, de forma aislada o

en número reducido, en el extremo de una célula. Se encuentran en muchos eucariotas unicelulares, en los espermatocitos de los animales y en las esponjas. Básicamente un flagelo tiene la misma estructura que un cilio, aunque se han encontrado varias excepciones a la disposición de  $9 + 2$ , por ejemplo, en las colas de los espermatozoides de los platelmintos, hay sólo un microtúbulo central, y en las colas de los espermatozoides de las efémeras, no hay microtúbulos centrales. La principal diferencia entre un cilio y un flagelo es su forma de batir y no su estructura, ya que internamente ambos son muy parecidos. Un flagelo bate de manera simétrica, con ondulaciones serpentiformes, de tal forma que el agua se propulsa paralelamente con respecto al eje principal del flagelo. Por el contrario, un cilio bate asimétricamente, de manera que da un golpe fuerte en una dirección, seguido por un movimiento lento de recuperación en el que el cilio se dobla a medida que vuelve a su posición original (Figura 29-12A). El resultado es que el agua es propulsada paralelamente a la superficie ciliada (Figura 29-12A y B).

## Movimiento muscular

Los tejidos contráctiles presentan su máximo desarrollo en las células musculares, denominadas **fibras**. Aunque por sí mismas sólo pueden realizar su trabajo por medio de contracciones, y no pueden alargarse activamente, pueden disponerse de tantas formas y combinaciones diferentes que hacen posible casi cualquier tipo de movimiento.

### Tipos de músculos en los vertebrados

Normalmente los músculos de los vertebrados se clasifican en función de la apariencia de las células musculares (fibras) cuando se ven con el microscopio luminoso. El **músculo esquelético** y el **músculo cardíaco** tienen un aspecto rayado transversalmente (**estriado**), con bandas alternas claras y oscuras (Figura 29-13). A diferencia de lo que sucede en el músculo esquelético, las células del **músculo cardíaco**

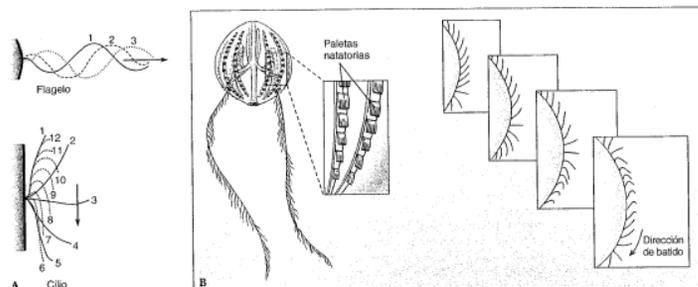


Figura 29-12

A. Un flagelo se mueve de manera ondulatoria e impulsa el agua en sentido paralelo a su propio eje principal. Un cilio impulsa el agua en sentido paralelo con respecto a la superficie de la célula. B. Movimiento de los cilios de las paletas nataatorias de un tenífero. Obsérvese cómo las ondas de batido van descendiendo por cada fila de peines, en dirección contraria al batido de los propios cilios. El movimiento de cada peine estimula el del peine siguiente, éste al siguiente, y así sucesivamente.

son uninucleadas y están ramificadas. Un tercer tipo de músculo en los vertebrados es el **músculo liso**, (o visceral), que carece de las bandas alternas características de los músculos estriados.

El músculo esquelético generalmente se presenta en forma de paquetes o grupos compactos de fibras (Figura 29-13A). Se denomina músculo esquelético porque está anclado a elementos esqueléticos, y es responsable de los movimientos del tronco, los apén-

dices, los órganos respiratorios, los ojos, las piezas bucales, etc. Las **fibras** de los músculos esqueléticos son muy largas, cilíndricas y están formadas por células plurinucleadas, que pueden llegar desde un extremo a otro del músculo. Están empaquetadas en haces denominados **fascículos** (*L. fasciculus*, paquete pequeño), rodeados por un tejido conjuntivo resistente (Figura 29-14). Los fascículos, a su vez, se agrupan para formar **músculos** discretos, rodeados a su vez

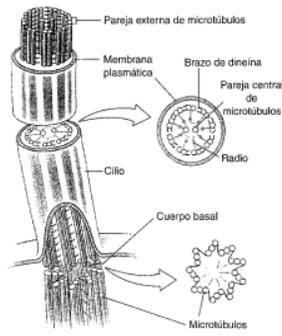


Figura 29-11

A. Secciones longitudinal y transversal de un cilio, en las que se muestran los microtúbulos con la disposición  $9 + 2$ , típica tanto de los cilios como de los flagelos, así como las proteínas asociadas a los microtúbulos (MAP). El par central de microtúbulos termina cerca del nivel de la superficie de la célula. Los microtúbulos periféricos continúan un poco hacia el interior para dar lugar a dos de los microtúbulos de cada triplete del cuerpo basal (cinetosoma). B. Micrografía electrónica de varios cilios en sección transversal ( $\times 133\,000$ ).

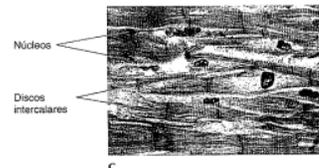
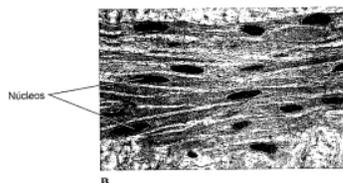
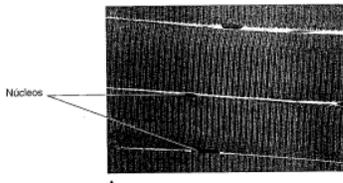


Figura 29-13

Micrografías de los distintos tipos de músculo en los vertebrados. A. Músculo esquelético (humano) en el que se pueden apreciar varias fibras (células) estriadas contiguas. Se puede ver que los núcleos están situados periféricamente. B. Músculo liso (humano) en el que se ve la ausencia de estriación. Obsérvese los alargados núcleos de estas fibras. C. El músculo cardíaco (mono) está estriado de una manera parecida al músculo esquelético. Obsérvese las barras verticales, denominadas discos intercalares, que unen los extremos de las fibras adyacentes.



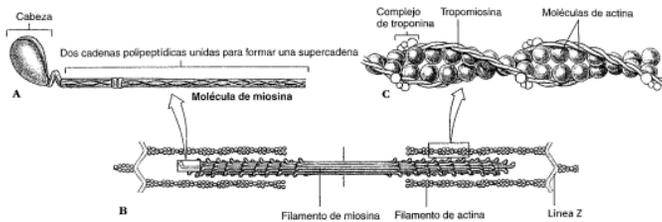


Figura 29-15

Estructura molecular de los miofilamentos de actina y de miosina del músculo esquelético. **A**, La molécula de miosina está constituida por dos polipéptidos enrollados entre sí y expandidos en sus extremos formando unas cabezas globulares. **B**, Los filamentos de miosina están compuestos por una haz de moléculas de miosina con las cabezas globulares dispuestas hacia los dos extremos de los filamentos de actina. **C**, Los filamentos de actina están formados por una doble hélice de moléculas de actina, rodeadas por un par de filamentos de tropomiosina. Un complejo globular proteico, la tropomiosina, aparece pareado cada siete moléculas de actina. La tropomiosina actúa como un conmutador dependiente del calcio que controla la interacción entre la actina y la miosina.

### La contracción muscular y la hipótesis de los filamentos deslizantes

En la década de 1950, los fisiólogos ingleses A. F. Huxley y H. E. Huxley propusieron, independientemente el uno del otro, la **hipótesis de los filamentos deslizantes** para explicar la contracción del músculo estriado. Según esta hipótesis, los filamentos de actina y los de miosina están unidos por medio de puentes moleculares que actúan como puntos de apoyo para que los filamentos se deslicen uno sobre otros. Durante la contracción, las cabezas de los filamentos de miosina forman puentes moleculares que oscilan rápidamente hacia atrás y hacia delante, y van anclándose y soltándose alternativamente de unas zonas receptoras especiales situadas sobre los filamentos de actina; al hacer esto, los filamentos de actina se deslizan sobre los de miosina, como si se tratase de un triquetre. A medida que la contracción continúa, las líneas Z se van acercando progresivamente entre sí (Figura 29-16). De esta manera, el sarcómero se acorta, y ya que todos los sarcómeros de

un músculo se acortan al mismo tiempo, el resultado es una contracción de éste. La relajación del músculo es un proceso pasivo. Cuando los puentes de unión entre los filamentos de actina y de miosina se sueltan, el sarcómero queda libre para poder alargarse. Esto requiere una cierta fuerza, que por regla general es proporcionada por la acción de rebote de las fibras elásticas de las capas del tejido conjuntivo de los músculos (p. 196) y por los músculos antagonistas o por la fuerza de la gravedad.

### Control de la contracción

Los músculos se contraen como respuesta a un estímulo nervioso. Si se daña el nervio que va hasta un músculo, éste se **atrofia**, e incluso termina perdiéndose. Las fibras musculares esqueléticas están inervadas por neuronas motoras, cuyos cuerpos celulares se encuentran en el sistema nervioso central (encéfalo y médula espinal) (p. 734). Del cuerpo celular de cada neurona sale un axón motor, que abandona el sistema nervioso central y se dirige por uno de los nervios periféricos

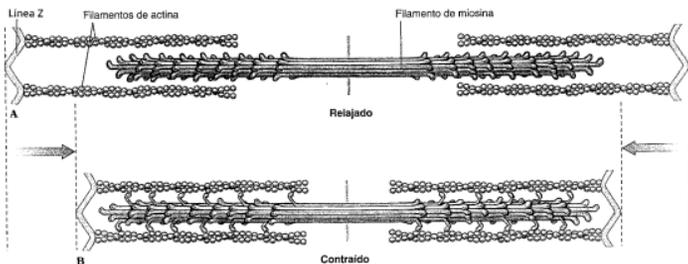


Figura 29-16

Hipótesis de los filamentos deslizantes, que muestra la manera en que los filamentos de actina y de miosina interactúan durante la contracción. **A**, Músculo relajado. **B**, Músculo contraído.

hacia un músculo, donde se subdivide varias veces para dar muchas ramas terminales, cada una de las cuales inerva a una única fibra muscular. Según el tipo de músculo, un axón motor puede inervar sólo a tres o cuatro fibras musculares (esto sucede cuando se necesita un control preciso, por ejemplo en los músculos que controlan el movimiento de los ojos), o puede llegar a inervar unas 2000 fibras musculares (lo que sucede allí donde no se necesita un control tan preciso, como en los grandes músculos posturales de la espalda). La neurona motora y todas las fibras musculares que inerva constituyen una **unidad motora**, la unidad funcional de control de los músculos esqueléticos. Cuando una neurona motora se excita, el potencial de acción se transmite a todas las fibras de la unidad motora que, al recibir el estímulo, se contraen simultáneamente. La fuerza total ejercida por un músculo depende del número de unidades motoras activadas. El control preciso de un movimiento se consigue variando el número de unidades motoras que se excitan en un momento determinado. El aumento en la intensidad de una contracción muscular se logra incrementando el número de unidades motoras que entran en juego; esto se denomina **recrutamiento** de unidades motoras.

### La unión mioneuronal

El punto en el que un axón nervioso termina sobre una fibra muscular se denomina **unión neuromuscular** (o **mioneuronal**) (Figura 29-17). En esta unión hay una pequeña **hendidura sináptica**, el pequeño hueco que separa la fibra nerviosa y la muscular. En la neurona, cerca de estos puntos de unión se almacena una sustancia química, la acetilcolina, en unas pequeñas vesículas conocidas como **vesículas sinápticas**. La acetilcolina se libera cuando llega a la sinapsis un impulso nervioso o un potencial de acción (Capítulo

33, p. 728). La acetilcolina es un transmisor químico, o **neurotransmisor**, que se difunde por la hendidura sináptica y actúa sobre la membrana de la fibra muscular, o sarcómero, generando una despolarización eléctrica (p. 728). Ésta se transmite rápidamente a lo largo del sarcómero de la fibra muscular. Así, la sinapsis es un puente químico especial que relaciona las actividades eléctricas de los nervios y las fibras musculares. El mecanismo de transmisión de un impulso desde una fibra nerviosa a una muscular es muy parecido al de transmisión de un impulso entre dos fibras nerviosas, que se describe en la p. 731 y en las Figuras 33-7 y 33-8 (p. 731 y p. 732).

Los músculos esqueléticos de los vertebrados poseen un sistema de conducción complejo que sirve para transmitir la despolarización desde la unión neuromuscular hasta los paquetes de filamentos del interior de las fibras musculares. A lo largo de la superficie del sarcómero hay una gran cantidad de invaginaciones, llamadas **sistema T**, que se extienden hacia el interior de la fibra muscular (Figura 29-17). La despolarización de la membrana también se transmite por estos túbulos T hacia el interior de la fibra muscular. Los túbulos T están íntimamente asociados con el **retículo sarcoplásmico**, un sistema de retículo endoplásmico modificado (p. 42), que corre paralelo a los filamentos de actina y miosina. En el retículo sarcoplásmico se almacena calcio, que se libera alrededor de los filamentos de actina y miosina posibilitando la contracción de la fibra muscular.

### Relación excitación-contracción

¿Cómo activa la despolarización eléctrica del sarcómero y de los túbulos T el proceso de la contracción? En el músculo no estimulado, en reposo, no se produce ningún acortamiento, debido a que las delgadas fibras de tropomiosina yacen sobre el filamento de actina en

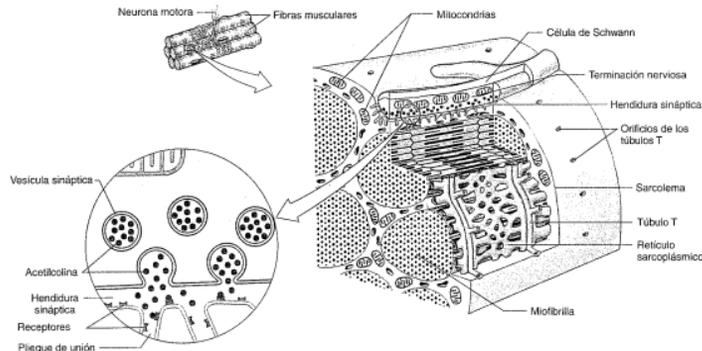


Figura 29-17

Sección del músculo esquelético de los vertebrados, que muestra una sinapsis nervio-músculo (unión neuromuscular o mioneuronal), el retículo sarcoplásmico y los túbulos transversales de conexión (sistema T). La llegada de un impulso nervioso o potencial de acción hasta la sinapsis provoca la liberación de acetilcolina en la hendidura sináptica (detalle de la izquierda). Las moléculas transmitidas a través de la sinapsis provocan la despolarización de la membrana. Ésta despolarización se extiende, a través del sarcómero, por los túbulos T hasta el retículo sarcoplásmico, donde una liberación rápida de calcio activa la maquinaria contráctil de la miofibrilla.

una posición que impide a las cabezas de miosina anclarse a la actina. Cuando el músculo es estimulado y el potencial de acción recorre el sistema T, la despolarización eléctrica alcanza al retículo sarcoplásmico que rodea a las fibrillas y se liberan iones de calcio (Figura 29-18). El calcio se une a la troponina, la proteína de control de la actina, que inmediatamente sufre unos cambios de conformación que hacen que la tropomiosina se desplace respecto a su posición de bloqueo, dejando así al descubierto los lugares activos sobre los filamentos de actina. Entonces, las cabezas de miosina se adhieren en estos puntos, formándose puentes de unión entre los filamentos de actina y de miosina adyacentes. Esto pone en funcionamiento el **ciclo anclaje-tracción-liberación**, que se produce siguiendo una serie de pasos que se representa en la Figura 29-18. La liberación de energía de enlace a partir de la hidrólisis del ATP activa las cabezas de miosina, que giran 45 grados; al mismo tiempo se libera una molécula de ADP. Ésta es la energía que desplaza al filamento de actina a una distancia de aproximadamente 10 nm, el desplazamiento continúa hasta que se libera un grupo fosfato y llega otra molécula de ATP a la cabeza de miosina, haciendo que ésta se libere del punto de anclaje. Por tanto, cada ciclo necesita de un suministro energético en forma de ATP (Figura 29-18).

El acortamiento continuará mientras los impulsos nerviosos sigan llegando a la unión neuromuscular, y alrededor de los filamentos de actina y de miosina haya calcio libre. El ciclo anclaje-tracción-liberación puede repetirse una y otra vez, a un ritmo de 50 a 100 veces por segundo, desplazándose así los filamentos de actina y de miosina, unos sobre los otros. Aunque la longitud que cada sarcómero puede acortarse es muy pequeña, esta distancia se multiplica por los miles de sarcómeros que hay de extremo a extremo de una fibra muscular. Como resultado, una contracción muscular fuerte puede representar un acortamiento de aproximadamente un tercio de la longitud de ese músculo en estado de reposo.

La estimulación cesa cuando el calcio es rápidamente bombeado hacia el interior del retículo sarcoplásmico. La troponina recupera su forma original, la tropomiosina se desplaza hasta la posición de bloqueo sobre la actina y el músculo se relaja.

### Energía para la contracción

La contracción muscular necesita el aporte de una gran cantidad de energía. El ATP es la fuente inmediata de energía y su nivel en el interior de los músculos se mantiene prácticamente constante debido a que se va reemplazando a partir de tres fuentes principales. La glucosa, que es transportada hasta el músculo por vía sanguínea, es catabolizada durante el **metabolismo aerobio** (Capítulo 4, p. 64) para producir ATP. El **glucógeno** almacenado en el músculo también puede suministrar moléculas de glucosa para la obtención de ATP. Por último, los músculos disponen de una reserva energética en forma de **fosfato de creatina**.

El glucógeno es un polisacárido formado por una cadena de moléculas de glucosa (p. 25) que se almacena en el hígado y en los músculos. Es precisamente en los músculos donde está acumulada la mayor parte del glucógeno, de hecho, alrededor de las tres cuartas partes de todo el glucógeno del cuerpo se encuentran en los músculos. Como fuente de energía para las contracciones, el glucógeno presenta tres importantes ventajas, es relativamente abundante, puede movilizarse fácilmente y además puede proporcionar energía incluso en condiciones de anoxia. Ciertas enzimas van degradando el glucógeno y transformándolo en moléculas de glucosa-6-fosfato, el compuesto inicial para que comience la glucólisis y la producción de ATP (p. 64).

El fosfato de creatina es un compuesto en el que hay fosfato de alta energía, y en el que se puede almacenar una gran cantidad

de energía de enlace durante los períodos de reposo. A medida que durante una contracción se produce ADP a partir del ATP, el fosfato de creatina va liberando la energía almacenada en sus enlaces para que el ADP se transforme en ATP. Esta reacción puede resumirse de la siguiente forma:



Algunos tipos de músculos (las **fibras lentas** y las **fibras oxidativas rápidas**, véase el siguiente apartado) dependen casi totalmente de la glucosa y del oxígeno suministrados por el sistema circulatorio. Si la contracción muscular no es demasiado vigorosa, ni muy prolongada, la glucosa de la sangre, o la liberada a partir del glucógeno, puede ser totalmente oxidada, para formar agua y dióxido de carbono, a través del **metabolismo aerobio**. Sin embargo, durante un ejercicio vigoroso o prolongado, y aunque el flujo sanguíneo a los músculos aumente mucho con respecto al nivel de reposo, no logra aportar suficiente oxígeno a las mitocondrias como para que se consiga completar la oxidación de la glucosa. Cuando ocurre esto, el mecanismo de contracción recibe la energía, principalmente, a partir de la **glucólisis anaerobia**, un proceso que no necesita oxígeno (p. 67). La capacidad para aprovechar esta ruta anaerobia, aunque es menos eficaz que la aerobia, es de gran importancia; sin ella, todos los tipos de ejercicio muscular intenso serían imposibles. De hecho, las **fibras glucolíticas rápidas** (véase el siguiente apartado) dependen casi exclusivamente de la glucólisis anaerobia para la obtención de la energía necesaria para la contracción.

Durante la glucólisis anaerobia, la glucosa se degrada hasta ácido láctico, con liberación de energía. El ácido láctico se acumula en el músculo y se difunde rápidamente a la circulación general. Si el ejercicio muscular continúa, se produce fatiga muscular. Originalmente ésta fue atribuida a que la acumulación de ácido láctico producía una inhibición enzimática. No obstante, datos más recientes sugieren que se acumula fosforo inorgánico y éste provoca la fatiga muscular. Al menos parece que esto es lo que ocurre en los tipos de músculos que dependen del almacén de fosfato de creatina. Por tanto, la ruta anaerobia también es autolimitante, ya que si se continúa durante mucho tiempo, conduce al agotamiento. Los músculos entran en **deuda de oxígeno**, puesto que el ácido láctico acumulado debe ser oxidado por oxígeno extra. Después de un período de ejercicio, el consumo de oxígeno se mantiene elevado hasta que todo el ácido láctico ha sido oxidado o reutilizado para formar glucógeno.

## Rendimiento muscular

### Fibras rápidas y lentas

Los músculos esqueléticos de los vertebrados poseen más de un tipo de fibras. Las **fibras oxidativas lentas**, que están especializadas en las contracciones lentas y sostenidas sin que se produzca fatiga muscular, son importantes para mantener la postura en los vertebrados terrestres. En ocasiones estos músculos se denominan **músculos rojos**, ya que en ellos el riego sanguíneo es bastante grande, tienen una gran densidad de mitocondrias para suministrar ATP por medio del metabolismo aerobio, y también tienen almacenada bastante mioglobina que sirve como reserva de oxígeno, todo lo cual proporciona a estos músculos un color rojo.

Se conocen dos tipos de **fibras rápidas**, capaces de realizar contracciones rápidas y poderosas. Las **fibras glucolíticas rápidas** no tienen un riego sanguíneo abundante, ni una densidad de mitocondrias ni de mioglobina altas. Los músculos formados por este tipo

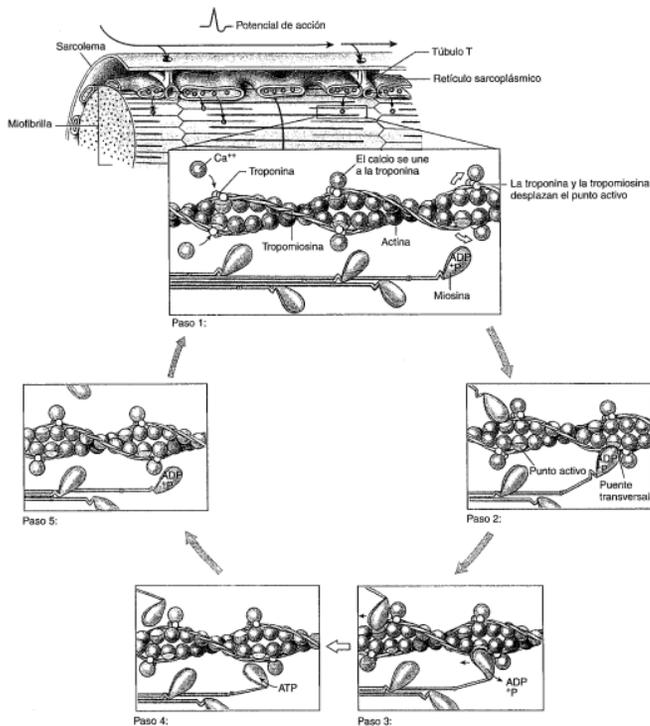
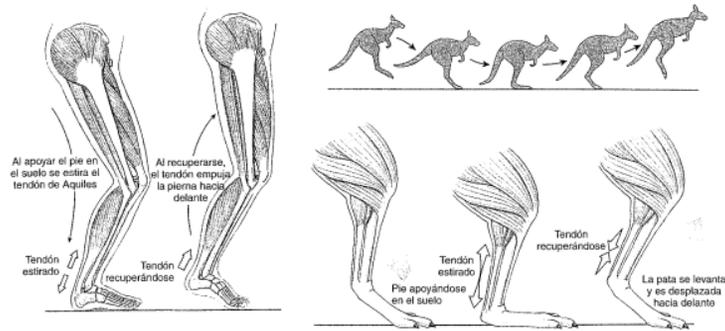


Figura 29-18

Relación excitación-contracción en el músculo esquelético de los vertebrados. **Paso 1:** Un potencial de acción se propaga por el sarcolema y es conducido hacia el retículo sarcoplásmico por los túbulos T. Desde el retículo sarcoplásmico se liberan iones de calcio que se difunden rápidamente hacia las miofibrillas y se unen a las moléculas de troponina que hay sobre los filamentos de actina. Las moléculas de troponina y tropomiosina se desplazan de los sitios activos. **Paso 2:** Los puentes transversales de miosina se unen a los sitios activos. **Paso 3:** Utilizando la energía almacenada en el ATP, las cabezas de los filamentos de miosina se desplazan hacia el centro del sarcómero. Se liberan ADP y un grupo fosfato. **Paso 4:** Otra molécula de ATP se une a las cabezas de los filamentos de miosina; esto hace que la cabeza del filamento de miosina se suelte del sitio activo de la molécula de actina. **Paso 5:** El ATP se escinde en las cabezas de los filamentos de miosina, liberándose energía, ADP y un grupo fosfato. El ciclo se repite varias veces, mientras haya suficiente calcio como para que los sitios activos de las moléculas de actina queden expuestos.



**Figura 29-19** Almacenamiento de energía en el tendón de Aquiles de la pierna de un hombre y en la pata de un canguro. Durante la carrera, cuando el pie contacta con el suelo, el tendón de Aquiles se estira, almacenándose energía cinética que a continuación es liberada haciendo que la extremidad se desplace hacia delante.

de fibras suelen tener un color pálido (por lo que a menudo se denominan **músculos blancos**), actúan anaeróbicamente y se fatigan con rapidez. La "carne blanca de pollo" es un ejemplo bien conocido. En los felinos, los músculos para la carrera están constituidos casi exclusivamente por fibras glucolíticas rápidas que trabajan en condiciones anaerobias. Durante una persecución, estos músculos van acumulando una enorme deuda de oxígeno, de la que se recuperan después de la persecución. Por ejemplo, un guepardo, tras una persecución a gran velocidad que dura menos de un minuto, necesita permanecer jadeando vígicamente durante 30 ó 40 minutos hasta que elimina la deuda de oxígeno. Los practicantes de la halterofilia favorecen la activación y el desarrollo de este tipo de fibras musculares y, por tanto, no pueden sostener levantados grandes pesos durante períodos largos de tiempo. El otro tipo de fibras rápidas, las **fibras oxidativas rápidas**, tienen un riego sanguíneo abundante, una alta densidad de mitocondrias y una gran cantidad de mioglobina; además funcionan, fundamentalmente, en condiciones aeróbicas. Algunos animales utilizan estos músculos para realizar actividades rápidas y duraderas. En la mayoría de las aves migratorias, por ejemplo los gansos y los cisnes, así como en los perros o los ungulados (mamíferos con pezuñas), las patas (o alas) tienen unos músculos con un alto porcentaje de fibras oxidativas rápidas aeróbicas y pueden actuar en la locomoción activa durante largos períodos de tiempo. En la may-

oría de los músculos hay una mezcla de estos dos tipos de fibras, por lo que pueden realizar diversas actividades.

### Importancia de los tendones en el almacenamiento de energía

Cuando los mamíferos andan o corren, una parte de la energía cinética se almacena en los tendones, paso tras paso, en forma de tensión elástica. Así por ejemplo, durante la carrera, el tendón de Aquiles se va estirando por la combinación de la fuerza del peso del cuerpo sobre el pie y la contracción de los músculos de la pantorrilla. Entonces el tendón se recupera, entendiendo el pie mientras estos músculos aún están contráidos, lo que hace que la pierna se desplace hacia delante (Figura 29-19). Un caso extremo de este "rebote" son los saltos de los canguros (Figura 29-19). Este tipo de movimiento requiere menos cantidad de energía que si en cada paso únicamente se fuesen alternando las contracciones y relaciones de los músculos.

En el reino animal hay muchos ejemplos de almacenamiento elástico de energía. Lo utilizan los saltamontes y las pulgas en sus saltos, también lo emplean los insectos voladores al batir las alas, los moluscos bivalvos en su ligamento, y muchos mamíferos grandes en su tendón dorsal (ligamento nucal) para mantener erguida la cabeza.

esclerotización, y debe ser mudada periódicamente para permitir el crecimiento corporal. El tegumento de los vertebrados está formado por dos capas: la epidermis, que origina distintos derivados, como el pelo, las plumas o las garras, y la dermis, que soporta y nutre a la epidermis. También es el origen de derivados óseos, como las escamas de los peces y las astas de los ciervos.

El color del tegumento puede ser de dos tipos: color estructural, producido por la refracción o dispersión de la luz por las partículas del tegumento, y color pigmentario, producido por pigmentos que generalmente están contenidos en células pigmentarias especiales (cromatóforos).

Los esqueletos son los sistemas de soporte, y pueden ser hidrostáticos o rígidos. Los esqueletos hidrostáticos de diversos grupos de invertebrados de cuerpo blando dependen de los músculos de la pared del cuerpo que se contraen contra un líquido interno, incompresible y de volumen constante. De forma parecida, los músculos hidrostáticos, como los de la lengua de los mamíferos y los reptiles, y los de la trompa de los elefantes, están basados en paquetes de musculatura dispuestos de forma compleja para poder producir movimiento sin ningún tipo de soporte esquelético o de cavidad llena de líquido. Los esqueletos rígidos han evolucionado con músculos anclados a ellos, que actúan junto con su soporte esquelético para producir movimiento. Los artrópodos tienen un esqueleto externo que debe ser mudado periódicamente para permitir que el animal crezca. Los vertebrados desarrollaron un esqueleto interno, un armazón formado por cartilago, por hueso, o por ambos, que puede ir creciendo a medida que lo hace el animal, y que, en el caso del hueso, también sirve como reserva de calcio y de fósforo.

El movimiento de los animales, bien sea en forma de corrientes citoplásmicas, movimientos ameboides, o como contracciones de una

masa muscular bien estructurada, depende de proteínas contractiles especiales. Las más importantes son las del sistema actina-miosina, que normalmente está organizado en forma de filamentos alargados, de actina y de miosina, que se deslizan unos sobre otros durante la contracción. Cuando un músculo es estimulado, se produce una despolarización eléctrica, que es conducida hacia el interior de las fibras musculares a través de los túbulos T hacia el retículo sarcoplásmico, produciéndose una liberación de calcio. El calcio se une al complejo proteico de la troponina, que está asociada con el filamento de actina. Esta unión produce un cambio en la troponinosisma, que se desdobla de su posición de reposo y permite que las cabezas de miosina formen puentes de unión con el filamento de actina. "Alimentadas" por el ATP, las cabezas de miosina se desplazan hacia atrás y hacia delante, tirando de los filamentos de actina y de miosina que se deslizan unos sobre los otros. La energía de los enlaces fosfato necesaria para que se produzcan las contracciones es aportada por los hidratos de carbono.

Los músculos esqueléticos de los vertebrados tienen diferentes porcentajes de fibras lentas, que se utilizan principalmente para mantener posturas que requieren de contracciones musculares, y de fibras rápidas, que se emplean durante la locomoción. Los tendones son importantes para la locomoción, ya que en ellos se almacena energía cinética cuando se estiran en un período del ciclo locomotor, y dicha energía se libera en el siguiente estado.

## CUESTIONARIO

1. El exoesqueleto de los artrópodos es el más complejo de los tejidos de los invertebrados. Describa su estructura y explique las diferencias en el endurecimiento de la cutícula en los crustáceos y en los insectos.
2. Distinga entre la epidermis y la dermis en el tegumento de los vertebrados y describa los derivados estructurales de estas dos capas.
3. ¿En qué se diferencia el color estructural y el color a base de pigmentos? ¿En qué se diferencia, estructural y funcionalmente, los cromatóforos de los vertebrados y los de los moluscos cefalópodos?
4. Como "mono desnudo" el hombre carece de la pelambre protectora que poseen otros mamíferos para evitar los efectos dañinos del sol. ¿Cómo se protege la piel humana de la radiación ultravioleta, tanto a corto como a largo plazo?
5. Los esqueletos hidrostáticos se han definido como masas de líquido encerradas dentro de un "saco" de paredes musculares. ¿Cómo habría que modificar esta definición para poder aplicarla a los músculos hidrostáticos? Cite algunos ejemplos de esqueletos y de músculos hidrostáticos.
6. Una de las principales características del hueso de los vertebrados es que se trata de un tejido vivo que siempre está en fase de remodelación. Explique la razón por la que la estructura del tejido óseo permite su constante remodelación.
7. ¿Cuál es la diferencia entre el hueso endocranial y el de membrana? ¿Y entre el hueso esponjoso y el compacto?
8. Comente el papel de los osteocitos, los osteoblastos, la hormona paratiroidea y la calcitonina en el crecimiento del hueso.
9. El principio de la escala nos dice que si el tamaño de un animal se duplica, su peso se multiplicará por ocho mientras que la resistencia de sus huesos sólo se multiplicará por cuatro. ¿Qué soluciones han desarrollado los animales para ser más grandes, manteniendo la resistencia del hueso en unos niveles seguros?
10. Cite los principales componentes del esqueleto axial y del apendicular.
11. Al realizar diversos estudios sobre el movimiento ameboidal, inesperadamente se descubrió en las células de tipo ameboidal la presencia de las mismas proteínas (actina y miosina) que hay en los músculos de los metazoos. Explique cómo interactúan éstas y otras proteínas durante el movimiento ameboidal.
12. La disposición de microtúbulos "9 + 2" es la que se presenta tanto en los cilios como en los flagelos. Explique cómo se piensa que funciona este sistema para que dichas estructuras se doblen. ¿Cuál es la diferencia entre un cilio y un flagelo?
13. ¿Qué características estructurales presentan los músculos lisos de los moluscos y los músculos filariformes de los insectos, que no poseen los músculos de los vertebrados?
14. El modelo de los filamentos deslizantes para la contracción de los músculos esqueléticos presupone movimientos de deslizamiento entre los filamentos de actina y miosina. Las micrografías electrónicas muestran que durante una contracción, la longitud de los filamentos de actina y de miosina permanece constante, mientras que la distancia entre líneas Z se reduce. Explique cómo ocurre esto teniendo en cuenta la estructura molecular de los micofilamentos. ¿Qué papel realizan las proteínas reguladoras (troponina y tropomiosina) en la contracción?
15. Aunque el retículo sarcoplásmico de los músculos fue descubierta por los histólogos del siglo XIX, su verdadero significado no se ha apreciado hasta que mucho después se ha conocido su compleja estructura gracias al microscopio electrónico. ¿Qué podría el lector decirle a un histólogo del siglo XIX, para explicarle la estructura del retículo sarcoplásmico y el papel que realiza en la contracción y la relajación?
16. Los filamentos del músculo esquelético se mueven gracias a la energía que se libera a partir de la hidrólisis del ATP. Durante una contracción muscular sostenida, la cantidad de ATP disponible permanece casi constante, mientras que la cantidad

## RESUMEN

Todo animal está rodeado por una cubierta protectora, el tegumento, que puede ser tan simple como la delgada membrana de una ameba, o tan complejo como la piel de un mamífero. El exoesqueleto de los artrópodos es el tegumento más complejo de los invertebrados; está formado por una cutícula de dos capas, secretada por una epidermis monostratificada. Puede endurecerse por calcificación o por

de fosfato de creatina disminuye. Explique por qué ocurre esto. ¿En qué circunstancias se entra en deuda de oxígeno durante la contracción de un músculo?

17. Durante la evolución, el músculo esquelético se ha adaptado a las necesidades funcionales derivadas de movimientos como los de excavación rápida que realiza un gusano asustado, las

contracciones sostenidas necesarias para que un mamífero mantenga su postura habitual o para poder mantener una larga carrera por la sabana africana. ¿Qué tipo de fibras se han desarrollado en los músculos de los vertebrados para poder realizar estos tipos de actividades?

## BIBLIOGRAFÍA

Alexander, R. M. 1992. *The human machine*. New York, Columbia University Press. *Describe todos los tipos de movimiento del cuerpo humano, como si se tratase de una máquina. Las ilustraciones están muy bien elegidas.*

Anderson, J. I., Scherling, P. and Saltin, B. 2000. Muscle, genes and athletic performance. *Sci. Am.* **283**:48-55 (Sept.). *Una buena discusión sobre la estructura y la función del músculo en relación con las marcas de los atletas.*

Hadley, N. F. 1986. The arthropod cuticle. *Sci. Am.* **255**:104-112 (July). *Describe las propiedades de esta cubierta tan compleja a la que se debe, en gran parte, el éxito adaptativo de los artrópodos.*

Hutchinson, J. R., and M. García. 2002. *Tyrannosaurus was not a fast runner*. *Nature* **415**:1019-1021. *El análisis concluye que Tyrannosaurus habría tenido en sus patas menos de la mitad de la masa muscular necesaria para correr, por lo que sólo podía caminar.*

Leffel, D. J., and D. E. Brash. 1996. Sunlight and skin cancer. *Sci. Am.* **275**:52-59 (July). *El cáncer de piel que padecen muchas personas adultas tiene su origen en los daños recibidos durante las primeras décadas de su vida. Muchos casos se deben a la mutación de un único gen.*

Marx, J. Coming to grips with bone loss. *Science* **305**:1420-1422. *Una interesante revisión de las nuevas terapias para la prevención y el tratamiento de la osteoporosis.*

Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2001. Ectect animal physiology mechanisms and adaptations. W. H. Freeman & Company, New York. *Un tratado extenso y comparativo de fisiología animal.*

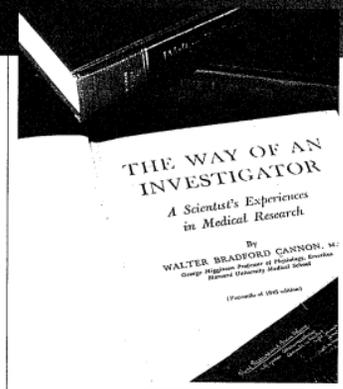
Stosel, T. P. 1994. The machinery of cell crawling. *Sci. Am.* **271**:54-63 (Sept.). *El movimiento de avance de las células depende del ensamblaje y desensamblaje ordenado de un entramado de la proteína actina.*

Westerbald, H., D. G. Allen, and J. Lännergren. 2002. Muscle fatigue: lactic acid or inorganic phosphate the major cause? *News Physiol. Sci.* **17**:17-21. *Revisión bien escrita basada en datos recientes que proporcionan una explicación alternativa para la fatiga muscular.*

Willmer, P., G. Stone, and I. Johnston. 2000. *Environmental physiology of animals*. Oxford, U.K., Blackwell Science Ltd. *Informe bien escrito sobre las adaptaciones ambientales de los vertebrados y los invertebrados.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/bickmanipz14c](http://www.mhhe.com/bickmanipz14c), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.



Primera página de la autobiografía de Walter B. Cannon.

# 30

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

### Homeostasis: el nacimiento de un concepto

La tendencia a la estabilización interna del cuerpo fue reconocida por primera vez por Claude Bernard, eminente fisiólogo francés del siglo XIX, que, a través de sus estudios sobre la glucosa en la sangre y el glucógeno en el hígado, descubrió las primeras secreciones internas. A lo largo de toda una vida de estudio y experimentación, poco a poco fue desarrollando el principio por el que más se recuerda a este hombre apartado y solitario, la estabilidad del medio interno, un concepto que con el tiempo ha ido impregnando la fisiología y la medicina. Algunos años después, en la Universidad de Harvard, el fisiólogo estadounidense Walter B. Cannon (Figura 30-1) modificó y reafirmó la idea de Bernard. Basándose en sus estudios sobre el sistema nervioso y las respuestas al estrés, describió el incesante equilibrio y reequilibrio de los procesos fisiológicos que mantienen la estabilidad y establecen el estado normal cuando se produce algún cambio. También

le puso nombre a este fenómeno: **homeostasis**. Este término pronto invadió la literatura médica a partir de 1930. Los médicos hablaban de devolver la homeostasis a sus pacientes. Es más, los políticos y los sociólogos opinan que se pueden reconocer unas profundas implicaciones no fisiológicas en este término. Cannon aceptó de buen grado la generalización del concepto y más tarde sugirió que la democracia era la forma de gobierno que alcanzaba el equilibrio homeostático. A pesar de la enorme importancia del término homeostasis, Cannon nunca recibió el Premio Nobel (una de las equivocaciones reconocidas por el Comité Nobel). Al final de su vida, Cannon expresó sus ideas sobre la investigación científica en su autobiografía, *The Way of an Investigator*. Este atractivo libro describe la ingeniosa carrera de un hombre llano, cuya vida es un ejemplo a seguir para realizar una investigación fructífera.



**Figura 30-1**  
Walter Bradford Cannon (1871-1945), profesor de Fisiología en Harvard, quien acuñó el término "homeostasis" y desarrolló el concepto original del fisiólogo francés Claude Bernard. (Figura 31-2, p. 688).

El concepto de homeostasis, descrito en la introducción de este capítulo, está relacionado con todos los procesos fisiológicos y es el tema de este capítulo y del Capítulo 31. Aunque el concepto de homeostasis, en principio, fue acuñado a partir de estudios realizados con mamíferos, puede aplicarse tanto a los organismos unicelulares como a los pluricelulares. Los posibles cambios del medio interno se pueden deber a dos cosas. En primer lugar, todas las actividades metabólicas necesitan de un suministro constante de materiales, como oxígeno, nutrientes y sales, que las células toman de su entorno y que deben ser continuamente reemplazados. La actividad celular también produce desechos que deben ser eliminados. En segundo lugar, el medio interno responde a los cambios del medio externo que rodean al organismo. Los cambios, debidos a cualquier causa, deben ser neutralizados por medio de mecanismos fisiológicos de homeostasis.

En los metazoos más complejos, la homeostasis se mantiene por las actividades coordinadas de todos los sistemas corporales, excepto el reproductor. Las diferentes actividades homeostáticas están dirigidas por los sistemas circulatorio, nervioso y endocrino, y también por órganos que sirven como lugares de intercambio con el medio externo, entre ellos, los riñones, los pulmones o las branquias, el tubo digestivo y el tegumento. A través de estos órganos penetran el oxígeno, los nutrientes, los minerales y los demás productos que forman parte de los fluidos corporales; también se produce un intercambio de agua, se pierde calor y se eliminan los desechos metabólicos.

Así, los diferentes sistemas de un organismo actúan de una manera integrada para mantener un ambiente interno constante que sólo presente ligeras variaciones respecto a un "punto de equilibrio". Las pequeñas desviaciones en relación a dicho punto de equilibrio en factores como el pH, la temperatura, la presión osmótica, los compuestos energéticos (por ejemplo la glucosa o los ácidos grasos), el dióxido de carbono y la concentración de oxígeno, activan los mecanismos fisiológicos que hacen que ese factor vuelva a su valor ideal por medio de un proceso llamado regulación por retroalimentación negativa (Capítulo 34, p. 756).

Venemos, en primer lugar, los problemas que tienen los animales acuáticos para controlar el medio interno fluido. Después examinaremos brevemente las formas en las que los animales terrestres han resuelto estos problemas y se verán las funciones de los diferentes órganos relacionados con el control del equilibrio interno. Finalmente

trataremos los diferentes modos en que los animales han resuelto el problema de vivir en un mundo con variaciones de temperatura.

## EL AGUA Y LA REGULACIÓN OSMÓTICA

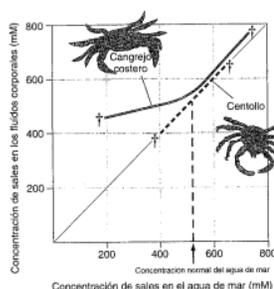
La regulación hídrica y osmótica proporciona un medio para mantener las concentraciones internas de solutos en unos rangos que permiten que la función celular se produzca en condiciones óptimas. Como se ha indicado en el Capítulo 3 (p. 46), la permeabilidad selectiva de las membranas celulares posibilita que los cambios en las concentraciones de iones a un lado de ellas modifiquen el flujo de iones y de agua a través de dichas membranas. El volumen de las células puede aumentar o disminuir cuando se exponen a un ambiente hiposmótico o hiperosmótico, respectivamente, y ambos cambios pueden tener unos efectos negativos sobre el metabolismo celular. El concepto de regulación hídrica y osmótica también puede aplicarse a los organismos unicelulares y pluricelulares, aunque los animales pluricelulares pueden controlar los equilibrios hídrico e iónico dentro de sus células regulando la cantidad de iones y de agua en los líquidos extracelulares.

### Cómo consiguen los invertebrados marinos los equilibrios salino e hídrico

La mayor parte de los invertebrados marinos están en equilibrio osmótico con el medio marino en que viven. Ya que poseen superficies corporales permeables a las sales y al agua, las concentraciones de sus fluidos corporales aumentan o disminuyen, de acuerdo con los cambios que se producen en las concentraciones de esas mismas sustancias en el agua de mar. Debido a que estos animales son incapaces de regular la presión osmótica de sus fluidos corporales, se denominan **conformistas osmóticos (osmoconformes)**. Los invertebrados marinos que viven en el mar abierto rara vez se ven sometidos a fluctuaciones osmóticas, ya que el océano es un medio muy estable. De hecho, los invertebrados oceánicos tienen una capacidad muy limitada para soportar los cambios osmóticos. En caso de quedar expuestos a aguas marinas diluidas, absorben agua por ósmosis y mueren rápidamente ya que sus células no pueden tolerar tales diluciones, pero son incapaces de evitarlas. Estos animales están obligados a vivir dentro de límites de salinidad estrechos y se denominan **estenohalinos** (*Gr. stenos, estrecho + halos, sal*). Un ejemplo es el centollo, *Maisia* (Figura 30-2).

A lo largo de las costas y en los estuarios o desembocaduras de los ríos, las condiciones ambientales son menos constantes que las que se dan en el océano abierto. Aquí los animales tienen que ser capaces de tolerar grandes cambios de salinidad, a veces muy bruscos, a medida que las mareas suben y bajan, mezclando el agua de mar con el dulce que desciende desde los ríos. Estos animales se denominan **eurihalinos** (*Gr. eurys, ancho, + halos, sal*), lo que significa que pueden vivir dentro de unos márgenes de salinidad amplios, principalmente a causa de que presentan una demostrada capacidad de **regulación osmótica**. Por ejemplo, muchos cangrejos costeros, *Eriocheir*, pueden resistir diluciones de sus fluidos corporales a cargo del agua salobre (Figura 30-2). Aunque la concentración de sales en los fluidos corporales disminuye, lo hace menos rápidamente que la concentración de sales en el agua marina. Estos cangrejos costeros son **reguladores hiperosmóticos**, ya que pueden mantener sus líquidos corporales más concentrados que el agua en que viven.

La ventaja es que la regulación contra una dilución excesiva protege a las células de cambios extremos y, de este modo, los cangrejos costeros pueden vivir con éxito en un ambiente físicamente inestable, pero biológicamente rico. No obstante, sus capacidades de



**Figura 30-2**  
Concentración de sales en los fluidos corporales de dos crustáceos, y cómo se ven afectados por las variaciones en la concentración del agua de mar. La línea de 45° representa una concentración igual entre los fluidos corporales y el agua de mar. Como el centollo, *Maisia* sp., no puede regular la concentración de sus fluidos corporales, es un conformista con respecto a todos aquellos cambios que se produzcan en el agua de mar (*línea discontinua roja*). Sin embargo, el cangrejo costero americano, *Eriocheir* sp., puede regular la concentración osmótica de sus fluidos corporales, hasta cierto punto, en el agua de mar diluida. Por ejemplo, cuando el agua marina es de 200 mM (milimolar), los fluidos corporales del cangrejo son aproximadamente de 430 mM (*línea continua azul*). Las cruces en los extremos de las líneas indican los límites de tolerancia para cada especie, a partir de los cuales se produce la muerte.

regulación son limitadas, y acaban muriendo si se ven expuestos a aguas muy diluidas. Para entender la manera en que los cangrejos de agua salobre y otros invertebrados costeros alcanzan la regulación hiperosmótica, examinaremos primero los problemas con los que se enfrentan. En primer lugar, los líquidos corporales de estos animales están osmóticamente más concentrados que el agua de mar diluida de su ambiente, por lo que se produce un flujo de agua hacia el interior del cuerpo, sobre todo a través de las membranas de las branquias, que son delgadas y permeables. Igual que ocurre con un osmómetro de membrana situado en una solución salina (p. 48), el agua se difunde hacia adentro, debido a la mayor concentración de soluto en el interior. En el caso de los cangrejos, el flujo de agua hacia el interior del cuerpo continúa sin ningún límite, por lo que sus fluidos corporales podrían diluirse y quedar desequilibrados. El problema es resuelto por los riñones (en este caso, las glándulas antennales situadas en la cabeza del cangrejo; véase Figura 30-7, en la que se muestran unas glándulas similares presentes en los cangrejos de río), que excretan el exceso de agua en forma de orina diluida.

El segundo problema es la pérdida de sales. De nuevo, ya que el animal es más salado que su medio, no puede evitar una pérdida de iones a través de las branquias por difusión. Con la orina también se pierden sales. Para compensar estas pérdidas de solutos, unas células especiales secretoras de sales situadas en las branquias capturan iones, manteniendo así la concentración osmótica interna. Éste es un proceso de **transporte activo** (p. 49) que necesita consumir energía, ya que los iones deben ser transportados en contra del gradiente de concentra-

ciones, es decir, desde un medio con una concentración de sales baja (agua de mar diluida), hasta otro con mayor concentración (sangre).

### La invasión de las aguas dulces

Hace 400 millones de años, durante el Silúrico y el Devónico Inferior, los principales grupos de peces mandibulares empezaron a penetrar en los estuarios de aguas salobres y a remontar gradualmente los ríos. Ante ellos tenían un nuevo hábitat, no explotado y con grandes cantidades de alimentos almacenados en forma de insectos y otros invertebrados, que les habían precedido en la conquista de las aguas dulces. Sin embargo, las ventajas que este nuevo hábitat ofrecía tenían como contrapartida un gran reto fisiológico: la necesidad de desarrollar una regulación osmótica eficaz.

Los animales de agua dulce tienen que enfrentarse a unos problemas semejantes a los que hemos descrito para los cangrejos costeros, aunque mucho más acuosos. Deben mantener la concentración de sales de sus fluidos corporales por encima de la del agua en que viven. Esta última penetra osmóticamente en su cuerpo, mientras que la sal se pierde por difusión hacia fuera. A diferencia de lo que ocurre en el hábitat de los cangrejos costeros, el agua dulce está mucho más diluida que la de los estuarios costeros y, además, no disponen de "santuarios salinos" en los que puedan retirarse para tener un "descanso osmótico". Por tanto, deben convertirse, como de hecho han conseguido, en eficaces reguladores hiperosmóticos.

La superficie del cuerpo de un pez, escamosa y cubierta de moco, es muy impermeable, aunque siendo flexible. Además, los peces de agua dulce tienen varios mecanismos para defenderse de los problemas que representan la ganancia de agua y la pérdida de sales. En primer lugar, el agua, que inevitablemente penetra en el cuerpo por ósmosis, es bombeada hacia el exterior por el riñón, que es capaz de producir una orina muy diluida, por reabsorción del cloruro sódico (Figura 30-3A). En segundo lugar, unas células especializadas en absorber sales, localizadas en las branquias, transportan iones, principalmente de sodio y cloro (incluso dichos iones están presentes en el agua dulce, aunque en pequeñas cantidades), desde el agua hasta la sangre. Esto, junto con las sales que hay en los alimentos del pez hace que se reemplacen las sales perdidas por difusión. Estos mecanismos son tan eficaces que los peces de agua dulce tan sólo necesitan una pequeña parte de su gasto energético total al mantenimiento del equilibrio osmótico.

Los cangrejos de río, las larvas de los insectos acuáticos, las almejas de río y otros animales de agua dulce, también son reguladores hiperosmóticos y han de solucionar los mismos problemas que los peces de agua dulce; ellos también tienen tendencia a ganar demasiada agua y a perder demasiadas sales. Igual que los peces de agua dulce, todos estos animales excretan el exceso de agua como orina y las sales que pierden las recuperan mediante el transporte activo de iones a través de las branquias.

Los anfíbios que viven en el agua también han de compensar la pérdida de sales, absorbiéndolas activamente del agua (Figura 30-4), y lo hacen a través de la piel. Los fisiólogos aprendieron hace años que los fragmentos de piel de rana, después de haber sido extraídos de su propietario y situados en una solución salina equilibrada, continúan durante algunas horas transportando activamente sodio y cloruro. Pero fortuna para los biólogos, pero desgraciadamente para las ranas, estos animales están tan fáciles de recolectar y de mantener en el laboratorio, que se convirtieron en una fuente de membranas muy apreciada para realizar estudios sobre el transporte de iones.

### El regreso de los peces al mar

Los peces óseos que viven hoy en los océanos son descendientes de peces óseos primitivos que vivieron en las aguas dulces y que retorna-

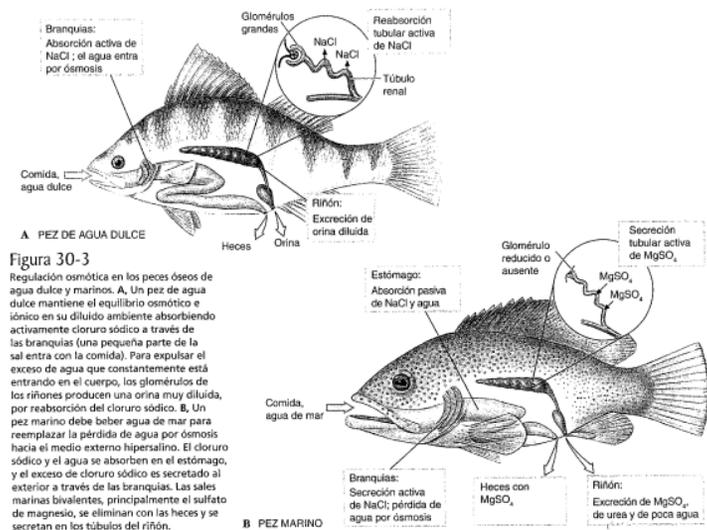


Figura 30-3

Regulación osmótica en los peces óseos de agua dulce y marinos. A, Un pez de agua dulce mantiene el equilibrio osmótico e iónico en su líquido ambiente absorbiendo activamente cloruro sódico a través de las branquias (una pequeña parte de la sal entra con la comida). Para expulsar el exceso de agua que constantemente está entrando en el cuerpo, los glomérulos de los riñones producen una orina muy diluida, por reabsorción del cloruro sódico. B, Un pez marino debe beber agua de mar para reemplazar la pérdida de agua por ósmosis hacia el medio externo hipersalino. El cloruro sódico y el agua se absorben en el estómago, y el exceso de cloruro sódico es secretado al exterior a través de las branquias. Las sales marinas bivalentes, principalmente el sulfato de magnesio, se eliminan con las heces y se secretan en los túbulos del riñón.

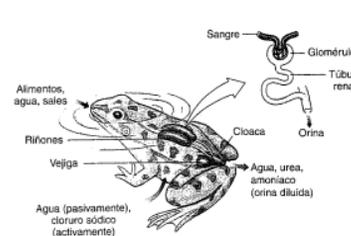


Figura 30-4

Intercambio de agua y solutos en una rana. El agua atraviesa la piel, muy permeable, y es excretada por los riñones. La piel también transporta, de forma activa, iones (cloruro sódico) desde el ambiente. Los riñones forman orina diluida por reabsorción del cloruro sódico. La orina se vierte en la vejiga urinaria, donde, durante su almacenamiento temporal, se recupera la mayor parte del cloruro sódico y se devuelve a la sangre.

ron al mar durante el Triásico, hace aproximadamente 200 millones de años. Durante millones de años los peces de agua dulce establecieron una concentración de fluidos corporales equivalente a un tercio de la del agua de mar, aproximadamente. Los fluidos corporales de los vertebrados son llamativamente similares al agua de mar, un hecho que indudablemente está relacionado con su origen marino.

Cuando expresamos la concentración de sal del agua de mar o de los líquidos corporales como su molaridad, estamos diciendo que la fuerza osmótica es equivalente a la concentración molar de un soluto ideal que presenta la misma fuerza osmótica. De hecho, el agua de mar y los líquidos del cuerpo de los animales no son soluciones ideales, ya que contienen electrolitos que se disocian en solución. Una concentración de 1 M de cloruro sódico (que se disocia al disolverse) presenta mayor fuerza osmótica que una solución de 1 M de glucosa, un soluto ideal (no electrolítico) que no se disocia al disolverse. En consecuencia, los biólogos normalmente prefieren expresar la fuerza osmótica de una solución biológica como su osmolaridad y no como su molaridad. Una solución de 1 osmolar ejerce la misma presión osmótica que una solución de 1 M de un soluto no electrolítico.

Cuando algunos de los peces óseos de agua dulce del Triásico se aventuraron a volver al mar, se encontraron con un nuevo conjunto de problemas. Tenían una concentración osmótica interna mucho más baja que el agua de mar que les rodeaba, por lo que perdían agua y ganaban sales. De hecho, un pez óseo marino puede deshidratarse de la misma forma que un mamífero totalmente privado de agua en el desierto.

En muchos peces óseos actuales la concentración de sales de los fluidos corporales es aproximadamente un tercio de la del agua de mar (fluidos corporales = 0.3 a 0.4 g mol/l [M]; agua de mar = 1M). Estos peces son **reguladores hiposmóticos**, ya que mantienen sus líquidos corporales menos concentrados (*bipo-*) que el agua de su entorno marino. Para compensar la pérdida de agua, los teleosteos marinos la beben directamente del mar (Figura 30-3B). El agua de mar es absorbida en el intestino y el cloruro sódico, la principal de las sales marinas, es transportado por la sangre hasta las branquias, donde células especializadas en la excreción de sal la expulsan, en particular el magnesio, los sulfatos y el calcio, son expulsados con las heces o excretados por los riñones. Por esta vía indirecta, los peces marinos se desprenden del exceso de sales marinas ingeridas y recuperan el agua que pierden por ósmosis. El viejo marinero de Samuel Taylor Coleridge\*, rodeado de "agua, agua por todas partes, pero sin una sola gota para beber", indudablemente se hubiera atormentado todavía más de haber conocido la solución simple de los peces marinos ante el problema de la sed. Un pez marino regula cuidadosamente la cantidad de agua marina que bebe, consumiendo sólo la necesaria para reemplazar el agua perdida, y no más.

Casi todos los tiburones y rayas (elasmobranchios) son marinos y han solucionado los problemas relacionados con el equilibrio osmótico de forma diferente. La composición de sales de la sangre de un tiburón es similar a la de los peces óseos, pero la sangre también transporta una gran cantidad de compuestos orgánicos, especialmente urea y óxido de trimetilamina (TMAO). La urea es un desecho metabólico que la mayor parte de los animales excretan rápidamente. El riñón de un tiburón, sin embargo, conserva urea y permite que se acumule en la sangre y en otros tejidos del cuerpo, con lo que la osmolaridad de éstos aumenta hasta que se iguala, o incluso supera, a la del agua de mar. Al suprimirse la diferencia osmótica entre la sangre y el agua de mar, el equilibrio hídrico ya no resulta un problema para los tiburones y demás elasmobranchios; estos animales están en equilibrio osmótico con su ambiente.

La alta concentración de urea en la sangre y en los líquidos tisulares de los tiburones y las rayas (100 veces mayor que la normal en los mamíferos) no podría ser soportada por la mayoría de los restantes vertebrados. En estos últimos, unas concentraciones tan elevadas de urea destruirían los enlaces peptídicos de las proteínas y alterarían su configuración. Esto también podría suceder en los tiburones y rayas, pero el TMAO tiene el efecto contrario y sirve para estabilizar las proteínas en presencia de una concentración elevada de urea. Los elasmobranchios están tan acomodados a la presencia de urea, que sus tejidos no pueden funcionar sin ella y su corazón dejaría de latir en su ausencia.

## Cómo mantienen los animales terrestres los equilibrios salino e hídrico

Los problemas de vivir en un medio acuático parecen verdaderamente pequeños en comparación con los de vivir en tierra. Ya que el cuerpo de los animales está constituido fundamentalmente por agua, que todas las actividades metabólicas se llevan a cabo en un medio acuoso, y que la vida misma se originó en el agua, podría parecer que los animales deberíamos seguir viviendo en un medio acuático. Sin embargo, muchos animales, como las plantas que los precedieron, se desplazaron a tierra firme, llevando con ellos su composición acuosa. Una vez sobre la tierra, los animales terrestres continuaron su radiación adaptativa, resolviendo la amenaza de la deshidratación, hasta que se hicieron abundantes, incluso en algunas de las zonas más áridas del planeta.

Los animales terrestres pierden agua por evaporación a través de las superficies respiratorias y corporales, por excreción en la orina, y por eliminación en las heces. Tales pérdidas son reemplazadas por el agua que hay en la comida, bebiendo agua, en el caso de que sea posible, y por la formación de **agua metabólica** en las células a partir de la oxidación de las moléculas que actúan como combustible para el metabolismo, como los hidratos de carbono y las grasas. Las grasas almacenadas representan una fuente importante de agua metabólica en los mamíferos buceadores. Determinados artrópodos, como las cucarachas del desierto, crientas ganapatas y acaros, y el gusano de la harina, son capaces de absorber vapor de agua directamente del aire atmosférico. En algunos roedores del desierto, la ganancia de agua metabólica puede representar la mayor parte del agua que consigue el animal.

Resulta particularmente ilustrativa la comparación de los equilibrios hídricos del hombre, un mamífero que habitualmente no vive en los desiertos y que bebe agua, y el de una rata canguro, un ro-

TABLA 30-1		
Equilibrio hídrico en el hombre y en la rata canguro		
	Humano (%)	Rata canguro (%)
<b>Ganancias</b>		
Bebida	48	0
Agua libre en el alimento	40	10
Agua metabólica	12	90
<b>Pérdidas</b>		
Orina	60	25
Evaporación (piel y pulmones)	34	70
Heces	6	5

Fuente: Algunos datos de K. Schmidt-Nielsen, *How animals work*. Cambridge University Press, 1972.

\*El titl Samuel Taylor Coleridge (1772-1832), conocido poeta romántico inglés y también autor de obras de teoría literaria. La cita se refiere a su poema "Rime of the Ancient Mariner".

dor desértica, que llega a no beber agua en toda su vida (Tabla 30-1). La rata canguro extrae toda el agua que necesita de la comida: 90% como agua metabólica derivada de la oxidación de nutrientes (Figura 4-10, p. 65) y 10% como humedad libre de los alimentos. A pesar de que nosotros consumimos alimentos con un contenido hídrico mucho mayor que el de las secas semillas que constituyen la mayor parte de la dieta de la rata canguro, diariamente todavía hemos de beber la mitad del agua que necesitamos.

Si dispone de suficiente agua para beber, una persona puede tolerar temperaturas extremadamente altas sin que su temperatura corporal aumente demasiado. Nuestra capacidad para enfriarnos por evaporación fue demostrada de una forma impresionante, hace más de 200 años, por un científico británico que permaneció durante 45 minutos en una habitación a 126 °C. Un fieltro que llevaba con él quedó completamente seco, pero el resultado físico y su temperatura corporal no aumentó. Las tasas de sudación pueden superar los 3 litros de agua por hora en tales condiciones y no pueden ser toleradas durante demasiado tiempo, a menos que el agua perdida se reponga bebiendo. Sin agua un hombre continúa sudando hasta que el déficit de agua llega al 10% de su peso corporal, momento en el que se produce el colapso. Con un déficit de agua del 12%, un hombre es incapaz de tragar incluso si se le ofrece agua, y la muerte se produce cuando el déficit alcanza un valor comprendido entre el 15% y el 20%. Pocas personas pueden sobrevivir más de uno o dos días en el desierto sin agua. Por lo tanto, las personas no estamos fisiológicamente bien adaptadas para el clima del desierto, y aunque podemos vivir en él, solamente lo conseguimos gracias a nuestra tecnología cultural.

La excreción de los desechos representa un problema especial para la conservación del agua. El principal producto final de la descomposición de las proteínas es el amoníaco, una sustancia muy tóxica. Los peces pueden excretar el amoníaco, sin mayores problemas, a través de sus branquias, ya que en el exterior existe una cantidad de agua suficientemente grande como para lavarlos. Los insectos terrestres, los reptiles y las aves no disponen de una forma adecuada para eliminar el tóxico amoníaco, en vez de esto, lo convierten en ácido úrico, que es un compuesto inactivo y prácticamente insoluble, lo que les permite excretar una orina semisólida que supone muy poca pérdida de agua. Como producto final, el ácido úrico tiene otra ventaja importante: los reptiles y las aves poseen huevos amnióticos en los que están encerrados sus embriones (Figura 26-3, p. 567), los nutrientes y el agua que éstos necesitan, y todos los desechos que se acumulan durante el desarrollo. Al convertir el amoníaco en ácido úrico, los desechos del embrión en desarrollo pueden precipitar como cristales sólidos, que se almacenan inactivamente dentro del saco amniótico, dentro del huevo, hasta el momento de la eclosión.

Las aves marinas y las tortugas marinas han alcanzado una solución singular para excretar las grandes cantidades de sal que ingieren con los alimentos. Por encima de cada ojo poseen una **glándula salina** especial, que es capaz de excretar una solución de cloruro sódico muy concentrada (hasta el doble que el agua de mar). En las aves, la solución salina es expulsada por las narinas (p. 597 y Figura 27-13). Los lagartos y las tortugas marinas, igual que hacía MacK, la tortuga de *Alicia en el País de las Maravillas*, expulsan la secreción de estas glándulas salinas en forma de lágrimas saladas. En estos animales, las glándulas salinas son órganos accesorios importantes para la excreción de sales, ya que sus riñones no pueden producir una orina concentrada, como lo hace el riñón de los mamíferos.

## ESTRUCTURAS EXCRETORAS DE LOS INVERTEBRADOS

Muchos grupos de protozoos y algunas esponjas de agua dulce presentan órganos excretores especiales denominados vacuolas pulsátiles. Los invertebrados más evolucionados presentan órganos excretores que, básicamente, consisten en estructuras tubulares formadoras de orina, producida en una primera etapa, por medio de un ultrafiltrado o secreción de fluidos de la sangre. Estos penetran posteriormente por el extremo proximal del túbulo y se van moviendo de manera continua, a medida que avanzan por él. El producto final se denomina orina.

### Vacuolas pulsátiles

Las diminutas y esféricas vacuolas de los protozoos y las esponjas de agua dulce realmente no son órganos excretores, ya que el amoníaco y otros desechos metabólicos nitrogenados salen directamente de las células por difusión al agua que las rodea. Las vacuolas pulsátiles en realidad son los orgánulos del equilibrio hídrico en los protozoos de agua dulce, para eliminar el exceso de agua que se gana por ósmosis. A medida que el agua va entrando en el interior del protozoo, la vacuola aumenta de tamaño, hasta que finalmente no puede expandirse más y vacía su contenido a través de un poro en la superficie, y el ciclo se repite rítmicamente. Aunque el mecanismo por el que la vacuola se va llenando no es totalmente conocido, estudios recientes sugieren que las vacuolas pulsátiles están rodeadas por una red de canales membranosos en los que hay una gran cantidad de bombas de protones (las bombas de protones se han descrito en relación con la cadena de transporte de electrones en el Capítulo 4, p. 67 y siguientes). Estas bombas de protones crean unos gradientes de H<sup>+</sup> y HCO<sup>3-</sup> que hacen que el agua pase al interior de la vacuola, formando así una solución isosmótica. Estos iones excretados cuando la vacuola se vacía (Figura 11-16, p. 227).

Las vacuolas pulsátiles son frecuentes en los protozoos de agua dulce, las esponjas y los animales radiados (como la hidra de agua dulce), pero raras, o inexistentes, en las formas marinas de estos grupos, que son isosmóticas con respecto al agua de mar y, en consecuencia, ni pierden ni ganan demasiada agua.

### Nefridios

El tipo más corriente de órgano excretor entre los invertebrados es el nefridio, una estructura tubular diseñada para mantener un equilibrio osmótico apropiado. Una de las disposiciones más simples es el sistema de células en llama, o **protonefridios**, de los acelomados (platelmintos) y algunos pseudocelomados.

En las planarias y demás platelmintos, el sistema protonefridial tiene el aspecto de un par de sistemas tubulares, sumamente ramificados, que se distribuyen por todo el cuerpo (Figura 30-5). El líquido entra en el sistema a través de unas células especiales denominadas "células en llama". El batido rítmico del penacho de flagelos que poseen estas células recuerda el parpadeo de una pequeña llama y crea una presión negativa que obliga al líquido a penetrar al interior del sistema tubular. A medida que el líquido se desliza lentamente a lo largo de los túbulos, el agua y los metabolitos útiles se reabsorben por reabsorción, quedando los desechos listos para ser eliminados a través de poros excretores que se abren a intervalos en la superficie corporal. Los desechos nitrogenados (principalmente amoníaco) se eliminan por difusión a través de la superficie del cuerpo.

Este sistema de células en llama está sumamente ramificado y se extiende por todo el cuerpo de los acelomados, por lo que estos animales no necesitan tener un sistema circulatorio capaz de condu-

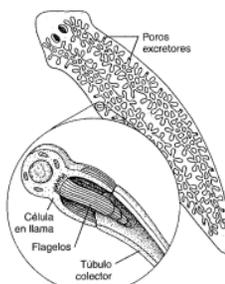


Figura 30-5

Sistema de células en llama de un platelminto. Los fluidos corporales son recogidos por las células en llama (protonefridios) y pasan por un sistema de conductos hasta los poros excretores de la superficie del cuerpo.

cir los productos de desecho hasta un sistema excretor centralizado (tal y como ocurre en el caso de los riñones de los vertebrados o en muchos invertebrados).

El protonefridio que acabamos de describir es un sistema **cerrado**. Los túbulos son ciegos por su extremo interno y la orina se forma a partir de un fluido que debe penetrar en los túbulos a través de las células en llama. Un tipo más desarrollado de nefridio es el nefridio **abierto**, o "verdadero", el **metanefridio**, que posee varios grupos de eucelomados como los anélidos (Figura 30-6), los moluscos, y otros filos menores. El metanefridio es más avanzado que el protonefridio por dos importantes razones. En primer lugar, su túbulo está abierto por ambos extremos, lo que permite que el fluido entre rápidamente en él a través de una abertura cilíada en forma de embudo, el **nefrostoma**. En segundo lugar, el metanefridio está rodeado por una red de vasos sanguíneos, que contribuyen a la formación de la orina reabsorbiendo agua y otras sustancias aprovechables, como sales, hidratos de carbono y aminoácidos, del fluido que hay en el interior del túbulo excretor.

Sin embargo, a pesar de estas diferencias, el proceso básico de la formación de la orina es el mismo en los protonefridios y en los metanefridios: el líquido entra y fluye continuamente por el interior de un túbulo, mientras se va modificando de forma selectiva por: (1) recuperación de sustancias viscosas que retornan al cuerpo (reabsorción) y (2) adición de solutos de desecho (secreción). Esta secuencia asegura la eliminación de las sustancias de desecho sin que se pierdan otras sustancias importantes para el organismo. Los riñones de los vertebrados funcionan, básicamente, de la misma forma (p. 673).

### Órganos excretores de los artrópodos

Las **glándulas antenales** pares de los crustáceos, situadas en la parte ventral de la cabeza (Figura 30-7), presentan un diseño avanzado pero básicamente similar al de los nefridios. Sin embargo, carecen de nefrostomas abiertos, en lugar de ello, y gracias a la presión hidrostática, se produce un filtrado libre de proteínas a partir de la sangre (ultrafiltrado) en un saco terminal. En la porción tubular de

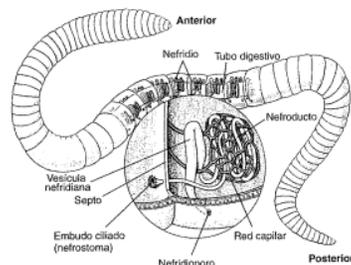


Figura 30-6

Sistema excretor de una lombriz de tierra. En cada segmento hay un par de grandes nefridios suspendidos en el líquido celomático. Cada nefridio está relacionado con dos segmentos, ya que el embudo cilíado (nefrostoma) abre en el segmento anterior al segmento en el que se encuentra el resto del nefridio. El conducto nefridiano reabsorbe las sustancias útiles del líquido tubular y las transfiere a la red de capilares.

la glándula, por reabsorción selectiva de ciertas sales y secreción activa de otras, el filtrado se va modificando a medida que se desplaza hacia la vejiga. De este modo, los crustáceos presentan órganos excretores que son básicamente como los de los vertebrados en lo que a la formación de la orina se refiere.

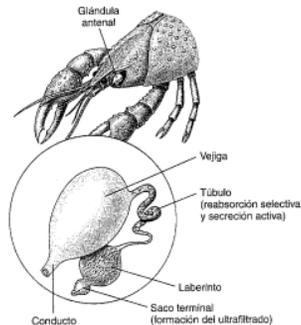


Figura 30-7

Glándulas antenales de un cangrejo de río. Estas glándulas son unos "riñones" filtradores, es decir, producen un filtrado sanguíneo que se acumula en el saco terminal. El ultrafiltrado se convierte en orina a medida que pasa por el túbulo hasta la vejiga.

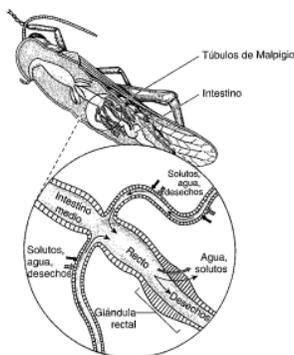


Figura 30-8

Túbulos de Malpighio de un insecto. Los túbulos de Malpighio se localizan en el punto de unión entre el intestino medio y el posterior (recto). Los solutos, sobre todo el potasio, se secretan activamente en los túbulos a partir de la hemolinfa (sangre) que los rodea. El agua, el ácido úrico y otros desechos fluyen por ellos. Estos fluidos desembocan en el recto, donde los solutos (incluido el potasio) y el agua se reabsorben activamente, dejando unos desechos que son excretados.

Los insectos y las arañas tienen un sistema excretor exclusivo, los **túbulos de Malpighio**, que actúan en colaboración con unas glándulas especiales de la pared del recto (Figura 30-8). Estos túbulos de Malpighio son delgados, elásticos, ciegos y carecen de irrigación arterial. La formación de la orina no se produce por filtración de líquidos como en el caso de los nefróns, sino que se produce por procesos de secreción tubular que realizan las células de revestimiento de los túbulos de Malpighio bañados por la hemolinfa (*sangre*). Este proceso empieza por el transporte activo (p. 40) de iones de hidrógeno hacia la luz de los túbulos de Malpighio. Estos iones de hidrógeno vuelven a entrar en las células del revestimiento del túbulo utilizando proteínas transportadoras que desplazan los iones de hidrógeno y los intercambian con iones de sodio o de potasio, y a continuación se produce una entrada pasiva de iones de cloro. Los insectos herbívoros y omnívoros secretan principalmente potasio en la luz tubular. Los insectos carnívoros, como los mosquitos hematófagos, inicialmente secretan un líquido con una gran cantidad de sodio, lo que es un reflejo del alto contenido en sal del plasma sanguíneo (véase el Capítulo 31, p. 688). Como los glóbulos rojos son digeridos, el contenido de sodio en el líquido disminuye y se vuelve rico en iones de potasio. La secreción de iones crea una presión osmótica que atrae agua, solutos y residuos nitrogenados, en particular ácido úrico, hacia el interior del túbulo. El ácido úrico entra en las porciones distales ciegas de los túbulos como urato potasio soluble, que precipita en forma de ácido úrico insoluble en los extremos proximales de los túbulos. Una vez que la orina formada es drenada en el recto, el agua y las sales pueden ser reabsorbidas por unas glándulas rectales especializadas, quedando el ácido úrico, los excesos de agua y de sales y otros desechos, que son expulsados con

las heces. Las glándulas rectales de las larvas de los insectos acuáticos absorben los solutos, pero poca agua, mientras que las de los insectos hematófagos pueden modificar la cantidad de la reabsorción de sal y de agua durante y entre las comidas. Las heces de los insectos hematófagos pueden tener un alto contenido de agua y de sales durante e inmediatamente después de una comida de sangre, pero bajo entre las comidas. El sistema excretor a base de túbulos Malpighio es particularmente adecuado para la vida en ambientes secos y ha contribuido a la diversificación adaptativa de los insectos en tierra firme.

## EL RIÑÓN DE LOS VERTEBRADOS

### Origen y embriología

Basándose en estudios comparados sobre el desarrollo, los biólogos creen que el riñón de los primeros vertebrados se extendió a lo largo de toda la cavidad celomática y estaba constituido por túbulos dispuestos metaméricamente, cada uno de los cuales recordaría a un nefrón. Uno de los extremos de cada túbulo abriría por medio de un nefrostoma en el celoma y, por el otro, en un **conducto arquinefros** común. Este riñón primitivo se ha denominado **arquinefros** ('riñón antiguo'); un riñón metamérico, muy similar a este arquinefros, es el que poseen los embriones de los mixinos y las ceclias (Figura 30-9). Casi desde el comienzo, el sistema reproductor, que se desarrolla al lado del excretor y a partir de los mismos esodermis, utiliza los conductos excretores como sistema de transporte para los productos reproductores. Así, aunque los dos sistemas nada tienen en común desde el punto de vista funcional, están intrínsecamente relacionados por la utilización de los mismos conductos (Figura 30-9).

Los riñones de los vertebrados actuales se desarrollan a partir de este sistema primitivo. Durante el desarrollo embrionario de los vertebrados anómalos se produce una sucesión de tres etapas de desarrollo de los riñones: **pronefros**, **mesonefros**, y **metanefros** (Figura 30-9). Algunos de estos estados, pero no todos, pueden encontrarse también en otros grupos de vertebrados. En todos los embriones de los vertebrados, el estado de pronefros es el primero en desarrollarse. Se localiza en la parte anterior del cuerpo y sólo se convierte en parte del riñón definitivo en los adultos de los mixinos y de unas pocas especies de peces óseos. En los demás vertebrados degenera durante el desarrollo y es reemplazado por un mesonefros que se localiza más centralmente. El mesonefros es el riñón funcional de los embriones de los anfibios (reptiles, aves y mamíferos). El mesonefros y el metanefros, juntos, forman el denominado **opisthonefros** (Figura 30-9), que constituye el riñón del adulto de la mayoría de los peces y anfibios.

El metanefros, característico de los anfibios adultos, se distingue por varios aspectos del pronefros y del mesonefros. Está localizado más caudalmente, es mucho más grande, su estructura es mucho más compacta y contiene un gran número de túbulos nefríticos. Desapara por un conducto nuevo, el **uréter**, que se desarrolla cuando el antiguo conducto arquinefros pasa a formar parte del sistema reproductor del macho como conducto para el transporte del esperma. Así, los tres tipos de riñón (pronefros, mesonefros y metanefros) se suceden embriológicamente y también filogenéticamente en los anfibios.

### Función del riñón de los vertebrados

El riñón de los vertebrados forma parte del conjunto de sistemas interrelacionados que se encargan de mantener la homeostasis y es el principal órgano que regula el volumen y la composición del medio interno fluido. Aunque el riñón normalmente se describe como un órgano excretor, la eliminación de los desechos que realiza es despreciable en comparación con su función reguladora.

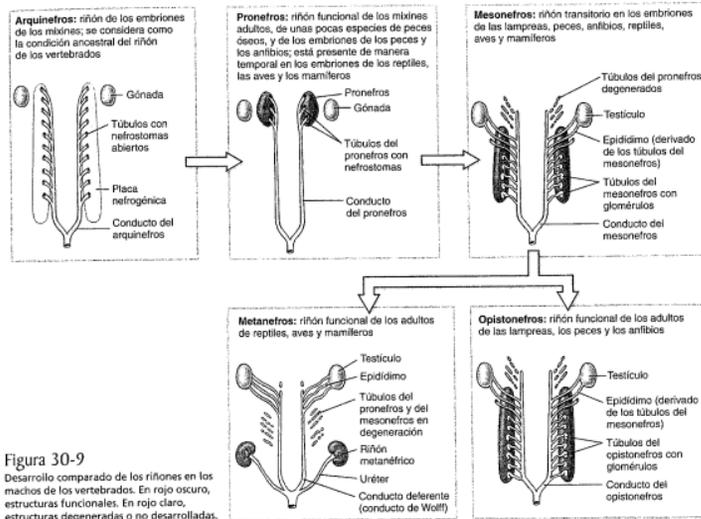


Figura 30-9

Desarrollo comparado de los riñones en los machos de los vertebrados. En rojo oscuro, estructuras funcionales. En rojo claro, estructuras degeneradas o no desarrolladas.

La estructura del riñón es diferente en los distintos grupos de vertebrados, pero en todos ellos la unidad funcional es la **nefrona**, y la orina se forma tras tres procesos fisiológicos bien delimitados: **filtración**, **reabsorción** y **secreción**. Nos centraremos básicamente en la descripción del riñón de los mamíferos, el órgano regulador del que tenemos un mayor conocimiento.

Los dos riñones del hombre son unos pequeños órganos que representan menos del 1% del peso total del cuerpo; no obstante, reciben un abundante riego sanguíneo, aproximadamente entre un 20% y un 25% del flujo que sale del corazón, lo que supone de 1440 a 1800 litros de sangre al día. Este enorme flujo de sangre se encausa sobre los aproximadamente 2 millones de nefronas que hay en el interior de los dos riñones humanos. Cada nefrona comienza por una cámara dilatada, la **cápsula de Bowman**, en cuyo interior hay un grupo de capilares, denominado **glomérulo**, y que en conjunto recibe el nombre de **corpúsculo renal**. La presión sanguínea en los capilares hace que se produzca un **filtrado** casi sin proteínas en el interior de la cápsula de Bowman y a lo largo del **túbulo renal**, que está formado por varios tramos en los que se producen diferentes procesos de reabsorción y secreción que llevan a la formación de la orina. El filtrado pasa en primer lugar por un **túbulo contorneado proximal**, y luego por una asa larga y de paredes finas denominada **asa de Henle**, que se introduce hacia la porción central del riñón (la **medula**), para volver hacia la parte superficial de este (la **corteza**), donde se continúa por un **túbulo contorneado distal**. Desde el túbulo contorneado

distal el filtrado pasa a un **conducto colector** que desemboca en la denominada **pelvis renal**. Aquí la orina se va acumulando antes de ser transportada, a través del **uréter**, hasta la **vejiga urinaria**. Estas relaciones anatómicas se representan en la Figura 30-10.

La orina que sale del conducto colector es muy diferente del filtrado que se produce en el corpúsculo renal. Durante su recorrido a través del túbulo renal y el conducto colector, tanto la composición como la concentración del filtrado original van cambiando. Algunos solutos, como la glucosa, los aminoácidos y la mayor parte del agua, se reabsorben, mientras que otras sustancias, como los iones de hidrógeno y la urea se concentran en la orina.

La nefrona, con su filtro por presión y su túbulo, se encuentra íntimamente asociada a la circulación sanguínea (Figuras 30-10 y 30-11). La sangre de la aorta llega hasta cada riñón a través de una gran **arteria renal**, que se divide y ramifica en un sistema de arterias de menor calibre. La sangre arterial llega al glomérulo a través de una **arteriola aferente** y sale de él por una **arteriola eferente**. Desde cada arteriola aferente la sangre pasa a una extensa red de capilares que rodea y suministra sangre a los túbulos contorneados proximal y distal, así como al asa de Henle. Estos capilares constituyen el medio a través del cual distintas sustancias son reabsorbidas o secretadas por los túbulos renales. Por último, la sangre de estos numerosos capilares es recolectada por una serie de pequeñas venas, que se unen para formar la **vena renal**. Esta vena devuelve la sangre a la vena cava inferior.

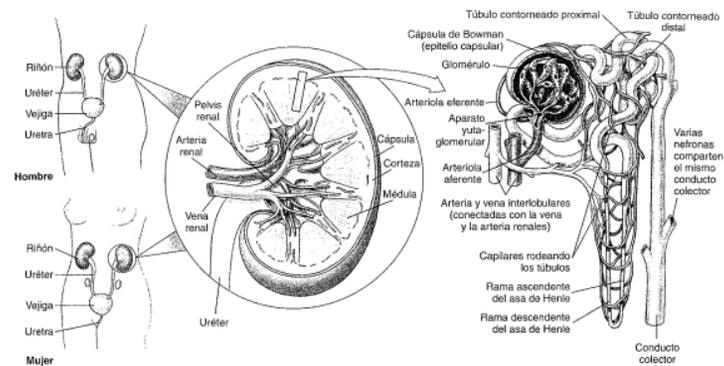


Figura 30-10

Sistema urinario humano y detalles de un riñón y una nefrona.

### Filtración glomerular

Volvamos ahora al glomérulo, donde se inicia la formación de la orina. El glomérulo actúa como un filtro mecánico especializado, en el



Figura 30-11

Micrografía electrónica de barrido de una porción de la microcirculación del riñón de un mamífero. Se pueden ver varios glomérulos y los vasos sanguíneos asociados. La cápsula de Bowman, que normalmente rodea a cada uno de los glomérulos, se ha disuelto durante la preparación de la muestra.

De R. G. Kessel and R. H. Kardón. *Tissues and Organs: A text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, 1979. W. H. Freeman and Co.

que la presión sanguínea hace que se produzca un filtrado del plasma casi sin proteínas que atraviesa las paredes de los capilares hacia el espacio, relleno de líquido, de la cápsula de Bowman. El diámetro de la arteriola aferente que entra en el glomérulo es mayor que el de la arteriola eferente que sale de él, por lo que se produce una presión hidrostática elevada que permite la formación del filtrado glomerular. Las moléculas de soluto lo suficientemente pequeñas como para pasar a través de las hendiduras de las paredes de los capilares son transportadas junto con el agua en que están disueltas; no obstante, los eritrocitos y casi todas las proteínas plasmáticas son retenidas, ya que son demasiado grandes para pasar por dichos poros (Figura 30-12).

Entonces, el filtrado recorre el sistema de túbulos renales, donde sufre una gran transformación hasta convertirse en orina. Los riñones de una persona forman diariamente unos 180 litros de filtrado, un volumen que excede, con mucho, el volumen total de sangre. Si todo este volumen de agua, nutrientes y sales valiosas se perdiera, el cuerpo sufriría rápidamente una carencia de estos compuestos; pero esto no sucede, ya que prácticamente la totalidad del filtrado es reabsorbida. El volumen medio de producción de orina en el hombre es de aproximadamente 1.2 litros al día.

La conversión del filtrado en orina implica dos procesos diferentes: (1) modificación de la composición del filtrado por reabsorción tubular y secreción, y (2) cambios en la concentración osmótica total de la orina mediante una excreción regulada del agua.

### Reabsorción tubular

Aproximadamente el 60% del volumen del filtrado y prácticamente la cantidad total de glucosa, aminoácidos, vitaminas y otros nutrientes importantes son reabsorbidos en el túbulo contorneado proximal. Una gran parte de tal reabsorción se produce por **transporte activo**, en el que la energía celular se utiliza para transportar materiales desde el fluido tubular hasta la red de capilares que lo rodean,

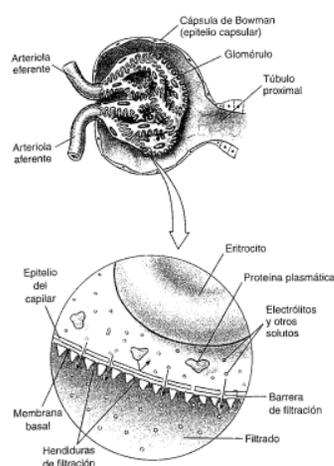


Figura 30-12

Corporúsculo renal, con un detalle en el que se muestra la filtración de fluido a través de la membrana de los capilares del glomérulo. El agua, los iones y otras moléculas de pequeño tamaño atraviesan los poros que hay en esta barrera de filtración, pero casi todas las proteínas plasmáticas son demasiado grandes como para poder atravesar la barrera. El filtrado está por lo tanto casi totalmente desprovisto de proteínas.

y desde los cuales volverán a la circulación general. Los iones, como el sodio, el potasio, el calcio, los bicarbonatos y los fosfatos, se reabsorben gracias a bombas de iones, proteínas transportadoras que funcionan gracias a la hidrólisis del ATP (las bombas de iones se han descrito en la p. 50). Ya que la principal función del riñón es la regulación de las concentraciones de los distintos iones en el plasma, cada

uno de ellos es reabsorbido de manera independiente por medio de bombas de iones específicas. Algunos sufren una fuerte reabsorción, en tanto que otros se reabsorben en una cantidad mucho menor, según las necesidades del cuerpo para conservar cada uno de dichos minerales. Algunas sustancias se reabsorben pasivamente. Por ejemplo, en el túbulo contorneado proximal, los iones de cloro con carga negativa acompañan, de forma pasiva, la reabsorción activa de los iones de sodio con carga positiva. El agua también es reabsorbida de forma pasiva desde el túbulo, ya que fluye por presión osmótica a medida que se realiza la reabsorción activa de solutos.

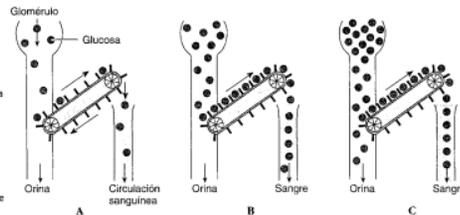
Para la mayor parte de las sustancias existe un límite máximo respecto a la cantidad que puede reabsorberse. Este límite se denomina **transporte máximo** (umbral renal) para esa sustancia. Por ejemplo, normalmente se reabsorbe toda la glucosa en los riñones, ya que el transporte máximo para la glucosa se encuentra muy por encima de la cantidad de ésta que normalmente aparece en el filtrado del plasma. Si la concentración de glucosa en el plasma sobrepasa este umbral, como sucede en la diabetes mellitus, aparece glucosa en la orina (Figura 30-13).

En la enfermedad conocida como diabetes mellitus, la glucosa alcanza concentraciones en el plasma sanguíneo anormalmente altas (hiperglucemia), ya que la hormona insulina, que permite a las células corporales captar glucosa, es deficiente (Capítulo 34, p. 767). A medida que la cantidad de glucosa en sangre aumenta con respecto al nivel normal, de aproximadamente 100 mg/100 ml de plasma, la concentración de glucosa en el filtrado también se incrementa, y más glucosa debe ser reabsorbida en el túbulo proximal. Finalmente se alcanza un punto (aproximadamente de 300 mg/100 ml de plasma) en el que la capacidad de reabsorción de las células tubulares está saturada. Por encima de este máximo de transporte para la glucosa, ésta acabará perdiéndose en la orina. En la diabetes no tratada, la orina del enfermo tiene un sabor dulce, la sed es siempre acuciante y el cuerpo se va desgastando. A pesar de que se come en exceso. En Inglaterra, la enfermedad fue denominada durante siglos, y de forma muy apropiada, el "mal de la micción".

Diferencia de la glucosa o los aminoácidos, la mayoría de los iones se excretan en la orina en cantidades variables. La reabsorción de sodio, el catión más abundante en el plasma, es un buen ejemplo de la flexibilidad del proceso de reabsorción. En los riñones del hombre se filtran aproximadamente 600 g de sodio cada 24 horas. Casi todo él es reabsorbido, pero la cantidad precisa queda igualada con la cantidad de sodio que se ha ingerido con los alimentos. Con una ingestión diaria de sodio de 4 g, el riñón excreta 4 g y reabsorbe 596 g cada día. Una

Figura 30-13

El mecanismo de la reabsorción tubular de glucosa puede compararse con el de una cinta transportadora que corre a una velocidad constante. A, Cuando la concentración de glucosa en el filtrado es baja, se reabsorbe todo. B, Cuando la concentración de glucosa en el filtrado ha alcanzado el transporte máximo, todos los sitios para su transporte están ocupados. C, Si la concentración de glucosa aumenta aún más, como en la enfermedad llamada "diabetes mellitus", parte de ella escapa a la cinta de transporte y aparece en la orina.



persona con una dieta baja en sales, de 0.3 g de cloruro de sodio al día, mantiene, sin embargo, el equilibrio de cloruro sódico, ya que sólo 0.3 g de esta sustancia escapan a la reabsorción. Pero con una ingestión masiva de sales, muy por encima de los 20 g por día, el riñón no puede excretar el sodio tan rápidamente como penetra en el cuerpo. El cloruro sódico no excretado retiene agua adicional en los fluidos corporales, y la persona empieza a engordar. La ingestión normal de sal de un estadounidense medio es de 6 a 18 g al día, aproximadamente 20 veces más de lo que el cuerpo necesita, y tres veces más de lo que se considera aceptable para las personas predispuestas a la hipertensión.

El riñón humano puede adaptarse a excretar grandes cantidades de sal (cloruro sódico) cuando se ingiere en abundancia. En las sociedades acostumbradas a la ingestión de mucha sal, debido a que utilizan la salazón como método para la conservación de los alimentos (por ejemplo, el cerdo o los atunes en salazón) la ingestión diaria de sal puede rondar e incluso sobrepasar los 100 g. En estas condiciones el peso corporal puede permanecer normal. No obstante, una ingestión de 20-40 g/día por parte de voluntarios no adaptados a estas enormes ingestiones de sal causa la inflamación de los tejidos, un incremento del peso corporal y, en algunos casos, un aumento de la presión sanguínea.

El ajuste final de la composición del filtrado se realiza en el túbulo contorneado distal. El sodio que se reabsorbe en el túbulo contorneado proximal (aproximadamente el 85% del que está presente en el filtrado inicial) lo es de manera obligada, es decir, esta cantidad se reabsorbe independientemente de la cantidad de sodio ingerida con la dieta. En el túbulo contorneado distal, sin embargo, la reabsorción de sodio está controlada por la **aldosterona**, una hormona esteroide de la corteza de la glándula adrenal (p. 766). La aldosterona hace que se incremente la reabsorción activa de sodio y la secreción de potasio en los túbulos distales y, por lo tanto, esta hormona disminuye la cantidad de sodio y aumenta la de potasio que se pierde con la orina. La secreción de aldosterona está regulada (1) por la enzima **renina**, que se produce en el **aparato yuxtaglomerular**, un complejo celular que se localiza en las arteriolas aferentes, en el punto en que se unen con el glomerulo (Figura 30-10) y (2) por los valores elevados de potasio en la sangre. La renina es liberada como respuesta a niveles bajos de sodio en la sangre, a bajas presiones sanguíneas (que pueden producirse cuando el volumen de la sangre desciende demasiado) o a niveles bajos de sodio en el filtrado glomerular. La renina desencadena entonces una serie de acontecimientos enzimáticos que culminan con la producción de **angiotensina**, una proteína sanguínea que posee varios efectos relacionados. En primer lugar, estimula la liberación de aldosterona, que a su vez actúa aumentando la reabsorción de sodio y la secreción de potasio en el túbulo distal. En segundo lugar, aumenta la producción de **hormona antidiurética** (vasopresina, que se discute en la p. 679), una hormona que favorece la retención de agua en el riñón. En tercer lugar, incrementa la presión sanguínea. Por último, aumenta la sensación de sed, que también resulta estimulada por la disminución del volumen sanguíneo, el aumento de la osmolaridad de la sangre. Todas estas acciones de la angiotensina tienden a invertir las circunstancias (poco sodio en la sangre y presión o volumen sanguíneos bajos) que desencadenaron la secreción de renina. El sodio y el agua se conservan, y el volumen y la presión sanguínea vuelven a los valores normales.

La flexibilidad de la reabsorción distal de sodio varía notablemente en los distintos animales: está reducida en el hombre, pero es muy elevada en muchos roedores. Estas diferencias han aparecido porque las presiones selectivas durante la evolución han hecho que

los roedores se adapten a los ambientes secos. Deben conservar agua y, al mismo tiempo, excretar una cantidad considerable de sodio. Sin embargo, los humanos no estamos diseñados para satisfacer los grandes apetitos salinos que muchos tenemos. Nuestros parientes más cercanos, los grandes primates, son vegetarianos y tienen una ingestión salina media de menos de 0.5 g diarios.

### Secreción tubular

Además de reabsorber materiales a partir del filtrado glomerular, la nefrona puede secretar sustancias a través del epitelio tubular hacia el interior del filtrado. En este proceso, al contrario que en la reabsorción tubular, las proteínas transportadoras que hay en las células epiteliales de los túbulos llevan, de forma selectiva, algunas sustancias desde la sangre que corre por los capilares de alrededor de los túbulos hasta el filtrado que hay en el interior de dichos túbulos. La secreción tubular permite al riñón aumentar las concentraciones en orina de una serie de materiales que van a ser excretados como iones de hidrógeno y potasio, los fármacos, y una serie de materiales orgánicos extraños. El epitelio de los túbulos es capaz de reconocer las sustancias extrañas, debido a que al ser metabolizadas en el hígado forman moléculas catiónicas o aniónicas. Estas moléculas son transportadas por el epitelio de los túbulos, en cuya membrana hay proteínas transportadoras catiónicas y aniónicas. El túbulo contorneado distal es donde se producen la mayor parte de las secreciones tubulares.

En el riñón de los peces óseos marinos, los reptiles y las aves, la secreción tubular es un proceso mucho más complejo que en los riñones de los mamíferos. Los peces óseos marinos secretan activamente grandes cantidades de magnesio y sulfatos, que son los productos secundarios de su tipo de regulación osmótica (p. 669). Los reptiles y las aves excretan ácido úrico, y no urea, como principal desecho nitrogenado. Este material es excretado de forma activa por el epitelio de los túbulos. Como el ácido úrico es casi insoluble, forma cristales en la orina y se necesita muy poca agua para excretarlo. De este modo, la excreción de ácido úrico es una importante adaptación para la conservación de agua.

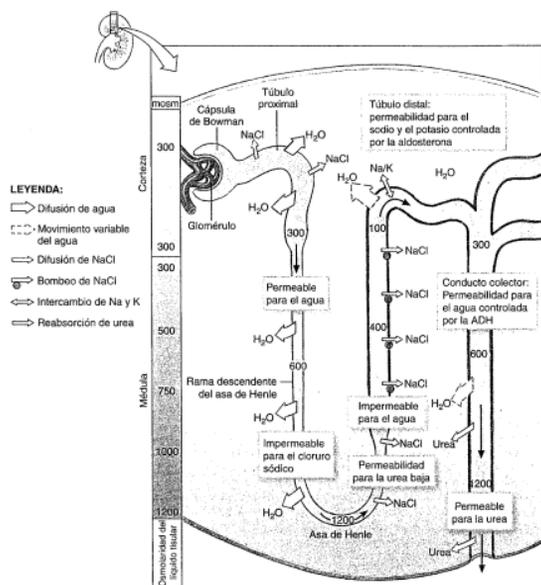
### Excreción de agua

La presión osmótica de la sangre está estrechamente regulada por el riñón. Cuando la ingestión de líquidos es elevada, el riñón excreta una orina diluida, reteniendo las sales y excretando principalmente agua. Cuando la ingestión de líquidos es escasa, el riñón retiene agua formando una orina más concentrada. Una persona deshidratada puede concentrar su orina hasta cuatro veces la concentración osmótica de su sangre. Esta importante capacidad para concentrar la orina hace posible la excreción de desechos con una mínima pérdida de agua.

La capacidad de los riñones de los mamíferos y de ciertas aves para producir una orina concentrada está relacionada con las interacciones que se producen entre el asa de Henle y los conductos colectores. El funcionamiento de estas estructuras trae como consecuencia la formación de un gradiente osmótico en el riñón, como se representa en la Figura 30-14. En la corteza, el líquido intersticial es isosmótico con respecto a la sangre, pero en las zonas más internas de la médula, la concentración osmótica es hasta cuatro veces más alta que la de la sangre (en los roedores y en otros mamíferos desérticos, que pueden producir una orina muy concentrada, el gradiente osmótico es mucho mayor que en el hombre). Las elevadas concentraciones osmóticas en la médula se consiguen por un intercambio de iones en el asa de Henle, mediante un **sistema multiplicador por contracorrientes**. El término "contracorrientes" hace referencia a que el fluido se mueve en direcciones opuestas por las dos ramas del

Figura 30-14

Mecanismo de concentración de la orina en los mamíferos. El sodio y el cloro se difunden o son bombeados activamente desde la rama ascendente del asa de Henle, y el agua sale pasivamente de la rama descendente, que es impermeable para el cloruro sódico. El cloruro sódico reabsorbido en la rama ascendente del asa de Henle y la urea reabsorbida en el conducto colector hacen que aumente la concentración osmótica en la médula del riñón, creando un gradiente osmótico relacionado con el control de la reabsorción del agua en el conducto colector.



asa de Henle: hacia abajo por la rama descendente y hacia arriba por la rama ascendente. El término "multiplicador" indica que el incremento de la concentración osmótica en la médula, alrededor del asa de Henle y los conductos colectores, se consigue por el intercambio de iones entre las dos ramas del asa.

Las características funcionales del sistema son las siguientes. La rama descendente del asa de Henle es permeable al agua pero impermeable a los solutos, mientras que la rama ascendente es casi impermeable al agua. El cloruro sódico se desplaza pasivamente desde la rama ascendente y es transportado activamente desde la porción gruesa de la rama ascendente a los fluidos de los tejidos circundantes (Figura 30-14). A medida que el líquido intersticial que rodea al asa se va concentrando más con los solutos, el agua va saliendo de la rama descendente por ósmosis. En la base del asa, el fluido tubular, ahora más concentrado, se desplaza hacia la rama ascendente, donde se difunde o bombea hacia fuera todavía más cloruro sódico. De esta manera, el efecto del movimiento de iones en la rama ascendente se multiplica a medida que aumenta la entrada de agua desde la rama descendente y se presenta un fluido más concentrado ante la bomba de iones de la rama ascendente (Figuras 30-14 y 30-15). Los capilares sanguíneos que rodean al asa de Henle, los **vasos rectos**, también se

disponen de manera que se producen contracorrientes. Esta disposición de los vasos sanguíneos es importante para que se mantenga el gradiente de concentración osmótica de la médula y la corteza.

El ajuste final de la concentración de la orina no tiene lugar en las asas de Henle, sino en los conductos colectores. La orina en formación que entra en el túbulo distal desde el asa de Henle está diluida (debido al bombeo de sal) y se diluye aún más por la reabsorción activa de más cloruro sódico en el túbulo distal. A continuación, la orina en formación, pobre en solutos pero con urea, pasa al conducto colector. Debido a la elevada concentración de solutos alrededor del conducto colector, el agua es bombeada hacia fuera de la orina. A medida que aumenta la concentración de la orina, la urea también se difunde fuera de ella. Las regiones inferiores del conducto colector son permeables a la urea y, hasta ahora, se han descubierto cuatro transportadores diferentes para el agua. Parte de esta urea retorna a la porción inferior de la rama ascendente del asa de Henle, pero ya que esta última es menos permeable para la urea, su concentración aumenta en el líquido del tejido de la médula. Esta acumulación de urea contribuye de forma significativa a incrementar la concentración osmótica de la médula y al mecanismo de multiplicación por contracorrientes (Figura 30-15).

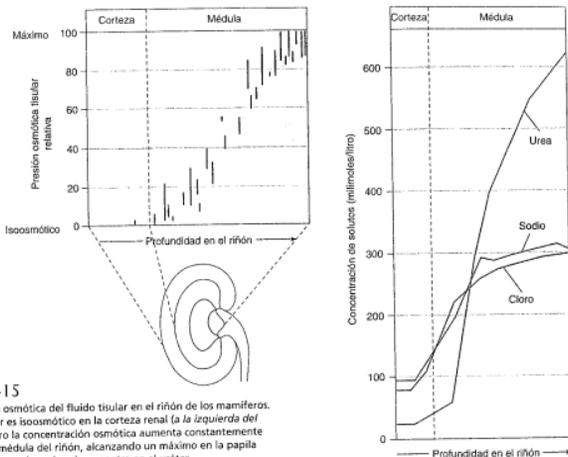


Figura 30-15

Concentración osmótica del fluido tisular en el riñón de los mamíferos. El fluido tisular es isosmótico en la corteza renal (a la izquierda del diagrama), pero la concentración osmótica aumenta constantemente a través de la médula del riñón, alcanzando un máximo en la papila renal, el punto en el que la orina penetra en el uréter.

La cantidad de agua recuperada y la concentración final de la orina dependen de la permeabilidad de las paredes del tubo colector distal y del conducto colector. Esta está controlada por la **hormona antidiurética (ADH, o vasopresina)**, que es liberada por el **lóbulo posterior de la hipófisis (neurohipofisis)**, véase p. 758). A su vez, la liberación de esta hormona está controlada por receptores especiales del encéfalo, que constantemente detectan y miden la presión osmótica de los líquidos de los que depende la liberación de esta hormona. Cuando ésta aumenta o cuando disminuye el volumen sanguíneo, por ejemplo durante una deshidratación, se libera más ADH desde la hipófisis. La ADH aumenta la permeabilidad del conducto colector, aumentando el número de los canales para el agua en las células epiteliales del conducto colector. Entonces, a medida que el fluido en el conducto colector va pasado por la región hiperosmótica de la médula renal, el agua se difunde a través de los canales y pasa al fluido intersticial circundante y de allí es conducida a la circulación sanguínea. La orina pierde agua y se hace cada vez más concentrada. Si ésta es la secuencia de pasos durante la deshidratación, no es difícil imaginar la respuesta del sistema ante una hiperhidratación: la hipófisis deja de liberar ADH, disminuye la cantidad de canales del conducto colector y se excreta un volumen elevado de orina diluida.

La distinta capacidad de los diferentes mamíferos para formar una orina concentrada está intrínsecamente relacionada con la longitud de sus asas de Henle. Los castores, que no tienen ninguna necesidad de conservar agua en el medio en que viven, presentan asas cortas y pueden concentrar su orina a una osmolaridad de solamente el doble de la de su plasma sanguíneo. Los hombres, con asas relativamente más largas, pueden formar una orina 4.2 veces más concentrada que el plasma sanguíneo. Como es fácil suponer, los mamíferos que

habitan en los desiertos tienen capacidades de concentración de la orina muy superiores. Un camello puede producir orina 8 veces más concentrada que su plasma, el gerbillo 14 veces, y la rata canguro australiana 22 veces. En esta criatura, el mayor concentrador de orina conocido, las asas de Henle se extienden hasta el extremo de una larga papila renal que llega hasta la mismísima boca del uréter.

## REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA

Hemos visto que un problema fundamental para los animales es mantener su medio interno en un estado que permita el funcionamiento celular normal. Los procesos bioquímicos son sensibles a los ambientes químicos y hasta aquí hemos examinado cómo se estabilizan estos últimos. Las reacciones bioquímicas también son extremadamente sensibles a la temperatura. Todas las enzimas tienen una temperatura óptima; a temperaturas diferentes de este óptimo, la función de la enzima se ve empujada. Por tanto, la temperatura representa una importante limitación para los animales, ya que todos necesitan mantener la estabilidad bioquímica. Cuando la temperatura corporal descende demasiado, los procesos metabólicos se ralentizan y la cantidad de energía que los animales pueden dedicar a sus actividades y a la reproducción se reduce. Si la temperatura del cuerpo sube demasiado, las reacciones metabólicas se desequilibran y la actividad enzimática se altera, o incluso se destruye. Así, los animales pueden vivir en un intervalo restringido de temperaturas, normalmente entre 0° y 40 °C. Los animales deben encontrar un hábitat en el que no se encuentren con temperaturas extremas, o deben desarrollarse

unos mecanismos que les permitan estabilizar su metabolismo independientemente de las temperaturas extremas del entorno.

Una diferencia de temperatura de 10 °C se ha convertido en un estándar que se utiliza para medir la sensibilidad a la temperatura de una función biológica. Este valor, denominado  $Q_{10}$ , se determina (para intervalos de temperatura de 10 °C exactamente) dividiendo, simplemente, el valor del ritmo de una función (como la tasa metabólica o la velocidad de una reacción enzimática) a la mayor temperatura, por el valor del ritmo de esa misma función a la menor temperatura en que puede producirse. En general, las reacciones metabólicas tienen unos valores de  $Q_{10}$  de aproximadamente 2.0 a 3.0. Los procesos puramente físicos tienen valores de  $Q_{10}$  mucho menores, generalmente próximos a 1.0.

## Ecotermia y endotermia

Los términos "sangre fría" y "sangre caliente" se han utilizado frecuentemente para dividir a los animales en dos grupos: los invertebrados y los vertebrados que son fríos al tacto; y aquellos otros, como el hombre, los demás mamíferos y las aves, que no lo son. Es cierto que la temperatura corporal de los mamíferos y las aves normalmente, aunque no siempre, supera a la del ambiente, pero un animal de "sangre fría" no está necesariamente frío. Los peces y los insectos tropicales, así como los reptiles que están tomando el sol, pueden tener una temperatura corporal igual, o incluso superior, a la de los propios mamíferos. Además, hay muchos mamíferos de "sangre caliente" que hibernan, y sus temperaturas corporales se acercan a la del punto de congelación del agua. Por lo tanto, los términos "sangre caliente" y "sangre fría" son enormemente subjetivos y poco concretos, pero están tan firmemente enraizados en nuestro vocabulario que para la mayor parte de los biólogos es más sencillo aceptar el uso de estos términos que tratar de cambiar la forma de pensar de la gente.

Los términos **poiquilotermo** (temperatura corporal que varía en relación con la temperatura ambiental) y **homotermo** (temperatura corporal constante y regulada independientemente de la temperatura ambiental) son utilizados frecuentemente por los zoológicos como alternativas a "sangre fría" y "sangre caliente", respectivamente. Estos términos, que hacen referencia a la variabilidad de la temperatura corporal, son más precisos e informativos, pero todavía presentan algún problema. Por ejemplo, los peces de las grandes profundidades marinas viven en ambientes en los que prácticamente no hay cambios de temperatura. Aún cuando su temperatura corporal es absolutamente estable, día tras día, poco se podría argumentar a favor de que los peces abisales sean homotermos. Además, entre las aves y los mamíferos, que son homotermos, hay muchos que permiten que su temperatura cambie entre el día y la noche o, como ocurre en el caso de los hibernantes, estacionalmente.

Los fisiólogos prefieren otra manera de describir las temperaturas corporales, una que refleja el hecho de que la temperatura de un animal es el resultado de un equilibrio entre la ganancia y la pérdida de calor. Todos los animales producen calor a partir de su metabolismo celular, pero en la mayoría el calor es expulsado a medida que se produce. En estos animales, los **ecotermos**, y la gran mayoría de los animales pertenecen a este grupo, la temperatura corporal únicamente está determinada por el ambiente. Mediante el comportamiento, muchos ecotermos utilizan su entorno para seleccionar zonas con una temperatura más favorable, por ejemplo, tomando el sol, pero la fuente de energía que utilizan para incrementar su temperatura corporal procede del ambiente, y no de su propio cuerpo. Por el contrario, algunos animales son capaces de producir y retener suficiente calor

como para elevar su propia temperatura corporal por encima de la del entorno, pero a un nivel estable. Ya que la fuente de su calor corporal es interna, reciben el nombre de **endotermos**. Estos escasos animales son las aves y los mamíferos, así como unos pocos reptiles y algunos peces que nadan a gran velocidad, y ciertos insectos que, al menos parcialmente, son endotermos. La endotermia permite a las aves y a los mamíferos estabilizar su temperatura interna de tal manera que los procesos bioquímicos y la función nerviosa pueden mantenerse a unos niveles altos y constantes de actividad. De esta forma, los endotermos pueden permanecer activos en invierno y explotar hábitat que están vedados para los ecotermos. En realidad, los endotermos que tienen una relación superficie/volumen grande (los que son pequeños), sufren una importante pérdida de calor, están limitados por la disponibilidad de alimentos, o ambas cosas, y muestran tendencia a disminuir su actividad y a hibernar en las zonas de clima más frío.

## Cómo consiguen los animales ecotermos ser independientes de la temperatura ambiental

### Ajustes de la conducta

Aunque los animales ecotermos no pueden controlar fisiológicamente su temperatura corporal, muchos de ellos son capaces de regularla, y con una precisión considerable, mediante el comportamiento. Los ecotermos, en muchas ocasiones, tienen la opción de buscar zonas en su entorno, en las que la temperatura sea favorable para sus actividades. Algunos ecotermos, como los lagartos del desierto, se aprovechan de los cambios de la radiación solar a lo largo del día para mantener su temperatura corporal relativamente constante (Figura 30-16). Por la mañana temprana asoman la cabeza desde su madriguera para absorber el calor del sol. A media mañana salen de la madriguera y se ponen a tomar el sol con el cuerpo aplastado para absorber el calor. A medida que el día se va haciendo más caluroso, se ponen de cara al sol, para reducir así la superficie corporal expuesta, y levantan el cuerpo para aislarse del suelo caliente. En las horas más calurosas del día, los lagartos pueden volver a sus madrigueras. Más tarde, salen para tomar nuevamente el sol, cuando éste está bajo y la temperatura del aire disminuye.

Estos patrones de conducta ayudan a mantener una temperatura corporal relativamente constante entre 36° y 39 °C, mientras que la temperatura del aire oscila entre 20° y 44 °C. Algunos lagartos pueden tolerar mediodías muy calurosos sin protegerse. La gran falta del desierto del suroeste de los Estados Unidos prefiere una temperatura corporal de 42 °C cuando está en plena actividad, y puede tolerar subidas hasta los 47 °C, una temperatura que es letal para todas las aves y mamíferos, así como para la mayoría de los demás reptiles. Es evidente que el término "sangre fría" no puede aplicarse a estos animales.

### Ajustes metabólicos

Incluso sin la ayuda de los ajustes del comportamiento que acabamos de describir, la mayoría de los ecotermos puede ajustar sus ritmos metabólicos a la temperatura reinante, de tal manera que la intensidad del metabolismo permanezca prácticamente constante. Esto recibe el nombre de **compensación de la temperatura** e implica complejos ajustes bioquímicos y celulares. Estos ajustes permiten a un pez o a un salamandra, por ejemplo, tener el mismo nivel de actividad tanto en ambientes fríos como calientes. Así, mientras los endotermos alcanzan la homeostasi metabólica regulando su temperatura corporal independientemente de la temperatura del ambiente, los ecotermos logran casi lo mismo regulando directamente su metabolismo, independientemente de la temperatura corporal. Esto también es una forma de homeostasi.

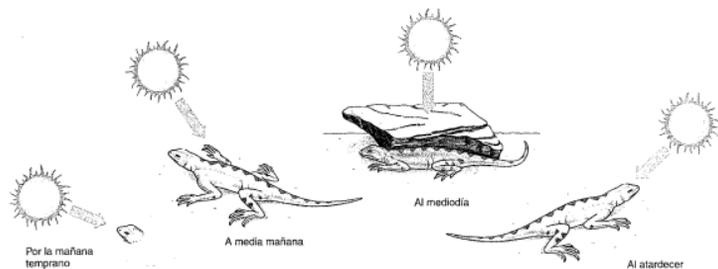


Figura 30-16

Regulación de la temperatura corporal mediante el comportamiento en un lagarto del desierto. Por la mañana, el lagarto absorbe el calor del sol a través de su cabeza, mientras mantiene el resto del cuerpo protegido del aire fresco de la mañana. Más tarde sale del todo para tomar el sol. Al mediodía, cuando la temperatura de su cuerpo podría aumentar demasiado, busca la sombra para protegerse del calor. Al atardecer, cuando la temperatura del aire disminuye, abandona la sombra y se sitúa paralelo a los rayos solares.

### Regulación de la temperatura en los animales endotermos

La temperatura corporal de la mayor parte de los mamíferos varía entre los 36° y 38 °C, algo más baja que las de las aves, en las que varía entre 40° y 42 °C. Estas temperaturas se mantienen mediante un delicado equilibrio entre la producción y la pérdida de calor, y éste es un asunto ciertamente complicado, dado que estos animales constantemente están alternando periodos de descanso con explosiones de actividad en las que se produce calor.

El calor generado por el metabolismo del animal incluye el que se produce por la oxidación de los alimentos, el metabolismo celular basal y la contracción muscular. Ya que en los endotermos la mayor parte de la ingesta diaria de calorías es necesaria para producir calor, sobre todo con una temperatura ambiental fría, los endotermos necesitan comer más que los ectotermos del mismo tamaño. El calor se pierde por radiación, conducción y convección (movimiento del aire) a un ambiente más frío, y por evaporación del agua (Figura 30-17). Un ave o un mamífero pueden controlar los procesos de producción y pérdida de calor dentro de unos límites bastante amplios. Si el animal se enfría demasiado, puede aumentar su producción de calor con una mayor actividad muscular (mediante el ejercicio o tirando) y disminuir la pérdida de calor con un mejor aislamiento. Si el animal se calienta en exceso, puede disminuir la producción de calor y aumentar su pérdida. Examinaremos estos procesos con los siguientes ejemplos.

#### Adaptaciones a los ambientes calurosos

A pesar de las duras condiciones de los desiertos (calor intenso durante el día, frío durante la noche, y escasez de agua, de vegetación y de lugares donde cobijarse), muchos tipos de animales viven con éxito en ellos. Los mamíferos desérticos de menor tamaño son, fundamentalmente, **fósoros** (están bien dotados para excavar galerías) o **nocturnos** (son activos durante la noche). La temperatura más baja y la mayor humedad de las galerías ayudan a reducir la pérdida de agua por evaporación. Como se ha explicado antes (p. 670), algunos mamíferos del desierto, como la rata canguro o la ardilla de tierra de los desiertos americanos, pueden, si lo precisan,

obtener toda el agua que necesitan a partir de sus secos alimentos, sin llegar a beber jamás. Estos animales producen una orina muy concentrada y unas heces prácticamente secas.

Ovviamente, los grandes ungulados (mamíferos ruminantes con pezuñas) de los desiertos, no pueden escapar al calor excavando galerías. Animales como los camellos y los antílopes del desierto

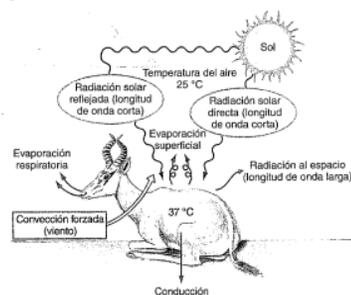


Figura 30-17

Intercambio de calor entre el cuerpo de un mamífero grande y su ambiente durante un día caluroso. Las flechas rojas indican las fuentes de ganancia neta de temperatura por el animal (todas ellas por radiación); las flechas azules indican las vías de pérdida neta de calor (enfriamiento por evaporación, conducción al suelo, radiación de onda larga a la atmósfera y convección forzada por el viento). Si la temperatura del aire y la del suelo son más elevadas que la del animal, las flechas de la convección forzada, la conducción y la radiación desde el espacio deben invertirse. Entonces el animal solo puede perder calor por medio del enfriamiento por evaporación.

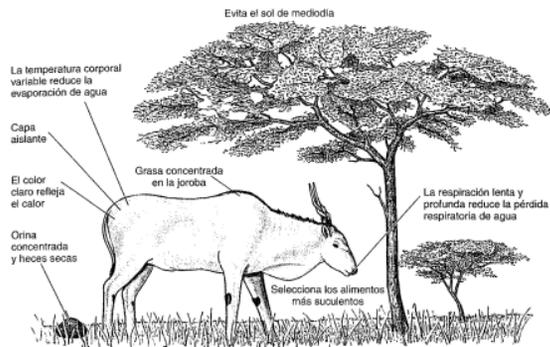


Figura 30-18

Adaptaciones fisiológicas y del comportamiento del eland común para regular la temperatura corporal en la cálida y árida sabana de África Central.

(gacelas, oryx y eland o antílope taurógrado) poseen una serie de adaptaciones para enfrentarse al calor y a la deshidratación. Las del eland se muestran en la Figura 30-18. Los mecanismos para controlar la pérdida de agua y evitar el sobrecalentamiento están íntimamente ligados. El color claro brillante de la piel refleja la luz incidente del sol, y la piel misma es un excelente aislante que actúa manteniendo el calor fuera del cuerpo. El calor se pierde por convección y por conducción en las partes inferiores del animal, donde el pelaje es muy fino. El tejido adiposo, una reserva alimentaria esencial, se acumula en una joroba dorsal en vez de distribuirse uniformemente bajo la piel, donde podría impedir la pérdida de calor por radiación.

El eland evita la pérdida de agua por evaporación, el único medio que tiene el animal para enfriarse cuando la temperatura ambiental es más alta que la del cuerpo, permitiendo que su temperatura corporal disminuya durante la fría noche y que después aumente lentamente durante el día, a medida que el cuerpo almacena el calor. Sólo cuando la temperatura corporal alcanza los 41 °C, el eland debe evitar un mayor aumento, mediante un **enfriamiento por evaporación**, sudando y jadeando. La humedad respiratoria es condensada y reabsorbida en los conductos respiratorios a medida que el aire va siendo expulsado al exterior. El agua también se conserva por medio de la producción de una orina muy concentrada y unas heces secas. Todas estas adaptaciones también están desarrolladas en un grado similar, o incluso mayor, en los camellos, probablemente los mejor adaptados a la vida en el desierto de todos los grandes mamíferos.

#### Adaptaciones a los ambientes fríos

En los ambientes fríos, los mamíferos y las aves utilizan dos mecanismos principales para mantener la homeostasis: (1) **disminución de la conductividad**, es decir, reducción de la pérdida de calor aumentando la eficacia del aislamiento y (2) **aumento de la producción calórica**.

En todos los mamíferos que viven en las regiones frías de la tierra, el grosor del pelaje aumenta en invierno, a veces hasta en un 50%. La gruesa bota constituye la capa aislante principal, mientras que los pelos largos y más visibles protegen frente al desgaste y ofrecen una coloración protectora. No obstante, y en contra de lo que ocurre en el monco del cuerpo, que está bien aislado, los "salientes" (patas, cola, orejas y hocico) de los animales árticos están poco aislados y se encuentran expuestos a enfriamientos rápidos. Para evitar que estas partes se conviertan en las principales vías de pérdida de calor, se les permite enfriarse a temperaturas bajas, a veces próximas al punto de congelación. No obstante, el calor de la sangre arterial no se pierde del cuerpo, ya que hay un sistema de **intercambio calórico por contracorrientes** entre la sangre caliente que se dirige hacia los salientes y la

sangre fría que retorna desde ellos. En las patas de los mamíferos o las aves del ártico, la sangre arterial circula cerca de una red de pequeñas venas. Debido a que la sangre arterial fluye en dirección contraria a la sangre venosa de retorno, el calor se intercambia, de forma bastante eficaz, entre esa arteria y las venas de alrededor. Cuando la sangre arterial llega a los dedos de la pata, casi todo el calor ha sido transferido a la sangre venosa de retorno (Figura 30-19). De este modo, es poco el calor que se pierde desde las regiones distales y mal aisladas de las extremidades al frío aire circundante. Los intercambios calóricos por contracorrientes en los ápices también son frecuentes en los mamíferos acuáticos como las focas o las ballenas, cuyas aletas están mal aisladas y podrían representar vías de enfriamiento importantes si no existiesen estos mecanismos de retención del calor.

Una consecuencia del intercambio calórico periférico es que las patas y pies de los mamíferos y las aves que viven en ambientes fríos deben operar con temperaturas bajas. Las temperaturas de los pies del zorro ártico y del caribú están muy poco por encima del punto de congelación; de hecho, pueden ser incluso inferiores a 0 °C en las pezuñas y en las almohadillas plantares. Para mantener flexible y móvil el pie a temperaturas tan bajas, la grasa de las extremidades tiene un punto de congelación muy bajo, hasta 30°C más bajo que el de la grasa corporal normal.

En condiciones de frío intenso, todos los mamíferos pueden producir más calor **aumentando la actividad muscular**, bien por medio del ejercicio o tirando. Todos conocemos la eficacia de ambas cosas. Cuando está expuesta a un frío intenso, una persona puede aumentar la producción de calor más de 18 veces con una tiritera violenta. Otra fuente de calor es el aumento de la oxidación de los alimentos, especialmente las reservas de grasa parada (la grasa parada se describe en la p. 720). Este mecanismo se denomina **termogénesis no tiritante**.

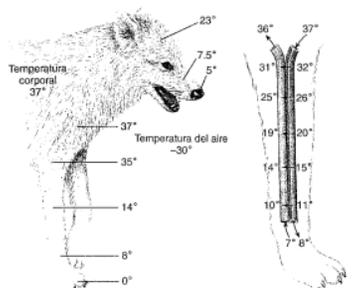


Figura 30-19

Intercambio de calor por contracorrientes en la pata del lobo ártico. El esquema de la izquierda muestra cómo se enfrían las extremidades cuando el animal se expone a las bajas temperaturas del aire. El esquema de la derecha muestra un fragmento de una arteria y una vena de la pata delantera, donde se puede ver la forma en la que se intercambia calor entre la sangre arterial y la sangre venosa. De esta forma el calor es devuelto al cuerpo y conservado.

Los mamíferos pequeños, como lemingos, ratas y ratones, se enfrentan al problema de un ambiente frío de una manera bien distinta. Estos pequeños animales no siempre están tan bien aislados como los mamíferos grandes, porque el grosor de su pelaje está limitado por la necesidad de mantener la movilidad. Por esta razón, estos animales han explotado con éxito las excelentes propiedades aislantes de la nieve y viven bajo ella en pequeñas galerías excavadas en el suelo del bosque, donde además también encuentran su alimento. En este ambiente subnivivo, la temperatura rara vez baja de  $-5^{\circ}\text{C}$ , aunque la temperatura del aire exterior pueda ser de  $-50^{\circ}\text{C}$ . El aislamiento de la nieve disminuye la conductividad térmica de los mamíferos pequeños, de la misma forma que el pelaje lo hace en los mamíferos grandes. El vivir por debajo de la nieve es realmente una manera de evitar el frío.

### Hipotermia adaptativa en las aves y los mamíferos

La endotermia es energéticamente cara. Mientras que un ectotermo puede sobrevivir durante semanas en un ambiente frío sin comer, un endotermo siempre debe tener reservas energéticas para compensar su alta tasa metabólica. El problema es especialmente agudo para las aves y los mamíferos de pequeño tamaño, ya que debido a su intenso metabolismo, deben consumir cada día una cantidad de alimentos equivalente a su propio peso para poder mantener su homeotermia (el consumo de alimentos por las aves se trata en la p. 594, y el de los mamíferos en la p. 620). No sorprende entonces el que algunas aves y mamíferos pequeños hayan desarrollado hábitos para abandonar la homeotermia durante períodos que van desde algunas horas hasta varios meses, y que les permiten reducir su temperatura corporal hasta igualarla o situarla justo por encima de la temperatura del aire que los rodea.

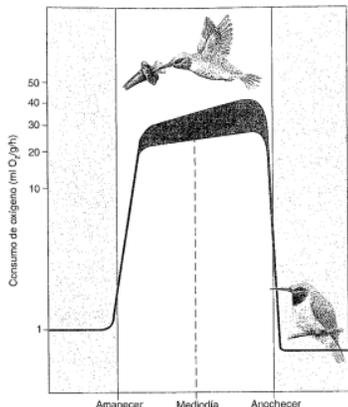


Figura 30-20

Letargo diario (torpor) en los colibríes. La temperatura del cuerpo y el consumo de oxígeno (línea roja) son elevados cuando los colibríes están activos durante el día, pero disminuyen hasta 1/20 de estos niveles cuando se alejatan al atardecer. El letargo hace que disminuya notablemente la demanda de energía, que entonces este pájaro puede obtener a partir de sus limitadas reservas.

Algunos mamíferos muy pequeños, como los murciélagos, mantienen una temperatura corporal alta cuando están activos, pero la bajan mucho cuando están inactivos o dormidos. Esto recibe el nombre de **letargo diario** (torpor), una hipotermia adaptativa que proporciona un enorme ahorro de energía a los endotermos pequeños que, con una temperatura corporal normal, nunca pasan más días que unas pocas horas sin hambre. Los colibríes también pueden bajar su



Figura 30-21

Marmota, *Marmota monax* (orden Rodentia), hibernando en una madriguera que se ha puesto al descubierto mientras el animal dormía, ajeno a la intrusión. Las marmotas inician la hibernación a finales de septiembre, cuando el tiempo es todavía bastante caloroso, y pueden dormir durante seis meses. El animal se vuelve rígido y bastante frío al tacto. La respiración es imperceptible y muy lenta (aproximadamente una inspiración cada cinco minutos). Aunque parece muerto, la marmota podría despertar si la temperatura de la madriguera bajase peligrosamente.

temperatura corporal durante la noche, cuando tienen pocos alimentos disponibles (Figura 30-20).

Muchos mamíferos de pequeño y mediano tamaño, que habitan en regiones nortías templadas, solucionan el problema de la escasez de alimento y las bajas temperaturas del invierno entrando en un estado de sopor, prolongado y controlado. Los ratones saltadores hibernantes, como las ardillas de tierra, los ratones saltadores, las marmotas y alíes (Figura 30-21), se preparan para la hibernación acumulando grandes cantidades de grasa corporal. La entrada en hibernación es gradual. Después de unos días de "ensayos", durante los cuales la temperatura corporal disminuye unos pocos grados y después vuelve a un valor normal, el animal se enfría hasta alcanzar una diferencia de un grado, o menos, con la temperatura ambiental. El metabolismo disminuye a una fracción del normal. En las ardillas de tierra, por ejemplo, el ritmo respiratorio disminuye, respecto al normal de 200 inspiraciones por minuto, a 4 o 5 por minuto, y el ritmo cardíaco pasa de 150 a 15 latidos por minuto. Durante la fase de reactivación, el animal hibernante produce calor, tanto tirando violentamente como por medio de la termogénesis no tiritante.

## RESUMEN

A lo largo de la vida, la materia y la energía pasan a través del cuerpo, produciendo perturbaciones del estado fisiológico interno. La homeostasis, la capacidad del organismo para mantener la estabilidad interna a pesar de estas perturbaciones, es una característica de todos los seres vivos. La homeostasis supone la actividad coordinada de varios mecanismos fisiológicos y bioquímicos, y es posible relacionar los principales sucesos de la evolución animal con el incremento de la independencia interna respecto a los cambios que se producen en el medio circundante. En este capítulo hemos examinado dos aspectos de la homeostasis: (1) la capacidad variable de los animales para estabilizar la composición osmótica y química de la sangre y (2) la capacidad de los animales para regular su temperatura en los ambientes en los que esa es variable.

La mayor parte de los invertebrados marinos pueden depender, o de la estabilidad osmótica del océano, con el que son osmóticamente conformes, o deben ser capaces de tolerar grandes fluctuaciones de la salinidad ambiental. Algunas de estas últimas presentan una capacidad limitada de regulación osmótica, esto es, un poder limitado para neutralizar los cambios osmóticos internos, mediante el desarrollo de órganos reguladores especializados. Todos los animales que viven en agua dulce son hiperosmóticos con respecto a su medio, y han desarrollado mecanismos para recuperar sales a partir del ambiente y eliminar el exceso de agua que penetra en su cuerpo por ósmosis.

Todos los vertebrados presentan una excelente homeostasis osmótica. Los cetáceos marinos mantienen sus fluidos corporales marcadamente hiposmóticos en relación con el medio, bebiendo agua marina y destilándola fisiológicamente. Los elasmobranchios (tiburones y rayas) han adoptado una estrategia de homeostasis osmótica, reteniendo urea y óxido de trimetilamina (TMAO) en su sangre.

El riñón es el principal órgano para regular la composición química y osmótica de la sangre. En todos los mamíferos, el riñón es una modificación de un par de nefronas que forma una estructura tubular que va introduciendo una secreción fluida filtrada de la sangre o del líquido intersticial, dentro de un riñón en el que esa secreción se modifica selectivamente para formar orina. Los vertebrados terrestres presentan riñones particularmente complejos, ya que deben ser capaces de regular estrechamente el contenido de agua en la sangre, equilibrando las pérdidas y ganancias. La unidad excretora básica es compuesta por un glomerulo en el que se produce un ultrafiltrado de la sangre y por un riñón nefrónico, en el que la orina en formación es modificada selectivamente por el epitelio del riñón. El agua, las sales

Algunos mamíferos como los osos, los tejones, los mapaches y las zarigüeyas entran en un estado de sopor prolongado durante el invierno, aunque sin una disminución aparente de la temperatura corporal, lo cual no puede considerarse como una auténtica hibernación. Los osos de los bosques del norte pueden dormir durante varios meses. El ritmo cardíaco de un oso puede disminuir de 40 a 10 latidos por minuto, pero su temperatura corporal permanece normal, y el oso puede despertar si se le molesta lo suficiente. Cierro biólogo, intrépido pero inconsciente, aprendió rápidamente con qué facilidad se despierta un oso hibernando cuando entro en su guarida e intenté tomarle la temperatura rectal con un termómetro!

Algunos invertebrados y vertebrados pueden entrar en un estado de somnolencia durante el verano llamado **estivación** o "sueño estival". En este estado el ritmo cardíaco disminuye y el metabolismo se ralentiza cuando la temperatura es elevada, el alimento escasea, o cuando hay peligro de deshidratación. Algunos ejemplos de animales que están son los caracoles terrestres, los cangrejos azules terrestres, el pez pulmonado africano, la tortuga del desierto, los ratones pigmeos y las ardillas terrestres colombianas.

y otros materiales aprovechables pasan, tras ser reabsorbidos, a la circulación peritubular, y ciertos desechos son secretados desde la circulación a la orina. Todos los mamíferos y algunas aves pueden producir una orina más concentrada que la sangre, por medio de un sistema multiplicador por contracorrientes localizado en el asa de Henle, una especialización que no poseen los demás vertebrados.

La temperatura tiene un efecto muy marcado sobre el ritmo de las reacciones bioquímicas y, por ello, sobre el metabolismo y la actividad de todos los animales. Los animales pueden clasificarse según su temperatura corporal sea variable (poiquilotermos) o estable (homeotermos), o por la fuente de calor corporal, externa (ectotermos) o interna (endotermos).

Los ectotermos se liberan parcialmente de sus limitaciones térmicas bien sea buscando hábitats de temperaturas favorables, mediante comportamientos de termoregulación, o ajustando su metabolismo a la temperatura reinante mediante alteraciones bioquímicas.

Las aves y los mamíferos endotermos se diferencian de los ectotermos en que poseen una tasa de producción de calor metabólico más elevada y una tasa de conductividad del calor del cuerpo mucho más baja. Mantienen su temperatura corporal constante equilibrando la producción con la pérdida de calor.

Los mamíferos pequeños de hábitat cálidos se protegen de las temperaturas altas y reducen la pérdida de agua por evaporación excavando galerías. Los mamíferos grandes emplean diversas estrategias para enfrentarse a la exposición directa al calor, como reflejar los rayos del sol, almacenar el calor del cuerpo, o mediante el enfriamiento por evaporación.

Los animales endotermos de hábitat fríos mantienen su temperatura corporal disminuyendo la pérdida de calor con pelajes o plumajes gruesos, mediante enfriamientos periféricos, y por el incremento de la producción de calor mediante la termogénesis tiritante o no tiritante. Los endotermos de pequeño tamaño pueden entrar las bajas temperaturas viviendo bajo la nieve.

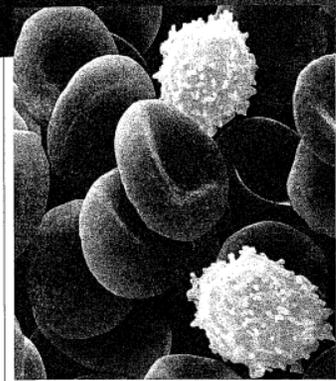
La hipotermia adaptativa es una estrategia utilizada por mamíferos y aves de pequeño tamaño, para disminuir las demandas energéticas durante períodos de inactividad (letargo diario) o períodos prolongados y escasa disponibilidad de alimento (hibernación). Algunos invertebrados y vertebrados entran en un estado similar durante el invierno cuando las temperaturas son altas. Los animales escasean y cuando existe riesgo de sufrir una deshidratación (estivación).

## CUESTIONARIO

- Defina la homeostasis. ¿Qué ventajas evolutivas puede suponer para el éxito de una especie el mantenimiento de la homeostasis interna?
- Los problemas relacionados con el equilibrio hídrico podrían haberse originado cuando los primeros metazoos empezaron a invadir los estuarios y los ríos. Describa los retos fisiológicos a que tuvieron que enfrentarse los invertebrados marinos para entrar en aguas dulces, utilizando a los crustáceos como ejemplo; sugiera soluciones a estos problemas.
- Diferencie entre los siguientes pares de términos: conformidad osmótica y regulación osmótica; estenohalino y eurihalino; hiperosmótico e hiposmótico.
- Los salmones jóvenes emigran desde los ríos en que nacen hasta el mar, pasando desde un ambiente sal a otro en el que hay tres veces más sal que en sus líquidos corporales. Describa los problemas osmóticos en cada uno de estos ambientes y los ajustes metabólicos que los salmones necesitan hacer para poder pasar del agua dulce al mar.
- La mayoría de los invertebrados marinos son conformistas osmóticos. ¿En qué se diferencia la composición de su fluido corporal con respecto a la de los moluscos y rayas, que también están casi en equilibrio osmótico con su ambiente?
- ¿Qué estrategia utiliza la rata canguro para sobrevivir en el desierto sin beber nada de agua?
- ¿Qué animales poseen glándulas salinas? ¿Cuál es su función?
- Explique la función de las vacuolas pulsátiles basándose en la siguiente afirmación: "Para expulsar una cantidad de líquido equivalente en volumen al volumen del propio organismo, un protozoo de agua dulce requiere de 4 a 53 minutos, y algunas especies marinas necesitan entre 2 y 5 horas".
- ¿En qué se diferencian, estructural y funcionalmente, un protonefridio y un nefridio verdadero (metanefridio)? ¿En qué se parecen?
- Describa los estados del desarrollo de los riñones de los anfibios. ¿En qué se diferencia la secuencia del desarrollo en los anfibios en comparación con la de los anfibios y los peces?
- ¿En qué se parecen, estructural y fisiológicamente, el nefridio de las lombrices de tierra y la nefrona humana?
- Describa lo que sucede en los siguientes estados de la formación de la orina en la nefrona de los mamíferos: filtración, reabsorción tubular y secreción tubular.
- Explique cómo circula el cloruro sódico entre las ramas ascendente y descendente del asa de Henle en el riñón de los mamíferos, y la permeabilidad especial de estos túbulos, que hacen que el fluido intersticial alcance en la médula renal una concentración osmótica elevada. Explique el papel de la urea en la producción de una concentración osmótica elevada en el líquido intersticial de la médula.
- Explique cómo controla la hormona antidiurética (vasopresina) la excreción de agua en el riñón de los mamíferos.
- Defina los siguientes términos y comente sus limitaciones (si las hay), en función de las relaciones térmicas de los animales respecto al ambiente: poiquilotermia, homeotermia, ectotermia, endotermia.
- Defienda la siguiente afirmación: "Tanto los ectotermos como los endotermos alcanzan la homeostasis metabólica en ambientes con temperaturas variables, pero ambos emplean estrategias fisiológicas completamente diferentes".
- Los grandes mamíferos viven con éxito tanto en los desiertos como en el Ártico. Describa las diferentes adaptaciones que utilizan para mantener su homeostasis en estos ambientes.
- Explique por qué es ventajoso para ciertas aves y mamíferos pequeños abandonar la homeotermia durante períodos breves o extensos de sus vidas.

## BIBLIOGRAFÍA

- Beyenbach, K. W. 2003. Transport mechanisms of divalent in Malpighian tubules of insects. *J. Exp. Biol.* **206**:3945-3956. *Una excelente revisión de la secreción en los túbulos de Malpighio de los insectos hematofagos en comparación con los insectos acuáticos y terrestres.*
- Cossins, A. R., and K. Bowler. 1987. *Temperature biology of animals*. London, Chapman and Hall. *Tratado exhaustivo sobre los ectotermos y los endotermos.*
- Heinrich, B. 1996. *The thermal wariors: strategies of insect survival*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. *Describe las asombrosas maneras en que los insectos responden a los cambios de temperatura en su ambiente.*
- Ianowski, J. P., and M. J. O'Donnell. 2004. Basolateral ion transport mechanisms during fluid secretion by *Drosophila* Malpighian tubules. Na<sup>+</sup> recycling. Na<sup>+</sup> K<sup>+</sup> 2Cl cotransport and Cl conductance. *J. Exp. Biol.* **207**:2599-2609. *Separara en la que se presentan los datos en los que se basa un modelo revisado de secreción en los túbulos de Malpighio de un insecto terrestre.*
- Louw, G. N. 1993. *Physiological animal ecology*. New York, Longman Scientific & Technical. *Estudio claramente presentado sobre la termorregulación y las relaciones de los animales con el agua.*
- Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2001. *Ectekt animal physiology: mechanisms and adaptations*. New York, W. H. Freeman & Company. *Tratado exhaustivo y comparativo de fisiología animal.*
- Sands, J. M. 1999. Urea transport: it's not just "freely diffusible" anymore. *News Physiol. Sci.* **14**:40-47. *Resumen los estudios que se han realizado sobre las proteínas transportadoras de urea en el conducto colector de la nefrona.*
- Schmidt-Nielsen, K. 1981. Countercurrent systems in animals. *Sci. Am.* **244**:118-128 (May). *Explica cómo los sistemas de contracorriente transfieren calor, gases o iones entre fluidos que se mueven en direcciones opuestas.*
- Schultz, S. G. 1996. Homeostasis. Humpty Dumpty and integrative biology. *News Physiol. Sci.* **11**:238-246. *Describe el papel fundamental que desempeña la homeostasis en el estudio de los sistemas fisiológicos.*
- Smith, H. W. 1953. From fish to philosopher. Boston, Little, Brown & Company. *Tratado clásico sobre la evolución del riñón de los vertebrados.*
- Storey, K. B., and J. M. Storey. 1990. Frozen and alive. *Sci. Am.* **263**:92-99 (Dec.). *Explica la forma en que algunas animales emplean estrategias para sobrevivir completa o casi completamente congelados durante los meses de invierno.*
- Willmer, P., G. Stone, and I. Johnston. 2005. *Environmental physiology of animals*, ed. 2. Oxford, Blackwell science Ltd. *Información bien escrita sobre las adaptaciones al ambiente de los vertebrados e invertebrados.*



Micrografía electrónica de barrido de varias células sanguíneas.

## 31

## Fluidos internos y respiración

## El descubrimiento de William Harvey

Incesantemente, y durante toda la vida de una persona, su corazón está bombeando sangre por arterias, capilares y venas, a razón de 5 litros por minuto aproximadamente; hasta que llega el momento de la muerte, a una edad normal, el corazón se ha contraído alrededor de 2500 millones de veces, y ha bombeado unos 3000 toneladas de sangre. Cuando el corazón deja de latir, la vida también se acaba.

La gran importancia del corazón y de sus contracciones para la vida del hombre es bien conocida desde la antigüedad, probablemente desde que el hombre existe. No obstante, la circulación de la sangre, el hecho de que el corazón la bombea hacia las arterias y que retorne a él por las venas, sólo se conoce desde hace unos pocos centenares de años. La primera descripción correcta de la circulación de la sangre la realizó el médico inglés William Harvey, que inicialmente recibió fuertes críticas cuando lo publicó en 1628.

Varios siglos antes el anatomista griego Galeno había dicho que el aire entraba en el corazón a través de la triquesa y que la sangre podía pasar de un ventrículo al otro por unos "poros" situados en el

tubique interventricular. Galeno también creía que, desde el corazón, la sangre recorre todos los vasos y luego retorna por el mismo camino, es decir, se produce un flujo y reflujo de sangre. Aún cuando no había casi nada de cierto en esta idea, fue obstinadamente mantenida hasta la publicación de Harvey.

Las conclusiones de Harvey se fundamentaban en sólidas pruebas experimentales. Utilizó diversos animales para sus experimentos y criticó a los especialistas en anatomía humana, indicando que si hubiesen estudiado la anatomía de los vertebrados inferiores, podrían haber comprendido la estructura del circuito sanguíneo. Haciendo ligaduras en las arterias, Harvey observó que la región entre el corazón y la ligadura se hincha. Si la ligadura la realizaba en las venas, la hinchazón se producía más allá de la ligadura. Cuando cortaba los vasos, la sangre salía de las arterias por el extremo del corte más próximo al corazón, y con las venas sucedía lo contrario. Mediante estos experimentos Harvey descubrió el esquema correcto de la circulación de la sangre, aunque no pudo ver los capilares que conectan los flujos arterial y venoso.

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanipz14e](http://www.mhhe.com/hickmanipz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

Los organismos unicelulares viven en contacto directo con su medio. Obtienen los nutrientes y el oxígeno, y expulsan los residuos, directamente a través de su superficie celular. Estos organismos son tan pequeños que no necesitan sistemas internos de transporte especiales, ya que les bastan las corrientes que se producen en su citoplasma. Incluso algunas formas pluricelulares sencillas, como las esponjas, los cnidarios y los platelmintos, tienen una organización interna tan simple y unas demandas metabólicas tan bajas, que no necesitan sistema circulatorio. La mayoría de los demás organismos pluricelulares, por su tamaño, actividad y complejidad, necesitan tener un sistema circulatorio especializado para transportar los nutrientes, los productos de desecho y los gases respiratorios, hasta y desde todos los tejidos de su cuerpo. Además de cubrir estas necesidades de transporte primario, los sistemas circulatorios han asumido otras funciones adicionales. Transportan las hormonas (Capítulo 34) desde las glándulas a las células en que se producen hasta los órganos diana donde, junto al sistema nervioso (Capítulo 33), controlarán las funciones del organismo. El agua, los iones y otros muchos componentes de los líquidos corporales se distribuyen e intercambian entre diferentes órganos y tejidos. La respuesta eficaz frente a una enfermedad o ante una herida, se acelera enormemente cuando se posee un sistema circulatorio eficaz. Los animales homeotermos, las aves y los mamíferos dependen en gran manera de la circulación sanguínea para conservar o disipar el calor, según sea necesario, para mantener constante la temperatura corporal.

El intercambio de gases por difusión a través de la superficie de las membranas exclusivamente sólo se puede producir en organismos muy pequeños, de menos de 1 mm de diámetro. Por ejemplo, en los organismos unicelulares, el oxígeno se capta y el dióxido de carbono se expulsa por esta vía, ya que la distancia de difusión es pequeña y el área superficial del organismo es grande en relación con su volumen. A medida que los animales aumentaron de tamaño y desarrollaron cubiertas impermeables, se originaron estructuras especializadas, como los pulmones o las branquias, para incrementar la superficie eficaz para el intercambio de gases. Además, debido a que los gases se

difunden demasiado lentamente a través de los tejidos vivos, también se hizo necesaria la presencia de un sistema circulatorio para distribuir los gases hasta y desde los tejidos profundos del cuerpo. Estas adaptaciones siguen siendo insuficientes para los animales complejos con una tasa de respiración celular elevada. La solubilidad del oxígeno en el plasma sanguíneo es tan pequeña que el plasma solo no puede transportar todo el oxígeno necesario para cubrir todas las demandas metabólicas. El desarrollo de proteínas sanguíneas transportadoras de oxígeno, como la hemoglobina, que parece que se desarrollaron en conjunción con la evolución del sistema circulatorio, incrementó mucho la capacidad de la sangre para transportar el oxígeno. Así, lo que empezó como un requisito simple y fácil de satisfacer, dio lugar a la evolución de varias adaptaciones respiratorias y circulatorias complejas y fundamentales.

## MEDIO INTERNO FLUIDO

El fluido corporal de un organismo unicelular es su citoplasma celular, una sustancia gelatinosa en la que se encuentran flotando los diferentes sistemas de membranas y los orgánulos celulares. En los animales pluricelulares, los fluidos corporales están divididos en dos compartimentos principales, **intracelular** y **extracelular**. El fluido intracelular (también denominado líquido intracelular) se encuentra en el interior de todas las células del cuerpo. El fluido (o líquido) extracelular rodea externamente a las células (Figura 31-1A). De esta forma, las células están sumergidas en un medio líquido propio, el fluido extracelular, que amortigua los cambios físicos y químicos, en ocasiones importantes, que se producen fuera del cuerpo. Originalmente, la importancia del líquido extracelular fue puesta de relieve por el gran fisiólogo francés Claude Bernard (Figura 31-2). En los animales que tienen sistemas circulatorios cerrados (vertebrados, anélidos y otros pocos grupos de invertebrados, p. 691) el líquido extracelular se puede subdividir en **plasma sanguíneo** y **líquido intersticial (intracelular)** (Figura 31-1A). El plasma está contenido

dentro de los vasos sanguíneos, mientras que el líquido intersticial, o fluido tisular, como también se le denomina, ocupa el espacio inmediato alrededor de las células. Los nutrientes y los gases que se intercambian entre el plasma sanguíneo y las células han de atravesar esta estrecha separación entre fluidos. El líquido intersticial está formándose constantemente a partir del plasma, mediante el movimiento del líquido desde los vasos microscópicos que están cercanos a las células (capilares, p. 690).

## Composición de los fluidos corporales

Estos líquidos (plasma, intersticial e intracelular) se diferencian unos de otros por la composición de sus solutos, pero todos tienen una característica común: su principal componente es el agua. Los animales, a pesar de su aspecto sólido, no son más que agua en un 70-90%. Por ejemplo, aproximadamente el 70% del peso de un hombre corresponde al agua. De este porcentaje, un 50% es agua celular, un 15% agua del líquido intersticial, y el 5% restante es agua del plasma sanguíneo. A través del plasma se produce el intercambio entre las células del cuerpo y el mundo exterior. Este intercambio de gases respiratorios, nutrientes y desechos es realizado por órganos especializados (por ejemplo, riñones, pulmones, branquias, tubo digestivo) y a través de la piel (Figura 31-1A).

Los fluidos corporales tienen disueltas muchas sustancias, tanto inorgánicas como orgánicas. Entre ellas, las más importantes son los electrolitos inorgánicos y las proteínas. Los **iones sodio, cloro y bicarbonato** son los principales electrolitos extracelulares, mientras que los **iones potasio, magnesio y fosfato**, junto con las **proteínas**, son los electrolitos intracelulares fundamentales (Figura 31-1B). Estas diferencias son muy importantes y siempre se mantienen a pesar del flujo continuo de sustancias entre el interior y el exterior de las células. Los dos tipos de fluido extracelular, plasma y líquido intersticial, tienen una composición parecida, si bien el plasma es más rico en proteínas ya que, por su tamaño, no puede atravesar las paredes de los capilares para pasar al líquido intersticial.

## COMPOSICIÓN DE LA SANGRE

En los invertebrados que carecen de sistema circulatorio (como los platelmintos o los cnidarios) no se puede diferenciar una "sangre" verdadera. Estos organismos poseen un líquido tisular, claro y de aspecto acuoso, en el que hay algunas células fagocitarias, unas pocas proteínas y una mezcla de sales pesadas a la del agua del mar. La "sangre" de los invertebrados que poseen sistemas circulatorios abiertos (p. 691) es más compleja y a menudo se denomina **hemolinfa** (Gr. *haima*, sangre; + *L. lymphá, agua*). Por otra parte, en los invertebrados con sistemas circulatorios cerrados (p. 691), hay una clara separación entre la sangre que circula por los vasos sanguíneos y el líquido tisular (o intersticial) que rodea a dichos vasos y está en contacto directo con las células. En los vertebrados, la sangre es un tejido líquido complejo, constituido por plasma y por elementos formes, los componentes celulares que están suspendidos en el plasma.

La composición de la sangre de los mamíferos es la siguiente:

**Plasma**—55% de la sangre

1. Agua 90%.
2. Sólidos disueltos: proteínas plasmáticas (albúmina, globulinas, fibrinógeno), glucosa, aminoácidos, electrolitos, diversas enzimas, anticuerpos, hormonas, desechos metabólicos y pequeñas cantidades de otras sustancias, tanto orgánicas como inorgánicas.
3. Gases disueltos, principalmente oxígeno, dióxido de carbono y nitrógeno.

**Elementos formes (Figura 31-3)**—45% de la sangre

1. Glóbulos rojos (eritrocitos): contienen la hemoglobina encargada del transporte del oxígeno y del dióxido de carbono.
2. Glóbulos blancos (leucocitos): actúan como basureros y como células defensivas.
3. Fragmentos celulares (plaquetas de los mamíferos) o células (trombocitos de los demás vertebrados): actúan en la coagulación de la sangre.

Las proteínas plasmáticas son un grupo de proteínas, de tamaño grande y pequeño, que realizan numerosas funciones. Los principales tipos de proteínas son: (1) **albúminas**, el tipo más abundante (el 60% del total), que contribuyen a mantener el equilibrio osmótico entre el plasma y las células del cuerpo; (2) **globulinas** (35% del total), un grupo de diferentes proteínas de elevado peso molecular, entre las que se encuentran las inmunoglobulinas (p. 776) y varias proteínas con núcleo metálico, y (3) **fibrinógeno**, una proteína de gran tamaño que interviene en la coagulación de la sangre. El **suer**o sanguíneo es plasma sin las proteínas relacionadas con la formación de coágulos.

Los glóbulos rojos, o **eritrocitos**, se encuentran en la sangre en cantidades enormes, aproximadamente 5.4 millones por mililitro de sangre en el varón adulto, y 4.8 millones por mililitro en las mujeres adultas. En los mamíferos y las aves, los glóbulos rojos se forman ininterrumpidamente a partir de unos grandes **eritroblastos** nucleados situados en la médula ósea roja (en otros vertebrados, los glóbulos rojos se producen principalmente en los riñones y en el bazo). Durante la formación de los eritrocitos se sintetiza la hemoglobina y las células precursoras se dividen varias veces. En los mamíferos, el núcleo se contrae durante la eritrogenénesis hasta dejar de ser funcional, y finalmente termina desapareciendo de la célula por exocitosis (p. 51). La mayoría de los orgánulos celulares también se pierden: ribosomas, mitocondrias y la mayor parte de los sistemas enzimáticos. Lo que queda es un disco biconcavo, formado por una

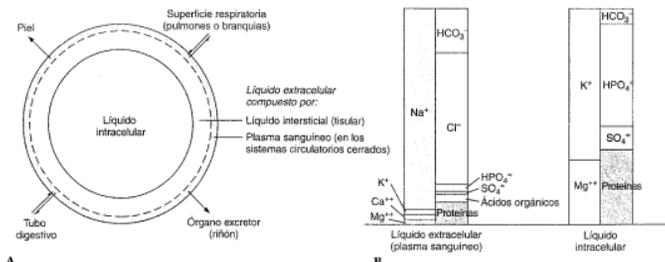


Figura 31-1

Compartimentos líquidos del cuerpo. A, Todas las células corporales pueden representarse como un único y gran compartimento líquido que está totalmente rodeado y protegido por el líquido extracelular (*milieu intérieur*). En los animales que poseen un sistema circulatorio cerrado, este líquido está constituido por el plasma y por el líquido intersticial. Todos los intercambios con el medio externo se producen a través del plasma. B, Composición electrolítica de los líquidos extracelular e intracelular. Se representa, a igual escala, la concentración total de cada uno de los principales constituyentes. En cada compartimento líquido hay la misma cantidad total de aniones (con carga negativa) y de cationes (iones con carga positiva). El sodio y el cloro son los electrolitos más abundantes en el plasma y están casi totalmente ausentes (en realidad, presentan concentraciones muy bajas) en el líquido intracelular. La concentración de proteínas es mucho más alta en el interior de las células.



Figura 31-2

El francés Claude Bernard (1813-1878), uno de los fisiólogos más influyentes del siglo XIX. Bernard creyó en la constancia del *milieu intérieur* (medio interno), que es el líquido extracelular que baña las células. Señaló que a través de este *milieu intérieur* se produce el intercambio de alimentos, desechos y gases, y los mensajeros químicos se distribuyen por el cuerpo. En uno de sus escritos decía: "Los organismos vivos en realidad no viven en el medio externo (aire o agua exterior) sino en su propio *milieu intérieur* líquido... que baña sus elementos tisulares".

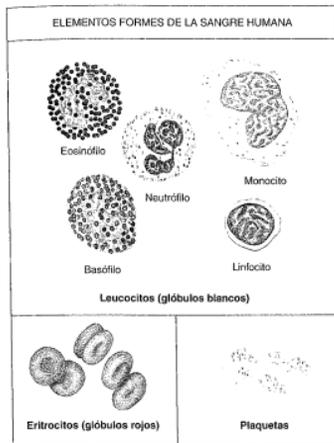


Figura 31-3

Elementos formados de la sangre humana. Los glóbulos rojos, en los que se encuentra la hemoglobina, carecen de núcleo en el hombre y en otros mamíferos, pero en los demás vertebrados son siempre nucleados (véase Figura 31-4B). Los diferentes leucocitos constituyen un sistema de células móviles para la protección del cuerpo. Las plaquetas son fragmentos de células que intervienen en el proceso de coagulación de la sangre.

membrana a modo de bolsa en cuyo interior hay aproximadamente 280 millones de moléculas del pigmento sanguíneo de transporte, la hemoglobina. Aproximadamente un 33% de la masa de un eritrocito corresponde a su hemoglobina. La forma biconcava (Figuras 31-3 y 31-4) es una innovación propia de los mamíferos, que proporciona una mayor superficie para la difusión de los gases que la que se podría conseguir con una forma plana o esférica. Los demás vertebrados poseen eritrocitos nucleados que, por regla general, tienen una forma elipsoidal (Figura 31-4B).

Un eritrocito tiene una vida media de aproximadamente cuatro meses. Durante ese tiempo puede recorrer unos 11 000 km, pasando repetidas veces por los vasos sanguíneos más pequeños, los capilares, que en ocasiones son tan estrechos que el eritrocito tiene que deformarse para poder recorrerlos. Por último se fragmenta y es rápidamente englobado por unas grandes células basureras llamadas **macrófagos**, que se encuentran en el hígado, la médula ósea roja y el bazo. El hierro del grupo hemo de la hemoglobina se recupera para ser reutilizado; el resto del pigmento se convierte en **bilirrubina**, un pigmento biliar. Se estima que en el hombre, cada segundo se producen unos diez millones de eritrocitos y se destruyen otros tantos.

Los glóbulos blancos, o **leucocitos**, forman parte del sistema inmunitario del cuerpo (Capítulo 35). En la sangre de los adultos tan sólo hay de 50 000 a 100 000 por mililitro de sangre, es decir, aproxi-

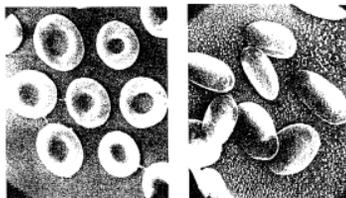


Figura 31-4

Eritrocitos de mamíferos y anfibios. A, Los eritrocitos de un jirafa son discos biconcavos que contienen hemoglobina y carecen de núcleo. B, Los eritrocitos de una rana son discos convexos, cada uno con su propio núcleo que, en esta micrografía electrónica de barrido, pueden apreciarse como una prominencia en el centro de cada célula. (Aumento: eritrocitos de mamífero,  $\times 6300$ ; eritrocitos de rana,  $\times 2400$ .)

madamente un leucocito por cada 500 ó 1000 eritrocitos. Hay varios tipos de glóbulos blancos: **granulocitos** (subdivididos en **neutrófilos**, **basófilos** y **eosinófilos**), y **agranulocitos**, entre los que se encuentran los **linfocitos** y los **monocitos** (Figura 31-3).

## Hemostasis: prevención de la pérdida de sangre

Los animales necesitan tener métodos para evitar la pérdida rápida de sus fluidos corporales después de sufrir una herida. En los animales con un sistema circulatorio cerrado (p. 691) la sangre fluye y se encuentra siempre bajo una considerable presión hidrostática, por lo que puede perderse fácilmente por una herida.

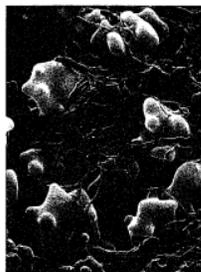
Cuando un vaso sufre algún daño, la musculatura lisa (p. 196) de sus paredes se contrae, reduciéndose así la luz del vaso, y en algunos casos la contracción es tan fuerte que el flujo sanguíneo por ese vaso se detiene por completo. Este mecanismo, simple pero muy eficaz, para evitar las hemorragias lo emplean tanto los invertebrados como los vertebrados. Además de este primer sistema contra la pérdida de sangre, todos los vertebrados, así como algunos invertebrados de gran tamaño y muy activos, con una presión sanguínea alta, poseen en la sangre elementos celulares y proteínas especiales que son capaces de formar protombina, o coágulos, en el lugar de la herida.

En los vertebrados, la **coagulación sanguínea** es el principal mecanismo de defensa hemostática. Los coágulos sanguíneos se forman como una red fibrosa a partir de una proteína plasmática, el **fibrinógeno**. La transformación del fibrinógeno en una malla de **fibrina** (Figura 31-5), en la que quedan retenidas las células sanguíneas para formar un coágulo gelatinoso, está catalizada por la enzima trombina. Normalmente, esta enzima se encuentra en la sangre en forma inactiva, como **protrombina**, que ha de activarse para que se produzca la coagulación.

Las plaquetas de la sangre (Figura 31-3) y las células dactiladas de los vasos sanguíneos desempeñan un papel muy importante en este proceso. Las plaquetas se originan en la médula ósea roja a partir de unas grandes células de las que periódicamente se van desprendiendo pequeñas porciones de citoplasma; es decir, las plaquetas son fragmentos celulares. En cada milímetro cúbico de sangre

Figura 31-5

Eritrocitos humanos atrapados en un coágulo de fibrina. Tras un daño en un tejido la coagulación se inicia mediante la desintegración de las plaquetas de la sangre, lo que hace que se desencadene una serie compleja de reacciones intravasculares que terminan con la transformación de una proteína plasmática, el fibrinógeno, en unos polímeros grandes, resistentes e insolubles de fibrina. Esta fibrina, y los eritrocitos que quedan retenidos en ella, forman los coágulos que detienen la hemorragia.



hay entre 150 000 y 300 000 plaquetas. Cuando la pared interna de un vaso, normalmente lisa, se altera, bien sea por una rotura o por el depósito de lípidos o de colesterol, las plaquetas se adhieren rápidamente a la superficie del vaso en ese punto y liberan **tromboplastina** y otros factores de coagulación. Estos factores derivados de las plaquetas, junto con otros que se liberan a partir del tejido dañado y con iones de calcio, inician la transformación de la protrombina en trombina activa (Figura 31-6).

La secuencia catalítica de este proceso es compleja, e implica la actuación de una serie de factores proteicos plasmáticos, cada uno de los cuales normalmente está inactivo hasta que es activado por el factor anterior de la secuencia. Todas estas reacciones se producen en "cascada", de forma que cada sustancia obtenida provoca un gran incremento de la cantidad de la siguiente. Se han descubierto al

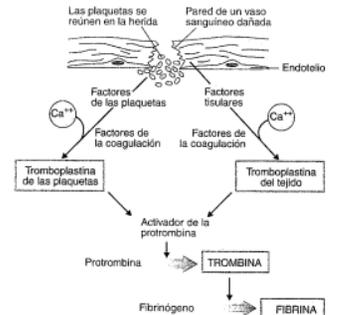


Figura 31-6

Fases de la formación de la fibrina.

menos 13 factores plasmáticos de coagulación diferentes. La falta de un solo factor puede retardar, o impedir, todo el proceso de la coagulación. Por qué se ha desarrollado un mecanismo de coagulación tan complejo? Posiblemente es necesario que exista un sistema de seguridad capaz de responder ante cualquier tipo de hemorragia, interna o externa, que pudiera presentarse y que, además, no pueda activarse y formar peligrosos coágulos intravasculares sin que se haya producido alguna herida.

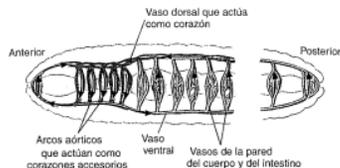
En el hombre se conocen varios tipos de anomalías de la coagulación. Una de ellas, la hemofilia, es una enfermedad que se caracteriza por la imposibilidad de coagulación de la sangre, de manera que incluso heridas insignificantes pueden producir hemorragias importantes y constantes, e incluso la muerte. Se debe a una rara mutación (aproximadamente en uno de cada 10 000 varones) en el cromosoma sexual X, que conlleva la falta congénita de uno de los factores de las plaquetas en los varones y en las mujeres homocigóticas. La llamada "enfermedad de los reyes" apareció en un momento determinado en varias familias reales europeas, muy emparentadas, posiblemente después de haberse originado por una mutación en el padre o en la madre de la Reina Victoria.

La hemofilia es una de las enfermedades hereditarias ligadas al sexo mejor conocidas (p. 87). En realidad está ligada a dos loci del cromosoma X. La hemofilia clásica (hemofilia A) es la que padecen el 80% del total de afectados por esta enfermedad, mientras que el resto padece la denominada enfermedad de Christmas (hemofilia B). El alelo recesivo de cada locus implica la falta de un factor de plaquetas diferente.

## CIRCULACIÓN

La mayoría de los animales, además de la difusión simple, han desarrollado mecanismos para el transporte de sustancias entre las diferentes regiones del cuerpo. Para las esponjas (Figura 12-5, p. 250) y los diblásticos (Capítulo 13), el agua en que viven es suficiente como medio de transporte al agua, impulsada por movimientos ciliares, flagelares o corporales, pasa a través de una serie de canales o compartimientos, permitiendo así el transporte de los nutrientes, los gases respiratorios y los desechos. La presencia de un sistema circulatorio auténtico, es decir, aquel en el que la sangre corre por el interior de una serie de vasos, es fundamental para los animales en los que, bien sea por su gran tamaño o por su actividad, los sistemas de difusión no son capaces de suministrar todo el oxígeno necesario. Obviamente, la forma del cuerpo también es importante. Los platinintos (acelomonados, Capítulo 14), con su cuerpo comprimido o en forma de hoja, aunque pueden llegar a ser bastante grandes, pueden vivir sin sistema circulatorio, ya que la distancia entre cualquier punto del cuerpo y la superficie es muy pequeña; los gases respiratorios y los desechos metabólicos pueden transferirse por difusión simple.

Un sistema circulatorio bien desarrollado, con una serie de componentes complementarios (órgano propulsor, sistema arterial de distribución, capilares, y sistema venoso de reserva y de retorno) se puede apreciar fácilmente en los anélidos (Capítulo 17). En una lombriz de tierra (Figura 31-7) hay dos vasos circulatorios principales, uno dorsal, que lleva la sangre hacia el extremo anterior del cuerpo, y otro ventral, por el que la sangre corre hacia el extremo posterior, para reemplazar la sangre por todo el cuerpo poseen una serie de vasos segmentarios y una extensa red de capilares. El vaso dorsal impulsa la sangre hacia delante por medio de contracciones peristálticas (p. 714)



**Figura 31-7**  
Flujo sanguíneo por el sistema circulatorio cerrado de una lombriz de tierra.

y actúa a modo de corazón. También poseen cinco arcos aórticos que conectan los vasos dorsal y ventral, a ambos lados del cuerpo, estos arcos también son contráctiles y actúan como corazones accesorios para mantener constante el flujo de la sangre por el vaso ventral y hacia la región cefálica. También son contráctiles muchos de los pequeños vasos segmentarios que reparten la sangre hacia los capilares de los diferentes tejidos. Como se puede apreciar no se trata de un sistema con una bomba localizada que impulsa la sangre para que ésta circule por un conjunto de vasos pasivos, sino que las zonas contráctiles están ampliamente distribuidas por todo el sistema vascular.

### Sistemas circulatorios abiertos y cerrados

Un sistema como el que acabamos de describir es un **sistema circulatorio cerrado**, ya que el líquido circula, la **sangre**, siempre está confinada en una serie de vasos mientras se mueve recorriendo todo este sistema vascular. Muchos invertebrados poseen un **sistema circulatorio abierto**, en el que no hay vasos sanguíneos pequeños, o capilares, acoplados con las células o conectando las arterias con las venas. En los insectos y demás artrópodos, así como en la mayoría de los moluscos y en otros muchos pequeños grupos de invertebrados, hay una serie de senos sanguíneos, cuyo conjunto se denomina **hemocoele**, que sustituyen a las redes de capilares de los animales con sistema circulatorio cerrado. En estos grupos, durante el desarrollo de la cavidad del cuerpo el blastocoele no llega a obliterarse totalmente por la

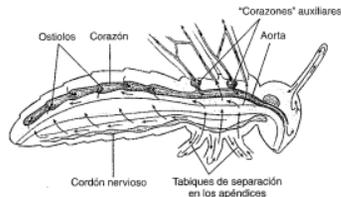
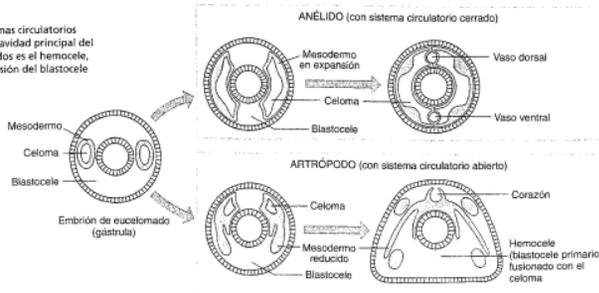
expansión del mesodermo (Figura 31-8) y se fusiona con las cavidades celómicas embrionarias. Por tanto, el hemocoele está compuesto por la cavidad corporal primaria (blastocoele persistente) y por cavidades celómicas secundarias a través de las cuales la sangre (también llamada **hemolinfa**) circula libremente (esquemas inferiores de la Figura 31-8). Ya que el líquido extracelular no está separado en plasma sanguíneo y linfa (como ocurre en un sistema circulatorio cerrado), el volumen sanguíneo es grande y puede suponer de un 20% a un 40% del volumen del cuerpo. Por el contrario, el volumen de la sangre de los animales con sistema circulatorio cerrado (por ejemplo, los vertebrados) sólo representa entre un 5% y un 10% del volumen total del cuerpo.

En los artrópodos, el corazón y todas las vísceras están bañadas por la sangre y se encuentran en el interior del hemocoele (Figura 31-8). La sangre entra en el corazón a través de una serie de orificios dotados de válvulas, los ostiolos, y las contracciones del corazón, que se parecen a movimientos peristálticos hacia delante, impulsan la sangre hacia un pequeño sistema arterial. La sangre se distribuye por la cabeza y demás órganos, y después sale al hemocoele. La sangre es dirigida a través del cuerpo y de los apéndices por una serie de pantallas y membranas longitudinales (septos) antes de retornar al corazón (Figura 31-9). Debido a que la presión de la sangre en los sistemas abiertos es muy baja, raramente pasa de 4-10 mm Hg, muchos artrópodos poseen corazones auxiliares o vasos contráctiles para poder mantener constante el flujo sanguíneo.

Resulta bastante interesante el hecho de que los insectos y otros artrópodos terrestres no utilicen su sistema circulatorio para el transporte de los gases respiratorios. Para este propósito, evolutivamente han desarrollado unos sistemas respiratorios independientes: un sistema traqueal en los insectos y en algunos otros artrópodos terrestres (como las miriápodos y algunos arácnidos, p. 449), pseudotráqueas en las cochinillas de humedad terrestres, y pulmones en libro en algunas arañas.

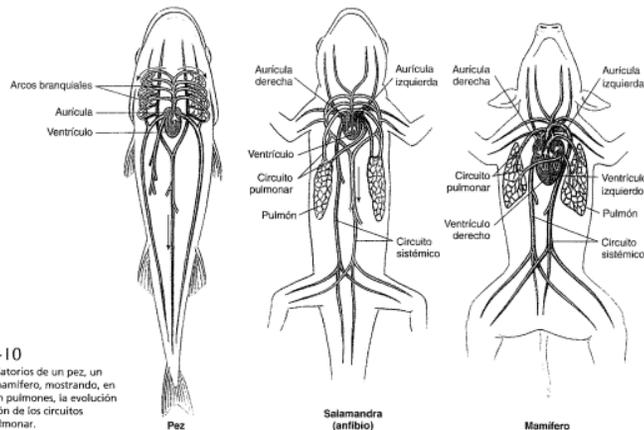
En los animales con sistema circulatorio cerrado (la mayoría de los anélidos, los moluscos cefalópodos y todos los vertebrados), durante el desarrollo embrionario el celoma aumenta de tamaño hasta que oblitera por completo al blastocoele y forma la cavidad secundaria del cuerpo (esquemas superiores de la Figura 31-8). En el mesodermo se desarrolla un sistema de vasos sanguíneos conectados entre sí, sin discontinuidad alguna. Todos los sistemas circulatorios cerrados tienen una serie de características comunes. Un **corazón** bombea la sangre

**Figura 31-8**  
Desarrollo de los sistemas circulatorios abiertos y cerrados. La cavidad principal del cuerpo de los artrópodos es el hemocoele, que se forma por la fusión del blastocoele primario y el celoma.



**Figura 31-9**  
Sistema circulatorio de un insecto. Aunque es un sistema abierto, la sangre es dirigida hacia los apéndices por canales constituidos por tabiques longitudinales. Las flechas indican el sentido de la circulación.

hacia las **arterias** que se van ramificando y estrechando hasta pasar a ser las denominadas **arteriolas**, que finalmente dan origen a un sistema muy desarrollado de **capilares** que se acoplan con las células de los diferentes tejidos. La sangre pasa desde los capilares a unas **venulas** y desde éstas a las **venas**, por las que retorna al corazón. Las paredes de los capilares son finas (del grosor de un solo estrato de células), lo que permite una elevada tasa de transferencia de sustancias entre la sangre y los tejidos. Los sistemas circulatorios cerrados son más apropiados para los animales activos y de tamaño grande, ya que la sangre puede llegar muy rápidamente a los tejidos que la necesitan. Además, el flujo hacia los distintos órganos puede ajustarse en función de las necesidades, variando el diámetro de los diferentes vasos sanguíneos.



**Figura 31-10**  
Sistemas circulatorios de un pez, un anfibio y un mamífero, mostrando, en los que poseen pulmones, la evolución de la separación de los circuitos sistémico y pulmonar.

Debido a que la presión de la sangre es mucho más elevada en un sistema cerrado que en otro abierto, el líquido se está moviendo constantemente a través de las paredes de los capilares hacia los espacios que hay en los tejidos que los rodean. La mayor parte del líquido vuelve al interior de los capilares por ósmosis (p. 697). El resto es recuperado por el **sistema linfático** (p. 697), que se ha desarrollado independiente pero paralelamente al sistema circulatorio de alta presión de los vertebrados.

### Estructura de los sistemas circulatorios de los vertebrados

La principal diferencia que puede apreciarse entre los sistemas circulatorios de los diferentes vertebrados es la que hace referencia a la separación gradual del corazón en dos bombas independientes, a medida que los vertebrados evolucionaban desde formas acuáticas, con branquias como órganos respiratorios, hasta hacerse totalmente terrestres y con respiración pulmonar. Estos cambios se muestran en la Figura 31-10, en la que se comparan los sistemas circulatorios de los peces, los anfibios y los mamíferos.

El corazón de un pez tiene dos cámaras parciales situadas una a continuación de la otra: una **aurícula** (o **atrio**) y un **ventrículo**. Antes de la aurícula hay una cámara alargada, el **seno venoso**, que recoge la sangre procedente del sistema venoso y asegura que ésta entra suavemente en el corazón. Los elasmobranchios tienen un corazón intracámaral, en el que hay un **cono arterioso** en el que se amortiguan las oscilaciones de la presión sanguínea antes de que la sangre pase al interior de los delgados capilares. Los peces teleosteos tienen un **bulbo arterial** que realiza la misma función. La sangre sigue un circuito único a través del sistema circulatorio del pez; es

hombreada por el corazón hacia las branquias, donde se oxigena, después recorre la aorta dorsal para distribuirse por los diferentes órganos y, finalmente, vuelve por las venas hasta el corazón. En este circuito, el corazón debe proporcionar la suficiente presión como para que la sangre atraviese dos sistemas de capilares consecutivos: uno en las branquias y otro en los demás órganos. El principal inconveniente de este sistema de circuito único radica en que los capilares de las branquias ofrecen tanta resistencia al flujo de la sangre que la presión desciende notablemente antes de recorrer los demás tejidos del cuerpo.

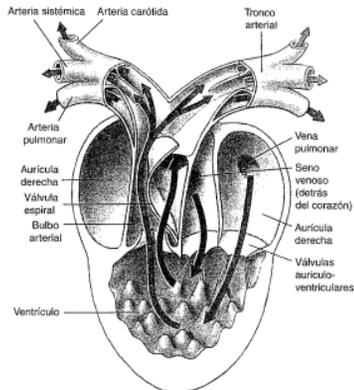
Con la evolución de la respiración pulmonar y la eliminación de las branquias entre el corazón y la aorta, los vertebrados desarrollaron un **sistema circulatorio doble** de alta presión, con un **circuito sistémico**, que proporciona sangre oxigenada a los capilares de los órganos corporales, y un **circuito pulmonar**, exclusivamente al servicio de los pulmones. Los esbozos de este importante cambio evolutivo son similares a lo que puede verse en los dipnós y en los anfibios. En los anfibios modernos (ranas, sapos y salamandras), la aurícula está totalmente dividida en dos por un tabique (Figura 31-11). La aurícula derecha recibe la sangre venosa que viene de distintas partes del cuerpo, mientras que la aurícula izquierda recibe la sangre oxigenada que viene de los pulmones y la piel. El ventrículo no está dividido, pero la sangre venosa y la arterial se mantienen casi totalmente separadas, debido al pliegue espiral del bulbo arterial, a la disposición de los septos y pliegues que hay en el corazón (Figura 31-11), y a la diferente presión en los vasos. Un septo divide parcialmente el ventrículo en la mayoría de los reptiles, y dicho septo es completo en los cocodrilos, las aves y los mamíferos (Figura 31-12). Los circuitos sistémico y pulmonar tienen ahora circulaciones separadas, y cada uno está en relación con una de las mitades de este corazón doble (Figura 31-12).

### El corazón de los mamíferos

El corazón tetracámaral de los mamíferos (Figura 31-12) es un órgano musculoso que se localiza en el tórax y que está recubierto por un saco fibroso y resistente, el **pericardio**. La sangre que retorna desde los pulmones por las **venas pulmonares** llega a la **aurícula izquierda**, pasa al **ventrículo izquierdo**, y es bombeada hacia el resto del cuerpo (circulación sistémica) por la **aorta**. La sangre que retorna desde el cuerpo por las **venas cavas inferior (posterior) y superior (anterior)** entra en la **aurícula derecha** y pasa al **ventrículo derecho**, que la bombea hacia los pulmones por las **arterias pulmonares**. El reflujos de la sangre se evita por dos conjuntos de válvulas, constituidas por prolongaciones de la pared interna del corazón, que se abren y cierran pasivamente como respuesta a las diferencias de presión entre las distintas cámaras. La **válvula aurículoventricular izquierda** (bicúspide o mitral) y la **válvula aurículoventricular derecha** (tricúspide) separan las aurículas y los ventrículos de cada

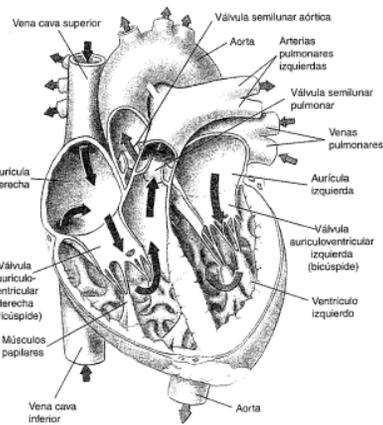
### Figura 31-12

Corazón humano. La sangre desoxigenada entra en las cámaras del lado derecho del corazón y es bombeada hacia los pulmones. La sangre oxigenada que retorna desde los pulmones entra en las cámaras del lado izquierdo del corazón y es bombeada hacia el resto del cuerpo. Las paredes del ventrículo derecho son más delgadas que las del izquierdo, ya que los pulmones están cerca y hace falta una fuerza muscular menor para bombear la sangre hasta tales estructuras cercanas.



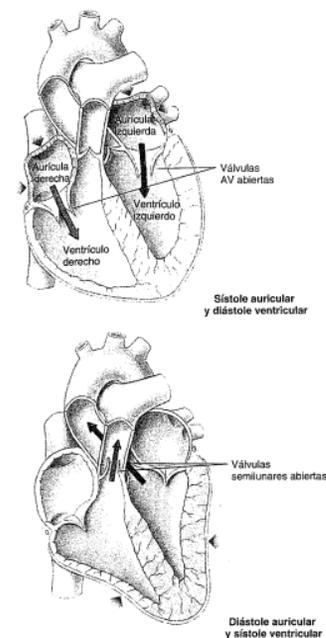
### Figura 31-11

Circulación de la sangre en el corazón de una rana. Las aurículas están totalmente separadas y la válvula espiral del bulbo arterial ayuda a que la sangre se reparta entre el circuito pulmonar y el sistémico.



lado del corazón. En los puntos en los que las grandes arterias salen del corazón, la **pulmonar** desde el ventrículo derecho y la **aorta** desde el izquierdo, hay unas **válvulas semilunares**, que impiden el reflujos de la sangre desde dichas arterias hacia los ventrículos.

La contracción del corazón se denomina **sístole** y su relajación **diástole** (Figura 31-13). Cuando las aurículas se contraen (sístole auricular), los ventrículos se relajan (diástole ventricular) y se llenan de sangre; en correspondencia, la sístole ventricular va acompañada del llenado de las aurículas durante la diástole auricular. El ritmo del latido cardíaco varía con la edad, el sexo y, sobre todo, con el ejercicio. Este último puede incrementar el **rendimiento cardíaco** (volumen de sangre bombeado desde los ventrículos en un minuto), que puede llegar a quintuplicarse. Aumentan tanto el **ritmo cardíaco** como el **volumen bombeado** (volumen de sangre bombeado desde cada ventrículo en cada latido). En los vertebrados, el ritmo cardíaco



### Figura 31-13

Corazón humano en sístole y en diástole.

depende del nivel metabólico y del tamaño del cuerpo. El bacalao, un pez ectotermo, tiene un ritmo cardíaco de aproximadamente unos 30 latidos por minuto; en un conejo, que es endotermo con un peso similar, el ritmo es de unos 200 latidos por minuto. En los animales pequeños, el ritmo es siempre mayor que en los grandes, lo que es un reflejo del aumento del ritmo metabólico que se produce a medida que el tamaño corporal disminuye (p. 624). El corazón de un elefante late unas 25 veces por minuto, el de un hombre 70, el de un gato 125, el de un ratón 400, y en la musarrita pigmea, el mamífero más pequeño, con aproximadamente 4 g de peso, el ritmo cardíaco está próximo a la asombrosa cifra de 800 latidos por minuto.

### Excitación y control del corazón

El corazón de los vertebrados es una bomba muscular formada por un tejido muscular especial, el **músculo cardíaco**. Este músculo cardíaco recuerda a los músculos esqueléticos (ambos son de tipo estriado), pero sus células están ramificadas y unidas unas con otras mediante unas uniones complejas (discos intercalares), de manera que forman una red ramificada (Figura 29-13, p. 656). A diferencia del músculo esquelético, el músculo cardíaco de los vertebrados no depende de los impulsos nerviosos para iniciar su contracción. En lugar de ello, las contracciones rítmicas se inician en unas células musculares cardíacas especiales, llamadas **células marcapasos** del corazón de los reptiles, las aves y los mamíferos, estas células están localizadas en el **nódulo sinuauricular (SA)**, un resto del seno venoso ancestral que aún se conserva en los peces y en los anfibios. La actividad eléctrica que se inicia en este "marcapasos" se distribuye por los músculos de las aurículas y después, con un ligero retraso, hasta un marcapasos secundario, el **nódulo aurículoventricular (AV)**, situado en la zona apical de los ventrículos. Desde este punto, la actividad eléctrica se transmite rápidamente, a través del **fascículo de His**, que se ramifica hacia los lados izquierdo y derecho hacia el ápice de los ventrículos, y a continuación por unas fibras especiales (**fibras de Purkinje**), que ascienden por las paredes de los ventrículos (Figura 31-14). Esta disposición permite que la contracción se inicie en el ápice o "punta" ventricular y se distribuya hacia arriba para comprimir y bombear la sangre de la manera más eficaz; así también se consigue que la contracción de ambos ventrículos sea simultánea y que se produzca con el retraso suficiente como para que se pueda producir el llenado de las aurículas antes de que se inicie una nueva descarga eléctrica en el nódulo sinuauricular. Algunas especializaciones estructurales de las fibras de Purkinje, como una serie de discos intercalares bien desarrollados (Figura 29-13, p. 656) y numerosas uniones en hendidura (*gap*), facilitan una transmisión rápida de los impulsos por estas fibras.

El **centro de control cardíaco** del encéfalo, situado en el bulbo raquídeo o médula oblonga (p. 735), actúa como centro de regulación externo. Está conectado con el corazón por medio de dos grupos de nervios. Los impulsos que se transmiten por los nervios **vagos** parasimpáticos ralentizan el ritmo cardíaco, y los impulsos que se transmiten por los nervios simpáticos aumentan la velocidad. Ambos grupos de nervios terminan en el nódulo sinuauricular, controlando la actividad de dicho "marcapasos".

A su vez, el centro de control del corazón recibe información sensorial de una gran variedad de estímulos. En lugares estratégicos del sistema circulatorio hay receptores de presión (sensibles a la presión sanguínea) y receptores químicos (sensibles principalmente al dióxido de carbono y al pH). El centro de control cardíaco utiliza esta información para aumentar o disminuir el ritmo y el esfuerzo del corazón, en función de la actividad o de la posición del cuerpo.

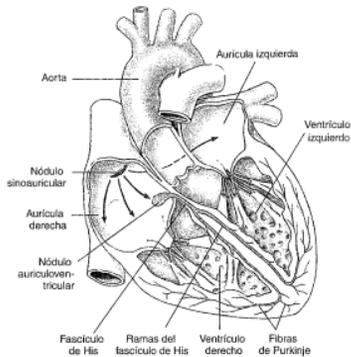


Figura 31-14

Mecanismos de control del latido cardíaco. Las flechas indican la dirección de la transmisión del estímulo por las aurículas desde el nódulo sinusal hasta el nódulo aurículoventricular. La onda de excitación se transmite después, muy rápidamente, hasta el músculo ventricular por una serie de fibras conductoras especiales y por las fibras de Purkinje.

Por tanto, el corazón está controlado por una serie de mecanismos de retroalimentación que constantemente mantienen su actividad en consonancia con las necesidades del cuerpo.

Debido a que el latido cardíaco se inicia en unas células musculares especiales, el corazón de los invertebrados, como el de los moluscos y el de algunos otros vertebrados, se califica de **miogénico** ("de origen muscular"). Aunque el sistema nervioso puede modificar la actividad del "marcapasos", frenando o acelerando el ritmo cardíaco, los corazones miogénicos pueden latir espontáneamente e involuntariamente, incluso después de haber sido extirpados del cuerpo. El corazón de una tortuga o el de una rana puede continuar latiendo durante varias horas después de haber sido extirpado, si se introduce en una solución salina equilibrada. La actividad miogénica del corazón humano permite la realización de trasplantes de corazón, incluso aunque el corazón se haya mantenido fuera del cuerpo durante varias horas, sobre todo cuando la actividad cardíaca se haya reducido mediante el frío. Algunos invertebrados, por ejemplo los crustáceos decapodos, tienen un corazón **neurogénico** ("de origen nervioso"). En estos casos hay un ganglio nervioso (grupo de cuerpos neuronales) cardíaco, situado sobre el corazón, que actúa como marcapasos. Si dicho ganglio es separado del corazón, éste deja de latir, aunque el ganglio continúe activándose rítmicamente.

### Circulación coronaria

No es sorprendente que un órgano tan activo como el corazón necesite un abundante riego sanguíneo propio. El músculo cardíaco de un pez pequeño y el de una rana están atravesados por una cantidad de espacios tan enorme, que el propio latido del corazón empuja

suficiente sangre oxigenada hacia el músculo cardíaco. Sin embargo, en los peces y anfibios grandes, así como en los reptiles, las aves y los mamíferos, el músculo cardíaco es tan grande y grueso que debe poseer un suministro vascular propio, la **circulación coronaria**. Las arterias coronarias se ramifican para formar una extensa red de capilares que rodean a las fibras musculares proporcionándoles el oxígeno y los nutrientes necesarios. El músculo cardíaco tiene una demanda de oxígeno muy grande. Incluso cuando está en reposo, el corazón extrae hasta un 70% del oxígeno de la sangre, lo que contrasta con el 25% que extraen la mayoría de los otros tejidos corporales. Por esta razón, un aumento del trabajo realizado por el corazón trae como consecuencia un incremento enorme del flujo de sangre por este sistema coronario (cuando se hace un ejercicio intenso, hasta nueve veces más alto que en reposo). Cualquier reducción de la circulación coronaria, debida a un bloqueo parcial o total (enfermedades de las arterias coronarias), puede hacer que se produzca un ataque cardíaco (infarto de miocardio) en el que las células del corazón afectadas mueren como consecuencia de la falta de oxígeno.

Las enfermedades coronarias son las que actualmente producen más fallecimientos en Estados Unidos. Los factores de riesgo son de dos tipos: los que no pueden modificarse y los que sí. Entre los primeros se encuentran los antecedentes familiares de enfermedades cardíacas, pertenecer al sexo masculino, ser mujer postmenopáusica, o tener más de 45 años de edad. Entre los factores que sí se pueden modificar se incluyen el ser fumador, un nivel alto de colesterol en la sangre, la hipertensión, la diabetes no controlada, el sobrepeso y la obesidad, el estrés, las dietas ricas en grasas saturadas y colesterol, y la vida sedentaria. La reducción de los factores de riesgo modificables puede disminuir notablemente las posibilidades de padecer una enfermedad coronaria.

### Arterias

Todos los vasos sanguíneos que salen del corazón se denominan arterias, tanto si llevan sangre oxigenada (aorta), como desoxigenada (arteria pulmonar). Para poder soportar las altas presiones que se generan durante la sístole ventricular, las grandes arterias próximas al corazón (**arterias elásticas**) están revestidas por una serie de capas de fibras elásticas, con muy pocos músculos lisos (p. 196) y una gruesa capa de tejido conjuntivo no elástico (Figura 31-15). La elasticidad de estas arterias les permite dilatarse para recibir la tromba de sangre que el corazón les envía durante la sístole ventricular, y posteriormente contraerse sobre el fluido durante la diástole ventricular. Esta elasticidad también ayuda a mantener la alta presión sanguínea creada por cada latido del corazón, y la sangre siempre se mueve en el mismo sentido debido a que las válvulas semilunares que hay en la entrada de estas arterias impiden el reflujo (Figura 31-12). De este modo, en el hombre, la presión arterial normal sólo varía entre 120 mm Hg (durante la sístole) y 80 mm Hg (durante la diástole) (esto normalmente se expresa como 120/80), y no se produce un descenso hasta cero durante la diástole, como se podría esperar en un sistema fluido con bombeo intermitente. Las arterias más alejadas del corazón tienen más musculatura lisa y menos fibras elásticas. Estas arterias, llamadas **arterias musculares**, pueden aumentar o reducir su diámetro, lo que les permite amortiguar las oscilaciones de presión y flujo que se producen con cada latido antes de que la sangre llegue a los órganos viscerales.

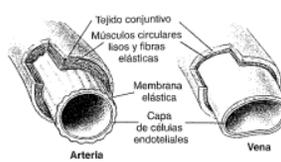


Figura 31-15

Arteria y vena con sus capas respectivas. Obsérvese el mayor grosor de la capa muscular de la arteria. Esta capa tiene más fibras elásticas en las arterias elásticas y más músculos lisos en las arterias musculares.

El espesamiento y la pérdida de elasticidad de las arterias se conocen como **arteriosclerosis**. Cuando la arteriosclerosis se debe al engrosamiento de la pared de las arterias por depósito de colesterol se denomina **aterosclerosis**. Actualmente se cree que la inflamación precede a la acumulación de grasas en las arterias. Estas irregularidades de las paredes de los vasos hacen que a su alrededor la sangre se coagule, produciéndose así los **trombos**. Cuando se desprende un fragmento de un trombo, es transportado por la sangre hasta que forma un embolo en algún paso estrecho, es decir, hasta que se produce una **taponía**. Si la embolia taponaa una de las arterias coronarias, la persona sufre un ataque cardíaco (un "infarto"). La porción de músculo cardíaco irrigada por las ramificaciones de la arteria coronaria taponada muere por la falta de oxígeno. Quedará un cicatriz en el músculo cardíaco, es lo que la persona logra sobrevivir. También se pueden producir trombos en el interior de una de las arterias coronarias y ésta es la causa más común de los ataques cardíacos.

A medida que las arterias se ramifican y estrechan para convertirse en **arteriolas**, sus paredes pasan a estar formadas principalmente sólo por una o dos capas de músculos lisos alrededor de una capa epitelial (Figura 31-16). La contracción de esta musculatura reduce el tamaño de las arteriolas y el flujo sanguíneo hacia los diferentes órganos, lo que permite aumentar el riego sanguíneo hacia donde sea más necesario. La sangre debe bombearse con una presión hidrostática suficientemente elevada como para vencer la resistencia que ofrecen los estrechos conductos que debe recorrer. En consecuencia, la presión sanguínea es más alta en los animales grandes que en los pequeños.

La presión sanguínea fue medida por primera vez en 1733 por Stephen Hales, un clérigo inglés, con una inventiva y curiosidad fuera de lo corriente, al a su yegua (que "iba a ser sacrificada por inútil para el trabajo") pata amba y dejó expuesta su arteria femoral. A continuación introdujo en ésta una cánula metálica, conectada con un tubo de cristal alto por medio de la tráquea de un ganso. El empleo de la tráquea fue muy imaginativo y práctico, ya que dio al aparato la flexibilidad necesaria "para evitar los inconvenientes que pudieran surgir si la yegua no cooperaba". La sangre subió hasta 2.44 m dentro del tubo de cristal, ascendiendo y descendiendo dentro de él con las sístoles y diástoles cardíacas. El peso de la columna de sangre de 2.44 m era igual a la presión sanguínea. Hoy en día la presión sanguínea se expresa como la altura de una columna de mercurio (Hg), que es 13.6 veces más pesado que el agua. Las cifras de Hales, expresadas en milímetros de mercurio, indican que midió una presión sanguínea de unos 180 a 200 mm Hg, es decir, la normal para un caballo.

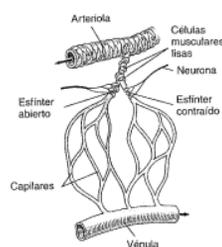


Figura 31-16

Red capilar. Los esfínteres precapilares (músculos lisos que rodean la entrada a los capilares) controlan el flujo sanguíneo a través de los capilares.

En la actualidad, la presión sanguínea en el hombre se mide de manera mucho más sencilla utilizando un instrumento llamado **esfigmómetro** (o **tensoímetro**). Se utiliza aire para inflar un brazalete, hasta alcanzar una presión lo suficientemente alta como para bloquear las arterias del brazo. A medida que se va liberando el aire lentamente, una persona con un estetoscopio situado sobre la arteria braquial (en la parte interna del codo) puede oír los primeros borbotones de sangre que circulan por la arteria cuando la presión del brazalete permite que ésta se abra ligeramente. Esto equivale a la presión sistólica. A medida que sigue disminuyendo la presión del aire en el brazalete, el sonido que se oye con el estetoscopio acaba por desaparecer cuando la sangre fluye suavemente por la arteria. La presión a la que desaparece el sonido es la presión diastólica.

### Capilares

El italiano Marcello Malpighi, en 1661, fue el primero en describir los capilares, confirmando de este modo la existencia de unos diminutos puentes de comunicación entre los sistemas arterial y venoso, cuya existencia había supuesto Harvey, pero que no pudo llegar a ver. Malpighi estudió los capilares del pulmón de una rana viva, que aún continúa siendo uno de los ejemplos más simples y didácticos para demostrar el flujo sanguíneo capilar.

Hay un número enorme de capilares formando redes muy desarrolladas en casi todos los tejidos (Figura 31-16). En los músculos hay más de 2000 capilares por  $\text{mm}^2$ , pero no todos están abiertos simultáneamente. De hecho, en un músculo esquelético en reposo hay abiertos menos del 1% de los capilares. Pero cuando el músculo realiza alguna actividad, todos los capilares pueden abrirse para llevar oxígeno y nutrientes a las fibras musculares que se encuentran trabajando, y también para recoger sus desechos metabólicos.

Los capilares son muy estrechos, con un promedio, en los mamíferos, inferior a 8  $\mu\text{m}$  de diámetro, que es apenas lo que miden los eritrocitos que deben circular a través de ellos. Sus paredes están constituidas por una única capa de **células endoteliales** delgadas, unidas por una fina membrana basal y unas pocas fibras de tejido conjuntivo.

### Intercambio capilar

Los capilares son bastante permeables a los iones pequeños, a los nutrientes y al agua. La presión de la sangre en el interior de los

capilares hace que los líquidos tengan una tendencia a atravesar sus paredes, para pasar a los espacios intersticiales que los rodean (p. 687). Los líquidos pueden pasar entre las células endoteliales por fisuras (de un tamaño de 4 nm aproximadamente) llenas de líquido o atravesando las células del endotelio por medio de vesículas de pinocitosis (p. 51) que transportan las sustancias desde un lado a otro de las células epiteliales. Las sustancias liposolubles pueden difundirse fácilmente por las membranas plasmáticas de las células endoteliales y hacia el líquido intersticial. Debido a que las moléculas grandes, como las proteínas plasmáticas, no pueden pasar por las fisuras que hay entre las células endoteliales de los capilares, el filtrado está casi totalmente libre de proteínas. Este movimiento de líquido es importante para irrigar los espacios intersticiales, para proporcionar oxígeno, glucosa, aminoácidos y otros nutrientes a las células de los tejidos. Para que el intercambio capilar sea eficaz, los líquidos que han abandonado los capilares deben volver a ellos en algún punto de la circulación y llevar con ellos los desechos metabólicos celulares. De lo contrario, el líquido iría acumulándose en los espacios tisulares, produciéndose una inflamación o edema. El complejo equilibrio en el intercambio de líquidos a través de las paredes de los capilares se debe a dos fuerzas opuestas, la presión hidrostática (sanguínea) y la presión osmótica (Figura 31-17).

La presión de la sangre que hace que las moléculas de agua y los solutos tengan tendencia a atravesar las hendiduras de las paredes de los capilares es más elevada en el extremo arteriolar, y va disminuyendo a lo largo de los mismos en consonancia con la presión sanguínea (Figura 31-17). En oposición a la presión hidrostática de la sangre hay una presión osmótica (p. 49) creada por las proteínas que no pueden pasar por las fisuras que hay entre las células endoteliales de los capilares. Esta **presión osmótica coloidal**, de aproximadamente 25 mm Hg en el extremo arterial de los manifiestos, hace que el agua tienda a volver a entrar en los capilares desde el líquido tisular. El resultado de estas dos fuerzas contrarias es que el agua y los solutos muestran una tendencia a filtrarse hacia el exterior en el extremo arteriolar de los capilares, donde la presión hidrostática es mayor que la osmótica coloidal, y a retornar al interior de los capilares en el extremo venoso, donde la presión osmótica coloidal es más elevada que la hidrostática.

La cantidad de líquido que se filtra a través de las células endoteliales de los capilares varía mucho entre los diferentes capilares. Generalmente, el flujo de salida es mayor que el de entrada, y parte del líquido excedente permanece en los espacios intersticiales que hay entre las células de los tejidos. Este líquido es recogido y circula por los **capilares del sistema linfático**, y finalmente dicho líquido, la **linfa**, vuelve al sistema circulatorio a través de unos grandes vasos linfáticos.

## Venas

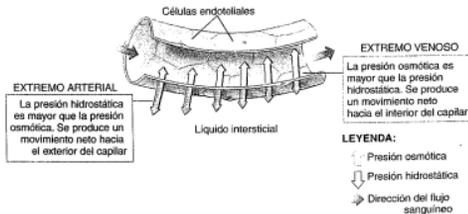
Las vénulas y venas por las que la sangre circula para retornar al corazón tienen las paredes más finas, menos elásticas, y son de un diámetro sensiblemente mayor que las de las arterias y arteriolas correspondientes (Figura 31-15). La presión sanguínea en el sistema venoso es baja, desde aproximadamente 10 mm Hg en el extremo venular de los capilares, hasta casi cero en la aurícula derecha. Debido a esta baja presión, el retorno venoso se ve asistido por una serie de válvulas situadas en la luz de las venas, por los músculos esqueléticos que las rodean, por el vacío que se genera durante la sístole del corazón, y por la actuación rítmica de los pulmones. Si no fuese por estos mecanismos, la sangre podría quedar retenida en las extremidades inferiores de los animales cuando estuviesen quietos, lo que representaría un gran problema para aquellas personas que deben permanecer de pie durante mucho tiempo. Las venas que elevan la sangre desde las extremidades hacia el corazón tienen unas válvulas que dividen la larga columna de sangre en pequeños segmentos. Las válvulas están formadas por pliegues de la capa de células endoteliales y del tejido conjuntivo que hay bajo ellas. Cuando los músculos esqueléticos se contraen, cosa que sucede con la más mínima actividad, comprimen las venas y la sangre que hay en su interior se desplaza hacia el corazón, ya que las válvulas de las venas impiden que se produzca un reflujo. El buen contacto íntimo de desmayarse cuando se está de pie y en tensión en un día caluroso, normalmente puede evitarse moviendo deliberadamente los músculos de las piernas. La presión negativa que se crea en el tórax con cada inspiración pulmonar también acelera el retorno venoso, al succionar la sangre hacia la gran vena cava que se dirige hacia el corazón.

## Sistema linfático

El sistema linfático de los vertebrados es una extensa red de vasos de paredes finas, que aparece como unos capilares linfáticos ciegos en la mayor parte de los tejidos del cuerpo. Éstos se van reuniendo para formar vasos linfáticos cada vez más grandes que, finalmente, desembocan en las venas de la zona inferior del cuello (Figura 31-18). La principal función del sistema linfático es devolver a la sangre el exceso de líquido (linfa) que se filtra a través del endotelio de los capilares hacia los espacios intersticiales. Este filtrado líquido, llamado linfa, es muy parecido al plasma, pero tiene una concentración mucho más baja de proteínas. Las moléculas de gran tamaño, en especial las grasas absorbidas en el tubo digestivo, también llegan al sistema circulatorio a través del sistema linfático. La tasa de flujo linfático es muy baja, apenas una décima fracción del flujo sanguíneo, y los vasos linfáticos grandes tienen unas válvulas cuya estructura y función son muy similares a las de las venas.

### Figura 31-17

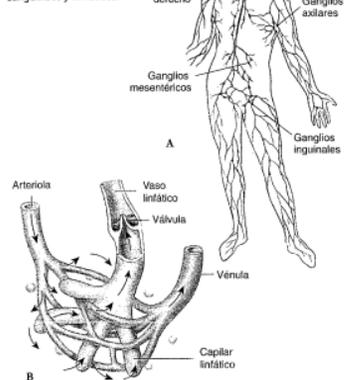
Movimiento de fluido a través de las hendiduras que hay entre las células endoteliales de la pared de un capilar. En el extremo arterial del capilar la presión hidrostática de la sangre es mayor que la presión osmótica coloidal (debida a las proteínas plasmáticas, lo que hace que se produzca un "filtrado plasmático" que sale del vaso). En el extremo venoso, la presión osmótica coloidal es más elevada que la hidrostática, y el líquido vuelve a entrar en los vasos. De esta manera los nutrientes son conducidos al espacio intersticial y pueden pasar al interior de las células; además, se recogen los productos de desecho del metabolismo celular que, tras pasar al plasma, son eliminados.



### Figura 31-18

A. Vasos principales del sistema linfático humano.

B. Detalle de la relación entre los capilares sanguíneos y linfáticos.



El sistema linfático también tiene un papel importante en los mecanismos de defensa del cuerpo. A lo largo de los vasos linfáticos, y a intervalos regulares, hay unos **ganglios (nódulos) linfáticos** (Figura 31-18) que tienen varias funciones defensivas (Capítulo 35). Las células que hay en estos ganglios, como los macrófagos, se encargan de eliminar las partículas extrañas, en especial las bacterias, que de otro modo podrían pasar al torrente circulatorio. También son centros (junto con los linfocitos e el timo) de producción, mantenimiento y distribución de los médulos, los elementos fundamentales del sistema defensivo del organismo.

## RESPIRACIÓN

La energía de los alimentos es liberada mediante procesos oxidativos, en los que, generalmente, el oxígeno molecular es el aceptor final de electrones. El oxígeno necesario para ello ha de entrar en el cuerpo a través de alguna superficie respiratoria. Los fisiólogos diferencian dos procesos respiratorios distintos pero muy relacionados: la **respiración celular**, el proceso oxidativo que tiene lugar en el interior de las células (p. 63), y la **respiración externa**, el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono entre el organismo y su medio. En este apartado únicamente se tratará la respiración externa y el transporte de gases desde las superficies respiratorias hasta los tejidos.

### Problemas de la respiración acuática y aérea

La forma en que un animal respira depende, en gran medida, de la naturaleza del medio en que vive. Los dos grandes escenaríos evolu-

tivos para los animales, el agua y la tierra, tienen unas características físicas muy diferentes. La diferencia más obvia es que el aire contiene mucho más oxígeno, al menos 20 veces más, que el agua. Por ejemplo, el agua a 5 °C y volumen situado de aire contiene, aproximadamente, 9 ml de oxígeno por litro (0,9%), mientras que un litro de aire contiene 209 ml de oxígeno (21%). La densidad y la viscosidad del agua son, aproximadamente, 800 y 50 veces más altas, respectivamente, que las del aire. Además, las moléculas gaseosas se difunden 10 000 veces más rápidamente en el aire que en el agua. Estas diferencias han obligado a los animales acuáticos a desarrollar mecanismos muy eficaces para extraer el oxígeno del agua. Sin embargo, incluso los peces más evolucionados, con branquias y sistemas de bombeo muy eficaces, pueden gastar hasta un 20% de su energía simplemente para extraer el oxígeno del agua. En comparación, un mamífero utiliza tan sólo el 1 al 2% de su metabolismo basal para respirar.

Es esencial que las superficies respiratorias sean delgadas y que se mantengan siempre húmedas para que se pueda producir la difusión de gases, en una fase acuosa, entre el ambiente y la circulación sanguínea subyacente. lo que no representa un problema para los animales acuáticos, inmersos como están en el agua, pero sí que es un desafío importante para los que respiran en el aire. Para mantener las membranas respiratorias húmedas y a salvo de heridas, en los animales que respiran aire generalmente se han desarrollado invaginaciones de la superficie corporal abiertas al exterior, y, a continuación, les han añadido mecanismos de bombeo para inspirar y expulsar el aire. El pulmón es el mejor ejemplo de una buena solución para respirar en la tierra. En general, las **evaginaciones** de la superficie corporal, como las branquias, son más adecuadas para la respiración acuática, y las **invaginaciones**, como los pulmones y tráqueas, son mejores para la respiración aérea. Ahora podemos considerar algunos de los principales tipos de órganos respiratorios que utilizan los animales.

## Órganos respiratorios

### Intercambio gaseoso por difusión directa

Los protozoos, las esponjas, los ciliarios y muchos gusanos respiran por difusión directa de gases entre el organismo y el medio. Ya hemos indicado al principio de este capítulo que este tipo de **respiración cutánea** no es adecuada para aquellos organismos con más de un 1 mm de diámetro. Sin embargo, incrementando mucho la relación entre la superficie corporal y la masa, muchos animales pluricelulares pueden cubrir, parcial o totalmente, sus requerimientos de oxígeno por medio de la difusión directa. Los platelmintos son un buen ejemplo de esta estrategia.

Es frecuente que la respiración cutánea sea un complemento de la respiración branquial o pulmonar en animales relativamente grandes, como sucede en algunos anfibios y peces. Por ejemplo, una anguila puede realizar el 60% de su intercambio de oxígeno y de dióxido de carbono a través de la piel, que tiene una rica vascularización. Durante la hibernación, algunas ranas y tortugas realizan todo su intercambio gaseoso a través de la piel, mientras se encuentran sumergidas en las charcas o los arroyos. La mayoría de las salamandras carecen de pulmones; algunas de ellas poseen larvas con branquias que, en algunos casos, persisten en los adultos, pero la mayoría de éstos no tienen ni pulmones ni branquias.

### Intercambio de gases por medio de tubos: sistemas traqueales

Los insectos y otros artrópodos terrestres (ciempies, milipés y algunas arañas) han desarrollado un tipo muy especializado de sistema

respiratorio; en muchos aspectos, es el sistema respiratorio más simple, directo y eficaz de los que poseen los animales activos. Está constituido por un sistema de tubos (**traqueas**) que se ramifican repetidas veces y se extienden a todas las partes del cuerpo (Figura 31-19). Los canales terminales de menor tamaño, las **traqueolas**, miden menos de 1 µm de diámetro y terminan en asociación estrecha con las membranas plasmáticas de las células corporales. El aire entra y sale del sistema traqueal a través de unos orificios similares a válvulas (**espiráculos**) que pueden cerrarse para reducir la pérdida de agua. También pueden poseer un filtro para disminuir la entrada de agua, de partículas o de parásitos (Figura 21-18, p. 451). Algunos insectos pueden ventilar el sistema traqueal mediante movimientos corporales; el conocido movimiento que realizan las abejas metiendo telescópicamente unos segmentos abdominales en otros durante los calurosos días del verano es un buen ejemplo de ello. En la sangre de los insectos hay pigmentos respiratorios, pero debido a que las células poseen unas "tuberías" que las conectan directamente con el exterior, a través de las cuales entra el oxígeno y sale el dióxido de carbono, el sistema respiratorio de los insectos es totalmente independiente del sistema circulatorio. En consecuencia, la sangre de los insectos no está directamente relacionada con el transporte de oxígeno.

### Un sistema eficaz de intercambio en el agua: branquias

Las agallas o **branquias**, que pueden ser de distintos tipos, son los órganos respiratorios más eficaces para la vida en el agua. Pueden ser simples extensiones **externas** de la superficie del cuerpo, como las **pápulas dérmicas** de las estrellas de mar (p. 476), o **penachos branquiales** como los de los gusanos marinos (p. 366) o los **anfíbios acuáticos** (p. 551). También actúa como superficie respiratoria externa el lóbulo dorsal de los **parapodios** de algunos poliquetos marinos en los que los vasos sanguíneos se ramifican cerca de la superficie del parapodio para aumentar el intercambio de gases (p. 365). Aún más eficaces son las branquias **internas** de los peces (p. 533) y los artrópodos. Las branquias de los peces son unas estructuras delgadas y filamentosas, bien vascularizadas y con los vasos circulatorios dispuestos de manera

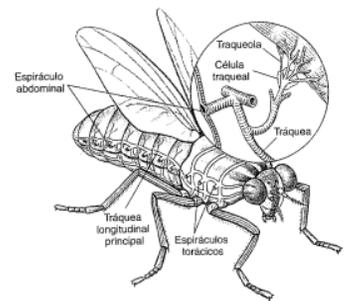


Figura 31-19

Sistema traqueal de los insectos. El aire entra por los espiráculos, recorre las tráqueas y llega hasta los tejidos a través de las traqueolas.

tal que el flujo sanguíneo corre en sentido contrario al del agua que atraviesa los filamentos branquiales. Esta disposición, denominada de **flujo por contracorrientes** (pp. 532 y 677), permite la máxima extracción posible de oxígeno a partir del agua. El agua fluye sobre las branquias como una corriente continua, impulsada por una eficaz bomba branquial, formada por las cavidades bucal y opercular (Figura 31-20), y dotada de dos válvulas. En ocasiones, la ventilación de las branquias se ve ayudada por el desplazamiento hacia adelante del cuerpo del pez a través del agua con la boca abierta (ventilación en ariete).

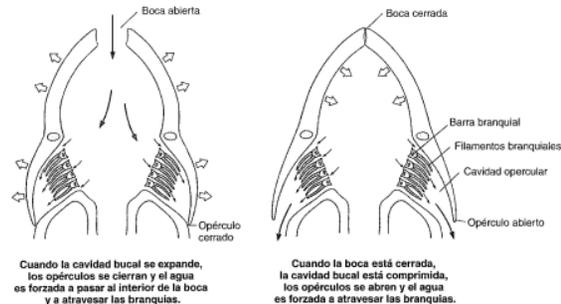
### Pulmones

Las branquias no son apropiadas para la vida en el aire, ya que cuando se sacan del agua, en la que flotan, los filamentos branquiales se desploman, se secan y se pegan unos a otros; un pez fuera del agua se asfixia rápidamente a pesar de la abundancia de oxígeno de su alrededor. Por ello los vertebrados que respiran aire poseen pulmones, unas cavidades internas muy vascularizadas. En ciertos invertebrados (araqueos pulmonados, escorpiones, algunas arañas y ciertos crustáceos pecarinos), existen unos pulmones sencillos, pero estas estructuras no son homologas a los pulmones de los vertebrados y la ventilación no es muy eficaz.

Los pulmones que se pueden ventilar por medio de movimientos musculares para producir un intercambio rítmico de aire son característicos de los vertebrados terrestres. Los pulmones más sencillos de los vertebrados son los de los peces pulmonados (dipnoes), que los utilizan como un complemento, o incluso para reemplazar totalmente a la respiración branquial durante los períodos de sequía. Ahora bien, los pulmones de los dipnoes son bastante simples, con las paredes casi lisas y con una red de capilares, están conectados con la faringe mediante un tubo, y el sistema de ventilación para inspirar y expirar el aire es bastante primitivo.

Los pulmones de los arácnidos varían desde unos sacos simples con las paredes lisas, como ocurre en algunas saltamanzanas, hasta los de las ranas y sapos, que están subdivididos en varias cámaras (Figura 31-21). La superficie total disponible para el intercambio de gases está muy aumentada en los reptiles, cuyos pulmones están subdivididos en numerosos sacos aéreos interconectados. Los más complejos de todos los pulmones son los de los mamíferos, que están divididos en millones de diminutos sacos, denominados **alvéolos** (Figuras 31-21 y 31-23), cada uno de ellos irrigado por una rica red vascular. Los pulmones humanos tienen una superficie total de 50 a 90 m<sup>2</sup>, aproximadamente unas 50 veces el área de la superficie de la piel, y contienen unos 1000 km de capilares. Los mamíferos endotermos necesitan tener una superficie de intercambio tan grande como ésta con el fin de obtener del aire todo el oxígeno que necesitan para mantener su elevada tasa metabólica.

Un inconveniente de los pulmones es que el intercambio gaseoso entre la sangre y el aire sólo se puede producir en los alvéolos y en los conductos alveolares, situados en los extremos del sistema de tubos que forman el árbol respiratorio (traquea, bronquios y bronquiolos [Figuras 31-21 y 31-23]). El volumen de aire que queda en los conductos aéreos donde no se puede producir el intercambio de gases se denomina "espacio muerto" o "aire residual". A diferencia del eficiente flujo, de un solo sentido, del agua a través de las branquias de los peces, el aire debe entrar y salir al pulmón por el mismo camino. Después de cada exhalación, los tubos aéreos están llenos de aire "utilizado", procedente de los alvéolos que, con la siguiente inhalación, entrará de nuevo en los pulmones mezclando con el "aire fresco". Este aire que circula hacia dentro y hacia fuera con cada respiración es una dificultad añadida a la propia ventilación de los pulmones. De hecho, la ventilación de los pulmones es tan poco eficaz, que durante la respiración normal en el hombre, con cada inspiración sólo se renueva aproximadamente la sexta parte del aire contenido en los pulmones.



Cuando la cavidad bucal se expande, los opérculos se cierran y el agua es forzada a pasar al interior de la boca y a atravesar las branquias.

Cuando la boca está cerrada, la cavidad bucal está comprimida, los opérculos se abren y el agua es forzada a atravesar las branquias.

### Figura 31-20

Ventilación de las branquias de los peces. Por la acción de dos bombas de músculos esqueléticos, una en la cavidad bucal y otra en la cavidad opercular, el agua es aspirada hacia el interior de la boca, pasa sobre las branquias y sale por los opérculos (hendiduras operculares).

Incluso después de hacer una espiración forzada, en el interior de los pulmones queda entre un 20% y un 35% de aire.

En las aves, la eficacia de los pulmones está muy mejorada debido al desarrollo de un complejo sistema de sacos aéreos (Figura 31-21 y p. 596), que actúan como reservorios del aire durante la ventilación. Al inspirar, alrededor del 25% del aire que entra pasa sobre los **parabronquios** (capilares aéreos del grosor de una célula), donde se produce el intercambio gaseoso. El 75% restante del aire que entra en los pulmones los atraviesa y pasa hasta los sacos aéreos (en ellos no se produce el intercambio gaseoso). En el momento de la espiración, parte de este aire fresco pasa directamente a los conductos pulmonares y, finalmente, a los parabronquios. Así, los parabronquios reciben aire fresco tanto durante la inspiración como durante la espiración. Esta perfección de diseño de los pulmones de las aves no es más que el resultado de una serie de presiones selectivas que tuvieron lugar durante la evolución del vuelo como respuesta a sus elevados requerimientos metabólicos.

Los anfíbios utilizan un mecanismo de **presión positiva** para introducir el aire en sus pulmones, lo que les diferencia de la mayor parte de los reptiles, las aves y los mamíferos, cuya ventilación se realiza por un mecanismo de **presión negativa**, es decir, succionando el aire hacia el interior de los pulmones por expansión de la caja torácica. Para introducir el aire en los pulmones, las ranas bajan primero la parte inferior de su cavidad bucal, con lo que el aire pasa al interior de ésta a través de las **narinas** (orificios nasales externos); a continuación, cierran las narinas y elevan el suelo de la cavidad bucal, con lo que fuerzan el aire hacia los pulmones (Figura 31-22). No obstante, la mayor parte del tiempo las ranas realizan una ventilación rítmica sólo de su cavidad bucal que, al estar muy bien vascularizada, constituye una superficie respiratoria que complementa a la respiración cutánea y pulmonar.

### Estructura y función del sistema respiratorio de los mamíferos

En los mamíferos, el aire entra en el sistema respiratorio a través de las narinas (orificios nasales externos), pasa a través de la **cámara nasal**, tapizada por un epitelio productor de moco, y luego atraviesa los

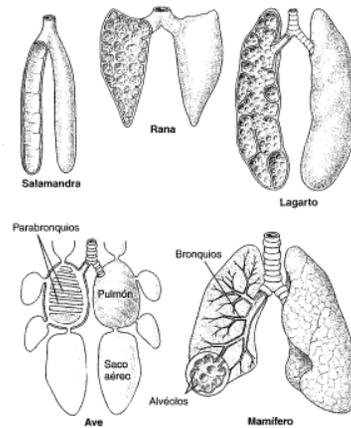


Figura 31-21

Estructura interna de los pulmones en los distintos grupos de vertebrados. En general, la tendencia evolutiva ha sido la de pasar de simples sacos, con superficies de intercambio reducidas entre la sangre y los espacios aéreos, caso de los anfíbios, a estructuras complejas y lobuladas, con numerosos compartimentos y unas superficies de intercambio amplias, como ocurre en las aves y los mamíferos.

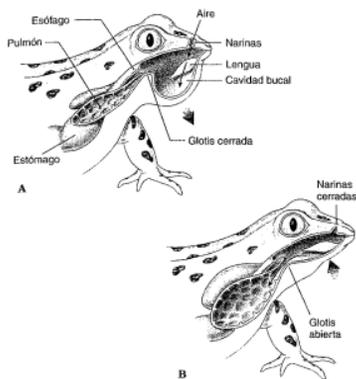


Figura 31-22

Respiración de las ranas. Las ranas, que respiran por presión positiva, llenan sus pulmones forzando el aire hacia ellos. A, Al bajar el suelo de la boca, el aire entra por las narinas. B, Con las narinas cerradas y la glotis abierta, fuerzan el aire hacia los pulmones al levantar el suelo de la boca. La cavidad bucal puede ventilarse rítmicamente durante un cierto tiempo antes de que los pulmones se vacíen al contraerse la musculatura de la pared del cuerpo y por el retroceso elástico de los pulmones.

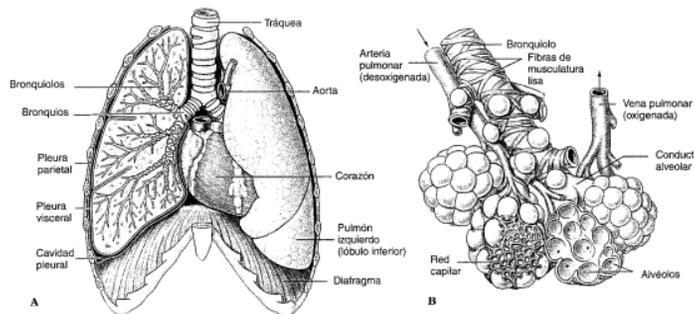


Figura 31-23

A, Pulmones humanos, con el pulmón derecho en sección. B, Porción terminal de un bronquiolo que muestra los sacos aéreos y su dirección del flujo sanguíneo. Las flechas indican la dirección del flujo sanguíneo.

**orificios nasales internos**, conectados con la **faringe**. En este punto, donde se retinan los conductos digestivo y respiratorio, el aire inhalado pasa por un hueco estrecho, la **glotis**, y los alimentos entran en el esófago para llegar al estómago (Figura 32-10, p. 715). La glotis desemboca en la **laringe**, o saco vocal, y ésta, a su vez, en la **tríquea**, que se divide en dos **bronquios**, uno hacia cada pulmón (Figura 31-23). En el interior de cada pulmón, el bronquio correspondiente se subdivide repetidas veces para formar unos pequeños túbulos, los **(bronquiolos)** que, a través de los **conductos alveolares** conducen el aire hasta los sacos aéreos (**alvéolos**) (Figura 31-23). El endotelio monoestratificado de la pared de los alvéolos y los conductos alveolares es muy delgado y está húmedo, lo que facilita el intercambio de gases entre el aire y los capilares sanguíneos. Los conductos aéreos están tapizados por un epitelio con células secretoras de moco y células epiteliales cilindricas, que desempeñan un importante papel en el acondicionamiento del aire antes de que alcance los sacos aéreos. En las paredes de la tríquea, de los bronquios y en las alveolas de los bronquiolos de mayor tamaño hay unos anillos cartilagineos que los rodean parcialmente y evitan que estos conductos puedan colapsar.

En su recorrido hacia los sacos aéreos, el aire sufre tres cambios importantes: (1) se filtra la mayor parte del polvo y de las partículas extrañas, (2) se calienta a la temperatura del cuerpo, y (3) se satura de vapor de agua.

Los pulmones están formados en su mayor parte por tejido conjuntivo elástico. Están recubiertos por una delgada capa de un epitelio resistente conocido como **pleura visceral**. Una capa similar, la **pleura parietal**, tapiza la superficie interna de las paredes del tórax (Figura 31-23). Estas dos pleuras están en contacto y se deslizan una sobre otra, a medida que los pulmones se expanden y se contraen. El "espacio" que queda entre ambas pleuras, denominado **cavidad pleural**, presenta un vacío parcial, o **presión intrapleural**, negativo, que ayuda a que los pulmones se expandan para rellenar la cavidad pleural. Por lo tanto, el espacio intrapleural no existe. La cavidad torácica está rodeada por la columna vertebral, las costillas y el esternón, y en su base se encuentra el **diafragma**, un tejido muscular de bóveda que separa

las cavidades torácica y abdominal. Únicamente los mamíferos poseen un diafragma muscular.

### Ventilación de los pulmones

La cavidad torácica es una cámara hemisférica al aire. Durante la **inspiración**, las costillas se desplazan hacia arriba como consecuencia de la contracción de los músculos intercostales externos y el diafragma se contrae y aplanata. Como resultado, el volumen de la cavidad torácica aumenta (Figura 31-24), lo que hace que la presión intrapleural se haga muy negativa y que la presión del aire del interior de los pulmones, **presión intrapulmonar**, llegue a un valor inferior al de la presión atmosférica, y el aire entra a través de los conductos respiratorios para equilibrar la presión. La **capacidad pulmonar** es la cantidad de aire (en ml) que se mueve en este proceso. La **inspiración normal** es un proceso menos activo que la inspiración. Cuando los músculos se relajan, las costillas y el diafragma vuelven a su posición inicial, el tamaño de la cavidad torácica disminuye, las presiones intrapulmonar e intrapleural aumentan, y los elásticos pulmones se desinflaman, con lo que se expulsa el aire (Figura 31-24). En las espasmos forzadas, como las que se producen cuando se realiza algún ejercicio físico, las costillas son empujadas hacia abajo y hacia dentro mucho más que en las espiraciones normales debido a la actuación de un grupo de músculos adicionales situados entre las costillas, los músculos intercostales internos. Al mismo tiempo, también se contraen los músculos abdominales, que hacen que el diafragma se desplace hacia arriba, más allá de su posición normal en relajación, como consecuencia de la presión dentro de los órganos abdominales, sobre todo el hígado, que está situado inmediatamente por debajo del diafragma. Estos mecanismos hacen que se expulse más cantidad de aire, por lo que también aumenta el volumen de aire inspirado en la siguiente respiración.

### Coordinación de la respiración

En condiciones normales, la respiración es involuntaria y automática, pero puede ponerse bajo control voluntario. La respiración normal y tranquila está controlada por neuronas situadas en el bulbo raquídeo del encéfalo (p. 735). De manera espontánea, estas neuronas producen impulsos rítmicos que estimulan la contracción del diafragma y de los músculos intercostales externos durante la inspiración. No obstante, la respiración debe ajustarse a las variaciones de las necesidades de oxígeno del cuerpo. Curiosamente, es el dióxido de carbono, y no el oxígeno, el gas que más afecta al ritmo respiratorio ya que, en condiciones normales, la concentración de oxígeno en la sangre arterial no llega a descender lo suficiente como para estimular a los receptores químicos (**quimiorreceptores**) del bulbo raquídeo. Por el contrario, incluso un pequeño aumento de la cantidad de dióxido de carbono en

sangre tiene un importante efecto sobre la respiración. En realidad, el efecto del dióxido de carbono se debe al aumento de la concentración de iones hidrógeno en el líquido cefalorraquídeo.



En esta reacción se puede ver que el dióxido de carbono se combina con el agua para formar ácido carbónico. Este se disocia, liberándose iones de hidrógeno, lo que hace que aumente la acidez del líquido cefalorraquídeo y que se estimulen los receptores respiratorios situados en el bulbo raquídeo. La consecuencia es un aumento tanto del ritmo como de la profundidad de la respiración. Los quimiorreceptores periféricos, situados cerca del corazón y en la región del cuello, detectan los cambios de los niveles de dióxido de carbono e iones de hidrógeno en la sangre y envían impulsos de estimulación hacia los centros de control de la respiración del bulbo raquídeo, cuando dichos niveles aumentan.

Es bien conocido que los buceadores pueden permanecer sumergidos, y sin respirar, mucho más tiempo si previamente hiperventilan vigorosamente sus pulmones para expulsar el dióxido de carbono de ellos, disminuyendo así la cantidad de dióxido de carbono en la sangre. Esto retrasa la irremisible urgencia de asomar a la superficie para respirar. La práctica es peligrosa porque el oxígeno saqueado se gasta tan rápidamente como cuando no se realiza la hiperventilación previa, pero este gasto no estimula a los centros respiratorios y el buceador puede perder la consciencia cuando el aporte de oxígeno al cerebro baja más allá de un punto crítico. Esta parece haber sido la causa de varios casos bien documentados de asfixia entre buceadores que intentaban bajar una marca de permanencia en inmersión.

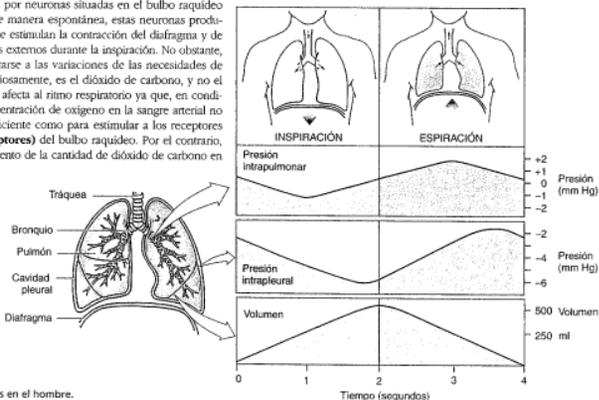


Figura 31-24

Movimientos respiratorios en el hombre.

## Intercambio gaseoso en los pulmones y en los tejidos: difusión y presión parcial

El aire (la atmósfera) que respiramos es una mezcla de gases: aproximadamente, 78% de nitrógeno, 20.9% de oxígeno y cantidades menores de otros gases como el dióxido de carbono (0.03%). La fuerza gravitacional atrae los gases atmosféricos hacia la superficie de la Tierra. A nivel del mar, la atmósfera ejerce una presión, debida a la fuerza de la gravedad, equivalente al peso de una columna de mercurio (Hg) de 760 mm de altura. Por ello, podemos decir que la presión atmosférica (1 atm) es de 760 mm Hg. Pero ya que el aire es una mezcla de gases, una parte de esos 760 mm Hg de presión se debe a cada uno de dichos gases (**presión parcial**). En el aire, en un medio seco, la presión parcial del oxígeno es  $0.209 \times 760 = 159$  mm, y la del dióxido de carbono es  $0.0005 \times 760 = 0.23$  mm. (En realidad, el aire atmosférico nunca está totalmente seco, y la cantidad variable de vapor de agua que esté presente ejerce una presión proporcional a su concentración, igual que sucede con los demás gases).

En cuanto el aire entra en el sistema respiratorio, su composición cambia (Tabla 31-1 y Figura 31-25). El aire inspirado se va saturando con vapor de agua a medida que se desplaza por los conductos aéreos hacia los alvéolos, y cuando llega a ellos se mezcla con el aire residual del ciclo respiratorio anterior. La presión parcial del oxígeno disminuye y la del dióxido de carbono aumenta. Con la espiración, el aire de los alvéolos se mezcla con el aire de los espacios muertos, produciéndose una mezcla aún más diferente (Tabla 31-1). Aunque en estos espacios muertos no se produce un intercambio gaseoso significativo, el aire contenido en ellos es el primero en salir del cuerpo al iniciarse la espiración.

Debido a que la presión parcial del oxígeno en los alvéolos pulmonares (100 mm Hg) es mayor que en la sangre que entra en los capilares pulmonares (40 mm Hg), el oxígeno se difunde hacia el interior de estos últimos. De forma similar, el dióxido de carbono presenta una mayor concentración en la sangre de los capilares de los pulmones (46 mm Hg) que en el aire del interior de los alvéolos (40 mm Hg), de forma que se difunde desde los capilares hacia los alvéolos.

En los tejidos, los gases respiratorios también se difunden de acuerdo con los correspondientes gradientes de concentración (Figura 31-25). Las células corporales continuamente están usando oxígeno y produciendo dióxido de carbono, por lo que la presión parcial de oxígeno en la sangre arterial (100 mm Hg) que entra en un tejido cualquiera es mayor que en el tejido mismo (de 0 a 30 mm Hg) y la presión parcial de dióxido de carbono en éste (de 45 a 68 mm Hg) es mayor que en la sangre arterial (40 mm Hg). En ambos casos, los gases pasan desde el lugar en el que tienen una mayor concentración hacia aquel en el que la tienen más baja.

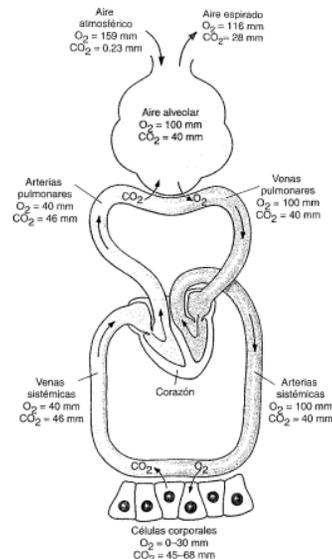


Figura 31-25

Intercambio de gases respiratorios en los pulmones y en las células. Los números indican las presiones parciales en milímetros de mercurio (mm Hg).

TABLA 31-1

Presiones parciales y concentraciones de los gases en el aire y en los líquidos corporales

	Nitrógeno (N <sub>2</sub> )	Oxígeno (O <sub>2</sub> )	Dióxido de carbono (CO <sub>2</sub> )	Vapor de agua (H <sub>2</sub> O)
Aire inspirado (seco)	603 (79%)	159 (20.9%)	0.2 (0.03%)	—
Aire alveolar (saturado)	573 (75.4%)	100 (13.2%)	40 (5.2%)	47 (6.2%)
Aire espirado (saturado)	581 (74.8%)	116 (15.3%)	28 (3.7%)	47 (6.2%)
Sangre arterial	573	100	40	—
Tejidos periféricos	573	0-30	45-68	—
Sangre venosa	573	40	46	—

Nota: Todos los valores están expresados en milímetros de mercurio (mm Hg). Los tantos por ciento indican la proporción en que participan en la presión atmosférica a nivel del mar (760 mm Hg). El aire inspirado se ha considerado seco, aunque siempre tiene una cierta cantidad de agua. Por ejemplo, si el aire atmosférico está a una temperatura de 20°C y con una saturación de agua media (humedad relativa del 50%), las diferentes presiones parciales y porcentajes serían: N<sub>2</sub> 593.5 (78.1%); O<sub>2</sub> 157 (20.6%); CO<sub>2</sub> 0.2 (0.03%); y H<sub>2</sub>O 8.75 (1.1%).

Debido al peso del agua, la presión aumenta el equivalente a 1 atmósfera por cada 10 m de profundidad en el agua del mar, y la presión del aire para un buceador debe aumentar de la misma forma para que pueda entrar en los pulmones. Debido a este aumento de presión, en la sangre se disuelve aire adicional; la cantidad depende de la profundidad y del tiempo de inmersión del buceador a dicha profundidad. Si el buceador asciende lentamente, el gas escapa de la solución imperceptiblemente y es expulsado a través de los pulmones. Sin embargo, si el ascenso es demasiado rápido, el aire sale de la solución y forma burbujas en las paredes y en otros tejidos, una situación conocida como *enfermedad de la descompresión* o *apoplejía*. El resultado es doloroso y, si es grave, puede causar parálisis o la muerte.

## Transporte de los gases respiratorios

En algunos invertebrados, los gases respiratorios simplemente se transportan disueltos en los líquidos corporales. Sin embargo, la solubilidad del oxígeno en el agua es tan pequeña que este procedimiento de transporte sólo es adecuado para animales con tasas metabólicas bajas. Así, sólo el 1% del oxígeno requerido por el hombre puede transportarse de esta forma. En consecuencia, en muchos invertebrados y casi en la totalidad de los vertebrados, prácticamente todo el oxígeno, y también una cantidad importante del dióxido de carbono, son transportados en la sangre por unas proteínas pigmentarias especiales, los **pigmentos respiratorios**. En todos los vertebrados estos pigmentos respiratorios están en el interior de los glóbulos rojos de la sangre.

El pigmento respiratorio más común en el reino animal es la **hemoglobina**, una proteína roja que contiene hierro y que está presente en todos los vertebrados y en muchos invertebrados. Cada molécula de hemoglobina está formada por un 5% de un compuesto conocido como **grupo hemo**, un complejo que contiene hierro y que es el responsable del color rojo de la sangre, y un 95% de **globina**, una proteína incolora. El grupo hemo de la hemoglobina tiene una gran afinidad por el oxígeno; cada gramo de hemoglobina puede transportar como máximo 1.3 ml de oxígeno aproximadamente. Ya que hay unos 15 g de hemoglobina en cada 100 ml de sangre humana, dicha cantidad de sangre, saturada de oxígeno, contiene unos 20 ml de oxígeno. Por supuesto, para que la hemoglobina sea útil para el cuerpo debe combinarse con el oxígeno de una forma químicamente reversible, de tal manera que pueda ser puesto a disposición de los tejidos. La cantidad real de oxígeno con la que se puede combinar la hemoglobina depende de la forma, o configuración, de la molécula de hemoglobina, que está afectada por diversos factores, entre ellos la concentración del propio oxígeno. Cuando la concentración de oxígeno es alta, como lo es en los capilares de los alvéolos pulmonares, la hemoglobina puede combinarse con él; en los tejidos, donde la presión parcial del oxígeno es baja, la hemoglobina tiende a liberar las reservas de oxígeno que lleva (Figura 31-26).

La relación entre la capacidad de carga y la concentración de oxígeno ambiental se representa como **curvas de saturación de la hemoglobina** (también denominadas curvas de disociación de oxígeno [Figura 31-26]). Como se puede observar en estas curvas, cuanto más baja sea la presión parcial de oxígeno circundante, mayor será la cantidad de oxígeno que se libera. Ésta es una característica importante de la hemoglobina, ya que permite que se libere más oxígeno en aquellos tejidos que tienen unas tasas elevadas de respiración celular aerobia (p. 64), que los

que más lo necesitan (los que presentan las menores presiones parciales de oxígeno).

Hasa hasta, la anemia, la anemia de las células falciformes es una enfermedad hereditaria incurable (p. 100) en la que el único aminoácido (ácido glutámico) de la hemoglobina normal (HbA) está sustituido por otro (valina) en la hemoglobina de las células falciformes (HbS). La capacidad de la HbS para transportar oxígeno está muy disminuida y los eritrocitos tienden a amargarse cuando la demanda de oxígeno es alta (por ejemplo, durante el ejercicio). Entonces, los capilares se atascan con los glóbulos rojos deformados. El área afectada se hace muy dolorosa y los tejidos pueden morir. En América, aproximadamente uno de cada diez afroamericanos son portadores (heterocigóticos) para este carácter. Los heterocigóticos no desarrollan la enfermedad y llevan una existencia normal, pero si los dos padres son heterocigóticos, sus descendientes tienen una probabilidad del 25% de heredar esta enfermedad.

Otro factor que afecta a la curva de saturación de la hemoglobina y que, por tanto, influye en la capacidad de liberación de oxígeno a los tejidos, es la afinidad de la **oxihemoglobina** (hemoglobina combinada con oxígeno) por el dióxido de carbono. El dióxido de carbono altera la curva de saturación de la hemoglobina hacia la derecha (Figura 31-26B), un fenómeno llamado **efecto Bohr**, ya que fue este científico danés quien lo describió. A medida que el dióxido de carbono va pasando a la sangre desde los tejidos que están respirando, se fomenta la liberación de más oxígeno por parte de la hemoglobina. En los pulmones ocurre justo lo contrario, es decir, a medida que el dióxido de carbono pasa desde la sangre venosa a los espacios alveolares, la curva de saturación de la hemoglobina retorna a la izquierda, lo que posibilita que la hemoglobina capte más oxígeno. El aumento de la cantidad de dióxido de carbono en la sangre hace que disminuya el pH de ésta, al igual que ocurre cuando se le añade un ácido (por ejemplo, ácido láctico procedente de los músculos durante un trabajo, p. 661). Un pH bajo también hace que la curva de saturación de la hemoglobina se desplace hacia la derecha, y esto provoca que se libere más oxígeno en los tejidos que están en plena actividad (Figura 31-26B).

Aunque la hemoglobina es el único pigmento respiratorio de los vertebrados, entre los invertebrados se conocen otros pigmentos respiratorios. La **hemocianina**, una proteína azul que contiene cobre, existe en los crustáceos y en la mayor parte de los moluscos. Otro pigmento, de color verde, es la **clorocruina**, que contiene hierro y se encuentra en cuatro familias de poliquetos tubícolas. Su estructura y capacidad de transporte del oxígeno son muy similares a las de la hemoglobina, pero se transporta en forma libre en el plasma en vez de estar encerrada en las células sanguíneas. La **hemeritrina** es un pigmento rojo que se encuentra en algunos poliquetos. Aunque contiene hierro, este metal no se localiza en el grupo hemo (a pesar del nombre del pigmento), y su capacidad de transporte del oxígeno es bastante reducida en comparación con la de la hemoglobina.

La misma sangre que transporta el oxígeno desde los pulmones hasta los tejidos debe transportar el dióxido de carbono en su camino de regreso hacia los pulmones; sin embargo, y a diferencia del oxígeno, que es transportado casi exclusivamente en combinación con la hemoglobina, el dióxido de carbono se transporta de tres formas principales. Una pequeña fracción de dióxido de carbono, aproximadamente

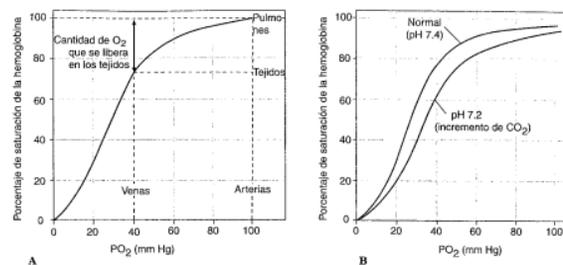
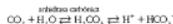


Figura 31-26

Las curvas de saturación de la hemoglobina muestran cómo la cantidad de oxígeno que se puede unir a la hemoglobina depende de la presión parcial de oxígeno ( $PO_2$ ). A, Cuanto mayor sea la presión parcial en los pulmones, la hemoglobina puede captar más oxígeno. En los tejidos, la concentración de oxígeno es menor, de manera que aquélla de la hemoglobina para transportar el oxígeno disminuye; es decir, se descarga más oxígeno. B, La hemoglobina también es sensible a la presión parcial de dióxido de carbono (efecto Bohr y pH). A medida que el dióxido de carbono penetra en la sangre desde los tejidos, la curva se desplaza a la derecha y disminuye la afinidad de la hemoglobina por el oxígeno. Así, la hemoglobina descarga más oxígeno en aquellos tejidos en los que la concentración de dióxido de carbono es mayor o cuando el pH disminuye.

el 5% del total, se transporta en forma gaseosa, disuuelto en el plasma. El resto se difunde hacia el interior de los glóbulos rojos. Aquí, la mayor parte del dióxido de carbono, aproximadamente el 70%, se convierte en ácido carbónico mediante la acción de la enzima anhidrasa carbónica. Inmediatamente, el ácido carbónico se disocia en iones hidrógeno e iones bicarbonato, según la siguiente reacción:



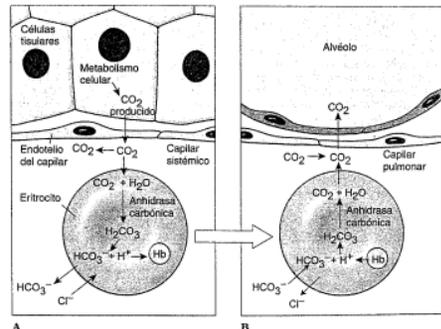
Los iones de hidrógeno se combinan con la hemoglobina para formar **desoxihemoglobina**, evitando de este modo que se

produzca una disminución drástica del pH sanguíneo, y al mismo tiempo se libera oxígeno. Los iones bicarbonato son transportados fuera de los glóbulos rojos y se intercambian por iones de cloro (**desviación de cloruros**). Los iones bicarbonato quedan en disolución en el plasma, ya que, a diferencia del dióxido de carbono, el ion bicarbonato es muy soluble (Figura 31-27).

Otra parte del dióxido de carbono, aproximadamente el 25% del total, se combina de manera reversible con la hemoglobina. En lugar de combinarse con el grupo hemo, lo hace con los radicales amino de diversos aminoácidos para formar un compuesto llamado **carbamino hemoglobina**.

Figura 31-27

Transporte del dióxido de carbono en la sangre. A, El dióxido de carbono que se produce en la respiración celular se difunde desde los tejidos hasta el plasma y los eritrocitos. En éstos, la anhidrasa carbónica cataliza la transformación del dióxido de carbono en ácido carbónico, y después en ion bicarbonato e ion hidrógeno. Parte del ion bicarbonato se difunde hacia el exterior de la célula, lo que es compensado por la entrada de iones de cloro en ella, conservándose así el equilibrio eléctrico. Los iones de hidrógeno se asocian a la hemoglobina. B, La baja presión parcial de dióxido de carbono en los alveolos de los pulmones favorece las reacciones contrarias.



Todas estas reacciones son reversibles. Cuando la sangre llega a los pulmones, el bicarbonato vuelve a los glóbulos rojos (la desviación de cloruros se produce en sentido inverso), donde reacciona con los iones de hidrógeno, que se liberan desde la hemoglobina a medida que el oxígeno se va combinando con ésta, y así vuelve a formarse dióxido de carbono. Este dióxido de carbono finalmente se difunde desde el plasma hacia el aire alveolar.

Desgaciadamente para el hombre y para otros muchos animales, la hemoglobina presenta una afinidad por el monóxido de carbono que es aproximadamente unas 200 veces mayor que su afinidad

## RESUMEN

Básicamente el líquido corporal (intracelular, plasma e intersticial) es agua, pero con muchas sustancias disueltas, entre ellas electrolitos y proteínas. La sangre de los vertebrados está formada por plasma líquido y elementos formes, entre los que se encuentran los glóbulos rojos, los blancos y las plaquetas. En el plasma hay muchos sólidos, y también gases, en disolución. Los glóbulos rojos de los mamíferos pierden el núcleo durante su desarrollo y poseen un pigmento transportador de oxígeno, la hemoglobina. Los glóbulos blancos son unos importantes elementos defensivos. Las plaquetas son fundamentales en el proceso de la coagulación, que es necesario para evitar una pérdida excesiva de sangre cuando un vaso sanguíneo sufre algún daño. A partir de ellas se liberan una serie de factores que activan la protrombina para que se transforme en trombina, una enzima que hace que el fibrinógeno pase a su forma de gel, la fibrina, formándose las fibras de un coágulo.

En los sistemas circulatorios abiertos, como los de los artrópodos y la mayoría de los moluscos, la sangre sale de las arterias y pasa al hemocel, que es una cavidad corporal primaria derivada del blastocel y de las cavidades celomáticas embrionarias. En los sistemas circulatorios cerrados, como los de los anélidos, los vertebrados y los moluscos cefalópodos, el corazón bombea sangre hacia las arterias y después a las arteriolas de menor diámetro; a través de una fina red de capilares, ésta pasa a la sangre a las células, y finalmente a las venas, que conducen de nuevo la sangre hasta el corazón. En los peces, que tienen un corazón bicameral con una aurícula y un ventrículo, la sangre se bombea hacia las branquias y después pasa directamente a los capilares sistémicos de los demás órganos del cuerpo, sin haber pasado nuevamente por el corazón. Con el desarrollo evolutivo de los pulmones, los vertebrados también desarrollaron una circulación doble, con un circuito sistémico, que suministra sangre al cuerpo, y un circuito pulmonar, al servicio de los pulmones. Para que este sistema doble sea eficaz se necesita que tanto la aurícula como el ventrículo se dividan en dos para formar una branquia y después dos directamente a los capilares sistémicos, y en los cocodrilos, las aves y los mamíferos la división es completa, y poseen un corazón tetraembranal con dos aurículas y dos ventrículos.

El flujo unidireccional de la sangre durante la contracción (diástole ventricular) y la relajación (diástole ventricular) del corazón está asegurado por unas válvulas que hay entre las aurículas y los ventrículos,

por el oxígeno. En consecuencia, incluso cuando el monóxido de carbono se encuentra en la atmósfera en concentraciones más bajas que el oxígeno, tiende a desplazar al oxígeno de la hemoglobina para formar un compuesto estable denominado carboxihemoglobina. El aire que contenga aproximadamente sólo un 0.2% de monóxido de carbono puede ser mortal. Debido a su tasa respiratoria más alta, los niños y los animales pequeños se envenenan más rápidamente que los adultos. A medida que aumentan la población y la industrialización del mundo, la contaminación por monóxido de carbono cada vez es mayor.

y entre éstos y las arterias pulmonar y aorta. Aunque el corazón puede latir espontáneamente, debido a la presencia de células marcapasos, el ritmo cardíaco está controlado por hormonas y por nervios del sistema nervioso central. La alta demanda de oxígeno del músculo cardíaco está abastecida por una circulación coronaria bien desarrollada. Las paredes de las arterias son más gruesas que las de las venas, y el tejido conjuntivo elástico de las paredes de las arterias permite que las de mayor tamaño se puedan expandir durante la diástole ventricular y contraerse durante la diástole ventricular. En el hombre, la presión arterial (hidrostática) normal es de 120 mm Hg en la sístole, y de 80 mm Hg en la diástole. Debido a que entre las células endoteliales de los capilares hay unas hendiduras llenas de líquido, a través de ellas se produce un filtrado de líquido libre de proteínas. Este movimiento de líquido está determinado por el equilibrio entre dos fuerzas opuestas, la presión hidrostática y la presión oncótica debida a las proteínas. Las sustancias también entran y salen de la sangre por medio de vesículas de pinocitosis y por difusión (moléculas liposolubles) atravesando las células endoteliales. El líquido tisular que no vuelve a entrar en los capilares es recuperado por el sistema linfático (aquí se denomina linfa) y vuelve al sistema circulatorio a través de los vasos linfáticos.

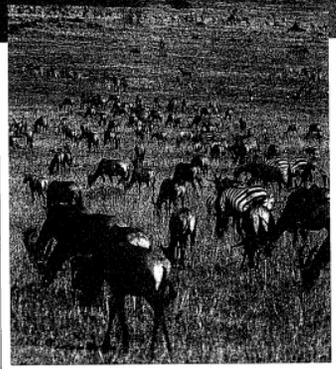
El transporte de gases respiratorios en los animales pequeños puede depender de la difusión entre el medio y los tejidos (o el citoplasma), pero los animales grandes necesitan órganos respiratorios especializados, como branquias, tráqueas o pulmones, para poder realizar esta función. Las branquias y los pulmones incrementan notablemente la superficie de intercambio de gases respiratorios entre la sangre y el ambiente. Muchos animales poseen pigmentos respiratorios y otros mecanismos para transportar el oxígeno y el dióxido de carbono en su sangre. El pigmento respiratorio más común en el reino animal es la hemoglobina, que posee una elevada afinidad por el oxígeno a altas concentraciones de éste, pero que lo libera cuando está poco concentrado. La hemoglobina de los vertebrados, que se encuentra en el interior de los eritrocitos, se combina fácilmente con el oxígeno en las branquias y los pulmones, y lo libera en los tejidos en los que la presión parcial de oxígeno es baja. El dióxido de carbono es transportado en la sangre desde los tejidos a los pulmones como ion bicarbonato, como gas disuelto en el plasma, y combinado con la hemoglobina de los eritrocitos.

## CUESTIONARIO

- Nombre los principales electrolitos intracelulares y los principales electrolitos extracelulares.
- ¿Cuál es el destino de los eritrocitos viejos en el cuerpo?
- Haga un esquema o describa brevemente la secuencia de sucesos que conducen a la coagulación sanguínea.
- Los animales han desarrollado dos tipos de sistemas circulatorios: los abiertos y los cerrados. ¿Por qué se dice que un sistema circulatorio abierto es "abierto"? Los sistemas circulatorios cerrados algunas veces se citan como una ventaja adaptativa para los animales que se mueven de forma muy activa y que tienen, al

menos en algunas ocasiones, unas necesidades metabólicas altas ¿puede sugerir el lector las posibles razones de esta afirmación?

- Coloque ordenadamente los siguientes términos para describir el flujo de la sangre en el sistema circulatorio de un pez: ventrículo, capilares branquiales, seno venoso, capilares sistémicos, aurícula, aorta dorsal.
- Describe el flujo de la sangre a través del corazón de un manífero, nombrando cada una de las cámaras y válvulas, y explique cuándo entra la sangre en cada aurícula, cuándo sale de ellas, cuándo entra en los ventrículos y cuándo sale de estos. ¿Qué evita el reflujo de sangre hacia las aortulas cuando se contraen los ventrículos? ¿Por qué se mueve la sangre por la aorta en una sola dirección y con una presión elevada?
- Explique el origen y la forma de transmisión del estímulo que da origen a la contracción del corazón. ¿Por qué se dice que el corazón de los vertebrados es miogénico? Si el corazón es miogénico, ¿a qué pueden deberse las alteraciones del ritmo cardíaco?
- Defina los términos sístole y diástole. Diferencie entre sístole y diástole auricular y ventricular.
- Explique los movimientos de los líquidos a través de las células endoteliales de los capilares. ¿Por qué el equilibrio entre la presión hidrostática y la presión osmótica coloidal determina la dirección del flujo neto de los líquidos?
- La presión sanguínea en el extremo anterior de los capilares es de unos 40 mm Hg en el hombre. Si la presión hidrostática en el extremo venoso es de aproximadamente 15 mm Hg, ¿qué presión osmótica coloidal en cualquier punto es de 25 mm Hg, ¿cómo se ve afectado el movimiento neto de los fluidos entre los capilares y los espacios tisulares?
- Describe brevemente el sistema linfático. ¿Cuáles son sus principales funciones? ¿Por qué se mueve la linfa a través del sistema linfático muy lentamente?
- ¿Qué ventajas tienen las branquias de los peces para la respiración en el agua y qué inconvenientes tienen para la respiración en la tierra?
- Describe el sistema traqueal de los insectos. ¿Qué ventajas presenta este sistema para los animales pequeños?
- Indique el camino del aire inspirado en el hombre desde los orificios nasales a las cámaras más pequeñas del pulmón. ¿Qué es el "aire residual" de los pulmones de los mamíferos y cómo afecta a la presión parcial de oxígeno cuando el aire llega a los alveolos? ¿Cómo se resuelve parcialmente el problema en el sistema respiratorio de las aves?
- El tiempo que los buceadores pueden permanecer bajo el agua está limitado por diversas razones, entre ellas el tiempo que tardan en vaciar el aire de sus botellas. Para que el aire les sea más a los buceadores novatos, los instructores les enseñan a respirar lentamente y a exhalar lo máximo posible en cada ciclo respiratorio. ¿Puede el lector sugerir la razón por la que esta forma de respirar permite a los buceadores "alargar" su reserva de aire?
- ¿Cómo ventila una rana sus pulmones? Diferencie la respiración por presión positiva en los anfibios y la respiración por presión negativa en los mamíferos.
- ¿Qué papel tiene el dióxido de carbono en el control del ritmo y la profundidad de la respiración de los mamíferos?
- La presión del aire que respiran los submarinistas debe ser igual a la que sobre ellos ejerce el agua que los rodea, y cada 10 m de profundidad la presión del agua aumenta una atmósfera. Admitiendo que la presión parcial de oxígeno a nivel del mar (una atmósfera) es 0.209 x 760 mm Hg (= 159 mm Hg), ¿qué presión parcial de oxígeno debe tener el aire para un submarinista a 30 m de profundidad?
- Explique cómo se transporta el oxígeno en la sangre, incluyendo concretamente el papel de la hemoglobina. Contesté la misma cuestión pero con relación al transporte de dióxido de carbono.
- La afinidad de la hemoglobina por el oxígeno disminuye cuando lo hace la concentración de oxígeno, y también disminuye cuando aumenta la concentración de dióxido de carbono. ¿Qué efecto tiene este fenómeno sobre la liberación de oxígeno en los tejidos?



Topi y cebras en la sabana africana.

# 32

## Digestión y nutrición

### BIBLIOGRAFÍA

- Banachek, C. E. 1998. If you don't have a defibrillator. *Sci. Am.* **278**:91. *Describe las técnicas de respiración artificial y el masaje cardíaco que pueden emplearse para la reanimación cardiopulmonar.*
- Braun, R., and G. Braun. 2005. *Invertebrates*, ed. S. Sunderland, MA, Sinauer Associates. Incluye una buena discusión sobre el origen de las cavidades corporales en los invertebrados.
- Burggren, W. W. 1997. Identifying and evaluating patterns in cardiorespiratory physiology. *Am. Zool.* **37**:109-115. *Uno de los libros más modernos que incluye en este volumen especial dedicado a un simposio de fisiología cardiorespiratoria.*
- Eisenberg, M. S. 1996. Defibrillation: The spark of life. *Sci. Am.* **278**:66-90. *Cuando su "marcapasos" pierde el ritmo, el músculo cardíaco empieza a tener contracciones en coordinación (Gartman). La aplicación de una descarga eléctrica breve, mediante un desfibrilador, a menudo puede "reinciciar" el "marcapasos". Los desfibriladores han salvado muchas vidas.*
- Harrison, R. 1999. The evolution of hemoglobin. *Am. Sci.* **87**:126-137. *La comparación de la secuencia de aminoácidos en las hemoglobinas de diversos animales, plantas, eucariontes uni-celulares y eubacterias sugiere que todas ellas proceden de la que poseía un ancestro común al principio de la evolución de los organismos.*
- Jain, R. K., and P. F. Cammellet. 2001. Vessels of death or life. *Sci. Am.* **285**:38-43. *Sobre el desarrollo de los vasos sanguíneos (angiogénesis) y su papel en muchas enfermedades graves.*
- Khouri, P., and J. Marx. 1994. Cardiovascular medicine. *Science* **272**:663. *Introducción a una serie de notas breves y artículos dedicados a las recientes investigaciones sobre el desarrollo del corazón, la genética de la función sanguínea, la genética de las enfermedades cardiovasculares, la anestesiología en los ratones de laboratorio, las drogas moleculares para las enfermedades vasculares y las nuevas medicaciones contra las ateroscleróticas.*
- Libby, P. 2002. Atherosclerosis: the new view. *Sci. Am.* **286**:67-95 (May). *Describe los datos más actuales sobre el desarrollo de la aterosclerosis.*
- Lillywhite, H. B. 1988. Snakes, blood, cavitation and gravity. *Sci. Am.* **259**:92-99 (Dec.). *Sobre la forma en que está desarrollado el sistema circulatorio de los serpientes para poder contrarrestar los efectos de la gravedad.*
- Mack, M. L., and A. Abuchowski. 1998. The search for blood substitutes. *Sci. Am.* **278**:73-77. *Los escases de sangre en los bancos de sangre y el riesgo de transmisión de algunas enfermedades hacen que se estén buscando urgentemente sustitutos para poder realizar transfusiones.*
- Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2001. *Eckert animal physiology: mechanisms and adaptations*. New York, W. H. Freeman & Company. *Tratado de fisiología animal comparada, de lectura fluida.*

### ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanip21e](http://www.mhhe.com/hickmanip21e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

### El cuerno de la abundancia de los alimentos

Sir Walter Raleigh indicó que la diferencia entre un hombre rico y otro pobre es que el primero come cuando le apetece, mientras que el segundo come cuando puede. A diferencia del hombre rico, que puede conseguir sus alimentos sin más que cogerlos, ya envasados, de los estantes de un supermercado bien abastecido, para el mundo pobre, como para el resto del reino animal, conseguir algo que comer representa una cuestión de supervivencia. La principal actividad para la mayoría de los animales es conseguir alimentos.

Los posibles alimentos están por todas partes, y pocas fuentes están aún sin explorar. Los animales pican, mastican, muerden, exprimen, ratan, ramonean, desmenuzan, raspan, filtran, engloban, enredan, succionan y absorben, una increíble variedad de alimentos. Lo que un animal come y cómo lo hace, afectan enormemente a sus adaptaciones alimentarias, su comportamiento, su fisiología, así como a su anatomía interna y externa; en resumen, afectan

tanto a la forma del cuerpo como al papel que ese animal desempeña en el entramado de la vida. Las eternas relaciones evolutivas entre los depredadores y las presas han conseguido un equilibrio entre las adaptaciones para comer y las adaptaciones para evitar ser comido. Sea cual sea el sistema para conseguir comida, existe mucho menor variación en los subsiguientes procesos digestivos. Tanto los vertebrados como los invertebrados poseen enzimas digestivas similares. Todavía mucho más uniformes son los procesos bioquímicos para la utilización de los nutrientes y su transformación en energía. La alimentación de los animales es como una cornucopia (cuerno de la abundancia), en la que los alimentos entran, en vez de salir. Por la boca del cuerno entran alimentos muy variados, gracias a una enorme gama de adaptaciones alimentarias, se van degradando y, al final, son usados para la supervivencia y la reproducción.

Todos los organismos necesitan energía para mantener su muy organizada y complicada estructura. Ésta es la energía química de enlace que se libera al producirse la transformación de las sustancias complejas que el organismo adquiere del medio, en otras más simples.

La principal fuente de energía para la vida en la Tierra es el Sol. La luz solar es captada por las moléculas de clorofila de las plantas verdes, que transforman una parte de dicha energía en energía química de enlace (energía trófica). Las plantas verdes son organismos **autótrofos** que solamente necesitan absorber compuestos inorgánicos de su medio, como base para la síntesis de compuestos más complejos y para el crecimiento. La mayoría de los organismos autótrofos son **fitófitos** portadores de clorofila, aunque algunos, como las bacterias quimiósmóticas, son **quimiofitos**, y obtienen su energía a partir de reacciones químicas inorgánicas.

Prácticamente todos los animales son **organismos heterótrofos**, que dependen de compuestos orgánicos ya sintetizados por las plantas, o por otros animales, para obtener los materiales que utilizan para su propio crecimiento y manutención, así como para la perpetuación de la propia especie. Como el alimento de los animales normalmente está constituido por los complejos tejidos de otros organismos y suele ser demasiado voluminoso para ser absorbido directamente por las células debe digerirse, hasta que se forman moléculas solubles lo suficientemente pequeñas como para poder ser utilizadas.

Los animales pueden dividirse en categorías según cuáles sean sus hábitos alimentarios. Los **herbívoros** se alimentan principalmente de materia vegetal; los **carnívoros** lo hacen, fundamentalmente, de los herbívoros o de otros carnívoros; los **omnívoros** pueden comer tanto plantas como animales; y los **saprófagos** se alimentan de materia orgánica en descomposición.

La **ingestión** de los alimentos y su simplificación mediante el proceso de la **digestión** únicamente representan los pasos iniciales de la nutrición. Los alimentos son degradados por la digestión hasta que se obtienen moléculas más simples y solubles que pueden ser **absorbidas y transportadas** a los tejidos del cuerpo. Entonces se **asimilan** y transforman en estructuras de las propias células. El oxígeno también es transportado hasta los tejidos, donde los productos de los alimentos son **oxidados**, o quemados, para obtener energía y calor. Los alimentos no utilizados inmediatamente se **almacenan** para el futuro. Por último, los desechos producidos por la oxidación deben ser **excretados**. Los productos de la comida que no son apropiados para la digestión se **eliminan** con las heces.

Estudiaremos, en primer lugar, las adaptaciones alimentarias de los animales y a continuación abordaremos la digestión y la absorción de los nutrientes. Concluiremos considerando las necesidades tróficas de los animales.

## ESTRATEGIAS ALIMENTARIAS

Pocos animales pueden absorber los nutrientes directamente del medio en que viven. Algunos parásitos de la sangre (p. 239), ciertos protozoos parásitos del intestino (p. 242), los cestodos (p. 303) y los acantocéfalos (p. 320), que pueden obtener todos sus nutrientes como moléculas orgánicas primarias por absorción superficial, son excepciones que confirman la regla. Los nutrientes que sirven de alimento a estos animales tienen que haber sido digeridos previamente por los organismos hospedadores. Sin embargo, la mayoría de los animales debe realizar un cierto esfuerzo para conseguir sus alimentos. Se trata de organismos que se alimentan activamente y que han desarrollado numerosas especializaciones para obtener los alimentos. Ya que para conseguir alimento es una de las principales fuerzas que han intervenido en la evolución de los animales, la selección natural ha actuado y favorecido las adaptaciones que han permitido explotar nuevas fuentes de alimento y nuevos medios para su captura e ingestión. En

esta breve exposición sólo consideraremos algunos de los principales mecanismos para la recolección de los alimentos.

## Alimentación a base de partículas

En las capas más superficiales de las aguas oceánicas hay una multitud de partículas microscópicas en suspensión. La mayor parte de ellas pertenecen al **plankton**, un conjunto de organismos de tamaño demasiado pequeño como para hacer algo más que no sea flotar a merced de las corrientes oceánicas. El resto son residuos orgánicos, esto es, restos de vegetales y animales muertos que se van desintegrando. Aunque el plankton oceánico forma una zona rica y vital para el planeta, su distribución es muy heterogénea. Los mayores acúmulos de plankton se dan en los estuarios y en zonas de afloramiento donde se dan un abundante flujo de nutrientes. El plankton es ingerido por muchos animales de tamaño algo mayor, tanto vertebrados como invertebrados, que emplean una gran variedad de mecanismos para ello.

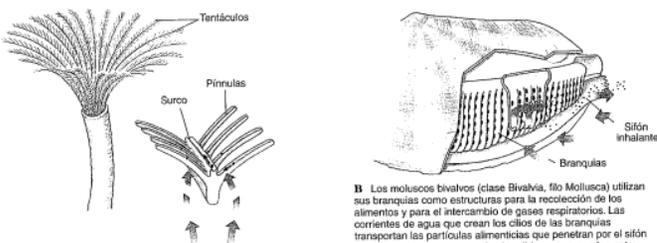
Uno de los métodos de alimentación más importantes y más ampliamente utilizados es el que emplean los animales **suspensivos** (Figura 32-1). La mayoría de los suspensivos utilizan superficies cilíndricas que dirigen las partículas alimenticias a la deriva hasta sus respectivas bocas. La mayor parte de los invertebrados suspensivos, como los gusanos poliquetos tubícolas, los moluscos bivalvos, los leonardados y la mayoría de los procerdados, capturan las partículas de alimento con trampas de moco que dirigen la comida hacia el tubo digestivo. Otros, como los camarones, las pulgas de agua y los cirripodos (percebes y bellotas de mar), realizan movimientos de barrido con sus apéndices, que tienen un aspecto plumoso, para crear corrientes de agua y atrapar los alimentos, que luego transportan hasta la boca. Algunas fases larvárias dulcícolas de varios órdenes de insectos emplean sedas en forma de abanico o trépan de seda para capturar los alimentos.

Una de las formas que utilizan los suspensivos para atrapar los alimentos, la **filtración**, en muchos casos ha evolucionado como una modificación secundaria, entre representantes de grupos que en principio se alimentaban selectivamente. Estos animales poseen estructuras filtrantes en las que quedan retenidos los alimentos suspendidos en el agua a medida que ésta pasa a través de dichas estructuras. Los ejemplos son muy numerosos: muchos microcrustáceos; peces tales como los arenques, sábalos y algunos tiburones; aves como el flamenco; y los mayores de todos los animales, las ballenas. La importancia de un componente del plankton, las diatomeas, para soportar la gran pirámide de animales suspensivos ha sido puesta de manifiesto por N. J. Berrill<sup>1</sup>.

Un roscual (ballena azul) necesita tener en su estómago una tonelada de arenques para encontrarse satisfecho, es decir, necesita comer hasta 5000 peces. Cada arenque, a su vez, puede tener de 6000 a 7000 crustáceos en su propio estómago, cada uno de los cuales puede tener hasta 130 000 diatomeas en el suyo. En otras palabras, cuatro billones de diatomeas verdiamarillas son las que sostienen, como máximo durante unas cuantas horas, a una ballena de tamaño medio.

Otro tipo de alimentación basada en partículas es la que emplean los animales que utilizan los depósitos de materiales orgánicos en descomposición (detritus) que se acumulan sobre o en el sustrato; ésta es la llamada **alimentación detritívora de depósito**. Algunos detritívoros, como muchos anélidos y algunos hemiciéridos, simplemente hacen circular el sustrato por su tubo digestivo, tomando de él los nutrientes. Otros, como los moluscos escáfolpodos, algunos bivalvos y ciertos poliquetos sedentarios y tubícolas, utilizan sus apéndices para recoger los depósitos orgánicos que están a cierta distancia del cuerpo y llevarlos hacia la boca (Figura 32-2).

<sup>1</sup>Berrill, N. J. 1958. You and the universe. New York, Dodd, Mead & Co.



A. Los sabalidos (clase Polydora, filo Annelida) poseen una corona de tentáculos. Los numerosos cilios situados en los bordes de dichos tentáculos conducen el agua (flechas azules) entre las pinnulas, donde las partículas de alimento quedan atrapadas en moco; posteriormente se transportan por un surco situado en el centro de cada tentáculo hasta la boca (flechas negras).



C. Las bellotas de mar (clase Maxillopoda, subfilo Crustacea, filo Arthropoda) agitan los apéndices forficados (cirros) en el agua y atrapan el plankton y las partículas orgánicas con las delgadas sedas de los márgenes. Los alimentos son llevados hasta la boca por el primer par de cirros, que son los más cortos.

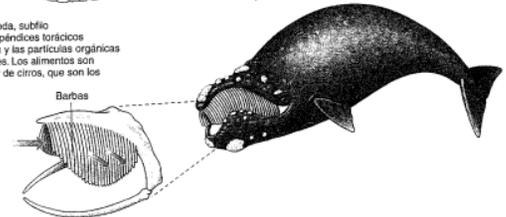


Figura 32-1  
Algunos animales suspensivos y filtradores y la forma en que se alimentan.

B. Los moluscos bivalvos (clase Bivalvia, filo Mollusca) utilizan sus branquias como estructuras para la recolección de los alimentos y para el intercambio de gases respiratorios. Las corrientes de agua que crean las cilios de las branquias transportan las partículas alimenticias que penetran por el sifón inhalante y luego pasan por las hendiduras que quedan entre las branquias, donde las partículas quedan atrapadas en el moco que recubre la superficie de las mismas. Las partículas son entonces conducidas hasta la boca (no representada) mediante surcos ciliosos. Las flechas indican la dirección de las corrientes de agua.



D. El arenque y otros peces filtradores (clase Actinopterygii, filo Chordata) utilizan las branquias que se extienden hacia adelante desde los arcos branquiales, en la cavidad faríngea, para filtrar el plankton. Los arenques nadan casi constantemente, forzando al agua y los alimentos en suspensión hacia el interior de la boca; los alimentos quedan retenidos en las branquias y el agua es expulsada al exterior a través de las aberturas branquiales.



E. Las ballenas con barbas (clase Mammalia, filo Chordata) filtran el alimento unos crustáceos llamados "krill", con las láminas conocidas como barbas o ballenas. El agua entra en la boca abierta de la ballena mientras ésta nada, con la fuerza que proporciona el cuerpo cuando se desplaza hacia delante, y se filtra a través de las más de 300 "barbas" queratinizadas que cuelgan como cortinas desde el paladar. El krill y los otros organismos del plankton que quedan retenidos entre las barbas son recogidos periódicamente con la enorme lengua, y tragados.

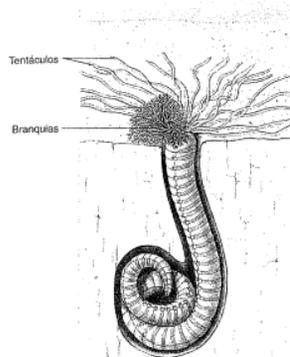


Figura 32-2

El anélido *Amphitrite* es un animal detritívoro que vive en una galería tapizada con moco y que extiende en todas direcciones sus largos tentáculos alimenticios sobre el sustrato. Las partículas alimenticias quedan atrapadas en moco y luego son transportadas a lo largo de los tentáculos hasta la boca.

### Alimentación a base de sólidos

Algunas de las adaptaciones más interesantes de los animales son las que se han desarrollado para obtener y manejar los alimentos sólidos. Tales adaptaciones, y los animales que las presentan, tienen un diseño que, al menos parcialmente, se debe a la naturaleza de los alimentos que come el animal.

Los depredadores deben ser capaces de localizar, capturar, sujetar y engullir a sus presas. Muchos animales carnívoros simplemente capturan a sus presas y las engullen intactas, si bien otros utilizan toxinas que paralizan o matan a la presa en el momento de la captura. Aunque los invertebrados no poseen dientes verdaderos, muchos de ellos tienen estructuras en forma de picos o de dientes para poder morder o agarrar a sus presas. Un ejemplo típico es el del pequeño carnívoro *Nereis*, que posee una faringe musculosa armada con mandíbulas quitinosas, que puede ser evertida rápidamente para coger la presa (Figura 17-2, p. 365). Una vez realizada la captura, la faringe se retira y la presa es engullida. Los peces, los arribos y los reptiles utilizan sus dientes principalmente para sujetar a la presa y evitar que se escape antes de ser tragada entera. Las serpientes y algunos peces pueden tragar piezas de comida enormes. Esto, unido a la ausencia de extremidades, está en relación con algunas de las adaptaciones alimentarias más llamativas de estos grupos: dientes recurvados para agarrar y retener las presas, y mandíbulas y estómagos distensibles para acomodar estas comidas ingentes y poco frecuentes (Figura 32-3). Las aves carecen de dientes, pero los picos a menudo tienen los bordes aserrados, o el extremo de

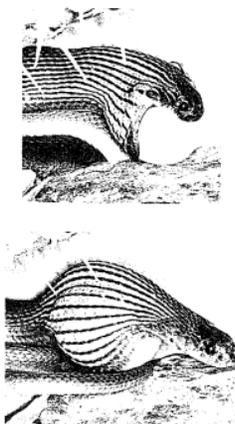


Figura 32-3

Esta serpiente africana devoradora de huevos, *Dasypeltis*, subsiste exclusivamente a base de huevos de aves, que están dotados de una dura cáscara y que son tragados enteros. Entre sus adaptaciones se pueden destacar la reducción del tamaño y del número de los dientes, la enorme capacidad para expandir las mandíbulas, que están dotadas de ligamentos elásticos; y los espolones vertebrales, en forma de dientes, con los que rompen la cáscara de los huevos. Poco tiempo después del momento en que se ha tomado la segunda fotografía la serpiente rompe la cáscara, y aprietta el huevo, saca su contenido y a continuación regurgita la cáscara rota.

la mitad superior es ganchudo para sujetar y desgarrar a las presas (Figura 27-11, p. 595).

Muchos invertebrados son capaces de reducir el tamaño del alimento con estructura trituradoras (como las piezas bucales de muchos crustáceos) o aptas para desgarrar (como las mandíbulas en forma de pico de los moluscos cefalópodos, Figura 16-37, p. 353 y Figura 16-39, p. 355). Los insectos tienen tres pares de apéndices cefálicos adaptados de diversas formas: como mandíbulas, dientes, cortafijos, lenguas o tubos chupadores (Figura 21-17, p. 450). Por regla general, el primer par se utiliza a modo de dientes para sujetar, el segundo como mandíbulas para triturar y el tercero como una sonda o lengua para probar.

La verdadera masticación, esto es, la trituración de los alimentos y no su simple rasgado o aplastamiento, sólo se da entre los mamíferos. Los mamíferos, normalmente, poseen cuatro tipos de dientes diferentes, cada uno adaptado para una función concreta. Los **incisivos** son adecuados para morder, cortar y roer; los **caninos** lo son para capturar, perforar y desgarrar; y los **premolares** y **molares**, situados en la parte posterior de cada mandíbula, son útiles para triturar y moler (Figura 32-4). Este patrón básico a menudo está muy modificado en algunos animales que poseen unos hábitos alimen-

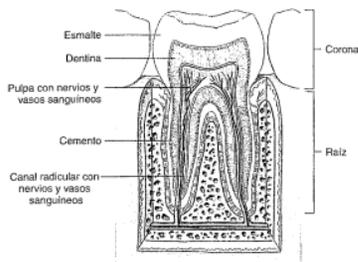


Figura 32-4

Estructura de un molar humano. Los dientes están formados por tres capas de tejido calcificado: el esmalte, que está formado en un 98% por materia mineral y es el material más duro del cuerpo; la dentina, de la que está constituida la mayor parte del diente y que está formada en un 75% de materia mineral; y el cemento, que forma la fina capa que reviste la dentina en la raíz del diente, y que tiene una composición muy parecida a la de los huesos densos. La cavidad de la pulpa contiene un tejido conjuntivo laxo, vasos sanguíneos, nervios y las células formadoras del diente.

tarios especializados (Figura 32-5; véase también la Figura 28-11, p. 621). Los herbívoros han perdido los caninos, pero presentan unos molares muy desarrollados con crestas de esmalte para la trituración. Los incisivos de los roedores, muy desarrollados y autoafilables, han de ir desgastándose constantemente para compensar su crecimiento continuo. Algunos dientes se han modificado tanto que han dejado de ser útiles para masticar o cortar los alimentos. Los colmillos de los elefantes (Figura 32-6) son incisivos superiores modificados, que se utilizan como armas defensivas y ofensivas, y para arrancar de raíz las plantas; en el jabalí macho, los caninos están muy modificados y también se utilizan como armas. Otras especializaciones alimentarias de los mamíferos se describen en las páginas 621 a 623.

Los animales herbívoros, o comedores de plantas, han desarrollado estructuras especializadas para poder triturar y cortar los materiales de origen vegetal. Algunos invertebrados presentan piezas bucales raspadoras, como la rádula de los caracoles (Figura 16-4,

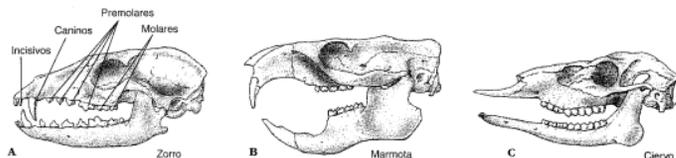


Figura 32-5

Dentición de algunos mamíferos. A, Dentición de un zorro gris, un carnívoro, mostrando los cuatro tipos de dientes. B, Marmota, un roedor, con unos incisivos en forma de cincel, que crecen de forma continua y durante toda la vida para compensar el desgaste debido al roce. C, Ciervo de cola blanca, un rumiante ungulado, que posee premolares y molares aplanados con crestas complejas aptas para moler

p. 355). Ciertos insectos, como las langostas, poseen mandíbulas cortantes y trituradoras; los mamíferos herbívoros, como los caballos y las vacas, tienen molares rugosos para la trituración. Todos estos mecanismos son aptos para destruir la pared celular, de resistente celulosa, y acelerar la digestión que realizan los microorganismos intestinales, al tiempo que liberan el contenido de las células para que puedan sufrir un ataque enzimático directo. Los herbívoros son capaces de digerir los alimentos que los carnívoros son incapaces de utilizar, y así convierten los materiales vegetales en proteínas que pueden ser consumidas por los carnívoros y los omnívoros.

### Alimentación a base de líquidos

La alimentación a base de líquidos es característica, sobre todo, de los parásitos, pero también es practicada por algunas formas de vida libre. Algunos parásitos internos (endoparásitos) simplemente absorben los nutrientes que los rodean y que, involuntariamente, les cede su hospedador. Otros muerden y desgarran los tejidos, chupan la sangre o se alimentan del contenido intestinal del hospedador. Los parásitos externos (ectoparásitos) como las sanguijuelas, las lampreas (Figura 24-6, p. 520), los crustáceos parásitos y algunos insectos, utilizan denticiones y eficaces piezas bucales, de tipo perforador y chupador, para alimentarse de sangre o de algún otro líquido corporal. Hay muchos arácnidos que se alimentan de líquidos, por ejemplo las pulgas, los mosquitos, los piojos, las chinches, las garrapatas y ciertos ácaros, por citar sólo algunos de los más molestos. Muchos de ellos actúan como vectores de algunas enfermedades humanas y deben considerarse como algo más que molestos.

Desgraciadamente para las personas y para otros animales de sangre caliente, los omnipresentes mosquitos son unos maestros en alimentarse a base de sangre. Tras posarse suavemente, el mosquito perfora a su presa gracias a un conjunto de seis piezas bucales en forma de estiletos (Figura 21-17b, p. 450). Una de ellas se emplea para inyectar una saliva anticoagulante, que es la responsable del irritante picor que sigue a la "picadura", y sirve como vector de los microorganismos causantes de la malaria, la fiebre amarilla, la encefalitis y otras enfermedades; otra de las piezas bucales forma un canal a través del cual chupan la sangre. Es poco reconfortante saber que sólo las hembras de los mosquitos se alimentan de sangre, ya que de ella extraen algunos de los nutrientes que necesitan para la formación de los huevos.

### LA DIGESTIÓN

En el proceso de la digestión, término que literalmente significa "transportar en pedazos", los nutrientes orgánicos se fragmentan



Figura 32-6

Elefante africano removiendo el suelo de un salegar con sus colmillos. Los elefantes utilizan sus poderosos y modificados colmillos de diversos modos para buscar alimentos y agua: aran el suelo en busca de raíces, rebucan entre las ramas de los árboles para recoger el cámbium comestible, y excavan en el lecho de los ríos secos en busca de agua.

mecánica y químicamente hasta que se obtienen unidades más pequeñas que pueden ser absorbidas. Aunque los alimentos sólidos están constituidos principalmente por hidratos de carbono, proteínas y grasas, los mismos componentes que forman el cuerpo del consumidor, estos componentes han de ser reducidos a unidades moleculares más simples, para que puedan ser asimilados. Cada animal va formando sus propios y exclusivos compuestos a partir de estas unidades digeridas y absorbidas.

En los protozoos y las esponjas, la digestión es totalmente intracelular (Figura 32-7). Cada partícula alimenticia es englobada en el interior de una vacuola digestiva por fagocitosis (p. 51). Después se añaden las enzimas digestivas y los productos de la digestión (azúcares simples, aminoácidos y otras moléculas sencillas), son absorbidos directamente en el citoplasma de la célula, donde pueden ser utilizados directamente o, en el caso de los animales pluricelulares, pueden transferirse a otras células diferentes. Más tarde, los desechos serán expulsados fuera de la célula por exocitosis (p. 51).

La digestión intracelular tiene algunas limitaciones importantes. Por fagocitosis sólo se pueden capturar partículas pequeñas, cada célula ha de ser capaz de producir todas las enzimas necesarias y la absorción ha de poder realizarse en su citoplasma. Estas limitaciones probablemente condujeron a la evolución del tubo digestivo, donde las grandes masas de alimento pudiesen sufrir una digestión extracelular. En la digestión extracelular, determinadas células de las que tapizan la luz (cavidad) del tubo digestivo, se especializan en la producción de diferentes secreciones digestivas, como las enzimas, en tanto que otras se especializan, parcial o totalmente, en la absorción. Muchos de los metazoos más simples, como los radiolarios (radiarios), los turbelarios o los gusanos cinta (nemerintos), realizan ambos tipos de digestión. Con el desarrollo evolutivo de una mayor complejidad corporal y con la aparición de un tubo digestivo completo, con boca y ano, la digestión extracelular se hace más importante y aumenta la especialización en regiones del tubo digestivo. En los artrópodos y los vertebrados, la digestión es casi totalmente extracelular. El alimento ingerido se somete a diversos tratamientos mecánicos, químicos y bacterianos, a diferentes zonas ácidas y alcalinas sucesivas, y a los

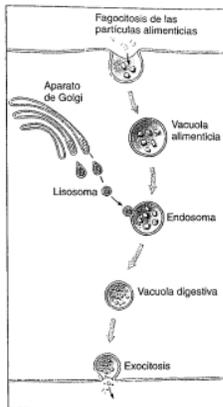


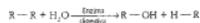
Figura 32-7

Digestión intracelular. Los lisosomas que contienen enzimas digestivas (lisozimas) se producen en el interior de la célula en el aparato de Golgi. Los lisosomas se unen a las vacuolas digeridas y descargan las enzimas que digieren el alimento contenido en la vacuola. Los productos útiles de esta digestión son absorbidos en el citoplasma, y los restos indigestibles son eliminados.

jugos digestivos que se van añadiendo en los tramos adecuados, a medida que los alimentos recorren el tubo digestivo.

### Acción de las enzimas digestivas

Los procesos mecánicos de corte y trituración que realizan los dientes, y la mezcla mediante movimientos musculares intestinales son importantes para la digestión. Sin embargo, la reducción de los alimentos a unidades pequeñas y absorbibles depende principalmente de la fragmentación química que se produce gracias a las **enzimas**, ya estudiadas en el Capítulo 4 (pp. 60-62). Las enzimas digestivas son enzimas **hidrolíticas**, o **hidrolasas**, así denominadas porque las moléculas de alimento se fragmentan en un proceso de **hidrólisis**, es decir, la rotura de los enlaces químicos por interposición de una molécula de agua:



En esta reacción enzimática general, R-OH representa una molécula grande de alimento que ha sido dividida en dos productos, R-OH y R-H. Normalmente, estos productos de la reacción deben, a su vez, fragmentarse rápidamente antes de que la molécula original quede reducida a sus numerosas subunidades. Las proteínas, por ejemplo, están compuestas por cientos, incluso miles, de aminoácidos unidos

entre sí, que deben separarse totalmente antes de que cada uno de ellos pueda ser absorbido. Del mismo modo, los hidratos de carbono complejos deben ser reducidos a azúcares simples. Las grasas complejas deben quedar escindidas en moléculas de glicerol, ácidos grasos y monoglicéridos (para ejemplos concretos de enzimas, véase Digestión en el intestino delgado de los vertebrados, p. 717). A diferencia de las proteínas e hidratos de carbono, algunos lípidos pueden ser absorbidos antes de haber sido totalmente hidrolizados, ya que pueden difundirse a través de la membrana plasmática de las células que tapizan el tubo digestivo. Hay enzimas específicas para la digestión de cada clase de compuesto orgánico. Estas enzimas se localizan en regiones concretas del tubo digestivo, como una serie o "cadena enzimática" en la que cada enzima puede completar lo que otra comenzó; los productos se van desplazando hacia atrás para que el proceso de la hidrólisis se siga completando.

### Movimientos en el tubo digestivo

El movimiento de la comida a través del tubo digestivo se produce por la acción de **cilios** o por la de una serie de **músculos** especiales y, en ocasiones, por la acción combinada de ambos. El movimiento producido por los cilios es el que normalmente se da en los metazoos acelomados y pseudocelomados que, en su tubo digestivo, carecen de la musculatura mesodérmica que poseen los euclomados. El movimiento del contenido intestinal también se produce por medio de cilios en algunos euclomados, como ocurre en muchos moluscos, cuyo celoma está muy poco desarrollado. En los animales con un celoma bien formado, el tubo digestivo generalmente está tapizado por dos capas antagónicas de musculatura lisa: una capa longitudinal, en la que las fibras de musculatura lisa corren paralelas al eje longitudinal del tubo digestivo, y otra circular, en la que las fibras musculares rodean el perímetro

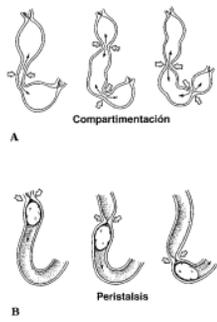


Figura 32-8

Movimientos del contenido intestinal por compartimentación y peristaltis. A, Los movimientos de compartimentación del contenido intestinal agitan los alimentos hacia adelante y hacia atrás, mezclándolos con las enzimas. Estos movimientos de mezcla se producen a intervalos de aproximadamente un segundo. B, Los movimientos peristálticos empujan la masa de alimentos (bolo) por delante de una onda de contracción que se va desplazando.

del tubo (Figura 32-13). Un movimiento digestivo característico es la **compartimentación**, la contracción alternada de anillos de musculatura lisa del intestino que constantemente lo están dividiendo en diferentes compartimentos y empujando el contenido intestinal hacia atrás y hacia delante (Figura 32-8A). En 1900, Walter B. Cannon, conocido por sus estudios sobre la homeostasis (p. 667), cuando aún era estudiante de Medicina en Harvard, fue el primero en emplear los rayos X para observar la compartimentación en animales de experimentación que habían ingerido una suspensión de sulfato de bario. La compartimentación es útil para mezclar los alimentos, pero no hace que éstos recorran el tubo digestivo. Otro tipo de movimiento muscular, denominado **peristaltis**, consigue que los alimentos se desplacen a lo largo del tubo digestivo mediante ondas de contracción de la musculatura circular que se desplazan por delante de la masa de alimento (bolo) (Figura 32-8B).

## ORGANIZACIÓN Y REGIONALIZACIÓN FUNCIONAL DEL TUBO DIGESTIVO

El tubo digestivo de los metazoos puede dividirse en cinco regiones principales: (1) región de recepción, (2) región de almacenamiento y transporte, (3) región de trituración y primera digestión, (4) región de la digestión final y de la absorción, y (5) región de absorción hídrica y de concentración de los sólidos. Los alimentos pasan desde cada una de estas regiones a la siguiente, de forma que la digestión se realiza secuencialmente (Figuras 32-9 y 32-10; véase también la Figura 28-12, p. 622).

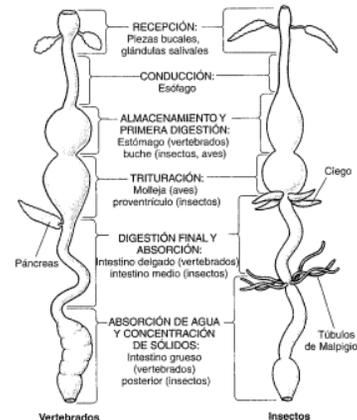


Figura 32-9

Tubos digestivos generalizados de un vertebrado y de un insecto, indicando las funciones de las distintas regiones del aparato digestivo de los metazoos.

## Región de recepción

La primera de las regiones del tubo digestivo consiste en una serie de estructuras para comer y tragar los alimentos. Incluye las **piezas bucales** (como mandíbulas, maxilas, dientes, rádula, picos, etc.), la **cavidad bucal**, o boca, y la **faringe** muscular, o garganta. La mayoría de los metazoos no suspensivos poseen unas **glándulas salivales** (glándulas bucales) productoras de secreciones lubricantes mucosas para ayudar en la deglución (Figura 32-9). A menudo, las glándulas salivales están especializadas para realizar otras funciones, tales como la secreción de enzimas tóxicas para inmovilizar a la presa o la secreción de enzimas salivales para iniciar la digestión. Por ejemplo, la saliva de las sanguijuelas es una mezcla compleja que contiene un anestésico (cuando muerden no se siente ningún dolor), y diferentes enzimas que impiden la coagulación de la sangre e incrementan el flujo sanguíneo por dilatación de las venas y por disolución de las moléculas del "cemento" tisular que mantiene la cohesión de las células.

La **amílaza salival** es una enzima que escinde los hidratos de carbono e inicia la hidrólisis de los almidones vegetales y animales. Sólo se encuentra en ciertos moluscos herbívoros, en algunos insectos y en los primates, incluido el hombre. Los almidones son unos grandes polímeros de glucosa. La amílaza salival no puede hidrolizar totalmente el almidón, pero lo rompe en fragmentos de dos moléculas de glucosa, conocidos como **maltozas**. Durante el proceso también se libera algo de glucosa, así como otros fragmentos de almidón de gran tamaño. Cuando el bolo alimenticio se traga, la acción de la amílaza salival aún se mantiene durante un cierto tiempo, hidrolizando hasta la mitad del almidón ingerido, antes de que la enzima se desactive al entrar en contacto con el ambiente ácido del estómago. La digestión del almidón finaliza más allá del estómago, en el intestino, en cuya luz aumenta el pH.

La lengua, una innovación de los vertebrados, normalmente está unida a la parte inferior de la cavidad bucal, y ayuda a mover y a tragar los alimentos. Los animales también utilizan la lengua como estructura quimiosensorial y en ella hay papilas gustativas que sirven para determinar el sabor de los alimentos (Capítulo 33, p. 741). No obstante puede ser útil para otras cosas, tales como capturar los alimentos, (por

ejemplo en las ranas, los camaleones, los pájaros carpinteros y los osos hormigueros), y también puede usarse como un órgano sensorial olfativo (como ocurre en muchos lagartos y serpientes).

En el hombre, la deglución comienza cuando la lengua empuja al bolo alimenticio, ya humedecido, hacia la faringe. La cavidad nasal se cierra de forma reflexa al elevarse el paladar blando. A medida que el bolo cae hacia la faringe, la epiglótis se abate sobre la tráquea, cerrándola (Figura 32-10). Algunas partículas del alimento pueden entrar en la tráquea, pero no pueden llegar demasiado lejos, ya que la contracción de los músculos laríngeos lo impide. Una vez que llega al estómago, el bolo es empujado suavemente hacia el estómago por medio de contracciones peristálticas de la musculatura esofágica. El tercio superior del estómago está rodeado por músculos esqueléticos y por músculos lisos, de manera que el acto de tragar es algo voluntario hasta que los alimentos han superado esta región superior del estómago.

## Región de transporte y almacenamiento

El **esófago** de los vertebrados y de muchos invertebrados sirve para transportar los alimentos hasta la región digestiva. En muchos invertebrados (anélidos, insectos, celélfodos), el esófago se dilata para formar un **buche** (Figura 32-9), que se utiliza para almacenar los alimentos antes de que se inicie su digestión. Entre los vertebrados, sólo las aves poseen un buche en el que almacenan y ablandan los alimentos (por ejemplo, cereales) antes de que pasen al estómago, o para permitir que se produzca una ligera fermentación de los mismos antes de regurgitarlos para alimentar a los polluelos.

## Región de trituración y primera digestión

En la mayoría de los vertebrados y en algunos invertebrados, el **estómago** se encarga de la digestión inicial, así como del almacenamiento y la mezcla de los alimentos con los jugos digestivos. En los animales herbívoros, la disgregación mecánica de los alimentos, especialmente los de origen vegetal, con su resistente pared celular de celulosa, se continúa en el interior del estómago, por medio de

estructuras aptas para moler y triturar. La musculosa **moleja** de las lombrices de tierra y de las aves se ve ayudada por piedras y arena que los animales tragan junto con el alimento o, en los insectos, por capas endurecidas (por ejemplo, los dientes quitinosos del proventrículo de los insectos [Figura 32-9], o las piezas calcáreas del molino gástrico de los crustáceos [Figura 20-13, p. 430]).

Los divertículos gástricos (tubulos ciegos o bolsas ciegas que surgen del conducto principal) suelen complementar al estómago en numerosos invertebrados. Generalmente están tapizados por un epitelio polivalente en el que hay células especializadas en la secreción de moco o de enzimas digestivas, o con funciones absorbentes o de almacenamiento. Como ejemplos se pueden citar los ciegos de los anélidos poliquetos, las glándulas digestivas de los moluscos bivalvos (Figura 16-31, p. 350), el hepatopáncreas de los crustáceos o los ciegos pilóricos de las estrellas de mar.

Los vertebrados herbívoros han desarrollado diferentes estrategias para utilizar a los microorganismos desintegradores de la celulosa, y así aprovechar mejor los alimentos vegetales. A pesar de su abundancia en la Tierra, la celulosa que envuelve las células vegetales sólo puede ser digerida por una enzima, la **celulasa**, que muy pocos organismos son capaces de producir. Ningún metazoos puede producir celulasa en su intestino para poder digerir directamente la celulosa. No obstante, muchos herbívoros poseen microorganismos simbióticos (bacterias y protozoos) en su tubo digestivo, que sí que producen celulasa. Estos microorganismos fermentan la celulosa bajo las condiciones anaerobias del tubo digestivo, obteniéndose así los ácidos grasos y los azúcares que los herbívoros sí pueden asimilar. Aunque la "máquina de fermentación" más desarrollada es el estómago multicámaro de los rumiantes ungulados, descrito en el p. 623, otros muchos animales también poseen microorganismos similares en otras partes de su tubo digestivo, como por ejemplo en el intestino o en el ciego (Figura 28-12, p. 622).

El estómago de los vertebrados carnívoros y omnívoros es un tubo musculoso, normalmente en forma de U, provisto de glándulas productoras de enzimas proteolíticas y ácidos fuertes, probablemente, eso último es una adaptación surgida para matar a las presas y para contrarrestar la actividad bacteriana. Cuando los alimentos llegan al estómago, se abre el **esfínter cardíaco (cardias)** de manera reflexa para permitir la entrada de la comida, cerrándose a continuación para impedir la regurgitación hacia el esófago. En el hombre se producen unas ondas peristálticas suaves que recorren el estómago lleno, a un ritmo aproximado de tres ondas por minuto. La agitación es más vigorosa en el extremo intestinal, desde donde el alimento va pasando progresivamente al **duodeno**, la primera región del intestino delgado. Hay un **esfínter pilórico** que regula el paso de los alimentos hacia el intestino e impide el retroceso de éstos hacia el estómago. Unas glándulas tubulares y profundas que hay en las paredes estomacales producen diariamente cerca de dos litros de **jugo gástrico** en el hombre. Hay tres tipos de células tapizando estas glándulas: **células en copa**, que producen moco, células **zimógenas**, que producen **pepsinógeno**, y **células parietales o oxínticas**, que producen **ácido clorhídrico**. El pepsinógeno es el precursor de la **pepsina**, una **proteasa** (una enzima fragmentadora de proteínas) que sólo se produce a partir del pepsinógeno en medio ácido (pH de 1.6 a 2.4). Se trata de una enzima muy específica que fragmenta las proteínas grandes, fundamentalmente rompiendo ciertos enlaces peptídicos distribuidos a lo largo de la cadena polipeptídica de las moléculas proteicas. Aunque la pepsina, debido a su especificidad, no puede degradar totalmente a las proteínas, las fragmenta de forma muy efectiva, en gran cantidad de polipéptidos pequeños. La digestión de las proteínas se completa en el intestino, por la acción de otras proteasas que, en conjunto, son capa-

bles de romper todos los enlaces peptídicos. La pepsina está presente en el estómago de casi todos los vertebrados.

En el estómago de los mamíferos ruminantes hay **renina\***, (no confundir con la renina, la enzima que se produce en el riñón de los vertebrados, p. 677), una enzima que cuaja la leche. Probablemente también está en el estómago de otros muchos mamíferos. Por coagulación y precipitación de las proteínas de la leche, el tránsito de ésta por el estómago se hace más lento. La renina que se extrae del estómago de las terneras a menudo se emplea para la fabricación de quesos. Los niños, que carecen de renina, digieren las proteínas de la leche gracias a una pepsina ácida, igual que los adultos humanos.

La secreción de los jugos gástricos es intermitente. Aunque se secreta un pequeño volumen de jugos gástricos de forma continua, incluso durante períodos prolongados de ayuno, su producción se incrementa al ver u oleratear la comida, con la entrada de los alimentos en el estómago, y ante algunos estados emocionales como la ansiedad o el enfado.

El que la mucosa estomacal no sea digerida por sus propias y potentes secreciones ácidas se debe a otra secreción gástrica, el moco, compuesto por agua, sales y mucina, una sustancia orgánica muy viscosa. El moco tapiza y protege a la mucosa de las agresiones químicas y mecánicas. Hay que indicar que, a pesar de la errónea creencia popular de que un "ácidor de estómago" es algo malo para la salud, la acidez en el estómago es algo normal y fundamental. Sin embargo, en algunos casos la capa protectora de la mucosa falla y, como resultado, esto suele ir acompañado de una infección bacteriana (*Helicobacter pylori*), que produce una toxina que causa la inflamación de la pared del estómago. El resultado final puede ser una úlcera gástrica.

Es posible que el experimento más clásico e insolito sobre la digestión sea el que realizó un cirujano del ejército estadounidense, William Beaumont, entre 1825 y 1833. Su paciente fue un joven explorador francocanadiense llamado Alexis St. Martin, que en 1822 se había disparado accidentalmente con un mosqueté en el abdomen. El fogonazo "le había desgarrado los tegumentos y los músculos en una extensión similar a la de una mano humana, y le había fracturado y arrancado la mitad anterior de la sexta costilla, también le había fracturado la quinta, y había lacerado parte del lóbulo inferior del pulmón izquierdo, el diafragma, y había perforado el estómago". Milagrosamente la herida se curó, pero dejó una abertura permanente, es decir, una fístula, que permitió a Beaumont ver directamente el interior del estómago (Figura 32-11). St. Martin se convirtió en un paciente permanente, aunque multihurdido, al cuidado de Beaumont, que le dio casa y comida. Durante ocho años Beaumont pudo observar y describir la forma en la que el epitelio del estómago cambiaba ante diferentes condiciones psicológicas y fisiológicas, cómo se transformaban los alimentos durante la digestión, el efecto de los cambios emocionales en la movilidad del estómago, y otras muchas cosas relacionadas con los procesos digestivos de su famoso paciente.

## Región de la digestión final y de la absorción: el intestino

La importancia relativa del intestino varía mucho entre los diferentes grupos de animales. En los invertebrados que tienen divertículos digestivos amplios, en los que los alimentos se digieren y son fagocitados, el intestino sólo puede servir como una vía para el transporte de los residuos fuera del cuerpo. En otros invertebrados con

\*IN. del T.) La renina también se denomina quimosina o fermento de Lab.

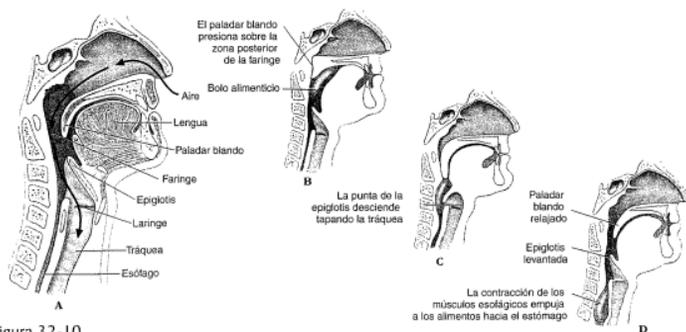


Figura 32-10

Cavidad bucal y garganta humanas en sección sagital (A), y forma en la que el hombre traga los alimentos (B-D).



**Figura 32-11**  
El Dr. William Beaumont en Fort Mackinac, Michigan, recogiendo el jugo gástrico de Alexis St. Martin.

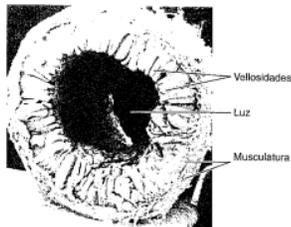
estómago más sencillo y en todos los vertebrados, el intestino actúa tanto en la digestión como en la absorción.

Las estructuras para aumentar la superficie interna del intestino están muy desarrolladas en los vertebrados, aunque generalmente no existen entre los invertebrados. Posiblemente, la forma más sencilla de aumentar la superficie de absorción del tubo digestivo es aumentando su longitud. El enrollamiento del intestino es muy frecuente entre todos los grupos de vertebrados y alcanza su máximo desarrollo en los mamíferos, en los que la longitud del intestino puede ser ocho veces mayor que la longitud total del cuerpo. Aunque la posesión de un intestino enrollado es bastante rara entre los invertebrados, son frecuentes otros mecanismos encaminados a aumentar la superficie. Por ejemplo, el **tifosol** de las lombrices de tierra (Figura 17-16, p. 372), un pliegue interno de la pared dorsal del intestino que corre a todo lo largo de éste y aumenta, de manera muy eficaz, la superficie interna del tubo digestivo en un cuerpo tan delgado que carece de espacio para contener un intestino enrollado.

Las lampreas y los tiburones tienen pliegues longitudinales o espirales en el intestino. Otros vertebrados han desarrollado una serie de pliegues complicados (anfios, reptiles, aves y mamíferos) y unos pequeños salientes digitiformes, denominados **vellosidades** (aves y mamíferos), que dan al tejido intestinal un aspecto ateropelado (Figura 32-12). Además, el microscopio electrónico revela que cada célula del tapiz de la cavidad intestinal está bordeada por cientos de prolongaciones cortas y finas, denominadas **microvellosidades** (Figura 32-13C y D, véase también la Figura 3-16, p. 48). Estas prolongaciones, junto con las vellosidades y los pliegues intestinales, hacen que la superficie interna del intestino sea más de un millar de veces mayor que la que sería un cilindro liso del mismo diámetro. Esta superficie compleja facilita enormemente la absorción de las moléculas alimenticias.

### La digestión en el intestino delgado de los vertebrados

Los alimentos pasan al interior del intestino delgado a través del **esfínter pilórico**, que se relaja a intervalos regulares para permitir la entrada de los contenidos ácidos del estómago en el primer tramo del intestino delgado, el **duodeno**. En esta región se produce el vertido

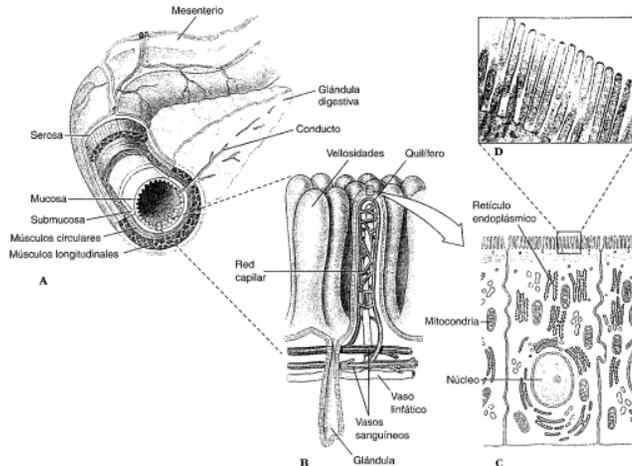


**Figura 32-12**  
Micrografía electrónica de barrido del intestino de una rata, en la que se pueden ver las numerosas vellosidades digitiformes que se extienden hacia la luz e incrementan enormemente las superficies secretora y de absorción del intestino. ( $\times 21$ )  
Tomado de R. G. Kessel and R. H. Kardon, *Tissues and organs: A Text-Atlas of Scanning Electron Microscopy*, 1979, W. H. Freeman and Co.

de dos secreciones: el **jugo pancreático** y la **bilis** (Figura 32-14). Ambas secreciones tienen un alto contenido en bicarbonato, sobre todo el jugo pancreático, que neutraliza muy eficazmente el ácido del estómago y eleva el pH de la papilla de alimentos; que ahora se denomina **quimo**, desde 1.5 hasta 7, a medida que penetra en el duodeno. Este cambio de pH es fundamental, ya que todas las enzimas intestinales sólo son efectivas en un medio neutro o ligeramente alcalino.

Las células de la mucosa intestinal (Figura 32-13A), como las de la mucosa del estómago, están sujetas a un considerable desgaste, por lo que están siendo reemplazadas constantemente. Las células situadas en las zonas más profundas, las criptas que hay entre vellosidades adyacentes, se dividen rápidamente y se desplazan hacia el extremo distal de las vellosidades. En los mamíferos estas células llegan a la punta de las vellosidades en aproximadamente dos días. Allí se van desprendiendo a la luz digestiva, junto con sus enzimas de membrana, a un ritmo de aproximadamente 17 000 millones de células al día, a lo largo de todo el intestino humano. Sin embargo, antes de desprenderse, estas células se diferencian como células absorbentes, que transportan los nutrientes a la red de vasos sanguíneos y linfáticos, una vez que se ha completado la digestión.

**Bilis** La bilis es producida por las células del hígado y vertida al **conducto biliar**, que desemboca en el duodeno. Entre comidas, la bilis se almacena en la **vesícula biliar**, un saco expansible que libera bilis cuando es estimulado por la presencia de alimentos grasos en el duodeno. La bilis está compuesta por agua, sales y pigmentos biliares, pero no contiene enzimas (Figura 32-14). Las **sales biliares** (principalmente taurocolato sódico y glicocolato sódico) son fundamentales para la digestión de las grasas, debido a la tendencia de éstas a formar glóbulos, grandes e insolubles en agua, que son particularmente resistentes a la digestión enzimática. Las sales biliares reducen la tensión superficial de los glóbulos de grasa, que de esta forma se fragmentan en pequeñas gotas (se emulsionan) con los movimientos de agitación



**Figura 32-13**  
Estructura del tubo digestivo de los vertebrados. A, Capas sucesivas de mucosa, submucosa y serosa; una glándula secretora de enzimas digestivas (por ejemplo, el páncreas), y el delgado mesenterio que mantiene la posición del intestino en la cavidad abdominal. B, Porción de la mucosa del intestino con las vellosidades digitiformes. C, Sección de una de las células de la mucosa de la pared intestinal. D, Microvellosidades de una célula de la mucosa intestinal de una rata. ( $\times 16\ 400$ )

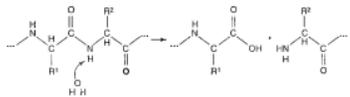
REGIÓN	SECRECIÓN	pH	COMPOSICIÓN
Glándulas salivales	Saliva	6.5	Amilasa Bicarbonato
Estómago	Jugo gástrico	1.5	Pepsinógeno HCl Pentina en los mamíferos rumiantes
Hígado y vesícula biliar	Bilis	7-8	Sales y pigmentos biliares Colesterol
Páncreas	Jugo pancreático	7-8	Tripsina Quimotripsina Carboxipeptidasa Lipasa Amilasa Nucleasas Bicarbonato
Intestino delgado	Enzimas de membrana	7-8	Aminopeptidasa Maltasa Lactasa Sacarasa Fosfolipasa alcalina Nucleosidasa Nucleosidasa

**Figura 32-14**  
Secciones del tubo digestivo de los vertebrados, con los principales componentes y el pH de cada una de ellas.

provocados por el intestino. Esto aumenta muchísimo la superficie total expuesta de las moléculas de grasa, lo que da a las lipasas fragmentadoras de las grasas la oportunidad para hidrolizar las moléculas de triglicéridos. El color amarillo verduoso de la bilis se debe a los **pigmentos biliares**, que son subproductos de la fragmentación de la hemoglobina de los eritrocitos vivos. Los pigmentos biliares también son los responsables del color característico de las heces.

La producción de bilis sólo es una de las numerosas funciones que realiza el hígado. Éste es un órgano muy versátil, en el que se almacena el glucógeno, se sintetizan las proteínas plasmáticas, se produce la síntesis proteica, la detoxificación de los residuos proteicos, la destrucción de los eritrocitos viejos, y también es el órgano en el que se metabolizan las grasas, los aminoácidos y los hidratos de carbono.

**Jugo pancreático** La secreción pancreática de los vertebrados contiene algunas de las enzimas más importantes del proceso digestivo (Figura 32-14). Dos poderosas proteasas, la **tripsina** y la **quimotripsina**, continúan la digestión enzimática de las proteínas iniciada por la pepsina, que ahora queda desactivada por la alcalinidad del intestino. La tripsina y la quimotripsina, como la pepsina, son proteasas muy específicas que rompen los enlaces peptídicos de las moléculas de las proteínas. La hidrólisis de los enlaces peptídicos puede esquemarse de la siguiente manera:



El jugo pancreático también contiene **carboxipeptidasas**, que separa los aminoácidos de los extremos carboxilos de los polipéptidos; **lipasa pancreática**, que hidroliza las grasas en ácidos grasos y glicerol; **amilasa pancreática**, una enzima fragmentadora del almidón, y que actúa igual que la amilasa salival; y **nucleasas**, que degradan el RNA y el DNA a nucleótidos.

**Enzimas de membrana** Las células que tapizan el intestino poseen en la superficie de su membrana enzimas digestivas que continúan la hidrólisis de hidratos de carbono, proteínas y compuestos fosforados (Figura 32-14). Entre las enzimas digestivas de la membrana de las microvellosidades (Figura 32-13D) se encuentra la **aminopeptidasa**, que separa los aminoácidos terminales del extremo amino de las péptidas cortas, y varias **disacaridasas**, enzimas que fragmentan las moléculas de azúcares con doce carbonos en unidades de seis carbonos. Entre ellas se incluyen la **maltasa**, que divide la maltosa en dos moléculas de glucosa; la **sacarasa**, que fragmenta la sacarosa en fructosa y glucosa; y la **lactasa**, que separa la lactosa (azúcar de la leche) en glucosa y galactosa. También están presentes la **fosfatasa alcalina**, una enzima que ataca a una gran variedad de compuestos fosforados, y las **nucleotidasas** y **nucleosidasas**, que continúan la hidrólisis de los nucleótidos a nucleósidos y, finalmente, de los estos últimos hasta obtener ribosa y desoxirribosa, y bases pirínicas y pirimidínicas.

Aunque la leche es el alimento universal de los mamíferos recién nacidos y uno de los alimentos más completos para el hombre, muchos hombres adultos no pueden digerirla, ya que son deficientes en lactasa, la enzima que hidroliza la lactosa (el azúcar de la leche). La intolerancia a la lactosa está determinada genéticamente. Se caracteriza por la aparición de eructosiones abdominales, cambios, flatulencia y diarreas acuosas, después de 30 a 90 minutos de haber ingerido leche o algún derivado lácteo no fermentado (los derivados lácteos fermentados, como el yogur o el queso, no crean ningún problema de intolerancia).

Los habitantes del norte de Europa y sus descendientes, incluidos los americanos de origen europeo, son los que mejor toleran la leche. Otros muchos grupos étnicos son, por regla general, intolerantes a la lactosa; entre ellos se incluyen japoneses, chinos, indios (esquimales), indios sudamericanos y la mayor parte de los africanos. Sólo un pequeño porcentaje de un 30% de los africanos son tolerantes, y se puede trazar su árbol genético hasta comprobar que proceden del centro y este de África, donde la leche es un alimento tradicional y la tolerancia a la lactosa es alta.

### Absorción

Pocos son los alimentos que se absorben en el estómago, ya que la digestión es todavía muy incompleta y la superficie de este órgano es muy limitada. Sin embargo, algunas sustancias, como los medicamentos liposolubles y el alcohol, se absorben principalmente en él, lo que explica su rápida acción. La mayor parte de los nutrientes digeridos se absorben en el intestino delgado, donde las numerosas digitaciones, o vellosidades, proporcionan una inmensa superficie a través de la cual las distintas sustancias pueden pasar de la luz intestinal al torrente circulatorio.

Los hidratos de carbono sólo se pueden absorber como monosacáridos (por ejemplo, glucosa, fructosa y galactosa), ya que el intestino es prácticamente impermeable a los polisacáridos. Las proteínas se absorben principalmente en forma de aminoácidos, aunque una cierta cantidad de algunas proteínas pequeñas y algunos fragmentos peptídicos también pueden ser absorbidos. Los monosacáridos y los aminoácidos atraviesan el epitelio intestinal tanto por procesos activos como pasivos (p. 49).

Inmediatamente después de una comida, estas sustancias se encuentran en concentraciones tan altas en el tubo digestivo que rápidamente se difunden, por transporte facilitado, a la sangre, donde su concentración es inicialmente baja. Sin embargo, si la absorción fuese solamente pasiva, podríamos esperar que la transferencia cesase en el momento en que la concentración de una sustancia se igualase a ambos lados del epitelio intestinal. Esto haría que con las heces se perdiese una gran cantidad de sustancias útiles. De hecho, la cantidad que se pierde es insignificante, ya que la transferencia pasiva se complementa inmediatamente por el mecanismo de **transporte activo** (p. 49), localizado en las células epiteliales, que transfieren las partículas alimenticias directamente a la sangre. De esta forma, las sustancias son movidas contra el gradiente de concentraciones, proceso que requiere de un gasto energético. Aunque no todos los productos alimenticios se transportan activamente; aquellos que lo son, como la glucosa, la galactosa y la mayor parte de los aminoácidos, son movizados por mecanismos de transporte específicos para cada tipo de molécula.

Como ya se ha indicado, las gotas de grasa son emulsionadas por las sales biliares y, posteriormente, digeridas por las lipasas pancreáticas.

Los triglicéridos se descomponen en ácidos grasos y monoglicéridos, que se unen a las sales biliares para formar unas pequeñas unidades denominadas **micelas**. Cuando las micelas entran en contacto con las microvellosidades del epitelio intestinal, los ácidos grasos y los monoglicéridos se pueden absorber por difusión simple. Después entran en el retículo endoplásmico de las células de absorción, donde se vuelven a sintetizar los triglicéridos; éstos penetran en los **vasos quilíferos** (Figura 32-13B), a partir de los cuales las gotas de grasa se incorporan al sistema linfático (Figura 33-18, p. 698) y, finalmente, alcanzan la sangre a través del conducto torácico. Después de una comida rica en grasas, por ejemplo un sándwich de mantequilla de cacahuate, las numerosas gotas de grasa presentes en la sangre confieren al plasma sanguíneo un aspecto lechoso. La digestión, la absorción y el metabolismo de los triglicéridos están siendo muy investigados, lo que ha llevado al desarrollo de numerosos medicamentos contra la obesidad que se utilizan para el control del peso corporal.

### Región de reabsorción de agua y de concentración de los sólidos

En el intestino grueso, los restos indigeribles se consolidan por reabsorción de agua para formar heces sólidas o semisólidas que se expulsan del cuerpo por defecación. La reabsorción de agua tiene una importancia especial en los insectos, en particular en los que viven en ambientes secos, que deben conservar (y de hecho lo hacen) casi toda el agua que entra en el recto. Unas **glándulas rectales** especializadas absorben agua e iones según sean las necesidades, quedando así unas bolitas fecales casi totalmente secas. En los reptiles y las aves, que también producen heces casi secas, la mayor parte del agua es reabsorbida en la cloaca. Se forman unas heces pastosas blancas que contienen restos indigeribles de los alimentos y ácido úrico.

En el colon de la mayoría de los vertebrados hay enormes cantidades de bacterias que penetran en el colon estéril del recién nacido con el alimento. En el humano adulto, aproximadamente un tercio del peso seco de las heces corresponde a estas bacterias; entre ellas hay algunas totalmente inofensas, pero también hay otras que pueden causar graves enfermedades en caso de que lleguen a la cavidad abdominal o a la corriente sanguínea. Normalmente, las defensas corporales evitan las invasiones por parte de estas bacterias. Las bacterias degradan los desechos orgánicos de las heces y proporcionan algunos beneficios nutricivos al sintetizar ciertas vitaminas (vitamina K y pequeñas cantidades de algunas vitaminas del grupo B), que son absorbidas por el cuerpo.

### REGULACIÓN DE LA INGESTIÓN DE ALIMENTOS

La mayor parte de los animales ajustan inconscientemente la ingestión de los alimentos para equilibrar el gasto energético. Ya que el gasto de energía cede al incrementar la actividad física, también aumenta la ingestión de alimentos. La mayoría de los vertebrados, desde los peces a los mamíferos, buscan sobre todo la ingestión de calorías más que la masa, ya que si su dieta está basada en fibra, responden comiendo más. Del mismo modo, la ingestión disminuye tras un período de varios días en los que se han ingerido demasiadas calorías.

La ingestión de alimentos está regulada en gran parte por el **centro del hambre**, localizado en el hipotálamo y en el tallo cerebral (pp. 735 y 736). Una disminución del nivel de azúcar en sangre estimula el apetito. Mientras que la mayoría de los animales parecen capaces de establecer su peso en un nivel normal para su especie, muchas personas no podemos hacerlo. Cada día hay más obesos

en los países industrializados, lo que representa uno de los mayores problemas para las autoridades sanitarias de algunos de ellos. Según estudios recientes, se puede aplicar el calificativo de obesos (en sentido médico) a casi el 60% de los adultos y al 15% de los niños estadounidenses. En Canadá, aunque el problema es menor que en los Estados Unidos, se ha observado un incremento similar, ya que en 2004 afectaba a un 23% de la población, mientras que en 1978 y 1979 sólo había un 14% de obesos. El considerar que una persona tiene sobrepeso depende del índice de masa corporal (IMC), peso en kilogramos dividido por el cuadrado de la altura en metros, de la medida de la cintura y del factor de riesgo de padecer enfermedades relacionadas con la obesidad, como la diabetes de tipo 2, enfermedades cardiovasculares y algunos tipos de cáncer. Cuando una persona tiene un IMC de 25 o superior se considera que tiene sobrepeso, y si el IMC es de 30 o más, se considera obesa.

Algunas personas obesas, como las que las delgadas, más bien parece que tienen una predisposición, genéticamente heredada, a ganar peso con dietas ricas en grasas o en hidratos de carbono. No obstante, el aumento de las "comidas rápidas" y de la cantidad de comida por ración, así como la vida sedentaria, están claramente asociadas con la obesidad en los países desarrollados. Algunas personas obesas también pueden tener reducida la capacidad para quemar el exceso de calorías por medio de la "termogénesis inducida por la dieta". Los mamíferos placentarios son los únicos que poseen un tejido adiposo oscuro, denominado **grasa parda**, especializado en la producción de calor. En los mamíferos recién nacidos, incluidos los niños, la cantidad de grasa parda es mucho mayor que en los adultos. En los niños, la grasa parda se localiza en el pecho, en la parte superior de la espalda y cerca de los riñones. Las numerosas mitocondrias de las células de este tejido adiposo pardo poseen una proteína, denominada **proteína desacoplante**, que actúa para desviar la producción de ATP durante la fosforilación oxidativa (p. 67). La termogénesis en la grasa parda se ve estimulada por el exceso de comida y por las temperaturas bajas (**termogénesis no tiritante**, p. 682), y es activada por el sistema nervioso simpático (p. 739), que responde a los estímulos procedentes del hipotálamo y del tallo cerebral. En las personas de peso medio, el incremento de la ingestión de calorías induce a que el tejido adiposo pardo disipe el exceso de energía en forma de calor, por medio de la acción de la proteína desacoplante. Los indios Pima de Arizona tienen reducida la actividad del sistema nervioso simpático, lo que puede ser una de las causas que contribuyen al arraigo de la obesidad en este pueblo. Actualmente se está investigando la relación entre la termogénesis inducida por la dieta y la obesidad, para intentar encontrar nuevos tratamientos contra la obesidad.

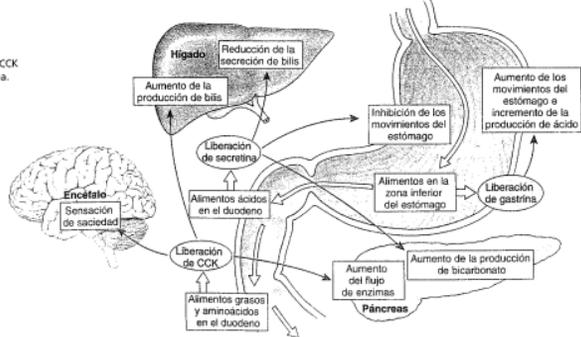
En el cuerpo hay dos tipos de tejido adiposo que tienen papeles totalmente diferentes. El **tejido adiposo blanco**, en el que se encuentra la mayor parte de la grasa corporal, está adaptado para almacenar las grasas derivadas de las dietas con un exceso de grasas y de hidratos de carbono. Se distribuye por todo el cuerpo, pero sobre todo en las capas profundas de la piel. El **tejido adiposo pardo** está muy especializado en generar calor por medio de la termogénesis no tiritante y de la termogénesis inducida por la dieta, y no es un buen sitio de almacenar para la grasa. Sólo los mamíferos placentarios poseen grasa parda, y está particularmente bien desarrollada en los murciélagos y en los roedores que no hibernan, aunque también está presente en muchas especies que lo hacen, como los conejos, los artiodáctilos, los carnívoros y los primates (incluido el hombre). Es de color pardo porque posee un gran número de mitocondrias, con gran cantidad de moléculas de citocromo, que

contienen hierro. En las células normales del cuerpo se produce ATP por medio de un flujo de electrones a lo largo de la cadena de transporte de electrones (p. 67). Este ATP se utiliza entonces como combustible en los diferentes procesos celulares. En las células del tejido adiposo, en lugar de ATP lo que se produce es calor.

Aparte del hecho de que muchas personas simplemente comen demasiado y hacen muy poco ejercicio, hay otras razones para la obesidad. Las reservas de grasa están controladas por el hipotálamo y el tallo cerebral, y el punto de ajuste en algunos casos es superior o inferior al de la media de la población. Un punto de ajuste alto puede rebajarse parcialmente mediante el ejercicio físico, pero como saben todos aquellos que siguen un régimen dietético, el cuerpo defiende sus reservas de grasa con una increíble tenacidad. En 1995 se descubrió una hormona producida por las células del tejido adiposo, que evita la obesidad en ratones mutantes que carecen del gen responsable de la producción de la hormona. Esta hormona, denominada **leptina**, parece que actúa por un mecanismo de retroalimentación mediante el cual informa al hipotálamo y al tallo cerebral de la cantidad de grasa que debe haber almacenada en el cuerpo. Si hay mucha grasa almacenada, las células del tejido adiposo liberan leptina, disminuye el apetito y aumenta la termogénesis. A partir del descubrimiento de la leptina se han iniciado un gran número de investigaciones sobre la obesidad y ha aumentado el interés de los laboratorios por producir medicamentos para adelgazar basados en esta hormona. Desgraciadamente, la mayoría de las personas obesas no responden adecuadamente a los tratamientos con leptina y, en realidad, ya producen de manera natural unas cantidades de dicha hormona mayores de lo normal. Aparentemente en estas personas el cerebro se ha acostumbrado a esos niveles altos de leptina y no responde, como sería de esperar, reduciendo el apetito. Actualmente se sabe que las células grasas (adipocitos) secretan varias hormonas, y se están realizando investigaciones para intentar entender cómo interactúan estos diferentes mensajeros químicos con los estímulos de saciedad a corto plazo que se producen durante el proceso digestivo (discutido en la siguiente sección) para regular la ingestión de alimentos y el peso corporal.

Figura 32-15

Las tres hormonas de la digestión. Se representan las principales funciones de dichas hormonas: gastrina, CCK (colecistoquinina) y secretina.



## Regulación de la digestión

El proceso digestivo está coordinado por un grupo de hormonas (Capítulo 34) que se producen en el órgano endocrino más difuso del cuerpo, el tracto gastrointestinal. Estas hormonas son ejemplos de las muchas sustancias producidas por los vertebrados, que tienen una función hormonal y que no necesariamente se originan en glándulas endocrinas concretas y bien localizadas. Debido a este origen difuso de las hormonas gastrointestinales (GI), su aislamiento y estudio han sido muy dificultosos, y sólo recientemente se están estudiando en profundidad.

Entre las principales hormonas GI se encuentran la gastrina, la colecistoquinina (CCK) y la secretina (Figura 32-15). La **gastrina** es una pequeña hormona polipeptídica que se produce en las células endocrinas de la porción pilórica del estómago. Se secreta como respuesta a un estímulo realizado por las terminaciones nerviosas parasimpáticas (nervio vago) y cuando entran en el estómago alimentos ricos en proteínas. Sus principales acciones son estimular la secreción de ácido clorhídrico por las células parietales u oxínticas, e incrementar la movilidad gástrica. La gastrina es una hormona que, insólitamente, ejerce su acción en el mismo órgano en que se produce. La **CCK** también es una hormona polipeptídica y tiene una estructura muy similar a la gastrina, lo que sugiere que las dos se han originado por duplicación de genes ancestrales. La CCK es producida por las células endocrinas de las paredes del duodeno como respuesta a la presencia de ácidos grasos y aminoácidos. Tiene al menos tres funciones diferentes: estimula la contracción de la vesícula biliar y, por tanto, incrementa el flujo de sales biliares hacia el interior del intestino; estimula la producción del jugo pancreático, muy rico en enzimas; y actúa sobre el tallo cerebral, lo que contribuye a que se produzca sensación de saciedad después de haber comido, sobre todo cuando se ha ingerido una comida rica en grasas. La primera hormona que se descubrió, la **secretina** (véase el prólogo del Capítulo 34, p. 753), también es producida por células endocrinas de las paredes del duodeno. Su secreción se produce como respuesta a la presencia de alimentos y de ácidos fuertes en el estómago y en el intestino delgado. Su principal acción es estimular la liberación de

una secreción pancreática alcalina que neutraliza los ácidos estomacales a medida que éstos entran en el intestino. También ayuda a la digestión de las grasas inhibiendo la movilidad gástrica e incrementando la producción de una secreción biliar alcalina desde el hígado.

Actualmente se siguen aislando hormonas GI y se está determinando su estructura. Todas son péptidos y muchas de ellas están presentes tanto en el tracto GI como en el sistema nervioso central. Una de ellas es la **CCK**, que se ha encontrado en grandes concentraciones en la corteza cerebral y en el hipotálamo de los mamíferos. Ya que produce sensación de saciedad después de haber comido (como se acaba de indicar), parece que tiene algún papel en la regulación del apetito. Otros péptidos GI, por ejemplo el péptido intestinal vasoactivo (VIP), el péptido I de tipo glucagón (GLP-1), el polipeptido pancreático (PP), el péptido inhibidor gástrico (GIP), la hormona grelina y el péptido YY (PYY) aparentemente actúan como neurotransmisores en el cerebro. Por ejemplo, la hormona grelina, el PP y el PYY parece que también regulan la ingestión de alimentos a corto plazo. El nivel de hormona grelina aumenta antes de comer y parece que estimula el apetito, mientras que los niveles de PP y de PYY aumentan mientras se está ingiriendo algún alimento e inducen la sensación de saciedad. En la actualidad muchas investigaciones se están centrando en los péptidos descubiertos recientemente, en un intento de encontrar una "panacea" que ponga solución a la actual "crisis de obesidad".

## NECESIDADES NUTRITIVAS

La comida de los animales debe incluir **hidratos de carbono, proteínas, grasas, agua, sales minerales y vitaminas**. Los hidratos de carbono y las grasas son necesarios como combustibles para cubrir las necesidades energéticas del cuerpo y para la síntesis de diferentes sustancias y estructuras. Las proteínas (en realidad los aminoácidos que las componen) son necesarias para la síntesis de proteínas propias y para otros compuestos que contengan nitrógeno. El agua es necesaria como disolvente para la química corporal y también es el principal componente de todos los líquidos del cuerpo. Las sales inorgánicas son necesarias como aniones y cationes de los fluidos y de los tejidos y, además, forman parte de algunas sustancias importantes, tanto fisiológicas como estructuralmente. Las vitaminas son factores accesorios de los alimentos que frecuentemente forman parte de la estructura molecular de muchas enzimas.

Una **vitamina** es un compuesto orgánico, relativamente simple, que no es ni un hidrato de carbono, ni una grasa, ni una proteína, ni tampoco un mineral, y que se necesita ingerir en cantidades muy pequeñas para poder cumplir alguna función celular concreta. Las vitaminas no son una fuente de energía, pero actúan como coenzimas que, con frecuencia, están relacionadas con la actividad de algunas enzimas importantes que cumplen papeles metabólicos fundamentales. Las plantas y muchos microorganismos sintetizan todos los compuestos orgánicos que necesitan; sin embargo, los animales han perdido ciertas capacidades sintéticas durante su largo proceso evolutivo y, en última instancia, dependen de las plantas para que les proporcionen estos compuestos. Las vitaminas representan, por tanto, fallos de síntesis en la maquinaria metabólica de los animales.

Generalmente, las vitaminas se dividen en **liposolubles** (solubles en disolventes de grasas, por ejemplo el éter) e **hidrosolubles**. Entre las **vitaminas hidrosolubles** se incluyen las del complejo B y la vitamina C (Tabla 32-1). Las vitaminas del complejo B aparecen agrupadas, ya que la vitamina B original resultó estar formada por una serie de compuestos diferentes, que en la naturaleza tienen tendencia a presentarse juntos. Casi todos los animales, vertebrados e invertebrados, necesitan las vitaminas del complejo B; son las vitaminas "universales" Las

TABLA 32-1

### Vitaminas esenciales para el hombre

#### Vitaminas hidrosolubles

Tiamina (B <sub>1</sub> )	Folacina (ácido fólico)
Riboflavina (B <sub>2</sub> )	Vitamina B <sub>6</sub> (cobalamina)
Niacina (ácido nicotínico)	Biotina
Pantoténico (B <sub>5</sub> )	Ácido ascórbico (C)
Ácido parroténico	

#### Vitaminas liposolubles

A, D, E, y K

#### Minerales

Principales	Trazas
Calcio	Hierro
Fósforo	Flor
Azule	Zinc
Potasio	Cobre
Cloro	Sodio
Sodio	Vanadio
Magnesio	Estafío
	Níquel
	Selenio
	Manganeso
	Yodo
	Molibdeno
	Cromo
	Cobalto

#### Aminoácidos

Fenilalanina	Metionina
Isoleucina	Triptófano
Isoleucina	Treonina
Leucina	Arginina*
Valina	Histidina*

#### Ácidos grasos poliinsaturados

Araquidónico
Linoleico
Linoléico

\*Necesario para el crecimiento normal de los niños.

necesidades dietéticas de vitamina C y de las **vitaminas liposolubles** A, D, E, y K son casi exclusivas de los vertebrados, aunque algunos invertebrados también las necesitan. Incluso dentro de grupos muy emparentados, las necesidades de vitaminas son relativas, no absolutas. Un conejo no necesita vitamina C; sin embargo, las cobayas y los hombres sí. Algunas aves necesitan vitamina A, pero otras no.

El reconocimiento, desde hace años, de que muchas enfermedades del hombre y de los animales domésticos eran causadas o estaban relacionadas con deficiencias de la dieta condujo a los biólogos a buscar nutrientes concretos que evitasen tales enfermedades. Estos estudios, en su momento, dieron origen a una lista de **nutrientes esenciales** para el hombre y para otros animales estudiados. Los nutrientes esenciales son aquellos que se necesitan para un crecimiento y mantenimiento normales, y que deben obtenerse a partir de la dieta. En

otras palabras, es "esencial" que estos nutrientes se encuentren en los alimentos, ya que los animales no pueden sintetizarlos a partir de otros compuestos. Casi 30 sustancias orgánicas (aminoácidos y vitaminas) y 21 elementos son esenciales para el hombre (Tabla 32-1). Si consideramos que en el cuerpo hay miles de compuestos orgánicos diferentes, la lista de la Tabla 32-1 resulta particularmente corta. Las células de los animales presentan una asombrosa capacidad de síntesis, lo que les permite formar una enorme variedad y complejidad de compuestos, partiendo de unas pocas y selectas materias primas.

En la dieta media de los norteamericanos, aproximadamente un 50% del total de las calorías (contenido energético) procede de los hidratos de carbono, y un 40% de los lípidos. Las proteínas, que son fundamentales para cubrir ciertas necesidades estructurales, sólo proporcionan algo más del 10% del total de las calorías de la dieta promedio de los norteamericanos. Los hidratos de carbono son muy consumidos, ya que son más abundantes y baratos que las proteínas o los lípidos. De hecho, el hombre y muchos otros animales pueden subsistir con dietas pobres en hidratos de carbono, con tal de que se les proporcione las calorías totales y los nutrientes esenciales. Los inuit (esquimales), antes de ir perdiendo su propia cultura, vivían con una dieta rica en grasas y proteínas, pero muy pobre en hidratos de carbono.

Los lípidos son necesarios principalmente para suministrar energía. Sin embargo, por lo menos tres ácidos grasos son esenciales para el hombre, ya que no podemos sintetizarlos. Se han dedicado muchos trabajos de investigación a los lípidos de la dieta, debido a la asociación entre las dietas ricas en grasas y la **aterosclerosis**. El asunto es complejo, pero las pruebas sugieren que la aterosclerosis puede aparecer cuando la dieta es rica en lípidos saturados (con pocos o sin enlaces dobles en las cadenas de carbono de los ácidos grasos) pero pobre en lípidos insaturados (con dos o más enlaces dobles en las cadenas de carbono).

La **aterosclerosis** (*Gr. atheroma*, tumor que contiene grasa, quite sólido, + *sclerosis*, endurecimiento) es una enfermedad degenerativa en la que se depositan grasas en las células que tapizan las arterias, lo que produce un estrechamiento de la luz, un endurecimiento y la pérdida de elasticidad en las arterias. Los datos disponibles en la actualidad sugieren que antes de que las grasas se acumulen en las paredes de las arterias se produce una inflamación. Unos niveles altos de colesterol pueden actuar como "combustible" para dicha inflamación. Se han utilizado medicamentos para reducir el colesterol con el fin de intentar disminuir el riesgo de padecer enfermedades cardiovasculares como la aterosclerosis y otras enfermedades similares.

Las proteínas son alimentos caros y limitados en la dieta y, por supuesto, no son por sí mismas nutrientes esenciales, sino que contienen los aminoácidos esenciales. De los 20 aminoácidos que normalmente se encuentran en las proteínas, ocho, y quizás hasta diez, sean esenciales para el hombre (Tabla 32-1). Los demás los podemos sintetizar a partir de otros aminoácidos. Generalmente, las proteínas de origen animal tienen más aminoácidos esenciales que las de origen vegetal. Para la síntesis proteica en la dieta deben estar presentes simultáneamente los ocho aminoácidos esenciales. Si faltan uno o más de ellos, el empleo de los otros aminoácidos se verá reducido proporcionalmente; no pueden utilizarse y, por lo tanto, se metabolizan como fuente de energía. Así, la ingestión de una sola clase de vegetal, inevitablemente conducirá a una deficiencia de proteínas. Este problema puede solucionarse si se ingieren simultáneamente dos tipos

de proteínas vegetales que sean complementarias, en cuanto a los aminoácidos esenciales. Por ejemplo, una dieta proteica equilibrada puede conseguirse mezclando harina de trigo, que únicamente es pobre en lisina, con una legumbre (garbanos o alubias), que es una fuente rica en lisina, pero pobre en metionina y cisteína. Cada vegetal puede complementarse con otros que posean las cantidades adecuadas de los aminoácidos de los que carece el primero.

Ya que las proteínas animales son ricas en aminoácidos esenciales, su demanda en todos los países es muy grande. Los norteamericanos comen más carne que los asiáticos y los africanos. El consumo anual de carnes rojas per cápita durante 2001 fue de 122 kg en Estados Unidos, 72 kg en Europa, 27 kg en Asia, 15 kg en el norte de África y 11 kg en África subsahariana. En 2003, entre el 30% y el 35% de las calorías de la dieta en los países desarrollados procedía de productos de origen animal. En comparación, en los países en vías de desarrollo sólo del 10% al 15% de las calorías procedían de productos de origen animal. Los norteamericanos consumen aproximadamente la cuarta parte de la carne de vaca que se produce en el mundo.

Se reconocen dos tipos diferentes de deficiencias alimentarias graves: el marasmo, una desnutrición general debida a una dieta pobre tanto en calorías como en proteínas, y el kwashiorkor, la malnutrición derivada de una dieta adecuada en contenido calórico, pero pobre en proteínas. El marasmo (*Gr. marasmus*, desperdiciar) es frecuente en los niños desahuciados muy pronto y alimentados con dietas pobres tanto en calorías como en proteínas; estos niños son apáticos y sus cuerpos se van desgastando lentamente. La palabra kwashiorkor procede del oeste de África y se emplea para describir una enfermedad que padecen los niños cuando se les desista para alimentar a un hermano recién nacido. Esta enfermedad se caracteriza por un retraso en el crecimiento, anemia, debilidad muscular, hinchazón del cuerpo con el típico abultamiento del abdomen, diarreas agudas, susceptibilidad a las infecciones y mortalidad elevada.

La desnutrición y la malnutrición son dos de los problemas más antiguos de la humanidad, y aún en nuestros días representan serios problemas sanitarios, afectando aproximadamente a la octava parte de la población mundial. Los niños, las mujeres embarazadas y los lactantes son particularmente vulnerables a los devastadores efectos de la malnutrición. La proliferación celular y el crecimiento del cerebro del hombre son más rápidos en los últimos meses del embarazo y en el primer año después del parto. Para evitar las disfunciones neurológicas y un desarrollo neuronal normal se necesitan unas cantidades adecuadas de proteínas durante estos periodos críticos. Los encéfalos de los niños que mueren durante el primer año de vida a causa de una deficiencia de proteínas tienen entre un 15% y un 20% menos células encefálicas que los de los niños normales (Figura 32-16). Los niños malnutridos que sobreviven a este periodo sufren lesiones cerebrales permanentes y posteriormente no pueden ser ayudados con tratamientos correctores (Figura 32-17). Los estudios sugieren que la pobreza, junto con la falta de recursos educativos y médicos, y la reducida esperanza de vida, incrementan los efectos de la malnutrición, ya que retrasan el desarrollo intelectual.

<sup>1</sup>Food and Agriculture Organization of the United Nations, <http://www.fao.org/faostat/>  
<sup>2</sup>Brown, J. L. and E. Pollet, 1996. Malnutrition, poverty and intellectual development. *Sci. Am.* 274:38-43 (Feb.).

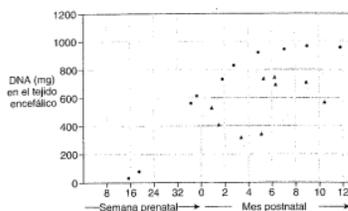


Figura 32-16

Efecto de la malnutrición temprana sobre el número de células (medido como contenido total de DNA) en el encéfalo humano. En el gráfico se representa cómo los niños malnutridos (óvalo morado) poseen menos células en su encéfalo que los niños normales (curva creciente verde).

## RESUMEN

Los organismos autótrofos (principalmente las plantas verdes), utilizan los compuestos inorgánicos como materias primas, captan la energía de la luz solar por medio de la fotosíntesis y producen moléculas orgánicas complejas. Los organismos heterótrofos (bacterias, hongos y animales) utilizan los compuestos orgánicos sintetizados por las plantas y la energía almacenada en los enlaces químicos para cubrir sus necesidades nutritivas y energéticas.

Una gran variedad de animales, con grados de complejidad estructural muy diferentes, se alimentan filtrando organismos pequeños y otras partículas suspendidas en el agua. Otros se alimentan de los detritus orgánicos depositados en el sustrato. Los animales que se alimentan de forma selectiva han desarrollado mecanismos para poder manipular masas de comida grandes, como dispositivos para succionar, raspar, perforar, rasgar, morder y masticar. La alimentación a base de líquidos es característica de los endoparásitos, que pueden absorber los alimentos a través de su superficie corporal, y de los ectoparásitos, los herbívoros y los depredadores, que han desarrollado estructuras especiales para perforar y succionar.

La digestión es el proceso de fragmentación mecánica y química de los alimentos hasta obtener subunidades moleculares que se puedan absorber. En los protozoos y en las esponjas la digestión es intracelular. En otros metazoos más complejos se completa, y finalmente se sustituye por completo, por una digestión extracelular, que se produce siguiendo una serie de etapas sucesivas en el interior de una cavidad tubular, o tubo digestivo. La ingestión de los alimentos se produce a través de la boca, donde se mezclan con la saliva lubricante, y luego pasan a través del esófago hasta regiones donde los alimentos pueden almacenarse (buche), titurarse (molinos), o ser sometidos a la acción de los ácidos y a una primera digestión (estómago de los vertebrados). Entre los vertebrados, la mayor parte de la digestión se produce en el intestino delgado. Las enzimas del páncreas y de la mucosa intestinal hidrolizan proteínas, hidratos de carbono, grasas, ácidos nucleicos y diferentes compuestos fosforados. El hígado secreta la bilis, en la que se encuentran las sales que emulsionan las grasas. Una vez que los alimentos han sido digeridos, los productos se absorben como subunidades moleculares sencillas



Figura 32-17

Niño refugiado con una grave malnutrición.

(monosacáridos, aminoácidos, ácidos grasos y glicerol) a la sangre o a los vasos linfáticos de las vellosidades del intestino delgado. El intestino grueso (colon) sirve principalmente para absorber el agua y los minerales de los residuos alimentarios a medida que pasan por él. También contiene bacterias simbiotas que producen ciertas vitaminas.

La mayoría de los animales equilibran la ingestión de alimentos con el gasto energético. La ingestión de los alimentos está regulada principalmente por el centro del hambre, localizado en el hipotálamo y en el tallo cerebral. En los mamíferos, en el caso de que la ingestión calórica sea superior a los requerimientos energéticos, el exceso de calorías se disipa en forma de calor a nivel de un tejido especial, la grasa parda.

Varias hormonas gastrointestinales coordinan las funciones digestivas. Entre ellas se encuentran: la gastrina, que estimula la producción de ácido por parte del estómago; la CGK, que estimula la secreción de bilis y jugos pancreáticos y produce sensación de saciedad; y la secretina, que estimula la secreción de bicarbonato por el páncreas e inhibe los movimientos del estómago. A medida que se van descubriendo se añaden nuevas hormonas GI a la lista. Por ejemplo, la hormona ghrelin estimula el apetito, mientras que los péptidos PP y PYY evitan sensación de saciedad.

Todos los animales necesitan ingerir una dieta equilibrada, en la que haya tanto combustibles (principalmente hidratos de carbono y lípidos), como compuestos estructurales y funcionales (proteínas, minerales y vitaminas). Para cada animal pluricelular, ciertos aminoácidos, lípidos, vitaminas y minerales son requerimientos dietéticos "esenciales", ya que no pueden ser producidos por su propia maquinaria sintética. Las proteínas animales son una fuente de aminoácidos más equilibrada que las proteínas de origen vegetal, ya que éstas suelen ser deficientes en uno o más de los aminoácidos esenciales. La demutrición y la malnutrición proteica representan uno de los mayores problemas sanitarios de la humanidad, afectando a millones de personas. Irónicamente, la obesidad y las enfermedades relacionadas con ella son los principales problemas sanitarios en los países desarrollados.

## CUESTIONARIO

- Diferencie entre los siguientes pares de términos: autótrofo y heterótrofo, fotoótrofo y quimioótrofo, herbívoros y carnívoros, omnívoros e insectívoros.
- La filtración de partículas en suspensión es una de las principales formas de alimentación entre los animales. Explique cuáles son sus características, ventajas y limitaciones, y cite tres grupos de animales que sean filtradores.
- Las adaptaciones alimentarias de los animales condicionan parte de las pautas de comportamiento de estos y, por regla general, están relacionadas con la forma de los animales. Comente las adaptaciones alimentarias que diferencian a los carnívoros y los herbívoros.
- Explique cómo se mueven los alimentos por el tubo digestivo.
- Compare las digestiones intracelular y extracelular, y comente los motivos por los que en algunos animales se puede apreciar una tendencia filogenética a pasar desde la digestión intracelular a la digestión extracelular.
- ¿Qué modificaciones estructurales incrementan mucho la superficie interna del intestino (tanto en invertebrados como en vertebrados) y por qué es tan importante esa gran superficie?
- Esquematice la digestión y la absorción final de un hidrato de carbono (almidón) en el tubo digestivo de un vertebrado, nombrando las enzimas que lo atacan, dónde se encuentran, los productos que se obtienen de la digestión del almidón, y la forma en que finalmente se absorben.
- Como en la cuestión nº 7, esbozante la digestión y la absorción final de una proteína.
- ¿Cómo se emulsionan y digieren las grasas en el tubo digestivo de los vertebrados? Explique cómo la bilis, aunque no contiene enzimas, ayuda en el proceso digestivo. Justifique la siguiente afirmación: las grasas se hidrolizan para dar ácidos grasos y monoglicéridos en la luz del intestino, pero después aparecen gotas de grasa en la sangre.
- Explique la frase "termogénesis inducida por la dieta" y relaciónela con el problema de la obesidad en algunas personas. ¿Qué otros factores pueden contribuir a la obesidad humana?
- Nombre tres hormonas del tracto gastrointestinal y explique cómo actúan en la coordinación de la función gastrointestinal.
- Nombre los principales tipos de alimentos que sirven principalmente (a) como combustibles y (b) como componentes estructurales y funcionales.
- Ya que las vitaminas no son bioquímicamente similares a los compuestos considerados como fuentes de energía, ¿qué características distinguen a las vitaminas como un grupo independiente de nutrientes? ¿Cuáles son las vitaminas hidrosolubles y las vitaminas liposolubles?
- ¿Por qué algunos nutrientes se consideran "esenciales" y otros "no esenciales", aunque ambos tipos se utilizan en el crecimiento y en la reparación de los tejidos?
- Explique la diferencia entre los lípidos saturados e insaturados y haga algún comentario sobre el interés actual de estos compuestos en relación con la salud humana.
- ¿Qué significa el término "proteínas complementarias", referido a los alimentos de origen vegetal?

## BIBLIOGRAFÍA

- Dachman, E. S., H. Dhillon, C.Y. Zhang, S. Ciri, A. C. Blanco, B. K. Kobalka, and B. B. Lowell. 2002. BAR signalling required for diet-induced thermogenesis and obesity resistance. *Science* 297:843-845. *Se describe un importante estudio realizado con ratones en el que se indica que la termogénesis inducida por la dieta está regulada por el sistema nervoso simpático.*
- Blaser, M. J. 1996. The bacteria behind ulcers. *Sci. Am.* 274:104-107 (Jan.). *En la actualidad se sabe que la mayoría de las úlceras de estómago están producidas por unos microorganismos acidófilos. Al menos un tercio de la población humana está infectada, pero la mayoría no sufre la enfermedad.*
- Hill, J. O., R. Whyt, G. W. Reed, and J. C. Peters. 2003. Obesity and the environment: where do we go from here? *Science* 299:853-855. *En este número especial de Science se pueden leer otros y otros artículos relacionados con el problema de la obesidad.*
- Martins, I. J., and T. D. Sargent. 2004. Obesity and post-prandial lipid metabolism. *Feast or famine?* *Nut. Biochem.* 15:130-141. *Una excelente revisión de la obesidad y de las investigaciones que se están realizando sobre el metabolismo de los lípidos.*
- Milton, K. 1993. Diet and primate evolution. *Sci. Am.* 269:86-93 (Aug.). *Estudios realizados con primates sugieren que la dieta del hombre actual es tan diferente de la de éste, que la evolución humana podría explicarse, al menos en parte, por estas adaptaciones.*
- Montison, S. F. 2004. Central pathways controlling brown adipose tissue thermogenesis. *News Physiol. Sci.* 19:67-74. *Se relacionan la termogénesis y el gasto de energía.*
- Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2002. Eckert animal physiology mechanisms and adaptations, ed. 5. New York: W. H. Freeman & Company. *Tratado exhaustivo y comparativo de fisiología animal.*
- Roni, T., G. Lupatelle, and E. Mannarino. 2006. The endocrine function of adipose tissue: an update. *Clin. Endocrinol.* 64:355-365. *Un resumen sobre las moléculas señal que se secretan en los almacenes de grasa y su papel en el equilibrio energético.*
- Sanderson, S. L., and R. Waserberg. 1990. Suspension-feeding vertebrates. *Sci. Am.* 262:96-103 (Mar.). *Diversos vertebrados, algunos de enorme tamaño, se alimentan filtrando pequeños organismos tomando grandes cantidades de agua que hacen pasar a través de un aparato filtrador.*
- Weidlich, R. 1996. Caloric restriction and aging. *Sci. Am.* 274:65-72 (Jan.). *Todos los organismos, desde los protistas unicelulares a los mamíferos, viven más tiempo si se alimentan con dietas equilibradas y bajas en calorías. También se revisan los posibles beneficios para el hombre de este tipo de dieta.*
- Willne, P., G. Stone, and I. Johnston. 2005. Environmental physiology of animals, ed. 2. Oxford, U.K.: Blackwell Science Ltd. *Información bien escrita sobre las adaptaciones al ambiente tanto de los vertebrados como de los invertebrados.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanipz14e](http://www.mhhe.com/hickmanipz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

## 33

Coordinación nerviosa:  
sistema nervioso y  
órganos de los sentidos

Una garrapata sobre una espiga esperando a que pase un hospedador.

## El universo privado de los sentidos

Continuamente estamos recibiendo un torrente de información desde la vista, el oído, el gusto, el olfato y el tacto. Estos cinco sentidos clásicos se ven complementados por otras sensaciones tales como frío, calor, vibraciones y dolor, y también por la información procedente de un gran número de receptores sensoriales internos, que cumplen su misión silenciosa y automáticamente, ayudando a que nuestros órganos internos realicen sus correspondientes trabajos sin esfuerzo.

El mundo que revelan nuestros sentidos es un mundo exclusivamente humano, aunque nuestros sentidos no lo son. No compartimos este mundo con ningún otro animal, ni podemos percibir el mundo sensorial de los demás animales, salvo que lo hagamos con la imaginación.

La idea de que cada animal tiene su propio universo sensorial fue concebida por Jakob von Uexküll, un biólogo alemán de principios del siglo XX, del que rara vez se hace mención. Von Uexküll nos propone que intentemos imaginarnos el universo de una garrapata, ayudados por nuestros conocimientos sobre la biología de este animal. Es un mundo de temperatura, luz y oscu-

ridad, y con un único olor, el del ácido butírico, una sustancia que todos los mamíferos poseen. Insensible al resto de los estímulos, la garrapata trepa por una brizna de hierba para esperar, si es preciso durante varios años, el momento justo en el que a tracción saltará sobre un posible hospedador. Después, se hinchará al saciarse de sangre, caerá al suelo, pondrá sus huevos y morirá. El empobrecido universo sensorial de la garrapata, desprovisto de lujos sensoriales y, gracias a la selección natural, en sintonía con el mundo con el que la garrapata ha de encontrarse, ha asegurado el éxito de un único propósito, la reproducción.

Un pájaro y un murciélago pueden compartir en un instante un mismo ambiente. No obstante, sus universos sensoriales son totalmente diferentes debido a las limitaciones de las "ventanas" sensoriales que cada uno utiliza, y al encefalo que recoge y procesa la información que cada uno necesita para la supervivencia. Para uno se trata de un mundo dominado por la vista; para el otro, por la ecolocación. El "mundo" de cada uno es extraño para el otro, igual que ambos "mundos" lo son para nosotros.

El sistema nervioso tiene su origen en una propiedad fundamental de la vida: la **irritabilidad** o **excitabilidad**, la capacidad de responder ante un estímulo ambiental (Capítulo 1, p. 9). La respuesta puede ser muy simple, como la de un protozo que se aleja ante una sustancia nociva, o muy compleja, como la de un vertebrado que responde a las complicadas señales de una parada nupcial. Un protista recibe un estímulo y responde a él, todo ello en el ámbito de una única célula. La evolución hacia la pluricelularidad y hacia niveles de organización más complejos necesitó que se incrementase la complejidad de los mecanismos de comunicación entre células y órganos. La comunicación rápida se produce por **mecanismos nerviosos**, lo que implica la propagación de estímulos electroquímicos a lo largo y entre las membranas celulares. El papel básico del sistema nervioso consiste en recibir información de los medios externo e interno, codificarla, transmitirla y procesarla, para que se produzca una respuesta apropiada. Todo esto se estudiará en el presente capítulo. En los animales, las respuestas relativamente más lentas y duraderas se producen por **mecanismos hormonales**, que serán el objeto del Capítulo 34.

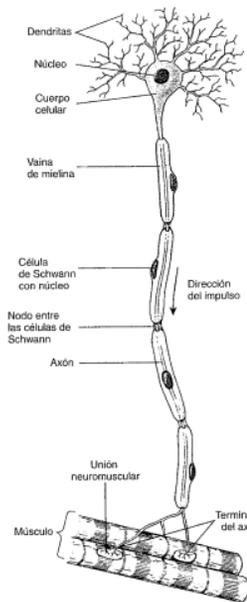
## LAS NEURONAS: UNIDADES FUNCIONALES DEL SISTEMA NERVIOSO

La **neurona**, la célula nerviosa, puede tener diferentes formas, de acuerdo con su función y localización; en la Figura 33-1 se representa el esquema de una neurona típica. Del cuerpo celular, en el que está el núcleo, salen prolongaciones citoplásmicas de dos tipos: una o más **dendritas** y un único **axón**. Como su nombre indica (*Gr. dendron, árbol*), las dendritas suelen estar muy ramificadas. Las dendritas, y toda la superficie del cuerpo celular, son el aparato receptor de las neuronas, diseñado para recibir las informaciones procedentes de distintas fuentes. Algunas de estas informaciones son de excitación, y hacen que se genere y propague un estímulo, y otras son de inhibición, y hacen que los estímulos se generen y propaguen con menor intensidad.

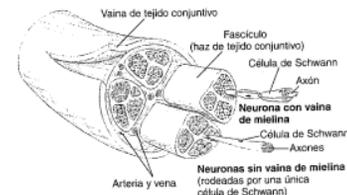
El único axón (*Gr. axon, eje*), suele ser una fibra larga, que en los mamíferos mayores puede llegar a medir varios metros, con un diámetro bastante uniforme, y a través del cual salen los impulsos del cuerpo neuronal. En los vertebrados y en algunos invertebrados complejos es muy normal que el axón esté rodeado por una vaina aislante de **mielina**, que hace que aumente la velocidad de propagación del impulso.

Las neuronas normalmente se clasifican en **aférentes**, o **sensoriales**, **eférentes** o **motoras**, e **interneuronas**, (o de **asociación**), que no son ni sensoriales ni motoras, sino que conectan unas neuronas con otras. La mayoría de las neuronas aférentes y eferentes están situadas fuera del **sistema nervioso central** (encefalo y médula espinal), mientras que todas las interneuronas, que constituyen el 99% de las neuronas del cuerpo humano, forman parte de dicho sistema nervioso central. Las neuronas aférentes están conectadas con los **receptores**, que son los encargados de transformar los estímulos ambientales, tanto externos como internos, en impulsos nerviosos; estos impulsos serán conducidos por las neuronas aférentes hasta el sistema nervioso central, donde pueden ser percibidos como sensaciones conscientes. Los impulsos también se transmiten hacia las neuronas eferentes, que los llevan por el sistema nervioso periférico hasta los **efectores**, como los músculos o las glándulas.

En los vertebrados, las fibras nerviosas (generalmente axones), habitualmente se presentan agrupadas y rodeadas por una envuelta de tejido conjuntivo, formándose así un **nervio** (Figura 33-2). Los cuerpos neuronales de los que salen estas prolongaciones están



**Figura 33-1**  
Estructura de una neurona motora (eferente).



**Figura 33-2**

Estructura de un nervio periférico. Se pueden ver las fibras nerviosas rodeadas por varias capas de tejido conjuntivo. Un nervio puede tener miles de fibras tanto eferentes, como aférentes.

localizados en el sistema nervioso central o en los **ganglios**, que son pequeñas agrupaciones de cuerpos neuronales situadas fuera del sistema nervioso central.

Rodeando a las neuronas hay unas **células de neuroglia**, a menudo denominadas simplemente células de **glia**, no nerviosas, que tienen una relación especial con las neuronas. Las células de glia son muy numerosas en el encéfalo de los vertebrados, ya que hay diez de ellas por cada neurona, y constituyen casi la mitad del volumen del encéfalo. Algunas de las células de glia forman vainas aislantes lipídicas de **mielina** alrededor de las fibras nerviosas. Normalmente, los nervios de los vertebrados se presentan rodeados de anillos concéntricos de mielina formados a partir de unas células de glia especiales, denominadas **células de Schwann** (Figura 33-3) en el sistema nervioso periférico, y **oligodendrocitos** en el sistema nervioso central. Ciertas células de glia, llamadas **astrocitos** por su forma estrellada, actúan en la alimentación y como reservorios de iones para las neuronas, así como de "andamio" durante el desarrollo del encéfalo, permitiendo que las neuronas se desplacen por ellas desde sus lugares de origen hasta llegar a su destino final. Los astrocitos, y unas pequeñas células de **microglia**, son esenciales en los procesos de regeneración en el encéfalo tras una herida. Desgraciadamente, los astrocitos también están relacionados con varias enfermedades del sistema nervioso, entre ellas el síndrome de Parkinson, la esclerosis múltiple y el desarrollo de los tumores cerebrales.

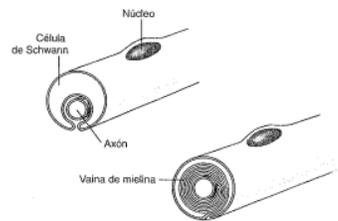
## Naturaleza del potencial de acción nervioso

El **impulso nervioso** o **potencial de acción** es el mensaje electroquímico de las neuronas, el denominador funcional común de toda la actividad del sistema nervioso. A pesar de la increíble complejidad del sistema nervioso de muchos animales, los potenciales de acción básicamente son iguales en todas las neuronas y en todos los animales. Un potencial de acción es un fenómeno de "todo o nada". Una fibra nerviosa puede conducir un potencial de acción, o no hacerlo. Ya que todos los potenciales de acción son iguales, la única forma en que una fibra nerviosa puede variar su señal es cambiando la frecuencia de la conducción del impulso. El cambio de frecuencia es el lenguaje de las fibras nerviosas. Una fibra nerviosa puede o bien no conducir ningún potencial de acción, o conducir muy pocos por segundo, hasta un máximo de 1000 por segundo aproximadamente. Cuanto mayor sea la frecuencia (o ritmo) de la conducción, mayor será el nivel de excitación.

### El potencial de reposo o de membrana

La membrana de las neuronas, que es similar a la de todas las células, tiene una permeabilidad especial, por lo que puede crear un desequilibrio iónico. El líquido intersticial que rodea a las células nerviosas tiene unas concentraciones relativamente altas de iones de sodio ( $\text{Na}^+$ ) y cloro ( $\text{Cl}^-$ ), pero una concentración baja de iones de potasio ( $\text{K}^+$ ), y es casi totalmente impermeable a los aniones (con carga negativa) de tamaño relativamente grande, como las proteínas. Dentro de las neuronas, las concentraciones están invertidas: la concentración de  $\text{K}^+$  y de aniones grandes es alta, mientras que las concentraciones de  $\text{Na}^+$  y  $\text{Cl}^-$  son bajas (Figura 33-4; véase también la Figura 31-1B, p. 687). Estas diferencias son muy acusadas; hay aproximadamente 10 veces más  $\text{Na}^+$  en el exterior y de 25 a 30 veces más  $\text{K}^+$  que en el interior de la célula.

Cuando está en reposo, la membrana de la neurona es selectivamente permeable para el  $\text{K}^+$ , que puede atravesar la membrana por unos canales iónicos específicos (Capítulo 3, p. 49) que en este estado están abiertos. La permeabilidad para el  $\text{Na}^+$  es prácticamente nula, ya que los canales para este ion están cerrados cuando la mem-



**Figura 33-3**

Desarrollo de la vaina de mielina en el sistema nervioso periférico. Toda la célula de Schwann crece alrededor del axón, se enrolla en torno a él y lo envuelve con una vaina de mielina aislante, que presenta muchas capas. La vaina de mielina aísla el axón y favorece la transmisión de los impulsos nerviosos o potenciales de acción.

brana está en reposo. Los iones de potasio tienden a salir de la célula atravesando la membrana, siguiendo el gradiente de concentración de este ion. Rápidamente, las cargas positivas externas alcanzan tal nivel que impiden el flujo de más  $\text{K}^+$  hacia el exterior del axón (lo que se debe a que las fugas del mismo signo se repelen), y debido a que los aniones grandes no puede atravesar la membrana, los iones de potasio (con carga positiva) vuelven a entrar en la célula. En este estado de reposo, la membrana alcanza un punto de equilibrio, con un gradiente eléctrico que nivela el gradiente de concentración. Normalmente este **potencial de reposo** es de  $-70$  mV (milivolts), con el interior negativo con respecto al exterior.

### La bomba de sodio

La membrana celular en reposo tiene una permeabilidad muy baja para los iones  $\text{Na}^+$ . No obstante, debido al elevado gradiente de concentración y a la fuerza de atracción eléctrica, algunos  $\text{Na}^+$  la atraviesan y pasan al interior de la célula, incluso en condiciones de reposo. Cuando el axón está activo, durante un potencial de acción, el  $\text{Na}^+$  entra por unos canales para el  $\text{Na}^+$  abiertos cada vez que pasa un impulso. Si no fuese eliminado, el  $\text{Na}^+$  se iría acumulando en el interior del axón, lo que podría llevar a la desaparición del potencial de reposo en la fibra. Esto lo evitan las **bombas de sodio**, cada una de ellas formada por un complejo de subunidades proteicas situadas en la membrana plasmática del axón (Figura 3-20, p. 50). Cada bomba de sodio utiliza la energía procedente de la hidrólisis del ATP para transportar el sodio desde el interior al exterior de la membrana. La bomba de sodio en los axones nerviosos, igual que en las membranas de otros muchos tipos celulares, también introduce  $\text{K}^+$  en el axón, a la vez que saca el  $\text{Na}^+$  de él. Es decir, en realidad se trata de **bombas de intercambio de sodio-potasio** que ayudan a restablecer los gradientes iónicos tanto de  $\text{Na}^+$  como de  $\text{K}^+$ . Además, en el sistema nervioso central los astrocitos (antes citados) ayudan a mantener un equilibrio iónico adecuado alrededor de las neuronas, almacenando el exceso de potasio que se produce durante la actividad neuronal.

### El potencial de acción

El **potencial de acción** nervioso es un cambio de transmisión rápida del potencial eléctrico de la membrana (Figura 33-5). Consiste

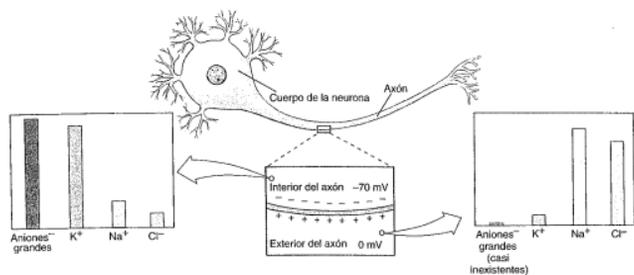


Figura 33-4

Composición iónica interna y externa de una neurona en reposo. Una bomba de sodio-potasio, muy activa, localizada en la membrana de la célula, hace que el sodio salga de la célula, manteniendo baja la concentración interna de éste. La concentración de potasio en el interior es elevada y, aunque la membrana es permeable al potasio, este ion se mantiene en el interior, ya que las cargas positivas del exterior lo repelen y, además, se ve atraído por los aniones grandes (con carga negativa) que hay en el interior del axón, que no pueden atravesar la membrana y salir de la célula.

en una **despolarización**, muy rápida y breve, de la membrana de la fibra nerviosa. Esto significa que el potencial de membrana cambia desde el valor de reposo (aproximadamente  $-70$  mV) y no sólo llega al valor de  $0$  mV, sino que va más allá y alcanza aproximadamente un valor de  $+35$  mV. En otras palabras, el potencial de membrana se invierte por un instante para hacerse el exterior negativo en compa-

ración con el interior. Entonces, a medida que el potencial de acción se va desplazando, la membrana vuelve a su potencial de reposo normal y queda lista para conducir un nuevo impulso. El proceso completo dura aproximadamente un milisegundo. Quizás, la propiedad más llamativa del potencial de acción nervioso es que se **auto-propaga**; una vez que empieza, el potencial de acción avanza automáticamente y mantiene su intensidad, como una mecha que arde.

¿Por qué se invierte la polaridad de la membrana durante el paso del potencial de acción? Hemos visto que el potencial de reposo depende de la gran permeabilidad de la membrana para el K<sup>+</sup>, que es de 50 a 70 veces mayor que para el Na<sup>+</sup>. Cuando el potencial de acción llega a un punto determinado de la membrana de una neurona, el cambio del potencial de membrana hace que los **canales iónicos para el Na<sup>+</sup> bloqueados por voltaje** (p. 49) se abran bruscamente, permitiendo la difusión de Na<sup>+</sup> desde el exterior al interior del axón, lo que reduce el gradiente de concentración para el Na<sup>+</sup>. Los canales iónicos

para el Na<sup>+</sup> bloqueados por voltaje permanecen abiertos menos de un milisegundo. Sólo una pequeña cantidad de Na<sup>+</sup> atraviesa la membrana en este momento (menos de una millonésima parte del Na<sup>+</sup> del exterior), pero este pequeño paso de cationes al interior anula el potencial de reposo local y la membrana se **despolariza**. Entonces, a medida que los canales para el Na<sup>+</sup> se cierran, la membrana recupera rápidamente sus propiedades de reposo y los iones de K<sup>+</sup> se difunden velozmente hacia el exterior a través de canales iónicos para el K<sup>+</sup> bloqueados por voltaje, que se abren brevemente en respuesta a la despolarización de la membrana. De nuevo, la membrana se hace prácticamente impermeable para el Na<sup>+</sup> y permeable para el K<sup>+</sup>, a medida que se restablece el potencial de reposo de la membrana.

Por tanto, la fase de aumento del potencial de acción está asociada con el flujo rápido de Na<sup>+</sup> hacia el interior (Figura 33-5). Cuando el potencial de acción alcanza su máximo, la permeabilidad al Na<sup>+</sup> se restablece a su valor normal, y la permeabilidad al K<sup>+</sup> aumenta brevemente por encima del nivel de reposo y los iones de K<sup>+</sup> salen. Esto hace que, durante la fase de **repolarización**, el potencial de acción caiga rápidamente hasta el nivel de reposo. Ahora la membrana está preparada para transmitir otro potencial de acción. Estos acontecimientos se producen en cada punto a lo largo de la membrana de la fibra nerviosa a medida que el potencial de acción es conducido desde el punto en que se originó hasta los terminales del axón (Figura 33-5).

### Conducción rápida

Como los fenómenos iónicos y eléctricos asociados con el potencial de acción son los mismos en todo el reino animal, la velocidad de la conducción varía enormemente en los diferentes nervios y animales, desde conducciones tan lentas como de  $0.1$  m/s en las anémonas, hasta otras tan rápidas como de  $120$  m/s en los axones motores de algunos mamíferos. La velocidad de transmisión está muy relacionada con el diámetro del axón. Por los axones delgados las transmisiones son lentas, ya que su resistencia interna a los flujos iónicos es grande. Muchos invertebrados necesitan una velocidad de transmisión elevada para que se produzca una respuesta rápida, como ocurre en la locomoción destinada a la captura de las presas o en las acciones de evasión, por lo que tienen axones con diámetros grandes. Los axones gigantes de los calamares miden aproximadamente  $1$  mm de diámetro, y por ellos los impulsos se transmiten diez veces más rápidamente que por los axones normales de esos mismos animales. Estos axones gigantes de los calamares invierten la musculatura del manto, y transmiten los impulsos necesarios para que se produzcan las contracciones bruscas que permiten la natación por propulsión a chorro. También son axones gigantes similares los que permiten a las lombrices de tierra, animales que normalmente se mueven con lentitud, introducirse rápidamente en sus galerías cuando son molestadas.

Aunque los vertebrados no poseen axones gigantes, han adquirido un mecanismo de conducción de alta velocidad gracias a la gran interrelación existente entre los axones y las capas aislantes de mielina de las células de Schwann y los oligodendrocitos, descrita en la página 728. Las vainas aislantes de mielina están interrumpidas a intervalos, de  $1$  mm o menos, por unos nodos (llamados **nodos de Ranvier**) en los que la superficie externa del axón está directamente en contacto con el líquido intersticial que rodea al nervio. En estas **fibras mielínicas** los potenciales de acción sólo despolarizan la membrana en los nodos, debido a que la vaina de mielina impide la despolarización en cualquier otro sitio (Figura 33-6). Las bombas y los canales iónicos que intervienen en los flujos de iones a través de la membrana están concentrados en estos nodos. Una vez que se inicia el potencial de acción en el axón, la despolarización del primer nodo establece una corriente eléctrica que salta hasta el nodo vecino, causando su despolarización

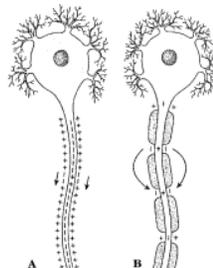


Figura 33-6

Conducción de un potencial de acción en fibras con y sin vaina de mielina. Cuando no hay vaina de mielina (A), el potencial de acción se mueve de forma continua a todo lo largo de la membrana del axón, despolarizándola. En las fibras con vaina de mielina (B), el potencial de acción pasa creando un nodo al siguiente, saltándose las porciones aisladas del axón. Ésta es la conducción saltatoria, que es mucho más rápida que la conducción continua.

y provocando un potencial de acción en él. Así, el potencial de acción salta de un nodo al siguiente; esto se conoce como **conducción saltatoria** (L. saltar, bailar, brincar). En comparación con los axones mielínicos de los invertebrados, el aumento en eficacia es muy notable. Por ejemplo, en una rana, un axón con vaina de mielina con un diámetro de sólo  $12$   $\mu$ m conduce los impulsos nerviosos a la misma velocidad que un axón gigante de  $350$   $\mu$ m de diámetro en un calamar.

Algunos invertebrados, como ciertos crustáceos e insectos, poseen axones rápidos rodeados por varias capas de una sustancia similar a la mielina, y esta envuelta está interrumpida a intervalos regulares, como sucede en los axones con vaina de mielina de los vertebrados. La velocidad de transmisión de los impulsos por tales axones no es tan rápida como la conducción saltatoria de los vertebrados, pero es mucho más veloz que la de los axones sin vaina y del mismo diámetro de otros invertebrados.

La temperatura también interviene en la regulación de la velocidad de transmisión de los impulsos en los animales. Generalmente los endotermos tienen una mayor velocidad de conducción, ya que su temperatura corporal se mantiene constante ( $37$  °C en el hombre), mientras que la velocidad de conducción en los ectotermos varía en función de la temperatura ambiental.

## SINAPSIS: PUNTOS DE UNIÓN ENTRE NERVIOS

Cuando un potencial de acción viaja por un axón y llega al final de éste, debe atravesar un pequeño hueco, la **sinapsis** (Gr. *synapsis*, contacto, unión), que separa al axón de la siguiente neurona o de un órgano efector. Hay dos tipos de sinapsis: eléctricas y químicas.

Las **sinapsis eléctricas**, aunque son mucho menos comunes que las sinapsis químicas, se han encontrado tanto en los inverte-

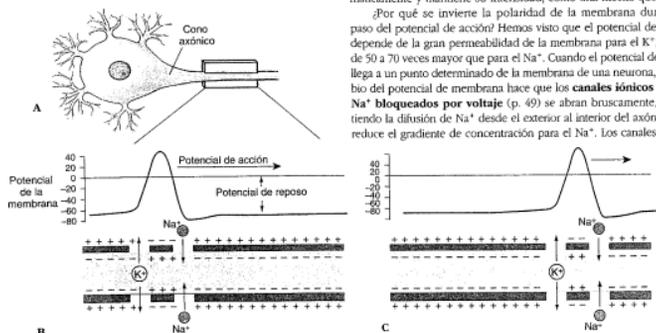


Figura 33-5

Conducción de un potencial de acción o impulso nervioso. El potencial de acción se inicia en el cono axónico de la neurona (A) y se transmite, en la figura, hacia la derecha. B y C muestran los cambios eléctricos y de permeabilidad de la membrana para el sodio y el potasio en zonas concretas de ésta. En C se muestra la posición del potencial de acción 4 milisegundos después que en B. Cuando el impulso llega hasta un punto cualquiera, los canales para el sodio bloqueados por voltaje se abren, lo que permite que el sodio pueda entrar. Esta entrada de sodio invierte la polaridad de la membrana, haciéndole el interior del axón positivo y el exterior negativo. Entonces, los canales para el sodio se cierran y los canales para el potasio bloqueados por voltaje se abren. En este momento, los iones de potasio pueden atravesar la membrana, salir y restaurar el potencial de reposo normal. Estos acontecimientos se producen repetidamente a lo largo de la membrana hasta que llegan al terminal del axón.

brados como en los vertebrados. Las sinapsis eléctricas son puntos en los que las corrientes iónicas atraviesan directamente una unión estrecha (*gap*) (Figura 3-15, p. 47) entre una neurona y la siguiente. En las sinapsis eléctricas no se produce un retraso de tiempo, por lo que son importantes en las reacciones de evasión. La transmisión en la mayoría de las sinapsis eléctricas es bidireccional, pero se han encontrado sinapsis unidireccionales en los crustáceos. También se han observado sinapsis eléctricas en otros tipos de células excitables y constituyen un método importante de comunicación entre las células del músculo cardíaco del corazón (p. 694) y entre las células musculares lisas (por ejemplo, las del útero, p. 149).

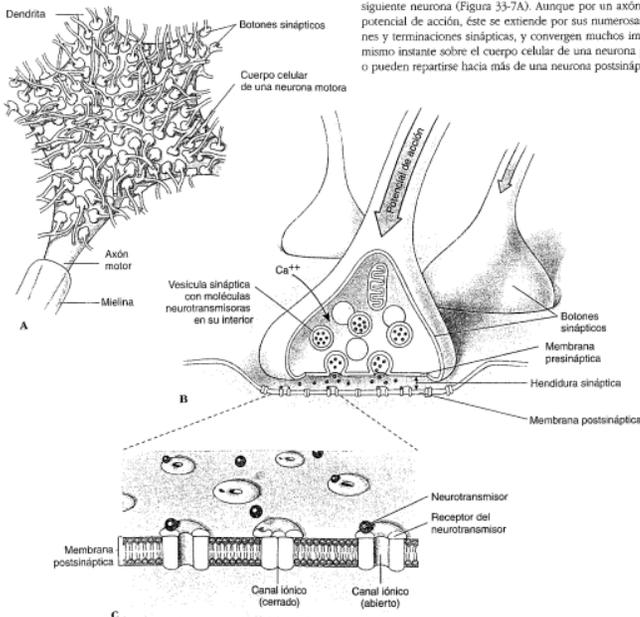


Figura 33-7

Transmisión de los potenciales de acción en las sinapsis. A, Cuerpo de una neurona motora cubierto por las terminaciones de los axones de las interneuronas. Cada terminación acaba en un botón sináptico; puede haber miles de botones sinápticos sobre una única neurona y sus dendritas. B, Un botón sináptico aumentado 60 veces más que en A. Cuando un potencial de acción recorre un axón y llega a un botón sináptico hace que las vesículas sinápticas se desplacen hacia la membrana presináptica, donde se produce una exocitosis, liberándose así las moléculas neurotransmisoras en la hendidura. C, Esquema de la ultraestructura de una hendidura sináptica. Una vez producida la exocitosis de las vesículas, las moléculas neurotransmisoras se mueven rápidamente a través de la hendidura, uniéndose brevemente a los canales iónicos bloqueados químicamente de la membrana postsináptica. Esta unión del neurotransmisor con su receptor produce un cambio en el potencial en dicha membrana postsináptica que, en este caso, hace que se abran los canales iónicos.

Las **sinapsis químicas** son mucho más complejas que las eléctricas. En ellas intervienen bolsas o vesículas con varios compuestos químicos especiales, llamados **neurotransmisores**. Las neuronas que conducen los potenciales de acción hasta las sinapsis químicas se denominan **neuronas presinápticas**, mientras que las que los reciben se denominan **neuronas postsinápticas**. En una sinapsis, las membranas están separadas por un espacio estrecho, la **hendidura sináptica**, que tiene una anchura de aproximadamente 20 nm.

El axón de la mayoría de las neuronas se ramifica en su extremo, y cada una de las numerosas ramas acaba en un botón sináptico o terminal que conecta con las dendritas, o con el cuerpo celular, de la siguiente neurona (Figura 33-7A). Aunque por un axón va un único potencial de acción, éste se extiende por sus numerosas ramificaciones y terminaciones sinápticas, y convergen muchos impulsos en un mismo instante sobre el cuerpo celular de una neurona postsináptica, o pueden repartirse hacia más de una neurona postsináptica. Además,

las terminaciones de los axones de muchas neuronas pueden estar recubiertas casi por completo el cuerpo celular y las dendritas de una neurona, con miles de sinapsis.

El líquido de relleno de los 20 nm entre las membranas presináptica y postsináptica impide la transmisión directa de los potenciales de acción hasta la neurona postsináptica. En lugar de ello, los botones sinápticos liberan una o más sustancias transmisoras específicas, que producen una comunicación química con la célula postsináptica. Uno de los neurotransmisores más comunes del sistema nervioso periférico es la **acetilcolina**, que sirve como ejemplo para ilustrar la transmisión sináptica típica. En el interior de los botones sinápticos hay una gran cantidad de pequeñas **vesículas sinápticas**, cada una de las cuales contiene varios miles de moléculas de acetilcolina. Cuando un potencial de acción llega hasta un botón sináptico, se produce la secuencia de fenómenos esquematizados en las Figuras 33-7 y 33-8. El potencial de acción hace que se produzca una entrada de iones de calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) a través de los canales bloqueados por voltaje situados en la membrana del botón sináptico, lo que induce la liberación, por exocitosis, de los neurotransmisores que llenan algunas de las vesículas sinápticas. Las moléculas de acetilcolina se difunden a través de la hendidura sináptica, durante una fracción de un milisegundo, y se unen brevemente a las moléculas receptoras que hay en los canales iónicos de la membrana postsináptica. Estos canales **bloqueados químicamente** (p. 49) se abren, y los iones pasan a su través mientras permanecen abiertos. Este flujo de iones produce un cambio en el voltaje de la membrana postsináptica. Que el potencial de excitación postsináptico sea lo suficientemente elevado como para provocar un potencial de acción depende de la cantidad de moléculas de acetilcolina liberadas y de la cantidad de canales que se abren. La acetilcolina es rápidamente destruida por la enzima **acetilcolinesterasa**, que convierte la acetilcolina en acetato y colina. Esto es importante ya que, si el transmisor no se desactivase, el neurotransmisor podría continuar estimulando la membrana postsináptica indefinidamente, mientras los canales iónicos permaneciesen abiertos. Los insecticidas organofosforados (como el malatio) y algunos gases nerviosos militares son tóxicos precisamente por esto, ya que

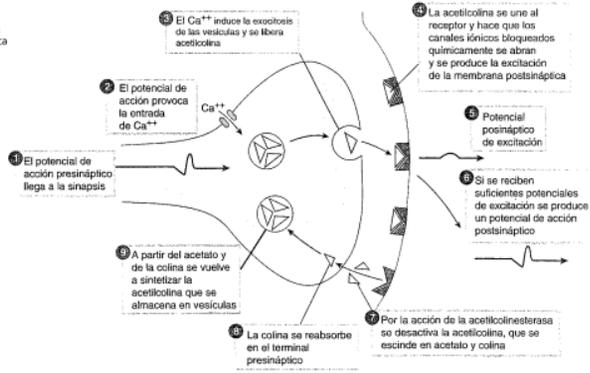
inhiben a la acetilcolinesterasa. Los últimos pasos en la secuencia son la reabsorción de la colina hacia el interior del terminal presináptico, la síntesis de la acetilcolina nueva y su almacenamiento en las vesículas, a la espera de responder a un nuevo potencial de acción.

Se han identificado diferentes sustancias químicas neurotransmisoras tanto en los sistemas nerviosos de los vertebrados como en los de los invertebrados. Aquellas que despolarizan la membrana postsináptica se liberan en las denominadas **sinapsis excitadoras**, mientras que las que hiperpolarizan el potencial de reposo hasta un valor más negativo (**hiperpolarización**) tienden a estabilizar la membrana en contra de la despolarización y se liberan en las **sinapsis inhibitorias**. Que un neurotransmisor produzca un potencial postsináptico de excitación o de inhibición depende del flujo concreto de iones que se produzca a través de los canales bloqueados químicamente a los que se une el neurotransmisor. Así, algunos neurotransmisores pueden ser tanto de excitación como de inhibición. Algunos ejemplos son la acetilcolina, la norepinefrina, la dopamina y la serotonina. No obstante, algunos neurotransmisores siempre parecen actuar como inhibidores (por ejemplo, la glicina y el ácido gamma aminobutírico [GABA]) y otros parecen actuar como excitadores (por ejemplo, el glutamato). Las neuronas del sistema nervioso central tienen sinapsis tanto de excitación como de inhibición entre los cientos, o miles, de botones sinápticos que hay sobre las dendritas y el cuerpo celular de cada una de ellas.

El que se produzca o no un potencial de acción en una célula postsináptica depende del equilibrio entre los impulsos de excitación e inhibición que recibe (Figura 33-8). Si en un momento dado se reciben muchos impulsos de excitación, el potencial de reposo de la membrana postsináptica puede llegar a reducirse lo suficiente como para que se produzca un potencial de acción. Por su parte, los impulsos de inhibición estabilizan la membrana postsináptica, haciendo que sea menos probable que se genere un potencial de acción. La sinapsis tiene una gran importancia funcional, ya que es una parte fundamental del mecanismo de toma de decisiones del sistema nervioso central. A través de las sinapsis se produce la modulación de la información que pasa desde una neurona a la siguiente.

Figura 33-8

Secuencia de sucesos en una transmisión sináptica en una sinapsis de excitación.



## LA EVOLUCIÓN DEL SISTEMA NERVIOSO

### Invertebrados: el desarrollo del sistema nervioso central

Entre los diferentes fillos de los metazoos se puede apreciar un aumento progresivo de la complejidad del sistema nervioso, lo que probablemente es un reflejo de los diferentes estados del desarrollo de dicho sistema a lo largo de la evolución. El modelo más sencillo de sistema nervioso es el **plexo nervioso** de los animales con simetría radial, como las anémonas, las medusas, las hidras de agua dulce y los ctenóforos (Figura 33-9A). Un plexo nervioso es una extensa red situada en la epidermis, o por debajo de ella, y que se extiende por todo el cuerpo. Un impulso que parte de cualquier lugar de este plexo se transmite en todas direcciones, ya que las sinapsis, en la mayoría de los animales con simetría radial, no quedan restringidas a la transmisión en una sola dirección, como suele ocurrir en los animales con un sistema nervioso más complejo. Es evidente que hay una organización a base de **arcos reflejos** (p. 734), con ramas del plexo conectando los receptores sensoriales de la epidermis con las células epipláticas que poseen capacidad contráctil. Aunque la mayoría de las respuestas suelen ser generalizadas, algunas de ellas son sorprendentemente complejas para un sistema nervioso tan sencillo como éste. Parte de ese plexo nervioso está concentrado en dos anillos nerviosos en la forma medusa de los cnidarios (véase la Figura 13-11, p. 269) y recibe impulsos sensoriales desde los **estatoscitos**, los órganos del equilibrio (p. 746), los **ocelos**, los órganos fotosensoriales, así como de células sensoriales que detectan los estímulos químicos y táctiles. Este tipo de sistema nervioso también está presente en algunos vertebrados, por ejemplo en forma de plexos locales en las paredes intestinales, donde controlan los movimientos generalizados, como los peristálticos y de compartimentación (p. 714).

El sistema nervioso bilateral más simple es el que poseen los platelmintos, y representa un gran incremento de complejidad con res-

pecto al plexo nervioso de los animales radiados. Pruebas recientes, obtenidas a partir del estudio de los mecanismos genéticos que controlan el desarrollo del cerebro en los insectos y en los embriones de rata, muestran que los genes reguladores de ambos son homólogos. Estas pruebas sugieren que un cerebro ancestral común que utilizara estos grupos de genes podría haberse desarrollado antes de la divergencia entre los protostomos y los deuterostomos. Los platelmintos poseen dos ganglios nerviosos anteriores, formados por grupos de cuerpos neuronales, de los que parten hacia atrás dos troncos nerviosos principales con ramas laterales hasta las diferentes partes del cuerpo (Figura 33-9B). Éste es el más sencillo de los sistemas nerviosos en los que ya se aprecia la diferenciación en un **sistema nervioso periférico** (una red de comunicación que se extiende por todas las partes del cuerpo) y un **sistema nervioso central** (una concentración de cuerpos neuronales), lo que controla todo. Los invertebrados con un mayor nivel de complejidad poseen un sistema nervioso más centralizado (encefalo), con dos cordones nerviosos longitudinales fusionados y una gran cantidad de ganglios. El desarrollado sistema nervioso de los anélidos está formado por un **encefalo bilobulado**, una doble cadena nerviosa con ganglios segmentarios y una serie de neuronas **aférentes** (sensoriales) y **eférentes** (motoras), bien diferenciadas (Figura 33-9C). Los ganglios segmentarios actúan como estaciones repetidoras en las que se coordina la actividad regional.

El modelo estructural básico del sistema nervioso de los moluscos consiste en una serie de tres pares de ganglios bien diferenciados, pero en los cefalópodos (pulpos y calamares) estos ganglios se han agrupado para formar unos centros nerviosos de gran complejidad, que como sucede en el pulpo, pueden estar constituidos por más de 160 millones de células. Los órganos de los sentidos también están muy desarrollados. En consecuencia, la complejidad del comportamiento de los cefalópodos supera con creces a la del resto de los invertebrados, y son capaces de aprender algunas cosas (p. 356).

La estructura del sistema nervioso de los artrópodos (Figura 33-9D) es similar a la de los anélidos, aunque los ganglios son más grandes y

los órganos de los sentidos están mucho más desarrollados. En muchos casos su comportamiento social es complejo, en particular entre los insectos himenópteros (abejas, avispas y hormigas), y muchos artrópodos son capaces de realizar una manipulación considerable de su medio. A pesar del pequeño tamaño de los insectos, se han visto algunos ejemplos de aprendizaje en abejas, avispas, moscas, langostas y salmantonas. La región del **encefalo** asociada con el aprendizaje se encuentra en unas zonas llamadas **corpos seta**, que son bastante grandes en los insectos sociales, y algunos experimentos han puesto de manifiesto que con la edad y con el aprendizaje se producen cambios en ellos.

### Vertebrados: el proceso de encefalización

La estructura básica del sistema nervioso de los vertebrados consiste en un cordón nervioso **dorsal** y hueco, que en su extremo anterior acaba en una gran masa ganglionar, el **encefalo**. Este modelo es muy distinto del de los invertebrados bilaterales, que poseen un cordón nervioso macizo y ventral con respecto al tubo digestivo. La tendencia evolutiva más importante del sistema nervioso de los vertebrados es el gran aumento en tamaño, configuración y capacidad funcional del **encefalo**, según un proceso llamado **encefalización**. La encefalización en los vertebrados ha permitido el desarrollo de diversas aptitudes funcionales, como las respuestas rápidas, la gran capacidad para almacenar información, y el aumento de la complejidad y flexibilidad en el comportamiento. Otra consecuencia de la encefalización es la capacidad para discernir entre pasado, presente y, al menos en el hombre, futuro.

### La médula espinal

El sistema nervioso central está constituido por el **encefalo** y la **médula espinal**. Durante las primeras etapas del desarrollo embrionario, la médula espinal y el **encefalo** se originan como un surco neural ectodérmico que, por plegamiento y extensión, da lugar a un tubo neural largo y hueco (véase la Figura 8-14, p. 168). El extremo cefálico se ensancha para formar las vesículas cerebrales y el resto formará la médula espinal. A diferencia de la cadena nerviosa de los invertebrados, los nervios segmentarios que salen de la médula espinal (31 pares en la especie humana) están diferenciados en raíces dorsales sensoriales y raíces ventrales motoras. Los cuerpos de las neuronas sensoriales están agrupados formando los ganglios de la raíz dorsal (espinales). Las raíces dorsales (sensoriales) y ventrales (motoras) se unen fuera de la médula, formando un nervio espinal mixto (Figura 33-10).

La médula espinal rodea a un canal espinal central y está protegida por tres capas de membranas denominadas **meninges** (Gr. *meningos*, membrana). En una sección transversal de la médula, se pueden diferenciar dos zonas (Figura 33-10). Una interna, de materia gris, que por su forma recuerda a las alas de una mariposa y que está constituida por los cuerpos celulares de las neuronas motoras y por las neuronas de asociación. Y una zona externa, de materia blanca, que contiene los paquetes de axones y dendritas que conectan los diferentes niveles de la médula unos con otros y con el **encefalo**.

### El arco reflejo

Muchas neuronas trabajan en grupos denominados **arcos reflejos**, las unidades fundamentales de acción nerviosa que se han conservado durante la evolución del sistema nervioso. Un arco reflejo está formado por al menos dos neuronas, pero normalmente hay más. Los componentes de un arco reflejo típico son: (1) un **receptor**, un órgano sensorial de la piel, un músculo u otro órgano; (2) una neu-

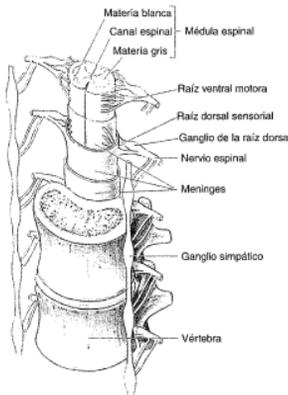


Figura 33-10

Médula espinal humana y sus cubiertas protectoras. Dos vértebras muestran la posición de la médula espinal, la salida de los nervios espinales y los troncos nerviosos simpáticos. La médula está envuelta por tres capas membranosas (meninges), entre las cuales hay un líquido cefalorraquídeo protector.

rona **aférente**, o sensorial, por la que los impulsos viajan hasta el sistema nervioso central; (3) el **sistema nervioso central**, donde se producen las uniones sinápticas entre las neuronas sensoriales y las de asociación; (4) una neurona **eférente**, o motora, que realiza la conexión sináptica con la neurona de asociación y por la que el impulso sale del sistema nervioso central; y (5) un **efector**, mediante el cual el animal responde a los cambios del ambiente. Algunos ejemplos de efectores son los músculos, las glándulas, las células ciliadas, los endocitos de los cnidarios, los órganos eléctricos de algunos peces o las células pigmentarias denominadas cromatóforos (p. 617).

Un arco reflejo de un vertebrado, en su forma más simple, solamente tiene dos neuronas: una sensorial (aférente) y una motora (eférente); es lo que sucede, por ejemplo, en el reflejo de la "sacudida de rodilla" o reflejo rotuliano (Figura 33-11A). No obstante, por regla general entre las neuronas sensorial y motora existen neuronas de asociación interpuestas (Figura 33-11B). Una neurona de asociación puede conectar neuronas aférentes y eférentes del mismo lado de la médula espinal o de lados opuestos; así mismo, también puede conectar neuronas de diferentes niveles, tanto del mismo lado como de lados disimtos de la médula espinal.

Un **acto reflejo** es una respuesta a un estímulo por medio de un arco reflejo. Es un acto involuntario, ya que no está bajo el control de la voluntad. Muchos de los procesos vitales del cuerpo, como el control de la respiración, el latido del corazón, el diámetro de los vasos sanguíneos o la secreción de las glándulas sudoríparas, son ejemplos de actos reflejos. Algunos actos reflejos son innatos, pero otros son adquiridos mediante procesos de aprendizaje.

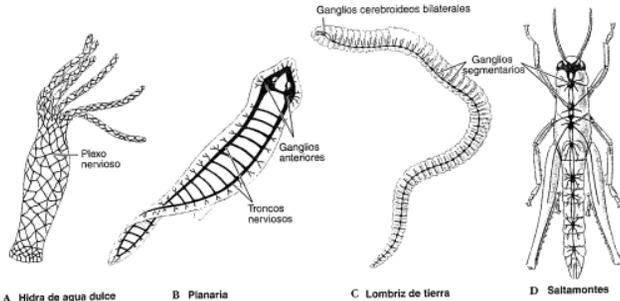


Figura 33-9

Sistemas nerviosos de algunos invertebrados. A, Plexo nervioso de los cnidarios, el más simple de los sistemas nerviosos. B, El de los platelmintos es el más sencillo de los sistemas nerviosos de tipo lineal, con dos nervios intercomunicados por una compleja red neuronal. C, En los anélidos hay un ganglio cerebrale bilobulado y una cadena nerviosa ventral con ganglios segmentarios. D, El sistema nervioso de los artrópodos, también segmentario, tiene ganglios grandes y unos órganos de los sentidos más desarrollados.

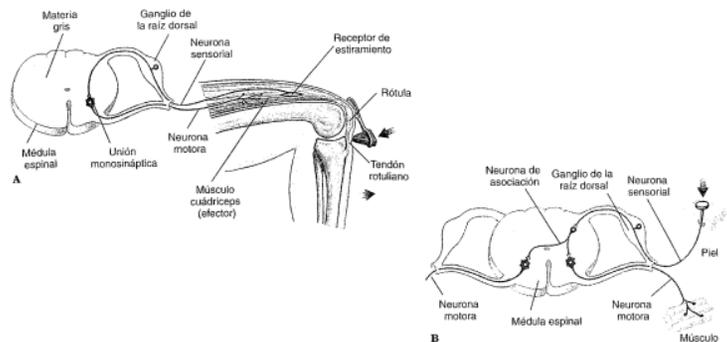


Figura 33-11

El arco reflejo. **A**, El reflejo de la "sacudida de rodilla", un arco reflejo simple. Una presión repentina sobre el ligamento rotuliano hace que los músculos del muslo se estiren y que la pierna suba. Los potenciales de acción que se generan en los receptores de estiramiento son conducidos por las neuronas aferentes (sensoriales) hasta la médula espinal y son transmitidos directamente hasta el cuerpo de una neurona eferente (motora). Los potenciales de acción llegan por los axones eferentes hasta los músculos del muslo (efectores) que, al estimularse, se contraen. **B**, Arco reflejo con varias sinapsis. En los arcos reflejos más comunes hay neuronas de asociación entre las neuronas sensoriales y los motores. Un pinchazo por los receptores del dolor de la piel y el estímulo es conducido por las fibras aferentes hasta la médula espinal, donde se producen sinapsis con las neuronas de asociación. En la figura se representa una neurona de asociación conectando con neuronas motoras de ambos lados de la médula espinal, de forma que se estimulan las fibras musculares de más de una zona del cuerpo (por ejemplo, las dos piernas), lo que permite una respuesta coordinada de los músculos frente al pinchazo.

En casi cualquier acto reflejo intervienen un cierto número de arcos reflejos. Por ejemplo, una única neurona sensorial aferente puede estar conectada sinápticamente con varias neuronas motoras eferentes, o bien una sola neurona eferente puede recibir los impulsos de muchas neuronas aferentes. Las neuronas aferentes también pueden estar conectadas con neuronas sensoriales ascendentes, situadas en la materia blanca de la médula espinal, proporcionando al encéfalo información sobre los reflejos periféricos a través de éstas. Las actividades reflejas pueden entonces verse modificadas por estímulos que llegan por las neuronas motoras ascendentes, que alteran las señales de las neuronas motoras eferentes antes de que salgan desde la médula espinal hacia la periferia.

### El encéfalo

A diferencia de la médula espinal, cuya estructura se ha modificado poco durante la evolución de los vertebrados, el encéfalo ha cambiado drásticamente. Desde la disposición lineal primitiva del encéfalo de los peces y de los primeros tetrápodos, éste se ha expandido y plegado profundamente, hasta llegar al complejo encéfalo de los mamíferos (Figura 33-12). El mayor grado de complejidad es el alcanzado en la especie humana, cuyo encéfalo está constituido por unos 35 000 millones de neuronas, cada una de las cuales puede recibir impulsos desde varias decenas de miles de sinapsis al mismo tiempo. La proporción entre el peso del encéfalo y el de la médula espinal ofrece un buen criterio para evaluar la inteligencia de un animal. En los peces y los anfibios, esta proporción es aproximadamente de 1:1, mientras que en el hombre es de 55:1; en otras palabras, el encé-

falo pesa 55 veces más que la médula espinal. Aunque el encéfalo humano no es el más grande (el de los cachalotes es siete veces más pesado), ni el que tiene más circunvoluciones (el de las mariposas está aún más plegado) es, con mucho, el más desarrollado. Esta "gran maraña de nudos," como el fisiólogo británico Sir Charles Sherrington denominó al encéfalo humano, puede ser tan compleja que jamás llegará a comprender su propio funcionamiento!

El encéfalo de los vertebrados más primitivos tiene tres partes principales: un encéfalo anterior o **prosencefalo**, un encéfalo medio o **mesencefalo**, y un encéfalo posterior o **rombencefalo** (Figura 33-13). Cada una de estas partes está relacionada con uno o más órganos de los sentidos: el encéfalo anterior con el olfato, el medio con la vista, y el posterior con el oído y el equilibrio. Estas relaciones primitivas, pero fundamentales, del encéfalo en algunos casos han sido ampliadas y en otros reducidas, o ensombrecidas, durante el proceso de evolución continua de acuerdo con las prioridades sensoriales dependientes del ambiente y del tipo de vida de cada animal.

**Encéfalo posterior o rombencefalo** La **médula oblonga (bulbo raquídeo)**, la parte más posterior del encéfalo, en realidad es un cono de continuación de la médula espinal (Figura 33-14A y B). El bulbo raquídeo, junto con el encéfalo medio, forma el denominado "tallo cerebral," una zona en la que se controlan numerosas actividades vitales, la mayoría subconscientes, como el latido cardíaco, la respiración, el tono vasomotor, las secreciones gástricas o la deglución. En el tallo cerebral también se encuentran los centros que parecen integrar las informaciones relacionadas con la saciedad

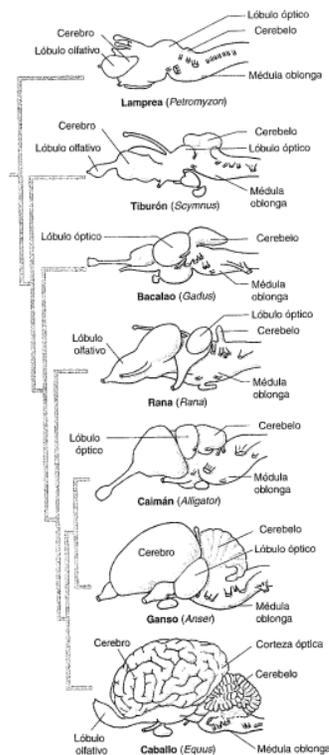


Figura 33-12

Evolución del encéfalo de los vertebrados. Obsérvese el aumento progresivo del tamaño del cerebro. El cerebelo, que está relacionado con el equilibrio y la coordinación motora, está más desarrollado en los animales en los que el equilibrio y los movimientos tienen que ser más precisos (peces, aves y mamíferos).

y con los estímulos de alimentación. El **punte** también forma parte del encéfalo posterior y consiste en un grueso paquete de fibras que transportan los impulsos desde un lado del cerebro hasta el otro, y

también conecta el bulbo raquídeo y el cerebelo con otras regiones del encéfalo (Figura 33-14A y B).

El **cerebelo**, situado en posición dorsal con respecto al bulbo raquídeo, controla el equilibrio, la postura y el movimiento (Figura 33-14A y B). Su desarrollo está directamente relacionado con el modo de locomoción del animal, la agilidad para el movimiento de las extremidades y el equilibrio. Por regla general, está poco desarrollado en los anfibios y en los reptiles, animales relativamente torpes que permanecen muy cerca del suelo, y bien desarrollado en los peces óseos más ágiles. Alcanza su máximo desarrollo en las aves y en los mamíferos, en los que está muy extendido y plegado. Los movimientos no se originan en el cerebelo, pero éste actúa como un centro de control de errores, o servomecanismo, que controla los movimientos iniciados en otro punto, como por ejemplo en la corteza cerebral motora (Figura 33-14A). Los primates, y en especial la especie humana, que poseen una capacidad de manipulación muy superior a la de los demás animales, tienen el cerebelo de mayor complejidad. El movimiento de las manos y los dedos puede implicar la coordinación de la contracción y relajación simultáneas de cientos de músculos por parte del cerebelo.

**Encéfalo medio o mesencefalo** El encéfalo medio (Figura 33-13) está constituido fundamentalmente por el **tectum** (incluidos los **lóbulos ópticos**), donde están situados los núcleos que actúan como centros para los reflejos visual y auditivo. En neurofisiología se emplea el término **núcleo** para referirse a un pequeño grupo de cuerpos neuronales situados en el sistema nervioso central. En los vertebrados, el encéfalo medio ha sufrido pocos cambios estructurales durante la evolución, pero su función sí ha cambiado. En los peces y los anfibios, actúa en el control de los comportamientos más complejos, integrando las informaciones visuales, táctiles y auditivas. En los amniotas, estas misiones integradoras fueron asumidas paulatinamente por el encéfalo anterior. En los mamíferos el encéfalo medio ha quedado, fundamentalmente como un centro de retransmisión de la información hacia otros centros cerebrales superiores.

**Encéfalo anterior o prosencefalo** Inmediatamente por delante del encéfalo medio se encuentran el **tálamo** y el **hipotálamo**, las partes más posteriores del encéfalo anterior (Figura 33-14B). El tálamo, que tiene una forma oval, es el principal centro de análisis y transmisión de la información sensorial hacia los centros cerebrales superiores. En el hipotálamo hay varios centros de "economía doméstica" encargados de la regulación de la temperatura corporal, el equilibrio hídrico, el hambre y la sed, funciones todas ellas relacionadas con el mantenimiento de un medio interno constante (homeostasis). Las células neurosecretoras del hipotálamo producen varias neurohormonas (descritas en el Capítulo 34). En el hipotálamo también se encuentran los centros que intervienen en la regulación de las funciones reproductoras y el comportamiento sexual, y también participa en las conductas emocionales.

La región anterior del prosencefalo, el **cerebro** (Figura 33-14A y B), puede dividirse en dos áreas anatómicas diferentes, el **paleocórtex** y el **neocórtex**. Originalmente relacionado con el olfato, llega a estar bien desarrollado en los peces más evolucionados y en los vertebrados terrestres más primitivos, que dependen fundamentalmente de este sentido. En los mamíferos, y especialmente en los primates, el paleocórtex es un área profunda denominada **rinencéfalo** ("encéfalo olfativo"), ya que muchas de sus funciones dependen del olfato. Más conocido como **sistema límbico**, el rinencéfalo está relacionado con diversos comportamientos, característicos de cada especie, encaminados a satisfacer necesidades como la toma del alimento o el sexo. Una

Vesícula embrionaria		Partes principales en el adulto	Función
Embrión temprano	Embrión tardío		
Encéfalo anterior (Prosencéfalo)	Teilencéfalo	Cerebro	La zona motora controla los movimientos de los músculos voluntarios; la corteza sensorial es el centro de percepción consciente para el tacto, la presión, las vibraciones, el dolor, la temperatura y el gusto; las áreas de asociación integran y procesan los datos sensoriales
		Diencefalo	Tálamo Forma parte del sistema límbico; integra la información sensorial que llega al tálamo y la retransmite hacia los lóbulos frontales del cerebro Hipotálamo Controla las funciones autónomas, las apetencias (sed, hambre, deseo sexual) y el comportamiento reproductor; participa en las respuestas emocionales; secreta ADH, oxitocina y hormonas liberadoras para la regulación de la hipófisis anterior
	Encéfalo medio (Mesencéfalo)	Mesencéfalo	Lóbulos ópticos (oculium) Integra la información visual con otras informaciones sensoriales; transmite la información auditiva Núcleos del mesencéfalo Control involuntario del tono muscular; procesa las sensaciones recibidas y la salida de las órdenes motoras
Encéfalo posterior (Romboencéfalo)	Metencéfalo	Cerebelo Coordinación involuntaria y control de las señales motoras para el mantenimiento del equilibrio, el tono muscular y la postura Puente Une el cerebelo con otros centros encefálicos, con el bulbo raquídeo y con la médula espinal; modifica la salida de los impulsos desde los centros respiratorios del bulbo raquídeo	
		Mielencéfalo	Médula oblonga (bulbo raquídeo) Regula el ritmo cardíaco y la fuerza de las contracciones cardíacas; controla el tono vasomotor; controla el ritmo respiratorio; retransmite información hacia el cerebelo; integra los estímulos alimentarios y de sociabilidad

Figura 33-13  
Partes del encéfalo de los vertebrados.

región del sistema límbico, el **hipocampo**, ha sido muy estudiada como la zona del aprendizaje espacial y la memoria. Recientemente, el hipocampo ha ganado notoriedad, ya que se ha visto que sus neuronas son capaces de dividirse en el adulto, algo que previamente se desconocía que pudiesen hacer las neuronas de los mamíferos.

El **neocórtex**, aunque es un recién llegado en la evolución de los vertebrados, ensombrece completamente al paleocórtex y ha alcanzado un desarrollo tal, que envuelve casi totalmente al prosencéfalo y totalmente al mesencéfalo (Figura 33-14). Casi todas las actividades de integración, de las que primitivamente se encargaba el mesencéfalo, han sido asumidas posteriormente por el neocórtex o **corteza cerebral**, como normalmente se denomina.

Se han podido localizar las diferentes funciones del cerebro mediante la estimulación directa de cerebros al descubierto, en personas o en animales de experimentación, por examen postmortem en personas que tenían diferentes lesiones, o por extirpación quirúrgica de partes concretas en animales de experimentación. La corteza tiene unas áreas motoras y sensoriales separadas (Figuras 33-14 y 33-15). Las áreas motoras controlan los movimientos de los músculos voluntarios, mientras que la corteza sensorial es el centro de la percepción consciente del tacto, la presión, el dolor, la temperatura y el gusto. La vista, el olfato, el oído y la capacidad del habla dependen de regiones exclusivamente sensoriales o exclusivamente motoras situadas en áreas concretas de los lóbulos cerebrales. Además, hay unas grandes zonas "silenciosas", denominadas **zonas de asociación**, que están relacionadas con la memoria, el juicio, el raciocinio y otras funciones de integración. Tales regiones no están conectadas directamente con los órganos sensoriales ni con los músculos.

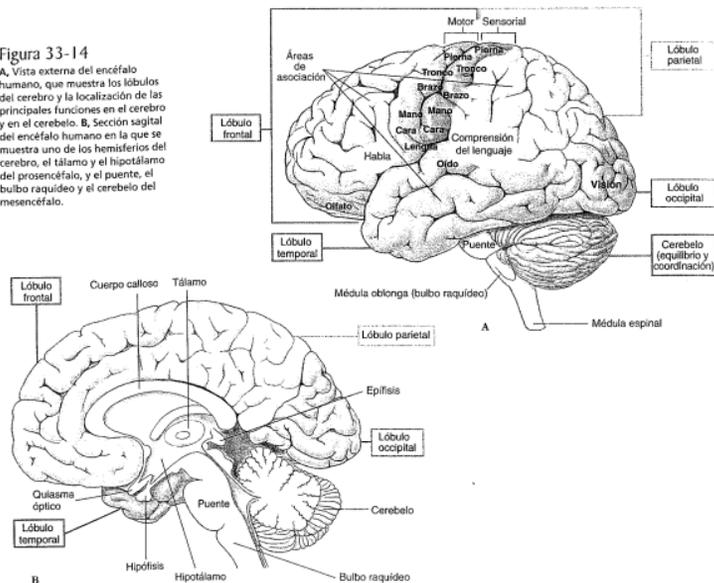
De este modo, en los mamíferos, y en especial en la especie humana, hay zonas independientes para las funciones conscientes y

para las inconscientes. La mente inconsciente, todo el encéfalo menos la corteza cerebral, controla una gran cantidad de funciones vitales que están fuera del control de la parte consciente, como la respiración, la presión sanguínea, el ritmo cardíaco, el hambre, la sed, los equilibrios térmico y salino, los impulsos sexuales y otras emociones básicas (a veces irracionales). El cerebro también es una glándula endocrina compleja que regula a su subordinado en el cuerpo, el sistema endocrino (Capítulo 36), que a su vez actúa sobre la mente inconsciente mediante un sistema de retroalimentación. La mente consciente, la corteza cerebral, es donde se producen las actividades mentales más complejas (por ejemplo, pensar y razonar), donde se localiza la memoria y donde se integra la información sensorial. La memoria, más que ser una característica de una zona concreta de la corteza, como antiguamente se creía, parece que está relacionada con todas las partes del encéfalo.

Los hemisferios derecho e izquierdo de la corteza cerebral están unidos por el cuerpo calloso (Figura 33-14B), una conexión nerviosa a través de la cual ambos hemisferios pueden transferir información y coordinar las actividades mentales. En la especie humana, los dos hemisferios están especializados en funciones completamente diferentes: el hemisferio izquierdo, en el desarrollo del lenguaje, las capacidades matemáticas y de aprendizaje, y en los procesos de reflexión secuencial; y el hemisferio derecho, en las actividades espaciales, musicales, artísticas, intuitivas y de percepción. Cada hemisferio también controla la parte contraria del cuerpo. Desde antiguo se sabe que algunas lesiones importantes producidas en el hemisferio derecho pueden ocasionar diversos grados de parálisis en el lado izquierdo del cuerpo, pero afectan poco a la inteligencia y al habla. Por el contrario, las lesiones en el hemisferio izquierdo por regla general producen la pérdida del habla y pueden tener efectos desastrosos sobre la inteligencia. Ya que estas diferencias en la sintonía y función del encéfalo ya están pre-

Figura 33-14

A, Vista externa del encéfalo humano, que muestra los lóbulos del cerebro y la localización de las principales funciones en el cerebro y en el cerebelo. B, Sección sagital del encéfalo humano en la que se muestra uno de los hemisferios del cerebro, el tálamo y el hipotálamo del prosencéfalo, y el puente, el bulbo raquídeo y el cerebelo del mesencéfalo.



sentidos en el momento del nacimiento, parecen ser innatas y no el resultado del desarrollo o una consecuencia ambiental, como antes se creía.

Durante mucho tiempo se ha considerado a la especialización de los hemisferios como una característica exclusivamente humana, pero recientemente también se ha descubierto en diversas aves canoras, en las que uno de los lados del encéfalo está especializado en producir los trinos.

Aunque el gran tamaño relativo de su encéfalo hace al hombre el más inteligente de los animales, está claro que se puede actuar sin una gran parte de él, y a pesar de todo, mantener la capacidad de raciocinio. El examen mediante escáner de encéfalos de personas con hidrocefalia (distensión de la cabeza por alteraciones de presión, que hacen que los lóbulos encefálicos (cavidades del cerebro llenas de líquido) aumenten su tamaño normal varias veces) demuestra que, aunque muchas de estas personas están funcionalmente incapacitadas, otras son casi normales. El cráneo de una persona con hidrocefalia está casi lleno de líquido cefalo-raquídeo y la corteza cerebral sólo se mantiene como una fina capa de tejido, de 1 mm de espesor, y aplastada contra

el cráneo. Un joven con sólo el 5% de su encéfalo consiguió honores de primera clase en matemáticas, en una universidad británica, y fue socialmente normal. Ésta y otras observaciones semejantes muy llamativas sugieren que hay una enorme redundancia y un gran despilfarró de capacidad funcional en la corteza cerebral. También se puede suponer que las estructuras profundas del encéfalo que se pierden como consecuencia de la hidrocefalia pueden perder su papel funcional, que en ese caso será realizado únicamente por la corteza.

### El sistema nervioso periférico

El sistema nervioso periférico está formado por todo el tejido nervioso situado fuera del sistema nervioso central. Está dividido en dos partes funcionales diferentes: la **división sensorial o aferente**, que lleva la información sensorial hasta el sistema nervioso central, y la **división motora o eferente**, que transmite las órdenes motoras hasta los músculos y las glándulas. A su vez, la división eferente tiene dos componentes, (1) el **sistema nervioso somático**, que inerva los músculos esqueléticos, y (2) el **sistema nervioso autó-**

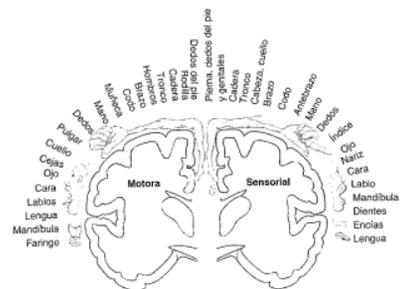


Figura 33-15

Disposición de las cortezas sensorial y motora en una sección transversal (véase la Figura 33-14 para una vista superficial). A la derecha se muestra la localización de los centros terminales sensoriales de distintas partes del cuerpo. A la izquierda se representan el origen de los tractos motores que descienden hasta las diferentes partes del cuerpo. La corteza motora se encuentra por delante de la corteza sensorial, ya que no pueden superponerse. Este mapa está desarrollado a partir de los trabajos realizados en la década de 1930 por el neurocirujano canadiense Wilder Penfield. Las investigaciones recientes han puesto de manifiesto que la corteza motora no es tan ordenada como se sugiere en este mapa; en lugar de ello, hay una correspondencia mucho más difusa entre las distintas áreas corticales y las distintas zonas del cuerpo.

**no**, que inerva la musculatura lisa, el músculo cardíaco y las glándulas.

**Sistema nervioso autónomo** El sistema nervioso autónomo es el encargado de gobernar involuntariamente las funciones internas del cuerpo que generalmente no afectan a la consciencia, como por ejemplo los movimientos del tubo digestivo y el corazón, la contracción de los músculos lisos de los vasos sanguíneos, la vejiga urinaria, el iris del ojo y otros, así como la secreción de diversas glándulas.

Los nervios autónomos, como los del sistema nervioso somático, salen del encéfalo o de la médula espinal, pero a diferencia de estos últimos, los nervios del sistema nervioso autónomo no están formados por uno, sino por dos nervios motores. Las correspondientes sinapsis se producen fuera de la médula, pero antes de la llegada al órgano efector. Estas sinapsis que se producen fuera de la médula espinal tienen lugar en los ganglios. Los axones que van desde la médula hasta los ganglios son las denominadas neuronas autónomas preganglionares; los que van desde los ganglios hasta los órganos efectores son las llamadas neuronas postganglionares.

El sistema autónomo está subdividido en un sistema **parasimpático** y un sistema **simpático**. La mayoría de los órganos están inervados tanto por neuronas simpáticas como parasimpáticas, de acciones antagonistas (Figura 33-17). Si unas estimulan una actividad, las otras la inhiben. Sin embargo, ningún tipo de nervio es excitador o inhibitor exclusivamente. Por ejemplo, las neuronas parasimpáticas inhiben el latido cardíaco, pero aceleran los movimientos peristálticos intestinales; las simpáticas aumentan el ritmo cardíaco, pero inhiben los movimientos peristálticos del intestino.

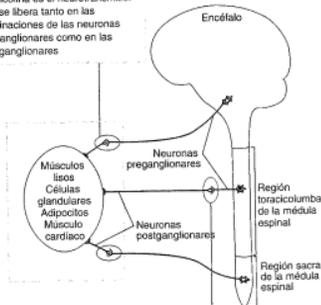
Las neuronas parasimpáticas salen del sistema nervioso central tanto del tallo cerebral, a través de ciertos nervios craneales, como de la región sacra (pélvica) de la médula espinal, a través de los nervios espinales (Figuras 33-16 y 33-17). En el sistema simpático, los cuerpos celulares de todas las neuronas preganglionares están localizados en las regiones torácica y lumbar superior de la médula espinal. Estas neuronas salen de las raíces ventrales de los nervios espinales, se separan de ellos y van hasta los ganglios simpáticos (Figuras 33-10 y 33-17), que se disponen por pares y forman una cadena a cada lado de la columna vertebral.

En el sistema simpático los ganglios suelen encontrarse lejos del órgano efector (por ejemplo, en la cadena de ganglios simpáticos), mientras que en el sistema nervioso parasimpático los ganglios suelen encontrarse embudidos en las capas tisulares cercanas al órgano efector (Figura 33-16).

Todas las neuronas *preganglionares*, tanto simpáticas como parasimpáticas, liberan acetilcolina en las sinapsis con las células *postganglionares*. Sin embargo, las neuronas parasimpáticas liberan acetilcolina en sus terminaciones, mientras que las neuronas simpáticas *postganglionares* liberan, con muy pocas excepciones, *norepinefrina* (también llamada *noradrenalina*). Esta diferencia es otra característica importante que permite distinguir las dos partes del sistema nervioso autónomo.

En general, se puede decir que el sistema nervioso parasimpático está relacionado con actividades tranquilas, como descansar, comer, hacer la digestión y orinar. El sistema simpático entra en actividad cuando se realiza una actividad física y cuando se tiene una cierta tensión nerviosa. En estas condiciones aumenta

**Ganglio parasimpático**  
(Cercano al órgano efector) La acetilcolina es el neurotransmisor que se libera tanto en las terminaciones de las neuronas preganglionares como en las postganglionares.



#### GANGLIO SIMPÁTICO

(Cercano a la médula espinal) Se libera acetilcolina desde la terminación de la neurona preganglionar; se liberará *norepinefrina* desde la terminación de la neurona postganglionar.

Figura 33-16

Organización general del sistema nervioso autónomo.

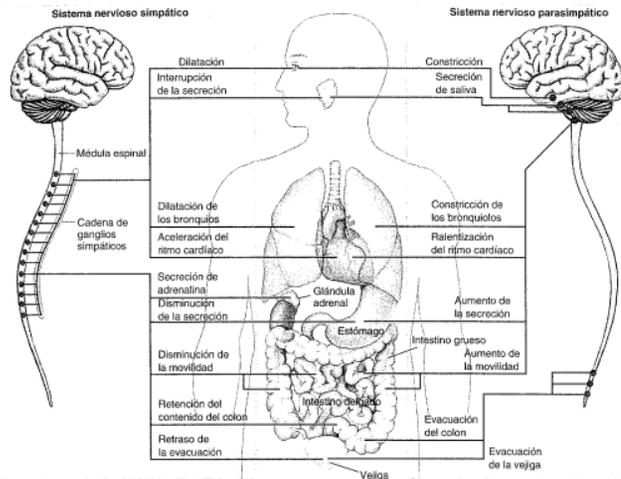


Figura 33-17

Sistema nervioso autónomo del hombre. A la izquierda se representan las salidas de los nervios autónomos desde el sistema nervioso central. Los nervios simpáticos (en rojo) salen desde las áreas torácica y lumbar de la médula espinal, por medio de una cadena de ganglios simpáticos. Los nervios parasimpáticos (en azul) salen desde las regiones craneal y sacra del sistema nervioso central; los ganglios parasimpáticos (no representados) están localizados en los órganos inervados, o junto a ellos. La mayor parte de los órganos están inervados por fibras tanto simpáticas como parasimpáticas.

el ritmo cardíaco, se dilatan los vasos sanguíneos de los músculos esqueléticos, se comprimen los de las vísceras, disminuye la actividad del tubo digestivo y aumenta el ritmo metabólico. La importancia de estas respuestas en las situaciones de emergencia (algunas veces denominadas respuestas de "sobresalto, combate o huida") se describe en el Capítulo 34 (p. 767). No obstante, hay que decir que el sistema simpático también actúa en condiciones de reposo, en el mantenimiento de la presión sanguínea y de la temperatura corporal a unos niveles normales.

## ÓRGANOS DE LOS SENTIDOS

Los animales necesitan un flujo constante de información desde el medio para regular sus propias vidas. Los órganos de los sentidos son receptores especializados, con un diseño apropiado para detectar las condiciones y los cambios ambientales. Los órganos de los sentidos de un animal son su primer nivel de percepción del entorno; son los canales de entrada de datos para el sistema nervioso central.

Un estímulo es una energía de cualquier tipo, eléctrica, mecánica, química o radiante. Los receptores que hay en un órgano sensorial transforman la energía del estímulo en un potencial de acción, el lenguaje común del sistema nervioso. Por tanto, en sentido estricto, los órganos de los sentidos son auténticos transductores biológicos.

Un micrófono, por ejemplo, es un transductor que convierte la energía mecánica (sonido) en energía eléctrica. Como el micrófono, que sólo es sensible al sonido, generalmente los órganos de los sentidos son sensibles a un único tipo de estímulo. Así, los ojos sólo responden a la luz, los oídos al sonido, los receptores de presión a la presión, y los quimiorreceptores a las moléculas químicas, y todas estas formas de energía se transforman en potenciales de acción que pueden ser transmitidos hasta el sistema nervioso central, para que se produzca una respuesta por medio de los arcos reflejos, característicos de todos los tipos de sistemas nerviosos.

Puesto que todos los potenciales de acción son cualitativamente iguales, ¿cómo puede un animal percibir y diferenciar las sensaciones de los diferentes estímulos? La respuesta es que la percepción real de tales sensaciones se produce en regiones concretas del encéfalo, donde cada órgano sensorial tiene su propio "circuito nervioso". Este concepto de "líneas privadas" de comunicación hacia regiones cerebrales concretas fue descrito en la década de 1830 por Johannes Müller, quien lo denominó **ley de las energías nerviosas específicas**. Los potenciales de acción que llegan a un área sensorial concreta del encéfalo sólo pueden interpretarse de una forma. Por ejemplo, al presionarnos un ojo podemos "ver las estrellas" u otros patrones visuales; la deformación mecánica del ojo produce potenciales de acción en las

fibras del nervio óptico que se perciben como sensaciones luminosas. Aunque tal operación probablemente nunca se realizará, el cambio quirúrgico de los nervios ópticos y auditivos podría causar que el sujeto, literalmente viera los truenos y oyera los relámpagos!

## Clasificación de los receptores

Tradicionalmente, los receptores se han clasificado en función de su localización. Los próximos a la superficie externa del cuerpo, denominados **exteroceptores**, mantienen al animal informado de las condiciones de su ambiente externo. Las partes internas del cuerpo están dotadas de sus propios **interoceptores**, que recogen los estímulos desde los órganos internos. Los músculos, los tendones y las articulaciones tienen unos **proprioceptores**, que son sensibles a los cambios de tensión de los músculos y los tendones o cuerpo información sobre su posición. A veces, los receptores se clasifican en función del tipo de energía a la que son sensibles, así se distinguen **químico**, **mecano**, **foto** o **termo**receptores.

## Quimiorrecepción

La quimiorrecepción es el sentido más antiguo y extendido en el Reino Animal. Probablemente guía la conducta de los animales más que ningún otro sentido. Los organismos unicelulares utilizan **receptores químicos de contacto** para localizar el alimento, agua suficientemente oxigenada, y para evitar las sustancias potencialmente peligrosas. Estos receptores obtienen información sobre la proximidad o lejanía del foco químico de emisión, esto se denomina **quimiotaxis**. La mayor parte de los metazoos tiene **receptores químicos a distancia** especializados, que en muchos casos han desarrollado un grado de sensibilidad asombroso. Naturalmente la quimiorrecepción a distancia se conoce como sentido del olfato u olfativo, y en muchos animales rige el comportamiento alimentario, la localización y selección de la pareja, la delimitación territorial y de senderos, así como las reacciones de alarma.

En todos los vertebrados, así como en los insectos, los sentidos del **gusto** y del **olfato** se pueden diferenciar fácilmente. Aunque hay bastantes semejanzas entre los receptores del gusto y del olfato, en general el gusto responde a menos estímulos y es menos sensible que el olfato. Los centros del sistema nervioso central para el gusto y el olfato también se encuentran en diferentes zonas del cerebro.

En los insectos, los quimiorreceptores están situados en pelos sensoriales llamados **senillas**. Las senillas gustativas están presentes en las piezas bucales, las patas, los bordes de las alas y en el ovopositor de las hembras. Tienen un único punto en su ápice y reconocen cuatro tipos de "sabores": dulce (de atracción), amargo (repelente), salado y agua. Las senillas olfativas están situadas en la cabeza, sobre dos pares de órganos olfativos: las aristas y los palpos maxilares (p. 450). Los pelos que hay en la cutícula de estas senillas permiten que los olores y las moléculas de feromonas entren en contacto con las neuronas receptoras olfativas.



Figura 33-18  
Glándulas productoras de feromonas en una hormiga (en naranja).

Los insectos sociales y muchos otros animales, incluidos algunos mamíferos, producen unos compuestos específicos, llamados **feromonas**, que son la base de un lenguaje químico muy elaborado. Las feromonas son unos compuestos orgánicos muy variados que los animales liberan para afectar a la fisiología o al comportamiento de otros individuos de la misma especie. Las informaciones sobre el territorio, la jerarquía social, la actividad sexual y el estado reproductor se transmiten por medio de este sistema. Las hormigas, por ejemplo, tienen una serie de glándulas (Figura 33-18) que producen una gran cantidad de señales químicas. Entre ellas hay feromonas liberadoras, como las de alarma o las que utilizan para marcar senderos, y feromonas iniciadoras, que actúan sobre los sistemas endocrino y reproductor de los individuos pertenecientes a las distintas castas de las colonias.

En los vertebrados, los receptores del gusto se encuentran en la cavidad bucal, sobre todo en la lengua (Figura 33-19), donde se "juzgan" los alimentos antes de ser tragados. Una **yema gustativa** consiste en un grupo de células receptoras rodeadas por células de soporte y con un pequeño poro apical por el que asoman los ápices de las células sensoriales. Las sustancias químicas que han de degustarse interactúan con unos puntos receptores específicos situados en las microvellosidades de las células receptoras. Las sensaciones básicas del gusto, es decir los sabores básicos, son: dulce, salado, ácido, amargo y, posiblemente, umami (término que procede del japonés y que puede traducirse, lógicamente, como "jugoso" o "sabrosos"). Aunque el mecanismo es diferente de los sabores básicos, las células receptoras se despolarizan cuando entran en contacto con una sustancia química concreta y se generan potenciales de acción. Contrariamente a lo que antes se pensaba, los receptores del gusto son sensibles a diferentes sabores, aunque responden con mayor intensidad ante uno de ellos en particular. Estos impulsos se transmiten mediante sinapsis químicas (p. 731) y se desplazan a lo largo de las neuronas sensoriales hacia regiones encefálicas concretas. La discriminación de los sabores depende de la evaluación por parte del cerebro de la actividad relativa de los cinco tipos de receptores gustativos. Esta evaluación es comparable a la visión en color de los vertebrados, que son capaces de percibir todos los colores del arco iris a partir de la excitación de sólo tres tipos de fotorreceptores para el color (p. 750). Ya que las células receptoras se ven sometidas a un cierto desgaste y pueden desprenderse por la acción de algunos alimentos abrasivos, las yemas gustativas tienen una vida corta (de 5 a 10 días en los mamíferos) y se están renovando constantemente.

Para muchos animales el olfato es uno de los sentidos principales, ya que le emplean para la identificación de los alimentos, los compañeros sexuales y los posibles depredadores, y en los mamíferos es uno de los sentidos más desarrollados. Aunque la humana no es una especie con buen olfato, posiblemente puede distinguir 20 000 olores diferentes. El olfato humano puede detectar 1/25 de una millonésima de 1 mg de mercaptano, la sustancia olorosa de la mostaza. Ahora bien, nuestro olfato es muy pobre si lo comparamos con el de otros mamíferos que dependen del olfato para su supervivencia. Un perro explora un nuevo entorno con el hocico, del mismo modo que nosotros lo hacemos con los ojos. El olfato de los perros es famoso, y con toda justicia; para algunos olores el olfato del perro es por lo menos un millón de veces más sensible que el nuestro. A favor de esta habilidad del perro está el que tiene el hocico situado próximo al suelo, en el que los olores de las criaturas que han pasado por él son bastante duraderos.

Las terminaciones olfativas están localizadas en un epitelio especial situado en el fondo de la cavidad nasal y recubierto por una capa de moco (Figura 33-20). En este epitelio hay millones de neuronas olfativas, cada una de las cuales tiene varios cilios en el extremo libre. Las moléculas olorosas entran por la nariz y se unen a unas protei-

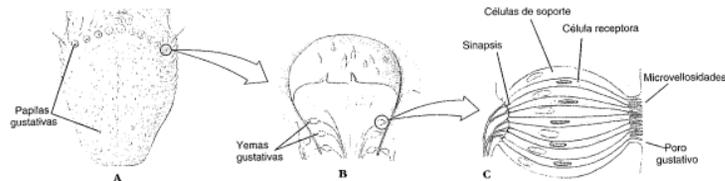


Figura 33-19  
Receptores del gusto. A, Superficie de la lengua del hombre con la localización de las papilas gustativas. B, Posición de las yemas gustativas en una papila gustativa. C, Estructura de una yema gustativa.

nas receptoras que hay en estos cilios; esta unión hace que se generen potenciales de acción, que se desplazan por los axones hasta los lóbulos olfativos del cerebro. Desde aquí, la información olfativa es enviada a la corteza olfativa, donde el olor es analizado. Entonces, la información viaja a los centros cerebrales superiores, donde afecta a las emociones, los pensamientos y los comportamientos.

Utilizando técnicas de genética molecular (p. 977), los investigadores han descubierto en los mamíferos (incluido el hombre) una serie bastante numerosa de genes que parecen relacionados con la recepción de los olores. Se han identificados alrededor de 70 genes de la misma familia en la moca de la fruta, *Drosophila*, y casi los mismos en el nematodo *C. elegans*. Esto sugiere que la familia de genes para el olfato en antigua y se la conservado a lo largo de la evolución. Cada uno de los 1000 o más genes que se han descubierto en los mamíferos codifica un tipo concreto de receptor olfativo. Puesto que los mamíferos pueden detectar al menos 20 000 olores diferentes, cada receptor puede responder a varias moléculas olorosas, y cada molécula olorosa puede unirse a varios tipos de receptores, cada uno de los cuales responde a un parte diferente de la estructura de la molécula. Mediante técnicas de cartografía del cerebro se ha puesto de manifiesto que cada neurona olfativa está en comunicación con un punto concreto de los lóbulos olfativos, lo que ha hecho posible la construcción de un mapa en dos dimensiones, mediante el cual se pueden identificar los receptores que han sido estimulados en la nariz. Además, las neuronas olfativas relacionadas con el mismo gen para un receptor olfativo convergen en una región concreta de los lóbulos olfativos, lo que puede ayudar a explicar la extraordinaria sensibilidad del olfato. Proyectada sobre el cerebro, esta información se reconoce como un olor concreto.

Ya que el sabor de los alimentos depende en gran medida de los olores que llegan hasta el epitelio olfativo a través de la garganta, el gusto y el olfato se confunden fácilmente. Todos los "sabores" diferentes, aparte de los cinco básicos (dulce, ácido, amargo, salado y, posiblemente, umami), en realidad son el resultado de las moléculas de olor que llegan hasta el olfato por dicha vía. Los alimentos pierden su "encanto" cuando estamos resfriados, ya que la nariz está bloqueada para los olores que suben desde la cavidad bucal.

Muchos vertebrados terrestres tienen otro órgano olfativo, el **órgano vomeronasal (OVN)** u **órgano de Jacobson**, sensible a las feromonas. El OVN también está tapizado por epitelio olfativo y se encuentra situado en unos conductos ciegos pareados que abren en la cavidad nasal o en la bucal. Las células receptoras del OVN son sensibles a las señales químicas transportadas por las feromonas, que son químicamente diferentes a las moléculas olorosas que estimulan las células receptoras olfativas nasales. Actualmente hay informaciones

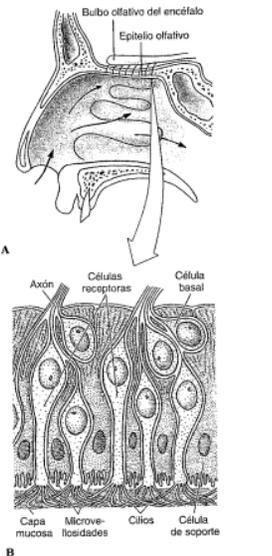


Figura 33-20  
Epitelio olfativo humano. A, El epitelio olfativo es una masa de tejido situada en el techo de la cavidad nasal. B, Este epitelio está formado por células de soporte, células basales y células receptoras del olfato dotadas de cilios cuyos extremos sobresalen del epitelio.

ambiguas sobre la presencia de un sistema de OVN en los humanos, y se está investigando sobre la posibilidad de comunicación a base de feromonas en la especie humana. El ejemplo más conocido es el que relaciona la sincronización del ciclo menstrual, que se produce de manera prácticamente simultánea en las mujeres que viven en asociación cercana, por ejemplo en las que comparten el dormitorio.

## Mecanorrecepción

Los mecanorreceptores son sensibles a fuerzas cuantitativas como el tacto, la presión, el estiramiento, el sonido, las vibraciones y la gravedad, en resumen, responden al movimiento. Para poder interactuar con su entorno, alimentarse, mantener su postura habitual y para andar, nadar o volar, los animales precisan de la llegada intermitente de información desde sus mecanorreceptores.

## Tacto

Los invertebrados, especialmente los insectos, poseen receptores táctiles de muchos tipos diferentes. Estos receptores están muy bien dotados de sedas o pelot táctiles, sensibles no sólo al tacto, sino también a las vibraciones. Los receptores táctiles superficiales de los vertebrados están distribuidos por todo el cuerpo, aunque tienden a concentrarse en áreas especialmente importantes para la exploración e interpretación de las características del entorno. En la mayoría de los vertebrados, dichas áreas están situadas en el rostro y en el extremo de los miembros. De los más de medio millón de puntos sensoriales táctiles externos del cuerpo humano, la mayoría están situados en la lengua y en las puntas de los dedos, como se podría esperar dada la gran superficie de la corteza cerebral que recibe información desde dichas regiones (Figura 33-15). Los receptores táctiles más simples son terminaciones nerviosas libres situadas en la piel, pero hay otros muchos tipos de receptores con diferentes formas y tamaños. Cada folículo piloso está dotado de receptores sensibles al tacto. Los **corpúsculos de Pacini**, unos mecanorreceptores relativamente grandes de la piel de los mamíferos, son sensibles al tacto y a la presión, y son un buen ejemplo para explicar las propiedades

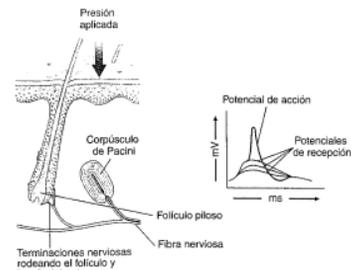


Figura 33-21

Respuesta de un corpúsculo de Pacini al aplicarle presión. Las presiones cada vez más fuertes producen potenciales receptores cada vez mayores. Cuando el estímulo alcanza un valor umbral se produce un potencial de acción (de todo o nada) en la fibra nerviosa aferente.

generales de los mecanorreceptores. Se encuentran en capas profundas de la piel, en el tejido conjuntivo que rodea a los músculos y los tendones, y en los mesenterios abdominales. Cada corpúsculo consta de una terminación nerviosa rodeada de una cápsula formada por numerosas capas concéntricas de tejido conjuntivo, que rodean a una cavidad (Figura 33-21). Una presión en cualquier punto de la cápsula hace que su terminación nerviosa se deforme, lo que produce un cierto **potencial de recepción**, que es un flujo local de corriente eléctrica similar a un potencial postsináptico de excitación (p. 732). De forma progresiva, un estímulo cada vez más fuerte conduce a un potencial de recepción también más fuerte, hasta que se alcanza una **corriente umbral** que hace que se genere un potencial de acción en la fibra nerviosa sensorial. Cuando cesa la presión se inicia un segundo potencial de acción, que no se produce mientras se mantiene esa presión. Esta respuesta se denomina adaptación (no se debe confundir con el significado evolutivo de este término [Capítulo 6]) y es una característica que también poseen otros muchos tipos de receptores táctiles, que están sorprendentemente adaptados para detectar cambios mecánicos repentinos, pero que pronto se ajustan a las nuevas condiciones. Notamos la presión que nos producen los zapatos y la ropa cuando nos vestimos por la mañana, aunque a lo largo del día no nos acordemos que los llevamos puestos.

## Dolor

Los receptores del dolor son terminaciones nerviosas, relativamente poco especializadas, que responden ante diferentes estímulos señalando los daños tisulares, posibles o reales. Estas terminaciones nerviosas libres también responden a otros estímulos como los movimientos mecánicos de los tejidos o los cambios de temperatura. Las fibras del dolor responden ante pequeños péptidos, como la sustancia P y las bradiquininas, que son liberadas por las células dañadas. Este tipo de respuesta se conoce como **dolor lento**. Las respuestas de **dolor rápido** (por ejemplo, un pinchazo con un alfiler, o un estímulo frío o caliente) son respuestas mucho más directas de las terminaciones nerviosas ante estímulos mecánicos o químicos.

El dolor es una llamada de aviso del cuerpo ante algún estímulo nocivo o un trastorno interno. Aunque no hay un centro cerebral para el dolor, se han localizado unas pequeñas áreas en el tallo cerebral, a las que llegan los mensajes de dolor desde las terminaciones periféricas. Estas áreas tienen dos tipos de pequeños péptidos, endorfinas y encefalinas, que son opiáceos internos con una actividad parecida a la de la morfina o el opio. Cuando se liberan, se unen a unos receptores opiáceos específicos en el cerebro medio. Son los analgésicos naturales del cuerpo.

Al igual que el dolor es una señal de peligro, una sensación placentera es una señal de un estímulo provechoso para el sujeto. El placer depende del estado interno del animal y se considera como una referencia de la homeostasis y del equilibrio fisiológico. El placer parece que se produce debido a la liberación de opiáceos endógenos en el sistema nervioso central.

## Línea lateral de los peces

La línea lateral es un sistema sensorial táctil a distancia, para detectar vibraciones y corrientes de agua. Las células receptoras, llamadas **neuromastos**, se encuentran en la superficie del cuerpo de los anfibios acuáticos y de algunos peces, pero en muchos peces se

encuentran en unos canales situados bajo la epidermis y que abren a la superficie a intervalos regulares (Figura 33-22). Cada neuromasto está constituido por un grupo de **células pilosas** con terminaciones sensoriales o cilios, incluidas en una masa gelatinosa en forma de copa, la **cúpula**. Esta cúpula hace saliente en el centro del canal de la línea lateral, de forma que se dobla en respuesta a cualquier perturbación del agua sobre la superficie del cuerpo. La línea lateral es uno de los principales sistemas sensoriales de que se sirven los peces en sus movimientos, así como en la localización de sus enemigos, sus presas y sus parejas (p. 522).

En algunos peces, la línea lateral cumple otra función, la recepción de pequeñas señales bioeléctricas (producidas por el corazón y por la actividad de los músculos) de otros miembros de la misma especie, o de otras especies inmusas o presas. Los **células electroreceptoras** están situadas en unos poros estrechamente asociados al sistema de la línea lateral y, en algunas especies, como los tiburones, se concentran fundamentalmente en la cabeza (Figura 24-10, p. 523). Además de recibir los estímulos eléctricos, algunos peces (por ejemplo, algunos de agua dulce como los peces gato y las anguilas eléctricas) son capaces de generar campos eléctricos, débiles o fuertes, que producen con unos **órganos eléctricos**, que son músculos especiales situados cerca de la cola. Los animales o las presas pueden ser localizados al producir perturbaciones de dichos campos eléctricos. En algunas especies, las posibles parejas son reconocidas, ya que la frecuencia de las descargas eléctricas es diferente en ambos sexos. Los peces que generan campos eléctricos fuertes (anguilas eléctricas) pueden utilizar la electrolocalización para detectar y atrapar a sus presas. Otras especies (por ejemplo, las rayas minas eléctricas; p. 524) carecen de electroreceptores pero poseen órganos eléctricos a ambos lados de la cabeza, y utilizan la corriente eléctrica que generan para atrapar a sus presas.

Las células pilosas son un componente importante de diversos tipos de mecanorreceptores que se encuentran en los órganos del equilibrio tanto de los invertebrados (estatocistos) como de los vertebrados (órganos vestibulares), que se tratan en la página 746.

## Oído

El oído es un sentido especializado en detectar las ondas sonoras del medio circundante. Ya que la emisión y la recepción de los sonidos forman parte de la vida de los vertebrados terrestres, podría sorprendernos el descubrir que la mayoría de los invertebrados habitan un mundo silencioso. Sólo ciertos grupos de artrópodos (los crustáceos, los arácnidos y los insectos), han desarrollado verdaderos órganos auditivos. Incluso entre los insectos, únicamente las langostas, las cigarras, los grillos, los saltamontes y la mayoría de las polillas poseen oído, y éste tiene una estructura bastante simple: un par de cámaras de aire, cada una de ellas tapada por una membrana timpánica que transmite las vibraciones sonoras a las células sensoriales. A pesar de su simplicidad estructural, los oídos de los insectos son asombrosamente útiles para detectar los sonidos emitidos por una posible pareja, por un macho rival o por un depredador.

Los receptores de ultrasonidos de ciertas polillas nocturnas son especialmente interesantes. Han evolucionado específicamente para detectar la aproximación de los murciélagos y reducir así la posibilidad de que la polilla se convierta en su cena (la ecología de los murciélagos se ha descrito en la p. 625). Cada oído de la polilla posee sólo dos receptores, conocidos como A<sub>1</sub> y A<sub>2</sub> (Figura 33-23). El

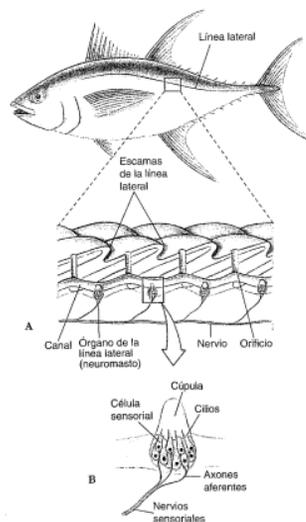


Figura 33-22

Sistema de la línea lateral. A, Línea lateral de un pez óseo con neuromastos externos y cubiertos. B, Estructura de un neuromasto (órgano de la línea lateral).

receptor A<sub>1</sub> es sensible a los gritos ultrasónicos emitidos por el murciélago que, sin embargo, aún estará lo bastante lejos como para poder detectar a la polilla. Según se va acercando y los ultrasonidos se hacen más intensos, el receptor se excita más rápidamente, informando a la polilla de la aproximación del murciélago. Como el insecto posee dos oídos, su sistema nervioso puede determinar la posición del enemigo, al comparar el grado de excitación de cada uno de ellos. La estrategia de la polilla es alejarse volando antes de ser detectada por el murciélago. Pero si éste continúa acercándose, el segundo receptor (A<sub>2</sub>), que sólo es sensible a los sonidos de alta intensidad, se excitará. La polilla responde inmediatamente con una maniobra evasiva diferente: por regla general, hace un fuerte picado hacia los arbustos o hacia el suelo, donde estará a salvo, ya que sus ecos no pueden diferenciarse de los de las cosas que la rodean.

En su evolución, el oído de los vertebrados se originó como un órgano del equilibrio, o **laberinto**. En todos los vertebrados mandibulados, desde los peces a los mamíferos, el laberinto tiene una estructura similar, y consta de dos cámaras, llamadas **sáculo** y **utrículo**, y tres **canales semicirculares** (Figura 33-24). En los

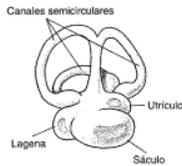


Figura 33-23

Forma en la que una polilla utiliza su oído para detectar la aproximación de un murciélago. Véase la explicación en el texto.

Figura 33-24

Aparato vestibular de un pez teleosteo, con los tres canales semicirculares que responden a la aceleración angular; los órganos del equilibrio (sáculo y utrículo) son receptores que informan sobre la posición del cuerpo respecto a la fuerza de la gravedad, y una pequeña cámara, la lagena, está especializada en la recepción de los sonidos.



peces, la base del sáculo se ha expandido formando una pequeña bolsa (**lagena**) que, en el curso de la evolución de los vertebrados, se ha transformado en el receptor auditivo de los tetrápodos. En las aves y los mamíferos, la lagena que originalmente es digitiforme, se ha alargado y desarrollado para dar lugar a la **cóclea** (o **caracol**).

El oído del hombre (Figura 33-25) es un buen ejemplo de cómo son los oídos de los mamíferos. El oído externo recoge las ondas sonoras y las conduce por un **conducto auditivo** hasta una **membrana timpánica** (o **tímpano**), que está próxima al oído medio. El oído medio es una cámara llena de aire en la que hay una importante cadena de tres pequeños huesos, u oscículos, denominados **malleus** (martillo), **incus** (yunque) y **stapes** (estríbo), por el parecido que tienen con dichos objetos. Estos huesos conducen las ondas sonoras a través del oído medio (Figura 33-25B). La cadena de huesecillos está tan organizada que la fuerza con la que las ondas sonoras inciden sobre la membrana timpánica se amplifica hasta 90 veces en el punto en el que el estríbo contacta con la **ventana oval** del oído interno. Los músculos que unen los huesecillos del oído medio se contraen cuando reciben sonidos muy fuertes, protegiendo de este modo al oído interno. El oído medio está conectado con la faringe por medio de la **trompa de Eustaquio**, que permite que la presión del aire en ambos lados de la membrana timpánica sea la misma.

El origen de los tres huesecillos del oído medio de los mamíferos (martillo, yunque y estríbo) es una de las transformaciones más extraordinarias y bien documentadas en la evolución de los vertebrados. Los anfibios, los reptiles y las aves tienen un único huesecillo, con forma de bastón, en el oído, el estríbo (también denominado columela), que se originó como un soporte mandibular (hiomandibular), como se puede ver en los peces (Figura 23-16, p. 511). Al evolucionar los primeros tetrápodos, los huesos cálficos se fusionaron formando uno con otros para formar un cráneo, el hiomandibular dejó de ser necesario como soporte de la mandíbula y se transformó en

el estríbo. De manera similar, los otros dos huesecillos del oído medio de los mamíferos, el martillo y el yunque, se originaron a partir de fragmentos de la mandíbula de los primeros vertebrados. El hueso cuadrado de la mandíbula superior de los reptiles se transformó en el yunque, y el hueso articular de la mandíbula inferior se transformó en el martillo. La homología de estos huesos mandibulares de los reptiles y los huesos del oído de los mamíferos está bien documentada tanto en el registro fósil como en el desarrollo embrionario de los mamíferos.

En el oído interno está el órgano auditivo, la **cóclea** (Gr. *cocleia*, concha de caracol), o **caracol**, que en los mamíferos está enrollada y en el hombre da dos vueltas y media (Figura 33-25B). La cóclea está dividida longitudinalmente en tres canales tubulares que corren paralelos entre sí. Sus relaciones se muestran en la Figura 33-26. Los canales se van estrechando progresivamente desde la base al ápice de la cóclea. Uno de estos canales se denomina **canal vestibular**, y su base está cerrada por la **ventana oval**. El **canal timpánico**, que en el ápice está conectado con el canal vestibular, tiene su base cerrada por la **ventana redonda**. Entre estos dos canales hay un **canal coclear**, que contiene el **órgano de Corti**, el auténtico órgano sensorial (Figura 33-25C y D). Dentro del órgano de Corti hay pequeñas filas de células, las "pilas" que corren longitudinalmente desde la base hasta el ápice de la cóclea. En el oído humano hay por lo menos 24 000 de estas células pilosas. Los 80-100 "pelos" de cada una de estas células en realidad son microvelosidades y un único y gran cilio (Capítulo 3, p. 46 y Capítulo 29, p. 654), que se extiende hacia la endolinfia del canal coclear. Cada célula está conectada con las neuronas del nervio auditivo. Las células pilosas descansan sobre la **membrana basilar**, que separa los conductos timpánico y coclear, y que está cubierta por la **membrana tectorial**, situada directamente encima de aquélla (Figura 33-25D).

Cuando una onda sonora llega al oído, su energía se transmite por la cadena de huesecillos del oído medio hasta la ventana oval, que oscila hacia delante y hacia atrás, moviendo el líquido de los canales vestibular y timpánico (Figura 33-26). Dado que este líquido no se puede comprimir, un movimiento de la ventana oval produce el correspondiente movimiento en la ventana redonda. Las vibraciones del líquido también hacen que la membrana basilar y las células pilosas vibren simultáneamente.

De acuerdo con la **hipótesis de los lugares de discriminación de los tonos**, formulada por Georg von Békésy, diferentes zonas de la membrana basilar responden a diversas frecuencias; es decir, para cada frecuencia hay un "lugar" concreto de la membrana basilar en el que las células pilosas son sensibles a esa frecuencia (Figura 33-26). El desplazamiento inicial de la membrana basilar provoca una onda que se mueve por toda la membrana, de forma similar a una onda que se desplaza por una cuerda vibrante al tocar un tirón brusco (Figura 33-27). La onda aumenta su amplitud según se va desplazando desde la ventana oval hacia el ápice de la cóclea, alcanzando el máximo en el punto de la membrana basilar en el que la frecuencia de vibración de la membrana corresponde al de la frecuencia del sonido. En este punto, la membrana vibra con tal facilidad que la energía del movimiento de la onda se disipa completamente. Las células pilosas del órgano de Corti se estimulan en este punto y los potenciales de acción se transmiten a los axones del nervio auditivo. Se ha visto que las células pilosas aisladas respon-

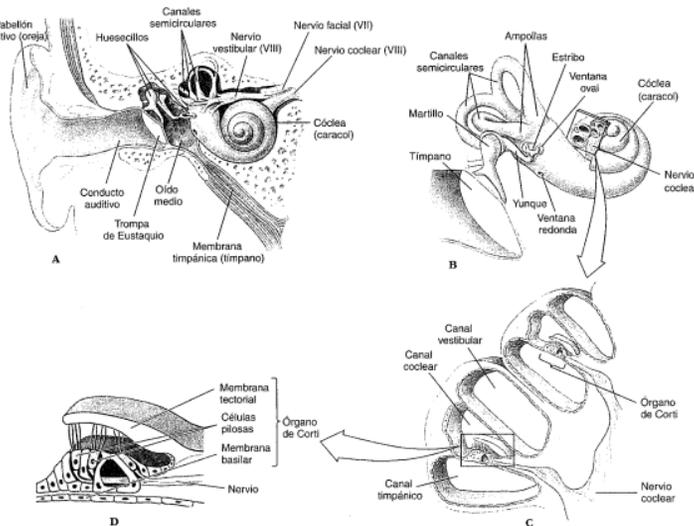


Figura 33-25

Oído humano. A, Sección longitudinal de los oídos externo, medio e interno. B, Detalle de los oídos medio e interno. La cóclea (caracol) del oído interno se representa seccionada para mostrar la disposición de sus canales internos. C, Sección transversal ampliada de la cóclea con el órgano de Corti. D, Detalle de la ultraestructura del órgano de Corti.

den a un intervalo concreto de frecuencias, lo que depende de su localización en la cóclea. Así, los potenciales de acción que se mueven por unos axones concretos del nervio auditivo se interpretan en el centro auditivo del encefalo como tonos concretos. La **intensidad** de un tono depende del número de células pilosas estimuladas; mientras que el **tímbre**, o calidad del tono, depende de la forma en que las células pilosas se estimulan por la vibración simpática. Esta última característica nos permite distinguir entre las voces de diferentes personas y los sonidos de los distintos instrumentos musicales, aunque las notas, en cada caso, puedan tener el mismo tono e intensidad.

Estudios recientes parecen señalar que las células pilosas tienen un papel más activo en el órgano de Corti. Ciertos experimentos han demostrado que las células pilosas externas pueden responder a las ondas sonoras variando su longitud, alterando de este modo mecánicamente la posición de las membranas basilar y tectorial. Aunque aún se desconoce la función de estos movimientos, *in vivo* se ha sugerido que esta respuesta activa de las células receptoras del órgano de Corti podría incrementar tanto la sensibilidad como la selectividad del oído.

## Equilibrio

En los invertebrados, los órganos sensoriales especializados en la percepción de la gravedad y las vibraciones de baja frecuencia suelen presentarse bajo la forma de **estacostatos**. Un estacostato es un pequeño saco tapizado por células cilindricas, en cuyo interior hay una pequeña concreción calcárea pesada, el **estatalito** (Figura 33-28). Los cilios de las células sensoriales se excitan con los cambios de posición del estatalito cuando varía la posición del animal. Los estacostatos están presentes en muchos filos de invertebrados, desde los cnidarios a los artrópodos. Todos ellos están basados en los mismos principios.

En los vertebrados, el órgano del equilibrio es el **laberinto** o **aparato vestibular**. Consta de dos pequeñas cámaras (**sáculo** y **utrículo**) y tres **canales semicirculares** (Figura 33-25B). El utrículo y el sáculo constituyen el órgano del equilibrio estático que, como los estacostatos de los invertebrados, proporciona información acerca de la posición de la cabeza o del cuerpo con respecto a la fuerza de la gravedad. Cuando la cabeza se gira en cualquier dirección, unas pequeñas concreciones calcáreas presionan sobre diferentes grupos

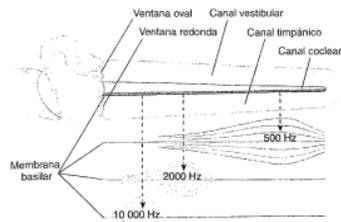


Figura 33-26

Zonas sensibles a sonidos de diferentes frecuencias en la cóclea de un mamífero tal como aparecería con la cóclea estrizada. Las ondas sonoras que se transmiten hasta la ventana oval originan unas vibraciones que se desplazan por la membrana basilar. Las vibraciones de alta frecuencia producen una resonancia de la membrana en el extremo más cercano a la ventana oval; los tonos de baja frecuencia llegan más lejos por la membrana basilar.

de células pilosas, las cuales envían potenciales de acción hasta el encéfalo, donde esta información se interpreta con respecto a la posición de la cabeza.

Los canales semicirculares de los vertebrados están estructurados de tal forma que son capaces de responder a la **aceleración rotatoria**, y son relativamente insensibles respecto a la aceleración lineal. Los tres canales semicirculares se disponen formando ángulos rectos entre ellos, uno en cada eje del espacio. Están llenos de líquido (endolinfa) y dentro de cada uno hay un ensanchamiento en forma de bulbo, la **ampolla**. Esta contiene células pilosas embudadas en una membrana gelatinosa, la **cúpula**, que sobresale en el líquido. Esta cúpula tiene una estructura similar a la del sistema de la línea lateral de los peces (p. 743). Cuando se gira la cabeza, el líquido de los canales, en principio, tiende a no moverse debido a la inercia.



Figura 33-27

Movimiento de las ondas a lo largo de la membrana basilar. La ventana oval se ha representado a la izquierda y el ápice coclear a la derecha. Las dos formaciones de ondas (líneas continua y de trazos pequeños) se producen en momentos diferentes. Las curvas coloreadas representan los desplazamientos máximos de la membrana a causa del movimiento de las ondas a medida que alcanzan su amplitud máxima donde la frecuencia natural de la membrana basilar se corresponde con la frecuencia del sonido. En ese punto de la membrana basilar se estimulan las células pilosas del órgano de Corti.

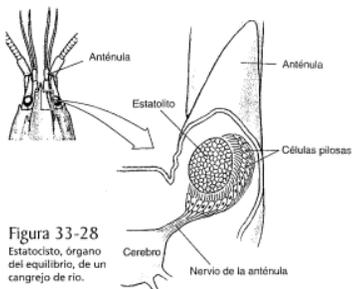


Figura 33-28

Estatocisto, órgano del equilibrio, de un cangrejo de río.

Como la cúpula está fija, su extremo libre se ve empujado en sentido contrario al de la rotación (Figura 33-29). Al doblarse la cúpula, las células cilindradas que hay en su interior se deforman y excitan, y esta estimulación aumenta la tasa de descargas sobre las fibras nerviosas aferentes que van desde la ampolla hasta el encéfalo. Así se produce la sensación de rotación. Dado que los tres canales se disponen cada uno en un plano diferente, una aceleración angular en cualquier dirección estimulará al menos a una de las ampollas.

## Fotorrecepción: la vista

Los receptores sensibles a la luz se denominan **fotorreceptores**. Hay una gran variedad de receptores de este tipo, desde células simples sensibles a la luz distribuidas al azar por toda la superficie del cuerpo (dermis fotosensibles), hasta los ojos camerulares, extraordinariamente desarrollados, de los vertebrados y los cefalópodos. En algunas formas unicelulares hay apareados manchas oculares con una organización sumamente compleja. Las del dinoflagelado *Nematodinium* poseen un cristalino (lente), una cámara amplificadora de la luz y una copa pigmentaria fotosensible, todo ello desarrollado en un organismo de la única célula (Figura 33-30). Los fotorreceptores dérmicos de muchos invertebrados son mucho más sencillos y bastante menos sensibles que otros tipos de receptores ópticos, pero son muy importantes para la orientación durante el movimiento, la distribución de los cromatóforos, el ajuste del ciclo reproductor y otros cambios en el comportamiento.

Otros ojos, mucho más desarrollados y más capacitados para formar buenas imágenes, pueden ser de dos tipos diferentes: con una única lente, como ocurre en los ojos "en cámara" de los moluscos cefalópodos y los vertebrados, o ojos con numerosas facetas (compuestos), como los de los artrópodos. Los **ojos compuestos** de los artrópodos están formados por muchas unidades visuales independientes denominadas **ommatidios** (Figura 33-31). La luz entra por las diferentes lentes y es absorbida por los pigmentos fotosensibles de los rabdomeros de las células retinianas. Estas células receptoras se despolarizan y producen potenciales de acción que recorren el axón que sale de cada ommatidio. Los ojos de las abejas contienen aproximadamente 15 000 de estas unidades, cada una de las cuales "ve", por separado, un estrecho sector del campo visual. Unos ojos como éstos

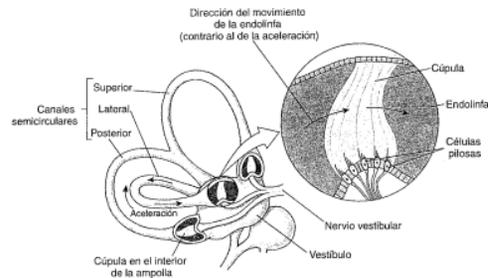


Figura 33-29

Forma en la que los canales semicirculares responden a la aceleración angular. Debido a la inercia, la endolinfa que hay en el canal semicircular correspondiente al plano del movimiento deforma la cúpula en dirección contraria a la aceleración angular. El movimiento de la cúpula estimula las células sensoriales.

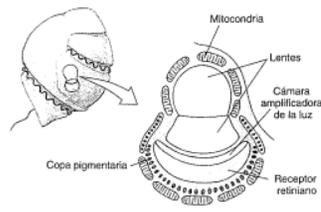
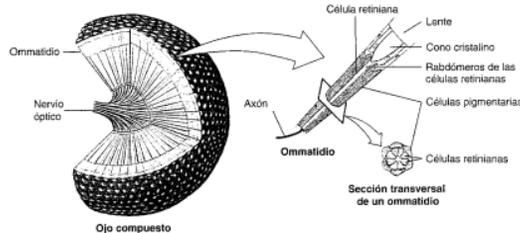


Figura 33-30

Mancha ocular del dinoflagelado, *Nematodinium*.

Figura 33-31

Ojo compuesto de un insecto. A la derecha se representa un detalle de un ommatidio.



forman un mosaico de imágenes de diferentes luminosidades, a partir de cada una de las unidades. Muchos insectos tienen visión en color; las abejas pueden utilizar la luz ultravioleta para detectar el néctar de las flores. Muchos insectos voladores también son sensibles a la luz polarizada y la utilizan para desplazarse por su ambiente. La resolución, es decir, la capacidad para apreciar la forma definida de los objetos, es bastante pobre en comparación con la de los ojos de los vertebrados. Por ejemplo, una mosca de la fruta tiene que estar a menos de 3 cm de otra para poder verla como algo diferente a una simple mancha. A pesar de todo, los ojos compuestos son muy apropiados para apreciar el movimiento, como sabe cualquiera que haya intentado aplastar una mosca.

Los ojos de algunos anélidos y moluscos, y los de todos los vertebrados, son similares a una cámara fotográfica, o mejor dicho, el diseño de las cámaras fotográficas está basado en la estructura del ojo de los vertebrados. Este tipo de ojo está formado por una cámara opaca a la luz con un sistema de lentes en su zona frontal, con las que pueden enfocarse las imágenes sobre la superficie fotosensible, la retina, que se encuentra en el fondo del ojo (Figura 33-32).

El globo ocular consta de tres capas: (1) una capa externa blanca, la **esclerótica**, que es rígida y proporciona soporte y protección; (2) una capa media, o **coroides**, que contiene los vasos sanguíneos para la circulación; y (3) una capa sensible a la luz, la **retina** (Figura 33-32). La **córnea** es una diferenciación transparente de la parte más anterior de la esclerótica. Un diafragma circular y pigmentado, el **iris**, regula el tamaño del orificio de entrada de la luz, la **pupila**. En los vertebrados, la pupila normalmente tiene forma redonda o de herradura vertical, pero en los cefalópodos tiene forma de herradura horizontal. Justo por detrás del iris se encuentra el **cristalino** (o **lente**), un disco oval transparente y elástico que desvía los rayos luminosos para enfocar la imagen sobre la retina. Rodeando al cristalino y unidos a él hay unos **músculos ciliares**. En los vertebrados estos músculos pueden modificar la curvatura del cristalino, de manera que pue-

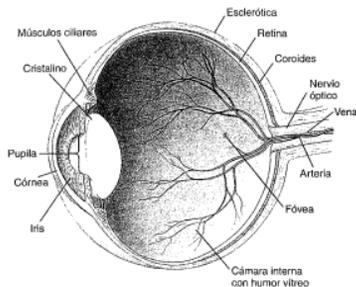


Figura 33-32  
Estructura del ojo humano.

dan enfocarse sobre la retina las imágenes de los objetos situados a diferentes distancias del ojo. En los cefalópodos los músculos ciliares mueven el cristalino, que en estos animales es rígido, acercándolo o alejándolo de la retina para enfocar las imágenes. En los vertebrados terrestres, en realidad es la córnea la que desvía los rayos, mientras que el cristalino se ajusta para enfocar los objetos próximos y lejanos. Entre la córnea y el cristalino hay una **cámara externa** llena de **humor acuoso**; entre el cristalino y la retina se encuentra la **cámara interna**, mucho mayor, llena de un **humor vítreo** viscoso.

En los cefalópodos, las células fotorreceptoras de la retina están dirigidas hacia delante, por lo que absorben directamente la luz que entra en el ojo, mientras que en los vertebrados las células fotorreceptoras están dirigidas hacia atrás y absorben la luz que se refleja en la parte posterior del ojo. En los vertebrados, la retina está formada por varias capas de células (Figura 33-33). La más externa y próxima a la esclerótica está constituida por células pigmentarias o cromatóforos. A continuación se encuentra la capa de fotorreceptores, los **conos** y **bastones**. En cada ojo humano hay aproximadamente 125 millones de bastones y 1 millón de conos. Los conos están relacionados principalmente con la visión en color bajo condiciones de alta luminosidad, y los bastones con la visión sin color en condiciones de poca luz. A continuación hay una red de **neuronas intermedias** (bipolares, horizontales y células amacriñas) que procesan y envían la información visual desde los receptores a las células ganglionares, cuyos axones forman el nervio óptico. Este entramado permite la reunión de la información procedente de los receptores, en especial de los bastones. La información procedente de varios cientos de bastones puede converger en una única célula ganglionar, lo que representa una adaptación que aumenta enormemente la efectividad de los bastones en condiciones de poca luz. Los conos muestran muy poca convergencia. Mediante la coordinación de la

actividad de las distintas células ganglionares y el ajuste de la sensibilidad de las células bipolares, horizontales y amacriñas se mejora el contraste total y la calidad de la imagen.

La **fovea central** o, simplemente, la **fovea**, la región de visión más aguda, está situada en el centro de la retina (Figura 33-32), en línea recta con el centro del cristalino y la córnea. Sólo tiene conos, lo que representa en los vertebrados una especialización para la visión diurna. La agudeza de la vista de un animal depende del número de conos que posee en la fovea. La fovea de la especie humana, y también la del león, tiene aproximadamente 150 000 conos por milímetro cuadrado, pero muchas aves acuáticas y de campo tienen en su fovea más de un millón de conos por milímetro cuadrado. Sus ojos son tan buenos como lo serían los nuestros si tuviéramos acoplados unos binoculares de ocho aumentos.

En las zonas periféricas de la retina sólo hay bastones, que son receptores muy sensibles ante condiciones de luz débil. Durante la noche, la fovea, formada sólo por conos, es prácticamente inútil y nos volvemos funcionalmente ciegos para la visión en color ("de noche todos los gatos son pardos"). Bajo estas condiciones de luz nocturna, el punto de mayor agudeza visual no está en el centro de la fovea, sino en los bordes de la retina. Por esto, durante la noche es más fácil ver una estrella poco brillante si miramos ligeramente a un lado de ella.

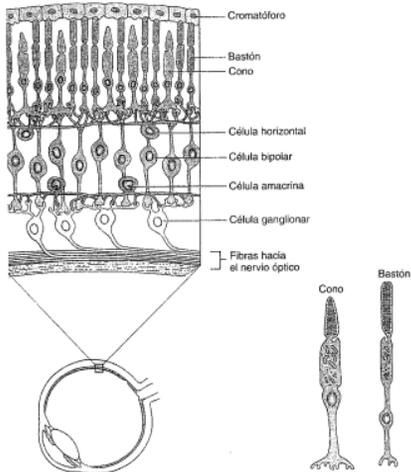


Figura 33-33

Estructura de la retina de un primate que muestra la organización de las neuronas intermedias que conectan las células fotorreceptoras con las células ganglionares del nervio óptico.

Una de las maravillas del ojo de los vertebrados es su capacidad para reducir la enorme gama de intensidades lumínicas que le llegan, a otro rango más estrecho que puede ser conducido por las fibras del nervio óptico. La intensidad de la luz del sol al mediodía es más de 10 000 millones de veces superior a la de las estrellas durante la noche. Los bastones se saturan rápidamente con la luz de alta intensidad, pero no los conos; éstos cambian su gama de operación según varía la intensidad de la luz ambiental, y este cambio es tan acusado que se pueden percibir unas imágenes bastante nítidas bajo condiciones de luminosidad muy diferentes. Esto se logra mediante complejas interacciones entre la red de neuronas que hay entre los conos y las células ganglionares que generan la producción de retinal para el encéfalo.

### Química de la visión

Tanto los bastones como los conos contienen unos pigmentos fotosensibles conocidos como **rodopsinas**. Cada molécula de rodopsina posee una gran proteína, la **opsina**, que actúa como enzima, y una pequeña molécula carotenoides, el **retinal**, un derivado de la vitamina A. Cuando un cuanto de luz incide sobre este fotopigmento y es absorbido por la molécula de rodopsina, el retinal se isomeriza, es decir, cambia su forma molecular. Esto hace que la actividad enzimática de la opsina se dispare, iniciándose una secuencia bioquímica que se produce en varios pasos. Esta compleja secuencia produce una "cascada excitadora" que amplifica mucho la energía de un único fotón hasta que se produce una hiperpolarización (p. 732) en un bastón o en un cono. Este estímulo de hiperpolarización es transmitido a través de las neuronas intermedias y provoca la despolarización y la generación de potenciales de acción en una de las células ganglionares. Hay que hacer notar que, en los ojos de los invertebrados, la recepción de la luz produce la **despolarización** de las células receptoras, mientras que los mismos estímulos lumínicos provocan la **hiperpolarización** de las células receptoras de los ojos de los vertebrados.

La cantidad de rodopsina intacta en la retina depende de la intensidad de la luz que alcance el ojo. Los ojos adaptados a la oscuridad tienen mucha rodopsina y son muy sensibles a la luz débil. Por el contrario, en los ojos adaptados a la luz intensa la mayoría de la rodopsina está disociada en retinal y en opsina. Un ojo adaptado a la luz intensa necesita aproximadamente media hora para acomodarse a la oscuridad, mientras el nivel de rodopsina va aumentando poco a poco.

### Visión en color

La función de los conos es percibir el color, y para su estimulación requieren de 50 a 100 veces más luz que los bastones. En consecuencia, la visión nocturna es realizada casi totalmente por los bastones. A diferencia de la especie humana, que posee tanto visión diurna como nocturna, algunos vertebrados están especializados en

una u otra. Animales estrictamente nocturnos, como los murciélagos o los búhos, tienen retinas formadas exclusivamente por bastones. Las especies estrictamente diurnas, como la ardilla gris comoda y algunas aves, sólo tienen conos y, por supuesto, son prácticamente ciegos durante la noche.

En 1802 el médico y físico inglés Thomas Young supuso que la visión en color dependía de la excitación relativa de tres tipos de fotorreceptores: unos para el rojo, otros para el verde y otros para el azul. En la década de 1960, la hipótesis de Young fue demostrada por los trabajos de varios grupos de investigadores. Los humanos tenemos tres tipos de conos, cada uno de los cuales contiene un pigmento sensible a una longitud de onda de la luz concreta (Figura 33-34). Los conos para el azul absorben más luz a 430 nm, los conos para el verde a 540 nm y los conos para el rojo a 575 nm. Los diferentes tipos de pigmentos fotosensibles presentes en los tres tipos de conos se deben a variaciones de la estructura de la opsina. Los colores se perciben por el distinto grado de excitación de los tres tipos diferentes de conos. Por ejemplo, una luz con una longitud de onda de 530 nm excita al 95 % de los conos para el verde, al 70 % de los conos para el rojo, y no excita en absoluto a los conos para el azul. La comparación se realiza tanto en los circuitos nerviosos de la retina como en el área visual de la corteza cerebral; el cerebro interpretará esta combinación como un color verde.

La visión en color está presente en algunos de los miembros de todos los grupos de vertebrados, con la posible excepción de los anfibios. Los peces óseos y las aves tienen una visión en color excepcionalmente buena. Sorprendentemente, la mayoría de los mamíferos son ciegos a los colores; entre las excepciones se pueden citar los primates y otras pocas especies, como por ejemplo las ardillas.

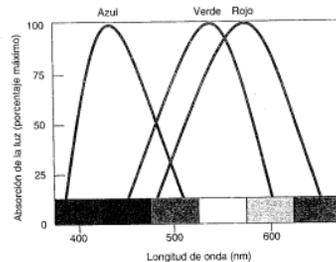


Figura 33-34

Espectro de absorción de la luz por el ojo humano. Los tres tipos de conos tienen una absorción máxima a longitudes de onda de 430 nm (conos para el azul), 540 nm (conos para el verde) y 575 nm (conos para el rojo).

## RESUMEN

El sistema nervioso es un sistema de comunicación rápida, que está interactuando constantemente con el sistema endocrino para controlar y coordinar las funciones corporales. La unidad básica de integración nerviosa en todos los animales es la neurona, una célula muy especializada en transmitir fenómenos eléctricos, llamados potenciales de acción, por autopropagación, hasta otras células. Los potenciales de acción se transmiten de una neurona a otra por medio de las sinapsis, que pueden ser eléctricas o químicas. El pequeño espacio entre las neuronas con sinapsis químicas ha de ser superado por moléculas transmisoras químicas, que se liberan desde los botones sinápticos y que pueden ser tanto de estimulación como de inhibición.

La organización más simple de las neuronas en un sistema es la red nerviosa de los cnidarios, básicamente un plexo de neuronas que, con algunas modificaciones, constituye la base del sistema nervioso de diversos filos de invertebrados. Con la aparición de los ganglios (centros nerviosos) en los platelmintos (bilaterales), el sistema nervioso se puede dividir en sus partes central y periférica. Los moluscos y los artrópodos tienen un nivel de complejidad cerebral mayor que otros invertebrados y son capaces de aprender. En los vertebrados, el sistema nervioso central está constituido por el encéfalo y la médula espinal. Los peces y los anfibios poseen un encéfalo lineal dividido en tres partes, mientras que en los mamíferos la corteza cerebral se ha desarrollado muchísimo hasta tener una estructura compleja con muchos componentes, y ha asumido las actividades de integración más importantes del sistema nervioso. La corteza deja en un segundo plano al cerebro primitivo, que tiene asignado el papel de centro transmisor de numerosas acciones inconscientes pero vitales, como la respiración, la presión sanguínea o el ritmo cardíaco.

En el hombre, el hemisferio izquierdo del encéfalo está especializado en las habilidades lingüísticas y matemáticas, mientras que el derecho está especializado en las actividades visuales, espaciales y musicales.

El sistema nervioso periférico conecta el sistema nervioso central con los órganos receptores y efectores. Está claramente subdividido en un sistema aferente, que conduce las señales sensoriales hasta el sistema nervioso central, y un sistema eferente, que transmite los impulsos motores hasta los órganos efectores. Este sistema eferente está subdividido en un sistema nervioso somático, que inerva los músculos esqueléticos, y un sistema nervioso autónomo, que inerva los músculos lisos y cardíacos, así como las glándulas. El sistema nervioso autónomo también está subdividido en dos sistemas anatómicamente diferentes, los

sistemas simpático y parasimpático, cada uno de los cuales envía sus propias fibras hacia la mayoría de los órganos del cuerpo. En general, el sistema simpático controla las actividades de excitación, y el parasimpático el mantenimiento y restablecimiento de los recursos corporales.

Los órganos de los sentidos son receptores especialmente diseñados para responder a los cambios internos o del ambiente. El más primitivo y omnipresente de los sentidos es el Reino Animal es la quimiorrepción. Los quimiorreceptores pueden ser receptores de contacto, como el sentido del gusto de los vertebrados, o receptores a distancia, como el olfato, que detecta las moléculas transportadas por el aire. En ambos casos, una sustancia química concreta ha de interactuar con el receptor particular, produciéndose un impulso que es transmitido hasta el encéfalo, donde se interpreta. A pesar de la semejanza entre estos dos sentidos, el olfato es mucho más sensible y complejo.

Los receptores para el tacto, el dolor, el equilibrio y el oído son, todos ellos, sensibles a las fuerzas mecánicas. Los del tacto y los del dolor son órganos sensoriales sencillos con una forma característica, pero los del oído y los del equilibrio son órganos muy desarrollados que se basan en la presencia de una serie de células pilosas especiales que responden a las deformaciones mecánicas. Las ondas sonoras que llegan hasta el oído externo son amplificadas de manera mecánica y transmitidas hasta el oído interno, donde diferentes áreas de la cóclea responden a las distintas frecuencias de los sonidos. En los vertebrados, los receptores del equilibrio también se localizan en el oído interno y consisten en dos órganos en forma de saco, sensibles al equilibrio estático, y tres canales semicirculares, sensibles a la aceleración angular. Los invertebrados "sienten" la gravedad y la posición utilizando estatocistos.

Los receptores de la visión (fotorreceptores) están relacionados con moléculas de pigmentos especiales que se descomponen fototóxicamente en presencia de la luz y, cuando esto sucede, provocan potenciales de acción en las fibras ópticas. El avanzado ojo compuesto de los artrópodos está especialmente bien adaptado para detectar los movimientos que se producen dentro del campo visual. Los celatopodos y los vertebrados tienen ojos en cámara dotados de elementos ópticos para el enfoque. Las células fotorreceptoras son de dos tipos: bastones, que por su gran sensibilidad están relacionados con las luces débiles, y conos, relacionados con la visión en color a la luz del día. Los conos predominan en la fovea central, el área de visión más aguda del ojo humano. Los bastones son más abundantes en las zonas periféricas de la retina.

## CUESTIONARIO

- Defina los siguientes términos: neurona, axón, dendrita, vaina de mielina, neurona aferente, neurona eferente, neurona de asociación.
- Las células de glía son mucho más numerosas que las neuronas y constituyen casi la mitad del peso del sistema nervioso de los mamíferos. Cite algunos ejemplos de las funciones de las células de glía en el sistema nervioso periférico y en el sistema nervioso central.
- La concentración de potasio en el interior de las neuronas es más elevada que la concentración de sodio en el exterior. Aun así, el interior de la neurona (donde la concentración de cationes es mayor) es negativo respecto al exterior. Explique este fenómeno en relación con las propiedades de permeabilidad de la membrana.

- ¿Qué cambios iónicos y eléctricos se producen durante el paso de un potencial de acción a lo largo de un axón?
- Explique los diferentes mecanismos adquiridos por los invertebrados y por los vertebrados para la conducción rápida de los potenciales de acción. Puede el lector sugerir por qué el mecanismo adoptado por los invertebrados no ha sido también seguido por los vertebrados homotermostes (aves y mamíferos)?
- ¿Por qué la bomba de sodio tienen una importancia indirecta en relación con el potencial de acción y con el mantenimiento del potencial de reposo?
- Describa la microestructura de una sinapsis química. Resuma lo que sucede cuando un potencial de acción llega a una sinapsis.

- Describa el sistema nervioso de los cnidarios. ¿Cómo se manifiesta la tendencia hacia la centralización del sistema nervioso en los platelmintos, los anélidos, los moluscos y los artrópodos?
- ¿En qué se diferencian fundamentalmente la médula espinal de los vertebrados y la cadena nerviosa de los invertebrados?
- En ocasiones el reflejo rotuliano se denomina reflejo de extensión de la rodilla, ya que al dar un golpe seco en el ligamento rotuliano se contraen el cuádriceps femoral y el músculo extensor de la pierna. Describa los componentes y la secuencia de sucesos del reflejo rotuliano. ¿Por qué este reflejo es más simple que la mayoría de los arcos reflejos? ¿Qué diferencias hay entre un arco reflejo y un arco reflejo?
- Nombre las principales funciones asociadas a cada una de las siguientes estructuras del cerebro: bulbo raquídeo, cerebelo, tectum, tálamo, hipotálamo, cerebro, sistema límbico.
- ¿Qué actividades funcionales están relacionadas con los hemisferios izquierdo y derecho de la corteza cerebral?
- ¿Qué es el sistema nervioso autónomo y cuáles son las actividades que realiza que permiten diferenciarlo del sistema nervioso central? ¿Por qué el sistema nervioso autónomo puede describirse como un "sistema de dos neuronas"?
- ¿Cuál es el sentido de la siguiente afirmación? "La idea de que los órganos de los sentidos funcionan como transductores biológicos es el concepto fundamental de la fisiología sensorial."
- La quimiorrepción en los vertebrados y en los insectos se consigue gracias a los sentidos del gusto y del olfato. Compare estos dos sentidos en el hombre, teniendo en cuenta su localización anatómica, la naturaleza de los receptores y su sensibilidad a las moléculas químicas.
- ¿Qué es el órgano vomeronasal y qué función realiza? ¿Por qué se considera que esa función es diferente del sentido del olfato, pero que dicho órgano es un componente del sistema olfativo de los vertebrados?
- Explique cómo actúan los receptores ultrasónicos de algunas polillas en las acciones evasivas de éstas al aproximarse a un murciélago.
- Esboce la teoría de los lugares de discriminación de los tonos como una explicación de la capacidad del oído humano para distinguir los sonidos de diferentes frecuencias.
- Explique cómo están desarrollados los canales semicirculares del oído para detectar la rotación de la cabeza en cualquier dirección del espacio.
- Compare la estructura y el funcionamiento de los ojos compuestos de los artrópodos con los ojos en cámara de los moluscos celatopodos y los vertebrados.
- Explique lo que sucede cuando la luz incide en un bastón adaptado a la oscuridad para que se produzca un impulso nervioso. ¿Cuál es la diferencia entre los conos y los bastones, en relación con sus respectivas sensibilidades a la luz?
- En 1802, Thomas Young supuso que podíamos ver los colores debido a que en la retina hay tres tipos de receptores. ¿Qué evidencias sostienen la hipótesis de Young? ¿Cómo podemos ver todos los colores del espectro si en la retina sólo tenemos conos para tres colores?

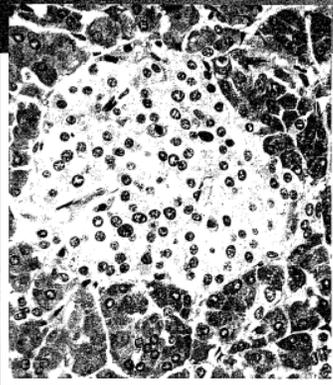
## BIBLIOGRAFÍA

- Axel, R. 1995. The molecular logic of smell. *Sci. Am.* 273:154-159 (Oct).
- Estudios recientes han puesto en manifiesto la existencia de un grupo, aproximadamente grande, de genes que codifican las moléculas receptoras de los olores. Este y otros descubrimientos ayudan a interpretar la forma en que la nariz y el encéfalo pueden percibir los olores.*
- Bethoux, S. T. 2005. Learning in insects. *Encyclopedia of Entomology*. Dordrecht, The Netherlands, Kluwer Academic Publishers, pp. 1278-1283. *Proporciona una visión general del aprendizaje en los insectos, sus habilidades y limitaciones.*
- Changeux, J.-P. 1993. Chemical signaling in the brain. *Sci. Am.* 269:58-62 (Nov.). *Estudios sobre el órgano eléctrico de los peces proporcionan una nueva interpretación sobre la manera en que las neuronas del encéfalo humano transmiten la información de unos a otros.*
- Dekortyn, F. 1998. *Foundation of neurobiology*. New York, W. H. Freeman & Company. *Una buena introducción a la neurobiología en la que se tratan su diversidad entre los animales y algunas interesantes investigaciones recientes.*
- Haskeld, D., F. Schaupp, R. Brandt, G. Manz, R. Menzel, and A. Haase. 2004. NMR imaging of the honeybee brain. *J. Insect Sci.* 4:7-13. *Mediante la microscopía por RMN (resonancia magnética nuclear) se han obtenido imágenes en 3D del cerebro de una abeja de manera no invasiva. Las excelentes imágenes aportadas ilustran la estructura de ese pequeño cerebro que es capaz de realizar procesos neurales muy rápidos, de memorizar, y de comunicar lo memorizado.*
- Kammeter, E., and H. Reikert. 2001. Evolution of the nervous system: common developmental genetic mechanisms for patterning invertebrate and vertebrate brains. *Res. Bull.* 55:675-682. *Descubrimiento de la homología de los genes que regulan el desarrollo embrionario del cerebro de un insecto (Drosophila melanogaster) y un mamífero (ratón).*
- McClintock, M. K. 2000. Human pheromones: primers, releasers, signals or modulators? In K. Wallen and J. E. Schneider, (eds.), *Reproduction in context: social and environmental influences on reproduction*. Cambridge, Massachusetts, The MIT Press, pp. 355-420. *Una discusión sobre las feromonas con una referencia especial a su controvertida existencia en los humanos.*
- Nathan, P. 1997. *The nervous system*, ed. 4. London, Whurr Publications Ltd. *Uno de los mejores libros semipopulares sobre el sistema nervioso.*
- Nel, P. 1998. How we smell: the molecular and cellular bases of olfaction. *New Physiol. Sci.* 13:1-5 (Feb.). *Describe tres modelos para la percepción de los olores, todos ellos basados en datos experimentales.*
- Randall, D., W. Burggren, and K. French. 2001. *Essent animal physiology: mechanisms and adaptations*. New York, W. H. Freeman & Company. *Un tratado exhaustivo y comparativo de fisiología animal, con una información particularmente buena sobre el sistema nervioso y los órganos de los sentidos de los animales.*
- Smith, D. V., and R. F. Margolis. 2001. Making sense of taste. *Sci. Am.* 284:132-39 (March). *Describe el mecanismo de recepción del gusto de una manzana agradable de leer.*
- Ulfendahl, M., and A. Flock. 1998. Outer hair cells provide active tuning in the organ of Corti. *New Physiol. Sci.* 13:107-111 (July). *Describe los experimentos que sugieren un papel más activo de las células sensoriales pilosas del oído de los mamíferos.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanip24e](http://www.mhhe.com/hickmanip24e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

## 34

Coordinación química:  
sistema endocrino

Isote de Langerhans del páncreas humano, donde se producen la insulina y el glucagón.



Figura 34-1

Los fundadores de la endocrinología. A, Sir William H. Bayliss (1860-1924). B, Ernest H. Starling (1866-1927).

El sistema endocrino es el segundo gran sistema de integración que controla las actividades corporales de los animales, mediante una comunicación a base de mensajeros químicos llamados **hormonas** (Gr. *hormon*, excitar). Según su definición clásica, las hormonas son compuestos químicos que se liberan, en pequeñas cantidades, en la sangre y son transportadas a través del sistema circulatorio por el cuerpo, hasta **células diana** alejadas donde producen respuestas fisiológicas.

Muchas hormonas son secretadas por las **glándulas endocrinas**: glándulas pequeñas, bien vascularizadas, sin conductos propios y que están formadas por grupos de células dispuestas en forma de coacción o de placas. Ya que las glándulas endocrinas carecen de conductos, su única forma de comunicación con el resto del cuerpo es por vía sanguínea o por otro fluido corporal; toman sus materias primas de la sangre y secretan sus productos hormonales, ya elaborados, en ella. Por contra, las **glándulas exocrinas** están provistas de conductos para descargar sus secreciones a una superficie libre. Ejemplos de este tipo son las glándulas sudoríparas y sebáceas de la piel, las glándulas salivales y diversas glándulas secretoras de enzimas de las paredes del estómago y del intestino (Capítulo 32).

Las definiciones clásicas de hormona y de glándulas endocrinas, enunciadas en el párrafo anterior, como otras muchas generalizaciones en biología, tienen que ir cambiando a medida que se va sabiendo más sobre ellas. Algunas hormonas, como ocurre con ciertas neurosecreciones, no pueden entrar en la circulación general. Además, hay evidencias que sugieren que muchas hormonas, como la inulina y muchas hormonas digestivas (Capítulo 32, p. 721), se sintetizan en pequeñas cantidades en diferentes tejidos no endocrinos (por ejemplo, en las células nerviosas), y algunas, como las citoquinas, son secretadas por las células del sistema inmunitario (p. 777). Tales hormonas pueden actuar como **neurotransmisores** en el cerebro y como factores tisulares locales (**parahormonas**), que estimulan el crecimiento celular o algún proceso bioquímico. No obstante, la mayoría de las hormonas son transportadas por la sangre y, por tanto, se difunden por todos los espacios tisulares del cuerpo.

En comparación con el sistema nervioso, los sistemas endocrinos son de acción lenta, ya que hace falta un cierto tiempo para que una hormona llegue hasta el tejido adreco, atraviese el endotelio de los capilares, se difunda por el líquido tisular y, en algunos casos, llegue a entrar en las células mismas. El tiempo mínimo de respuesta es de varios segundos, pero puede ser mucho mayor. Generalmente, las respuestas hormonales son bastante duraderas (desde unos minutos a varios días), mientras que las que están bajo control nervioso duran mucho menos (desde unos milisegundos a algunos minutos). Cuando se requiere un efecto sostenido, como ocurre en muchos procesos metabólicos, en el

crecimiento o en los procesos reproductores, podemos suponer que el control debe ser de tipo endocrino. No obstante, a pesar de estas diferencias, los sistemas nervioso y endocrino realmente funcionan como un sistema unitario interdependiente. Las glándulas endocrinas reciben órdenes desde el cerebro y, a su vez, muchas hormonas actúan sobre el sistema nervioso y pueden afectar significativamente a muchos tipos de conducta en los animales.

Aunque Bayliss y Starling (véase la introducción de este capítulo) se consideran como los fundadores de la endocrinología, el primer experimento de esta ciencia fue realizado en 1849 por el profesor Arnold Adolph Berthold de la Universidad de Gotingen. Demostró que los testículos producían unos mensajeros, transportados por vía sanguínea, que eran los responsables de la aparición de las características físicas y del comportamiento que distinguen a los gallos adultos de los inmaduros y de los pollos castrados (capones). Berthold castró a varios pollos y los dividió en tres grupos. Uno de los grupos lo dejó como control y permitió que siguieran creciendo sin testículos; a los individuos del segundo grupo les reimplantó los testículos, y a los del tercer grupo los reimplantó testículos de otros individuos. Según iban creciendo, comprobó que los individuos del primer grupo, los castrados, se desarro- llaban como capones, sin interés por las hembras, sin el plumaje de los gallos y sin el comportamiento agresivo típico de éstos. Los ejemplares de los otros dos grupos no se podían distinguir unos de otros, desarrollaron el plumaje, la agresividad y el interés por las hembras, propias de los gallos. Berthold sacrificó a todos los individuos del experimento y los diseccionó. Encontró que los testículos trasplantados habían desarrollado su propio circuito sanguíneo y eran totalmente funcionales. A partir de este experimento clásico, Berthold dedujo que los testículos deberían producir algún tipo de mensajero que se transportaba por vía sanguínea, ya que los testículos no tenían invención nerviosa, y que este mensajero era el responsable de todas las características masculinas.

Todas las hormonas son "señales de bajo nivel". Incluso cuando una glándula endocrina está secretando al máximo, su hormona se diluye tanto en el enorme volumen de la sangre que su concentración en el plasma raramente sobrepasa un valor de  $10^{-9}$  M (una milimilimolesina parte de una concentración de 1M). Algunas células diana responden a concentraciones de  $10^{-11}$  M de hormona en el plasma. Debido a que las hormonas ejercen influencias poderosas y de largo alcance en las células, es evidente que sus efectos se amplifican enormemente a nivel celular.

## MECANISMOS DE ACTUACIÓN DE LAS HORMONAS

La amplia distribución de las hormonas por el cuerpo posibilita que algunas de ellas, como por ejemplo la hormona del crecimiento que se produce en la hipófisis de los vertebrados, ejerzan su acción sobre la mayoría de las células, si no en todas, durante estados concretos de la diferenciación celular. El que las hormonas provoquen respuestas generalizadas o respuestas muy concretas sólo en ciertas células diana y únicamente en momentos determinados depende de la presencia de unas **moléculas receptoras** sobre las células diana o en el interior de las mismas. Una hormona sólo puede actuar sobre las células que disponen de un receptor que, en virtud de su forma molecular específica, se puede unir a la molécula de la hormona. Las demás células son insensibles a la presencia de la hormona, ya que no poseen los receptores específicos. Las hormonas ejercen su acción a través de dos tipos de receptores: **receptores de la membrana celular** y **receptores nucleares**.

### El nacimiento de la endocrinología

Normalmente se cita el año de 1902 como la fecha de nacimiento de la endocrinología, en ese año dos fisiólogos ingleses, W. H. Bayliss y E. H. Starling (Figura 34-1), demostraron la acción de una hormona con un experimento clásico que aún se considera como un modelo del empleo del método científico. Bayliss y Starling estaban interesados en determinar cómo secreta el páncreas su jugo digestivo en el intestino delgado en el momento adecuado del proceso digestivo. Trataban de demostrar la hipótesis de que los alimentos acidificados, al entrar en el intestino, ponían en marcha un reflejo nervioso por el cual se liberaba el jugo pancreático. Para probar esta hipótesis, Bayliss y Starling ligaron un asa del intestino delgado en un perro anestesiado y cortaron todos los nervios al servicio de dicha asa, aunque la dejaron conectada con el resto del cuerpo a través de los vasos circulatorios. Inyectaron ácido en el asa sin nervios y vieron que se producía un flujo abundante de jugo pancreático. Por tanto, en lugar de producirse un reflejo nervioso había llegado algún men-

sajero químico por vía sanguínea desde el intestino hasta el páncreas, produciéndose la secreción de éste. Aunque el ácido mismo no era el factor liberador, ya que si se le inyectaba directamente en la circulación no producía ningún efecto.

Bayliss y Starling diseñaron entonces el experimento que marcó el inicio de una nueva ciencia, la endocrinología. Sospechando que el mensajero químico se originaba en la mucosa que tapiza el intestino, prepararon un extracto con un raspado de la mucosa, lo inyectaron en el torrente circulatorio del perro, y se encontraron con un abundante flujo de jugo pancreático. Dieron el nombre de **secretina** al mensajero presente en la mucosa intestinal. Más tarde, Starling acuñó el término **hormona** para describir a todos los mensajeros químicos como éste, ya que supuso, acertadamente, que la secretina sólo era la primera de las muchas hormonas que esperaban a ser descubiertas.

## Receptores de la membrana celular y concepto de segundo mensajero

Muchas hormonas, como las que derivan de los aminoácidos y las hormonas peptídicas, que son demasiado grandes, o tienen un carácter polar demasiado alto para atravesar la membrana de las células, se unen a las proteínas transmembrana (Figura 3-6, p. 42) que actúan como puntos receptores situados en la superficie de la membrana de las células diana. La hormona y el receptor forman un complejo que pone en marcha una cadena de procesos moleculares en el interior de la célula. Así, la hormona actúa como un **primer mensajero** que induce la activación de un sistema de **segundo mensajero** en el citoplasma. Se han identificado al menos seis compuestos que actúan como segundos mensajeros. Cada uno funciona por medio de una **quinasa** específica que provoca la activación o la desactivación de unas enzimas limitantes, las cuales a su vez modifican el sentido o el ritmo de los procesos citoplasmáticos (Figura 34-2). Dado que a partir de la adhesión de una única molécula de hormona se pueden activar muchas moléculas en cada nivel del sistema en cascada del segundo mensajero, en algunos casos el mensaje se amplifica hasta varios miles de veces.

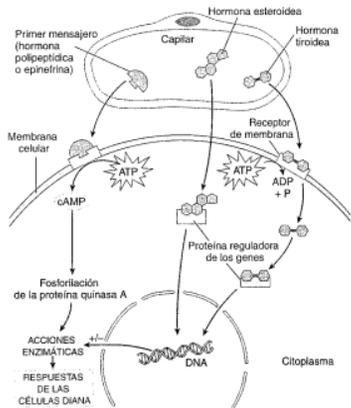


Figura 34-2

Mecanismos de acción hormonal. Las hormonas peptídicas y la epinefrina actúan a través de un sistema de segundo mensajero, como por ejemplo el AMP cíclico, aquí representado. La combinación de la hormona con un receptor de la superficie de la membrana estimula la formación de la enzima adenilato ciclasa que cataliza la formación del AMP cíclico (el segundo mensajero). Las hormonas tiroideas se unen a un receptor de la membrana y son transportadas activamente hasta el interior de la célula. Una vez en el interior de la célula se unen a receptores del citoplasma y son transportadas al interior del núcleo para que modifiquen la transcripción de los genes. Las hormonas esteroides atraviesan la membrana celular y se unen a receptores citoplasmáticos o nucleares, que también alteran la transcripción de los genes.

Los sistemas de segundos mensajeros conocidos en la acción de las hormonas son: el **AMP cíclico** (cAMP), el **GMP cíclico** (cGMP), la **Ca<sup>2+</sup>/calmodulina**, el **inositol-trifosfato** (IP<sub>3</sub>) y el **diacilglicerol** (DAG). El AMP cíclico fue el primero que se investigó y se ha visto que interviene en la actuación de muchas hormonas peptídicas, como la hormona paratiroidea, el glucagón, la adrenocorticotropina (ACTH), la tirotrina (TSH), la hormona estimulante de los melanoforos (MSH) y la vasopresina. Asimismo, participa en la acción de la epinefrina (también llamada adrenalina), que deriva de los aminoácidos. Es interesante que la misma hormona pueda activar diferentes sistemas de segundo mensajero en cada tipo de célula diana, de manera que una única hormona provoca diferentes efectos en un mismo animal.

Otros receptores unidos a la membrana tienen ellos mismos actividad de quinasa y se activan cuando la hormona se une al receptor, por ejemplo, la insulina y los receptores de membrana para el factor de crecimiento de tipo insulina.

## Receptores nucleares

A diferencia de las hormonas peptídicas y de la epinefrina, que son demasiado grandes para atravesar las membranas celulares, las **hormonas esteroides** (por ejemplo, los estrógenos, la testosterona y la aldosterona), son moléculas liposolubles que se difunden rápidamente a través de las membranas plasmáticas. Una vez que están en el citoplasma de las células diana, las hormonas esteroides se unen selectivamente a moléculas receptoras. Aunque estas moléculas receptoras pueden encontrarse tanto en el citoplasma como en el núcleo, el sitio en el que se produce su efecto es el núcleo. El complejo hormona-receptor, que ahora se conoce como **proteína reguladora de los genes**, activa o inhibe genes específicos. Como consecuencia, la transcripción génica se altera, ya que se sintetizan moléculas de RNA mensajero a partir de determinadas secuencias del DNA. La estimulación o inhibición de la formación de mRNA modifica la producción de ciertas enzimas, que son las que producen el efecto hormonal (Figura 34-2). Las hormonas tiroideas y la hormona de la muda de los insectos, la ecdisona (un esteroide, p. 26), también actúan a través de receptores nucleares. Las hormonas tiroideas se unen en primer lugar a una molécula de proteína transmembrana transportadora (p. 49) que utiliza el ATP para hacer pasar las hormonas al interior de la célula.

En comparación con las hormonas peptídicas, que actúan *indirectamente* a través del mecanismo del segundo mensajero, las hormonas esteroides y tiroideas tienen un efecto *directo* sobre la síntesis de proteínas, ya que se combinan con un receptor nuclear que modifica la actividad de unos genes concretos.

Investigaciones recientes sugieren que las hormonas liposolubles, como los estrógenos, también pueden tener receptores de membrana que ponen en funcionamiento sistemas de segundo mensajero, del mismo modo que lo hacen las hormonas peptídicas, produciendo así un control múltiple y complejo de las células diana.

## Control de la tasa de secreción hormonal

Las hormonas influyen sobre las funciones celulares, alterando el ritmo de muchos procesos bioquímicos. Muchas afectan a la actividad enzimática y así alteran el metabolismo celular, otras cambian la permeabilidad de la membrana, otras regulan la síntesis de proteínas celulares y otras estimulan la liberación de hormonas por parte de otras glándulas endocrinas diferentes. Como quiera que todos ellos son procesos dinámicos, que han de adaptarse a las demandas metabólicas cambiantes, deben ser regulados, y no sólo activados, por las

hormonas adecuadas. Esta regulación se consigue gracias a la liberación controlada, de forma muy precisa, de la hormona en la sangre. La concentración de una hormona en un fluido corporal depende de dos factores: su tasa de secreción y el ritmo a que se desactiva y se elimina del torrente circulatorio. En consecuencia, si la secreción debe controlarse de forma muy estricta, una glándula endocrina necesita información sobre el nivel de su(s) propia(s) hormona(s) en el plasma.

La mayoría de las hormonas se controlan mediante mecanismos de retroalimentación negativa, entre las glándulas que secretan las hormonas y los productos de las células diana (Figura 34-3). Un mecanismo de retroalimentación es aquel en el que el producto final se compara constantemente con un punto de saturación, como si fuese un termómetro. Por ejemplo, la CRH (la hormona liberadora de corticotropina) secretada por el hipotálamo, estimula a la hipófisis (en la que se encuentran las células diana) para que libere ACTH. La CRH estimula a las glándulas adrenales (donde se encuentran las células diana) para que secreten cortisol. Según va aumentando la concentración de ACTH en el plasma, actúa sobre el hipotálamo, o lo "retroalimenta", inhibiendo la liberación de CRH. Del mismo modo, según aumenta el nivel de cortisol en el plasma, se "retroalimenta" el hipotálamo y la hipófisis, inhibiendo la liberación de CRH y de ACTH, respectivamente. Así, cualquier desviación del punto de saturación (un nivel concreto de una hormona en el plasma), conduce a una corrección en dirección contraria (Figura 34-3). Este sistema de **retroalimentación negativa** es muy eficaz en la prevención de las oscilaciones extremas de la producción de hormonas. Sin embargo, los sistemas de retroalimentación hormonal son mucho más complejos que un "sistema cerrado" rígido, como un termómetro que controla el sistema de calefacción central de una casa, ya que puede ser alterado por señales del sistema nervioso, por metabolitos o por otras hormonas.

Algunas veces, y en condiciones normales, se producen grandes oscilaciones en la liberación de una hormona. No obstante, y debido a que por ello se podrían ver alterados los mecanismos homeostáticos, estas oscilaciones excesivas, que se deben a una **retroalimentación positiva**, están muy controladas y siempre disponen de

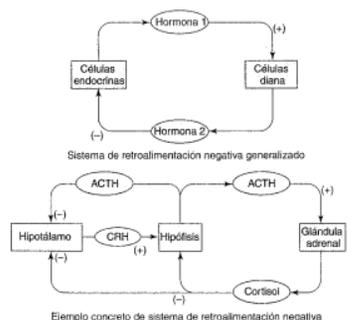


Figura 34-3

Sistemas de retroalimentación negativa (feedback).

un mecanismo de interrupción. En una retroalimentación positiva el estímulo (o los productos del sistema) actúan como elementos de control y provocan un aumento del estímulo inicial. De este modo, el estímulo inicial se va amplificando progresivamente para producir un efecto explosivo. Por ejemplo, las hormonas que controlan el parto alcanzan unos niveles muy elevados durante éste y dejan de liberarse cuando el niño sale del útero (Capítulo 7).

## HORMONAS DE LOS INVERTEBRADOS

Todos los taxones de invertebrados producen hormonas. Los ciliarios, los nematodos y los anélidos tienen células endocrinas, y en los moluscos y en los artrópodos hay glándulas endocrinas. Las hormonas de los invertebrados pueden ser péptidos (en muchos casos neuropéptidos), esteroides o terpenoides (moléculas orgánicas liposolubles), pero los péptidos y los neuropéptidos son los más comunes en los diferentes grupos de invertebrados. Algunas de estas hormonas tienen una estructura y una función similares a las de los vertebrados (por ejemplo, los esteroides), pero la diversidad de la función endocrina es mucho mayor en los invertebrados que en los vertebrados. Las hormonas de los invertebrados regulan los cambios de color, el crecimiento, la reproducción y los mecanismos homeostáticos, así como el metabolismo, el nivel de los combustibles para el metabolismo y la osmorregulación.

En muchos filos de metazoos, la principal fuente de hormonas son las **células neurosecretoras**, células nerviosas especializadas capaces de sintetizar y secretar hormonas. Sus productos, denominados neurosecretiones u hormonas de neurosecreción, se descargan directamente en el sistema circulatorio y actúan como sustancias fundamentales de conexión entre el sistema nervioso y el sistema endocrino.

Se sabe que los péptidos y neuropéptidos regulan muchos procesos fisiológicos en los invertebrados. En los crustáceos, un **péptido cardioactivo** aumenta el ritmo cardíaco. Las hormonas que regulan el metabolismo de los hidratos de carbono, las grasas y los aminoácidos pertenecen al grupo de las **hormonas hiperglicémicas de los crustáceos** (GHH) en los crustáceos, y a las **hormonas adipocéntricas** en los insectos. También en los insectos, las **hormonas diutéricas** estimulan la secreción de líquido por los túbulos de Malpighi (p. 672). Un grupo de pequeños neuropéptidos llamados **péptidos relacionados con la FMRF-amida** (FMRFs) parece que se desarrollaron al mismo tiempo que la sinertría bilateral y parece que sus funciones se han conservado en los filos. Se sabe que los péptidos de este grupo regulan los tejidos musculares y los procesos digestivos y reproductores de muchos invertebrados, así como la osmorregulación en nematodos, anélidos, moluscos e insectos, y el flujo arterial de hemolinfa en los crustáceos. Actualmente también se están empezando a aislar y a caracterizar en los vertebrados. Un proceso de neurosecreción muy estudiado en los invertebrados es el control del desarrollo y la metamorfosis en los insectos. En éstos, como en los demás artrópodos, el crecimiento se produce a través de una serie de etapas en las que el esqueleto, rígido e inextensible, se desecha periódicamente y se reemplaza por otro nuevo de mayor tamaño. La mayoría de los insectos sufren una metamorfosis (p. 454), con una serie de estados juveniles, cada uno de los cuales necesita formar un nuevo esqueleto y finaliza con una muda.

Los investigadores de la fisiología de los insectos han descubierto que la muda y la metamorfosis están controladas por la interacción de dos hormonas, una que favorece el crecimiento y la diferenciación

ción de las estructuras propias del adulto, y otra que favorece la conservación de las estructuras propias de los ejemplares juveniles. Estas dos hormonas son la **hormona de la muda** o **ecdisona**, un esteroide producido por las glándulas protorácicas, y la **hormona juvenil**, un terpenoide que se produce en los corpora allata (Figura 34-4).

La ecdisona está bajo el control de la **hormona protorácica** o **PTTH**. Esta hormona es un polipéptido (peso molecular aproximado 5000) producido por unas células neurosecretoras del encéfalo, y que es transportado por los axones hasta los corpora cardium, donde se almacena. Durante el crecimiento juvenil, la PTTH es liberada periódicamente en la sangre y estimula la producción de ecdisona por parte de las glándulas protorácicas. La ecdisona se une a su receptor nuclear y actúa directamente sobre los cromosomas como una proteína reguladora de los genes (Figura 34-2), provocando la muda y el desarrollo de las estructuras del adulto. Pero esto se ve frenado por la acción de la hormona juvenil, que favorece la conservación de las características juveniles. Durante la vida juvenil, esta hormona es la que predomina y en cada muda se obtiene otro joven de mayor tamaño (Figura 34-4). Finalmente,

la producción total de hormona juvenil disminuye y se produce la metamorfosis final hasta llegar al estado adulto.

Al menos en algunos insectos, parece que la hormona juvenil también es importante durante la **diapausa** (o interrupción del desarrollo), que puede producirse en cualquier estado previo a la metamorfosis. La diapausa generalmente se produce debido a los cambios estacionales de las condiciones ambientales, como las temperaturas frías o las diferentes duraciones de las horas de luz diurna. En algunos insectos un nivel elevado de hormona juvenil inhibe la liberación de PTTH y, por tanto, el nivel de ecdisona se mantiene bajo y no se produce el cambio hasta el siguiente estado del desarrollo. En otros, la diapausa es consecuencia de la disminución de la actividad neurosecretora del cerebro y de la reducción directa de la cantidad de PTTH, o se debe a un efecto directo de la temperatura sobre las glándulas protorácicas, que provoca una reducción de la secreción de ecdisona. La hormona juvenil también está presente en los insectos adultos, en los que está relacionada con la regulación del desarrollo de los huevos en las hembras. Además, en algunos insectos un nivel bajo de esta hormona hace que disminuyan las funciones reproductoras durante la diapausa (o letargo) en los meses del invierno.

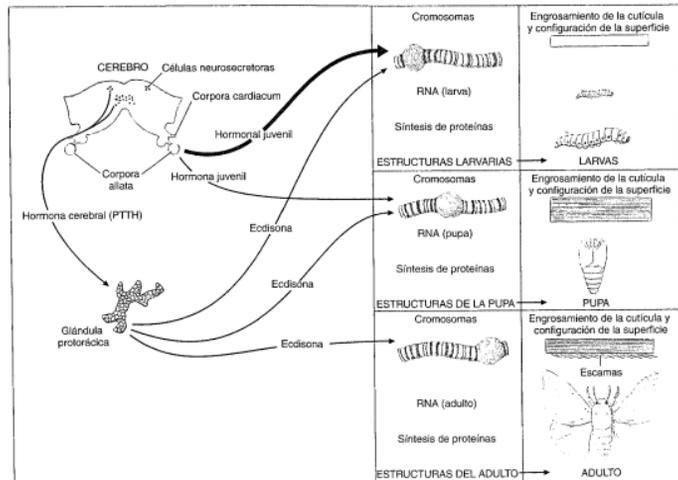


Figura 34-4

Control endocrino de la muda en una polilla, típico de los insectos que sufren metamorfosis completa. Muchas polillas se aparecen en primavera o en verano y cuando sus huevos ecdisonan sale el primero de los varios estados larvarios. Después de la muda larvaria final, la última y más grande de las larvas (oruga) hace un capullo en el que se transforma en la pupa (crisálida). La pupa pasa el invierno y en primavera da lugar a un adulto que inicia la nueva generación. La hormona juvenil y la ecdisona interactúan en el control de la muda y la pupación. Durante la metamorfosis se activan muchos genes, que se muestra como engrosamientos en los cromosomas (columna central). Los engrosamientos de los cromosomas se ven sucediendo en las distintas mudas. Los cambios en el grosor de la cutícula y las características de su superficie se muestran a la derecha.

Los químicos han sintetizado algunas sustancias análogas a la hormona juvenil, de las que se espera que puedan convertirse en los mejores insecticidas. Cantidades mínimas de estas sustancias sintéticas producen mudas finales anormales y prolongan, o incluso bloquean, el desarrollo. A partir de un gran número de investigaciones sobre varios aspectos de la regulación endocrina en los insectos, se han sintetizado muchos compuestos que afectan al sistema endocrino de éstos con el fin de regular sus poblaciones. A diferencia de los insecticidas químicos tradicionales, éstos son sumamente específicos, pero dado que las funciones de muchas hormonas se mantienen en los diferentes grupos de invertebrados, estas sustancias no son tan ecológicamente inocuas como originalmente se creía.

## GLÁNDULAS ENDOCRINAS Y HORMONAS DE LOS VERTEBRADOS

En el resto de este capítulo describiremos algunas de las hormonas de los vertebrados mejor conocidas y más importantes. La siguiente discusión se limita, fundamentalmente, a una breve revisión de los mecanismos hormonales en los mamíferos (ya que los mamíferos de laboratorio y el hombre siempre han sido objeto de una investigación más intensa) y se indicarán algunas de las principales diferen-

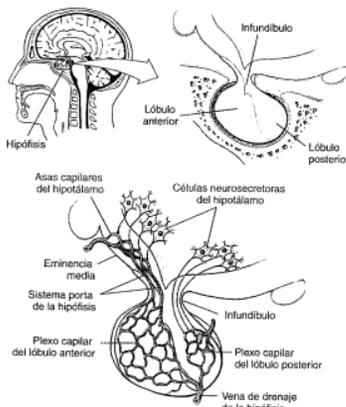


Figura 34-5

Hipotálamo e hipófisis (glándula pituitaria) humanos. El lóbulo posterior está conectado directamente con el hipotálamo por medio de los axones de las células neurosecretoras. El lóbulo anterior está conectado con el hipotálamo de forma indirecta, por medio de un sistema porta (representado en rojo), que empieza en la base del hipotálamo y termina en el lóbulo anterior de la hipófisis.

cias con respecto a las funciones de las hormonas en los diferentes grupos de vertebrados.

## Hormonas del hipotálamo y de la hipófisis

La **hipófisis**, o glándula pituitaria, es un pequeño órgano (0,5 g en el hombre), que se encuentra en una posición bien protegida entre el paladar y la base del encéfalo (Figura 34-5). Está formada por dos partes con diferente origen embrionario. Embriológicamente la **hipófisis anterior** (adenohipófisis) deriva del paladar y la **hipófisis posterior** (neurohipófisis) se origina a partir de la porción ventral del encéfalo, el **infundíbulo**, y está conectada con éste por medio de un pedículo, el **infundíbulo**. Aunque la hipófisis anterior no tiene ninguna conexión anatómica con el encéfalo, sí que está funcionalmente conectada a él por medio de un sistema porta especial. Un sistema porta es aquel que lleva la sangre de un plexo capilar a otro (Figuras 34-5 y 34-6). En este caso el sistema porta conecta las células neurosecretoras del hipotálamo con las células endocrinas de la hipófisis anterior.

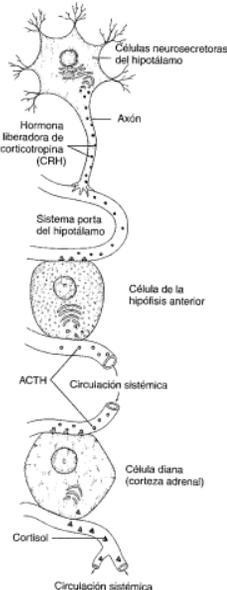


Figura 34-6

Relaciones entre las hormonas del hipotálamo, la hipófisis y una glándula diana. A modo de ejemplo, se representa la secuencia hormonal del control de la liberación del cortisol por parte de la corteza de la glándula adrenal.

## Hipotálamo y neurosecreción

Debido a la gran importancia de la hipófisis, que ejerce su influencia sobre la mayoría de las actividades hormonales del cuerpo, antes se denominaba "la glándula maestra". Sin embargo, esta denominación no es correcta, ya que las hormonas de la hipófisis anterior están reguladas por un órgano superior, los centros neurosecretores del hipotálamo. A su vez, el hipotálamo queda bajo el control último de los productos procedentes de otras regiones del encéfalo. El hipotálamo está formado por grupos de células neurosecretores, que son células nerviosas especializadas (Figuras 34-5 y 34-6) que producen neurohormonas, llamadas **hormonas liberadoras y hormonas inhibidoras de liberación** (o "factores"). Estas neurohormonas se transportan por los axones de las neuronas, hasta sus terminaciones en la eminencia media. Aquí, entran en la red de capilares para permitirse su liberación a la hipófisis anterior a través del sistema porta de la hipófisis. Entonces, las hormonas del hipotálamo estimulan o inhiben la liberación de las diferentes hormonas de la hipófisis anterior. Se han descubierto varias hormonas hipotalámicas liberadoras e inhibidoras de la liberación, se ha determinado su estructura química y se han aislado en estado puro (Tabla 34-1), aunque la identificación y actuación de algunas de las hormonas del hipotálamo incluidas en la Tabla 34-1 aún son provisionales.

## Hipófisis anterior

La hipófisis anterior consta de un **lóbulo anterior** (pars distalis), representado en la Figura 34-5, y un **lóbulo intermedio** (pars intermedia), que falta en algunos animales (entre ellos en el hombre). La hipófisis anterior produce siete hormonas y, en todos los animales que poseen lóbulo intermedio, todas ellas menos una se liberan desde el lóbulo anterior.

Cuatro de ellas son **hormonas trópicas** (Gr. *trópé*, girar hacia), que regulan otras glándulas endocrinas (Tabla 34-1). La **hormona estimulante de la tiroides (TSH)** o **tirotrópica** estimula la producción de hormonas tiroideas por parte de la glándula tiroides. Dos de las hormonas trópicas usualmente se denominan **gonadotropinas**, ya que actúan sobre las gónadas (ovarios en las hembras y testículos en los machos). Se trata de la **hormona folículo-estimulante (FSH)** y la **hormona luteinizante (LH)**. En las hembras, la FSH estimula la producción de óvulos y la secreción de estrógenos, y en los machos la producción de espermatozoides. En las hembras, la LH estimula la ovulación, la formación del cuerpo lúteo y la secreción de las hormonas esteroides sexuales femeninas, progesterona y estrógenos. En los machos, la LH estimula la producción de las hormonas sexuales esteroides masculinas, principalmente testosterona. La LH, en los machos, también recibió la denominación de **hormona estimulante de las células intersticiales (ICSH)** hasta que se descubrió que, químicamente, es idéntica a la LH de las hembras. El control hormonal de la reproducción se ha discutido en el Capítulo 7. La cuarta hormona trófica, la **hormona adrenocorticotrófica (ACTH)**, aumenta la producción y secreción de hormonas esteroides desde la corteza adrenal.

La **prolactina** y la **hormona del crecimiento (GH)** están estructuralmente relacionadas y ambas son proteínas. La prolactina es fundamental en la preparación de las glándulas mamarias para la lactancia tras el parto, es totalmente necesaria para que la madre produzca leche. En muchos vertebrados, la prolactina también está relacionada con el comportamiento de la madre. Además de su conocido papel en el proceso reproductivo, en muchas especies la prolactina también interviene en la regulación de los equilibrios hídrico

e iónico. Más recientemente se ha visto que la prolactina también puede actuar como un mediador químico del sistema inmunario y que es importante en la formación de vasos sanguíneos nuevos (angiogénesis). A diferencia de las hormonas trópicas, la prolactina actúa directamente sobre los tejidos diana y no por medio de otras hormonas.

La hormona del crecimiento **GH**, también llamada hormona somatotrófica, desempeña un papel fundamental en el control del crecimiento corporal por su efecto estimulante de la mitosis, y sobre la síntesis del RNA mensajero y de las proteínas, sobre todo en los tejidos nuevos de los vertebrados jóvenes. La hormona del crecimiento actúa directamente sobre éste y sobre el metabolismo, y también lo hace indirectamente, por medio de una hormona polipeptídica, el **factor de crecimiento tipo insulina (IGF)** o somatomedina, que se produce en el hígado.

La única hormona de la hipófisis anterior que se produce en el lóbulo intermedio es la **hormona estimulante de los melanocitos (MSH)**. En los peces, tanto cartilagineos como óseos, los anfíbios y los reptiles, la MSH es una hormona de acción directa que estimula la dispersión de la melanina en el interior de los melanocitos, lo que produce el oscurecimiento de la piel. En las aves y los mamíferos, la MSH es producida por las células de la hipófisis anterior, pero su papel fisiológico aún se desconoce. Parece que la MSH no está relacionada con la pigmentación de los animales endotermos, aunque causa un oscurecimiento de la piel en el hombre cuando se inyecta en la circulación. Hasta hace poco muchos endocrinólogos consideraban a la MSH como una hormona vitelógena en los mamíferos, pero algunos se han vuelto a interesar por ella, ya que diversos estudios parecen indicar que produce un aumento de la memoria y del crecimiento de los fetos. Además, la MSH ha sido aislada en ciertas regiones del hipotálamo, donde se ha relacionado con la regulación del comportamiento alimentario y del metabolismo en los mamíferos adultos. Aún queda por dilucidar si la MSH desempeña un papel parecido durante el desarrollo. La MSH y la ACTH derivan de una molécula precursora (pro-opiomelanocortina o POMC), que se transcribe y se traduce a partir de un único gen.

## Hipófisis posterior

El hipotálamo también es el origen de dos hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis (Tabla 34-1). Son producidas por células neurosecretores del hipotálamo, cuyos axones se extienden por el infundíbulo y el interior del lóbulo posterior de la hipófisis. Estas hormonas se secretan desde las terminaciones de dichos axones, muy cerca de los capilares sanguíneos, en los que penetran las hormonas cuando son liberadas (Figura 34-5). Por lo tanto, el lóbulo posterior de la hipófisis no es una auténtica glándula endocrina, pero sí el almacén y centro de liberación de hormonas que, en realidad, se producen en el hipotálamo. Las dos hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis de los mamíferos, oxitocina y vasopresina, químicamente son muy similares. Ambas son polipeptidos formados por ocho aminoácidos (octopéptidos, Figura 34-7). Estas hormonas están entre las más raras del cuerpo, ya que son capaces de producir una respuesta a los pocos segundos de haber sido liberadas desde el lóbulo posterior de la hipófisis.

La **oxitocina** tiene dos importantes funciones relacionadas con la reproducción en las hembras adultas de los mamíferos. Estimula la contracción de los músculos lisos del útero durante el parto, por lo que en la práctica médica se utiliza para provocar las contracciones en los partos largos y para prevenir hemorragias uterinas después del nacimiento. La segunda acción de la oxitocina es la expulsión de la leche

Tabla 34-1  
Hormonas de la hipófisis de los vertebrados

Hormona	Naturaleza química	Acción principal	Control del hipotálamo
<b>Adenohipófisis</b>			
(Lóbulo anterior)			
Hormona estimulante de la tiroides (TSH)	Glucoproteína	Estimula la síntesis y secreción de hormona tiroidea	Hormona liberadora de TSH (TRH)
Hormona folículo-estimulante (FSH)	Glucoproteína	Hembras: estimula la maduración de los folículos y síntesis de estrógenos Machos: estimula la producción de espermatozoides	Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) <sup>1</sup>
Hormona luteinizante (LH)	Glucoproteína	Hembras: estimula la ovulación, la formación del cuerpo lúteo, y la síntesis de estrógenos y progesterona Machos: estimula la secreción de testosterona	Hormona liberadora de gonadotropina (GnRH) <sup>1</sup> Hormona inhibidora de la liberación de gonadotropina (GnIH) <sup>2</sup>
Prolactina (PRL)	Proteína	Estimula el crecimiento de las glándulas mamarias y la producción de leche; las respuestas inmunológicas y la angiogénesis en los mamíferos; el cuidado de la prole, y los equilibrios iónico e hídrico en los vertebrados inferiores	Dopamina (hormona inhibidora de la liberación de prolactina, o PIF) Factor liberador de prolactina (PRF) <sup>3</sup>
Hormona del crecimiento (GH) (somatotropina)	Proteína	Estimula el crecimiento de los tejidos blandos y del hueso, la síntesis de proteínas, la movilización de glucógeno y el almacenamiento de grasas	Hormona liberadora de la hormona del crecimiento (GHRH) Hormona inhibidora de la liberación de la hormona del crecimiento (GHIH), o somatostatina
Hormona adrenocorticotrófica (ACTH)	Polipeptido	Estimula la síntesis de glucocorticoides por parte de la corteza de las glándulas adrenales	Hormona liberadora de corticotropina (CRH)
<b>Lóbulo intermedio<sup>4</sup></b>			
Hormona estimulante de los melanocitos (MSH)	Polipeptido	Aumenta la síntesis de melanina por los melanocitos de la epidermis de los ectotermos; funciones poco claras en los endotermos	Hormona inhibidora de la hormona estimulante de los melanocitos (MSHII)
<b>Neurohipófisis</b> (lóbulo posterior)			
Oxitocina	Octopéptido	Estimula la expulsión de leche y las contracciones uterinas; el comportamiento sexual y el mantenimiento de la pareja en especies monógamas	
Vasopresina <sup>5</sup> (hormona antidiurética o ADH)	Octopéptido	En los mamíferos aumenta la reabsorción renal de agua	
Vasotocina <sup>6</sup>	Octopéptido	Aumenta la reabsorción de agua	

<sup>1</sup>La GnRH regula tanto a la FSH como a la LH, pero algunos estudios recientes sugieren la existencia de una hormona liberadora de FSH independiente (FSH-IRH).

<sup>2</sup>Recientemente se ha descubierto la GnIH en aves y mamíferos.

<sup>3</sup>Las aves y algunos mamíferos carecen de lóbulo intermedio. En estos casos, la MSH se produce en el lóbulo anterior.

<sup>4</sup>En mamíferos.

<sup>5</sup>En todas las clases de los vertebrados excepto en los mamíferos, también se han identificado otras hormonas relacionadas con ella.

desde las glándulas mamarias con respuesta a la succión. En trabajos recientes se indica que la oxitocina también interviene en los comportamientos relacionados con el mantenimiento de la pareja en algunos cíclicidos (pequeños roedores) monógamos de ambas sexos.

La **vasopresina**, la segunda hormona del lóbulo posterior, actúa en los túbulos colectores del riñón incrementando la reabsorción de agua y limitando así el flujo de orina, como ya se ha descrito en la página 679. Por esta razón, en ocasiones se denomina **hormona antidiurética** o ADH. La vasopresina también incrementa la presión sanguínea por su efecto constricor generalizado sobre los músculos lisos de las arteriolas. Por último, la vasopresina también actúa

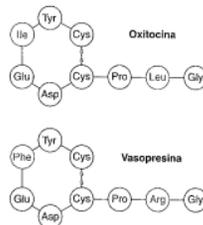
aumentando la sensación de sed, y por tanto afecta a los comportamientos relacionados con la acción de beber.

Todos los vertebrados mandibulados secretan dos hormonas del lóbulo posterior, que son bastante similares a las de los mamíferos. En todos los casos se trata de octopéptidos, pero hay alguna variación estructural debida a la sustitución de tres de los ocho aminoácidos de la molécula.

De todas las hormonas del lóbulo posterior, la **vasotocina** (Tabla 34-1) es la que tiene una distribución filogenética más amplia y parece ser la hormona ancestral a partir de la cual han evolucionado los otros octopéptidos. Se encuentra en todas las clases de los

### Figura 34-7

Hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis de los mamíferos. La oxitocina y la vasopresina están formadas por ocho aminoácidos (las dos moléculas de cisteína unidas por un puente disulfuro se consideran como un único aminoácido, la cisteína). La oxitocina y la vasopresina son idénticas, excepto por los aminoácidos sustituidos en las posiciones representadas en azul. Las abreviaturas representan los distintos aminoácidos.



vertebrados, con la excepción de los mamíferos. Es una hormona relacionada con el equilibrio hídrico en los anfibios, sobre todo en los sapos, en los que actúa conservando el agua mediante: (1) el aumento de la permeabilidad de la piel (para aumentar la absorción de agua desde el medio), (2) la estimulación de la reabsorción de agua en la vejiga urinaria, y (3) la reducción de la cantidad de orina. En los anfibios es donde mejor se conoce la acción de la vasotocina, pero parece que también realiza un papel en la conservación del agua en las aves y los reptiles.

### Epifisis (glándula pineal)

En todos los vertebrados, la parte dorsal del encéfalo, el diencéfalo (Figura 34-13, p. 737), da origen a una evaginación en forma de saco, denominada complejo pineal, que se encuentra inmediatamente por debajo del cráneo, en la línea media del encéfalo. En los vertebrados ectotermos, la epifisis está formada por un tejido glandular y un órgano sensorial fotoreceptor relacionado con las respuestas de la pigmentación y con los ritmos biológicos que dependen de la luz y la oscuridad. En las lampreas, muchos anfibios, los lagartos y en el tuatara (*Sphenodon*, p. 580), el órgano fotoreceptor mediano está muy bien desarrollado y tiene estructuras análogas al cristalino y a la córnea de los ojos normales, motivo por el cual en algunas ocasiones se le ha denominado "el tercer ojo". En las aves y los mamíferos, el complejo pineal ha evolucionado hasta formar una estructura totalmente glandular, denominada **glándula pineal** o **epifisis**. La epifisis produce la hormona **melatonina**. La secreción de melatonina está muy afectada por la exposición a la luz. Su producción es pequeña durante el día y grande durante la noche. En los vertebrados no mamíferos, la epifisis es responsable del mantenimiento de los **ritmos circadianos** (ritmos autogenerados o endógenos, con una duración aproximada de 24 horas). Un ritmo circadiano actúa como un reloj biológico para muchos procesos fisiológicos que siguen un patrón regular.

En los mamíferos, una parte del hipotálamo, llamada **núcleo supraquiasmático**, ha asumido el papel de "marcapasos circadiano" principal, aunque la epifisis sigue produciendo melatonina durante la noche y sirve para reforzar los ritmos circadianos controlados por el núcleo supraquiasmático. En las aves y los mamíferos, en los que los ritmos reproductores estacionales están regulados por el **fotoperiodo**, la melatonina tiene un papel fundamental en la regulación temporal de la actividad de las gónadas. En los animales que se reproducen cuando los días son largos, como por ejemplo el caballo, el hurón, el hástner y algunos ratones, la poca estimulación debida a la luz durante los largos días de otoño causa un aumento en la secreción de

melatonina, y en estas especies, la actividad reproductora se detiene durante los meses del invierno. La mayor cantidad de horas diurnas durante la primavera provoca un efecto contrario y la actividad reproductora se reanuda. Los animales que se reproducen en épocas en las que los días son cortos, como es el caso de los ciervos de cola blanca, los zorro plateados, las mofetas y las ovejas, se ven estimulados por la reducida duración de los días del otoño; en estos animales, el aumento del nivel de melatonina durante el otoño está asociado con el incremento de las actividades reproductoras. En ambos casos el papel de la melatonina es indirecto, ya que por sí misma ni estimula ni inhibe los procesos reproductores.

La epifisis produce otros efectos poco llamativos y no totalmente conocidos sobre los ritmos circadianos y anuales de los mamíferos que no dependen del fotoperiodo (como el hombre). Por ejemplo, la secreción de melatonina ha sido relacionada con irregularidades del sueño y del apetito, conocidas como enfermedades afectivas estacionales (SAD). Algunas personas que viven en zonas muy nortistas, donde durante el invierno los días son muy cortos, tienen producción de melatonina elevada, suelen tener depresiones durante el invierno, pasan mucho tiempo durmiendo y pueden entrar en períodos en los que tienen un gran apetito. En muchos casos estos trastornos invernales pueden tratarse con lámparas solares que emitan todo el espectro luminoso, esta exposición a la luz hace que disminuya la secreción de melatonina por parte de la epifisis. Los trastornos de los ritmos fisiológicos asociados con los viajes en avión largos (jet-lag), con los turnos de trabajo y con el envejecimiento también se han relacionado con ritmos inapropiados de producción de melatonina.

### Neuropeptidos encefálicos

En ningún lugar es menos evidente la distinción entre los sistemas endocrino y nervioso, que en este último, el sistema nervioso. Se ha descubierto una serie, cada día más numerosa, de neuropeptidos similares a hormonas, tanto en el sistema nervioso central como en el periférico, y tanto entre los vertebrados como entre los invertebrados. En los mamíferos se han localizado aproximadamente 40 neuropeptidos (cadena corta de aminoácidos), mediante el empleo de técnicas de inmunología y de anticuerpos, o por técnicas de visualización al microscopio en secciones histológicas, y la lista continúa creciendo. Se sabe que muchos desempeñan una doble función: son capaces de comportarse como hormonas, transportando señales desde las células glandulares hasta las células diana, y también como neurotransmisores, transmitiendo señales entre las células nerviosas. Por ejemplo, tanto la oxitocina como la vasopresina se han descubierto en diversos lugares del encéfalo mediante métodos inmunológicos. En relación con esto está la sugestiva observación de ciertos experimentos en los que se ha inyectado una mínima cantidad de vasopresina a personas y animales, y en los que se ha podido observar que estos sujetos muestran un incremento de la capacidad de aprendizaje y de la memoria. Este efecto de la vasopresina en los tejidos del encéfalo no puede ser visto con su bien conocida función antidiurética en el tene nocturno (p. 679). Varias hormonas, como la gastrina y la colecistoquinina (p. 721), a las que antiguamente sólo se les suponía una función en el tubo digestivo, también se han encontrado en la corteza cerebral, el hipocampo y el hipotálamo. Además de su papel gastrointestinal, se sabe que la colecistoquinina también actúa en el control del apetito y puede tener otras funciones como neuroregulador encefálico.

Uno de los grandes avances en este campo fue el descubrimiento en 1975 de las endorfinas y las encefalinas, neuropeptidos que se unen a los receptores narcóticos y son importantes en la percepción

del placer y del dolor (nota al margen en p. 745). Was endorfinas y encefalinas también se encuentran en los circuitos encefálicos que modulan diversas funciones no relacionadas ni con el placer ni con el dolor, como por ejemplo las de control de la presión sanguínea, la temperatura corporal, el movimiento del cuerpo, la alimentación y la reproducción. Aún más interesante es que las endorfinas derivan del mismo precursor químico, prohormona (POMC), que las hormonas ACTH y MSH de la hipófisis anterior.

La técnica de radioinmunoensayo desarrollada por Solomon Berson y Rosalyn Yalow, alrededor de 1960, revolucionó la endocrinología y la neuropeptidología. Primero se obtienen anticuerpos de una hormona de interés (por ejemplo, la insulina) inyectando la hormona en cobayas o conejos. Luego, cantidades pequeñas de insulina marcada radiactivamente y de anticuerpos contra la insulina sin marcar se mezclan con la muestra de plasma que se pretende valorar. La insulina propia y la radiactiva compiten por los anticuerpos. Cuanta más insulina haya en la muestra, menor cantidad de insulina radiactiva se fijará a los anticuerpos. Entonces la insulina que se ha unido y la libre se separan y se miden sus radiactividades, junto con las de unas soluciones patrón adecuadas con unas cantidades de insulina conocidas, para poder determinar la cantidad de insulina presente en la muestra de sangre. El método es tan sensible que se puede medir el equivalente a un terrón de azúcar disuelto en uno de los Grandes Lagos.

### Prostaglandinas y citoquinas

#### Prostaglandinas

Las **prostaglandinas** son sustancias derivadas de ácidos grasos insaturados de cadena larga que fueron descubiertas en la década de 1930 en el líquido seminal. Al principio se pensó que eran producidas por la próstata (de ahí su nombre), pero en la actualidad se han encontrado prácticamente en todos los tejidos de los mamíferos. Las prostaglandinas actúan como hormonas locales que realizan acciones diferentes en muchos tejidos distintos, por ello hace una descripción generalizada de sus efectos es bastante difícil. No obstante, muchos de los efectos están relacionados con la musculatura lisa. En algunos tejidos, las prostaglandinas regulan la vasodilatación o la vasoconstricción, ejerciendo su acción sobre la musculatura lisa de las paredes de los vasos sanguíneos. Se sabe que también estimulan las contracciones de los músculos lisos del útero durante el parto. También hay algunas evidencias de que una producción demasiado elevada de prostaglandinas uterinas produce los síntomas de las menstruaciones dolorosas (dismenorrea) que padecen muchas mujeres. En la actualidad se están experimentando diversos inhibidores de las prostaglandinas para aliviar estos síntomas. Entre otras acciones de las prostaglandinas se pueden citar el incremento de la sensación de dolor en algunos tejidos dañados, la intervención en las respuestas inflamatorias y una cierta relación con los procesos febriles.

#### Citoquinas

Durante varios años se ha sabido que las células del sistema inmunitario, de algún modo, se comunicaban unas con otras y que esta comunicación era fundamental para que se produjera una respuesta

inmunitaria adecuada. En la actualidad se sabe que un gran grupo de hormonas polipeptídicas, denominadas **citoquinas** (p. 777), intervienen en la comunicación entre las células que participan en las respuestas inmunitarias. Las citoquinas pueden afectar a las células que las secretan, a las células cercanas y, como otras hormonas, a las células alejadas. Sus células diana han de poseer receptores específicos para que las citoquinas se unan a la superficie de la membrana. Las citoquinas son las responsables de la coordinación de un entramado, y en el que algunas células diana se activan, son estimuladas para que se dividan y, frecuentemente, secretan sus propias citoquinas. La misma citoquina que activa ciertas células puede inhibir la división de otras células diana. Las citoquinas también están relacionadas con la formación de la sangre y recientemente se ha empezado a estudiar su participación en la regulación del equilibrio energético por el sistema nervioso central.

### Hormonas del metabolismo

Otro grupo importante de hormonas controla el complicado equilibrio de las actividades metabólicas. El ritmo de las reacciones químicas intracelulares a menudo está regulado por largas secuencias de enzimas (Capítulo 4, p. 60). Aunque dichas secuencias son complejas, cada paso del proceso está autorregulado mientras que el equilibrio entre sustrato, enzima y producto permanece estable. No obstante, las hormonas pueden alterar la acción de las principales enzimas de un proceso metabólico, y de este modo acelerar o inhibir todo el proceso. Las hormonas del metabolismo más importantes son las que se producen en el tiroides, el paratiroides, las glándulas adrenales y el páncreas, así como la hormona del crecimiento que se produce en la hipófisis anterior. Por último, también hay que considerar a una hormona endocrina al tejido adiposo blanco, ya que en él se secretan muchos péptidos, llamados adipocinas, algunos de los cuales intervienen en la regulación del metabolismo.

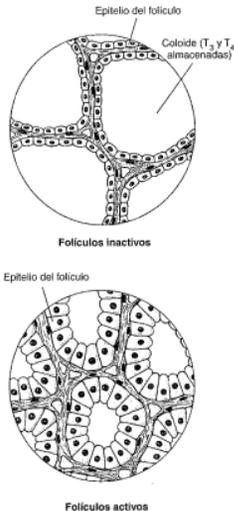
### Hormonas tiroideas

La glándula tiroidea es una gran glándula endocrina situada en el cuello de todos los vertebrados. El tiroides está constituido por miles de pequeñas unidades esfericas, denominadas folículos, donde se sintetizan y almacenan, y desde donde se liberan a la sangre, según se necesitan, dos hormonas tiroideas, la **triyodotironina** y la **tiroxina** (hormonas  $T_3$  y  $T_4$ , respectivamente). El tamaño de los folículos, y la cantidad de  $T_3$  y  $T_4$  que contienen, dependen de la actividad de la glándula (Figura 34-8). En los mamíferos, el tiroides también secreta una tercera hormona, la **calcitonina**, cuya función se discute en el apartado dedicado al metabolismo del calcio (p. 764).

Una de las características exclusivas del tiroides es su elevada concentración de **yodo**; en la mayoría de los animales esta glándula contiene más de la mitad del total de yodo almacenado en el cuerpo. Las células epiteliales de los folículos tiroideos capturan activamente el yodo de la sangre y lo combinan con un aminoácido, la tiroína, formando las dos hormonas tiroideas. Cada molécula de  $T_3$  tiene tres átomos de yodo, mientras que la  $T_4$  tiene cuatro. La  $T_3$  se forma en mucha mayor cantidad que la  $T_4$ , pero en muchos animales la  $T_4$  es la hormona fisiológicamente más activa. Actualmente se considera que la  $T_4$  es un precursor de la  $T_3$ . Las acciones más importantes de estas hormonas son (1) estimular el crecimiento y el desarrollo normal del sistema nervioso durante el crecimiento de los animales, y (2) estimular el ritmo metabólico.

Figura 34-8

Aspecto de los folículos de las glándulas tiroideas al microscopio (aproximadamente  $\times 350$ ). Cuando están inactivos están hinchados y llenos de un coloides, forma en que se almacenan las hormonas tiroideas, y las células epiteliales aparecen aplastadas. Cuando se activan, el coloides desaparece al secretarse las hormonas tiroideas en el torrente circulatorio y aumenta mucho el tamaño de las células epiteliales.

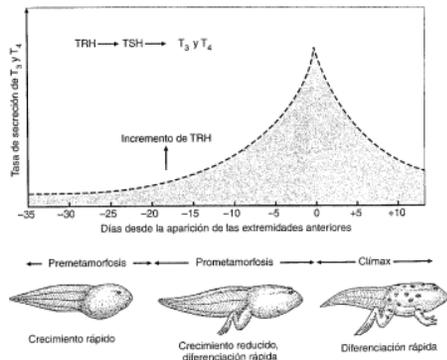


Una hiposecreción de hormona tiroidea en los peces, las aves y los mamíferos disminuye ostensiblemente el crecimiento, en especial el del sistema nervioso. Los humanos que padecen de **cretinismo**, un tipo de enanismo con retraso mental, son un trágico producto del mal funcionamiento del tiroide desde una edad muy temprana. Por el contrario, la hipersecreción de hormonas tiroideas produce un desarrollo precoz en todos los vertebrados, en particular en los peces y los anfibios. En las ranas y los sapos, la transformación de los renacuajos acuáticos y herbívoros, sin pulmones ni patas, en adultos semiterrestres o terrestres y carnívoros, con pulmones y tetrapodos, se produce cuando la glándula tiroidea se activa al final del período de vida larvaria. La metamorfosis se desencadena cuando el nivel de las hormonas tiroideas en sangre se eleva (Figura 34-9). En las ranas, el crecimiento posterior a la metamorfosis está controlado por la hormona del crecimiento.

El control del consumo de oxígeno y de la producción de calor en las aves y los mamíferos es la acción mejor conocida de las hormonas tiroideas. El tiroide mantiene la actividad metabólica de los homeómeros (aves y mamíferos) a nivel normal. La hipersecreción de hormonas tiroideas acelera los procesos metabólicos hasta en un 50%, produciendo irritabilidad, nerviosismo, taquicardia, intolerancia a los ambientes cálidos y pérdida de peso, a pesar de que se incrementa el apetito. La hiposecreción de hormonas tiroideas ralentiza las actividades metabólicas, lo que puede producir una pérdida de celeridad de las actividades mentales de alerta, ralentización del ritmo cardiaco, debilidad muscular, aumento de la sensibilidad al frío y aumento de peso. Una de las funciones importantes del tiroide es ayudar a que los animales se adapten a los ambientes fríos incrementando la producción de calor. Las hormonas tiroideas estimulan a las células para que produzcan más calor y almacenen menos energía química (ATP); en otras palabras, las hormonas tiroideas *reducen* la eficacia de la fosforilación oxidativa celular (p. 67). Por ello, muchos mamíferos adaptados al frío tienen más apetito y comen más durante el invierno que en el verano, aunque su actividad sea aproximadamente la misma en ambas estaciones. En invierno, una gran parte del alimento se convierte directamente en calor para el cuerpo.

Figura 34-9

Efecto de las hormonas tiroideas ( $T_3$  y  $T_4$ ) sobre el crecimiento y la metamorfosis de la rana. La liberación de TRH desde el hipotálamo, al final de la etapa de premetamorfosis, pone en marcha unos cambios hormonales (aumento de los niveles de TSH,  $T_3$  y  $T_4$ ) que conducen a la metamorfosis. Los niveles de hormonas tiroideas son máximos en el momento en el que aparecen las extremidades anteriores.



La síntesis y liberación de las hormonas tiroideas están reguladas por la hormona tirotrópica (TSH) del lóbulo anterior de la hipófisis (Tabla 34-1). A su vez, la TSH está regulada por la hormona liberadora de tirotrópina (TRH) del hipotálamo. Como se ha señalado en la página 760, la TRH forma parte de un grupo de sustancias reguladoras que controlan a las hormonas trópicas de la hipófisis anterior. El control que ejerce la TRH y la TSH sobre la actividad del tiroide es un magnífico ejemplo de retroalimentación negativa (p. 756). No obstante, este mecanismo puede anularse totalmente por un estímulo nervioso, por ejemplo, por exposición al frío, se puede estimular directamente un incremento en la liberación de TRH y, en consecuencia, de TSH.

Hace algunos años, entre los habitantes de la región de los Grandes Lagos, en Estados Unidos y en Canadá, así como en otros lugares de la tierra, como por ejemplo en los Alpes suizos, era bastante frecuente una enfermedad denominada bocio. Esta enfermedad consiste en el aumento del tamaño de la glándula tiroide debido a una deficiencia de yodo en la dieta. Así, el nivel de TSH aumenta por la disminución de la retroalimentación negativa de la hormona tiroidea. La hiperestimulación del tiroide por la TSH hace que se produzca hormona tiroidea con una cantidad insuficiente de yodo, lo que provoca una hipertrofia de la glándula, que en ocasiones es tan acusada que toda la región del cuello aparece abultada (Figura 34-10). El bocio producido por la carencia de yodo es raro en Estados Unidos, ya que el consumo de sal yodada está muy extendido. Sin embargo, se estima que aún hoy hay 200 millones de personas que padecen diversos grados de esta enfermedad, la mayoría de ellas en zonas de alta montaña de Hispanoamérica, Europa y Asia.

### Regulación hormonal del metabolismo del calcio

Las **glándulas paratiroides** están muy relacionadas con la glándula tiroide, y en algunos casos se encuentran incluidas en su interior. En el hombre hay dos pares de estas pequeñas glándulas, pero su número y posición son diferentes en otros vertebrados. Fueron descubiertas a finales del siglo XIX, cuando se comprobó que los efectos mortales de la eliminación quirúrgica del tiroide se debían a la extirpación, junto a éste, de las glándulas paratiroides, que hasta entonces se desconocían. En las aves y los mamíferos, incluido el hombre, la extirpación de las glándulas paratiroides produce un rápido descenso de la cantidad

de calcio en sangre, lo que provoca un grave aumento de la excitabilidad del sistema nervioso, fuertes espasmos musculares, tetania y, finalmente, la muerte. Posteriormente se descubrió que las glándulas paratiroides secretan una hormona, la **hormona paratiroidea (PTH)**, que es fundamental para el mantenimiento de la homeostasis del calcio. Los iones de calcio son sumamente importantes para la formación de unos huesos sanos. Además, son necesarios por sus funciones como neurotransmisores y liberadores de hormonas, para la contracción muscular, para la estimulación intracelular y para la coagulación de la sangre.

Antes de ver cómo las hormonas mantienen la homeostasis del calcio es conveniente conocer algo del metabolismo de los minerales en el hueso, que es un gran depósito tanto de calcio como de fósforo (véase la estructura y función del hueso, Capítulo 29, p. 650). En el especie humana, los huesos contienen aproximadamente el 98 % del calcio y el 80 % del fósforo de todo el cuerpo. Sólo los dientes son más duraderos que los huesos, como se pone de manifiesto por la existencia de huesos fósiles de millones de años de antigüedad, no obstante, durante la vida de los vertebrados están en estado de constante renovación. Las células "constructoras" del hueso (**osteoblastos**), sintetizan las fibras orgánicas y las glucoproteínas de la matriz del hueso, que posteriormente se mineralizan mediante el depósito de una forma de fosfato cálcico conocido como hidroxapatita. Las células de reabsorción del hueso (**osteoclastos**), son células gigantes que disuelven la matriz ósea, liberando calcio y fósforo hacia la sangre. Estas actividades opuestas permiten que el hueso esté remodelándose constantemente, sobre todo durante el crecimiento de los animales, para que se puedan conseguir las mejoras estructurales que contrarresten los nuevos esfuerzos mecánicos del cuerpo. Además, los huesos constituyen una reserva grande y accesible de minerales, que pueden emplearse cuando el cuerpo los necesita para requerimientos celulares generales.

El nivel de calcio en sangre se mantiene gracias a la acción de tres hormonas que coordinan la absorción, el almacenamiento y la excreción de los iones de calcio. Si el nivel de calcio en la sangre desciende ligeramente, las glándulas paratiroides aumentan la producción de **PTH**, que estimula a los osteoclastos para que disuelvan el hueso adyacente a células óseas, liberándose así calcio y fósforo en la sangre, y normalizándose en ella el nivel de calcio. La PTH también hace que disminuya el ritmo de excreción del calcio en el riñón, y que aumente la producción de la hormona 1,25-dihidroxivitamina  $D_3$ . El nivel de PTH en sangre es inversamente proporcional al de calcio, como se muestra en la Figura 34-11.

Figura 34-10

Un enorme bocio producido por la deficiencia de yodo. La hiperestimulación debida al exceso de TSH hace que el tiroide aumente enormemente de tamaño, para poder extraer de la sangre una cantidad de yodo suficiente para sintetizar la cantidad de hormonas tiroideas que el cuerpo necesita.

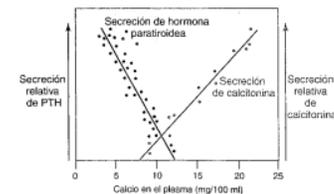


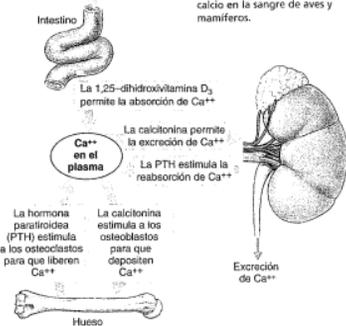
Figura 34-11

Forma en que las tasas de secreción de hormona paratiroidea (PTH) y de calcitonina responden a los cambios del nivel de calcio en sangre en los mamíferos.

## Calcio en la dieta

## Figura 34-12

Regulación del nivel de calcio en la sangre de aves y mamíferos.



La segunda hormona relacionada con el metabolismo del calcio en todos los tetrápodos es un derivado de la vitamina D<sub>3</sub>. La vitamina D<sub>3</sub> como el resto de ellas, es una necesidad dietética, pero a diferencia de las demás vitaminas, la vitamina D<sub>3</sub> también puede sintetizarse en la piel a partir de un precursor, mediante irradiación con luz ultravioleta del sol. La vitamina D<sub>3</sub> se convierte entonces en una forma hormonal, la **1,25-dihidroxivitamina D<sub>3</sub>**, oxidándose en dos pasos. Esta hormona esteroide es imprescindible para la absorción activa del calcio en el tubo digestivo (Figura 34-12). La producción de la 1,25-dihidroxivitamina D<sub>3</sub> se estimula por una baja concentración de fósforo en el plasma y por el incremento de la secreción de PTH.

En el hombre, una deficiencia de vitamina D<sub>3</sub> produce el raquitismo, una enfermedad que se caracteriza por un bajo nivel de calcio en la sangre y por la posesión de unos huesos débiles y pobremente calcificados, que tienden a encorvarse bajo el peso del cuerpo y por los esfuerzos posturales y gravitacionales. El raquitismo ha sido calificado como la enfermedad de los inviernos norteros, donde la insolation es mínima. Fue bastante común en las ciudades de Inglaterra y Europa continental, ocasionado por la contaminación atmosférica.

La tercera hormona calcio-reguladora, la **calcitonina**, es secreta por unas células especiales (células C) del tiroides de los mamí-

feros y por la glándula ultimobranquial en los demás vertebrados. La calcitonina se libera como respuesta a niveles elevados de calcio en la sangre. Rápidamente suprime la liberación de calcio desde los huesos, disminuye la absorción intestinal de calcio e incrementa su excreción por el riñón. Así, la calcitonina protege al cuerpo contra un peligroso incremento del nivel de calcio en sangre, de forma opuesta a como la hormona paratiroides lo protege frente a los peligrosos descensos del nivel de calcio en sangre (Figura 34-12). La calcitonina se ha encontrado en todos los grupos de vertebrados, pero su papel funcional aún se desconoce ya que, al menos en la especie humana, no es necesario administrar calcitonina para que se mantenga la homeostasis del calcio, incluso después de haber extirpado quirúrgicamente el tiroides (también se eliminan las células C).

## Hormonas de la corteza adrenal

La glándula adrenal de los mamíferos es una glándula doble constituida por dos tipos de tejidos de naturaleza glandular, no relacionados entre sí: una región externa de células adrenocorticales, la **corteza**, y una región interna de células especializadas, la **médula** (Figura 34-13). En los vertebrados no mamíferos, las células homólogas de las adrenocorticales y las medulares se disponen de forma bastante diferente: pueden estar entremezcladas, o estar bien diferenciadas, pero en ningún caso se disponen como una médula y una corteza, como sucede en los mamíferos.

En el tejido adrenocortical se han aislado al menos 30 compuestos diferentes, todos ellos muy relacionados con los compuestos lipídicos conocidos como esteroides. Sólo unos pocos de estos compuestos son auténticas hormonas esteroideas, la mayoría de ellos son intermediarios en la síntesis de las hormonas esteroideas a partir del **colesterol** (Figura 34-14). Las hormonas corticosteroideas se clasifican normalmente en dos grupos, de acuerdo con su función: glucocorticoides y mineralocorticoides.

Los **glucocorticoides**, como el **cortisol** (Figura 34-14) y el **corticosterona**, están relacionados con el metabolismo de los alimentos, la inflamación y el estrés. Estimulan la síntesis de glucosa a partir de compuestos diferentes de los hidratos de carbono, en particular a partir de los aminoácidos y las grasas. El efecto de este proceso, llamado **gluconeogénesis**, es un aumento del nivel de glucosa en sangre, lo que proporciona a los músculos y al tejido nervioso una fuente de energía rápidamente asequible. Los glucocorticoides también son importantes, ya que disminuyen la respuesta inmunitaria en diferentes procesos inflamatorios. Dado que diversas enfermedades del hombre son enfermedades inflamatorias (por ejemplo, las alergias, la hipersensibilidad y la artritis reumatoide), estos corticosteroideos tienen unas importantes aplicaciones médicas.

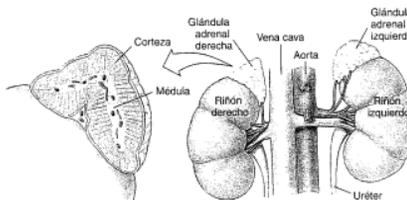
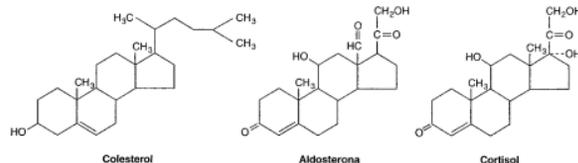


Figura 34-13

Glándulas adrenales humanas, en las que se muestran su estructura general y su posición sobre los riñones. Las hormonas esteroideas se producen en la corteza y la glándula y las hormonas simpáticas, epinefrina y norepinefrina, se producen en la médula.

## Figura 34-14

Hormonas de la corteza de la glándula adrenal. El **cortisol** (un glucocorticoide) y la **aldosterona** (un mineralocorticoide) son dos de las diversas hormonas esteroideas que se sintetizan a partir del **colesterol** en la corteza de las glándulas adrenales.



El síntesis y secreción de los glucocorticoides está controlada principalmente por la ACTH de la hipófisis anterior (Figura 34-6) y, a su vez, la ACTH está bajo el control de la hormona liberadora de corticotropina (CRH) que se produce en el hipotálamo (Tabla 34-1). Como en el control hipofisario del tiroides, entre la CRH, la ACTH y la corteza adrenal hay un mecanismo de retroalimentación negativa (Figura 34-3). Un incremento de la liberación de glucocorticoides suprime la liberación de CRH y ACTH, como consecuencia disminuyen los niveles de CRH y ACTH en sangre, lo que inhibe la liberación de más glucocorticoides desde la corteza adrenal. Cuando disminuye el nivel de glucocorticoides en sangre, se produce el proceso contrario: aumenta la liberación de CRH y ACTH, lo que a su vez estimula la secreción de más glucocorticoides. Se sabe que también se produce CRH ante estímulos debidos a la tensión nerviosa.

Las hormonas esteroideas adrenales, especialmente los glucocorticoides, tienen un notable efecto en la eliminación de los síntomas de la artritis reumatoide, las alergias y diferentes enfermedades del tejido conectivo, la piel y la sangre. En un estudio realizado en 1948 por P. S. Hench y sus colaboradores en la Clínica Mayo, se afirmó que la cortisona eliminaba drásticamente el dolor y la parálisis de la artritis avanzada; desde ese momento, las hormonas esteroideas fueron acalladas por los médicos como "medicamentos milagrosos". No obstante, el optimismo pronto disminuyó, cuando se pusieron de manifiesto los graves efectos secundarios que siempre acompañan a la administración prolongada de los esteroides antiinflamatorios. Las terapias con esteroides adormecen la corteza adrenal, desvinculándola, y se puede llegar a perder permanentemente la capacidad del cuerpo para producir sus propias esteroides. Actualmente los tratamientos a base de esteroides se aplican con precaución, desde que se ha comprendido que la respuesta inflamatoria es un mecanismo de defensa necesario.

Los **mineralocorticoides**, el segundo grupo de corticosteroideas, son los que regulan el equilibrio salino. La **aldosterona** (Figura 34-14) es, con mucho, el esteroide más importante de este grupo. Favorece la reabsorción de sodio y la secreción tubular de sodio en los riñones. Como en la dieta de la mayoría de los animales normalmente hay escasez de sodio y exceso de potasio, los mineralocorticoides desempeñan un papel fundamental en el mantenimiento del equilibrio de los electrolitos en sangre. Esta regulación del equilibrio salino por parte de la aldosterona está controlada por el complejo renina-angiotensina y por los niveles de iones de potasio en la sangre (p. 677).

El tejido adrenocortical también produce **andrógenos** (Gr. *andros*, hombre; *g*, *genesis*, origen) que, como su nombre indica, tienen un efecto parecido al de la hormona sexual masculina, la testosterona. Los andrógenos de la glándula adrenal favorecen algunos de los cambios del desarrollo, como el "estirón" en el crecimiento que se produce durante la pubertad en los jóvenes de ambos sexos. El desarrollo reciente de los denominados **esteroides anabolizantes**,

hormonas sintéticas parecidas a la testosterona, ha conducido a la utilización abusiva de éstos por muchos atletas.

El uso de esteroides anabolizantes por parte de algunos atletas se convirtió en noticia de primera plana cuando Ben Johnson fue descubierto, tras haber ganado la medalla de oro en la carrera de 100 m lisos en los Juegos Olímpicos de 1988. A pesar de la condena generalizada por parte del Comité Olímpico Internacional, los médicos y todas las autoridades deportivas, existe un programa clandestino de experimentación con esteroides anabolizantes en el que están implicados muchos deportistas, tanto aficionados como profesionales, de numerosos países. Estos compuestos sintéticos (y también la testosterona y sus precursores) producen hipertrofia de los músculos esqueléticos y los deportistas pueden alcanzar marcas que sólo dependen de la fuerza física. Desgraciadamente, también tienen unos peligrosos efectos secundarios, incluyendo atrofia testicular (e infertilidad), períodos de irritabilidad, funcionamiento anormal del hígado y enfermedades cardiovasculares. Estudios recientes sugieren que el abuso de la utilización de los esteroides por los adolescentes está aumentando. La mayoría de los usuarios son hombres y mediante encuestas realizadas en 2004 se ha sabido que eran utilizados por el 2.4% de los estudiantes de décimo grado y por el 3.4% de los alumnos de duodécimo grado. Esto representa un incremento significativo respecto a las encuestas realizadas en 1991, cuando eran usadas por el 1.8% de los alumnos de décimo grado y por el 2.1% de los alumnos de duodécimo grado (<http://www.dugablog.gov/Infofacts/Steroids.html>). El uso de estos compuestos por parte de adultos y atletas profesionales no está bien documentado, aunque los casos anecdóticos ponen de manifiesto que el empleo de estas sustancias está bastante extendido entre los practicantes de diversos deportes.

El *U.S. National Baseball Hall of Fame* ha rechazado a algunas de las estrellas de este deporte debido a las sospechas de que usaban esteroides, un caso muy controvertido es el de Mark McGwire, que en 1998 estableció un récord de 70 *home runs* como jugador de los St. Louis Cardinals, pero que se sospecha que consumía esteroides.

## Hormonas de la médula adrenal

Las células de la médula de la glándula adrenal producen dos hormonas (noradrenalina) similares: **epinefrina** (adrenalina) y **norepinefrina** (noradrenalina). La médula adrenal difiere embriológicamente del mismo tejido que da lugar a las neuronas postganglionares del sistema simpático en el sistema nervioso autónomo (p. 739). La norepinefrina actúa como neurotransmisor en las terminaciones de los axones simpáticos. De esta forma, funcional y embriológicamente la médula adrenal puede considerarse como un ganglio simpático de tamaño muy grande.

No es de extrañar que las hormonas de la médula adrenal y el sistema nervioso simpático produzcan los mismos efectos generales en

el cuerpo. Estos efectos, básicamente están relacionados con las respuestas ante las emergencias, como por ejemplo ante un susto o ante un estado emocional fuerte, la huida ante un peligro, en las luchas, la falta de oxígeno o ante una pérdida sanguínea o cuando se produce dolor. Walter B. Cannon, famoso por sus estudios sobre la homeostasis (p. 667), llamó a ante respuestas de "lucha o huida", ya que son muy adecuadas para la supervivencia. Todos sabemos que cuando nos asustamos o cuando tenemos alguna emoción fuerte nos aumenta el ritmo cardíaco, se nos "encoge" el estómago, se nos seca la boca, nos tiemblan los músculos, tenemos una sensación general de ansiedad y nos aumenta el nivel de consciencia. Estas reacciones son atribuibles al aumento de la actividad del sistema nervioso simpático y a la liberación rápida de epinefrina y norepinefrina desde la médula adrenal a la sangre. La estimulación de la médula adrenal por el sistema nervioso simpático prolonga el efecto de activación de dicho sistema.

La epinefrina y la norepinefrina tienen otros muchos efectos que no nosamos, incluyendo la constricción de las arteriolas (lo que unido al aumento del ritmo cardíaco hace que aumente la presión sanguínea), la movilización del glucógeno y de las grasas almacenadas en el hígado para liberar glucosa y ácidos grasos con el objeto de obtener energía, el incremento del consumo de oxígeno y de la producción de calor, la aceleración de la coagulación sanguínea y la inhibición del tubo digestivo. Todos estos cambios preparan al cuerpo ante las emergencias y se activan cuando se produce alguna sensación de este tipo.

### Hormonas de las células de los islotes del páncreas

El páncreas es un órgano tanto endocrino como exocrino (Figura 34-15). La parte exocrina produce el jugo pancreático, una mezcla de enzimas digestivas e iones bicarbonato que se vierte en el tubo digestivo a través de uno o más conductos (Capítulo 32). Dispersos entre la extensa parte exocrina del páncreas hay gran cantidad de pequeños islotes de tejido, denominados **islotes de Langerhans** (Figura 34-15 y fotografía de la p. 753). Esta parte endocrina del páncreas sólo representa entre el 1% y el 2% del peso total del páncreas. Estos islotes carecen de conductos y secretan sus hormonas directamente en los vasos sanguíneos que se extienden por todo el páncreas.

Tres hormonas polipeptídicas son secretadas por distintos tipos de células en estos islotes: la **insulina**, producida por las **células beta**, el **glucagón**, producido por las **células alfa**, y una hormona descubierta hace poco llamada **polipéptido pancreático (PP)**, que también se produce en los islotes. La insulina y el glucagón tienen acciones antagónicas de gran importancia en el metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas. Las comidas ricas en hidratos de carbono estimulan la liberación de insulina a medida que aumenta el nivel de glucosa en la sangre tras la digestión y la absorción de dichos alimentos (p. 719). La insulina es fundamental para que las células, principalmente las de los músculos esqueléticos, puedan usar la glucosa de la sangre. La insulina favorece la entrada de la glucosa en las células, actuando sobre una molécula transportadora de glucosa que hay en la membrana celular. Aunque se ha demostrado que en las neuronas del sistema nervioso central hay moléculas transportadoras dependientes de la insulina, las neuronas no necesitan la presencia de insulina para que la glucosa penetre en ellas. Esta independencia de la insulina es muy importante ya que, a diferencia del resto de las células del cuerpo, las neuronas utilizan la glucosa, casi exclusivamente, como fuente de energía. No está clara la función exacta en el encéfalo de las moléculas transportadoras de glucosa dependientes de la insulina, pero ésta es importante en la regulación general de la ingestión de alimentos y en el control del peso corporal. Sin embargo, las demás células necesitan insulina para poder utilizar la glucosa; sin

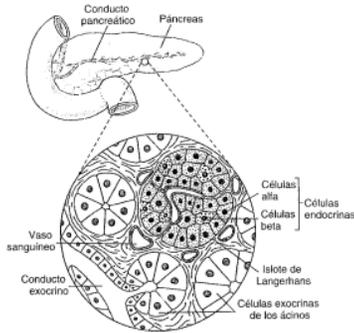


Figura 34-15

El páncreas está formado por tejidos glandulares de dos tipos: las células exocrinas de los acinos, que secretan jugos digestivos en el intestino a través del conducto pancreático, y las células endocrinas de los islotes de Langerhans, que secretan insulina, glucagón y polipéptido pancreático directamente en el torrente circulatorio.

insulina, el nivel de glucosa en sangre puede subir hasta valores anormalmente elevados, una condición llamada hiperglucemia. Cuando se alcanza una concentración que sobrepasa el nivel máximo de transporte del riñón (véase la nota de la p. 676), el azúcar (glucosa) aparece en la orina. La falta de insulina también impide la incorporación de aminoácidos por los músculos esqueléticos, y las grasas y proteínas de los músculos mismo se metabolizan para proporcionar energía. Las células literalmente "mueren de hambre", mientras que en la orina abundan las sustancias que el cuerpo necesita. Esta enfermedad debida a la falta de insulina, llamada **diabetes mellitus de tipo 1**, afecta aproximadamente al 5% de la población humana, con diferentes grados de gravedad. Si no se trata adecuadamente, puede dañar gravemente los riñones, los ojos y los vasos sanguíneos, y puede reducir enormemente la esperanza de vida. Las personas también pueden desarrollar una insensibilidad a la insulina o **diabetes mellitus de tipo 2**, que tiene unos síntomas parecidos a la de tipo 1. La incidencia de esta enfermedad aumenta a medida que se incrementa el número de personas con sobrepeso y obesidad (Capítulo 32, p. 720). Se estima que a nivel mundial en el año 2000 había 171 millones de personas con diabetes de tipo 2, y se espera que en el año 2030 la cifra aumente hasta 366 millones de personas con la enfermedad. En algunos individuos, hacer más ejercicio físico y cambiar los hábitos alimentarios puede ayudar a disminuir el nivel de insulina y a aliviar los síntomas de la enfermedad.

La insulina fue, en 1982, la primera hormona para consumo humano que se consiguió obtener mediante ingeniería genética (con técnicas de recombinación del DNA, p. 98). La insulina recombinante es estructuralmente idéntica a la humana y además no produce reacciones inmunológicas (Capítulo 35, p. 775), que a menudo presentaban un serio problema para los diabéticos que tenían que inyectarse la insulina purificada obtenida a partir del páncreas de los cerdos o de las vacas.

En 1921, dos canadienses, Frederick Banting y Charles Best, aislaron por primera vez la insulina, lo que constituyó uno de los más importantes acontecimientos de la historia de la medicina. Muchos años antes, dos científicos alemanes, J. Von Mering y O. Minkowski, inicialmente provocaba graves síntomas de diabetes, y al cabo de unas pocas semanas se terminaba produciendo la muerte del animal. Se hicieron muchas tentativas para aislar el factor preventivo de la diabetes, pero todas fueron inútiles porque la energética acción digestiva de las proteínas, ejercida por las enzimas de la parte exocrina del páncreas, destruía la hormona durante los procesos de extracción. Siguiendo un presentimiento, Banting, en colaboración con Best y su profesor de Fisiología J. J. R. Macleod, ligaron los conductos pancreáticos de varios perros. Esto hizo que la porción exocrina del páncreas, cuyas enzimas atacan a la hormona, degenerase, pero los tejidos de los islotes permanecieron intactos, lo que permitió a Banting y Best extraer con éxito la insulina a partir de esta glándula. Inyectándola en otro perro, la insulina rebajaba de forma inmediata el nivel de glucosa en sangre (Figura 34-16). Estos experimentos prepararon el camino para la extracción comercial de insulina en los mataderos. Esto significó que millones de personas diabéticas, anteriormente condenadas a padecer la enfermedad, e incluso a morir, podrían llevar en adelante una vida completamente normal.

El glucagón, la segunda hormona del páncreas, tiene varios efectos sobre el metabolismo de los hidratos de carbono y de las grasas, opuestos a los de la insulina. Uno niveles bajos de glucosa en la sangre y la absorción de aminoácidos después de la digestión de los alimentos (p. 719) estimulan la secreción de glucagón. Por ejemplo, el glucagón incrementa el nivel de glucosa en sangre (por conversión de glucógeno del hígado en glucosa), mientras que la insulina lo rebaja. El glucagón y la insulina no tienen mismos efectos en todos los vertebrados, y algunos no producen glucagón.

La hormona pancreática (PP), descubierta recientemente, se libera después de comer y reduce el apetito. Por el momento se desconoce su función sobre el metabolismo energético, pero su administración en ratones de laboratorio y en humanos reduce la cantidad de alimentos que se ingieren, por lo que se están empezando a realizar investigaciones sobre su posible utilización en la lucha contra la obesidad.

### Hormona del crecimiento y metabolismo

La **hormona del crecimiento (GH)** es una de las hormonas metabólicas más importantes en los animales jóvenes durante el crecimiento y

Figura 34-16

Charles H. Best y Sir Frederick Banting en 1921, con el primer perro que lograron obtener insulina gracias a la administración de insulina.



el desarrollo. Actúa directamente sobre los huesos largos favoreciendo el crecimiento de los cartílagos y la formación del hueso, mediante la estimulación de la división celular y la síntesis de proteínas, lo que hace que aumente el tamaño y la densidad del hueso. La GH también actúa sobre el crecimiento indirectamente, por medio de la estimulación de la liberación desde el hígado del **factor de crecimiento tipo insulina (IGF)** o somatomedina. Esta hormona polipeptídica estimula la movilización de las reservas de glucógeno desde el hígado y la liberación de grasas desde el tejido adiposo, necesarias para el crecimiento. Así, la GH se considera como una **hormona diabética**, ya que su hiperproducción conduce a un aumento del nivel de glucosa en la sangre y puede llegar a producir una insensibilidad a la insulina y diabetes mellitus de tipo 2. Se produce en exceso, la GH produce gigantismo. Una falta de esta hormona en los niños provoca enanismo.

### El tejido adiposo blanco como órgano endocrino

Tras el descubrimiento en 1994 del gen ob, responsable de la codificación de la hormona **leptina** (Gr. *leptos*, delgado, ligero) que se produce en los adipocitos blancos (tejido adiposo), se inició un período en el que se realizaron numerosas investigaciones sobre el tejido adiposo. Hasta el momento se han descrito 26 péptidos, llamados **adipocinas**, con funciones autócrinas, paracrinas y endocrinas.

La leptina es una hormona importante que regula el comportamiento relacionado con la alimentación y el equilibrio energético a largo plazo, ya que forma parte de un sistema de retroalimentación negativa que informa al encéfalo, en particular al hipotálamo y al tallo cerebral, sobre el estado energético periférico. Los datos disponibles sugieren que la leptina tiene una mayor importancia durante las épocas en que escasean los alimentos y, por tanto, la disponibilidad de energía, ya que al reducirse la cantidad de grasas almacenadas disminuye la secreción de leptina. Durante dichos períodos el encéfalo responde disminuyendo la energía disponible desde los procesos no indispensables para la supervivencia, como la reproducción, y estimulando los comportamientos de alimentación. La leptina se ha mostrado como una sustancia muy importante en el estudio de las señales relacionadas con la saciedad y el gasto de energía, en investigaciones sobre el problema de la obesidad en la especie humana (p. 720). Los niveles de leptina en el plasma sanguíneo son un reflejo espejular de los de la insulina, que también constituye una importante señal de retroalimentación negativa para el encéfalo relacionada con el almacenamiento en el tejido adiposo.

De la larga lista de adipocinas descubiertas recientemente, hay varias, además de la leptina, que parecen estar implicadas en la regulación del equilibrio energético. La **adiponectina** tiende a reducir los niveles de glucosa en la sangre mediante el aumento de los efectos de la insulina en el hígado y en el músculo esquelético. Varios estudios también sugieren que los bajos niveles de adiponectina en la sangre están relacionados con la obesidad y la incidencia de la diabetes de tipo 2. Además, los niveles altos de adiponectina en la sangre se asocian con una disminución en el riesgo de padecer enfermedades de las arterias coronarias; en parte, esto se debe a que la adiponectina disminuye la probabilidad de que se formen depósitos de colesterol en las paredes de las arterias (p. 698). El **factor de necrosis tumoral- $\alpha$  (TNF- $\alpha$ )**, así como de otras citocinas, son secretadas por el tejido adiposo, y los niveles altos se asocian con la insensibilidad a la insulina relacionada con la obesidad. Actualmente éstas y otras adipocinas, para las que los datos disponibles son más controvertidos, son objeto de intensas investigaciones en relación con la obesidad.

## RESUMEN

Las hormonas son mensajeros químicos sintetizados por células endocrinas especiales y por otras células, que se transportan por el torrente sanguíneo, o por otros líquidos corporales, hasta las células diana, donde afectan a la función de las células por la liberación de procesos bioquímicos concretos. La especificidad de la respuesta está asegurada por la presencia de unas proteínas receptoras, sobre o dentro de las células diana, que sólo se unen a determinadas hormonas. Los efectos de las hormonas se multiplican enormemente en las células diana por medio de uno de los dos mecanismos básicos de actuación existentes. Muchas hormonas, entre las que se encuentran la epinefrina, el glucagón, la vasopresina y algunas de las hormonas de la hipófisis anterior, provocan la formación de un "segundo mensajero", como el AMP cíclico, que retransmite el mensaje de la hormona desde el receptor de superficie hasta la maquinaria bioquímica de la célula diana. Las hormonas esteroides y las del tiroides actúan por medio de receptores citoplasmáticos o nucleares. Se forma un complejo hormona-receptor que altera la síntesis de proteínas mediante la estimulación o la inhibición de la transcripción de los genes.

La mayoría de las hormonas de los vertebrados se producen en células neurosecretoras, aunque también hay células endocrinas en los cnidarios, los nematodos y los anélidos, y glándulas endocrinas en los moluscos y los artrópodos. Las hormonas de los invertebrados pueden ser péptidos, neuropéptidos, esteroides y terpenoides, y regulan muchos procesos fisiológicos. En los invertebrados, el sistema endocrino mejor conocido es el que controla la muda y la metamorfosis en los insectos. Un insecto en desarrollo crece mediante una serie de mudas bajo el control de dos hormonas: una de ellas (ecdisona) favorece la muda hasta el adulto y la otra (hormona juvenil) favorece la conservación de las características juveniles. La ecdisona está bajo el control de una hormona de neurosecreción (FTTH) que se produce en el cerebro. La hormona juvenil, la ecdisona y la FTTH tienen una función importante en la regulación de la diapausa (interrupción del crecimiento), que puede producirse en cualquier estado de la metamorfosis y en los adultos (telóse).

El sistema endocrino de los vertebrados está controlado por el hipotálamo. En primera instancia, la liberación de todas las hormonas de la hipófisis anterior está regulada por productos de neurosecreción del hipotálamo llamados hormonas liberadoras (o también, hormonas inhibidoras de la liberación). El hipotálamo también produce otras dos hormonas de neurosecreción, que se almacenan en el lóbulo posterior de la hipófisis, desde el cual se liberan. En los mamíferos, estas dos hormonas son: la oxitocina, que estimula la producción de leche y las contracciones del útero durante el parto, y la vasopresina (hormona antidiurética), que actúa sobre el riñón reduciendo la producción de orina, causa la constricción de los vasos sanguíneos y aumenta la sensación de sed. En los arácnidos, los reptiles y las aves, en lugar de la vasopresina, la hormona que controla el equilibrio hídrico es la vasotocina.

En el lóbulo anterior de la hipófisis se producen al menos siete hormonas. Cuatro de ellas son hormonas trópicas que regulan otras glándulas endocrinas subordinadas: la hormona tirotrópica (TSH), que controla la secreción de las hormonas del tiroides, la hormona adrenocorticotrófica (ACTH), que estimula la liberación de las hormonas esteroides por parte de la corteza de la glándula adrenal, el polipéptido glucocorticoide, cortisol o corticosterona, y las hormonas folículo-estimulantes (FSH) y luteinizantes (LH), que actúan sobre los ovarios y los testículos.

## CUESTIONARIO

- Describe el famoso experimento de Bernthold que marca el nacimiento de la endocrinología. ¿Cuál fue su hipótesis de trabajo?
- Defina los siguientes términos: hormona, glándula endocrina, glándula exocrina, molécula receptora de una hormona.

Las otras tres son hormonas de acción directa: (1) la prolactina, que tiene diversos tipos, incluida la estimulación de la producción de la leche; (2) la hormona del crecimiento, que controla el desarrollo del cuerpo y el metabolismo; y (3) la hormona estimulante de los melanocitos (MSH), que controla la dispersión de los melanocitos en los vertebrados ectotermos.

La epifisis, que deriva del complejo pineal del diencefalo, produce la hormona melatonina. En muchos vertebrados, la melatonina, que se libera como respuesta a la oscuridad, interviene en la regulación de los ritmos circadianos. En las aves y los mamíferos con reproducción de tipo estacional, el nivel de melatonina influye sobre la duración de las horas de luz, y por tanto interviene indirectamente en la regulación de la actividad reproductora estacional.

Con la reciente aplicación de técnicas radioinmunoquímicas ultrasensibles se han descubierto muchos neuropéptidos en el encefalo, algunos de los cuales funcionan en el caso de neurotransmisores, pero que en otros puntos del cuerpo actúan como hormonas. La definición clásica de hormona ha tenido que ser modificada para poder incluir a otros mensajeros químicos, como las prostaglandinas y las citoquinas, que se originan en tejidos que no pueden definirse claramente como glándulas endocrinas.

Varias hormonas tienen papeles importantes en la regulación de las actividades metabólicas celulares. Las dos hormonas tiroideas, la triyodotironina (T<sub>3</sub>) y la tiroxina (T<sub>4</sub>), controlan el crecimiento, el desarrollo del sistema nervioso y el metabolismo celular. El metabolismo del calcio está regulado principalmente por tres hormonas: la hormona paratiroidea, que se produce en las glándulas paratiroideas y deriva de la vitamina D<sub>3</sub>, la 1,25-dihidroxit vitamina D<sub>3</sub> y la calcitonina, que se produce en las células C del tiroides o en las glándulas ultimobranquiales. La hormona paratiroidea y la 1,25-dihidroxit vitamina D<sub>3</sub> aumentan el nivel de calcio en el plasma, y la calcitonina lo disminuye.

Los principales hormonas esteroides de la corteza adrenal son los glucocorticoides, que estimulan la producción de glucosa a partir de susucitos diferentes (gluconeogénesis), y los mineralocorticoides, que regulan el equilibrio de los electrolitos en la sangre. La médula adrenal es donde se sintetizan la epinefrina y la norepinefrina, que tienen muchos efectos, entre ellos ayudar al sistema nervioso simpático en las respuestas de emergencia. También incrementan la concentración de sustratos energéticos en la sangre para su uso en las situaciones de estrés.

El metabolismo de la glucosa está regulado por la acción antagonista de dos hormonas pancreáticas. La insulina es necesaria para que las células utilicen la glucosa de la sangre; también incrementa el almacenamiento de las grasas en el tejido adiposo blanco y la captación de aminoácidos por los músculos. El glucagón tiene un efecto opuesto a la insulina. Una tercera hormona pancreática, el polipéptido pancreático, se libera después de las comidas y reduce el apetito.

Actualmente también se considera al tejido adiposo blanco como un órgano endocrino, y segrega muchos péptidos, llamado adipocinas. La leptina actúa mediante un sistema de retroalimentación sobre el hipotálamo para regular la ingesta de alimentos y el equilibrio energético a largo plazo. La adiponectina tiende a reducir los niveles de glucosa en sangre y disminuir el riesgo de padecer enfermedades cardiovasculares, mientras que el riesgo de necrosis tumoral- $\alpha$  parece aumentar el riesgo de sufrir insensibilidad a la insulina relacionado con la obesidad.

- Las moléculas receptoras de hormonas son la clave para comprender la especificidad de acción de una hormona sobre las células diana. Describe y cite las principales diferencias entre los receptores localizados en la superficie celular y los situados en el núcleo de las células diana. Nombre dos hormonas cuya acción se produzca gracias a cada uno de estos tipos de receptores.

- ¿Cuál es la importancia de los mecanismos de retroalimentación en el control de la liberación de hormonas? Cite algún ejemplo de hormona que tenga asociado un mecanismo de retroalimentación.
- ¿En qué Elos de invertebrados se ha observado la función endocrina? ¿Qué filos de invertebrados poseen glándulas endocrinas? Cite dos ejemplos de hormonas de invertebrados que intervengan en la regulación del metabolismo.
- Explique cómo interactúan las tres hormonas relacionadas con el crecimiento de los insectos (ecdisona, hormona juvenil y FTTH) durante la muda y la metamorfosis.
- Cite las siete hormonas que se producen en la hipófisis anterior. ¿Por qué se dice que cuatro de estas hormonas son "hormonas trópicas"? Explique la manera en que las células neurosecretoras del hipotálamo controlan la secreción de las hormonas de la hipófisis anterior.
- Describe la naturaleza química y la función de las dos hormonas del lóbulo posterior de la hipófisis, la oxitocina y la vasopresina. ¿En qué se diferencia la forma de secreción de estas hormonas de neurosecreción, con respecto a las neurosecreciones típicas de las hormonas liberadoras y las hormonas inhibidoras de la liberación que controlan a las hormonas de la hipófisis anterior?
- ¿Cuál es el origen evolutivo de la epifisis de las aves y los mamíferos? Explique el papel de la hormona de la epifisis, la melatonina, en relación con los ritmos reproductores estacionales en algunas aves y mamíferos. ¿Tiene alguna función la melatonina en la especie humana?

## BIBLIOGRAFÍA

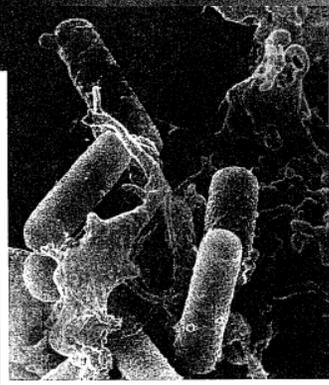
- Bentley, P. J. 1998. *Comparative vertebrate endocrinology*, ed. 3. Cambridge, Cambridge University Press. Libro de texto con una buena perspectiva actualizada.
- Dockray, G. J. 2004. The expanding family of RFamide related peptides and their effects on feeding behavior. *Exp. Physiol.* 89:229-235. *En esta revisión se describe una familia de péptidos, los neuropéptidos RFamide, que parece que regulan una gran cantidad de funciones tanto en los invertebrados como en los vertebrados.*
- Garal, P. 1998. *Human endocrinology*. Bristol, Pennsylvania, Taylor & Francis Ltd. Un buen manual de endocrinología humana.
- Griffin, J. E., and S. B. Ojeda. 2004. *Textbook of endocrine physiology*, ed. 5. Oxford, Oxford University Press. Un excelente libro de texto de endocrinología humana para estudiantes y para graduados.
- Hidley, M. E., and J. E. Levine. 2007. *Endocrinology*, ed. 6. Englewood Cliffs, New Jersey, Prentice-Hall, Inc. Libro de texto para estudiantes, sobre la fisiología de los vertebrados.
- Kahn, C. R., and S. E. Shoemaker. 2006. Mechanisms linking obesity to insulin resistance and type 2 diabetes. *Nature* 444:840-846. *En esta revisión se discuten los mecanismos endocrinos que pueden llevar a que se produzca diabetes de tipo 2 en personas con obesidad.*
- Knapik, K. G. 2005. Anated endocrine disruptors and a survey of invertebrate FFRamide-related peptides. *Endocrinology* 146:107-114. *En esta revisión se discuten los mecanismos endocrinos que pueden llevar a que se produzca diabetes de tipo 2 en personas con obesidad.*
- Knapik, K. G. 2005. Anated endocrine disruptors and a survey of invertebrate FFRamide-related peptides. *Endocrinology* 146:107-114. *En esta revisión se discuten los mecanismos endocrinos que pueden llevar a que se produzca diabetes de tipo 2 en personas con obesidad.*
- LaFont, R. 2000. The endocrinology of invertebrates. *Ecotoxicology* 9:64-57. *Una revisión breve y actual de la que se comparan la endocrinología de los invertebrados con la función endocrina en los vertebrados.*
- Liechard, G. E., J. W. Sloc, D. E. James, and M. M. Mueckler. 1992. How cells absorb glucose. *Sci. Am.* 266:86-91 (Jan.). *Sobre la manera en que la insulina regula la función de una molécula transportadora especial que mueve la glucosa a través de las membranas celulares.*
- Oehlmann, J., and U. Schulte-Oehlmann. 2003. Endocrine disruption in invertebrates. *Pure Appl. Chem.* 75:2207-2218. *Proporciona una visión general de las hormonas de los invertebrados y los efectos de los compuestos que intervienen en la función endocrina en diferentes grupos de invertebrados.*
- Ronti, T., G. Lupatelli, and E. Mannarino. 2006. The endocrine function of adipose tissue: an update. *Clin. Endocrinol.* 64:355-365. *En esta revisión se discuten las pruebas recientes a favor de considerar al tejido adiposo blanco como órgano endocrino.*
- Rosen, E. D., and B. M. Spiegelman. 2006. Adipocytokines as regulators of energy balance and glucose homeostasis. *Nature* 444:847-853. *Proporciona un análisis de la biología del tejido adiposo blanco y de su papel en la regulación endocrina del equilibrio energético.*
- Tarrant, A. M. 2005. Endocrine-like signaling in cnidarians: current understanding and implications for evolutionary history. *Integr. Comp. Biol.* 45:201-214. *Revisión de la función endocrina en los cnidarios comparada con la de otros vertebrados y con la de los invertebrados.*
- Van Gaal, L. F., L. M. Ferreras, and C. E. De Block. 2006. Mechanisms linking obesity with cardiovascular disease. *Nature* 444:875-880. *Proporciona un excelente resumen de los mecanismos por los que la obesidad puede dar lugar a un aumento del riesgo de padecer enfermedades cardiovasculares.*
- Woods, S. C., P. A. Rushing, and R. J. Seeley. 2001. Neuropeptides and the control of energy metabolism. *Nutrition and Brain* 5:93-115. *Una discusión, fácil de leer, sobre la regulación de la ingesta de los alimentos y sobre el control del peso corporal. Incluye datos sobre las hipótesis más recientes de las funciones de la leptina.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanp214](http://www.mhhe.com/hickmanp214), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

## 35

## Inmunidad



Un leucocito (en naranja) se ha unido y está englobando a varios *Bacillus* (en azul y con forma de bastones). Generalmente emplean enzimas para digerir a las bacterias. En conjunto, el proceso se denomina fagocitosis.

## El lenguaje de las células en la inmunidad

Las células del sistema inmunitario se comunican unas con otras por medio de mecanismos parecidos a los que utilizan las hormonas peptídicas (Capítulo 34). Las células diana tienen unos receptores en su membrana plasmática, a los que se pueden unir, muy específicamente, las moléculas señal y sólo ellas. La unión de una de estas señales hace que se produzca una variación en alguna parte de la molécula receptora (o en una proteína asociada a su membrana) y esto inicia una cadena de activaciones relacionadas con ciertas proteínas quinasas y fosforilasas (enzimas que transfieren grupos fosfato). Se movilizan así ciertos factores de transcripción y, en el núcleo, estos factores hacen que se inicie la transcripción a partir de genes que antes estaban inactivos, y se produzca la síntesis de los productos que codifican (Capítulo 5).

Un gran grupo de moléculas señal del sistema inmunitario son las llamadas *citoquinas*. Las citoquinas y sus receptores realizan un com-

placado y muy desarrollado "baile" de activaciones y regulaciones, que causa la proliferación de algunas células, suprime la de otras y estimula la secreción de más citoquinas u otras moléculas defensivas. La precisión de la comunicación entre las células y la exacta realización de sus correspondientes funciones son fundamentales para que se mantenga la salud y para la defensa frente a las invasiones por virus, bacterias y parásitos, así como para prevenir la división celular desenfrenada que se produce en el cáncer. El éxito de una de estas invasiones en nuestro cuerpo depende de la evasión o del rastreo del sistema inmunitario, y una respuesta no adecuada de las células de dicho sistema puede producir por sí misma una enfermedad. Hemos aprendido a modificar la respuesta inmunitaria de manera que podemos realizar trasplantes de órganos entre diferentes individuos, pero la supresión progresiva del sistema de comunicación entre estas células tiene como consecuencia una grave enfermedad, como ocurre con el SIDA.

El sistema inmunitario se encuentra por todo el cuerpo de cada animal y es tan importante para su supervivencia como lo son los sistemas respiratorio, circulatorio, nervioso, esquelético, y todos los demás sistemas. El entorno de todos los animales está repleto de un increíble número de parásitos y posibles parásitos: platinelmintos, nematodos, artrópodos, eucariontes unicelulares, bacterias y virus. Que cualquiera de estos parásitos pueda sobrevivir en un animal (el *hospedador*), y la gravedad de la enfermedad que pueda ocasionar, dependen principalmente del sistema defensivo del hospedador.

## SUSCEPTIBILIDAD Y RESISTENCIA

Un hospedador es **susceptible** a un parásito si no puede eliminarlo una vez que éste se ha establecido en él. El hospedador es **resistente** si sus mecanismos fisiológicos evitan el establecimiento y la supervivencia del parásito. Los términos correspondientes para el parásito son **infectivo** y **no infectivo**.

Estos términos únicamente se refieren al éxito o al fracaso de la infección, no a los mecanismos que producen los resultados. Los mecanismos que aumentan la resistencia (y por tanto reducen la susceptibilidad y la infección) pueden corresponder a características del hospedador no relacionadas con procedimientos de defensa activa o a sistemas de defensa específicos que el hospedador despliega como respuesta a un invasor del exterior. Es importante recordar que estos términos sólo son relativos, no absolutos; por ejemplo, un individuo puede ser más o menos resistente que otro, y además también puede ser más o menos resistente en diferentes momentos de su vida, dependiendo de la edad, del estado de salud y de la exposición al ambiente.

En ocasiones se utiliza el término **inmunidad** como sinónimo de resistencia. Es más preciso señalar que una *animal muestra inmunidad si posee células o tejidos capaces de reconocer y proteger al animal frente a los invasores extraños*. La mayoría de los animales muestran algún grado de **inmunidad innata**, un mecanismo de defensa que no depende de la exposición previa al mismo. Además de presentar **inmunidad innata**, los vertebrados también desarrollan una **inmunidad adquirida**, que es específica contra materiales extraños concretos, necesita de un cierto tiempo para desarrollarse y se produce de forma más rápida y fuerte cuando es una respuesta secundaria.

Frecuentemente, la resistencia debida a los mecanismos inmunitarios es incompleta. En algunas ocasiones un hospedador puede recuperar la salud y ser resistente ante una situación concreta, pero pueden quedar algunos parásitos y reproducirse lentamente, como ocurre en la toxoplasmosis (p. 238), la enfermedad de Chagas (p. 231) y en la malaria o paludismo (p. 238). Esto se conoce como **premunición**.

## MECANISMOS DE DEFENSA INNATA

## Barreras físicas y barreras químicas

La superficie inalterada de la mayoría de los animales constituye una barrera contra los organismos invasores. Puede ser resistente y córnea, como la de muchos vertebrados terrestres, o estar esclerotizada, como en los artrópodos. Las superficies externas y blandas generalmente están protegidas por capas mucosas, que las lubrican y ayudan a que se desprendan de ellas las partículas extrañas.

En las secreciones de los animales hay diversas sustancias antimicrobianas. Entre ellas hay una serie de péptidos antimicrobianos que se discutirán en el próximo apartado. En los insectos las sustancias patóge-

nas, como las de los huesos de las avispas parásitas, inducen la liberación de productos químicos que forman películas para encapsular a los huesos. Entre las defensas químicas que poseen muchos vertebrados se pueden citar el pH bajo del estómago y la vagina, y las enzimas hidrolíticas de las secreciones del tubo digestivo. En los vertebrados, las membranas mucosas que tapizan el tubo digestivo y el aparato respiratorio producen una mucosidad que contiene sustancias contra los parásitos, como la **IgA** y la **lisozima**. La IgA es un tipo de anticuerpo (p. 776) que puede atravesar fácilmente las barreras celulares; se trata de un importante agente protector presente en el moco del epitelio intestinal. Se secreta sobre la superficie de las células que tapizan el tubo digestivo como respuesta ante la invasión por alguna bacteria concreta. Por tanto, la IgA forma parte de la respuesta inmunitaria adquirida de los animales (p. 775). La IgA está presente en la saliva y en el sudor. La lisozima es una enzima que ataca la pared celular de muchas bacterias.

Diversas células, incluidas las relacionadas con las respuestas inmunitarias adquiridas, liberan sustancias protectoras. Un grupo de glucoproteínas de bajo peso molecular, los **interferones**, son liberados por diversas células eucariontes como respuesta a la invasión por organismos intracelulares (incluidos los virus) y a otros estímulos. El **factor de necrosis tumoral (TNF)** forma parte de la familia de moléculas proteicas, denominadas **citoquinas**, que intervienen en la comunicación entre células (Tabla 35-2), y es producido principalmente por unas células llamadas **macrófagos** (p. 773), por algunos linfocitos T (p. 774) y por el tejido adiposo blanco (p. 780). El TNF es una de las principales sustancias relacionadas con la inflamación (p. 780) y si alcanza una concentración suficiente causa **fiebre**. En los mamíferos, la fiebre es uno de los síntomas más comunes de infección. El papel protector de la fiebre, si es que lo tiene, aún es dudoso, pero la elevación de la temperatura corporal puede desestabilizar a algunos virus y bacterias.

En el intestino de la mayoría de los animales hay una gran población de bacterias que parecen no ser atacadas por las defensas del hospedador, ni provocan ninguna respuesta defensiva. Es más, en los vertebrados, la microflora intestinal normal suele inhibir el establecimiento de los microbios patógenos.

Ciertas sustancias de la leche materna humana pueden matar a algunos protozoos intestinales como *Giardia lamblia* y *Entamoeba histolytica* (Capítulo 11), y dichas sustancias pueden ser una defensa importante de los niños contra éstas y otras infecciones. Entre otros elementos antimicrobianos, en la leche materna humana hay lisozima, defensas (véase la siguiente sección), IgA, IgG (otro tipo de anticuerpo), interferones y leucocitos (glóbulos blancos, Capítulo 31).

Algunas especies de mamíferos son susceptibles a la infección por algunos parásitos como *Schistosoma mansoni* (Capítulo 14), mientras que otros son parcial o totalmente resistentes. Sin la intervención de anticuerpos, los macrófagos de las especies más resistentes (ratas, cohijas, conejos, etc.) matan a los esquistosomas jóvenes, pero los macrófagos de las especies susceptibles no lo hacen.

El **complemento** es un grupo de enzimas que se activan de manera sucesiva cuando un hospedador responde a los organismos invasores. La activación del complemento por la **vía clásica** (así llamada únicamente por que fue la primera que se descubrió) depende de los anticuerpos (p.776) que hay en la superficie del organismo invasor y, por ello, se trata de un mecanismo efectivo que actúa en la respuesta inmunitaria adquirida (p. 775). El complemento que se activa por la **vía alternativa** es un importante mecanismo de defensa innata contra las invasiones debidas a bacterias y a algunos hongos. La activación de esta vía se debe a la interacción de las primeras proteínas del complemento con los polisacáridos de la superficie

del microorganismo. Las vías clásica y alternativa comparten algunos de sus componentes, pero no todos. Ambas dependen de la activación del tercer componente de la "cascada" del complemento (C3) y a partir de este punto ambas vías son iguales. El C3 activo inicia una cadena, o cascada, de activaciones que, finalmente, producen la lisis celular del invasor. Las células del hospedador no sufren la lisis debido a la existencia de unas proteínas reguladoras que desactivan rápidamente el primer componente, ya activado, del complemento cuando se adhieren a las células del hospedador, pero no cuando se trata de células ajenas. El componente C3 activo del complemento también se une a las células diana invasoras e induce su **fagocitosis**. El proceso de marcateo de los organismos patógenos para su posterior fagocitosis se denomina **opsonización**. Por último, el C3 activo también atrae linfocitos (p. 774) al lugar de la infección, lo que favorece la inflamación (p. 780). En los insectos se han descubierto unas proteínas similares a las del complemento llamadas *Teps* (proteínas que contienen tioéster), que parece que funcionan de manera parecida a la vía alternativa del sistema del complemento.

## Péptidos antimicrobianos

Los insectos suelen ser resistentes a las infecciones producidas por muchos microbios patógenos. En la década de 1980 se descubrió que la inoculación de bacterias en las larvas de las polillas causaba la liberación de una batería de sustancias antimicrobianas que mataban a las bacterias, incluso sin la exposición previa al invasor. Desde entonces se han descrito centenares de péptidos antimicrobianos en una gran variedad de animales, tanto invertebrados como vertebrados. Estas sustancias son especialmente importantes en las superficies del organismo que están en contacto con el ambiente, como la piel o las membranas mucosas. Por ejemplo, las glándulas epiteliales de la piel de las ranas secretan altas concentraciones de péptidos antimicrobianos que protegen los puntos con alguna irritación o herida. Los péptidos antimicrobianos no tienen una especificidad tan alta como la de la respuesta inmunitaria adquirida de los vertebrados, sino que cada péptido es eficaz contra una categoría diferente de microbios, por ejemplo, contra las bacterias gram-positivas (bacterias que se tiñen con el "colorante de Gram"), contra las bacterias gram-negativas y contra los hongos. La liberación de los péptidos se produce de manera inmediata ante la presencia del organismo extraño y no depende de ninguna inmunización previa con el microbio. Los antibióticos convencionales generalmente actúan bloqueando una proteína fundamental del microbio invasor, pero estos péptidos interfieren las comunicaciones internas del microbio o perforan su superficie.

Los péptidos antimicrobianos de los mamíferos se han denominado **defensinas**. Las defensinas no dañan las células del organismo que las produce. Los macrófagos, los eosinófilos y las células que tapizan el intestino y los conductos respiratorios y urogenitales secretan defensinas en respuesta al estímulo producido por las moléculas de la superficie de los microbios o, en algunos casos, por sus productos metabólicos. Tales moléculas están presentes sobre una gran variedad de microbios, pero no existen en las células del hospedador. Las defensinas pueden actuar como sustancias quimiotóxicas para los neutrófilos, o pueden aumentar la respuesta inflamatoria (p. 780) o la respuesta inmunitaria adquirida (p. 775). También se ha demostrado que varios neuropeptidos (p. 761) y citoquinas (p. 762) tienen una actividad antimicrobiana.

La liberación de estos péptidos se inicia cuando los receptores situados en la superficie de una célula reconocen una molécula microbiana. Muchos de estos receptores se conocen como proteínas **TLR**

(literalmente "proteínas de tañido") o **receptores tipo TLR** (TLR), que reciben esta denominación por estar situadas en la membrana celular donde reciben señales desde el exterior. Se han descrito al menos nueve TLR en los humanos, cada uno de los cuales reconoce un tipo concreto de moléculas de una clase de microbios. La activación de un TLR específico estimula al núcleo para que se produzca un péptido contra ese microbio en particular. Actualmente se están descubriendo una serie, cada vez mayor de receptores diferentes a los de tipo TLR (no TLR) que también actúan en la inmunidad innata.

## Defensas celulares: fagocitosis

Para defenderse de las invasiones, las células de un animal deben ser capaces de reconocer las sustancias que no son propias de él, deben reconocer lo *extrínseco*. La **fagocitosis** ilustra este reconocimiento de lo extraño y también sirve como mecanismo para eliminar a las células viejas y a los residuos celulares. La fagocitosis se produce en casi todos los metazoos y es el mecanismo por el que se alimentan muchos organismos unicelulares (p. 225). Una célula que tiene esta capacidad es un **fagocito**. La fagocitosis es el proceso por el que una partícula invasora es englobada en el interior de una invaginación de la membrana celular de un fagocito (Capítulo 3, p. 51). La invaginación termina independientemente de la membrana, formando una vacuola intracelular con la partícula encerrada en ella. Otras vacuolas citoplásmicas llamadas **lisosomas** (Capítulo 3, p. 43) se sitúan en la célula en la que está encerrada la partícula y secretan enzimas digestivas para destruirla. Los lisosomas asociados a muchos fagocitos también contienen enzimas que catalizan la producción de **reactivos intermediarios oxigenados (ROI)** y **reactivos intermediarios nitrogenados (RNI)** citotóxicos. El radical superóxido ( $O_2^-$ ), el agua oxigenada ( $H_2O_2$ ), el oxígeno ( $O_2$ ), y el radical hidroxilo (OH $\cdot$ ), son ejemplos de ROI. El óxido nítrico (NO) y sus formas oxidadas, los nitros ( $NO_2^+$ ) y nitratos ( $NO_3^+$ ), son ejemplos de RNI. Todos estos compuestos son potencialmente tóxicos para los microorganismos invasores y los parásitos.

## Fagocitos y otras células defensivas

Muchos invertebrados poseen células especializadas que funcionan a modo de "policías móviles", y actúan englobando o encapsulando los materiales extraños (Tabla 35-1) y reparando las heridas. Dichas células, según el animal a que pertenecen, se denominan amebocitos, hemocitos o celomocitos. Si la partícula extraña es pequeña, entonces es fagocitada, pero si mide más de 10  $\mu m$ , suele ser encapsulada. Los artrópodos pueden encapsular a las partículas extrañas mediante el depósito de melanina a su alrededor, bien sea a partir de unas células que forman la cápsula o por precipitación a partir de la hemolinfa (sangre). En los vertebrados hay varios tipos de células capaces de realizar la fagocitosis. Los **monocitos** derivan de células madre de la médula ósea (Figura 35-1) y se transforman en **macrófagos**. Estas células forman parte del **sistema fagocitario monocuclear** (antiguamente llamado **sistema reticuloendotelial**), que está formado por células fagocitarias situadas por todo el cuerpo. El sistema fagocitario monocuclear está constituido por los macrófagos, situados en el tejido conjuntivo, los neutrófilos linfocíticos, el bazo y los pulmones, las **células de Kupffer** de los ríos hepáticos, los **osteoclastos** del hueso y las **células de microglía** del sistema nervioso central. Los macrófagos también tienen papeles importantes en la respuesta inmunitaria adquirida de los vertebrados (p. 775).

Algunos **leucocitos polimorfonucleares (PMN)**, nombre que hace referencia a la forma sumamente variable de su núcleo (Figuras 31-3 y 35-4), son fagocitos móviles de la sangre. Estos

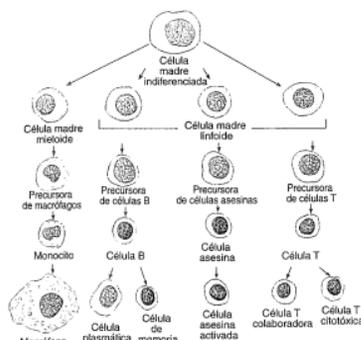


Figura 35-1

Precedencia de algunas de las células activas relacionadas con la respuesta inmunitaria. Todas ellas, así como los eritrocitos y los demás tipos de glóbulos blancos sanguíneos derivan de unas células madre multipotenciales que se encuentran en la médula ósea. Las células B maduran en la médula ósea y desde allí pasan a la sangre o al líquido linfático. Las precursoras de las células T completan su desarrollo en el tórax. Las precursoras de los macrófagos circulan por la sangre como monocitos.

leucocitos también se llaman **granulocitos**, lo que hace alusión a la gran cantidad de pequeños gránulos que se pueden ver en su citoplasma después de haberlos teñido con ciertos colorantes histológicos. Según el tipo de colorante con que se tiñen sus gránulos, los granulocitos se dividen en **neutrófilos**, **eosinófilos** y **basófilos**. Los neutrófilos son los más abundantes (entre un 60% y un 70% del total de leucocitos) y actúan como primera línea de fagocitos defensores contra las infecciones. Sus lisosomas catalizan la producción de ROI tóxicos para los organismos invasores. En una sangre normal los eosinófilos representan entre un 2% y un 5% del total de leucocitos, y los basófilos sólo suponen alrededor del 0.5%. Una elevada **eosinofilia** (cantidad de eosinófilos en la sangre) suele estar asociada a alguna enfermedad alérgica o a una infección parasitaria.

Otros tipos de células, incluidos los basófilos, no son importantes como fagocitos pero sí como componentes celulares del sistema defensivo. Los **mastocitos** son células parecidas a los basófilos que se encuentran en la dermis y en otros tejidos (Capítulo 9, p. 196). Cuando se estimulan, como ocurre en la inflamación (p. 780), los basófilos y los mastocitos liberan diversas sustancias con actividad farmacológica, que afectan a las células circundantes. Los **linfocitos** (Figura 35-1) se dividen en **linfocitos T (células T)** y **linfocitos B (células B)**, y son fundamentales en las respuestas inmunitarias adquiridas de los vertebrados. Las **células asesinas naturales (NK)** son células de tipo linfocito que, en ausencia de anticuerpos, pueden destruir a otras células que estén infectadas por virus y a las células tumorales. Estas células liberan interferones, citoquinas que actúan a otras células defensivas y otras sustancias que causan la lisis de las células diana.

## INMUNIDAD EN LOS INVERTEBRADOS

Uno de los principales métodos para probar la capacidad de los tejidos de los invertebrados a la hora de reconocer lo extraño es el injerto de una porción de tejido de otro individuo de la misma especie (**aloinjerto**) o de otra especie diferente (**xenoinjerto**) en el receptor. Si el injerto crece sin respuesta del receptor, sus tejidos reconocen al injerto como propio, pero si las células responden y rechazan el injerto, el receptor está manifestando un reconocimiento inmunitario. La mayoría de los invertebrados, incluidas las esponjas más simples (p. 248), en los que se han realizado pruebas de trasplantes, rechazan los xenoinjertos y casi todos muestran un cierto grado de rechazo de los aloinjertos (Tabla 35-1). Es interesante que los nemertinos y los moluscos, aparentemente, no rechazan los aloinjertos. También es curioso que algunos animales con organización corporal simple, como los poríferos y los cnidarios puedan rechazar los aloinjertos; esta respuesta puede representar una adaptación para evitar la pérdida de integridad de las esponjas o las colonias cuando se produce una superpoblación, evitándose así el crecimiento de unos por encima de otros o la fusión con otros individuos. Resulta curioso que las esponjas, los cnidarios, los anélidos y los insectos (por ejemplo, las cucaracas rubias *Periplaneta americana*) rechacen los aloinjertos procedentes de un mismo individuo donante mucho más rápidamente en la segunda exposición; por tanto, presentan una cierta memoria inmunitaria, al menos a corto plazo.

Los hemocitos de los moluscos liberan enzimas durante la fagocitosis y el encapsulamiento, y hay sustancias antimicrobianas en los líquidos corporales de muchos invertebrados. En anélidos, insectos, crustáceos, equinodermos y moluscos se han encontrado sustancias que actúan como opsoninas.

En algunos insectos las infecciones producidas por bacterias, virus y hongos estimulan la producción de péptidos antimicrobianos (p. 773), pero estas proteínas muestran una actividad muy variable y no son específicas para un único agente infeccioso. En los copépodos y en la cucaracha rubia se han encontrado respuestas inducidas específicas que demuestran una memoria inmunitaria y que recuerdan a la inmunidad adquirida de los vertebrados. Si a las garrapas se les inyecta la proteína de la cápsula de un virus que protege contra el virus a partir del que se aisló dicha proteína. Además, en estudios realizados con pulgas de agua y con abejorros se ha visto que la inmunidad puede transmitirse desde una generación a la siguiente.

El contacto con algunos agentes infecciosos puede estimular los sistemas defensivos de los caracoles, manteniéndolos el estímulo durante dos o más meses. La susceptibilidad de algunos caracoles como hospedadores del trematodo *Schistosoma mansoni* depende en gran medida del genotipo de cada caracol. Los productos de excreción y secreción del trematodo estimulan la movilidad de los hemocitos de los caracoles resistentes, pero inhiben la de los hemocitos de los caracoles susceptibles. Los hemocitos de los caracoles resistentes encapsulan las larvas del trematodo y parecen que las matan con superóxido y con  $H_2O_2$  y luego las destruyen por fagocitosis (Figura 35-2). Parece que la citoquina interleuquina-1 está presente en los caracoles resistentes y es la responsable de la activación de los hemocitos.

Los resultados que se han obtenido en algunos estudios sobre la inmunidad innata en los invertebrados han empezado a difuminar la frontera entre la inmunidad adquirida y la innata. Aunque muchos de los mecanismos son bastante diferentes, en los invertebrados a los que se han encontrado fenómenos análogos de memoria y de especificidad de la respuesta. Estos criterios siempre se han utilizado para distinguir entre

TABLA 35-1  
Algunos leucocitos de invertebrados y sus funciones

Grupo	Tipos celulares y funciones	Fagocitosis	Encapsulamiento	Rechazo de aloinjertos	Rechazo de xenoinjertos
Eponjas	Arqueocitos (células móviles que pueden dar origen a los otros tipos celulares y que pueden actuar como fagocitos)	+	+	++	++
Cnidarios	Amebocitos; "infocitos"	+	+	+	+
Nemertinos	Leucocitos agranulares; células granulares de tipo macrófago.	+	+	+	±
Anélidos	Amebocitos basófilos (asemlados como "cuerpos pardos"), granulocitos acidófilos	+	+	+	±
Spinculidos	Varios tipos	+	+	±	±
Insectos	Varios tipos, según la familia; por ejemplo, plasmotocitos, granulocitos, células esferulares, coagulocitos (coágulos sanguíneos)	+	+	-	±
Crustáceos	Fagocitos granulares, células refráctiles que sufren una lisis y liberan su contenido	+	+	-	+
Moluscos	Amebocitos	+	+	-	+
Equinodermos	Amebocitos, células esferulares, células pigmentarias, células vibrátiles (coágulos sanguíneos)	+	+	+	+
Tunicados	Muchos tipos, incluidos fagocitos; "infocitos"	+	+	+	+

Datos extraídos de Lackie, A. M. 1980. *Parasitology* 80:393-412. (Consultar la bibliografía del trabajo de Lackie.)  
\*Se produce rechazo del trasplante, pero se desconoce hasta qué punto están implicados los leucocitos.

la inmunidad adquirida y la innata. No obstante, aún se sigue reconociendo una diferencia fundamental, la amplificación de la respuesta inmunitaria en las exposiciones secundarias por medio de la proliferación de células inmunitarias específicas contra el patógeno o que

ste trate. Este fenómeno es fundamental en las respuestas inmunitarias adquiridas de los vertebrados, que se discute en la próxima sección.

## RESPUESTA INMUNITARIA ADQUIRIDA EN LOS VERTEBRADOS

Los vertebrados tienen un sistema especializado de reconocimiento de lo ajeno que proporciona un aumento de la resistencia frente a una sustancia extraña o invasora específica después de repetidas exposiciones a ella. Actualmente se están realizando numerosas investigaciones sobre los mecanismos de estas respuestas y los conocimientos al respecto están aumentando rápidamente.

La respuesta inmunitaria se estimula por la presencia de una sustancia extraña concreta llamada **antígeno** y, por lo tanto, un antígeno es cualquier sustancia capaz de provocar una respuesta inmunitaria. Cualquier sustancia con un peso molecular superior a 3000 puede ser un antígeno. Generalmente se trata de una proteína, y normalmente (pero no siempre) es ajena al sujeto. Hay dos tipos de respuestas inmunitarias, conocidas como **humoral** y **celular**. Las respuestas inmunitarias humorales se basan en la producción de **anticuerpos** que pueden estar sobre la superficie de las células o disueltos en la sangre o en la linfa, mientras que las respuestas celulares siempre están relacionadas con las superficies celulares. Hay una gran comunicación e interrelación entre las células responsables de ambos tipos de respuestas inmunitarias.

### Bases del reconocimiento de lo propio y lo ajeno

#### Complejo principal de histocompatibilidad

Desde hace muchos años se sabe que el reconocimiento de lo extraño es algo sumamente específico. Si un tejido de un individuo se trasplanta a otro de la misma especie, el injerto podrá crecer durante un cierto tiempo y más tarde morirá al aparecer la inmunidad contra él. Sin la presencia de medicamentos que modifiquen el sistema inmunitario

(inmunodepresión), los injertos de tejidos sólo pueden crecer con éxito cuando se realizan entre gemelos idénticos o entre individuos muy emparentados y de una misma raza. Las bases moleculares de este reconocimiento de lo extraño dependen de ciertas proteínas que se localizan en la superficie de las células. En los vertebrados, estas proteínas están codificadas por ciertos genes, a los que denominamos **complejo principal de histocompatibilidad (MHC)**. Las proteínas del MHC se encuentran entre las de mayor variabilidad conocida y, en individuos no emparentados, casi siempre dependen de genes diferentes. Hay dos tipos de proteínas del MHC: las de tipo I y las de tipo II. Las proteínas de tipo I se encuentran en la superficie de casi todas las células nucleadas, mientras que las de tipo II sólo existen sobre ciertas células que participan en la respuesta inmunitaria, como los linfocitos y los macrófagos.

La capacidad de desencadenar una respuesta inmunitaria se desarrolla algo más tarde que el organismo. Todas las sustancias presentes en el momento del desarrollo de esta capacidad son reconocidas como propias en cualquier momento posterior y durante toda la vida. Desgraciadamente, el sistema de reconocimiento de lo propio y lo extraño hay veces que falla, y un animal puede producir anticuerpos contra partes de sí mismo. Esto conduce hacia una de las denominadas **enfermedades autoinmunitarias**, como por ejemplo la artritis reumatoide, la esclerosis múltiple, el lupus o la diabetes mellitus de tipo 1.

## Moléculas de reconocimiento

Posteriormente, en la página 778, se discutirá el papel de las proteínas MHC en el reconocimiento de lo ajeno, pero dichas proteínas MHC no son ellas mismas las que reconocen las sustancias extrañas. Este cometido recae en dos tipos fundamentales de moléculas, que dependen de genes que probablemente evolucionaron a partir de antecesores comunes: los **anticuerpos** y los **receptores de las células T**. Entre los vertebrados, cada individuo posee una enorme cantidad de anticuerpos y de receptores de las células T, cada uno de los cuales se une de manera específica a un antígeno concreto (o a una parte de un antígeno), incluso aunque dicho antígeno nunca haya estado presente con anterioridad en el cuerpo.

### Anticuerpos

Los anticuerpos son proteínas denominadas **inmunoglobulinas**. Se encuentran en la superficie de los linfocitos B o son secretadas por unas células (las **células plasmáticas**) que derivan de las células B. Molecularmente, un anticuerpo está formado por cuatro polipéptidos: dos cadenas ligeras, idénticas entre sí, y dos cadenas pesadas, de mayor longitud, también iguales entre sí, que se unen mediante puentes disulfuro e hidrógeno, y adoptan una forma de Y (Figura 35-3). La secuencia de aminoácidos en los extremos de las ramas de la Y puede variar (**región variable**), tanto en las cadenas ligeras como en las pesadas, en función de cada molécula específica de anticuerpo, lo que determina a qué antígeno se unirá. La región



Figura 35-2

Micrografía electrónica de un hemocito (H) de una raza de caracol resistente a esquistosoma, tras haber sido atacado por una larva de *Schistosoma mansoni* (S), en condiciones de laboratorio. Obsérvense las prolongaciones del hemocito, aparentemente encamadas a fagocitar porciones del tegumento de las larvas (flechas). (Escala = 1 µm)

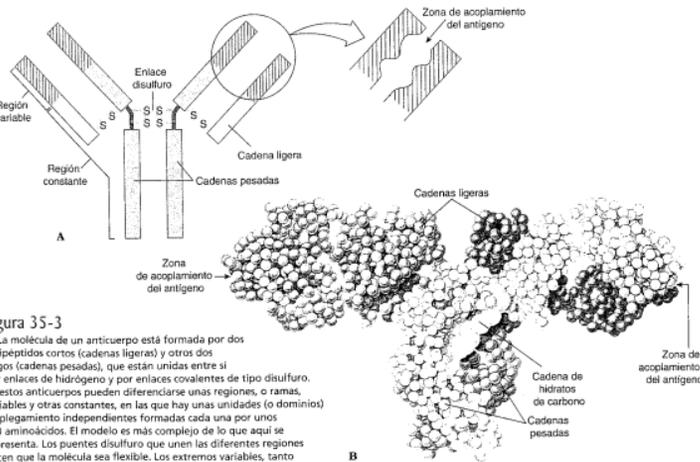


Figura 35-3

A. La molécula de un anticuerpo está formada por dos polipéptidos cortos (cadenas ligeras) y otros dos largos (cadenas pesadas), que están unidas entre sí por enlaces de hidrógeno y por enlaces covalentes de tipo disulfuro. En estos anticuerpos pueden diferenciarse unas regiones, o ramas, variables y otras constantes, en las que hay unas unidades (o dominios) de plegamiento independientes formadas cada una por unos 110 aminoácidos. El modelo es más complejo de lo que aquí se representa. Los puentes disulfuro que unen las diferentes regiones hacen que la molécula sea flexible. Los extremos variables, tanto de las cadenas ligeras como de las pesadas, acaban en unas zonas hipervariables que actúan como puntos de acoplamiento antigénico. B. Modelo de la molécula de un anticuerpo.

variable de cada uno de los extremos de la Y es como una "llave" que actúa como zona de anclaje del antígeno (Figura 35-3), y la especificidad de la molécula depende de la forma de esta "llave" y de las propiedades de los grupos químicos que posee. El resto del anticuerpo (la parte inferior de la Y) se conoce como **región constante**. El extremo variable de la molécula de un anticuerpo se denomina zona **Fab**, (del inglés, *antigen-binding fragment*), y el extremo constante se llama zona **Fc**, (del inglés, *crystallizable fragment*) (Figura 35-3). Aunque esta región "constante" se llame así, realmente no es constante, ya que las cadenas ligeras pueden ser de dos tipos y las cadenas pesadas pueden ser de cinco tipos. El tipo de cadena pesada determina la **clase** de anticuerpo, cuyas abreviaturas son: **IgM**, **IgG** (conocidas vulgarmente como "gammaglobulinas"), **IgA**, **IgD** e **IgE**. La clase de anticuerpo determina el efecto que producirá en la respuesta inmunitaria (por ejemplo, si el anticuerpo es está relacionado o si se mantiene unido a la superficie de la célula), pero no está relacionada con el reconocimiento del antígeno.

El principal problema de la inmunología es entender cómo el genotipo de los mamíferos puede contener la información necesaria para producir, al menos, un millón de anticuerpos diferentes. La respuesta parece ser que los genes de los anticuerpos aparecen como fragmentos, más que como secuencias continuas de DNA, y que los lugares de reconocimiento de antígenos (regiones variables) de las cadenas pesadas y ligeras de las moléculas de anticuerpo se reorganizan a partir de la información preposicionada por diferentes secuencias de DNA, que pueden ser barajadas por los genes activadores de recombinación (genes RAG) para aumentar la diversidad de los productos génicos. El inmenso repertorio de anticuerpos se consigue, en parte, mediante rearranjos de genes y, en parte, mediante mutaciones somáticas frecuentes que producen una variabilidad adicional en la estructura proteica de las regiones variables de las cadenas pesadas y ligeras de los anticuerpos. En la producción génica de los receptores de las células T se dan unos procesos análogos.

**Funciones defensivas de los anticuerpos** Los anticuerpos pueden intervenir en la destrucción de un invasor (antígeno) de maneras muy diferentes. Por ejemplo, un antígeno puede ser recubierto con moléculas de anticuerpos al unirse a él sus regiones Fab, quedando inmovilizado. Los macrófagos reconocen las regiones Fc que sobresalen y son estimulados a fagocitar el complejo antígeno-anticuerpo (opsonización). Los anticuerpos también pueden ser capaces de neutralizar las toxinas secretadas por un invasor.

Otro procedimiento importante, sobre todo en la destrucción de bacterias, es la interacción de los anticuerpos con el complemento activado por la vía clásica. Como se ha indicado en la página 772, el primer componente de la vía clásica se activa al unirse el anticuerpo a la superficie del organismo invasor. El resultado final de ambos procesos (vía clásica y vía alternativa) es el mismo, es decir, se produce la lisis de la célula extraña. Estos dos mecanismos también conducen a la opsonización o a un aumento de la inflamación (p. 780). La unión del complemento a los complejos antígeno-anticuerpo puede facilitar la eliminación por los fagocitos de estas masas potencialmente dañinas.

Los anticuerpos unidos a la superficie de un intruso pueden provocar su muerte por contacto de las células asesinas del hospedador con éste, en lo que se conoce como **citotoxicidad por medio de células dependiente de los anticuerpos (ADCC)**. Los receptores para la zona Fc de los anticuerpos situados sobre la superficie de un

microorganismo o sobre las células de un tumor hacen que las células asesinas se les adhieran y se produzca el vertido del contenido citotóxico de sus vacuolas.

### Receptores de las células T

Los receptores de las células T son proteínas transmembrana de la superficie de dichas células. Como los anticuerpos, los receptores de las células T poseen una región constante y otra variable. La región constante se prolonga ligeramente hacia el interior del citoplasma y la región variable, que se une con antígenos concretos, sobresale hacia el exterior. La mayoría de las células T también tienen otras proteínas transmembrana muy relacionadas con los receptores, que actúan como **moléculas accesorias** o **coreceptores**. Se conocen unos 200 tipos de **moléculas CD** (del inglés, *clusters of differentiation proteins*) o **marcadores**, uno de los cuales, CD3, está asociado a la región constante de los receptores de las células T. Las demás moléculas CD se unen a ligandos específicos de las células diana.

### Tipos de células T

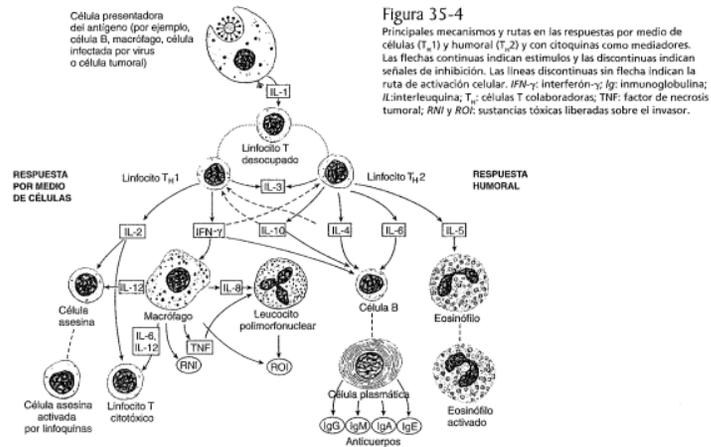
Los linfocitos se activan cuando son estimulados a pasar de la fase de reconocimiento, en la cual simplemente se unen con un antígeno determinado, a la fase de proliferación y diferenciación en otros tipos de células que serán las que eliminen los antígenos. También puede hablarse de la activación de otras células, como los macrófagos, cuando son estimuladas para que realicen su función defensiva.

La comunicación entre células en la respuesta inmunitaria, la regulación de dicha respuesta y determinadas funciones concretas, son llevadas a cabo por diferentes tipos de células T (Figura 35-4). Aunque morfológicamente son similares, los distintos tipos de células T pueden distinguirse por las proteínas características que hay en la superficie de sus membranas. Por ejemplo, las células con las proteínas coreceptoras CD4 y CD28 son las **células T colaboradoras** (o células **T<sub>H</sub>**, del inglés, *T-helper cell*). Estas células producen citocinas que regulan la actividad de otros tipos de linfocitos y de los macrófagos durante una respuesta inmunitaria. Algunas células **T<sub>H</sub>** (las células **T<sub>H</sub>1**) activan la respuesta inmunitaria celular contra los ataques producidos por bacterias o por virus, y otras (denominadas células **T<sub>H</sub>2**) activan la respuesta inmunitaria humoral y la liberación de anticuerpos (Figura 35-4).

Los **linfocitos T citotóxicos (CTL)** son células con la proteína coreceptora CD8<sup>+</sup> capaces de matar a las células que poseen determinados antígenos. Estas células CTL se unen estrechamente a las células con el antígeno y secretan una proteína que hace que se formen poros en la membrana de la célula diana, que a continuación sufre una lisis. Las **células T supresoras** finalmente eliminan la respuesta inmunitaria al inhibir la actividad de las demás células T y células B, y las **células T de memoria** producen un antígeno de recuerdo para que se produzca una activación durante una respuesta inmunitaria posterior.

### Citoquinas

En la década de 1980 aumentaron rápidamente los conocimientos sobre la manera en que las células del sistema inmunitario se comunican unas con otras. Lo hacen por medio de unas hormonas proteicas llamadas **citoquinas** (Tabla 35-5 y Capítulo 34, p. 762). Las citoquinas pueden producir sus efectos en las mismas células que las han elaborado, en células cercanas o en células muy alejadas. Recientemente se ha visto que algunas citoquinas presentan actividad antimicrobiana, por ejemplo el interferón- $\gamma$ .



Originalmente, las interleuquinas (IL) recibieron este nombre debido a que se sintetizan en el interior de los leucocitos y además ejercen su acción sobre estas células. En la actualidad se sabe que hay una serie de células capaces de producir interleuquinas, y las producidas por los leucocitos pueden afectar a otras células diferentes.

### Generación de una respuesta humoral: El ejército T<sub>H</sub>2

Cuando un antígeno penetra en el cuerpo, se une a un anticuerpo específico de la superficie de una célula B determinada, pero generalmente esto no es suficiente para que la célula B se active y se multiplique. La célula B hace que el complejo antígeno-anticuerpo pase a su interior y entonces se incorporan partes del antígeno a su propia superficie celular, quedando unidas a los puntos activos de las proteínas MHC de tipo II (Figuras 35-5 y 35-6). La porción del antígeno expuesta sobre la superficie de la célula B (**célula presentadora del antígeno** o **APC**) se conoce como **epitopo** (o **determinante**). Las células T<sub>H</sub>2 con un receptor de las células T específico para un epitopo concreto reconocen el epitopo unido a las proteínas MHC de tipo II. La unión del receptor de una célula T con el complejo epitopo-MHC II se intensifica por la acción de un coreceptor CD4, que se une a la región constante de la proteína del MHC de tipo II (Figura 35-6). La unión de la molécula CD4 también transmite una señal de estimulación hacia el interior de la célula T. La activación posterior de las células T necesita de la interacción de señales de coestimulación adicionales (por ejemplo, la molécula CD40 y el receptor), procedentes de

### Figura 35-4

Principales mecanismos y rutas en las respuestas por medio de células T<sub>H</sub>1 y humoral (T<sub>H</sub>2) y con citoquinas como mediadores. Las flechas continuas indican estímulos y las discontinuas indican señales de inhibición. Las líneas discontinuas sin flecha indican la ruta de activación celular. IFN- $\gamma$ : Interferón- $\gamma$ ; Ig: inmunoglobulina; IL: interleuquina; T<sub>H</sub>: células T colaboradoras; TNF: factor de necrosis tumoral; RNI y ROI: sustancias tóxicas liberadas sobre el invasor.

otras proteínas de la superficie de las células B y T. Los coreceptores CD8 funcionan de una forma similar sobre los linfocitos CTL, intensificando la unión de los receptores de las células T y transmitiendo una señal de estímulo hacia el interior de dichas células.

Las células T<sub>H</sub>2 activadas secretan interleuquinas IL-4, IL-5, IL-6 e IL-10 (Tabla 35-2), que activan a las células B que tienen en su superficie el mismo epitopo y las mismas proteínas MHC de tipo II (Figuras 35-4 y 35-5). Entonces las células B se multiplican rápidamente y producen muchas células plasmáticas, que secretan grandes cantidades de anticuerpos. Los anticuerpos se unen a los antígenos y los macrófagos reconocen este complejo y son estimulados para atacarlos (opsonización) (Figura 35-5). El anticuerpo se sigue secretando durante un cierto tiempo, tras el cual las células plasmáticas mueren. Así, si la concentración de anticuerpo (**título**) se mide poco tiempo después de la penetración del antígeno, nada o casi nada se puede detectar. El título va aumentando rápidamente a medida que las células plasmáticas van secretando los anticuerpos; luego el título va decreciendo a medida que aquéllas van muriendo y los anticuerpos se degradan (Figura 35-7). Sin embargo, si se produce la entrada de una nueva dosis del antígeno (**estimulación**), hay más retraso o hay muy poco, y el título del anticuerpo crece muy rápidamente hasta llegar a un nivel muy superior al alcanzado después de la primera inmunización. Ésta es la **respuesta secundaria** o **anamnésica**, y se produce porque algunas células B activadas dieron origen a células más duraderas denominadas **células de memoria**. Hay muchas más células de memoria en el cuerpo que linfocitos B originales, con los anticuerpos específicos en su superficie, y pueden multiplicarse rápidamente para producir células plasmáticas adicionales. La existencia de esta respuesta anamnésica tiene un gran valor práctico, ya que es la base de las vacunas.

TABLA 35-2 Algunas citoquinas importantes		
Citoquina	Fuente principal	Función
Interleuquina-1 (IL-1)	Macrófagos activados	Interviene en la inflamación, activa las células T, las células B y los macrófagos
Interleuquina-2 (IL-2)	Células T <sub>H</sub> 1	Principal factor de crecimiento para las células T y B, estimula la actividad citotóxica de las células asesinas haciendo que proliferen y se transformen en <b>linfocitos asesinos activados (LAK)</b>
Interleuquina-3 (IL-3)	Células T y B activadas	Factor de multiplicación celular; estimula el crecimiento y la diferenciación de todos los tipos celulares en la médula ósea
Interleuquina-4 (IL-4)	Fundamentalmente las células T <sub>H</sub> 2	Factor de crecimiento para las células B, algunas células T, y para los mastocitos; estimula la secreción de anticuerpos
Interleuquina-5 (IL-5)	Células T <sub>H</sub> 2	Activa los leucocitos eosinófilos; actúa junto a la IL-2 y la IL-4 para estimular el crecimiento y la diferenciación de las células B
Interleuquina-6 (IL-6)	Macrófagos, células endoteliales, fibroblastos y células T <sub>H</sub> 2	Importante factor de crecimiento de las células B al final de su diferenciación; estimula a los linfocitos CTL
Interleuquina-8 (IL-8)	Células T, macrófagos, células endoteliales, fibroblastos y plaquetas, todas ellas activadas por un antígeno	Factor de activación y de quimiotaxis para los leucocitos neutrófilos y, con menor importancia, para otros leucocitos PMN
Interleuquina-10 (IL-10)	Células T <sub>H</sub> 2	Inhibe la síntesis de citoquinas por las células T <sub>H</sub> 1, las células asesinas (NK) y los macrófagos; estimula la proliferación de las células B
Interleuquina-12 (IL-12)	Macrófagos y células B	Activa a las células NK y T. Induce en gran medida la producción de IFN- $\gamma$ , cambia la respuesta inmunitaria a las células T <sub>H</sub> 1
Factor- $\beta$ de transformación del crecimiento (TGF- $\beta$ )	Macrófagos, linfocitos y otras células	Inhibe la proliferación de los linfocitos, la producción de células CTL y LAK, y la producción de citoquinas por parte de los macrófagos
Interferón- $\alpha$ (IFN- $\alpha$ )	Células atacadas por virus	Activa a las células NK y a los macrófagos
Interferón- $\beta$ (IFN- $\beta$ )	Células atacadas por virus	Activa a las células NK y a los macrófagos
Interferón- $\gamma$ (IFN- $\gamma$ )	Células T <sub>H</sub> 1 y células LAK	Es un poderoso factor de activación de los macrófagos; produce una gran variedad de células productoras de moléculas del MHC de tipo II; estimula la diferenciación de células T y B, activa los leucocitos neutrófilos; activa a las células endoteliales para que dejen pasar a los linfocitos a través de las paredes de los vasos sanguíneos; tiene actividad antimicrobiana
Factor de necrosis tumoral (TNF)	Macrófagos y células T <sub>H</sub> 1 activados	Principal factor de inflamación; a bajas concentraciones, activa las células endoteliales; activa los leucocitos PMN; estimula a los macrófagos y favorece la formación de las otras citoquinas (incluida la IL-1, la IL-6, la IL-12, y al propio TNF); a concentraciones elevadas, produce un incremento en la síntesis de prostaglandinas, lo que hace que suba la fiebre

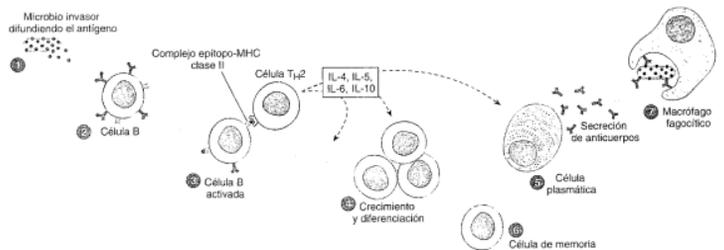


Figura 35-5

Respuesta inmunitaria humoral. (1) Los anticuerpos de la superficie de la célula B se unen al antígeno. La célula B hace que el complejo antígeno-anticuerpo pase a su interior, lo digiere parcialmente y sitúa partes de aquel sobre su superficie (epítopo) junto con la proteína MHC de tipo II. (2) Las células T<sub>H</sub>2 reconocen el antígeno y las proteínas de tipo II de la superficie de la célula B se activan y producen interleuquinas 4, 5, 6 y 10 (IL-4, IL-5, IL-6, IL-10). (3) Entonces, las células T<sub>H</sub>2 activan la proliferación de las células B, que llevan el antígeno y la proteína MHC de tipo II en su superficie. (4) Las IL-4, IL-5, IL-6 e IL-10 estimulan la activación y la diferenciación de las células B, que dan origen (5) a una gran cantidad de células plasmáticas productoras de anticuerpos. (6) Algunas células de la estirpe B se transforman en células de memoria. (7) Los anticuerpos producidos por las células plasmáticas se unen a los antígenos y estimulan a los macrófagos para que ataquen a éstos (opsonización).

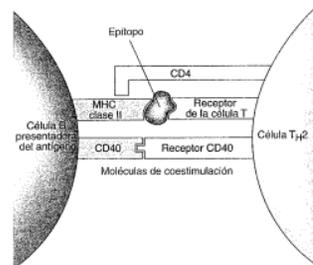


Figura 35-6

Moléculas que interactúan en la activación de una célula de colaboración T<sub>H</sub>2 por una célula B de reconocimiento del antígeno.

Muchos aspectos de la inmunología se han beneficiado del descubrimiento de un método para producir clones estables de células que producen un único tipo de anticuerpo. Tales anticuerpos monoclonales sólo se usan *in vitro* de determinar antígeno (la mayor parte de las proteínas presentan muchos determinantes antigénicos diferentes y, por tanto, estimulan la producción de mezclas complejas de anticuerpos). Los anticuerpos monoclonales se consiguen fusionando las células plasmáticas productoras de los anticuerpos normales con una estirpe de células plasmáticas de crecimiento constante, obteniéndose un híbrido de la célula normal que puede dividirse indefinidamente mediante cultivo. Esta estirpe celular se conoce como *hibridoma*. A partir de los diferentes híbridos se seleccionan los clones y se convierten en "bibliotecas" que producen cantidades casi ilimitadas de un anticuerpo concreto. Las técnicas a base de hibridomas se descubrieron en 1975, y ya se han convertido en uno de los principales procedimientos usados por los inmunólogos para producir anticuerpos.

## Respuesta por medio de células: el ejército T<sub>H</sub>1

Muchas respuestas inmunitarias dependen exclusivamente de la actuación de ciertas células, y los anticuerpos intervienen poco (o nada). En la inmunidad por medio de células el epítopo de un antígeno también debe ser presentado por las APC, pero se activa el ejército de células T<sub>H</sub>1 (Figura 35-4). En este caso, las APC pueden ser células infectadas por algún virus, células tumorales o macrófagos infectados que han fagocitado alguna bacteria. Las células T<sub>H</sub>1 reconocen el complejo epítopo-MHC II y se activan para liberar IL-2, TNF e interferón- $\gamma$  (IFN- $\gamma$ ). La IL-2 estimula la actuación de las células B y T activadas y aumenta la actividad citotóxica de las células asesinas, haciendo que proliferen y se transformen en **linfocitos asesinos activados por linfocina** (o células LAK). Estas células LAK liberan IFN- $\gamma$ , que es un potente factor activador de los macrófagos. IFN- $\gamma$  estimula la diferenciación de las células B y T, hace que las células B proliferen y activa las células endoteliales de los capilares de manera que estas permitan que los linfocitos puedan pasar entre ellas y se dirijan a las zonas de tejido infectadas. El IFN- $\gamma$  también es el principal estimulador

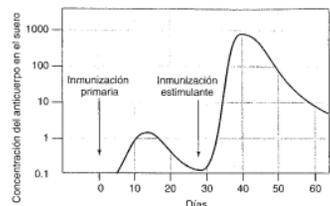


Figura 35-7

Esquema de una respuesta típica de producción de inmunoglobulina después de las inmunizaciones primaria y de estímulo. La respuesta secundaria se produce por la existencia de una gran cantidad de células de memoria que se desarrollaron después de la activación primaria de las células B.

de la respuesta inespecífica llamada **inflamación**. El TNF activa a los linfocitos PMN, y estimula a los macrófagos y la producción de citoquinas. Las células T citotóxicas también interactúan con los receptores de la superficie de las células APC, lo que junto a la estimulación debida a la IL-2 y al IFN- $\gamma$  (secretado por las células T<sub>H</sub>1 activadas) causa su proliferación y (se creten proteínas que producen porros en las células infectadas, provocando finalmente su lisis.

Para poder realizar los trasplantes de órganos de una persona a otra es necesaria la suficiente inmunosupresión del receptor para que el nuevo órgano no sea rechazado, pero sin dejarlo sin defensas frente a las infecciones. Desde el descubrimiento de las ciclosporinas, medicamentos derivados de ciertos hongos, pueden trasplantarse diferentes órganos; por ejemplo los riñones, el corazón, los pulmones y el hígado. La ciclosporina inhibe la IL-2 y afecta a las CTL más que a los linfocitos T<sub>H</sub>2. No tiene ningún efecto sobre otros leucocitos, ni sobre los mecanismos de cicatrización, de tal manera que el paciente mantiene su sistema inmunitario, pero no rechaza el trasplante. Sin embargo, el receptor debe continuar tomando la ciclosporina, ya que si se suprime la administración del medicamento su cuerpo podría reconocer al órgano trasplantado como extraño y rechazarlo.

Como la inmunidad humoral, la inmunidad por medio de células también puede producir una respuesta secundaria, como resultado de la existencia de un gran número de células T de memoria que se producen a partir de la activación original. Así por ejemplo, un segundo injerto procedente del mismo donante (estimulo) será rechazado mucho más rápidamente por el receptor que el primero.

## Inflamación

La inflamación es un proceso de suma importancia en la movilización de las defensas corporales contra un organismo invasor, así como en la reparación de los daños que éste puede producir. El proceso de inflamación depende mucho del grado de inmunización previo con respecto al agresor de que se trate, y de la duración o persistencia del invasor en el interior del cuerpo. Sin embargo, los procesos innatos por los que el invasor acaba siendo destruido no son específicos pero generalmente conducen a la activación de una respuesta inmunitaria

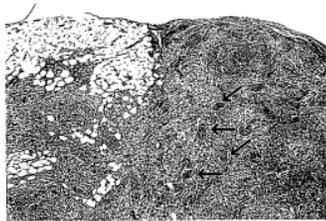
adquirida. La inflamación puede ser de dos tipos: **hipersensibilidad retardada (DTH) o hipersensibilidad inmediata**, dependiendo de si la respuesta se produce por medio de células o de suero.

La reacción DTH es un tipo de inmunidad mediada por células en la que los efectos finales son macrófagos activados. El nombre de **hipersensibilidad retardada** deriva del hecho de que desde la penetración del antígeno, ha de transcurrir un periodo de 24 o más horas, antes de que se pueda ver una respuesta en el sujeto inmunizado. Este retraso se debe a que las células  $T_H$ 1 con los receptores adecuados sobre su superficie necesitan un cierto tiempo para llegar hasta el lugar de entrada del antígeno, reconocer los epítopos mostrados por las células presentadoras del antígeno (APC), y sólo entonces se activan y secretan IL-2, factor de necrosis tumoral (TNF) e IFN- $\gamma$ . El TNF hace que las células endoteliales de los vasos sanguíneos expresen sobre su superficie ciertas moléculas a las que se adhieren los leucocitos. En primer lugar los neutrófilos y luego los linfocitos y monocitos. El TNF también hace que las células endoteliales produzcan citoquinas inflamatorias, como la IL-8, que aumentan la movilidad de los leucocitos y facilitan el paso de éstos a través del endotelio. E TNF y el IFN- $\gamma$  también hacen que cambie la forma de las células endoteliales, lo que facilita el paso a través de ellas de ciertas macromoléculas y células hacia la zona tisular infectada o dañada. La salida de fibrinógeno desde los vasos sanguíneos conduce a la conversión de éste en fibrina, y la zona se hincha y endurece.

A medida que los monocitos salen de los vasos sanguíneos, comienzan a activar a los macrófagos, que son las principales células efectoras de la DTH. Estas fagocitan las partículas del antígeno, secretan los mediadores que estimulan la inflamación local y producen citoquinas y factores de crecimiento que favorecen la cuación. Si el antígeno no es destruido y eliminado, su presencia crónica conduce a la formación de tejido conjuntivo fibroso, es decir a una **fibrosis**. Alrededor de un antígeno persistente pueden formarse nódulos de tejido inflamatorio, llamados **granulomas**, que son bastante frecuentes en muchas enfermedades parasitarias (Figura 35-8).

La hipersensibilidad inmediata es muy importante en algunas enfermedades parasitarias. Esta reacción implica la exocitosis de los gránulos citoplásmicos de los mastocitos en el área afectada. Las superficies de los mastocitos llevan los receptores para las regiones Fc de los anticuerpos, sobre todo IgE. La ocupación de estos puntos por los anticuerpos específicos para el antígeno estimula la liberación de los gránulos por parte de los mastocitos cuando las regiones Fab de los anticuerpos se unen con su antígeno específico. Se produce una liberación rápida de varios mediadores, como las histaminas, que producen una dilatación de los vasos sanguíneos de la zona e incrementan la permeabilidad de los mismos. El plasma sanguíneo que sale desde estos vasos hacia los tejidos circundantes produce una hinchazón (**edema**), y al llenarse los vasos de sangre se produce un enrojecimiento característico, el **eritema**, (Figura 35-9). La hipersensibilidad inmediata se extiende por el cuerpo (sistémica) se produce lo que se conoce como **anafilaxis**, que puede ser fatal si no se trata rápidamente. Cuando se produce una respuesta inflamatoria más controlada, la finalidad de la dilatación y el cambio de permeabilidad de los capilares es permitir que los anticuerpos y los leucocitos salgan de los capilares y alcancen fácilmente al invasor. La primera línea defensiva de fagocitos está formada por los leucocitos neutrófilos, que pueden actuar durante unos pocos días, después se hacen predominantes los macrófagos, tanto los fijos como los que se diferencian a partir de los monocitos.

En las inflamaciones que se produce la muerte de algunas células (**nerosis**), sólo la necrosis puede no ser importante si la inflamación es pequeña. Cuando los restos de una necrosis quedan retenidos en una zona concreta, el "pus" (leucocitos muertos y líquido intersticial) puede hacer que aumente la presión hidrostática, formando un abs-



**Figura 35-8**  
Reacción granulomatosa alrededor de los huevos (flechas) de *Schistosoma mansoni* en un mesenterio.



**Figura 35-9**  
Reacciones de inflamación y eritema alrededor de los puntos de inyección de antígenos en una prueba alérgica.

**ceso**. Un área de inflamación abierta al exterior en la piel o en una superficie mucosa se conoce como **ulcera**.

La hipersensibilidad inmediata en la especie humana es la base de todas las **alergias** y del **asma**, estados poco deseables, que nos hacen preguntarnos por qué se producen. Algunos científicos han propuesto que las respuestas alérgicas evolucionaron originalmente para ayudar al cuerpo a defenderse de los parásitos, ya que sólo los alérgicos y los antígenos de los parásitos estimulan la producción de grandes cantidades de IgE. El evitar o reducir los efectos provocados por los parásitos habría supuestamente una ventaja adaptativa durante la evolución humana. La hipótesis es que cuando la parasitosis no es grave, el sistema inmunitario está libre para poder reaccionar contra otras sustancias, como por ejemplo el polen de algunas plantas. Actualmente las personas que viven en lugares en los que los parásitos siguen siendo abundantes sufren menos procesos alérgicos que las que lo hacen en lugares relativamente libres de parásitos.

## Síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA)

El SIDA es una enfermedad dramáticamente grave en la que la capacidad para producir una respuesta inmunitaria está seriamente afectada. Está causada por el **virus de la inmunodeficiencia humana (VIH)**. El VIH invade y destruye, fundamentalmente, a los linfocitos  $T_H$ , ya que

las proteínas superficiales de estas células  $T_H$  son la principal superficie receptora para el virus. Normalmente, las células  $T_H$  constituyen entre un 60% y un 80% del total de células  $T$ , pero en las personas con SIDA pueden llegar a ser tan escasas que no pueden detectarse, de manera que la respuesta inmunitaria de tipo humoral está totalmente suprimida y la respuesta por medio de células está sumamente reducida.

En 1981 se reconoció el primer caso y desde entonces el número de personas infectadas por el VIH sigue aumentando. En 2001 había aproximadamente 35 millones de personas infectadas, y esta cifra aumentó hasta los 39 millones de personas en 2005<sup>1</sup>. Sólo el 10% de la población mundial vive en África subsahariana, pero en esta región alrededor de dos tercios partes de las personas están infectadas por el VIH. Actualmente el VIH/SIDA se está propagando rápidamente por el subcontinente indio y por el Sudeste Asiático. En los países industrializados cada día contraen la infección unas 12 000 personas. La infección por el VIH casi siempre termina produciendo el SIDA, después de un periodo de latencia que puede durar varios años. Ya que casi todo el ejército de linfocitos  $T_H$  es destruido por el VIH, los pacientes con SIDA constantemente están sufriendo diversas infecciones, tanto microbianas como parasitarias, que generalmente son insignificantes en las personas con respuestas inmunitarias normales. Si no se administra un tratamiento, el SIDA es una enfermedad mortal. Actualmente se dispone de un conjunto de medicamentos, bastante eficaces, pero muy caros, que pueden ralentizar la progresión de la enfermedad. Algunos de estos medicamentos (por ejemplo, el AZT) actúan la enzima que el virus necesita para producir su DNA, mientras que otros (por ejemplo, los inhibidores de la proteasa) inhiben las enzimas necesarias para que se ensamblen nuevos virus. Debido a que el virus sufre mutaciones (p. 100) para producir muchas cepas diferentes durante el progreso de la infección, todos los esfuerzos que se han realizado para producir una vacuna hasta ahora han resultado inútiles.

## ANTÍGENOS DE LOS GRUPOS SANGUÍNEOS

### Grupos sanguíneos ABO<sup>2</sup>

Químicamente, la sangre es diferente en las distintas personas, y cuando se mezclan dos sangres de diferente tipo (incompatibles), se produce la **aglutinación** (coagulación) de los eritrocitos. Estas diferencias químicas se deben a que en las membranas de los eritrocitos hay una serie de antígenos propios. El más conocido de estos sistemas de antígenos es el de los grupos sanguíneos ABO (p. 126). Los antígenos A y B se heredan como alelos codominantes de un único gen. Los homocigotos para los alelos recesivos tienen sangre del grupo 0, ya que carecen tanto del antígeno A como de antígeno B. Así, como se muestra en la Tabla 35-3, un individuo con un genotipo  $P/P$  o  $P/p$  desarrollará el antígeno A (sangre del grupo A). La presencia de un  $P$  en el genotipo hará que aparezca el antígeno B (sangre del grupo B), y con el genotipo  $P/P$  en los eritrocitos se desarrollarán los antígenos A y B (sangre del grupo AB). Los epítopos de A y B también están presentes en la superficie de muchas células epiteliales y en la mayoría de las células endoteliales.

El sistema ABO tiene una característica llamativa. En principio, sería de esperar que un individuo con sangre del tipo A desarrollase anticuerpos contra la sangre de tipo B, sólo en el caso de que en su

<sup>1</sup>ONUSIDA 2006. Informe sobre la epidemia de SIDA (UNAIDS 2006 Report on Global AIDS epidemic).

<sup>2</sup>(N. del T.) Erróneamente, el sistema ABO (A, B, Cero) a veces se denomina sistema AB0 (A, B, O). Es lógico que el grupo sanguíneo que NO presenta antígeno A ni antígeno B se designe como "grupo cero" y no con la letra O, aquí carece de significado.

cuerpo entran células con el epítopo B. Pues bien, las personas con sangre de tipo A, desde su nacimiento tienen anticuerpos anti-B en su sangre, incluso sin la exposición previa a las células de tipo B. De la misma manera, los individuos con sangre de tipo B poseen anticuerpos anti-A desde que nacen. Los individuos con sangre de tipo AB no poseen anticuerpos ni anti-A ni anti-B (si los tuviesen destruirían a su propia células), y los que tienen sangre de tipo 0 poseen anticuerpos anti-A y anti-B. Hay evidencias de que los anticuerpos se desarrollan como respuesta a la presencia de los epítopos A y B sobre los microorganismos intestinales cuando el intestino del feto empieza a ser colonizado por bacterias. Probablemente se producen pequeñas infecciones por estas bacterias que pasan desapercibidas. Los anticuerpos así producidos reaccionan de forma cruzada con los epítopos A y B de la superficie de los eritrocitos.

Venimos por tanto, que los nombres de los grupos sanguíneos indican sus correspondientes constituyentes antígenicos. Las personas con sangre de tipo 0 se denominan donantes universales ya que, al carecer de antígenos, su sangre puede ser transfundida a otra persona sea cual sea su grupo sanguíneo. Aunque la sangre de tipo 0 posee anticuerpos anti-A y anti-B, éstos se diluyen tanto durante la transfusión que no reaccionan con los antígenos A o B de la sangre del receptor. Las personas con sangre de tipo AB son los llamados receptores universales, ya que carecen de los anticuerpos para los antígenos A y B. Sin embargo, en la práctica los médicos prefieren transfundir sangres idénticas para evitar cualquier posibilidad de incompatibilidad.

### Factor Rh

Karl Landsteiner, médico austriaco posteriormente nacionalizado en Estados Unidos, descubrió el sistema de grupos sanguíneos ABO en el año 1900. En 1940, diez años después de haber recibido el Premio Nobel, hizo otro descubrimiento, aún más famoso. Se trataba del sistema de grupos sanguíneos conocido como factor Rh, así denominado porque lo descubrió en el macaco rhesus. En Estados Unidos, aproximadamente el 85% de los individuos de raza blanca presentan este factor (sangre Rh+) y el otro 15% no lo presenta (sangre Rh-). El factor Rh está codificado por un alelo dominante de un único gen. Las sangres Rh+ (Rh-positiva) y Rh- (Rh-negativa) son incompatibles, de forma que, cuando en una transfusión se mezcla la sangre de un donante Rh+ con la de un receptor Rh-, previamente sensibilizado en una transfusión anterior, el receptor puede sufrir un shock e incluso se puede llegar a producir su muerte. La incompatibilidad Rh es la causa de una forma de anemia peculiar y muy frecuentemente mortal en el recién nacido, conocida como **enfermedad hemolítica del recién nacido (eritroblastosis fetal)**. Si una madre Rh- tiene un hijo Rh+ (el padre es Rh+) puede que su hijo sea inmunizado durante el embarazo. Los anticuerpos anti-Rh, que fundamentalmente son IgG, pueden atravesar la placenta durante un embarazo posterior y producir la aglutinación de la sangre del feto. La eritroblastosis fetal normalmente no supone un problema en los casos de incompatibilidad ABO entre la madre y el feto, ya que los anticuerpos para los antígenos del sistema ABO son, principalmente, IgM y no pueden atravesar la placenta.

La genética del factor Rh es mucho más compleja de lo que se creía cuando se descubrió este factor. Algunos especialistas creen que en el mismo cromosoma hay tres genes, situados unos junto a otros, mientras que otros son partidarios de la existencia de un sistema de un único gen, con numerosos alelos. En 1966 se descubrió un tipo de gen predilecto hace una lista de 37 alelos necesarios para que se puedan obtener los fenotipos conocidos. Además, la frecuencia de los distintos alelos es enormemente variable entre los hombres de raza blanca, los orientales y los negros.

En nuestros días la eritroblastosis fetal se puede prevenir administrando anticuerpos anti-Rh<sub>0</sub> a una madre Rh<sub>0</sub>-negativa después del nacimiento de su primer hijo Rh<sub>0</sub>-. Estos anticuerpos neutralizan cualquier célula sanguínea Rh<sub>0</sub>+ fetal que pudiese haber entrado en la circulación de la madre, evitando así que su propia maquinaria de anticuerpos se estimule para producir anticuerpos Rh<sub>0</sub>-. La inmunidad

permanente se bloquea de forma activa. La madre debe ser tratada después de cada embarazo (si se asume que el padre del niño es Rh<sub>0</sub>+) No obstante, si la madre hubiese desarrollado la inmunidad, se puede salvar al niño con una transfusión inmodulada y total con sangre libre de anticuerpos.

TABLA 35-3

## Principales grupos sanguíneos

Grupo sanguíneo	Genotipo	Antígenos en los eritrocitos	Anticuerpos en el suero	Pueden donar a	Pueden recibir sangre de	Frecuencia en Estados Unidos (%)		
						Blancos	Negros	Asiáticos
O	ii	Ninguno	Anti-A y anti-B	Todos	0	45	48	31
A	I <sup>A</sup> I <sup>A</sup> , I <sup>A</sup> i	A	Anti-B	A, AB	O, A	41	27	25
B	I <sup>B</sup> I <sup>B</sup> , I <sup>B</sup> i	B	Anti-A	B, AB	O, B	10	21	34
AB	I <sup>A</sup> I <sup>B</sup>	AB	Ninguno	AB	Todos	4	4	10

## RESUMEN

En el ambiente de cada animal hay una multitud de virus, protozoos y eucariontes que pueden parasitar, por lo que la existencia de un sistema defensivo (inmunitario) es fundamental para la supervivencia. La inmunidad puede definirse de forma resumida como la posesión de tejidos capaces de reconocer y proteger al animal contra los intrusos y el extraño. La mayoría de los animales tiene una cierta inmunidad innata y los vertebrados desarrollan además una inmunidad adquirida. En la mayoría de los animales la superficie del cuerpo constituye por sí misma una barrera física frente a los invasores y en sus secreciones corporales también poseen diversas sustancias antimicrobianas.

En muchos animales, tanto vertebrados como invertebrados, la exposición a los microorganismos estimula sus respuestas inmunitarias innatas. Esta respuesta se basa en la liberación de péptidos antimicrobianos, es inmediata, no necesita inmunización previa y no es específica, aunque depende del tipo de microbio invasor.

Los fagocitos engloban partículas y normalmente las digieren o las matan con enzimas y secreciones citotóxicas. Muchos invertebrados tienen células especializadas que pueden realizar una fagocitosis de tipo defensivo. En los vertebrados, diversos tipos de células, en especial los macrófagos y los leucocitos neutrófilos, son fagocitos importantes y las células del sistema fagocitario monoclonar (antiguamente llamado sistema retículo endotelial) están localizadas en varios lugares del cuerpo. Los leucocitos eosinófilos son importantes en las alergias y en muchas parasitosis. Los leucocitos basófilos, los mastocitos, los linfocitos T y B, y las células asesinas no son fagocitos pero realizan actividades defensivas fundamentales.

Muchos invertebrados muestran un reconocimiento de lo extraño, ya que son capaces de reconocer los xenoinjertos, los aliojertos, o autóntos. En algunos casos pueden mostrar unas respuestas más acusadas sus exposiciones repetidas. Las infecciones por bacterias, virus y hongos estimulan la liberación de enzimas y péptidos antimicrobianos y activan la fagocitosis. En algunos filós de invertebrados se ha demostrado la existencia de respuestas adquiridas específicas y con memoria.

Una respuesta inmunitaria adquirida está provocada por un antígeno. Los vertebrados presentan unos incrementos de resistencia contra sustancias ajenas específicas (antígenos) tras exposiciones repetidas a ellos, y esta resistencia depende de una gran cantidad de moléculas de reconocimiento específicas: anticuerpos y receptores de las células T. El reconocimiento de lo extraño depende de ciertas proteínas de

la superficie de las células, llamadas proteínas del complejo principal de histocompatibilidad (MHC, *major histocompatibility complex*). Los anticuerpos se encuentran en la superficie de los linfocitos B (células B) y en solución en la sangre después de haber sido secretados por células descendientes de las células B, las células plasmáticas. Los receptores de las células T sólo se encuentran en la superficie de los linfocitos T (células T).

Las células del sistema inmunitario se comunican unas con otras, así como con otras células del cuerpo, por medio de hormonas de tipo proteico llamadas citoquinas, como las interleucinas, de factores de necrosis tumoral y mediante el interferón. Los dos "ejércitos" del sistema inmunitario son la respuesta humoral (T<sub>H</sub>2), que implica la actuación de los anticuerpos, y la respuesta por medio de células, en la que normalmente intervienen las superficies celulares T<sub>H</sub>1. Cuando uno de estos "ejércitos" se activa o se estimula, sus células producen citoquinas que tienden a suprimir la actividad del otro "ejército". La activación de cualquiera de los ejércitos requiere que el antígeno sea fagocitado por una APC (célula presentadora del antígeno, por ejemplo un macrófago o una célula B), que lo digiere parcialmente y presenta su determinante (epitopo) sobre su superficie, con una proteína de clase II del MHC. Una comunicación extensiva por medio de citoquinas y la activación (y la supresión) de diversas células durante la respuesta conduce a la producción de unos anticuerpos específicos o a la proliferación de las células T con los receptores específicos para el reconocimiento del epítipo del antígeno. Después de la respuesta inicial, las células de memoria permanecen en el cuerpo y son las responsables de intensificar la respuesta en la próxima exposición al antígeno.

Los daños causados por el VIH (virus de la inmunodeficiencia humana) sobre la respuesta inmunitaria en el SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), se deben principalmente a la destrucción de un grupo fundamental de células T de colaboración, las que llevan el receptor CD4 sobre su superficie.

La inflamación es una parte importante de los mecanismos de defensa del cuerpo, depende en gran medida de las experiencias previas de inmunización con un antígeno.

Los humanos poseemos unos antígenos, determinados genéticamente, en la superficie de nuestros glóbulos rojos (grupos sanguíneos AB0) y otros; los grupos sanguíneos deben ser compatibles para poder realizar transfusiones, ya que si no lo son la sangre transfundida será aglutinada por los anticuerpos del receptor.

## CUESTIONARIO

- Diferencie entre susceptibilidad y resistencia, y entre inmunidad innata y adquirida. ¿Por qué ahora es más difícil distinguir estos tipos de inmunidad tradicionalmente reconocidos?
- Por qué algunos ejemplos de mecanismos de defensa innata de tipo químico en la naturaleza. ¿Qué es el complemento?
- Después de que un fagocito englobe una partícula, ¿qué es lo que le suele suceder a dicha partícula?
- ¿Qué fagocitos importantes poseen los vertebrados?
- ¿Cuál es la base molecular del reconocimiento de lo propio y lo extraño en los vertebrados?
- ¿Qué diferencias hay entre las células T y las células B?
- ¿Qué es una citoquina? ¿Qué funciones tiene las citoquinas?
- Resuma la secuencia de sucesos de una respuesta inmunitaria humoral, desde la introducción del antígeno hasta la producción de los anticuerpos.
- Defina los siguientes conceptos: célula plasmática, respuesta secundaria, células de memoria, complemento, organización, título, estímulo, citoquina, célula asesina, interleucina-2.
- ¿Qué funciones tienen las proteínas CD4 y CD8 de la superficie de las células T?
- En general, ¿qué consecuencias tiene la activación de las células T<sub>H</sub>1 en la respuesta inmunitaria? ¿Y la activación de las células T<sub>H</sub>2?
- Diferencie entre proteínas MHC de clase I y de clase II.
- Describe una respuesta inflamatoria típica que ocurre en el VIH.
- En el SIDA, ¿cuál es el principal mecanismo por el que el VIH daña el sistema inmunitario?
- Cite los genotipos de cada uno de los siguientes grupos sanguíneos: A, B, O y AB. ¿Qué sucede cuando una persona con sangre del grupo A la dona a otra con sangre del grupo B? ¿Y con sangre del grupo AB? ¿Y con sangre del grupo O?
- ¿Cuál es la causa de la enfermedad hemolítica del recién nacido (eritroblastosis fetal)? ¿Por qué no se produce un problema similar en el caso de la incompatibilidad AB0?
- Indique alguna evidencia de que las células de muchos invertebrados poseen en su superficie moléculas específicas de su especie, e incluso de cada individuo.
- Cite algún ejemplo de memoria inmunitaria en los invertebrados.

## BIBLIOGRAFÍA

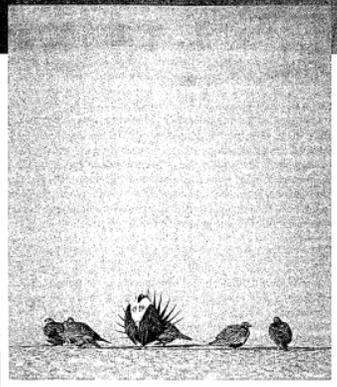
- Aderem, A., and R. Ulevitch. 2000. Toll-like receptors in the induction of the innate immune response. *Nature* 406:782-787. *Una buena revisión de la función de los receptores tipo Toll en la respuesta inmunitaria innata.*
- Alberts, B., A. Johnson, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, and P. Walter. 2002. *Molecular biology of the cell*, ed. 4. New York, Garland Publishing. *Magnífica discusión sobre el sistema del complemento con figuras muy claras.*
- Chen, S., and H. Silverman. 2005. Host-pathogen interactions in *Drosophila* melanogaster from an old friend. *Nature Immunol.* 7:911-917. *Discusión una curiosa de bacterias genéticas y Drosophila como sistema modelo, en esta revisión se describen las nuevas e interesantes variaciones en el estudio de la función inmunitaria innata en los insectos.*
- Devereux, C. 2005. The increase in the prevalence of asthma and allergy food for thought. *Nature Rev.* 6:669-674. *Un interesante artículo en el que se resatan las pruebas disponibles relacionadas con los cambios en la dieta y el aumento de la incidencia del asma y las alergias en los países desarrollados.*
- Fajnik, M., and L. Di Pasquale. 2004. Evolution of innate and adaptive immunity: can we draw a line? *Trends Immunol.* 25:640-644. *Discute cómo la secuenciación del genoma de los animales ha llevado a que se disponga de pruebas sobre la existencia de genes y moléculas relacionadas con la inmunidad adaptativa en los invertebrados y sobre la forma en que la línea de separación entre los sistemas inmunológicos innato y adaptativo es cada vez más imprecisa.*
- Gartner, L. P., and J. L. Hadzi. 2001. *Color textbook of histology*. Philadelphia, W. B. Saunders Company. *Una excelente capítulo en la que se describen las células del sistema inmunitario humano y se explican sus funciones.*
- Gura, T. 2001. Innate immunity: ancient system gets new respect. *Science* 293:2069-2071. *La inmunidad innata se desarrolló pronto en el curso de la evolución animal.*
- Klotman, M. E., and T. L. Chang. 2006. Defensins in innate antiviral immunity. *Nature Rev.* 6:447-456. *En esta revisión se describen nuevos datos que sugieren un papel antiviral de las defensinas de los mamíferos tanto contra los virus como las células bacterianas.*
- Kurtz, J. 2005. Specific memory within innate immune systems. *Trends Immunol.* 26:186-192. *Una excelente revisión de las pruebas a favor*
- de la existencia de memoria en el sistema inmunitario innato de los invertebrados.
- Kurtz, J., and K. Franz. 2003. Evidence for memory in invertebrate immunity. *Nature* 425:931-938. *Los copépodos muestran memoria cuando son infectados por un cestodo parásito.*
- Levin, N. L. 2006. Progress and obstacles in the development of an AIDS vaccine. *Nature* 6050-930. *Proposición una excelente revisión de la historia del VIH y de los mecanismos inmunológicos de regulación, así como una buena discusión de la forma en que se progresó hacia la obtención de una vacuna eficaz contra el SIDA.*
- Lisman, G. W., J. P. Cannon, and L. J. Daulau. 2005. Reconstructing immune phylogeny: new perspectives. *Nature Rev. Immunol.* 5:666-679. *Describe la información sobre la inmunidad adaptativa y la innata desde una perspectiva evolutiva y ofrece una clara visualización de las pruebas selectivas que han influido en la patogénesis y en los mecanismos de protección del hospedador.*
- Litke, T. J., D. Holtkamp, and A. F. Reed. 2005. Invertebrate immunity and the limits of mechanistic immunology. *Nature Reviews.* 6:651-654. *Una revisión de algunos datos interesantes que muestran un comportamiento de anticropación en el sistema inmunitario innato de los invertebrados.*
- Medzhitov, R., and C. A. Janeway Jr. 2002. Decoding the patterns of self and nonself by the innate immune system. *Science* 296:298-300. *Sobre las diferentes estrategias que se emplean en los sistemas inmunológicos innatos para el reconocimiento de lo propio y lo ajeno.*
- Roberts, J. M. 2004. Are HIV vaccines hitting fire with gasoline? *The Scientist* 18:36-37. *Resumen claro y sucinto de lo que es difícil de producir una vacuna para el VIH/SIDA. También incluye la información más reciente sobre las vacunas que se están probando actualmente.*
- Vitaliti, J., and M. Salzer. 2002. Antimicrobial peptides from animals: focus on invertebrates. *Trends Pharmacol. Sci.* 23:494-499. *Una revisión sobre los péptidos antimicrobianos de los invertebrados y su posible utilización como antibióticos.*
- Zaslouf, M. 2002. Antimicrobial peptides of multicellular organisms. *Nature* 415:389-395. *En esta breve revisión se discuten las moléculas y los mecanismos que utilizan las células inmunitarias en la inmunidad innata y su posible utilización como medicamentos contra las infecciones.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanipz14e](http://www.mhhe.com/hickmanipz14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

## 36

## Comportamiento animal



Macho de gallo de las artemisas (*Centrocercus urophasianus*) exhibiéndose ante varias hembras.

## La alargada sombra de un hombre

Ralph Waldo Emerson dijo que una institución es la alargada sombra de un hombre. La sombra de Charles Darwin es verdaderamente alargada; a partir de él han nacido campos enteros del conocimiento de la humanidad, como la evolución, la ecología y, finalmente, después de una larga gestación, la etología. El alteró, sobre todo, nuestra manera de pensar sobre nosotros mismos, sobre la tierra que habitamos y sobre los animales con los que la compartimos.

Charles Darwin, con su extraordinaria intuición, mostró cómo la selección natural puede favorecer determinados patrones de comportamiento para aumentar la supervivencia. La obra pionera de Darwin, *The Expression of the Emotions in Man and Animals*, publicada en 1872, sentó unas bases para el estudio del comportamiento que aún son utilizadas hoy día. Pero en 1872 el mundo científico no estaba preparado para aceptar las intuiciones de Darwin sobre los

patrones del comportamiento y aún menos sobre el hecho de que las estructuras corporales podían ser seleccionadas por ellos y tener su propia historia evolutiva. Tuvieron que pasar 60 años antes de que estos conceptos fuesen aceptados por los científicos dedicados al estudio del comportamiento de los animales.

En 1973 se concedió el Premio Nobel de Fisiología y Medicina a tres zoológicos pioneros: Karl von Frisch, Konrad Lorenz y Niko Tinbergen (Figura 36-1). La mención afirma que los tres fueron los principales arquitectos de una nueva ciencia: la etología, la ciencia que estudia el comportamiento de los animales, en particular bajo condiciones naturales. Esta fue la primera vez que un investigador dedicado a las ciencias de la conducta recibió un galardón. Había nacido la disciplina dedicada al estudio del comportamiento de los animales.



A



B



C

Figura 36-1  
Los pioneros de la ciencia de la etología. A, Konrad Lorenz (1903-1989). B, Karl von Frisch (1886-1982). C, Niko Tinbergen (1907-1988).

Los biólogos dedicados al estudio del comportamiento tradicionalmente se han hecho dos tipos de preguntas: *cómo se comportan los animales?* y *¿por qué lo hacen así?* El "cómo" está relacionado con la **causa próxima**, o inmediata, y se estudia experimentalmente (p. 14). Por ejemplo, un biólogo podría explicar los trinos primaverales de un macho de gorrión, en términos de los mecanismos hormonales o nerviosos implicados. Estas causas fisiológicas del comportamiento, es decir, los mecanismos que el animal emplea para llevar a cabo una conducta, son sus factores próximos. Estos factores próximos del comportamiento animal ya se han tratado en los Capítulos 33 y 34, donde se han discutido el sistema nervioso y la coordinación por medio de hormonas. Por otra parte, un biólogo puede querer saber qué función tienen los trinos para el gorrión, y entonces puede intentar conocer los cambios sufridos por los antecesores de estos pájaros para que puedan cantar en primavera. Las preguntas sobre el "porqué" tratan de encontrar las **causas últimas**, es decir, el origen evolutivo y el propósito de un comportamiento. Las incógnitas sobre estas causas últimas deben resolverse usando métodos comparativos (p. 14) y aplicando análisis filogenéticos (p. 205) para poder comprender los cambios evolutivos del comportamiento y las características morfológicas y ambientales asociadas a ellos. El objeto del presente capítulo es la explicación evolutiva del comportamiento animal y de las sugerentes ideas sobre la evolución del comportamiento según la teoría de la selección natural de Darwin (p. 124).

El estudio del comportamiento de los animales tiene su origen en diferentes raíces históricas, y la forma en que debe realizarse no está universalmente aceptada. La **psicología comparada** tiene su origen en la búsqueda de leyes generales de comportamiento aplicables a muchas especies, incluso el hombre. En primera instancia, los experimentos replicables se realizaban sobre todo con ratas blancas de laboratorio, palomas, perros y, en algunos casos, primates. Esta disciplina fue criticada por su falta de perspectiva evolutiva y por centrarse principalmente en las ratas blancas de laboratorio como modelo para otros organismos, por lo que muchos investigadores desarrollaron investigaciones basadas en la filogenia, y algunas de esas investigaciones fueron realizadas en condiciones naturales.

El propósito del segundo procedimiento, la **etología**, es describir el comportamiento de un animal en su *habitat natural*. La mayoría de los etólogos también son zoológicos y obtienen sus datos mediante observaciones y experimentos de campo, en muchas ocasiones con las variables que proporciona la propia naturaleza, pero en algunos casos manipulan dichas variables para sus propósitos, usando modelos de animales, empleando grabaciones de los sonidos de los animales y alterando el hábitat. Los etólogos modernos también realizan muchos experimentos en el laboratorio, donde pueden evaluar sus predicciones bajo condiciones controladas. Habitualmente, los experimentos de laboratorio se realizan para comprobar las hipótesis obtenidas a partir de las observaciones de animales salvajes en ambientes naturales no alterados.

La etología da una mayor importancia a los factores últimos que afectan al comportamiento. Una de las grandes contribuciones de von Frisch, Lorenz y Tinbergen fue demostrar que los rasgos del comportamiento eran entidades que se podían medir, igual que los rasgos anatómicos o fisiológicos. El principio fundamental de la etología es que los rasgos del comportamiento pueden identificarse y medirse, se pueden determinar sus homologías, e investigar sus historias evolutivas para tratar de encontrar sus posibles causas.

Gran parte de los trabajos realizados por los investigadores dedicados a la psicología comparada y a la etología pueden reunirse en una disciplina común, la **ecología del comportamiento**. Los investigadores dedicados a esta ciencia suelen centrarse en determinar la forma en que se comportan los individuos para que su éxito reproductivo y evolutivo sean máximos. Por ello suelen enfocarse sus estu-

dios en aspectos concretos del comportamiento, por ejemplo en la elección de la pareja, la obtención de los alimentos o los cuidados parentales durante la cría. La **sociobiología**, el estudio etológico del comportamiento social, tiene su origen en la obra de E. O. Wilson publicada en 1975: *Sociobiology: The New Synthesis*. Wilson describe la conducta social como una comunicación recíproca de naturaleza cooperativa (más allá de la actividad meramente sexual) que permite a un grupo de organismos de la misma especie organizarse de manera cooperativa. En un sistema de interacciones sociales complejas, los individuos tienen una gran dependencia de los demás en su vida diaria. Aunque el comportamiento social está presente en muchos grupos de animales, Wilson considera cuatro "piráculos" de complejidad del comportamiento social: (1) las colonias de insectos como las de la fragata portuguesa (p. 271), que están formadas por organismos individuales estrechamente unidos; (2) los insectos sociales, como las hormigas, las abejas y las termitas, que han desarrollado unos complejos sistemas de comunicación; (3) los mamíferos no humanos, como los delfines, los elefantes y algunos primates, que poseen unos sistemas sociales muy desarrollados; y (4) las sociedades humanas.

La inclusión por parte de Wilson del comportamiento humano en la sociobiología y sus suposiciones sobre la base genética de muchas facetas del comportamiento social humano han sido muy criticadas. El complejo sistema de interacciones sociales humanas, incluidas la religión, los sistemas económicos, y algunas características indefinibles, como el racismo, la discriminación sexual y la guerra, son propiedades que tienen su origen en la cultura del hombre y en su historia (p. 6). «Qué sentido tiene buscar una base genética o una justificación a estas facetas del comportamiento? Muchos contestarían "ninguno", y recurrirían a la sociología, antes que a la sociobiología, para intentar comprender las complejas facetas del comportamiento desarrolladas a partir de las sociedades humanas.

## DESCRIPCIÓN DEL COMPORTAMIENTO: PRINCIPIOS DE LA ETOLOGÍA CLÁSICA

Los primeros etólogos tratan de identificar y explicar los componentes relativamente invariables del comportamiento de diferentes especies de animales. A partir de estos estudios surgieron diversos conceptos que se popularizaron por vez primera con el importante libro de Tinbergen *The Study of Instinct* (1951).

Se puede hacer una primera aproximación a algunos de los conceptos básicos de la etología tomando como ejemplo la respuesta de "rodar el huevo" del ganso común (Figura 36-2), descrita por Lorenz y Tinbergen en un conocido trabajo que publicaron en 1938. Cuando Lorenz y Tinbergen colocaban un huevo a poca distancia del nido de una hembra de ganso, esta se levantaba y alargaba el cuello hasta

tocar el huevo con el pico, entonces doblaba el cuello empujando cuidadosamente el huevo hasta depositarlo en su nido.

Aunque esta conducta parece inteligente, Tinbergen y Lorenz descubrieron que si se quitaba el huevo al ganso después de haberse iniciado su recuperación, o si un huevo que estaba siendo recuperado resbalaba y caía rodando por el plano inclinado del nido, la hembra continuaba el movimiento de recuperación, sin el huevo, hasta instalarse cómodamente en su nido. Entonces, cuando veía que no había recuperado el huevo, iniciaba de nuevo la pauta de recuperación.

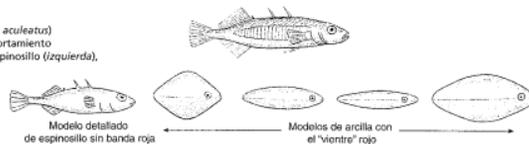
Por lo tanto, el ave seguía un patrón de comportamiento de hacer rodar el huevo como si fuese un programa que, una vez iniciado, debe completarse siguiendo un patrón preestablecido. Lorenz y Tinbergen denominaron a este tipo de conducta patrón de acción "fija"; un término que casi siempre invariable en su ejecución. Una conducta de este tipo, realizada de manera muy ordenada y con una secuencia predecible, se denomina **conducta estereotipada**. Por supuesto, una conducta estereotipada puede no ser realizada de forma idéntica en todas las ocasiones, pero puede reconocerse aunque se realice de forma inadecuada. Experimentos posteriores de Tinbergen demostraron que la hembra de ganso no distingue lo que está recuperando. Casi cualquier objeto redondo y liso colocado cerca del nido puede provocar la conducta de recuperación del "huevo"; incluso un pequeño juguete para perros y un gran balón amarillo fueron sumamente recuperados. Cuando se posaba sobre tales objetos, que obviamente no tenían la forma adecuada, terminaba desahojándose de ellos.

Lorenz y Tinbergen comprendieron que la presencia del huevo fuera del nido podía actuar como un estímulo, o disparador, que provocaba la conducta de rodar el huevo. Lorenz denominó **liberador** a tal estímulo, una señal simple en el entorno que puede inducir la realización de un determinado comportamiento innato. Ya que el animal responde habitualmente a algún aspecto concreto del liberador (por ejemplo, un sonido, una forma o un color), este estímulo eficaz fue llamado **estímulo señal**. Los etólogos han descrito cientos de ejemplos de estímulos señal. En cada caso, la respuesta puede ejercerse con bastante exactitud. Por ejemplo, el grito de alarma de los adultos de la gaviota argénea hace que los pollitos se agachen y permanezcan totalmente inmóviles en sus nidos. Ciertas polillas nocturnas realizan maniobras evasivas o se posan en el suelo cuando detectan los grillos ultrasonidos de los murciélagos que se alimentan de ellas (p. 745), el resto de los sonidos no producen dicha respuesta.

Estos ejemplos ilustran la naturaleza liberada y programada de muchos de los comportamientos de los animales. Incluso esto es aún más evidente cuando el comportamiento estereotipado no es el apropiado. Durante la primavera, el espinillo macho, un pequeño pez, selecciona un territorio que defiende vigorosamente contra otros machos, entonces el vientre de los machos se colorea muy vivamente de rojo, y al aproximarse un macho a otro, el colorido de los vientres provoca la adopción de una serie de posturas de intimidación,

### Figura 36-3

Modelos de espinillo (*Gasterosteus aculeatus*) empleados para el estudio del comportamiento territorial. El modelo detallado de espinillo (Zquierda), sin el vientre rojo, es atacado mucho menos frecuentemente por un macho territorial que los otros cuatro modelos sencillos con el vientre rojo.



o incluso la agresión. Tinbergen sospechó que el colorido del vientre del macho actuaba como liberador de la agresión, lo que comprobó al ver que pasando una postal con un camión rojo por la superficie de uno de los cristales del acuario provocaba los ataques de los machos. Tinbergen continuó sus experimentos utilizando una serie de modelos que enseñaba a los machos. Encontró que estos atacaban a todos los modelos con una banda "ventral" roja, e incluso una masa informe de cera con la parte inferior roja fue atacada. A pesar de todo, un modelo muy detallado, que se parecía mucho al propio espinillo, pero cuyo vientre no era rojo, era atacado menos frecuentemente (Figura 36-3). Tinbergen descubrió otros ejemplos de conductas estereotipadas provocadas por estímulos señal simples. Por ejemplo, un modelo de petirrojo atacó furiosamente a un montón de plumas rojas colocadas en su territorio, pero ignora a un jivo desecado sin plumas rojas (Figura 36-4).

En los ejemplos anteriores vemos el coste de las conductas programadas, ya que pueden producirse respuestas inapropiadas. Afortunadamente para el espinillo de vientre rojo y para el petirrojo, sus respuestas agresivas hacia los "objetos" rojos, en la mayor parte de las ocasiones son las apropiadas, ya que en sus respectivos hábitat los "objetos" rojos son bastante raros. «Por qué éstos y otros animales no razonan para elegir la respuesta correcta? En condiciones relativamente estables y predecibles, las respuestas automáticas preestablecidas pueden ser las más eficaces. Pensar o aprender la respuesta correcta llevarían demasiado tiempo. Los liberadores tienen la ventaja de que la atención del animal puede centrarse sobre señales concretas, y los estímulos señal para los comportamientos automáticos estereotipados permiten a un animal responder casi inmediatamente, cuando la rapidez puede ser esencial para la supervivencia.

### Figura 36-4

Dos modelos de petirrojo inglés. El montón de plumas rojas es atacado por los petirrojos machos, mientras que el jivo desecado (a la derecha), sin la pectuga roja, es ignorado.

Tomado de N. Tinbergen, *The Study of Instinct*, Oxford University Press, Oxford, England, 1951; modificado de D. Lack, *The Life of the Robin*, H. F. & G. Witherby Ltd., London, England, 1943. Reproducido con autorización de Oxford University Press.

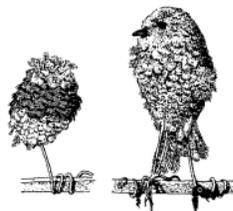


Figura 36-2

Movimiento de rodar el huevo del ganso, (*Anser anser*), que fue estudiado por Lorenz y Tinbergen. En este comportamiento estereotipado el huevo fuera del nido (1) es un estímulo señal para que el ganso se acerque a él (2) y lo mueva hacia el nido (3-4). La posición que se representa en 4 es la que el animal utiliza para hacer rodar el huevo hacia el nido. El ganso completa el movimiento de recuperación hasta el nido incluso cuando durante él se le retira el huevo.

## CONTROL DEL COMPORTAMIENTO

Las conductas estereotipadas surgirían a los etólogos que se trataba de comportamientos heredados o **innatos**. Muchos tipos de comportamientos estereotipados aparecen inesperalmente en la ontogenia de los animales inexpertos y son indistinguibles de las mismas conductas ejecutadas por individuos más viejos y experimentados. Las arañas "saben" cómo tejer sus telas sin adiestramiento y los grillos machos "saben" cómo cortejar a las hembras sin haber recibido lecciones de otros grillos más experimentados y sin haberlo aprendido antes mediante pruebas y errores. Para conductas como éstas se aplican los términos de innatas, o instintivas.

Los comportamientos instintivos, como la morfología de los organismos, dependen de la interacción entre un organismo y su entorno durante la ontogenia. Aunque un instinto puede parecer rígido y fijo, los instintos son productos de cambios evolutivos y siguen siendo objeto de nuevos cambios evolutivos por selección. Por ejemplo, las razas de los perros a menudo tienen tendencia a presentar unos comportamientos característicos que difieren entre las razas de acuerdo con la selección impuesta por los criadores. Por ejemplo, los criadores de perros pastores han obtenido unas combinaciones genéticas que refuerzan las conductas útiles para el pastoreo de ovejas y para suprimir los comportamientos destructivos para esa tarea. La ejecución de un comportamiento se modificará aún más mediante el entrenamiento individual de cada perro pastor. Los perros de otras razas en muy pocas ocasiones podrían expresar los comportamientos adecuados para el pastoreo, sin embargo, todos los perros comparten un antecesor común muy reciente en su desarrollo evolutivo. La evolución de los instintos quizá se comprenda mejor como un estrechamiento de los repertorios de comportamiento para que el sistema nervioso refuerce un determinado subconjunto de conductas y limite el empleo de las alternativas. A medida que los ambientes y las fuerzas selectivas van cambiando, los distintos modos de comportamiento se van estableciendo genéticamente.

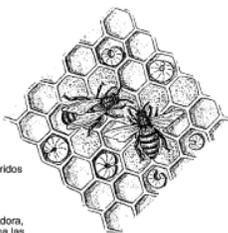
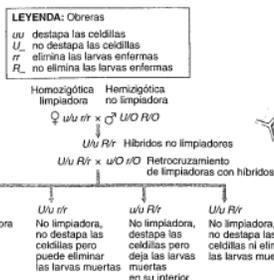
En los animales vertebrados muchas secuencias complejas de comportamiento en gran parte son invariables en su ejecución y parecen seguir unas normas precisas sin aprendizaje. El comportamiento programado es inapropiado para la supervivencia, sobre todo para los animales que nunca conocen a sus padres. Tales animales deben responder a los estímulos de manera innadecuada y adecuada a medida que vayan surgiendo. Sin embargo, los animales con una mayor esperanza de vida y que reciben cuidados de sus padres o que tienen otras oportunidades de interacción social pueden mejorar o cambiar su comportamiento por medio del aprendizaje.

## La genética del comportamiento

La transmisión hereditaria de la mayoría de los comportamientos innatos es bastante compleja, con muchos genes que interactúan y muchos factores ambientales afectando a cada rasgo del comportamiento.

Figura 36-5

Genética de la conducta higiénica de las abejas obreras, tal como fue demostrada por W. C. Rothenbühler. Los resultados que se exponen se basan en que este comportamiento depende de dos genes de segregación independiente, uno relacionado con la conducta de destapar las celdillas en las que hay larvas enfermas, y otro relacionado con la eliminación de dichas larvas. No se ha representado la progenie de machos homogéuticos. Véase en el texto una explicación más detallada.



No obstante, hay unos pocos ejemplos de diferentes conductas de algunas especies que se deben a una herencia mendeliana simple, desde los padres hasta sus descendientes. Quizás el ejemplo más convincente es la herencia de la conducta higiénica de las abejas. Las abejas pueden padecer una enfermedad, las "larvas sucias", producida por una bacteria (*Bacillus larvae*). Las larvas de abeja que contrae esta enfermedad mueren. Si las abejas eliminan de la colmena las larvas muertas reducen la probabilidad de que la infección se extienda.

Algunos tipos de abejas, denominadas "limpiadoras" o "higiénicas", destacan las celdillas en las que hay larvas podridas y las sacan fuera de la colmena. W. C. Rothenbühler describió que hay dos componentes en este comportamiento: primero la apertura de la tapa de las celdillas y segundo la eliminación de las larvas muertas. Las abejas limpiadoras son homocigóticas recesivas para dos genes diferentes. La conducta de desappar las celdillas la realizan los individuos homocigóticos para el alelo recesivo,  $u$ , del primero de los genes, y la conducta de eliminación de las larvas muertas la realizan los individuos homocigóticos para el alelo recesivo,  $r$ , del segundo de los genes. Cuando Rothenbühler cruzó abejas limpiadoras ( $uu rr$ ) con otras de estirpes no limpiadoras ( $UU RR$ ), pudo ver que los híbridos ( $Uu Rr$ ) no eran limpiadoras. Así, sólo las abejas obreras que poseen ambos genes en su condición homocigótica recesiva realizan el comportamiento completo. Inmediatamente después, Rothenbühler realizó un "retrocruzamiento" entre los híbridos y sus padres de estirpes limpiadoras. Como era de esperar si la conducta higiénica se transmite por la variación alélica de dos genes, se obtuvieron cuatro tipos diferentes de abejas (Figura 36-5). Aproximadamente la cuarta parte resultaron ser homocigóticas recesivas para  $u$  y para  $r$  y realizaban la conducta de limpieza completa: destapaban las celdillas y eliminaban las larvas infectadas. Otra cuarta parte de las descendientes ( $uu Rr$ ) destapaban las celdillas pero no eliminaban las larvas muertas. Otra cuarta parte ( $Uu rr$ ) no destapaban las celdillas, pero eliminaban las larvas muertas si otras obreras las destapaban. Las obreras heterocigóticas con los alelos dominantes de ambos genes ( $Uu Rr$ ) no realizaban ninguna de las partes del comportamiento de limpieza (Figura 36-5). Estos resultados muestran claramente que cada componente de la conducta de limpieza está asociado con la segregación independiente de los genes, y cada uno de los componentes del comportamiento influye sobre el otro.

La mayoría de los patrones de comportamiento heredados no se deben a segregaciones simples e independientes; no obstante,

los híbridos, por regla general, tienen unos comportamientos intermedios o confusos. W. C. Dillger realizó un estudio, ya clásico, sobre los efectos del cruzamiento en la conducta de construcción del nido por parte de diferentes especies de periquitos inseparables. Se trata de unos pequeños psitaciformes del género *Agapornis* (Figura 36-6). Cada especie realiza un cortejo diferente y utiliza una técnica distinta para transportar los materiales con los que construir el nido. El periquito de Fischer, *A. personata fischeri*, corta tiras largas de vegetación y las transporta una a una hasta el nido en construcción. El periquito de cara de melocotón, *A. roseicollis*, transporta cada vez varias tiras de materiales para el nido, sujetándolas entre las plumas de la rabadilla y la espalda. Dillger realizó el cruzamiento entre ejemplares de estas dos especies, y encontró que los híbridos tenían una gran confusión a la hora de transportar los materiales para construir sus nidos, ya que tenían tendencia a llevarlos entre las plumas (herencia de los periquitos de cara de melocotón), pero también a transportarlos

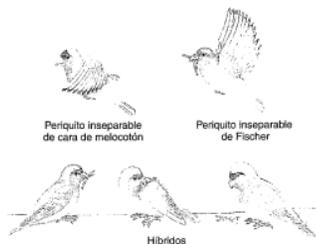


Figura 36-6

Comportamiento confuso en los híbridos de los periquitos inseparables, *Agapornis* sp. El periquito de cara de melocotón transporta los materiales para construir el nido entre las plumas, mientras que el periquito de Fischer los transporta con el pico. Los híbridos intentan el transporte por ambos métodos, pero no logran realizar satisfactoriamente ninguno de ellos.

con el pico (herencia del periquito de Fischer) (Figura 36-6). Intentaban tanto sujetarlos entre las plumas como cogérselos con el pico, pero no conseguían hacer correctamente ninguna de las dos cosas. Los híbridos heredaron un comportamiento intermedio con respecto al de sus padres. Según adquirían experiencia, los híbridos perfeccionaban la habilidad que les permitía transportar los materiales con el pico, como hacen los periquitos de Fischer.

## El aprendizaje y la diversidad del comportamiento

Otro aspecto del comportamiento es el aprendizaje, que puede definirse como la modificación del comportamiento debida a la experiencia. Un magnífico modelo para el estudio de los procesos de aprendizaje es el molusco opistobranquiano marino, *Aplysia* (Figura 36-7), animal con el que E. R. Kandel y sus colaboradores han realizado numerosos experimentos. La branquia de *Aplysia* está parcialmente recubierta por un pliegue del manto y comunica con el exterior a través de un sifón (Figura 36-8). Si se le pincha en el sifón, *Aplysia* retrae dicho sifón y la branquia, y los recoge en la cavidad del manto. Esta respuesta de protección simple, conocida como reflejo de retracción de la branquia, se repite cuando *Aplysia* vuelve a extender su sifón. Pero si se pincha el sifón repetidamente, *Aplysia* disminuye



Figura 36-7

La liebre de mar, *Aplysia* sp., un molusco gasterópodo opistobranquiano con el que se han realizado numerosos estudios neurofisiológicos y sobre el comportamiento.

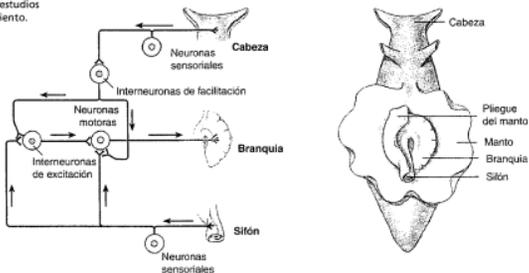


Figura 36-8

Circuito nervioso relacionado con la habituación y la sensibilización en el reflejo de retracción de la branquia en el molusco marino *Aplysia*. Véase la explicación en el texto.

su respuesta de retracción de la branquia e ignora tal estímulo. Este tipo de modificación del comportamiento sirve como ejemplo de una forma muy extendida de aprendizaje llamada **habituación**. Si ahora se aplica a *Aplysia* un estímulo nocivo diferente en la cabeza (por ejemplo, una pequeña descarga eléctrica) al mismo tiempo que se pincha el sifón, vuelve a **sensibilizarse** ante el estímulo y retrae la branquia tanto como lo hacía antes de la habituación. Por tanto, la sensibilización puede deshacer cualquier habituación previa.

Se conocen los circuitos neuronales implicados en la habituación y la sensibilización de *Aplysia*. Los receptores del sifón están conectados por medio de neuronas sensoriales (representadas en negro en la Figura 36-8) con las neuronas motoras (representadas en azul en la Figura 36-8) que controlan los músculos retractores de la branquia y los músculos de la cavidad del manto. Kandel encontró que la estimulación repetida en el sifón hacía que disminuyese la liberación de transmisores sinápticos por parte de las neuronas sensoriales. Éstas continúan excitándose como se estimula el sifón, pero liberan menos neurotransmisores en las sinapsis y las respuestas de este sistema se debilitan.

La sensibilización necesita de la actuación de otro tipo de neuronas llamadas interneuronas de facilitación. Éstas conectan las neuronas sensoriales de la cabeza del molusco con las neuronas motoras que innervan los músculos retractores de la branquia y del manto (Figura 36-8). Cuando se estimulan las neuronas sensoriales de la cabeza con una descarga eléctrica, el impulso llega hasta las interneuronas de facilitación (representadas en rojo en la Figura 36-8), sobre las que sitúan las terminaciones sinápticas de las neuronas sensoriales. Estas terminaciones hacen que *asumente* la cantidad de neurotransmisores liberados por las neuronas sensoriales del sifón. Dicha liberación incrementa la excitación de las interneuronas de excitación y de las neuronas motoras que se dirigen hacia los músculos de la branquia y del manto. Ahora las neuronas motoras pueden estimularse mucho más fácilmente que antes. El sistema está ahora sensibilizado, ya que cualquier estímulo que se aplique en el sifón produce una fuerte respuesta de retracción de la branquia.

Los estudios de Kandel indican que la mayor o menor fuerza del reflejo de retracción de la branquia está relacionada con variaciones de la cantidad de transmisores existentes en las sinapsis. No obstante, se sabe que algunos tipos de aprendizaje más complejos necesitan de la formación de nuevas rutas nerviosas y conexiones, así como una serie de cambios en los circuitos ya existentes.

## Impronta

Otro tipo de comportamiento aprendido es la **impronta**, la adquisición de un patrón de comportamiento estable en un animal joven por exposición a un estímulo concreto durante un periodo crítico del desarrollo. Nada más salir del huevo, los ansarinos o los patitos son lo bastante fuertes como para andar y seguir a su madre fuera del nido. Después de seguir a su madre durante un cierto tiempo, ya no seguirán a ningún otro animal. Pero si eclosionan en una incubadora o si la madre se separa de sus huevos en el momento de la eclosión, los ansarinos siguen al primer objeto grande y móvil que ven. Cuando han crecido, los jóvenes gansos prefieren a su 'madre' artificial antes que a cualquier otra cosa, incluyendo a su verdadera madre. Se dice que los ansarinos han quedado "troquelados" o "improntados" por la madre artificial.

La impronta ya fue observada en época tan temprana como en el siglo I d. C. cuando el naturalista romano Plinio el Viejo escribió sobre "un ganso que seguía a Lacedes, tan fielmente como si fuese un perro". Konrad Lorenz fue el primero en estudiar sistemáticamente el fenómeno de la impronta. Cuando Lorenz criaba a mano a los pequeños ansarinos, éstos formaban un vínculo inmediato y permanente con él, y le seguían a donde quiera que fuese (Figura 36-9). Ya no



**Figura 36-9**  
Anadóns improntados por Konrad Lorenz siguiéndolo tan fielmente como si fuese su madre biológica.



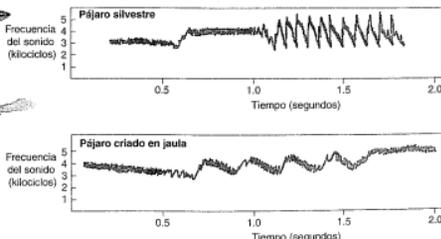
**Figura 36-10**  
Espectrogramas de los sonidos de los trinos de dos gorriónes de corona blanca, *Zonotrichia leucophrys*. Arriba, canto normal de un pájaro silvestre; abajo, canto anormal de un pájaro aislado.

podían ser estimulados a seguir a su propia madre o a otra persona. Lorenz descubrió que el período de impronta se reduce a un breve momento sensible en la primera etapa de la vida del individuo, y que una vez establecido, se mantiene de por vida.

Lo que demuestra la impronta es que el cerebro del ganso (como el de otras muchas aves y mamíferos, en los que se producen conductas similares) está desarrollado para adquirir la impronta. La selección natural favorece la evolución de aquellos animales que tienen una estructura encefálica que puede troquelarse en este sentido, ya que seguir a la madre y obedecer sus órdenes es importante para la supervivencia. El hecho de que un ansarino pueda quedar improntado, en condiciones artificiales, por un juguete mecánico en forma de pato o por una persona, es un coste tolerable, ya que los ansarinos raramente se van a encontrar ante estos "estímulos" en su ambiente natural. Los inconvenientes de la simplicidad de este sistema están compensados por las ventajas que supone su fiabilidad.

Un último ejemplo completa nuestra exposición sobre el aprendizaje. Las aves canoras presentan grandes diferencias sexuales relacionadas con muchos aspectos de su comportamiento. Los machos de muchas especies de pájaros tienen unos cantos territoriales característicos, que distinguen a los cantores de los de otras especies y anuncian sus derechos territoriales ante los machos de su misma especie. Como otras muchas aves canoras, un macho de gorrión de corona blanca puede aprender el canto propio de su especie oyendo trinar a su padre. Si el gorrión es criado en una jaula y se le aísla acústicamente en el laboratorio, desarrolla un trino anómalo (Figura 36-10), pero si al pájaro aislado se le permite escuchar grabaciones con el canto normal de su especie durante un periodo crítico que va desde los 10 a los 50 días después del nacimiento, aprende a cantar normalmente. Puede incluso llegar a imitar el "dialecto" local que escuche.

Según esto, puede parecer que el canto característico sólo está determinado por el aprendizaje. No obstante, si durante el periodo crítico del aprendizaje se reproducen junto al macho de gorrión aislado grabaciones con los cantos de otras especies, incluso muy próximas a la suya, no aprende ningún trino. Únicamente es capaz de aprender el canto de su propia especie. Por tanto, aunque los trinos se pueden aprender, el cerebro está limitado a reconocer y aprender los cantos de los machos de esa especie. Aprender un canto incorrecto produciría una conducta caótica, y la selección natural favorece los sistemas en que se eliminan tales errores. Otro ejemplo de las complejas interacciones entre el aprendizaje y los factores innatos es el de la orientación en las aves que realizan migraciones estacionales (p. 601).



## COMPORTAMIENTO SOCIAL

Cuando pensamos en los animales "sociales", solemos imaginarnos a las abejas y sus colonias tan estructuradas, los rebaños de antílopes pastando en las praderas de África (Figura 36-11), los bancos de arenques o las grandes bandadas de estorninos. Pero el comportamiento social no se limita a estos ejemplos de animales de la misma especie que viven juntos. Cualquier tipo de interacción que resulte de la respuesta de un animal ante otro de la misma especie representa un comportamiento social. Incluso la lucha entre un par de machos rivales por la conquista de una hembra es una interacción social.

Las agregaciones sociales sólo son una de las formas de conducta social, y no todas las agregaciones de animales son sociales. Las nubes de polillas atraídas por una luz durante la noche, las boletas de mar adheridas a un flotador común, o las truchas que eclosionan en el pozo más fresco de un río, no son sociedades si no agrupaciones de animales que se deben a estímulos ambientales. Las agregaciones sociales dependen de estímulos que proceden de los mismos animales, lo que los lleva a permanecer juntos y a influir unos en otros.

No todos los animales que presentan una cierta sociabilidad la poseen en el mismo grado. Todas las especies que se reproducen sexualmente deben cooperar, al menos, para conseguir la fecundación, y en muchos animales, los adultos sólo se asocian para reproducirse. Por el contrario, los cines, los gansos, los albatros y los cantores, por nombrar sólo unos pocos ejemplos, establecen fuertes vínculos monógamos que duran toda la vida. Los vínculos sociales más duraderos son los que se establecen entre las madres y sus crías, y en las aves y los mamíferos estos vínculos normalmente finalizan cuando las crías se independizan o son destetadas.



**Figura 36-11**  
Manada de topis y cebras comunes, pastando en una sabana tropical africana.

## Consecuencias selectivas de la sociabilidad

Las agregaciones sociales son beneficiosas para la defensa, tanto activa como pasiva, ante los depredadores. Los buyes alficeros, que forman un círculo de defensa pasiva cuando se ven amenazados por una manada de lobos, son mucho menos vulnerables que un individuo que se enfrente aisladamente a sus cenegros.

Como ejemplo de defensa activa, una colonia de cría de gaviotas, alertada por los gritos de alarma de algunos individuos, ataca *en masa* a los depredadores; este ataque colectivo disminuirá al posible depredador más eficazmente que el ataque de un único individuo. Los miembros de una colonia de perillos de las praderas, aunque están divididos en unidades familiares denominadas camarillas, cuando se ven amenazados por algún peligro cooperan avisándose unos a otros con un grito especial. De esta forma, cada individuo de la sociedad se aprovecha de las otras, los oídos y el olfato de todos los demás miembros del grupo. Las pruebas experimentales realizadas con una gran variedad de depredadores y de presas indican que cuanto mayor es un grupo, menor es la probabilidad de que uno de los individuos sea capturado por un depredador.

Vivir en sociedad ofrece diversas ventajas a los animales para la reproducción. Facilita los encuentros entre machos y hembras, lo que en los animales solitarios puede suponer un gran gasto de tiempo y energía. La agrupación social también ayuda a sincronizar el comportamiento reproductor, mediante la estimulación mutua entre los diferentes individuos. En las aves coloniales, los cantos y los pavoneos de los individuos durante el cortejo ponen en marcha unos cambios endocrinos reproductores en otros individuos de la colonia. Puesto que hay una mayor estimulación social, las grandes colonias de gaviotas tienen más polluelos por nido que las colonias pequeñas. Además, en los animales sociales el cuidado de las crías por parte de los padres incrementa la supervivencia de la prole (Figura 36-12). La vida en sociedad permite que los individuos se ayuden unos a otros y compartan la comida con los más jóvenes, aunque no sean los propios. En una sociedad tales interacciones tienen como consecuencia algunas conductas cooperativas complejas entre los padres, sus crías y sus parientes.

De las muchas ventajas de la organización social que los etólogos han encontrado, sólo podemos mencionar unas pocas en este breve



**Figura 36-12**  
Un papión joven, *Papio cynocephalus*, "cabalgando" sobre su madre. Posteriormente, cuando el joven sea destetado, el vínculo madre-hijo se debilitará y será rechazado cuando intente "cabalgar" sobre ella.

capítulo: cooperar en la captura de las presas, agruparse para soportar mejor las condiciones meteorológicas adversas; división del trabajo, especialmente bien desarrollada en los insectos sociales con sistemas de castas; y la posibilidad de aprender y transmitir informaciones útiles a través de la sociedad.

Los observadores de una colonia seminatural de macacos de Japón cuentan un interesante ejemplo de adquisición y transmisión de una tradición en una sociedad. A los macacos de una colonia insular les daban batatas y trigo en un comedero situado en una playa. Un día, una hembra joven, llamada Ima, fue vista limpiando la arena de una batata en el agua del mar. Esta conducta fue rápidamente imitada por los compañeros de Juegos de Ima, y más tarde también fue imitada por su propia madre. Posteriormente, cuando los miembros jóvenes de la tropa fueron madres, se metían en el agua para lavar sus batatas, sus descendientes las imitaron sin vacilación. Esta tradición quedó firmemente establecida en la tropa (Figura 36-13).

Algunos años después, Ima, ya adulta, descubrió que podía separar el trigo de la arena sacudiendo un puñado de trigo anejo en el agua, como la arena se hundía en el agua, podía recoger el trigo flotante para comérselo. A los pocos años, limpiar el trigo también se había convertido en una tradición para la tropa.

Los individuos que estaban al mismo nivel o por debajo del de Ima en la jerarquía social, copiaron sus innovaciones muy fácilmente. Los machos adultos, superiores en la jerarquía social, no quisieron adoptar estas prácticas, sino que continuaron separando trabajosamente los húmedos granos de arena pegados a las batatas y recolectando la playa para encontrar unos pocos granos de trigo aislados.

La adquisición de las habilidades de limpieza del alimento por Ima y sus iguales demuestra que una estructura social proporciona oportunidades para adquirir y compartir conductas aprendidas complejas, que van más allá de la imitación y la habituación. Los comportamientos de limpieza del alimento de Ima demuestran una respuesta condicionada, lo que supone que aprender ciertos métodos conduce a que el resultado deseado se repita, además de potenciar el razonamiento y la capacidad para evaluar qué métodos son los más adecuados para limpiar los diferentes alimentos.



Figura 36-13

Macaco japonés lavando batatas. Esta tradición fue iniciada por una hembra joven llamada Ima, que empezó a limpiar la arena de las batatas, lavándolas antes de comérselas. Los miembros más jóvenes de la tropa imitaron rápidamente este comportamiento.

La vida en sociedad también puede tener algunos inconvenientes con respecto a la vida en solitario que llevan algunos animales. Para las especies que evitan a sus depredadores gracias al camuflaje, la dispersión resulta ventajosa. Para los grandes depredadores, vivir en solitario también representa una ventaja, aunque por una razón bien diferente, la necesidad de un gran abastecimiento de presas. Por lo tanto, no hay una ventaja adaptativa decisiva para la vida en sociedad que además suponga una desventaja contra la vida solitaria. Las ventajas e inconvenientes de la vida en sociedad dependen de la situación ecológica.

El etólogo Tim Clutton-Brock distingue el **comportamiento social coordinado**, en el cual un individuo ajusta sus acciones a la presencia de otros para aumentar, de manera directa, su propio éxito reproductivo, del **comportamiento cooperativo**, en el cual un individuo realiza las actividades que benefician a otros porque tal comportamiento resulta positivo para la contribución genética de ese individuo a las generaciones futuras. En el primero de estos tipos de comportamiento se incluyen los comportamientos agonísticos y competitivos, la territorialidad y diferentes formas de emparejamiento. En el segundo tipo de comportamiento se incluyen los comportamientos cooperativos para la toma de alimentos y para la crianza y, especialmente, aquellos comportamientos que pueden beneficiar a los parientes cercanos de un individuo o hacer que otros cambien su comportamiento para que éste sea beneficioso para ambos. Si la presencia de un individuo en un grupo beneficia su supervivencia y su éxito reproductor, la selección favorecerá la evolución de tales estrategias cooperativas.

### Comportamientos agonísticos y competitivos

Los animales pueden competir por la comida, el agua, la pareja sexual o el refugio, cuando tales recursos existen en cantidades limitadas y, por tanto, son cosas por las que merece la pena luchar. La mayor parte de lo que los animales hacen para resolver las rivalidades se denomina **agresión**, que puede definirse como una acción física ofensiva o de amenaza, que obliga a otros a abandonar algo que poseen o que intentan conseguir. Muchos etólogos consideran que la agresión es una parte de otra interacción más compleja denominada **conducta agonística** (Gr. *combatiente*), refiriéndose a cualquier actividad relacionada con la lucha, entre las que se incluyen la agresión, la defensa, la sumisión o la huida.

La mayoría de los encuentros agresivos carecen de la violencia que habitualmente asociamos con la idea de lucha. Muchas especies poseen armas peligrosas, como dientes, picos, garras o cuernos, que utilizan para defenderse de los individuos de otras especies diferentes o para cazarlas. Aunque tales armas son potencialmente peligrosas, rara vez se usan contra miembros de la *misma especie*.

La agresión entre los animales de la misma especie raramente produce heridas o la muerte, ya que los contendientes han desarrollado muchas **exhibiciones rituales de amenaza**, es decir, pautas simbólicas de comportamiento agresivo, que llevan implícita la comprensión mutua de su significado para establecer una dominancia en una población jerárquica. Una exhibición ritual es una conducta que se ha ido modificando durante la evolución para aumentar la eficacia de su función comunicativa. Mediante la **ritualización**, unos movimientos simples o ciertas posturas se hacen más intensos, llamativos y precisos, y adquieren la función de una señal. El resultado de esta intensificación es reducir la posibilidad de falta de comprensión. Las luchas por la pareja, la comida o el territorio son combates más rituales que sangrientos, no son batallas sin cuartel. Cuando los

cangrejos violinistas (Figura 20-28) luchan por el territorio de reproducción sobre las arenas de la franja intermareal, normalmente sólo abren ligeramente sus grandes pinzas. Incluso en los combates más violentos, cuando utilizan las poderosas pinzas, los cangrejos se agarran el uno al otro de manera que evitan herirse recíprocamente. Los machos de los serpientes venenosas que compiten por una hembra llevan a cabo unos combates muy estilizados, enroscándose entre sí e intentando darse topetazos con la cabeza, hasta que uno de ellos cae sobre el suelo y se retira. Los rivales nunca se muerden el uno al otro. Los machos de muchas especies de peces defienden sus límites territoriales con unas exhibiciones amenazadoras de sus costados; se hinchan para parecer lo más amenazadores que sea posible. El encuentro se salda cuando cualquiera de los rivales se siente claramente inferior al otro en la jerarquía social, abandona y se aleja nadando. Las jirafas rivales se enzarzan en unos "combates de cuello", muy simbólicos, en los que los dos machos, situados uno al lado del otro, van enroscando y desenroscando sus cuellos (Figura 36-14). Nunca utilizan sus pezuñas, potencialmente letales, contra el otro, por lo que ninguno resulta herido.

De esta forma, los animales luchan como si estuviesen limitados por unas reglas que les impiden herirse gravemente. Los combates entre carneros rivales son muy espectaculares y el sonido del choque de los cuernos puede oírse a centenares de metros (Figura 36-15). Pero el cráneo está tan bien protegido por la masa de los cuernos que las heridas sólo se producen por accidente. A pesar de todo, en algunos casos los machos agresivos pueden ser auténticas luchas a muerte. Si los machos de elefante africano no llegan a resolver sus conflictos de dominancia social mediante el empleo de posturas ritualizadas, terminan por zanjárselas con combates violentos, en los que cada luchador trata de clavar sus defensas en las zonas más vulnerables del cuerpo del oponente.

No obstante, lo más frecuente es que el vencedor de los combates ritualizados simplemente se aleje corriendo o indique su derrota por medio de un ritual de subordinación especial. Si para uno de ellos se hace evidente que va a ser derrotado, prefiere comunicar su sumisión tan rápidamente como le sea posible y evitar los daños de una auténtica paliza. Esta pauta de comportamiento de sumisión, que señala el



Figura 36-14

Machos de jirafa, *Giraffa camelopardalis*, durante un combate para establecer su dominancia social. Estos combates son básicamente simbólicos y raramente se producen heridas.



Figura 36-15

Machos de muflón, *Ovis canadensis*, luchando por su dominancia social durante la época de apareamiento.

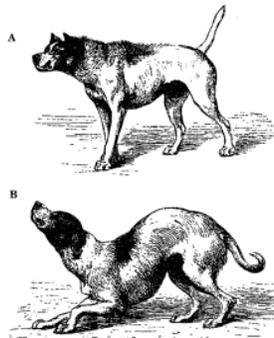


Figura 36-16

Ilustraciones de Darwin de las posturas de un perro como ejemplo de su principio de la antitesis. A, Un perro aproximándose a otro con intenciones agresivas y hostiles. B, El mismo perro en una actitud humilde y conciliadora. Las señales de la exhibición agresiva se han invertido.

final de una lucha, puede ser casi la opuesta a las exhibiciones de amenaza (Figura 36-16). Charles Darwin, en su obra *Expression of the Emotions in Man and Animals* (1872) describió la naturaleza, aparentemente opuesta, de los gestos de amenaza y sumisión que el "principio de la antitesis". Este principio sigue siendo aceptado hoy día por los etólogos.

El vencedor de una competición agresiva es dominante con respecto al perdedor, que es el subordinado. Para el ganador, la dominancia es una manera de aumentar su acceso a todos los recursos por los que lucha y que contribuyen a su éxito reproductor: alimentos, parejas, territorio, etc. En las especies sociales, las interacciones de dominancia a menudo forman una **organización jerárquica** o **jerarquía de**

**dominancia.** Un individuo dominante gana los combates contra todos los demás miembros del grupo, el segundo en el escalafón de dominancia los gana todos excepto contra el individuo dominante.

Tal jerarquía lineal simple fue observada por primera vez en las sociedades de pollos por Schjelderup-Ebbe, quien denominó a tal jerarquía "derecho de picoteo". Una vez que se establece el orden jerárquico, el picoteo real disminuye y es reemplazado por una amenaza, intimidación o reverencia. Las gallinas y gallos dominantes adquieren un derecho incontestable por el alimento y el agua, por las áreas de polvo donde bañarse y por un lugar en el gallinero. El sistema es eficaz, ya que reduce las tensiones sociales que se producen constantemente si los animales estuvieran luchando constantemente por mantener su posición social.

No obstante, no en todas las sociedades jerárquicas hay unos límites claros entre los individuos dominantes y los subordinados. En algunas de ellas los dominantes son retados muy frecuentemente por los subordinados.

Los individuos subordinados de cualquier sociedad son de los que el grupo puede prescindir. Casi nunca tienen oportunidad para reproducirse y son los primeros en morir. Durante las épocas en que escasean los alimentos, la muerte de los individuos débiles ayuda a mantener los recursos para los miembros más fuertes. En lugar de compartir los alimentos se sacrifica el exceso de población y este sacrificio está relacionado con las ventajas que algunos individuos, fuertes y dominantes, tienen ante tales circunstancias.

## Territorialidad

La posesión de un territorio es otra faceta de la sociabilidad de las poblaciones animales. Un territorio es un área concreta de la cual son expulsados los individuos invasores de la misma especie y algunas veces de otras especies. Esto implica la defensa del área contra los intrusos y pasar mucho tiempo haciéndose notar. La defensa del territorio se aprecia en numerosos animales: insectos, crustáceos, peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos, incluido el hombre.

Algunas veces el espacio que se defiende se mueve con el individuo. Esta distancia individual puede observarse, por ejemplo, como un pequeño espacio que queda entre las golondrinas o entre las palomas posadas sobre un alambre, en las gaviotas alineadas en una playa, o entre las personas que esperan un autobús.

Generalmente, la territorialidad es una alternativa al comportamiento dominante, aunque ambos mecanismos pueden darse en una misma especie. El sistema territorial puede ser muy eficaz cuando la población no es muy numerosa, pero deja de serlo cuando la densidad de la población aumenta, siendo sustituida por la jerarquía cuando todos los individuos ocupan un área común.

Como otros esfuerzos competitivos, la territorialidad lleva implícitas tanto ventajas como inconvenientes. La posesión de un territorio es beneficiosa cuando asegura el acceso a unos recursos limitados, a menos que las fronteras del territorio no puedan mantenerse con un esfuerzo mínimo. Los supuestos beneficios de la posesión de un territorio, de hecho, son numerosos: tener acceso a un área de abastecimiento, aumentar el atractivo para las hembras, reducir los problemas para encontrar pareja, aparearse y criar a los jóvenes; reducir las posibilidades de transmisión de las enfermedades; y disminuir la vulnerabilidad con respecto a los depredadores. Las ventajas de poseer un territorio disminuyen si el individuo tiene que pasar la mayor parte de su tiempo luchando con sus vecinos y con los intrusos, para mantener unas fronteras estables.

La mayor parte del tiempo y la energía que hacen falta para poseer un territorio se gastan la primera vez que se establece éste. Una vez que se han delimitado las fronteras, éstas tienden a ser respetadas y las conductas agresivas disminuyen cuando los dueños de los territorios vecinos reconocen a los de los otros territorios. Ya que los vecinos pueden parecer muy pacíficos, el observador que no haya estado presente en el momento en que se establecieron los territorios podría llegar erróneamente a la conclusión de que estos animales no son territoriales. Un león marino "dueño de la playa" (un macho dominante que posee un área) raramente pelea con sus vecinos, los cuales tienen sus propios territorios que defender. No obstante, debe estar en constante vigilancia contra los machos solitarios, los que desafían para tener el derecho de aparearse.

Las aves son muy territoriales. La mayoría de las aves canoras establecen sus territorios a principios de la primavera y los defienden vigorosamente contra otros machos de la misma especie durante toda la primavera y el verano, cuando se producen el apareamiento y la anidación. Por ejemplo, un macho de gorrion cantor tiene un territorio de aproximadamente 3000 m<sup>2</sup>. En un área determinada, el número de gorriones cantores permanece aproximadamente constante año tras año. La población permanece estable, ya que los jóvenes van ocupando los territorios de los adultos a medida que éstos van muriendo. Cualquier excedente de población de gorriones cantores es expulsado de los territorios, y por lo tanto no podrán ni aparearse ni anidar.

Las aves marinas, como las gaviotas, los alcatrazes, los pájaros bobos y los albatros, viven en colonias que están divididas en territorios muy pequeños, del tamaño del nido (Figura 36-17). Estos territorios de las aves no pueden incluir sus zonas de pesca, ya que se abastecen en el mar, donde el alimento está constantemente cambiando de lugar y es compartido por todos los individuos.

El comportamiento territorial no es tan evidente en los mamíferos como en las aves. Los mamíferos son menos móviles que las aves y



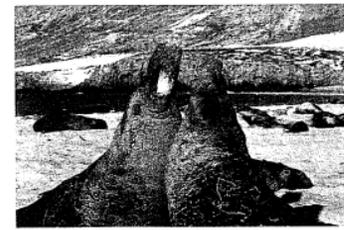
**Figura 36-17**  
Colonia de nidificación de alcatrazes. Obsérvese la separación exacta entre los nidos, cada uno situado justo fuera del alcance de los picotazos de sus vecinos.

esto hace más trabajoso el patrullar un territorio contra los intrusos. En cambio, muchos mamíferos tienen áreas de influencia (p. 630). Éstas consisten en el área total que un individuo recorre para sus actividades. No son cosas exclusivas que defiende, sino que se solapan con las áreas de influencia de los otros individuos de la misma especie.

Por ejemplo, las áreas de influencia de las tropas de papiones se solapan unas con otras, aunque una pequeña porción de cada área es reconocida como el territorio de cada tropa para su uso exclusivo. Las áreas de influencia pueden variar considerablemente en las diferentes estaciones. Una tropa de papiones puede tener que trasladarse a una nueva área durante la estación seca, para poder obtener agua y alimentos frescos. Los elefantes, antes de que sus movimientos fueren restringidos por el hombre, realizaban largas migraciones estacionales a través de la sabana africana hasta llegar a zonas en las que alimentarse. No obstante, las áreas de influencia que se establecen en cada estación son extraordinariamente constantes en cuanto a extensión.

## Sistemas de apareamiento

Los animales emplean diversos sistemas de apareamiento. Generalmente, los ecólogos del comportamiento clasifican estos sistemas en función del grado de asociación entre machos y hembras. La **monogamia** es la asociación entre un macho y una hembra durante la estación de cría. La **poligamia** es un término más general, en el que se incluyen todos los sistemas de apareamiento en los que machos y hembras pueden unirse a más de un compañero. La **poliginia** es el sistema en el que un macho se aparea con más de una hembra, y la **poliandria** es el sistema en el que una hembra se aparea con más de un macho. Hay varios tipos específicos de poliginia. La **poliginia de defensa de los recursos** se produce cuando los machos consiguen el acceso a las hembras de manera indirecta, por poseer unos recursos fundamentales. Por ejemplo, una hembra de rana toro prefiere aparearse con machos de mayor tamaño o edad, ya que estos machos defienden mejores territorios que los individuos pequeños, porque tienen un régimen de temperaturas más adecuado para el crecimiento de los renacuajos, o porque están libres de sanguijuelas depredadoras. La **poliginia de defensa de las hembras** se presenta cuando éstas muestran tendencia a agruparse y, por tanto, son defendibles. Cuando las hembras de elefante marino ocupan una pequeña isla, los machos pueden defenderlas y "conseguir sus favores" de manera



**Figura 36-18**  
Dos elefantes marinos, *Mirounga angustirostris*, luchando para establecer la dominancia. En las sociedades poliginicas los machos son mucho mayores que las hembras.

relativamente sencilla (Figura 36-18). Este sistema anteriormente se conocía como "harén". La **poliginia de dominancia de los machos** se presenta cuando las hembras seleccionan a sus compañeros de entre un grupo de machos que compiten por tener el derecho de aparearse. Un ejemplo es lo que ocurre en un lek. Un lek es un lugar colectivo de cortejo en el que los machos se congregan para atraer y cortejar a las hembras. Las hembras eligen y se aparean con el macho "más atractivo" (Figura 36-19). Este sistema basado en un lek lo utilizan diversas aves, como los gallos de las praderas y los gallos de las artemisas. En ellos, la selección sexual (p. 130) suele ser bastante llamativa y se debe al desarrollo evolutivo de rituales de cortejo estrafalarios y rasgos morfológicos exagerados.

## Comportamiento cooperativo, altruismo y selección por parentesco

Si, como Darwin sugirió, los animales se han hecho egoístas y se afanan para tener tantos descendientes como sea posible, ¿por qué algunos animales se ayudan unos a otros aun poniéndose ellos mismos en peligro? Como ya se ha indicado (p. 792), las ventajas generales de vivir en un grupo pueden explicar la selección de los comportamientos cooperativos; no obstante, algunas formas de comportamiento cooperativo son tan extremas que parece que necesitan otras explicaciones. ¿Por qué algunos individuos renuncian a reproducirse ellos mismos y contribuyen al éxito reproductor de otros? ¿Por qué algunos individuos se sacrifican para que los otros miembros de su grupo sobrevivan? Hasta mediados de la década de 1960 los científicos tenían la dificultad de explicar en términos darwinianos cómo pueden mantenerse estos **comportamientos altruistas** en una población.

Muchos comportamientos altruistas antiguamente se explicaban usando el argumento de la **selección del grupo**. Este razonamiento sugiere que los animales que ayudan a otros o que los que dejan de aparearse lo hacen para beneficiar al grupo en su conjunto. Por tanto, dichos comportamientos aumentarían las oportunidades de supervi-



**Figura 36-19**  
Macho de gallo de las artemisas, *Centrocercus urophasianus*, durante la parada nupcial en un lek.

venencia de los grupos cuyos miembros actúan de forma altruista. De acuerdo con los defensores de este argumento, la selección se produce en el nivel de grupo, no en el de los individuos, como sugirió Darwin. No obstante, el argumento de la selección del grupo, tal y como fue propuesto por V. C. Wynne-Edwards en 1962, ha sido rechazado por la mayoría de los ecólogos del comportamiento por varias razones.

Por ejemplo, si los alelos asociados con un determinado comportamiento altruista de riesgo, como los de las llamadas de aviso ante la presencia de depredadores, estuviesen distribuidos al azar en un grupo social, los individuos sin esos genes podrían haber prosperado. Ellos recibirían las llamadas de alerta sin ponerse en peligro, sus oportunidades para reproducirse aumentarían y, a la larga, los alelos "egoístas" terminarían eliminando a los altruistas del fondo genético del grupo.

En 1964, W. D. Hamilton, basándose principalmente en sus estudios sobre los insectos, propuso una nueva explicación para los comportamientos altruistas modificando el concepto darwiniano de eficacia biológica. Argumentó que la eficacia biológica debe medirse no por el número de descendientes sino por el aumento o disminución de alelos concretos en el fondo genético. Así, un individuo puede actuar de manera altruista, incluso con grandes riesgos, siempre que ayude a aumentar la presencia de sus alelos en el fondo genético. Sus alelos están compartidos por sus familiares, tanto progenitores como descendientes, hermanos y hermanas, primos y otros parientes. Los alelos que influyen en el comportamiento altruista entre los familiares se mantendrán en las generaciones venideras. Dado que cuanto mayor sea el parentesco mayor será el número de genes comunes de los descendientes, podría esperarse que el comportamiento altruista fuese más común entre individuos muy emparentados. Los comportamientos parentales que benefician la supervivencia de las crías, como los que se han estudiado en algunas aves (p. 605), son un buen ejemplo de ello. Por tanto, si todos los alelos fuesen equivalentes, los hermanos, que comparten la mitad de los alelos, estarían más dispuestos a ayudarse de lo que lo harían los primos, ya que éstos sólo comparten un 25% de sus alelos. La hipótesis de Hamilton basada en la explicación genética del altruismo y la cooperación se conoce como **selección por parentesco**. Esencialmente, la selección por parentesco actúa a través de individuos que contribuyen a la supervivencia y reproducción de otros individuos que poseen los mismos genes por razón de su parentesco.

La hipótesis de Hamilton revolucionó la biología evolutiva y del comportamiento. El principal criterio darwiniano de eficacia biológica hace referencia al número de alelos de los individuos que pasan a las siguientes generaciones. Sin embargo, Hamilton desarrolló el concepto de **eficacia biológica inclusiva**, que se refiere al número de alelos de los individuos que se transmiten a la siguiente generación, tanto si se deben al éxito reproductor de un individuo como *al de sus parientes*. Así, la selección por parentesco y la eficacia biológica inclusiva pueden explicar muchos comportamientos altruistas que, durante muchos años, han confundido a los biólogos.

Un buen ejemplo de altruismo y selección por parentesco en la naturaleza es la llamativa cooperación y coordinación que se produce entre los insectos sociales como las hormigas, las abejas y las avispas. Mediante una haplodiploidía (p. 142), en los machos son haploides y las hembras diploides. Las hermanas tienen un parentesco genético del 75% y no de un 50% (Figura 36-20). Las hermanas están más emparentadas entre sí que con sus propios padres! Por ello, cooperan con los demás miembros

del grupo social, sin reproducirse ellas mismas y ayudando a la reina a que ésta produzca más hermanas con un mayor parentesco (75%) del que tendrían sus propios descendientes (50%). Esta explicación se ve desafiada por los descubrimientos de genética molecular en muchos insectos haplodiploides, en los que las hembras reproductivas se aparean con muchos machos. Las hembras no reproductivas atienden a las crías más jóvenes de su propia madre indiscriminadamente, sin mostrar ninguna predilección por atender a sus hermanas totales. El promedio de parentesco entre las trabajadoras no reproductivas y sus hermanas atendidas debería superar el 50% para que la selección por parentesco proporcionase una explicación convincente para la división del trabajo en la reproducción (a menudo llamada **eusocialidad**) en los himenópteros.

Las hembras de las ardiillas terrestres de Belding, que habitan en Sierra Nevada (High Sierra, California), anazan unas llamadas de alarma cuando se acerca un depredador (Figura 36-21). Las llamadas de alarma ponen en alerta a los demás miembros del grupo pero también ponen en peligro al individuo que las realiza. No obstante, las ventajas de las llamadas de alarma son mayores que los riesgos, ya que los centinelas avisan a sus *parientes*. Así, este comportamiento de realizar llamadas de aviso, aunque es peligroso, puede estar favorecido por la selección, ya que aumenta la eficacia biológica inclusiva de los centinelas.

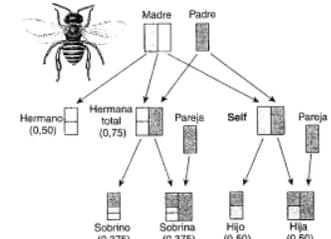


Figura 36-20

Haplodiploidía en las abejas, que muestra los grados de parentesco de una hembra obrera (etiquetada como 'Self' con los individuos de los que procede. En las abejas, como en otros animales haplodiploides, las hembras diploides se desarrollan a partir de óvulos fecundados y los machos a partir de óvulos no fecundados. Cada hija de un macho posee todos sus genes (barra morada) y las hermanas totales poseen la mitad de su genoma idéntico, ya que proceden del mismo padre. Las barras blancas representan otros alelos no relacionados. Dado que las hermanas totales tienen la otra mitad de los genes procedentes de la misma madre (barra naranja), el parentesco de Self con una hermana total es del 0,75, la media entre 0,5 y 1,0. (En una especie diploide, como la humana, el grado de parentesco entre hermanos es del 0,5, ya que los genes heredados del padre y de la madre tienen un 50% de posibilidades de estar presentes en uno de los hermanos. Véase que el parentesco de una hembra obrera con un hermano es de sólo un 0,25, ya que estos últimos no tienen padre. Si la abeja madre se ha apareado con más de un macho, la media de parentesco de una abeja obrera con sus hermanas inmaduras hijas de la misma madre varía entre el 0,5 y el 0,75.



Figura 36-21

Ardilla terrestre de Belding, *Spermophilus beldingi*, dando un grito de alarma para avisar de la aproximación de un depredador. Este comportamiento es más arriesgado para el individuo que da la señal de alarma que para los demás. Las hembras más emparentadas con los jóvenes dan más gritos de alarma que otros individuos.

La teoría del parentesco sugiere que los animales podrían desarrollar la capacidad de reconocer las diferentes categorías de parentesco de manera que la cooperación y los comportamientos de ayuda son más eficaces cuando van dirigidos hacia los parientes. Aunque la conducta de reconocimiento de los parientes fue discutida por Hamilton, poco se ha sabido de ella durante los 20 años siguientes a la publicación de sus trabajos. Gracias a estudios experimentales, hoy sabemos que muchas especies distinguen entre parientes y no parientes, por ejemplo isópodos, insectos, peces, renacuajos de ranas y sapos, aves, ardillas y primates. Los individuos de algunas especies son capaces de diferenciar incluso entre hermanos totales y medio hermanos, y entre primos e individuos no emparentados. Por tanto, algunas especies tienen una capacidad muy grande a la hora de identificar a los familiares con diferente grado de parentesco. Los procedimientos que se utilizan para el reconocimiento de los parientes varían entre las especies. Las aves a menudo usan vocalizaciones, mientras que otros muchos grupos utilizan señales químicas.

Debido a que el comportamiento altruista también se da en muchas poblaciones naturales entre individuos sin parentesco, la teoría de la selección por parentesco no explica todos los comportamientos altruistas. La teoría del **altruismo recíproco**, formulada inicialmente por Robert Trivers, proporciona otro fundamento darwiniano para explicar los comportamientos altruistas entre individuos, incluso aunque no sean parientes cercanos. Según esta teoría, un individuo es seleccionado para realizar actos altruistas si haciéndolos aumenta sus oportunidades individuales de recibir favores, de la misma importancia o mayor, de los otros individuos. Hay mayores probabilidades de que el altruismo recíproco se desarrolle en las especies que tienen agrupaciones sociales estables, cuyos miembros son mutuamente

interdependientes para la defensa, la nutrición o la reproducción, y que tienen más ocasiones para la interacción altruista.

Se han realizado muchas investigaciones sobre las explicaciones selectivas darwinianas para el comportamiento social usando la teoría matemática de los juegos para determinar qué comportamientos se pueden calificar como una **estrategia evolutiva estable** o **ESS**. Se espera que una ESS persista durante períodos largos del tiempo evolutivo porque resulta beneficiosa al competir con otras estrategias alternativas. Un comportamiento altruista no sería una ESS cuando existen "tramposos" que podrían obtener beneficios de los comportamientos altruistas de otros sin correspondéles de manera recíproca. Debido a que es difícil estudiar el comportamiento altruista en la naturaleza, los resultados de la teoría de las ESS ayudan a centrar las investigaciones en las poblaciones y en los comportamientos en los que hay más probabilidades de demostrar la estabilidad evolutiva. Las exhibiciones ritualizadas de la agresión animal (p. 795) se consideran como buenos ejemplos de estrategias evolutivas estables, ya que evitan que los conflictos entre individuos lleguen a tener una intensidad tal como para que se produzcan lesiones graves y, por ello, la supervivencia aumenta. La selección debe favorecer las exhibiciones ritualizadas sobre aquellos comportamientos alternativos que resultasen ser violentos. Un importante tema de investigación es determinar lo eficaces que son las exhibiciones que usan los animales para evitar un conflicto violento o para encontrar pareja. ¿Serían estrategias evolutivas estables para los organismos los desarrollos de exhibiciones que fuesen engañosas sobre su fuerza o sobre su idoneidad para el apareamiento?

Los estudios de Gerald Wilkinson sobre la manera en que los murciélagos vampiro comen los alimentos demuestran que los individuos presentan comportamientos altruistas recíprocos. Los murciélagos vampiro se reúnen en áreas de descanso, que abandonan durante la noche para ir a alimentarse de la sangre de mamíferos grandes, que a menudo son difíciles de encontrar. Un murciélago vampiro que haya conseguido saciarse de sangre puede realizar el comportamiento altruista de regurgitarla para otros miembros hambrientos de su grupo. Wilkinson hizo experimentos de laboratorio para demostrar que los murciélagos hambrientos no fueron alimentados al azar, sino que las probabilidades de ser alimentados eran mayores para aquellos individuos que previamente habían realizado ese mismo servicio. Estos resultados confirman que los murciélagos vampiro se reconocen como individuos, recuerdan qué individuos han realizado comportamientos altruistas y entonces devuelven los favores. A pesar de estos llamativos resultados, el altruismo recíproco es difícil de estudiar en la naturaleza, ya que generalmente requiere observaciones a largo plazo de individuos marcados y puede coexistir con una selección por parentesco.

## La comunicación en el reino animal

Un animal sólo puede influir en el comportamiento de otro a través de la comunicación. En comparación con el inmenso potencial comunicativo del lenguaje humano, la comunicación en los demás animales está muy restringida. Los animales pueden comunicarse por medio de sonidos, olores, contactos (incluyendo las señales eléctricas y térmicas), feromonas (los que detectan las antenas de los insectos y las glándulas vomeronasales de los mamíferos) y movimientos. Se puede utilizar cualquier canal sensorial o combinación de canales, lo que hace que la comunicación animal tenga una gran riqueza y variabilidad.

Los estudios filogenéticos son importantes para probar las hipótesis sobre la evolución de los comportamientos de apareamiento y los caracteres morfológicos por selección sexual. Los estudios filogenéticos y del comportamiento en varias especies de peces xifo de cola de espada realizados por Alexandra Basolo muestran que las hembras desarrollaron una forma de elegir a los machos por su espada antes de que ésta se hubiese desarrollado completamente, lo que concuerda con la hipótesis de que la formación inicial y el alargamiento de la espada en los machos ocurrieron por selección sexual debido a las preferencias de las hembras. En otro importante estudio filogenético del comportamiento de apareamiento se abordó la evolución de las exhibiciones masculinas en los lek de los pájaros pergoleros neotropicales. Richard Prum identificó 44 caracteres del comportamiento, que se han utilizado para desarrollar exhibiciones del comportamiento específico en estos pájaros, y reconstruyó la secuencia histórica del desarrollo de estas exhibiciones. Sus resultados muestran una tendencia evolutiva general hacia el aumento de la complejidad de las exhibiciones y una tendencia a favorecer los cambios del comportamiento antes que los cambios en el plumaje. Un comportamiento de exhibición nuevo en el que se destaca un área particular del plumaje favorece la selección sexual de ese plumaje y su "complicación morfológica". Estos estudios sugieren que la evolución del comportamiento podría ser un factor importante para determinar la acción de la selección sobre ciertos caracteres morfológicos. Algunos evolucionistas han propuesto que la evolución del comportamiento generalmente acelera la evolución morfológica y que, a menudo, un cambio en el comportamiento es un factor fundamental a la hora de permitir la evolución en nuevas zonas.

A diferencia de nuestro lenguaje, compuesto por palabras con significados definidos, que pueden reordenarse para producir una serie casi infinita de nuevos significados e imágenes, la comunicación entre los demás animales consiste en un repertorio limitado de señales. Típicamente, cada señal comunica un mensaje único. Estos mensajes no pueden dividirse ni reordenarse para formar nuevos tipos de información. No obstante, un único mensaje por parte de un transmisor puede proporcionar varias informaciones importantes para el receptor.

Un grillo cantando anuncia a una hembra sin fecundar la especie a la que pertenece el transmisor (los machos de las distintas especies tienen diferentes tipos de sonidos), su sexo (sólo los machos los realizan), su situación (fuente del sonido) y su posición social (sólo un macho que dispone de un territorio alrededor de su madriguera emite sonidos desde ese punto concreto). Todas estas informaciones son fundamentales para la hembra y cumplen una función biológica. Pero el macho no tiene manera de alterar su canto para proporcionar otras informaciones adicionales concernientes a la comida, los depredadores o el hábitat, que podrían aumentar las posibilidades de supervivencia de su pareja e incrementar así su propia eficacia reproductora.

### Atacción sexual química en las mariposas nocturnas

La atracción sexual en las polillas del gusano de la seda es un ejemplo de un caso extremo de comunicación simple y estereotipada, que se ha desarrollado para que se pueda realizar una única función biológica: el apareamiento. Las hembras vírgenes de la polilla del gusano de la seda tienen unas glándulas especiales que producen una sustancia química de atracción sexual, a la que son sensibles los machos. Los machos adultos utilizan sus grandes antenas, que

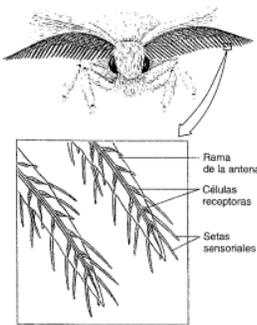


Figura 36-22

Las grandes antenas de los machos de la polilla del gusano de la seda (*Bombyx mori*), son especialmente sensibles a la sustancia de atracción (feromona) producida por las hembras.

están muy ramificadas y cubiertas por miles de sedas sensoriales que actúan como receptores (Figura 36-22) para detectar esta sustancia química de atracción, el **bombicol** (un alcohol complejo que debe su nombre al de esta mariposa, *Bombyx mori*).

Para atraer a los machos, las hembras permanecen quietas y emiten una pequeña cantidad de bombicol, que es transportado por el aire. Cuando unas pocas moléculas llegan a las antenas de un macho, éste se ve estimulado para volar en contra del viento, en dirección a la hembra. Al principio busca al ar, pero cuando por casualidad se acerca a unos pocos cientos de metros de la hembra, detecta un gradiente de concentración de la sustancia de atracción. Guiado por este gradiente, vuela hacia la hembra, hasta que la encuentra y copula con ella.

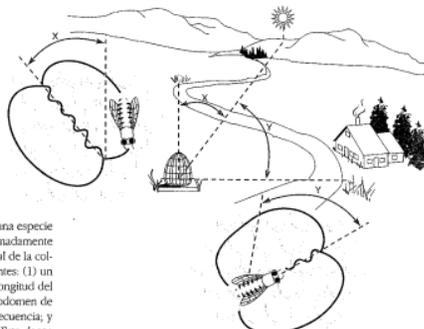
El este ejemplo de comunicación química, el atrayente bombicol, una feromona (p. 741), sirve como señal para que se reúnan los individuos de distinto sexo. La eficacia está asegurada, ya que la selección natural favorece la evolución de los machos con receptores antenales lo bastante sensibles como para detectar la sustancia de atracción a grandes distancias (varios kilómetros). Los machos cuyo genotipo produce una menor sensibilidad de este sistema receptor no localizan a las hembras y son eliminados de la población.

### El lenguaje de las abejas

Uno de los sistemas de comunicación no humana más sofisticado y complejo es el lenguaje simbólico de las abejas. Las abejas obreras comunican la situación de los alimentos, cuando éstos están demasiado distantes como para ser fácilmente localizados por cada abeja. La comunicación se realiza mediante unas danzas que van acompañadas por unos importantes sonidos y que son de dos tipos principales. La forma que tiene una mayor riqueza comunicativa es la **danza de agitación** (Figura 36-23). Las abejas normalmente ejecutan estas danzas cuando las exploradoras regresan desde una fuente de alimentos rica, transportando, o el néctar en su estómago, o los granos de polen adhe-

Figura 36-23

Danza de agitación que las abejas emplean para comunicar tanto la dirección como la distancia hasta una fuente de alimentos. La línea recta de la danza de agitación indica la dirección de acuerdo con la posición del sol (ángulos X e Y).



ridos a unas zonas de sus patas en las que los pelos forman una especie de cesta. La danza de agitación se realiza siguiendo aproximadamente la figura de un ocho, y la realizan sobre una superficie vertical de la columna. Un ciclo de la danza está formado por tres componentes: (1) un círculo con un diámetro de aproximadamente tres veces la longitud del cuerpo de la abeja; (2) una línea recta en la que agitan el abdomen de un lado a otro, emitiendo un sonido intermitente de baja frecuencia; y (3) otro círculo girando en sentido contrario al del primero. Esta danza se repite muchas veces alternando los giros en el sentido de las agujas del reloj y en sentido contrario.

Los estudios sobre la comunicación de aprovisionamiento en las abejas son un magnífico ejemplo de cómo una gran controversia puede llevar a que se realicen descubrimientos científicos. La información precisa comunicada por las danzas de las abejas sobre la localización de las fuentes de alimento fue descubierta en 1943 por Karl von Frisch, quien en 1973 fue galardonado con el Premio Nobel de Fisiología y Medicina. Este descubrimiento fue muy cuestionado a partir de 1967 por Adrian Wenner y Patrick Wells, cuyos experimentos indicaban que para comunicar la posición de las fuentes de alimento no era necesaria la danza de las abejas y que los olores podrían explicar mejor las comunicaciones de abastecimiento de las abejas. El resultado final hizo que los experimentos de ambos fueran examinados para encontrar las fuentes de confusión y las variables inconclusas. Para resolver este problema, muchos investigadores realizaron nuevos experimentos, y finalmente quedaron patentes las diferentes partes de la controversia original y los distintos componentes de un gran repertorio de mecanismos de comunicación. Entre los experimentos que demuestran que las abejas comunican informaciones precisas mediante danzas se encuentran los que se realizaron utilizando una abeja robotizada con alas de metal que podía vibrar y que podía realizar la danza de agitación y los sonidos asociados a ella. Cuando la abeja robot se introducía en una colmena y sus danzas eran escuchadas mediante un ordenador, los abejeros rechazaban a las abejas que veían y éstas terminaban visitando los lugares de abastecimiento de alimento preseleccionados fuera de la colmena que no habían sido visitados con anterioridad. Este trabajo demostró que los sonidos asociados a la danza son tan importantes como su apariencia visual. Sin embargo, la danza de salida sobre todo cuando los alimentos cercanos a la colmena son limitados y las fuentes de alimento lejanas son transitorias, cuando una fuente de alimento perfumada es fácil de alcanzar, está cercada y tiene una disponibilidad casi continua, para comunicarse las abejas utilizan principalmente las señales olfativas estudiadas por Wenner y Wells. Una de las principales conclusiones de los trabajos realizados por James y Carol Gould sobre las abejas melíferas es que estos animales utilizan varios sistemas sensoriales de navegación y que el sistema primario tiene mecanismos de seguridad por si se produce algún fallo. El descubrimiento de esta amplia gama de mecanismos de comu-

nificación sensorial y de las circunstancias que conducen a que las abejas usen cada uno de ellos se debe en gran medida a los resultados de los estudios de von Frisch, Wenner y Wells, aparentemente contradictorios, pero en última instancia todos ellos verdaderos.

Las oscilaciones en la línea recta son el componente de la danza que ofrece una información más importante. Las danzas de agitación casi siempre se realizan con buen tiempo, y la dirección de la línea recta está relacionada con la posición del sol. Si la exploradora ha localizado la comida en la dirección del sol, realiza la línea recta de agitación ascendiendo verticalmente por la superficie del panel. Si el alimento ha sido localizado 60° a la derecha de la posición del sol, la línea de agitación forma un ángulo de 60° a la derecha de la vertical. Venos pues que la línea de agitación forma el mismo ángulo con respecto a la vertical que la localización del alimento respecto al sol.

La información acerca de la distancia a la que se encuentra la fuente de alimento también está codificada en la danza de las abejas. Si el alimento está cerca de la colmena (menos de 50 m), la exploradora emplea una danza más simple denominada **danza circular**. La exploradora simplemente describe un círculo en el sentido de las agujas del reloj, entonces da la vuelta y realiza otro giro en sentido contrario al de las agujas del reloj, repitiendo la representación numerosas veces. Otras obreras se agrupan en torno a la exploradora y son estimuladas por la danza, así como por el olor del néctar o de los granos de polen de las flores que han sido visitadas. Entonces, las obreras vuelan y buscan en todas direcciones, pero sin alejarse demasiado.

Si el alimento está más lejos, la danza circular se transforma en la danza de agitación, que proporciona información sobre la distancia y sobre la dirección. El ritmo de la danza es inversamente proporcional a la distancia a la que se encuentra el alimento. Si la comida está aproximadamente a 100 m, cada ciclo en forma de ocho lo realizan en 1.25 segundos aproximadamente; si está a unos 1000 m, dura 3 segundos, y si está a 8 km dura 8 segundos. Cuando el alimento es abundante, las abejas no tienen por qué danzar. Pero si es escaso, las danzas se hacen muy intensas y las obreras se agrupan en torno a las exploradoras que regresan a la colmena y las siguen durante las danzas.

### Comunicación por medio de exhibiciones

La exhibición es un tipo de conducta o una serie de conductas que se utilizan con fines comunicativos. La liberación de sustancias de atracción sexual por parte de las hembras de algunas polillas y las danzas de las abejas, que acabamos de describir, son dos ejemplos de exhibiciones; lo mismo ocurre con los gritos de alarma de las gaviotas, el trino de los gorriotes de corona blanca, las danzas de cortejo de los lagópodos y los "ojos" de las alas posteriores que ciertas polillas enseñan para atraer a un posible depredador.

La compleja conducta de apareamiento del alcatraz (piquero) patiazul (Figura 36-24) se realiza con una intensidad máxima cuando las aves se reúnen después de un período de separación. El macho, a la derecha en la ilustración, está "mirando al cielo"; coloca la cabeza y la cola en dirección al cielo y gira las alas hacia delante, para enseñar sus brillantes superficies dorsales a la hembra. Mientras adopta esta postura emite unos silbidos muy agudos. La hembra, a la izquierda, está "desfilando"; anda con una lentitud exagerada, levantando sus brillantes patas azules en cada paso, como si quisiera mantenerlas en alto durante unos momentos para que el macho las admire. Realizan estas exhibiciones tan personalizadas con una solemnidad aparentemente cómica, que para el observador parece totalmente inútil. Estos alcatrazes son muy conocidos por sus graciosas "payasadas".

La naturaleza exagerada de estas exhibiciones asegura que el mensaje no se pierda y que sea comprendido. Estas exhibiciones son necesarias para establecer y mantener un fuerte vínculo de pareja entre el macho y la hembra. Esta necesidad también explica la naturaleza reiterativa de estas exhibiciones, que se repiten muchas veces durante todo el cortejo nupcial, hasta que la hembra realice la puesta de los huevos. La repetición de las exhibiciones mantiene un estado de mutua estimulación entre el macho y la hembra, que asegura la cooperación necesaria para la cópula, la posterior incubación y el cuidado de los jóvenes.

### Comunicación entre el hombre y otros animales

Uno de los problemas de los estudios sobre la comunicación animal es comprender qué canal sensorial están utilizando los animales. Las señales pueden ser exhibiciones visuales, olores, vocalizaciones, vibraciones táctiles o corrientes eléctricas (como, por ejemplo, entre ciertos peces). Aún es más difícil el establecimiento de una vía de comunicación doble entre los animales y el hombre, ya que el investigador debe "traducir" los significados en símbolos que los animales puedan comprender. Además, los hombres son malos compañeros sociales para la mayor parte de los animales.

### Inteligencia animal

Uno de los aspectos más interesantes del comportamiento animal es el relacionado con la inteligencia y el conocimiento de los animales. La denominación común de inteligencia animal incluye diversos aspectos de la función mental, como la percepción, el pensamiento y la memoria. Muchos biólogos consideran algunos procesos mentales de los animales parecidos a los de la especie humana. Estudios recientes sobre inteligencia animal realizados con primates y con loros grises africanos han ofrecido unos resultados extraordinarios.

A finales de la década de 1960, Beatrix y Allen Gardner, de la Universidad de Nevada (Reno, USA) empezaron a utilizar el *American Sign Language* (ASL) para enseñar a una hembra de chimpancé llamada Washoe a utilizar las manos del mismo modo que lo hacen

las personas sordas. Cuando tenía 5 años, Washoe empleaba los signos correspondientes a 132 palabras y los podía usar para formar oraciones y frases. Podía contestar preguntas, hacer sugerencias y expresar sus estados de humor. En una sesión de trabajo, cuando se le preguntó qué era un cisne, Washoe contestó "pájaro agua". Washoe también enseñó algunos signos a otros chimpancés. Al principio, éstos usaban los signos como un juego, pero algunos chimpancés pronto empezaron a usar algunos de ellos, como "beber", "cosquillas" y "abrazo", para hacer peticiones espontáneas a los cuidadores. Se han realizado trabajos similares con otros primates, como gorilas, orangutanes y bonobos.

Irene Pepperberg, de la Universidad de Arizona, ha trabajado durante varios años con un loro gris africano llamado Alex. Gracias a que los loros pueden vocalizar de manera similar a como lo hacemos las personas, Pepperberg podía comunicarse con Alex usando el lenguaje vocal humano. Durante varios años, Alex aprendió una variedad de atributos, incluidos los colores, las formas y los materiales de que estaban hechos más de 100 objetos. Alex podía identificar los objetos por su color, tamaño y forma. Si se le enseñaban dos objetos del mismo color pero uno más grande que el otro, podía indicar que se diferenciaban por el "tamaño". Alex también podía contar y decirte a su cuidado cuántos objetos de cada categoría se le enseñaban.

El conocimiento consciente también forma parte de la inteligencia. Donald Griffin escribió dos libros en los que sugirió que muchos animales tienen conciencia de sí mismos, y que pueden pensar y razonar. La capacidad de los simios, los loros y otros animales para usar técnicas relacionadas con el lenguaje es muy significativa, ya que nos muestra su capacidad cognitiva y nos permite empezar a comunicarnos con ellos. La posibilidad de que los animales puedan pensar de manera parecida a como lo hacemos los humanos y de que tengan un conocimiento consciente ha proporcionado nueva luz sobre los estudios del comportamiento animal y ha añadido un nuevo significado a nuestros estudios generales sobre los animales. Los estudios sobre la inteligencia de los animales aún son muy controvertidos.

El etólogo Irven DeVore indicó cómo, mediante el empleo del canal de diálogo adecuado, pueden conseguirse otros objetivos, además de los científicos:

Un día estaba yo en la sabana, lejos de mi camioneta, observando a un grupo de papiones, cuando un joven vino y me quitó los prismáticos. Sabía que si llegaban a la tropa podría darlos por perdidos, de manera que intenté recuperarlos. El joven gritó. Inmediatamente todos los machos adultos de la tropa se lanzaron contra mí (comprendí cómo debería sentirse un leopardo cuando lo acorralan). La camioneta estaba a unos 10 ó 12 metros. Tenía que enfrentarme con los machos. Comencé a relamerme los labios muy exageradamente. Un gesto con el que un papión quiere decir, tan energicamente como puede: "No tengo malas intenciones hacia tí". Los machos cargaron contra mí, gruñendo y enseñándome los dientes. Justo delante de mí se pararon, ladearon sus cabezas hacia un lado y empezaron a relamerse los labios mirándose. Ellos se relamían. Yo me relamía. "No tenemos malas intenciones hacia tí". "Yo tampoco las tengo hacia vosotros". Pensándolo más tarde, fue una "conversación" maravillosa. Pero mientras mis labios hablaban el idioma de los papiones, mis pies me llevaban hacia la camioneta, hasta que pude saltar a su interior y cerrar la puerta.

DeVore, Irven. *The marvels of animal behavior*. 1972. Washington, D.C., National Geographic Society.



Figura 36-24

Pareja de alcatrazes patiazules (piqueros) de las Galápagos, *Sula nebouxi*, exhibiéndose mutuamente. El macho (a la derecha) está "mirando al cielo"; la hembra (a la izquierda) está "desfilando". Esta llamativa y estereotipada exhibición de comunicación sirve para mantener la estimulación mutua y el comportamiento cooperativo durante el cortejo, el apareamiento, la nidificación y la cría de los jóvenes.

Se ha avanzado mucho en el estudio de la comunicación animal, debido a la comprensión de una gran cantidad de hechos e informaciones sobre la comunicación en muchas especies. El mundo de los animales está repleto de comunicaciones. Reconociendo que

el razonamiento y la perspicacia no son necesarios para llevar a cabo una conducta eficaz y muy organizada, no deberíamos concluir que los animales inferiores son, como Descartes afirmó en el siglo XVII, nada más que máquinas.

## RESUMEN

El estudio del comportamiento de los animales ha surgido como una disciplina científica partiendo de cuatro enfoques experimentales diferentes. La psicología comparada pone un énfasis especial en la identificación de los mecanismos que controlan el comportamiento, empleando relativamente pocas especies, con la intención de que las conclusiones extraídas puedan aplicarse a otros animales. La etología es el estudio del comportamiento de los animales, tanto innato como aprendido, en su hábitat natural. La ecología del comportamiento muestra que los rasgos del comportamiento tienen su propia historia evolutiva y dependen de la selección natural. La sociobiología se centra en la comprensión de cómo y por qué se ha desarrollado la conducta social en los animales. Tanto la etología como la sociobiología tratan de diferenciar los mecanismos responsables del comportamiento (causas próximas) y la función o la evolución de tal comportamiento (causas últimas).

Los estudiosos del comportamiento de los animales han observado y catalogado muchos patrones del comportamiento de los animales que son muy predecibles y casi siempre invariables en su ejecución. A menudo, estos patrones están provocados, o "liberados", por un estímulo ambiental concreto, generalmente simple, denominado estímulo señal. Aunque tales comportamientos pueden provocarse en momentos inadecuados, son sumamente eficaces y permiten que el animal responda muy rápidamente. El desarrollo de los patrones de comportamiento depende de la interacción entre un animal y su ambiente. Por esta razón, los científicos dedicados al estudio del comportamiento prefieren evitar describir los patrones de comportamiento como "instintivos" o "innatos".

El comportamiento puede modificarse por medio del aprendizaje a través de la experiencia. Dos tipos de comportamiento aprendido simples son la habituación, que es la reducción o eliminación de una conducta de respuesta en ausencia de algún premio o castigo, y la sensibilización, en la que la reiteración de un estímulo aumenta la intensidad de la conducta de respuesta. El reflejo de retracción de la branquia en el molusco marino *Aplysia*, se ha descrito como una respuesta de protección, que puede modificarse experimentalmente y en la que pueden apreciarse tanto la habituación como la sensibilización. La modificación de la respuesta de alarma de los pollos de gaviota argéntea es otro ejemplo de habituación. Otra forma de aprendizaje es la imitación, el vínculo de reconocimiento duradero que se forma muy tempranamente entre los jóvenes de muchos animales sociales y sus madres.

El comportamiento social es la conducta de una especie cuando sus miembros interactúan unos con otros. En las organizaciones sociales, los animales tienden a permanecer juntos, a comunicarse y, por lo general, a oponerse a las invasiones por parte de los "forasteros". Las ventajas de la sociabilidad son, entre otras, la defensa cooperativa ante los depredadores, la búsqueda cooperativa del alimento, el perfeccionamiento de la conducta reproductora y del cuidado de los jóvenes por parte de los padres, y la transmisión de información útil a través de la sociedad. Dado que los animales sociales cumplen por unos recursos limitados (como la comida, la pareja sexual o el refugio), frecuentemente estos conflictos se resuelven por medio de una forma de hostilidad abierta, denominada agresión. La mayoría de estos encuentros agresivos entre animales de la misma especie son combates ritualizados, que implican una intimidación más que un intento de herir o matar. La jerarquía, en la

que la prioridad de acceso a los recursos comunes se establece mediante la agresión, es frecuente en las organizaciones sociales. La territorialidad es una alternativa a la dominancia. Un territorio es un área defendida de la que son expulsados los intrusos de la misma especie.

Los sistemas de apareamiento incluyen la monogamia, el apareamiento de un individuo sólo con otro del sexo contrario durante cada estación de cría, y la poligamia, el apareamiento de un individuo con dos o más del sexo opuesto en una estación de cría. Hay dos formas de poligamia, la poliginia, el apareamiento de un macho con más de una hembra, y la poliandria, el apareamiento de una hembra con más de un macho. Hay varios tipos de poliginia.

El comportamiento en el que un individuo reduce su propio éxito biológico para aumentar el de otros se denomina comportamiento altruista. Algunos ejemplos son los comportamientos de riesgo en los que un miembro de un grupo social avisa a los demás de la aproximación de un depredador, y los comportamientos cooperativos de los insectos sociales, en los que un individuo puede renunciar a repro-

ducirse para dedicarse a cuidar a sus hermanas más jóvenes. Una de las mejores explicaciones del altruismo es la selección por parentesco, en la que el individuo que recibe un comportamiento altruista está lo suficientemente emparentado con el altruista como para que la supervivencia del receptor beneficie la transmisión de los genes que comparte con el individuo altruista.

La comunicación, a menudo considerada como el elemento esencial de la organización social, es el medio por el que los animales influyen sobre la conducta de otros animales, utilizando sonidos, señales químicas, exhibiciones visuales, el tacto u otros señales sensoriales. En comparación con la riqueza del lenguaje humano, los animales se comunican mediante un repertorio muy limitado de señales. Uno de los ejemplos más conocidos de comunicación animal es el de las danzas simbólicas de las abejas. Las abejas se comunican mediante llamadas o cantos y, sobre todo, mediante exhibiciones visuales. También se comunican mediante movimientos simples y ritualizados, que se han transformado en señales conspicuas con significados concretos.

## CUESTIONARIO

1. ¿En qué se diferencian los enfoques experimentales de la psicología comparada y de la etología? Comente cuál es el objeto y qué métodos emplea cada una de estas disciplinas.
2. El comportamiento de "robar el hueso" de los gansos es un ejemplo excelente de conducta muy predecible. Interprete esta conducta empleando los términos de la etología clásica: liberador, estímulo señal y conducta estereotipada. Interprete la defensa territorial por parte de los machos de espinillo empleando los mismos términos.
3. La idea de que el comportamiento puede ser innato o aprendido es conocida como la controversia "nature versus nurture". ¿Qué razones se pueden dar para argumentar que esta separación tan estricta no existe?
4. Dos tipos de aprendizaje simple son la habituación y la impronta. Diferencielos y ponga algún ejemplo de cada uno de ellos.
5. Algunos linajes de abejas desarrollan un comportamiento higiénico, desparando las células de las larvas que se infectan por la bacteria causante de una enfermedad denominada "larvas sucias", y eliminan las larvas muertas de la colmena. ¿Qué evidencias indican que este comportamiento se transmite gracias a la segregación independiente de dos genes?
6. Discuta algunas ventajas de la sociabilidad para los animales. Si la vida en sociedad comporta numerosas ventajas, ¿por qué algunos animales viven de forma solitaria y con éxito?
7. Indique por qué la agresión, que podría parecer una forma de comportamiento contraproducente, se da entre los animales sociales.
8. ¿Qué ventaja adaptativa representa, tanto para el ganador como para el perdedor, el que las agresiones para establecer la jerarquía social sean exhibiciones o luchas simbólicas, y no combates sin cuartel y a muerte?
9. ¿Para qué usa un animal su territorio, cómo lo establece y cómo lo defiende? ¿Qué diferencia hay entre un territorio y un área de influencia?

## BIBLIOGRAFÍA

- Akcock, J. 2005. Animal behavior: an evolutionary approach, ed. 8. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc. *Discusión bien escrita e ilustrada sobre la genética, la fisiología, la ecología y la historia del comportamiento, con una perspectiva evolutiva.*
- Attenborough, D. 1990. The trials of life: a natural history of animal behavior. Boston, Little, Brown and Company. *Magníficamente*

*ilustrado y con un texto fácil de leer, este libro describe los ciclos vitales de los organismos, centrándose, en muchos casos, en los patrones del comportamiento nativo o interspecífico.*

Barolo, A. L. 1996. The phylogenetic distribution of a female preference. *Syst. Biol.* 45:290-307. *Un análisis filogenético de la evolución del comportamiento.*

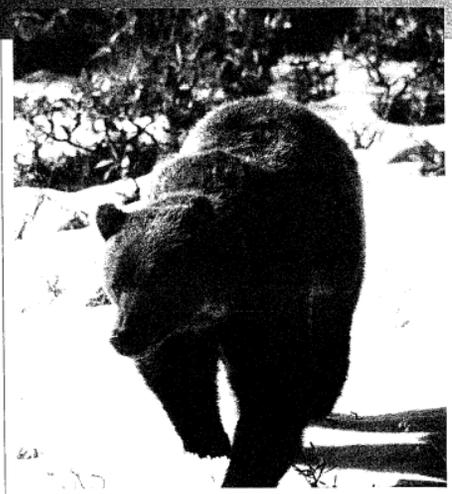
- Beckoff, M., and D. Jamieson (eds.). 1996. Readings in animal cognition. Cambridge, Massachusetts: The MIT Press. *Lecturas seleccionadas a partir de los trabajos realizados por los autores sobre la inteligencia de los animales en la naturaleza.*
- Bradbury, J. W., and S. L. Vehrencamp. 1998. Principles of animal communication. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Libro sobre comunicación animal.*
- Clutton-Brock, T. 2002. Breeding together: kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296:69-72. *Una buena actualización sobre las explicaciones selectivas del comportamiento cooperativo.*
- Drickamer, L. C., S. H. Vessey, and D. Meikle. 1996. Animal behavior: mechanisms, ecology, and evolution, ed. 3. Dubuque, William, C. Brown Publishers. *Tratado muy completo, con una excelente discusión sobre los métodos y enfoques utilizados para constatar a las incógnitas sobre el comportamiento de los animales.*
- Gould, J. L., and C. G. Gould. 1994. The animal mind. New York, Scientific American Library. *Un texto con ilustraciones muy llamativas y magníficamente escrito, sobre el comportamiento de los animales y los esfuerzos de las investigadoras para intentar conocer qué es lo que sucede en el interior de las mentes de los animales.*
- Greenstein, B. J. 1995. Understanding the genetic construction of behavior. *Sci. Am.* 272:72-78 (Apr.). *Diversos estudios sobre el cortejo y el apareamiento de la mosca de la fruta indican que el comportamiento está regulado por muchos genes multifuncionales, cada uno de los cuales tiene diversas "responsabilidades".*
- Houck, L. D., and L. C. Drickamer (eds.). 1996. Foundations of animal behavior. The University of Chicago Press, Chicago. *Tratado clásico sobre el comportamiento de los animales, con comentarios.*
- Kirchner, W. H., and W. F. Towne. 1994. The sensory basis of the honeybee's dance language. *Sci. Am.* 270:74-80 (June). *Experimentos realizados con un robot en forma de abeja, capaz*

*de danzar y emitir sonidos similares a los de las auténticas abejas, demostraron que este lenguaje basado en danzas es el responsable del reclutamiento de obreras para que recolecten alimentos en el exterior de la colmena.*

- Lorenz, K. Z. 1952. King Solomon's ring. New York, Thomas Y. Crowell Company, Inc. *Uno de los más encantadores libros que hasta ahora se han escrito sobre el comportamiento de los animales.*
- Manning, A., and M. S. Dawkins. 1998. An introduction to animal behaviour, ed. 5. Cambridge, England, Cambridge University Press. *Estudia el comportamiento de los animales, contemplando aspectos etológicos, fisiológicos y de psicología comparada.*
- Preston-Mafham, R., and K. Preston-Mafham. 1993. The encyclopedia of land invertebrate behavior. Cambridge, Massachusetts, The MIT Press. *Incluye numerosos ejemplos de comportamientos muy llamativos de diversos invertebrados, mediante una serie de ensayos muy informativos y magníficamente ilustrados. Muy recomendable.*
- Prum, R. O. 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behavior in the neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Biology* 84:202-231. *Un análisis filogenético de la evolución del comportamiento.*
- Queller, D. C., and J. E. Strassman. 1998. Kin selection and social insects. *BioScience* 48(3):105-117. *Sobre la forma en que actúa la selección por parentesco en los insectos sociales y por qué hay muchos ejemplos de altruismo entre dichos insectos.*
- Ridley, M. 1995. Animal behavior: an introduction to behavioral mechanisms, development, and ecology, ed. 2. Oxford, Blackwell Scientific Publications. *Se incluyen los principios del comportamiento de los animales con ejemplos muy bien elegidos y claramente ilustrados.*
- Savage-Rumbaugh, S., G. G. Shanker, and T. J. Taylor. 1998. Ape language: from conditioned response to symbol. New York, Oxford University Press. *Se detallan los conocimientos generales sobre el lenguaje de los simios.*

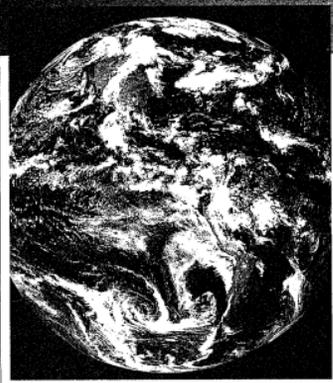
## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanjp14e](http://www.mhhe.com/hickmanjp14e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.



Oso pardo americano (grizzly).

- 37 La biosfera y la distribución de los animales
- 38 Ecología animal



La Tierra vista desde el espacio.

## La biosfera y la distribución de los animales

### La nave Tierra

Todos los seres vivos se encuentran confinados en la fina capa de la superficie de la Tierra conocida como **biosfera**. Desde que las primeras fotografías tomadas por las naves espaciales *Apolo* mostraron una hermosa esfera azul y blanca en mitad de un espacio oscuro e ilimitado, los que las veían se sentían asombrados e incluso humillados por nuestro aislamiento e insignificancia en el Universo. La expresión "nave Tierra" se ha hecho habitual, hemos comprendido que todos los recursos necesarios para el mantenimiento de la vida, excepto la energía solar, se encuentran en una fina capa de tierra y agua, y en la delgada atmósfera que hay sobre ella. Podemos hacernos una buena idea de la delgadez de la biosfera si nos imaginamos

una tierra reducida a una esfera de 1 m de diámetro. En ese caso ya no podríamos percibir los relieves de la superficie terrestre. Las montañas más altas ya no serían más que una fina capa de pintura aplicada sobre nuestra Tierra reducida, y las grandes profundidades oceánicas ahora serían como pequeños arañazos.

La biosfera y los organismos que viven en ella evolucionan paralelamente. Un ser vivo es una agrupación transitoria de los materiales ambientales, que después vuelven al ambiente para volver a ser utilizados en la reconstrucción de una nueva vida. La vida, la muerte, la putrefacción y la reconstrucción han constituido el ciclo de la existencia desde que comenzó la vida.

La Tierra primitiva de hace unos 5000 millones de años, árida, tempestuosa y volcánica, con una atmósfera reductora de amoníaco, metano y agua (Figura 37-1), era la adecuada para la síntesis prebiótica que condujo al origen de la vida (p. 288). Aunque al principio no era apropiada e incluso sería letal para los organismos que habitan la Tierra en la actualidad, la aparición de oxígeno libre en la atmósfera, producido principalmente, si no en su totalidad, por los seres vivos, es un ejemplo de la reciprocidad entre los organismos y el ambiente. Aunque el oxígeno era un veneno para las primeras formas vivas, su acumulación gradual a partir de la fotosíntesis condujo a que algunas formas desarrollasen un metabolismo dependiente del oxígeno, que es el que utilizan la mayoría de los seres vivos actuales. Al adaptarse y evolucionar, los organismos cambian sus ambientes y, al hacerlo, ellos mismos han de cambiar de nuevo.

Las muchas proyecciones que hacen de la Tierra un maravilloso lugar en el que puede haber vida fueron reconocidas y estudiadas en detalle, por primera vez, por Lawrence J. Henderson (1878-1942) en su libro *The Fitness of the Environment*, publicado en 1913. Es digna de mención la perspicacia de este insigne bioquímico y fisiólogo de Harvard, cuyas observaciones se publicaron antes del nacimiento de la ecología como ciencia. Comprendió la reciprocidad entre los organismos y el ambiente, lo que posteriormente se convirtió en el principio sobre el que se sustenta toda la ciencia de la ecología. El libro de Henderson merece un mayor reconocimiento del que ha disfrutado, ya que raramente se le cita en los tratados de ecología.

## DISTRIBUCIÓN DE LA VIDA SOBRE LA TIERRA

### La biosfera y sus subdivisiones

La biosfera, como normalmente se define, es la delgada capa externa de la Tierra, en la que puede haber vida. Si bien probablemente queda mejor definida como un sistema global en el que residen todos los seres vivos que hay sobre la Tierra y el ambiente físico en el que se encuentran dichos organismos y con el que interactúan. Las subdivisiones físicas de la biosfera son la litosfera, la hidrosfera y la atmósfera.

La **litosfera** es el material rocoso del manto externo de la Tierra y es la fuente última de todos los elementos minerales que necesitan los seres vivos. La **hidrosfera** es el agua que hay sobre la superficie de la Tierra o cerca de ella, y que se extiende a la litosfera y a la atmósfera. El agua está distribuida sobre la Tierra según un ciclo hidrológico global que incluye evaporación, precipitación y escorrentía. Las cinco sextas partes del total del agua que se evapora proceden de los océanos, y se evapora más agua desde los océanos que la que éstos reciben por precipitación. La evaporación oceánica proporciona la mayor parte de la lluvia que mantiene la vida sobre la Tierra. El componente gaseoso de la biosfera, la **atmósfera**, ocupa unos 3500 km sobre la superficie terrestre, pero toda la vida está confinada en los primeros 8 a 15 km (troposfera). La pantalla atmosférica de oxígeno-ozono está concentrada, en su mayoría, entre 20 y 25 km. Los principales gases (en volumen) de la atmósfera son: nitrógeno (78%), oxígeno (21%), argón (0.93%), dióxido de carbono (0.03%), y cantidades variables de vapor de agua.

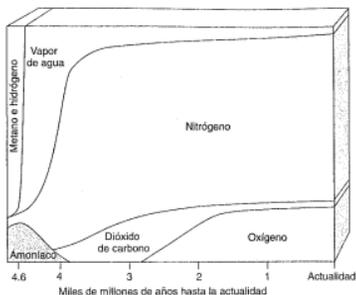


Figura 37-1

Cambios en la composición de la atmósfera terrestre a lo largo del tiempo. El porcentaje de cada gas es proporcional a su altura respecto al eje vertical. La atmósfera primitiva estaba formada por hidrógeno ( $H_2$ ), metano ( $CH_4$ ) y amoníaco ( $NH_3$ ). El hidrógeno gaseoso, demasiado ligero para ser retenido por la fuerza de la gravedad, fue perdiéndose hacia el espacio. El nitrógeno ( $N_2$ ), el dióxido de carbono ( $CO_2$ ), el dióxido de azufre ( $SO_2$ ) y el vapor de agua ( $H_2O$ ) emitidos por los volcanes fueron sustituyendo al resto de los gases primitivos. El primer oxígeno libre ( $O_2$ ) se formó gracias a la radiación solar actuando sobre las moléculas de agua (disociación fotoquímica) en la atmósfera. Cuando las plantas productoras de oxígeno aparecieron hace entre 3 y 3.5 millones de años, el oxígeno atmosférico fue aumentando progresivamente hasta alcanzar el nivel actual hace aproximadamente 400 millones de años.

El oxígeno atmosférico se originó casi totalmente a partir de la fotosíntesis. Desde el Paleozoico medio, el consumo de oxígeno por parte de los seres vivos está en equilibrio con su producción. Es poco probable que se extinga el excedente de oxígeno, ya que las reservas en la atmósfera y en los océanos son tan grandes que podrían suministrar oxígeno durante varios miles de años, incluso si de repente cesase todo el aporte fotosintético.

Sin embargo, hay que tener en cuenta que la rápida y continua emisión de dióxido de carbono hacia la atmósfera, procedente de la utilización de combustibles fósiles, puede afectar de manera significativa al calentamiento de la Tierra. Gran parte de la energía luminosa de onda corta procedente del Sol se refleja como energía calórica infrarroja de onda larga (Figura 37-2). Algunos de los componentes atmosféricos, especialmente el dióxido de carbono y el vapor de agua, impiden la pérdida de ese calor y elevan la temperatura de la atmósfera. Esto se conoce como "efecto invernadero", ya que la atmósfera atrapa el calor reflejado por la superficie terrestre, del mismo modo que los cristales de un invernadero retienen el calor reflejado por las plantas y el suelo que hay en su interior. Aunque el efecto invernadero proporciona las condiciones esenciales para la vida sobre la Tierra, la acumulación gradual de dióxido de carbono podría aumentar demasiado la temperatura de la biosfera y hacer que subiese el nivel del mar al producirse el deshielo de los polos (Figura 37-3).

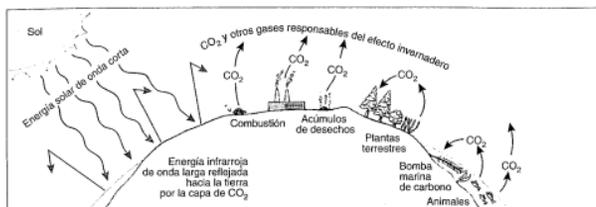


Figura 37-2

El "efecto invernadero". El dióxido de carbono y el vapor de agua de la atmósfera son atravesados por la luz del Sol, pero absorben la energía calorífica reflejada por la superficie de la Tierra, lo que provoca el calentamiento del aire atmosférico. En la bomba marina de carbono el dióxido de carbono es fijado por las plantas marinas (sobre todo por el fitoplancton) y pasa a su forma iónica ( $HCO_3^-$ ) por las aguas frías de las grandes profundidades y, de este modo, se elimina de la atmósfera hasta que las corrientes lo devuelven a la superficie del océano de las regiones tropicales.

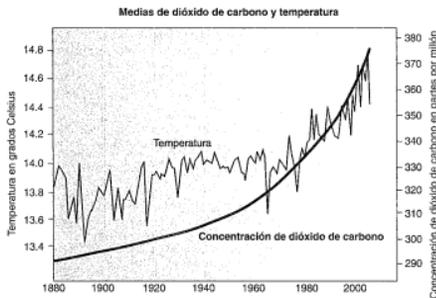


Figura 37-3

Incremento general de la concentración de dióxido de carbono en la atmósfera y de las temperaturas medias de los últimos 126 años. Los datos anteriores a 1958 han sido extraídos de las burbujas de aire atrapadas en los hielos de los glaciares en diversas partes del mundo. Durante los últimos cien años la cantidad de dióxido de carbono en la atmósfera ha aumentado de manera regular, mientras que la temperatura de la Tierra ha seguido una tendencia mucho menos uniforme.

### Los ambientes terrestres: los biomas

Un bioma es una gran unidad biótica, con una formación vegetal característica y fácilmente reconocible. Los botánicos hace tiempo que reconocieron que el ambiente terrestre podía dividirse en grandes unidades en función de sus vegetaciones características, como bosques, praderas, desiertos, etc. La distribución de los animales siempre ha sido más difícil de establecer, ya que las distribuciones de las plantas y de los animales no coinciden en el espacio de una manera exacta. Los zoogeógrafos utilizan la distribución vegetal como la unidad biótica básica, y reconocen a los biomas como combinaciones características de plantas y animales. Por tanto, un bioma se puede identificar por su formación vegetal dominante (Figura 37-1), pero como los animales dependen de las plantas, cada bioma soporta una fauna característica.

Cada bioma es diferente, pero sus límites no son claros. Cualquiera que haya viajado a través de América del Norte sabe que las comunidades de plantas se van sucediendo unas a otras a lo largo

El dióxido de carbono de la atmósfera ha aumentado desde las 280 partes por millón (ppm) existentes antes de la Revolución Industrial, hasta las 377 ppm de media que hay en la actualidad. En el siglo XX, la temperatura media de la Tierra aumentó 0.4 °C y la mayoría de los expertos esperan un aumento de 2 a 6 °C cuando la cantidad de dióxido de carbono y de otros gases que retienen el calor mediante el efecto invernadero se dupliquen durante el próximo siglo. El dióxido de carbono y la temperatura de la atmósfera han sido más altos en otras épocas de la larga historia de la Tierra, como en partes de la era Paleozoica (del Devónico al Carbonífero) cuando todo el mundo era caliente y húmedo.



Figura 37-4

Algunas de las principales biomas de Norteamérica. Las fronteras entre los diferentes biomas no son tan nítidas como se representan, sino que usualmente se superponen a otros en áreas bastante extensas.

de amplias zonas de transición. Los bosques caducifolios húmedos de los Apalaches gradualmente van dando paso a los bosques de robles, más secos, que hay en la cuenca alta del Mississippi, y después a riedales con pisos herbáceos; de éstos se pasa a grandes praderas mixtas (ahora cultivos de maíz y cereales), después a los pastizales desérticos, y por último a los matorrales desérticos. Las difuminadas fronteras en las que se mezclan las plantas dominantes de biomas adyacentes constituyen un gradiente casi continuo y se denominan **ecotonas**. Así, los biomas no son más que meras abstracciones, un modo ideal de organizar nuestros conceptos sobre las diferentes comunidades de seres vivos. No obstante, cualquiera puede distinguir una pradera, un bosque caducifolio, un bosque de coníferas o un matorral desértico por las plantas que dominan en cada uno de ellos y podemos suponer, con bastante acierto, el tipo de animales que viven en cada bioma.

La diferencia entre los distintos biomas está determinada principalmente por el clima, es decir, el régimen de precipitaciones, la temperatura y la radiación solar que recibe cada región. Las variaciones climáticas derivan de los distintos niveles de calentamiento de la atmósfera por parte del Sol. Ya que los rayos solares inciden con un ángulo pequeño en latitudes altas, el calentamiento de la atmósfera es menor en estas zonas que en el Ecuador (Figura 37-5). El aire que se calienta en la zona ecuatorial se eleva y se desplaza hacia los polos, y es sustituido por aire frío, procedente de los polos, que se

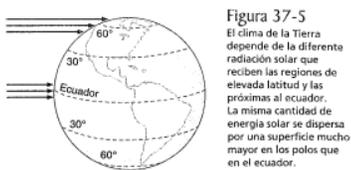


Figura 37-5

El clima de la Tierra depende de la diferente radiación solar que reciben las regiones de elevada latitud y las próximas al ecuador. La misma cantidad de energía solar se dispersa por una superficie mucho mayor en los polos que en el ecuador.

desplaza próximo a la superficie de la Tierra. El movimiento de rotación de la Tierra complica este modelo, ya que produce el efecto de Coriolis, según el cual el movimiento del aire se desvía hacia la derecha en el hemisferio norte y hacia la izquierda en el hemisferio sur. El movimiento del aire en cada hemisferio forma tres regiones, denominadas zonas, que dependen de la latitud (Figura 37-6). En el hemisferio norte, el aire húmedo y caliente de la región ecuatorial se enfría y se condensa a medida que se eleva, lo que proporciona la lluvia necesaria para la exuberante vegetación de las selvas húmedas ecuatoriales. Entonces el aire caliente se desplaza, a niveles altos, más hacia el norte, se enfría y desciende bruscamente al alcanzar una latitud de  $20^\circ - 30^\circ$  Este aire está muy seco, ya que ha perdido la humedad en la zona ecuatorial. A medida que el aire se calienta absorbe aún más humedad, produciendo así una evaporación intensa a nivel de la superficie de la Tierra, a la cual

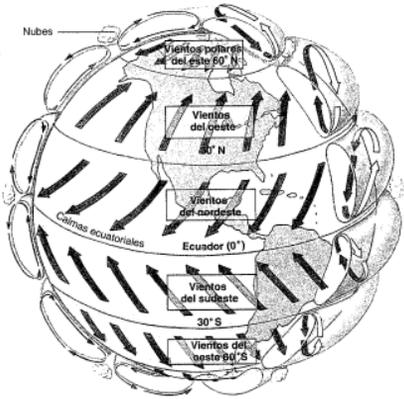


Figura 37-6

La Tierra como bomba de calor. Debido al calentamiento desigual de la superficie de la Tierra, junto con otros factores como la rotación de ésta, la circulación de los océanos y la presencia de masas de tierra, todo el planeta actúa como una gigantesca bomba de calor que impone un complejo patrón climático sobre su superficie. Consultar el texto para una explicación más detallada.

se debe la presencia del cinturón subtropical de desiertos situados entre los  $15^\circ$  y  $30^\circ$  de latitud norte (desiertos del sudoeste de Norteamérica, Sahara, Península Arábiga e India). Desde aquí el aire se dirige hacia el sur, hacia el Ecuador, cargándose de humedad a medida que se desplaza sobre los océanos, y se va desviando dando lugar a los vientos del noreste. El ciclo en esta zona se completa cuando el aire, ahora cargado de humedad, alcanza el ecuador.

Entre los  $30^\circ$  y  $60^\circ$  de latitud norte hay otra zona de circulación de los vientos, que se origina cuando el aire frío desciende bruscamente al alcanzar aproximadamente los  $30^\circ$  y entonces se desplaza hacia el norte, próximo a la superficie. Al alcanzar los  $50^\circ - 60^\circ$  de latitud norte, estos vientos chocan con los vientos fríos que se mueven hacia el sur desde el polo Norte, produciéndose un cinturón de clima inestable y con precipitaciones abundantes. El aire caliente procedente del sur se desvía y vuelve hacia el sur a niveles altos, para completar así la segunda zona. Una tercera zona, la polar, se forma cuando el aire frío del Arctico se desplaza hacia el sur y luego vuelve hacia el polo a altos niveles.

Los principales biomas terrestres son: los bosques caducifolios templados, los bosques de coníferas, las selvas tropicales, las praderas, la tundra y los desiertos. En este breve estudio haremos referencia, fundamentalmente, a los biomas de Norteamérica, considerando las principales características de cada uno de ellos.

### Bosques caducifolios templados

Los bosques caducifolios templados son los mejor desarrollados en el este de Norteamérica; comprenden varios tipos de bosque que se suceden gradualmente desde el noreste hacia el sur. Predominan los árboles caducifolios de hoja ancha, como robles, arces y hayas, que pierden sus hojas durante el invierno. Los aspectos estacionales están mejor definidos en este bioma que en cualquier otro. La condición de caducifolios es una adaptación que representa un estado de latencia ante los bajos niveles de energía que llegan desde el Sol durante el invierno y ante las heladas. En verano, la elevada densidad relativa de estos bosques forma una pantalla cerrada y una profunda sombra por debajo. En consecuencia, las plantas crecen rápidamente durante la primavera y florecen antes de que dicha pantalla se desarrolle totalmente. La precipitación media anual es relativamente elevada (de 750 a 125 cm) y la lluvia se reparten con una cierta periodicidad a lo largo del año. Las temperaturas media anual es de  $5^\circ - 18^\circ$  C.

Las comunidades de animales de los bosques caducifolios responden ante los cambios estacionales de varias maneras. Algunos animales, como ciertas aves insectívoras, emigran; otros, como la marmota, pasan los meses del invierno en un estado de hibernación. Otros, inhabilitados para escapar de los rigores invernales sobreviven gracias a los pocos alimentos disponibles (por ejemplo, los ciervos), o almacenan reservas de comida (como las ardillas). La caza y la degradación del hábitat han eliminado casi totalmente a los grandes carnívoros (pumas, linces y lobos) de los bosques del este. No obstante, los ciervos prosperan en los bosques de regeneración del este, gracias a una normativa de caza y a unas leyes de protección muy estrictas. Las comunidades de insectos y otros invertebrados son abundantes en estos bosques caducifolios, porque los troncos y la hojarasca que hay sobre el suelo proporcionan un excelente refugio.

Estos bosques caducifolios de Norteamérica sufrieron una fuerte explotación, que se inició en el siglo XVII y alcanzó su máximo en el siglo XIX. La industria maderera hizo que desaparecieran casi totalmente algunos bosques que en otro tiempo tuvieron un gran esplendor. Cuando se permitió la utilización agrícola de las praderas, muchas granjas del este fueron abandonadas y los bosques caducifolios se han ido recuperando gradualmente.

### Bosques de coníferas

En Norteamérica, los bosques de coníferas constituyen una franja, un amplio cinturón continental, que se extiende desde Canadá y Alaska, en el norte, y por las Montañas Rocosas, hasta llegar a México, en el sur. Este bioma se "continúa" por el norte de Eurasia, lo que hace que se trate de una de las mayores formaciones vegetales de la Tierra. Los bosques de coníferas están dominados por los árboles perennifolios (pinos, abetos, picas y cedros) que están adaptados para soportar grandes heladas, y se benefician de unos cortos períodos de crecimiento veraniego. Su estructura cónica y la posesión de unas ramas flexibles les permiten soportar fácilmente el peso de la nieve. Las zonas norteadas forman los **bosques boreales**, a menudo denominados **taiga** (un término de origen ruso). En la taiga predominan los abetos blancos y negros, los abetos subalpinos, los alerces y los abedules. La precipitación media anual es de menos de 100 cm y la temperatura media oscila entre  $-5^\circ$  y  $+3^\circ$  C.

En la región central de Norteamérica la taiga se convierte en lo que se conoce como **bosques mixtos templados**, dominados por arces, pinos blancos y rojos, y picas. La mayoría de estos bosques han sido talados por las industrias madereras y reemplazados por árboles de repoblación, con una mayor proporción de especies caducifolias, como arces, hayas y abedules. Más al sur, los bosques mixtos templados están dominados por robles y nogales. Árboles que son menos frecuentes en los **bosques perennifolios del sur**, dominados por los pinos, que ocupan una gran parte del sudeste de los Estados Unidos, y los últimos bosques de coníferas antiguos del noreste de la costa del Pacífico han sufrido una fuerte explotación maderera.

Entre los mamíferos de los bosques boreales están los ciervos y los alces (Figura 37-7), las liebres árticas y varios roedores, carnívoros como los lobos, zorros, gijoneros, linces, comadrejas y martas; omnívoros como los osos. Todos están fisiológica o etológicamente adaptados para soportar unos inviernos largos, fríos y con grandes nevadas. Las aves más comunes son los carboneros, los picamaderos, las curruas y los arendajos. Un ave, el piquituerto rojo, se ha especializado en comer piñones. Los mosquitos y las moscas son una plaga en este bioma, tanto para los animales como para el hombre. Los bosques de coníferas del sur carecen de los mamíferos que se encuentran en los bosques del norte, pero son mucho más ricos en ofidios, lagartos y anfibios.



Figura 37-7

Un macho de alce comiendo brotes de abedul en un bosque de coníferas. Véase que la piel de la cornamenta ("terciopelo") se está desprendiendo, lo que indica que el crecimiento de ésta se ha completado y que la época de apareamiento está próxima.

## Selvas tropicales

El cinturón ecuatorial de bosques tropicales (selvas) que rodea toda la Tierra es un área de lluvias intensas (más de 200 cm al año), humedad elevada, temperaturas relativamente altas y constantes que superan una media de 17 °C, y con pequeñas variaciones estacionales y de duración del día. En estas condiciones hay un aporte nutritivo hujioso, con un crecimiento inintermitido que alcanza su máxima intensidad en las selvas lluviosas. A diferencia de lo que sucede en los bosques caducifolios templados, donde predominan unas pocas especies arbóreas, en las selvas tropicales hay miles de especies, y ninguna de ellas es dominante. Normalmente, en una sola hectárea hay de 50 a 70 especies de árboles, mientras que en la misma superficie de un bosque del este de los Estados Unidos sólo hay entre 10 y 20 especies. En los troncos y entre las ramas de los árboles se encuentran plantas trepadoras y epifitas. Una característica propia de las selvas tropicales es la estratificación de la vida en seis u ocho estratos diferentes (Figura 37-8).

Las aves y los murciélagos insectívoros ocupan el aire por encima de las copas de los árboles, por debajo de estas copas hay aves, murciélagos frugívoros y otros mamíferos que se alimentan de hojas y frutos. En las zonas intermedias hay mamíferos arborícolas (como los monos o los perezosos), numerosas aves, murciélagos insectívoros, insectos y anfibios. En la zona intermedia encontramos diferentes grupos de animales, como las arañas y culebras, que corren arriba y abajo por los troncos, alimentándose en todos los niveles. Sobre el suelo de la selva tropical hay grandes mamíferos, como los grandes roedores sudamericanos (por ejemplo, capibaras, pacas y agoutis) y algunos miembros de la familia de los cerdos. Por último, los pequeños insectívoros, carnívoros y herbívoros buscan sus alimentos entre la hojarasca que hay sobre el suelo y en los troncos de los árboles más pequeños. Ningún otro bioma iguala a las selvas tropicales respecto a su increíble variedad de especies animales. Las cadenas tróficas (p. 834) son muy intrincadas y sumamente difíciles de describir.

Las selvas tropicales, especialmente las grandes áreas que ocupan en la cuenca del Amazonas, son los ecosistemas de bosque más seriamente amenazados. Grandes áreas son aclaradas con fines agrícolas, con métodos de "tala y quemada", pero las granjas pronto son abandonadas debido a la poca fertilidad del suelo. Puede parecer paradójico

que un bioma tan exuberante como la selva tropical crezca sobre un suelo pobre; esto se debe a que los nutrientes que quedan libres tras la descomposición son rápidamente reciclados por plantas, microorganismos y hongos, sin que se lleguen a formar capas de humus. En muchas zonas, una vez que se eliminan las plantas, el suelo se convierte rápidamente en una corteza dura como un ladrillo, conocida como **laterita**. Las plantas tropicales son incapaces de colonizar de nuevo tales zonas. Otras presiones a las que están sometidas las selvas tropicales son las debidas a las multinacionales madereras y al aclardado para la cría de ganado.

## Praderas

Las praderas de Norteamérica son unos de los giomas más extensos del mundo, ya que se extienden desde las laderas de las Montañas Rocosas, en el oeste, hasta los bosques caducifolios del este, y desde el norte de México, en el sur, hasta las provincias de Alberta, Saskatchewan y Manitoba, de Canadá, en el norte. Las asociaciones de plantas y animales originales han sido muy transformadas para convertir este bioma en la región agrícola más productiva del mundo, dominada por monocultivos cerealistas. En estos pastizales, la mayoría de las hierbas autóctonas han sido reemplazadas por especies alóctonas. Sobreviven muy pocos de los herbívoros otrora dominantes, los bisontes (Figura 37-9), aunque las liebres americanas, los perilleros de las praderas, las ardiillas terrestres y los berrendos aún son relativamente abundantes. Entre los mamíferos depredadores hay coyotes, hurones y tejones, aunque de todos ellos los más abundantes son los coyotes. Aún se conservan vastas superficies de pradera de hierbas altas en las colinas Flint (Kansas) y en el norte de Oklahoma, y grandes áreas de pradera de hierbas cortas en el oeste de Kansas y Nebraska. En estas zonas se conservan la vegetación y los animales predadores autóctonos, como las aves de presa, los pumas y los linces. Las lluvias en las praderas norteamericanas son de alrededor de 80 cm en el este y de 40 cm en el oeste. Las temperaturas medias anuales oscilan entre 10° y 20 °C.

## Tundra

La tundra es el bioma típico de las regiones de clima rigurosamente frío, especialmente en las regiones árticas sin arbolado y en las cimas de las altas montañas. Las plantas han de estar adaptadas a períodos cortos de crecimiento estacional, de aproximadamente 60 días, a un

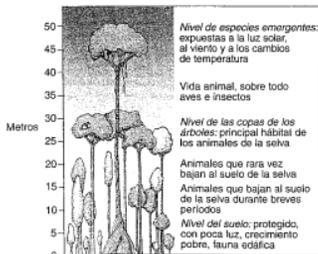


Figura 37-8

Perfil de una selva tropical, que muestra la estratificación de la vida animal y vegetal en sus estratos diferentes. La biomasa animal es muy pequeña en comparación con la biomasa de las plantas.



Figura 37-10

Un gran macho de caribú en la tundra de Alaska. Los gregarios caribúes se desplazan en grandes rebaños, alimentándose durante el verano de hierbas, brotes de saúce y de abedul, pero durante el invierno se alimentan casi exclusivamente de líquenes.

suelo que se mantiene helado la mayor parte del año. La precipitación media anual suele ser de menos de 25 cm y la temperatura media anual es de -10 °C.

Muchas regiones de tundra están cubiertas por pantanos, marismas, charcos o por un revestimiento esponjoso de vegetación muerta, aunque las tundras de zonas elevadas pueden tener una cobertura a base de líquenes y hierbas. A pesar de crecer sobre un suelo de poco espesor y de la corta estación de crecimiento, la vegetación a base de plantas de poca estatura, hierbas, juncos y líquenes puede ser bastante exuberante. Los animales más característicos de la tundra ártica son el lemming, el caribú (Figura 37-10), el buey almizclero, el zorro ártico, la liebre ártica, la perdiz nival y, durante el verano, muchas aves migratorias.

## Desiertos

Los desiertos son regiones áridas, en las que las lluvias son mínimas (menos de 25 cm al año) y existe una gran evapotranspiración. Los desiertos de Norteamérica son de dos tipos: los desiertos cálidos del sur (Mohave, Sonora y Chihuahuá) y los fríos y elevados, situados en las zonas de "sombra de lluvias" de Sierra Nevada (*High Sierra*, California) y las montañas Cascada (*Cascade Mountains*, Oregon). Los animales de los desiertos, como sucede con algunos arbustos espinosos y con los cactus, tienen una acusada reducción foliar, semillas resistentes a la sequía y otras adaptaciones para conservar el agua. Muchos de los animales grandes que viven en los desiertos poseen unas adaptaciones anatómicas y fisiológicas notables para mantenerse fríos y conservar el agua (p. 681). La mayoría de los animales de pequeño tamaño evitan las condiciones desérticas más duras, viviendo en galerías o siendo de hábitos nocturnos. Los mamíferos presentes son el berrendo, el peccari, las liebres de cola blanca, las liebres americanas, las ratas canguro y las ardiillas terrestres. Las aves típicas de estos desiertos son el correcaminos, el reyezuelo de los cactus, el zopote y el mochuelo excavador. Los lagartos, las serpientes y las tonguas son numerosos, y también son comunes unas pocas especies de sapos. Los artrópodos incluyen una gran variedad de insectos y arácnidos.

## Aguas continentales

De toda el agua que hay en el mundo sólo un 2,5% es agua dulce. La mayor parte del agua dulce se encuentra en los hielos que cubren los polos, en acuíferos subterráneos o como humedad del suelo, y

únicamente el 0,01% de las aguas continentales está disponible como hábitat para la vida acuática. La cuarta parte de los vertebrados terrestres y casi la mitad de los peces viven en estas frágiles "islas" de agua, que también deben cubrir las necesidades de la especie humana para los regulos, para beber, para la obtención de energía hidroeléctrica y para la eliminación de residuos.

Las aguas continentales pueden ser aguas corrientes, o lénticas (*L. lotus*, acción de lavar), y aguas quietas, o lénticas (*L. lentus*, lento). Los hábitat lóticos siguen un gradiente desde los arroyos de montaña hasta los riachuelos y los ríos. Los torrentes y arroyos, con una corriente de agua veloz, tienen mucho oxígeno disuelto debido a su turbulencia. Básicamente los nutrientes son detritus orgánicos procedentes de las áreas terrestres adyacentes. Los ríos, de corriente más lenta, tienen menos oxígeno disuelto y más algas y plantas flotantes. Su fauna tolera bien la baja concentración de oxígeno.

Los hábitat lénticos, como las charcas o los lagos, tienen una concentración de oxígeno aún menor, sobre todo en las zonas más profundas. Los animales que viven en el fondo o sobre la vegetación sumergida (**bentos**) incluyen caracoles, bivalvos, crustáceos y una amplia variedad de insectos. En los lagos y charcas grandes hay muchas formas nadadoras, denominadas colectivamente **necton**. Según la disponibilidad de nutrientes, puede haber a gran cantidad de pequeñas plantas y animales flotantes o nadadores (**plankton**). Las charcas y los lagos tienen un período de vida relativamente corto, desde unos pocos cientos a varios miles de años, según el tamaño y el ritmo de sedimentación, y están sujetos a grandes cambios físicos a lo largo del tiempo. Los Grandes Lagos de Norteamérica ocupan las depresiones excavadas por los glaciares durante el Pleistoceno y quedaron libres de hielo hace unos 5000 años.

Una notable excepción al corto tiempo de existencia de la mayoría de los lagos es la representada por el lago Baikal, al sur de Siberia. Este enorme lago, con una profundidad de 1741 m, es con mucho el más antiguo del mundo, ya que data de finales del Paleoceno (más de 60 millones de años). La especiación de los conos del lago Baikal se representa en la Figura 6-21, p. 120.

Muchos hábitat dulcícolas están muy afectados por la contaminación, procedente, por ejemplo, del vertido de residuos industriales tóxicos o de enormes cantidades de aguas residuales. Uno de los Grandes Lagos, el lago Erie, es el que está más seriamente afectado por la afluencia de grandes cantidades de nitratos y fosfatos. Estas sustancias han hecho que aumente la fertilidad del lago, lo que ha dado origen a una proliferación extraordinaria de las algas que, al morir, hunden y descomponen en el fondo del lago produciendo unas condiciones de anoxia que representan una amenaza para toda la vida acuática del lago.

## Entornos oceánicos

Los océanos representan la porción más grande de la biosfera de la Tierra, ya que cubren el 71% de la superficie terrestre, con una profundidad media de 3,75 km, y sus mayores profundidades alcanzan los 11,5 km. La enorme monotonía de la superficie oceánica contrasta con la aparente variedad de formas vivas que hay bajo ella. Los océanos son el sustento para la vida, como se refleja en la enorme variedad de organismos que viven en ellos, más de 200 000 especies de formas unicelulares, plantas y animales. Aproximadamente el 98% de estos organismos viven sobre el fondo marino ( **bentónicas**), y sólo un 2% nadan libremente

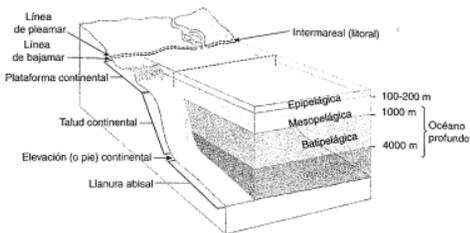


Figura 37-9

Bisontes pastando en una pradera.

## Figura 37-11

Las principales zonas marinas. La plataforma, el talud y la elevación (o pie) continentales forman, en conjunto, el margen continental.



en el océano abierto (**pelágicas**). De las formas bentónicas, la mayor parte de la biomasa se encuentra en la franja intermareal, o en zonas poco profundas del océano, pero la diversidad de especies va aumentando desde la superficie hasta los 2000-3000 m de profundidad, y a partir de aquí va disminuyendo a medida que aumenta la profundidad.

Las zonas más productivas se concentran a lo largo de los bordes continentales y en unas pocas áreas en las que las aguas están enriquecidas por nutrientes y residuos orgánicos, como son elevados por corrientes ascendentes hasta zonas iluminadas por el Sol, o zonas fóticas, donde se puede producir la fotosíntesis. Con ciertas excepciones llamativas (véase la nota de la p. 839; Capítulo 38), por debajo de la zona fótica toda la vida depende de la "lluvia" de partículas orgánicas procedente de las capas superiores.

Un **estuario** es una zona de transición semicerrada en la que el agua dulce se mezcla con la del mar. A pesar de que la salinidad es inestable debido a que el aporte de agua dulce es variable, los estuarios son ricos en nutrientes, lo que les permite mantener una fauna muy diversa.

Las comunidades bentónicas del fondo marino ocupan provincias geológicas que se caracterizan por la topografía, el sustrato y la distancia de la orilla (Figura 37-11). Cerca de la costa hay unos **margenes continentales oceánicos**, en los que se pueden diferenciar (1) una **plataforma continental** que se extiende desde las aguas poco profundas cercanas a la orilla hasta una profundidad de 120 a 400 m, (2) un **talud continental** formado por una pendiente acusada que va desde el borde extremo de la plataforma hasta una profundidad de 3000 a 5000 m, y (3) un **pie del talud continental** o **elevación continental**, formado por los sedimentos gruesos acumulados en la base del talud continental. Más allá de este margen continental se encuentra la plataforma o **llanura abisal**, una planicie con canales submarinos y colinas, con una profundidad media de 4000 m, pero que puede alcanzar los 11 000 m. La llanura abisal tiene pocas variaciones estacionales de temperatura e iluminación, por lo que es relativamente estable a pesar de tener una heterogeneidad espacial considerable.

## Zona intermareal rocosa

La **zona intermareal** es la porción de la plataforma continental que queda expuesta al aire durante la marea baja; los animales de las comunidades intermareales experimentan variaciones diarias entre los ambientes marino y terrestre. Adheridos a los sustratos intermareales rocosos hay bigarras, bellotas de mar, mejillones, y otros animales cuyo exoesqueleto les protege contra la deshidratación y contra la abrasión física debida a las olas (Figura 37-12). Estos animales sésiles son

consumidos por gasterópodos y estrellas de mar. Las interacciones entre las presiones físicas, la depredación y la competencia interespecífica (p. 831) a menudo hacen que se formen unas bandas o franjas características en las que predominan los bigarras en las rocas expuestas, las bellotas de mar en las áreas intermedias y los mejillones en las superficies sumergidas. En las depresiones de la superficie de las rocas suelen formarse pozas de marea que quedan aisladas al bajar la marea; el resto de la costa rocosa está más expuesta. En las pozas de marea hay anémonas, corales, tunicados y otras formas que no están bien adaptadas a los hábitat más expuestos. Las algas marinas incrustantes suelen entremezclarse con la fauna de esta zona intermareal rocosa. En Norteamérica, las faunas intermareales rocosas son bastante ricas tanto en la costa del Atlántico como en la del Pacífico.

## Zona submareal rocosa

Los **bosques de kelpos** (Figura 37-13) están dominados por las algas pardas y ocupan las aguas poco profundas de la zona submareal de todo el mundo, alcanzando incluso los círculos polares ártico y antártico. Los kelpos se adhieren a un sustrato firme mediante rizomas y crecen hacia arriba, algunos alcanzan la superficie del mar y forman un dosel análogo al de las selvas tropicales. Los erizos de mar y los

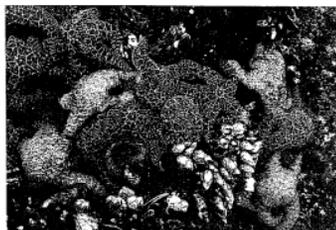


Figura 37-12

Una comunidad intermareal de sustrato duro típicamente está constituida por moluscos y bellotas de mar, adheridos al sustrato, y cuyo exoesqueleto proporciona protección contra la deshidratación y la acción de las olas, y por estrellas de mar depredadoras.



A



B

Figura 37-13

Bosque de kelpos de una zona rocosa submareal (A) donde se alimentan los erizos de mar que, a su vez, son consumidos por las nutrias marinas (B). Una población grande de nutrias contribuye a mantener la frondosidad del bosque de kelpos al controlar la diversidad de erizos de mar.

daños producidos por las tormentas alteran mucho la estructura de un bosque de kelpos. Numerosas especies de erizos de mar, erizos de mar y lapas "armonear" en los bosques de kelpos de la costa pacífica de Norteamérica. Estos bosques de kelpos soportan una gran diversidad de vida animal, incluyendo los mejillones suspensivos y sus crustáceos depredadores. Las poblaciones de nutrias del mar se alimentan de los moluscos, los erizos de mar y los peces de los bosques de kelpos, aumentando la densidad de estos bosques al reducir las poblaciones de los erizos de mar, que se alimentan de manera muy intensa de los propios kelpos.

Hay **arrecifes de coral** en las costas continentales y en las islas volcánicas, y entre ellos se incluyen los atolones, formados por una serie de barreras coralinas que rodean una isla volcánica sumergida. Los arrecifes protegen a una comunidad submareal de una gran diversidad de vida animal que habita los arrecifes (Figura 37-14); su sustrato tiene una estructura topográfica compleja formada por el crecimiento, por mutualismo, de corales y algas unicelulares (pp. 279-282). En un arrecife puede haber 50 especies o más de corales, con diferentes especies dominantes a diversas profundidades. La compleja topografía de un arrecife hace que su superficie esté dividida en numerosas subcomunidades asociadas a diferentes niveles de iluminación y de orientación, lo que permite que alberguen centenares de especies de peces y corales, además de cnidarios, crustáceos, esponjas, poliquetos, otros moluscos, equinodermos, tunicados y diversos invertebrados. Debido a las complejas relaciones de simbiosis que caracterizan a la comunidad del arrecife de coral, ninguna especie puede considerarse como dominante. Por ello, los arrecifes se ven menos afectados por cambios que se producen en especies concretas que los bosques de kelpos del Pacífico, en los que la estructura de toda la comunidad depende mucho de la densidad local de las poblaciones de nutrias. No obstante, las comunidades de los arrecifes son muy sensibles a los daños producidos por la contaminación química y a los debidos al aumento de la temperatura del agua.

Muchas de las especies que compiten por el limitado espacio de un arrecife de coral presentan interacciones agonísticas. Las colonias (clones) de ectoproctos compiten creciendo unos sobre otros, por lo que algunos grupos han desarrollado un crecimiento rápido de las colonias por generación y desarrollan estructuras de resistencia contra el crecimiento de otros sobre ellas. Algunos corales de crecimiento lento interactúan a su vez con sus vecinos con los tentáculos urticantes y con secreciones digestivas. También hay relaciones de mutualismo, como la protección de los peces payaso por las anémonas de mar depredadoras que viven adheridas a los corales del arrecife (p. 277). La aparente estabilidad de los arrecifes de coral se debe a las dinámicas interacciones entre muchas especies.

## Costas de fondos blandos

Los ambientes intermareales y submareales de fondos blandos cercanos a la orilla pueden diferenciarse en varios biomas marinos, entre los que se incluyen las playas, los fangales, las **marismas**, las **praderas de fanerógamas marinas** y las **comunidades de las manglares**. Una planicie arenosa intermareal inicialmente es colonizada por las plantas, así como después por bivalvos de marisma, cangrejos y camarones cavadores, así como por poliquetos detritívoros, que forman la comunidad característica de una marisma (Figura 37-15). Las pequeñas calas de las marismas son hábitat particularmente favorables para muchos poliquetos, bivalvos, bigarras, crustáceos y peces. Los peces pequeños atraen a otros de mayor tamaño y de hábitos depredadores. Estas marismas son importantes fuentes de materia orgánica y el lugar de cría para muchas especies de peces marinos.

Los ambientes costeros submareales de aguas poco profundas incluyen las praderas de fanerógamas marinas, que es frecuente que



**Figura 37-14**  
La complejidad topográfica de un arrecife de coral sirve como soporte para diferentes comunidades submareales, en las que se dan unas complejas relaciones de simbiosis entre las especies.



A



B

coloniaen los sedimentos recién depositados y llegan a alcanzar grandes densidades a lo largo de las costas atlánticas de Europa y Norteamérica. Los hidroides, esponjas y escorposomas son frecuentes entre las hierbas, entre las que también se desarrollan las larvas de las conchas de peregrino.

Los manglares crecen en los fondos blandos de las costas tropicales y subtropicales de aguas tranquilas, donde forman bosques espesos a lo largo del litoral. Las raíces sumergidas de los mangles albergan una rica comunidad de animales detritívoros, como ostras, cangrejos y camarones, en la que también abundan los peces. Los manglares son únicos, ya que simultáneamente dan cobijo a una comunidad marina entre sus raíces y a una comunidad terrestre entre sus ramas situadas por encima de la superficie del mar.

### Sedimentos de alta mar

Los fondos de alta mar se dividen en talud continental, pie del talud continental y llanura abisal. Estas regiones contienen sobre todo sedimentos blandos, predominando las arenas limpias en las que hay corrientes fuertes, y los fangos finos, donde las corrientes son débiles. En los sustratos arenosos dominan los invertebrados suspensivos (p. 709), pero son raros en los fangosos. Experimentos realizados con almejas suspensivas demuestran que las aguas turbias de las áreas fangosas producen daños en los sistemas de alimentación de estos animales suspensivos. En los sustratos fangosos son abundantes los animales detritívoros, y las comunidades de animales presentan una distribución a base de parcelas que se corresponden con el tipo de sustrato de la llanura abisal. Los detritívoros como los pepinos de mar, algunos anélidos poliquetos y los equiúrinos producen masas fecales que proporcionan microhábitat especiales para otros animales suspensivos de menor tamaño, como bivalvos, poliquetos y crustáceos, en un área que de por sí no es adecuada para ellos. Los peces y las plantas muertas caen al fondo y sirven de alimento para las bacterias y para los animales detritívoros.

### Afloramientos hidrotermales

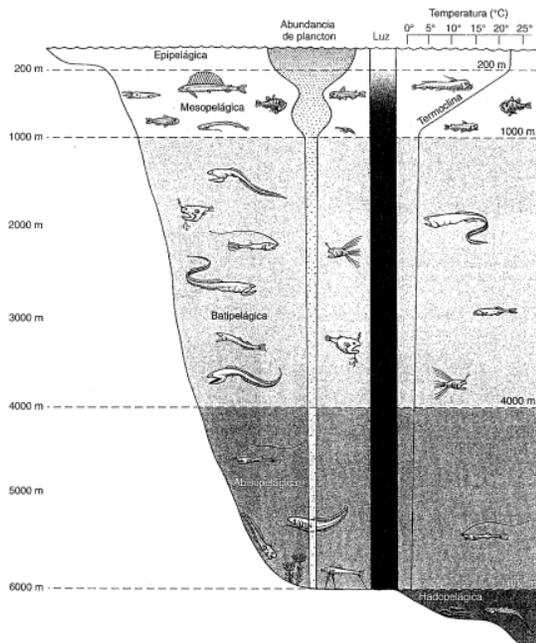
La presencia esporádica de afloramientos hidrotermales (p. 839) también contribuye a la distribución por parcelas de los ambientes y las comunidades animales del fondo del mar. Los afloramientos hidrotermales surgen sobre la llanura abisal en áreas de actividad volcánica submarina, y producen un sustrato duro, y agua caliente y rica en azufre. Las arqueobacterias obtienen la energía que necesitan mediante la oxidación de los sulfuros acumulados en las superficies rocosas próximas a los afloramientos y constituyen la base alimenticia para los bivalvos, las lapas y los cangrejos. Otros bivalvos tienen arqueobacterias simbióticas en las branquias. Los pogonóforos gigantes o siboglinidos (p. 370) también tienen arqueobacterias simbióticas a

partir de las cuales se alimentan. Los afloramientos hidrotermales son transitorios y estas comunidades se propagan mediante la colonización de los afloramientos recién formados.

### Zona pelágica

El océano abierto se conoce como zona **pelágica** (Figura 37-16). A pesar de su inmensidad (ocupa el 90% de la superficie oceánica total), la zona pelágica es biológicamente pobre, ya que los organismos que van muriendo se hunden desde la zona fótica hacia la batipelágica.

Las áreas donde hay corrientes ascendentes, o **upwelling**, y las de convergencia de las corrientes oceánicas son importantes fuentes



**Figura 37-16**

La vida en las zonas pelágicas. Cada zona soporta una comunidad de organismos diferente. Los animales que viven por debajo de la zona mesopelágica dependen de la escasa lluvia de partículas alimenticias que caen desde las zonas epipelágica y mesopelágica.

de renovación de nutrientes para la zona fótica superficial. Las regiones polares, que son sumamente productivas, son un buen ejemplo. Antes de la explotación por el hombre, se estima que anualmente las ballenas consumían unos 77 millones de toneladas de krill antártico (unos pequeños animales similares a los camarones, Figura 20-27, p. 456), mucho más que la totalidad de las capturas de peces, crustáceos y moluscos realizadas por la flota pesquera mundial en un año. La enorme población de krill estaba mantenida por el fitoplancton, la base de la red alimentaria (p. 854), que a su vez era abundante por la riqueza de nutrientes del océano Antártico.

Las zonas pesqueras más productivas del mundo se concentran a lo largo de las zonas de *upwelling*. Antes de su agotamiento en 1972, el banco peruano de anchova, que dependía de la corriente del Perú, proporcionaba el 22% de todo el pescado que se capturaba en el mundo! Anteriormente, el banco de sardinas de California y el de arenque en el Japón, ambos en regiones de *upwelling*, fueron explotados intensivamente hasta llegar a un nivel de agotamiento sin posibilidad de recuperación. Actualmente las pesquerías del mundo están en grave peligro debido a la sobreexplotación, a la degradación de los hábitat de los peces por parte de los arrastres, al empleo de métodos de pesca que suponen un gran derroche, y a la contaminación del mar. Algunos de los mayores bancos de pesca del mundo, como los Grandes Bancos y los bancos Georges de la costa este de Norteamérica, han sido destruidos.

Bajo la superficie, es decir, en la zona **epipelágica**, se encuentran las grandes profundidades oceánicas, caracterizadas por una enorme presión, una oscuridad perpetua y una temperatura constante y próxima a 0 °C. Estas regiones se han mantenido desconocidas para el hombre hasta hace poco tiempo, cuando con cámaras, batiscafos y aparatos para aguas profundas se comenzó a ver el fondo del océano y a obtener muestras. En las profundidades marinas hay varios hábitat bien diferenciados (Figura 37-16). La zona **mesopelágica** es la "zona crepuscular", que recibe una luz muy débil y alberga una variada comunidad de animales. Por debajo de la zona mesopelágica hay un mundo en perpetua oscuridad, dividido en tres zonas conocidas como batipelágica, hipobatelágica y hadopelágica (Figura 37-16). Las formas que viven a grandes profundidades dependen de una escasa "lluvia" de partículas orgánicas que escapan a ser consumida por los organismos que hay en esa columna de agua a menor profundidad.

## LA DISTRIBUCIÓN DE LOS ANIMALES (ZOOGEOGRAFÍA)

La Zoogeografía describe los patrones de distribución de los animales y la diversidad de las especies, e intenta explicar por qué los animales se distribuyen como lo hacen. La Zoogeografía es una parte de la Biogeografía, que busca explicar evolutiva y ecológicamente la distribución espacial de los seres vivos. La mayoría de los animales viven en áreas geográficas limitadas. No siempre resulta fácil explicar por qué los animales se distribuyen de una manera concreta, ya que hábitat similares en diferentes continentes pueden estar ocupados por distintos tipos de animales. Una especie concreta puede faltar en una región ocupada por otros animales similares, a causa de la existencia de barreras que evitan su establecimiento en esa zona, o por estar allí ya establecidas otras poblaciones que impiden la colonización. Así, podemos tratar de saber por qué los animales se encuentran donde están o por qué no se encuentran donde se piensa que deberían estar.

Las explicaciones a las distribuciones geográficas de los animales se deben buscar estudiando su historia natural. El registro fósil muestra que los animales prosperaban en zonas en las que actual-

mente faltan. La extinción ha tenido un papel esencial, pero muchos grupos dejaron descendientes que emigraron a otras zonas en las que pudieron sobrevivir. Por ejemplo, los camellos se originaron en Norteamérica, donde se han encontrado sus fósiles, pero durante el Pleistoceno se dispersaron, a través de Alaska, hacia Eurasia y África, donde actualmente viven los verdaderos camellos, y hacia Sudamérica, donde viven sus descendientes; es decir, las llamas, alpacas, guanacos y vicuñas (el Pleistoceno comenzó hace 1.7 millones de años y duró unos 11 000 años; véase la tabla de tiempos geológicos de la contraportada posterior). Los camellos se extinguieron en Norteamérica hace unos 10 000 años, hacia el final de la era glacial. Por lo tanto, hace falta conocer la historia de una especie y la de sus antecesores para poder comprender por qué vive en un sitio concreto. La superficie de la Tierra sufre constantes modificaciones. Muchas de las áreas que actualmente son tierra firme, en otro tiempo estuvieron cubiertas por el mar. Llanuras fértiles fueron ocupadas por el avance de los desiertos; se han elevado grandes barreras de montañas donde antes no existían; e inhóspitos campos helados han desaparecido debido a un calentamiento climático, para ser sustituidos por bosques. Los cambios geológicos son responsables de muchas de las variaciones de la distribución de los animales (y plantas) e influyen poderosamente en la evolución.

La sistemática filogenética nos permite reconstruir las historias de las distribuciones de los animales (Capítulo 10). Un cladograma representa la historia de la descendencia evolutiva común entre diferentes especies. Sobre un cladograma se representan las distribuciones geográficas de especies estrechamente emparentadas para generar hipótesis sobre las historias geográficas de dichas especies. Los hellbender (salamandras gigantes de los Apalaches), que habitan en el este de Norteamérica, son diferentes a todas las salamandras, excepto a dos especies del este de Asia. El análisis molecular de su filogenia (p. 113) indica que los hellbender se separaron de sus hermanos del este de Asia hace unos 28 millones de años, cuando un puente temporal unió los bosques y los ríos del este de Asia y de Norteamérica a través de Alaska y del norte de Canadá, áreas que más tarde se hicieron inhóspitas para las salamandras. Ya que los parientes actuales más cercanos de los hellbender y de las salamandras gigantes asiáticas son los hinóbidos (salamandras asiáticas de menor tamaño), la mejor hipótesis es que las salamandras gigantes se originaron en Asia y que el linaje del hellbender se dispersó hacia Norteamérica hace 28 millones de años. Otras muchas poblaciones de plantas y de animales se desplazaron entre el este de Asia y Norteamérica aproximadamente en ese mismo período de tiempo, lo que proporciona una explicación histórica común para varias distribuciones disjuntas.

### Distribuciones disjuntas

Los zoogeógrafos tienen el problema de tratar de explicar los numerosos ejemplos de **distribución disjunta** o **discontinua**: especies muy similares entre sí, o incluso al otro lado del mundo (Figura 37-17). ¿Cómo puede llegar un grupo de animales a tener una dispersión geográfica tan grande? O bien una población se desplaza hasta una nueva localización (**dispersión**) atravesando territorios inadecuados para una colonización larga en el tiempo, o bien los cambios ambientales fragmentaron la distribución de una especie, que a su vez fue continua, dando lugar a poblaciones geográficamente separadas (**vicarianza**). Los cambios climáticos pueden reducir y fragmentar las áreas con un hábitat adecuado para una especie, o los movimientos físicos de masas de tierra o las corrientes de agua pueden transportar y separar a diferentes poblaciones de una misma especie.

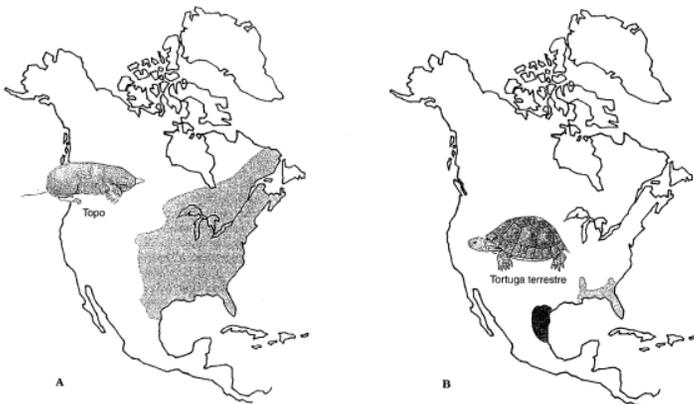


Figura 37-17

Ejemplos de distribuciones disjuntas en Norteamérica. A, Los topos de la familia Talpidae probablemente entraron en Norteamérica a través del puente que durante el Terciario unía Asia y Norteamérica por el estrecho de Bering. Las poblaciones del este y del oeste ahora están separadas por las Montañas Rocosas. B, Las tortugas terrestres del género *Gopherus* viven actualmente en tres poblaciones totalmente aisladas.

### Distribución por dispersión

Por medio de la dispersión los animales se extienden desde sus lugares de origen hacia nuevas localidades. Los movimientos de dispersión implican **emigración** desde una región e **inmigración** hacia otra. Los movimientos de dispersión son movimientos en un **sentido**, que se distinguen claramente de los movimientos **periódicos** de ida y vuelta entre dos localidades, como sucede en las migraciones estacionales de muchas aves (p. 601). Los animales que se dispersan pueden moverse activamente por sus propios medios; o pasivamente, dispersándose gracias al viento, flotando, o siendo arrastrados en los ríos, los lagos o en el mar; o ser transportados por otros animales. Los animales tienden a ampliar sus distribuciones geográficas de manera que intentan ocupar todos los hábitat favorables geográficamente accesibles. Por ejemplo, al final del Pleistoceno, los glaciares quedaron reducidos a las regiones más nortestas, y para muchas especies de ambientes templados, quedaron disponibles hábitat favorables en zonas de Norteamérica, Europa y Asia en las que antes había glaciares. Especies que habitaban inmediatamente al norte de los grandes glaciares fueron expandiéndose hacia el norte a medida que los glaciares se retiraban y aparecían nuevos hábitat. Ya que el ritmo reproductor de las poblaciones animales es grande, una presión continua sobre las poblaciones hace que se extiendan por todos los hábitat favorables.

La dispersión explica fácilmente los movimientos de las poblaciones de animales hacia los hábitat favorables que geográficamente se encuentran junto a sus lugares de origen. Esto produce

una expansión pero una distribución geográficamente continua. ¿Puede explicar también el origen de las distribuciones geográficamente disjuntas por la dispersión? Por ejemplo, las aves no voladoras, las ratitas (p. 116) tienen una distribución disjunta, principalmente por el hemisferio sur, África, Australia, Madagascar, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Sudamérica. Estas masas de tierra firme están separadas por el océano, una barrera muy importante para la dispersión de estas aves. Para explicar su distribución por medio de la dispersión, hemos de suponer un **centro de origen** en el que se originó este grupo de aves y desde el que se dispersó hacia todas estas zonas, ahora separadas, en que viven. Ya que las ratitas no pueden volar, una hipótesis a favor de la dispersión tendría que contar con el desplazamiento pasivo de los individuos, en balsas flotantes, para poder atravesar el océano. ¿Es razonable esta hipótesis? Por estudios realizados en las islas Galápagos y Hawái (Capítulo 6) sabemos que ocasionalmente los animales y las plantas terrestres pueden dispersarse a grandes distancias atravesando los océanos. Ésta es la única manera en que los animales terrestres podrían haber colonizado las islas producidas por los volcanes oceánicos. Para las ratitas, y para otros muchos animales con distribuciones disjuntas, la explicación alternativa para su distribución es la hipótesis de la vicarianza (l. *escarinas*, sustituto).

### Distribución por vicarianza

Las distribuciones disjuntas de los animales pueden deberse a cambios físicos en el ambiente que hacen que hábitat antes continuos se

hagan disjuntos. Zonas que antes estuvieron unidas pueden haberse separado por la aparición de barreras que muchos animales no pueden superar. El estudio de la separación de biotas de esta forma se denomina **biogeografía por vicarianza**. A nivel específico, el término "vicarianza" a menudo se emplea como sinónimo de "alopatria", que simplemente es una designación de poblaciones en áreas geográficamente separadas (p. 118). La lava fluida de un volcán puede hacer que un bosque ante continuo quede geográficamente dividido en dos porciones discontinuas, y muchas especies de plantas y animales pueden quedar geográficamente aisladas.

Posiblemente el caso de vicarianza más acusado sea el de la deriva continental, mediante la cual la masa terrestre, antes continua, se separa paulatinamente para dar lugar a continentes e islas separados por el océano. Todos los animales terrestres y de agua dulce, que se distribuían por una masa de tierra inicialmente única, se fragmentaron poco a poco en diferentes poblaciones sobre los continentes e islas que iban siendo separadas por los océanos. La vicarianza debida a la deriva continental nos conduce a otra hipótesis para explicar la distribución disjunta de las ratites, puede que se trate de los descendientes de una especie antecesora que tenía una amplia distribución por el hemisferio sur cuando África, Australia, Madagascar, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Sudamérica tenían un contacto del que hoy carecen (Figura 37-18). Cuando estas masas de tierra se movieron y quedaron separadas por el océano, la especie ancestral de ratite quedó disgregada en poblaciones disjuntas que fueron evolucionando independientemente, dando origen a la diversidad de especies actual.

Hay que suponer que las diferentes especies de ratites evolucionaron, alopatricamente, a medida que la deriva continental iba separando los ambientes terrestres en fragmentos aislados. Si construimos un cladograma o árbol filogenético de las ratites como el de la Figura 37-19, la primera divergencia de las ratites como el primer evento vicariante que separó a las formas ancestrales. Las siguientes ramificaciones del cladograma se corresponden con los consecutivos sucesos vicariantes que fueron separando las principales líneas evolutivas de las ratites. En teoría, nuestro cladograma reconstruye la historia de los sucesos vicariantes para las ratites. Si eliminamos los nombres de las especies en el extremo de cada una de las ramas y los sustituimos por los de las áreas geográficas en las que esa especie vive, tenemos una hipótesis de la separación paulatina de esas áreas geográficas. Podemos comprobar esta hipótesis vicariante haciendo lo mismo con otros grupos de organismos terrestres que estén representados en las mismas regiones geográficas que las ratites. Si nuestra hipótesis es correcta, estos grupos se habrían separado geográficamente al producirse los mismos eventos vicariantes que separaron a las ratites. Además, podemos predecir que los cladogramas o árboles filogenéticos para las especies de otros grupos diferentes presentarán el mismo patrón de ramificación que el cladograma para las ratites, cuando cambiamos los nombres de las especies por los de las áreas en las que viven. Si esto se confirma, tendremos un **cladograma geográfico**, que representará la historia de la separación de las diferentes regiones geográficas estudiadas. Esta hipótesis general de vicarianza también se puede estudiar utilizando métodos geológicos o climatológicos.

En muchos grupos de organismos tanto la vicarianza como la dispersión han contribuido al desarrollo de modelos de distribución disjuntos. Los métodos de la biogeografía por vicarianza son muy útiles para el estudio de casos como el precedente. De hecho, el cladograma de las ratites no es solamente una simple agrupación de aves que viven en zonas más o menos próximas. Podemos pre-

guntarnos qué ramas del cladograma representan un grupo concreto de especies que no se corresponde con la separación geográfica de las áreas en que habitan. Supongamos que para un taxón concreto el cladograma se corresponde con la distribución geográfica de especies para una única rama. En ese caso podremos explicar la mayor parte de esa distribución disjunta por vicarianza, prescindiendo de dicho taxón, pero podremos buscar en la dispersión una justificación para esa rama que no podemos explicar en el cladograma. En este sentido, podremos centrarnos en estudiar los procesos de dispersión sólo en aquellos casos concretos en los que es más posible que se hayan producido.

## Teoría de la deriva continental

No es accidental que la corriente de entusiasmo ante la biogeografía por vicarianza coincida con la aceptación por parte de los geólogos de la teoría de la deriva de los continentes. Esta teoría no es nueva (fue propuesta en 1912 por el meteorólogo alemán Alfred Wegener), pero no fue aceptada hasta que se formuló la teoría de la **tectónica de placas**, que ha proporcionado una interpretación adecuada para la deriva continental. De acuerdo con la teoría de la tectónica de placas (tectónica significa "movimiento deformante"), la superficie de la Tierra estaría compuesta por unas placas rocosas, de seis a diez, con un espesor de unos 100 km, que se desplazan sobre una capa más interna y fluida. Wegener propuso que las masas continentales se desplazaron, como si fuesen balsas, tras la desintegración de una gran masa de tierra llamada Pangea ("toda la tierra"). Esta fragmentación original de Pangea sucedió hace unos 200 millones de años. Se formaron dos grandes supercontinentes: uno al norte, Laurasia, y otro al sur, Gondwana, separados entre sí por el mar de Tetys (Figura 37-18). Al final del Jurásico, hace unos 135 millones de años, los supercontinentes empezaron a fragmentarse y desplazarse. Laurasia se dividió en Norteamérica, la mayor parte de Eurasia y Groenlandia. Gondwana se fragmentó en Sudamérica, África, Madagascar, Arabia, India, Australia, Nueva Guinea, la Antártica y otros muchos fragmentos menores que ahora forman el Sudeste Asiático. Los fragmentos de Arabia, India y los del Sudeste Asiático se desplazaron a través del mar de Tetys y finalmente se unieron a Laurasia, donde se encuentran actualmente. Esta teoría está apoyada por la aparición de zonas de coincidencia entre los continentes, por las recientes mediciones paleomagnéticas aéreas, por estudios sismográficos, por la presencia de cordilleras oceánicas en los puntos en los que se separaron las placas tectónicas, y por una abundante información biológica.

La deriva continental explica muchas de las distribuciones enigmáticas de los animales, como son la semejanza de los restos fósiles de insectos en Australia y Sudamérica, así como ciertas semejanzas de las faunas actuales en las mismas latitudes de ambos continentes. Sin embargo, los continentes han estado separados durante todo el Cenozoico, y probablemente también durante gran parte del Mesozoico, demasiado tiempo como para explicar la distribución de organismos actuales como los mamíferos placentarios. No obstante, la teoría de la deriva continental es de enorme utilidad para explicar las interconexiones entre las floras y las faunas del pasado.

La distribución actual de los marsupiales es un ejemplo excelente de la influencia de la deriva de los continentes. Los marsupiales aparecieron en el Cretácico Medio, hace unos 100 millones de años, probablemente en Sudamérica. Debido a que Sudamérica estaba unida en esa época a Australia a través de la Antártida (entonces mucho más cálida que en la actualidad), los marsupiales se dispersaron por estos tres continentes. También se adelantaron en Norteamérica,

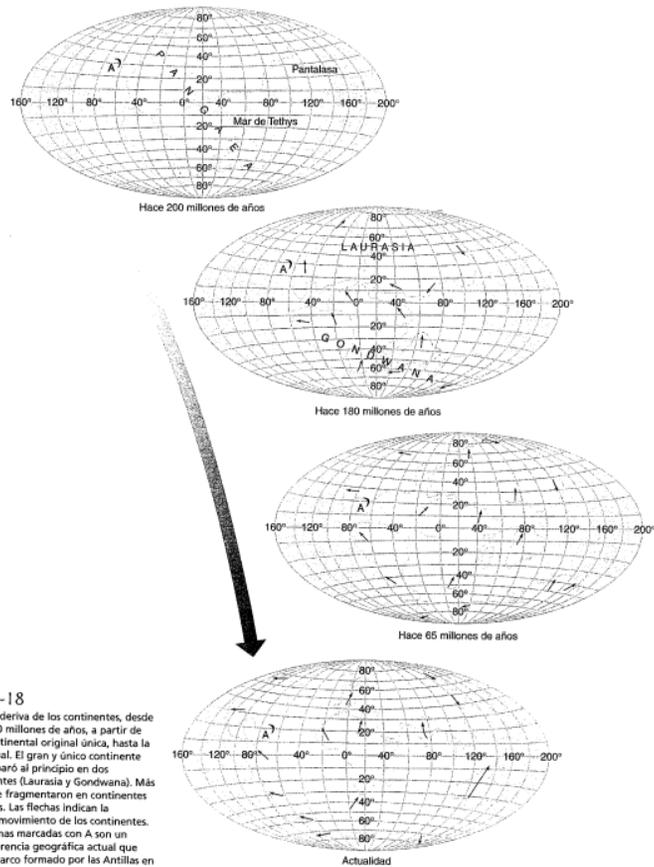


Figura 37-18

La hipotética deriva de los continentes, desde hace unos 200 millones de años, a partir de una masa continental original única, hasta la situación actual. El gran y único continente Pangea se separó al principio en dos supercontinentes (Laurasia y Gondwana). Más tarde, éstos se fragmentaron en continentes más pequeños. Las flechas indican la dirección del movimiento de los continentes. Las medias lunas marcadas con A son un punto de referencia geográfica actual que representa el arco formado por las Antillas y las Indias Occidentales.

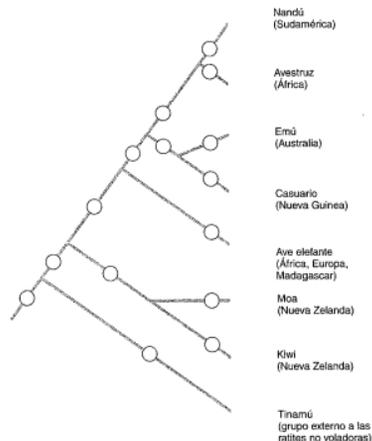


Figura 37-19

Relaciones filogenéticas de las ratas (Capítulo 6, p. 116). La biogeografía por vicarianza propone que estas especies de ratas descienden de una forma ancestral de ratas que se distribuyó por el hemisferio sur cuando África, Australia, Madagascar, Nueva Guinea, Nueva Zelanda y Sudamérica estaban conectadas. El movimiento de estas masas de tierra por el océano separó tanto a las propias masas de tierra como a las poblaciones de ratas que vivían en ellas. Si la hipótesis de vicarianza es correcta, la secuencia de ramificación filogenética para las especies alopatricas de ratas debe reflejar la secuencia en que esas masas de tierra se fueron separando unas de otras. Esta hipótesis puede comprobarse comparando otros esquemas filogenéticos similares para otros grupos de animales y plantas cuyas poblaciones ancestrales se hubiesen separado a causa de los mismos sucesos geológicos. La amplia distribución geográfica del ave elefante sugiere que su dispersión fue anterior a la separación de las masas de tierra.

pero allí se encontraron con los mamíferos placentarios, que se habían dispersado por ese continente procedentes de Asia. Los marsupiales, evidentemente, no pudieron competir con los placentarios y por tanto se extinguieron en Norteamérica (los marsupiales que actualmente viven en América del Norte, como la zarigüeta, han llegado recientemente desde Sudamérica). Los placentarios llegaron a Sudamérica después que los marsupiales, que por ese tiempo ya se habían expandido y estaban establecidos demasiado firmemente como para ser desplazados. Por aquel tiempo, hace unos 50 millones de años, Australia se separaba de la Antártida, evitando así la entrada de los placentarios. Australia permaneció aislada, permitiendo la diversificación de los marsupiales hasta llegar a la rica y variada fauna australiana autóctona actual.

Figura 37-20

La enigmática frontera descrita por Alfred Russel Wallace que marca la separación geográfica entre las faunas de Asia (arriba izquierda) y Australia (abajo derecha) en el archipiélago malayo. La colisión de placas tectónicas que antes estaban alejadas hizo que las masas continentales y sus faunas ahora estén geográficamente cercanas formando "la línea de Wallace".



Muchos consideran a Alfred Russel Wallace (Figura 6-1) el fundador de la moderna biogeografía histórica. Wallace realizó extensos estudios de campo en el archipiélago malayo, donde descubrió un cambio brusco entre los elementos de las faunas de Asia y de Australia/Nueva Guinea. Los faisanes, loros, monos, numerosos grupos de lagartos, e incluso los invertebrados marinos están entre los elementos faunísticos cuyas distribuciones geográficas presentan límites abruptos. Este límite biogeográfico se llama la "línea de Wallace" y divide en dos a la actual Indonesia (Figura 37-20). La línea de Wallace ha sido un misterio biogeográfico desde que se describió, ya que no hay cambios ambientales o barreras evidentes para explicar el cambio brusco de las faunas a ambos lados de esta línea. La tectónica de placas ofrece la mejor explicación a la línea de Wallace. Aunque actualmente están unidas, las placas del Sudeste Asiático estaban separadas de la placa de Australia/Nueva Guinea durante la fragmentación de Gondwana, y estas placas estuvieron cruzando el mar de Tethys durante muchos millones de años, aisladas unas de otras, hasta llegar a sus localizaciones actuales. La línea de Wallace marca aproximadamente el límite entre las placas del Sudeste Asiático y la placa de Australia/Nueva Guinea, cuyas faunas se separaron mucho durante su larga separación evolutiva. Los estudios de filogenia molecular recientes, en los que se comparan los grupos de lagartos distribuidos en lados opuestos de la línea de Wallace, confirman la hipótesis de que estos grupos estaban aislados en los tiempos de la fragmentación de Gondwana y sólo recientemente se han convertido en "vecinos geográficos" en el archipiélago malayo.

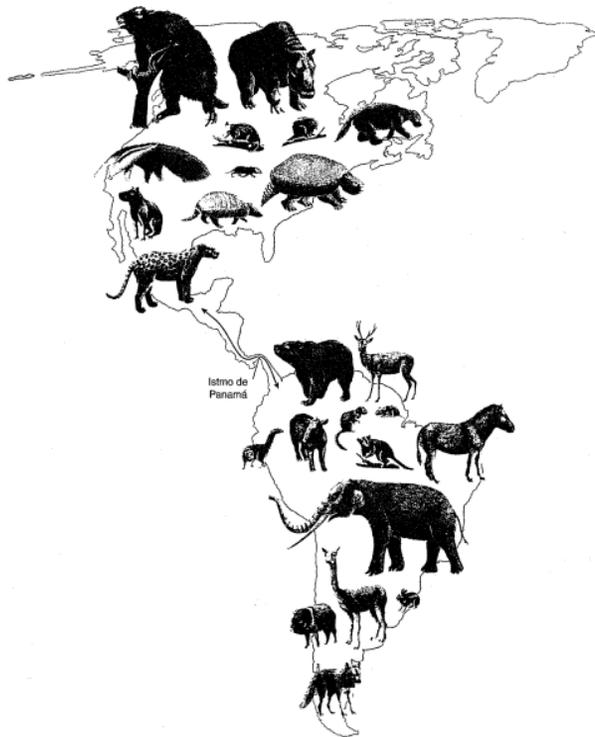


Figura 37-21

El gran intercambio americano. El Istmo de Panamá emergió hace aproximadamente 3 millones de años, permitiendo un importante intercambio de muchos grupos de mamíferos. En la parte superior se han representado algunos de los 38 géneros sudamericanos que atravesaron el istmo hacia el norte. En la parte inferior también se han representado algunos de los 47 géneros norteamericanos que emigraron hacia el sur. Los viajeros norteamericanos se diversificaron rápidamente después de penetrar en Sudamérica. Los viajeros sudamericanos se diversificaron menos en Norteamérica y muchos de ellos se extinguieron.

## Puentes terrestres temporales

Los **puentes terrestres temporales** también han sido importantes vías para la dispersión. Un puente importante y bien conocido, aunque ya hace tiempo que dejó de existir, es el que unía Asia con Norteamérica a través del estrecho de Bering. Por esta vía se produjo el paso de los placentarios desde Asia a Norteamérica.

En la actualidad otro puente terrestre, el istmo de Panamá, conecta Norteamérica y Sudamérica, pero desde mediados del Eoceno (hace 50 millones de años) hasta el final del Plioceno (hace unos 3 millones de años) los dos continentes estuvieron totalmente separados por una herra de agua. Durante ese largo período, los principales grupos de mamíferos placentarios evolucionaron en diferentes sentidos en cada continente. Cuando se estableció el puente terrestre al final del Plioceno, una corriente de mamíferos empezó a fluir en ambas direcciones (Figura 37-21), en lo que ha denominado el "gran intercambio americano", una de las mezclas de faunas continentales más importantes de la historia de la Tierra. Durante un cierto tiempo, ambos

continentes se enriquecieron con una gran variedad de mamíferos, pero posteriormente se produjo la extinción de un gran número de ellos en ambos continentes. Los carnívoros norteamericanos, como mapaches, comadreja, zorros, cánidos, félidos (incluido el tigre de dientes de sable) y osos, empezaron a cazar mamíferos sudamericanos. Otros invasores norteamericanos fueron los mamíferos ungulados (caballos, tapires, pecarías, camellos, ciervos, antílopes y mastodontes), los conejos y varias familias de roedores. Estos mamíferos invasores desplazaron a muchos residentes sudamericanos ocupando sus mismos nichos. Actualmente cerca de la mitad de los mamíferos de Sudamérica son descendientes de estos invasores norteamericanos recientes. Sólo unos pocos invasores sudamericanos sobreviven en Norteamérica: puercoespines, armadillos y zarigüeyas. Otros grupos de Sudamérica, como el pezeoso gigante, los gliptodontídeos, los osos homígrueros, los toxodontes (herbívoros del tamaño de un rinoceronte) o los armadillos gigantes también entraron en Norteamérica, pero posteriormente desaparecieron de ella.

- ¿Qué es la biosfera? ¿Cómo puede el lector diferenciar las siguientes subdivisiones de la biosfera: litosfera, hidrosfera y atmósfera?
- ¿Cuál es el origen del oxígeno sobre la Tierra? ¿Qué les ocurriría a las reservas de oxígeno si de repente cesase la actividad fotosintética?
- ¿Qué evidencias hay de que el incremento del nivel de dióxido de carbono en la atmósfera sea el responsable del aumento del "efecto invernadero"?
- ¿Qué es un bioma? Describa brevemente seis ejemplos de biomas.
- Describa tres tipos de comunidades marinas bentónicas propias de sustratos duros. ¿Cuáles son los principales factores físicos que diferencian cada tipo de comunidad en los diferentes sustratos?
- ¿Cuáles son los ambientes marinos más productivos y por qué?
- ¿Cuál es la fuente de nutrientes para los animales que viven en las grandes profundidades del mar?
- ¿Cuáles son las razones por las que una especie puede faltar en un hábitat o una región para la que podría estar bien adaptada?
- Defina y distinga las dos posibles explicaciones para las distribuciones disjuntas de los animales: la dispersión y la vicarianza.
- ¿Quién propuso la teoría de la deriva continental? ¿Qué tres fuentes de evidencias convinieron finalmente a los geólogos de que la teoría era correcta?
- ¿Cómo contribuye la teoría de la deriva continental a explicar la distribución disjunta de los mamíferos marsupiales en Australia y en Sudamérica?
- ¿Qué fue el "gran intercambio americano"? ¿Cuándo ocurrió y cuáles fueron sus resultados?

## RESUMEN

La biosfera es la delgada capa que rodea la Tierra en la que se encuentran todos los seres vivos. La vida sobre la Tierra es posible gracias al aporte constante de energía por parte del Sol, la presencia de agua, unas variaciones de temperatura idóneas, la correcta proporción de los elementos principales y accesorios, y la retención de la letal radiación ultravioleta por el ozono atmosférico. El ambiente terrestre y los organismos que viven en él evolucionaron juntos, dependiendo enormemente entre sí.

La biosfera está compuesta por la litosfera, la cubierta de rocas de la Tierra, la hidrosfera, la masa total de agua, y la atmósfera, la capa gaseosa que rodea la Tierra.

El medio terrestre está constituido por distintos biomas, cada uno con una flora característica y una fauna asociada a ella. Los biomas caducifolios se distinguen por su alternancia estacional y por la caída de las hojas en el otoño. Más al norte de los bosques caducifolios están los bosques de coníferas, un bioma dominado por árboles con hojas en forma de aguja, bien adaptados para soportar la dura estación de las nieves, y cuyo límite más norteño forma lo que se denomina taiga. Los animales de la taiga están adaptados para soportar unos inviernos largos y con mucha nieve.

La selva tropical, el más rico de todos los biomas, se caracteriza por la enorme diversidad de sus especies vegetales y por una estratificación vertical de los hábitat de los animales. La mayor parte de los suelos de las selvas tropicales se degradan rápidamente cuando el bosque es destruido.

El bioma más modificado por el hombre es el de los pastizales o praderas, que en su mayoría han sido transformados con fines agrícolas y ganaderos. La tundra del extremo septentrional y el desierto son ambientes muy desfavorables para la vida animal, pero están ocupados por organismos que han desarrollado las adaptaciones apropiadas.

Los ambientes de aguas dulces incluyen los ríos y riachuelos (hábitat lóicos) y los estanques y lagos (hábitat bentónicos). Son ambientes geológicamente poco duraderos y que dependen enormemente del aporte de nutrientes.

Los océanos ocupan el 71% de la superficie de la Tierra. La zona fótica, o iluminada, es donde se produce la actividad fotosintética del fitoplancton. Las comunidades animales oceánicas se clasifican según sus características topográficas, el sustrato y la distancia desde la costa. Las comunidades bentónicas con sustratos rocosos incluyen la flora intermareal con pozas de marea, la zona submareal con arrecifes de coral y bosques de kelpos, y las comunidades de los arrecifes hidrotérmicos profundos. Las comunidades bentónicas con sustratos blandos incluyen las marismas, las praderas de fanerógamas marinas y los manglares. Las comunidades bentónicas de aguas profundas forman parcelas con suspensivos que habitan en los sustratos arenosos y destruyores en los fangosos. Los arrecifes de coral son la comunidad bentónica con mayor diversidad ecológica. Las comunidades pelágicas incluyen una zona de aguas poco profundas sobre la plataforma continental. En esta zona es donde se encuentran los grandes bancos pesqueros del mundo, que son especialmente productivos en las áreas de afloramiento (*upwelling*), donde los nutrientes se renuevan constantemente. Las aguas más profundas de alta mar ocupan la mayor parte del océano pero tienen una productividad biológica baja.

La zoogeografía es el estudio de la distribución de los animales sobre la Tierra y de su historia, mediante el empleo de los datos procedentes de las distribuciones actuales de las especies de animales, el registro fósil y los análisis de la sistemática filogenética. Los animales se han dispersado sobre la Tierra por dispersión, la separación de poblaciones desde sus centros de origen, por vicarianza, la separación de poblaciones por la aparición de barreras. La deriva continental, ahora muy apoyada por la teoría de la tectónica de placas, explica la forma en la que los grupos de animales han podido separarse y diversificarse evolutivamente. También explica la manera en que ciertos grupos, como los mamíferos marsupiales, han podido aislarse unas de otros. Los puentes terrestres temporales también sirvieron como importantes vías para la dispersión de los animales.

## BIBLIOGRAFÍA

- Berner, E. K. and R. A. Berner. 1996. *Global environment water, air, and geochemical cycles*. Upper Saddle River, New Jersey, Prentice-Hall, Inc.
- Treatado de geología con una buena cobertura de temas como la hidrografía, la circulación del agua, el efecto invernadero, la lluvia ácida y la geomorfología de los ríos, los lagos y los océanos.*
- Castro, P., and M. E. Huber. 2005. *Marine biology*, ed. S. Boston, McGraw-Hill Higher Education. *Libro de biología marina para no especialistas.*
- Cox, C. B., and P. D. Moore. 2005. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*, ed. 7. Boston, Blackwell Scientific Publications.
- Manual de introducción, fácil de leer y con un enfoque ecológico.*
- Henderson, L. J. 1913. *The fitness of the environment*. New York, Macmillan, Inc. *Esta breve pero importante obra, uno de los grandes clásicos de la literatura biológica, explica cómo las condiciones de nuestro planeta hacen posible la vida en él.*
- Lieberman, B. S. 2000. *Paleobiogeography*. New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers. *Trata la biogeografía histórica de manera actualizada, y con un especial énfasis en la utilización de los fósiles para estudiar los cambios generales, la tectónica de placas y la evolución.*
- Levington, J. S. 2001. *Marine biology*, ed. 2. Oxford, U.K., Oxford University Press. *Cubre de manera minuciosa y con fotografías las diferentes comunidades de los ecosistemas oceánicos.*
- Lomolino, M. V., B. R. Riddle, and J. H. Brown. 2006. *Biogeography*, ed. 3. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *Un libro de texto actualizado de biogeografía general.*
- Lomolino, M. V., D. F. Sax, and J. H. Brown. 2004. *Foundations of biogeography*. Chicago, University of Chicago Press. *Revisión de artículos clásicos (desde 1700 a 1975) sobre biogeografía, y con comentarios actualizados.*
- MacDonald, G. 2003. *Biogeography: introduction to space, time and life*. New York, John Wiley and Sons, Inc. *Un tratado de introducción a la biogeografía.*
- Marshall, R. 2005. *Alaska wilderness: exploring the central Brooks Range*, ed. 3. Berkeley, California. *Una crónica de la exploración original de la tundra de Alaska, con datos actualizados sobre su estado de conservación.*
- Rothschild, L. J., and A. M. Lister. 2003. *Evolution on planet earth: the impact of the physical environment*. San Diego, Academic Press. *Una perspectiva geológica y climática sobre la historia evolutiva de la vida.*
- Van Osterzee, P. 1997. *Where worlds collide: the Wallace Line*. Ithaca, New York, Cornell University Press. *Una entendida revisión sobre la fundación de la biogeografía por Alfred Russel Wallace, con un interés especial sobre el enigmático cambio de la fauna en el archipiélago malayo.*
- Whitefield, P., P. D. Moore, and B. Cox. 2002. *Biomes and habitats*. New York, Macmillan Reference USA. *Un tratado moderno sobre los biomas de la Tierra.*

## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanip214e](http://www.mhhe.com/hickmanip214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

## CUESTIONARIO

- ¿Cuáles son las condiciones especiales que hacen de la Tierra un planeta especialmente adecuado para la vida?
- ¿Por qué se dice que la Tierra y las formas que en ella viven han evolucionado conjuntamente, y que cada una ha influido profundamente en la otra?

## 38

## Ecología animal



El nicho ecológico de una mantis religiosa incluye a otros insectos que le sirven como fuente de alimento.

## Cada especie tiene su propio nicho

La inmensa riqueza de la biomas de la Tierra está organizada en forma de unidades jerárquicas e interdependientes: el organismo individual, la población, la comunidad y, por último, el ecosistema, el más desconcertante y complejo de los sistemas naturales. El centro de todos los estudios ecológicos es el hábitat, la localización espacial en la que vive un animal. La utilización por parte de un animal de los recursos y las condiciones que tolera en su hábitat constituyen su nicho: la manera que tiene de alimentarse, la forma en que se las arregla para perpetuarse reproduciéndose, en resumen, la forma en que sobrevive y se propaga. El concepto de nicho se aplica tanto a las poblaciones como a las especies, y generalmente es estudiado por los ecólogos a estos dos niveles. El nicho de una especie, por ejemplo, comprende unos recursos que son utilizados colectivamente y unas condiciones ambientales que son toleradas por los miembros de esa especie para poder mantenerse en ese ecosistema.

El nicho de una especie es un producto de su evolución y, una vez que se establece, ninguna otra especie de esa comunidad puede evolucionar para explotar exactamente los mismos recursos. El "principio de la exclusión competitiva" establece que dos especies no pueden ocupar exactamente el mismo nicho en la

misma área geográfica. Diferentes especies son capaces de asociarse para formar una comunidad ecológica, en la que cada una tiene un papel diferente en el entorno que comparten.

A mediados del siglo XIX el zólogo alemán Ernst Haeckel introdujo el término **ecología**, que definió como "la relación de un animal con su medio, tanto orgánico como inorgánico". El medio debe entenderse como todo aquello que es externo con respecto al animal, pero lo más importante es el entorno inmediato. Aunque hoy en día la ecología ya no se restringe sólo a los animales, la idea básica de la definición de Haeckel sigue vigente. La ecología animal es ahora una ciencia muy sintética, que incorpora todo lo que se sabe sobre el comportamiento, la fisiología, la genética y la evolución de los animales, para estudiar las interacciones entre las poblaciones de animales y sus ambientes. El mayor éxito de la ecología animal es comprender la manera en que estas diferentes interacciones determinan la distribución geográfica y las abundancias de las poblaciones animales. Estos conocimientos son fundamentales para asegurar la supervivencia de muchas poblaciones cuando sus ambientes naturales se ven alterados por la actividad humana.

## LA JERARQUÍA DE LA ECOLOGÍA

La ecología es el estudio jerárquico de los sistemas biológicos interactuando con sus ambientes. En la base de la jerarquía ecológica se encuentra el **organismo**. Para comprender por qué los animales viven en un lugar, los ecólogos deben estudiar los diversos mecanismos fisiológicos y de comportamiento que éstos emplean para sobrevivir, para crecer y para reproducirse. El éxito de ciertas especies endotérmicas (como las aves y los mamíferos) bajo condiciones extremas de temperatura, como son las que se dan en el Ártico o en un desierto, depende del equilibrio, casi perfecto, entre la producción y la pérdida de calor.

Otras especies prosperan ante estas condiciones extremas, evidenciando mediante la migración, la hibernación o el letargo. Los insectos, los peces y otros animales ectotérmicos (cuya temperatura corporal depende de la del ambiente) compensan los cambios de temperatura alterando su comportamiento y sus procesos bioquímicos y celulares. De este modo, las capacidades fisiológicas de que está dotado un animal le permiten vivir bajo condiciones ambientales cambiantes y con frecuencia adversas. Las respuestas del comportamiento también son importantes para la obtención de los alimentos, la búsqueda de refugio, la huida frente a los enemigos y ante ambientes desfavorables, la búsqueda de pareja y el cuidado de las crías. Los mecanismos fisiológicos y del comportamiento que implican una capacidad de adaptación al ambiente contribuyen a la supervivencia de los organismos. Los ecólogos que centran sus estudios a nivel de los organismos se denominan **ecólogos fisiológicos o ecólogos ecológicos**.

En la naturaleza, los animales conviven con otros de la misma especie. Estos grupos se llaman **poblaciones**. Las poblaciones tienen ciertas características que no pueden apreciarse cuando se estudia a los animales sólo como individuos. Entre estas características se incluyen la **variabilidad genética** entre individuos (polimorfismo), el crecimiento en número a lo largo del tiempo y los factores que limitan la densidad de individuos en cada área. Los estudios ecológicos de las poblaciones nos ayudan a predecir el futuro de las especies en peligro y a encontrar mecanismos de control contra las plagas.

Del mismo modo que los individuos no viven solos, las poblaciones de diferentes especies coexisten y forman unas asociaciones más complejas llamadas **comunidades**. La complejidad de una comunidad viene dada por su **diversidad de especies**, es decir, el número de especies que viven juntas y forman esa comunidad. Las diferentes poblaciones de una comunidad interactúan unas con otras de muchas maneras, de las cuales, las más evidentes son la **depredación**, el **parasitismo** y la **competencia**. Los **depredadores** obtienen la energía y los nutrientes matando y comiéndose a sus presas. Los **parásitos** obtienen unos beneficios similares de sus hospedadores, pero generalmente no los matan. La competencia se produce cuando la comida o el espacio son bienes limitados y los miembros de una especie o de diferentes especies interfieren unos con otros para poder utilizar esos recursos limitados. El **mutualismo** se produce cuando en una interacción entre dos especies ambas obtienen algún beneficio, generalmente evitando las interacciones negativas con otras especies. Las comunidades son complejas, ya que todas estas interacciones se producen de manera simultánea y los efectos que ejercen sobre la comunidad no pueden aislarse.

La mayoría de la gente sabe que los leones, los tigres y los lobos son depredadores, pero entre el universo de los invertebrados también hay muchos depredadores. Entre éstos se incluyen algunos organismos unicelulares, medusas y formas afines, gusanos, insectos, estrellas de mar y otros muchos.

Las comunidades ecológicas son los componentes biológicos de entidades aún mayores y más complejas llamadas **ecosistemas**. Un ecosistema está formado por todas las poblaciones de una comunidad y por sus ambientes físicos. El estudio de los ecosistemas pone de manifiesto dos procesos naturales fundamentales, el flujo de la energía y los ciclos de los materiales a través de los canales biológicos. El mayor de los ecosistemas es la **biosfera**, la delgada "costra" de tierra, agua y atmósfera que envuelve al planeta y soporta toda la vida de la Tierra (Capítulo 37).

## Ambiente y nicho

El ambiente de un animal está formado por todas las condiciones que afectan directamente a su supervivencia y reproducción. Estos factores incluyen el espacio; las formas de energía como la luz solar, la temperatura, el viento y las corrientes de agua; y también los materiales como el suelo, el aire, el agua y numerosos compuestos químicos. El ambiente también incluye a otros organismos que pueden representar los alimentos para ese animal, o también sus depredadores, competidores, hospedadores o parásitos. Por tanto, el ambiente está constituido tanto por factores abióticos (no vivos) como bióticos (vivos). Algunos factores ambientales, como el espacio o los alimentos, son utilizados de manera directa por el animal en cuestión y se denominan **recursos**.

Un recurso puede ser agotable o inagotable, según la forma en que sea utilizado por el animal. Los alimentos son agotables, ya que una vez que se han ingerido dejan de estar disponibles. Por tanto, los alimentos deben reponerse continuamente en el ambiente. El espacio, bien se trate del área total en que vive un animal o alguna subdivisión de éste, como la cantidad de lugares de cobijo disponibles, no se gasta con el uso y por lo tanto es inagotable.

El espacio físico en el que vive un animal y que contiene al ambiente de éste es su **hábitat**. El tamaño de un hábitat es variable. Un tronco podrido es el hábitat normal para las hormigas carpinteras. Estos troncos se encuentran en hábitat mayores, llamados bosques, en los que también hay ciervos. No obstante, los ciervos se alimentan en praderas abiertas, de manera que su hábitat es mayor que el bosque. A mayor escala, durante el verano algunas aves migradoras viven en los bosques de las regiones templadas del norte y durante el invierno se desplazan hasta los trópicos. Así, el hábitat está definido por la actividad normal que un animal realiza, y no por unas fronteras físicas arbitrarias.

Los animales de cualquier especie tienen ciertos límites ambientales de temperatura, humedad y alimentos, dentro de los cuales pueden crecer, reproducirse y sobrevivir. Por tanto, para que un ambiente sea adecuado debe cubrir todos los requerimientos para la vida. Una almeja de agua dulce que viva en un lago tropical podría soportar la temperatura de un mar tropical, pero moriría debido a la salinidad del mismo. Una ofura que viva en el océano Ártico puede tolerar la salinidad de un mar tropical, pero no su temperatura. Así, la temperatura y la salinidad son dos dimensiones diferentes de los límites ambientales de estos animales. Si añadimos otra variable, por ejemplo el pH (p. 24), habremos aumentado nuestra descripción a un espacio tridimensional (Figura 38-1). Si consideramos todas las condiciones ambientales que permanecen a los miembros de una especie sobrevivir y reproducirse, estamos definiendo el papel de dicha especie en la naturaleza, diferenciándolo del de otras especies. Esta relación multidimensional única y propia de una especie respecto a su ambiente es lo que se denomina su **nicho** (véase la introducción de este Capítulo, p. 825). Las dimensiones del nicho varían entre los distintos miembros de una especie, lo que hace que esté sujeto a la evolución por medio de la selección natural. El nicho de una especie sufre cambios evolutivos en las sucesivas generaciones.

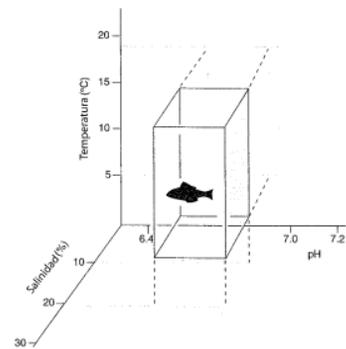


Figura 38-1

Representación tridimensional del nicho de un animal hipotético que muestra tres rangos de tolerancia. Esta es una de las formas de representar gráficamente una parte de la naturaleza multivariante de las relaciones ambientales.

Los animales pueden ser generalistas o especialistas con respecto a su tolerancia de las condiciones ambientales. Por ejemplo, la mayoría de los peces están adaptados al agua dulce o al agua del mar, pero no a ambas. No obstante, los que viven en las marismas, como sucede con el pececillo *Fundulus heteroclitus*, soportan fácilmente los cambios de salinidad que se producen con las mareas en los estuarios en que vive, en los que el agua dulce que viene de tierra adentro se mezcla con el agua del mar. Del mismo modo, aunque la mayoría de los ofidios pueden alimentarse de una gran cantidad de presas, algunos tienen unas necesidades dietéticas muy concretas; por ejemplo, la serpiente africana *Dasypeltis scaber* está especializada en alimentarse de huevos de aves (Figura 32-3, p. 711).

Aunque los límites de tolerancia de un animal pueden ser amplios, normalmente sólo tendrá que enfrentarse a unas condiciones determinadas en cada momento. Es probable que un animal durante toda su vida no tenga que soportar algunas condiciones ambientales que es capaz de tolerar. Así, podemos distinguir entre el **nicho fundamental** de un animal, que describe su papel potencial, y su **nicho reconocido**, el subgrupo de condiciones ambientales potencialmente adecuadas que un animal realmente llega a experimentar. Asimismo, se pueden diferenciar el nicho fundamental y el nicho reconocido tanto a nivel de las poblaciones como a nivel de las especies, y este último es el que suele estudiarse. Por ejemplo, la competencia en una comunidad puede limitar el nicho reconocido de una especie a una escala de condiciones mucho menor que las esperadas para su nicho fundamental.

## Poblaciones

En la naturaleza un animal vive como miembro de una población, esto es, un grupo de animales de una misma especie que interactúan para reproducirse (p. 118). Una especie de animal puede comprender una única población agrupada o puede estar formada por muchas pobla-

ciones geográficamente disjuntas, en ocasiones llamadas **demas**. Ya que los miembros de una dema se reproducen entre sí, comparten un depósito genético común (p. 126).

La migración de individuos entre demas de una especie puede implicar una cierta cohesión evolutiva para el conjunto de la especie. Los ambientes locales pueden cambiar de manera impredecible, haciendo que algunas veces una dema local resulte muy reducida, e incluso totalmente eliminada. Por ello, la migración es una fuente fundamental de sustitución de las demas en una región. La extinción de una especie puede evitarse si el riesgo de extinción está repartido entre muchas demas, ya que es poco probable la destrucción simultánea de los ambientes de todas ellas, a menos que se produzca una gran catástrofe. Esta interacción entre las demas se denomina **dinámica metapoblacional**, y el término "metapoblacional" hace referencia a una población subdividida en múltiples demas que estén interactuando genéticamente. En algunas especies, el flujo genético y la recolonización entre las demas pueden ser casi simétricos. Cuando unas demas son estables y otras son más susceptibles a la extinción, las más estables, llamadas **demas fuente**, son las que suministran los individuos que migran a las demas menos estables, llamadas **demas en declive**.

Cada población o dema tiene una **estructura de edades**, una **proporción de sexos** y una **tasa de crecimiento** características. El estudio de estas propiedades y de los factores que las afectan se denomina **demografía**. Las características demográficas varían en función del tipo de vida de la especie en estudio. Por ejemplo, algunos animales (y la mayoría de las plantas) son **modulares**. Los animales modulares, como las esponjas, los corales y los ectoparásitos, forman colonias de individuos genéticamente idénticos. La reproducción se produce por **clonación asexual**, como se ha descrito para los hidrozoides (Capítulo 13, p. 270). La mayoría de las colonias también tienen períodos de formación de gametos y reproducción sexual. Las colonias también se propagan por fragmentación, como hemos visto que ocurre en las corales de coral esclerítico marino. Por la acción de las olas sobre el arrecife pueden romperse fragmentos del coral que se convierten en propágulos para la formación de nuevos arrecifes. En los animales modulares es difícil determinar la estructura de edades y la proporción de sexos. Los cambios en el tamaño de la colonia se emplean para medir la tasa de crecimiento, pero contar los individuos es más difícil y tiene menos sentido que en los animales **unitarios**, que son organismos que viven independientes.

La mayoría de los animales son unitarios; no obstante, algunas especies unitarias se reproducen por **partenogénesis** (p. 140). Hay especies partenogénicas en muchos taxones animales, incluidos los insectos, los peces, las salamandras y los reptiles. En estos grupos partenogénicos sólo hay hembras que ponen huevos no fecundados de los que nacen hijas cuyo genotipo procede totalmente de sus madres. El mánrido *Branneria borealis*, común en el sudeste de los Estados Unidos, es un animal unitario partenogénico.

La mayoría de los metazoos son biparentales (p. 139) y se reproducen después de un período de crecimiento orgánico y un proceso de maduración. Cada nueva generación se inicia con una **cohorta** de individuos nacidos al mismo tiempo. Es evidente que no todos los individuos de una cohorta sobreviven hasta reproducirse. Para que una población mantenga constante su tamaño generacional tras generación cada hembra adulta debe reemplazarse a sí misma con alguna hija que logre sobrevivir para reproducirse. Si las hembras producen más de una cría hembra viable la población aumentará de tamaño; si no llegan a producir ninguna la población se reducirá.

Las distintas especies de animales poseen unos patrones diferentes y característicos de **supervivencia** desde que nacen hasta que muere el último individuo de una cohorta. En la Figura 38-2 se representan los tres patrones principales de supervivencia. La curva I,

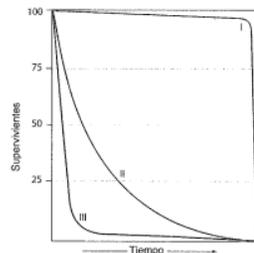


Figura 38-2

Tres tipos de curvas teóricas de supervivencia. Para la explicación, consultar el texto.

en la que todos los individuos mueren al mismo tiempo, raramente se da en la naturaleza. La curva II, en la que la tasa de mortalidad en relación con la proporción de supervivientes se mantiene constante en todas las edades, es característica de los animales que cuidan a sus crías, como hacen muchas aves. Las poblaciones humanas generalmente muestran patrones intermedios entre las curvas I y II, dependiendo del estado de nutrición y de los cuidados médicos.

La supervivencia de la mayoría de los invertebrados y de los vertebrados como los peces, que producen una gran cantidad de descendientes, se representa en la curva III. Por ejemplo, una hembra madura del caracol prosobranchio marino, *Thamnaea oboliva*, produce miles de huevos en cada período reproductor. Los zigotos se desarrollan hasta dar lugar a larvas velíferas planctónicas de vida que se alejan del hábitat materno llevadas por las corrientes oceánicas. Forman parte del plancton y tienen una mortalidad elevada debido a la gran cantidad de animales que se alimentan a base de ellas. Además, las larvas necesitan un sustrato arenoso concreto para asentarse en él y sufrir la metamorfosis para convertirse en caracoles adultos. La probabilidad de que la larva sobreviva lo suficiente como para encontrar un hábitat adecuado es muy baja, y la mayor parte de los miembros de la cohorta mueren en estado de larva velífera. Por ello, se puede apreciar un descenso brusco en la primera parte de la curva de supervivencia. Las escasas larvas que sobreviven hasta transformarse en caracoles tienen una mayor probabilidad de seguir sobreviviendo, como se muestra en la pendiente más suave de la curva para los caracoles de mayor edad. Así, la gran tasa de reproducción está en equilibrio con la elevada mortalidad de los individuos juveniles.

Muchos animales no sobreviven hasta llegar a la edad reproductora; no obstante, algunos sólo viven hasta que se reproducen una sola vez y después mueren, como sucede en muchas especies de insectos de zonas templadas. En estas regiones los adultos se reproducen antes del comienzo del invierno y entonces mueren, quedando sólo los huevos, que una vez terminado el invierno eclosionan, repoblando su hábitat en la siguiente primavera. De forma similar, el salmón del Pacífico, después de pasar varios años en el océano, retorna a los ríos para reproducirse una sola vez, tras lo cual todos los adultos de la cohorta mueren. Sin embargo, otros animales viven lo suficiente como para dar origen a múltiples cohortas de descendientes, que pueden madurar y reproducirse mientras sus progenitores aún siguen viviendo y se siguen reproduciendo.

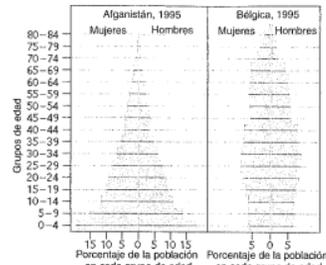


Figura 38-3

Representación gráfica de las edades de las poblaciones humanas de Afganistán y Bélgica en 1995, en la que se puede apreciar un contraste entre el rápido crecimiento y la enorme cantidad de jóvenes de la población de Afganistán, y la población bastante estable de Bélgica, en la que la tasa de fecundidad supone un reemplazamiento bajo.

Las poblaciones de animales formadas por múltiples cohortas, como ocurre en el caso de los petirrojos, las tortugas caya y en la especie humana, poseen una **estructura de edades**. El análisis de la estructura de edades pone de manifiesto si una población está creciendo activamente, si está estabilizada o si está disminuyendo. En la Figura 38-3 se representa la estructura de edades de dos poblaciones. A escala global, las poblaciones humanas tienen una curva de supervivencia parecida a la curva I de la Figura 38-2, aunque la estructura de edades varía en las distintas regiones de la Tierra.

## Crecimiento de las poblaciones y regulación intrínseca

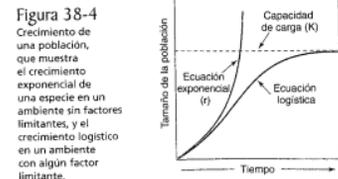
El crecimiento de una población es la diferencia entre la tasa de natalidad y la tasa de mortalidad. Como ya reconoció Darwin a partir de un ensayo de Thomas Malthus (p. 108), todas las poblaciones tienen la capacidad inherente de crecer exponencialmente. Esta capacidad se denomina **tasa de crecimiento intrínseca**, y se representa con el símbolo  $r$ . La curva de crecimiento continuo de la Figura 38-4 representa este tipo de crecimiento. Si las especies crecieran de esta manera descontrolada, los recursos de la Tierra se agotarían rápidamente y a continuación se produciría una extinción en masa. Una bacteria que se dividiera a un ritmo de tres veces por hora podría producir una colonia de 30 cm de espesor sobre toda la superficie de la Tierra en 36 horas, y la colonia sobrepasaría nuestras cabezas una hora más tarde. Los animales tienen unas tasas de crecimiento potencial mucho menores que las bacterias, pero se llegaría a un resultado similar tras un período de tiempo mayor si los recursos fueran ilimitados. Muchos insectos ponen miles de huevos cada año. Una sola hembra de bacalao puede poner seis millones de huevos durante una estación reproductora, y una hembra de zafiro de campo puede tener hasta 17 camadas al año con cinco a siete crías en cada una. Por supuesto, el crecimiento sin limitaciones no es frecuente en la naturaleza.

Incluso en el más favorable de los ambientes, una población creciendo de esta forma terminaría agotando los alimentos o el espacio. Un crecimiento exponencial como el que lleva a las plagas de langostas o a una explosión demográfica del plancton en un lago, tiene que cesar

cuando el alimento o el espacio se agotan. En realidad, de todos los recursos que pueden actuar como limitantes para una población, uno de ellos se hace insuficiente para cubrir las necesidades de la población antes que los otros. Este se conoce como **recurso limitante**. La densidad de población máxima que el recurso limitante puede sostener se denomina **capacidad de carga** de un hábitat, y se representa con el símbolo  $K$ . Teóricamente, una población podría ralentizar su ritmo de crecimiento como respuesta a una disminución de los recursos hasta que alcanza la capacidad de carga ( $K$ ), como se representa en la curva sigmoides de la Figura 38-4. Las fórmulas matemáticas de las curvas exponencial y sigmoides (o logística) se comparan en el recuadro de la página 831. El crecimiento de tipo sigmoides se produce cuando hay una retroalimentación negativa entre el ritmo de crecimiento y la densidad de población. Esto se conoce como dependencia de la densidad y es el mecanismo para la regulación intrínseca de las poblaciones. Se puede comparar la dependencia de la densidad por retroalimentación negativa con la forma en la que los animales endotérmicos regulan su temperatura corporal cuando la temperatura ambiental está por encima del nivel óptimo. Si el recurso es agotable, como ocurre con el alimento, la capacidad de carga se alcanza cuando el ritmo de reposición de dicho recurso se iguala con el ritmo de agotamiento del mismo por parte de la población, entonces la población ha alcanzado el valor  $K$  para el recurso limitante. De acuerdo con el modelo logístico, cuando la densidad de población llega al valor  $K$ , la tasa de nacimientos y la de muertes se igualan y el crecimiento de la población se intermite. Si los alimentos se van reponiendo a un ritmo suficiente como para mantener a la población que hay en un momento dado, pero no más, una población de saltamontes en una pradera verde puede estar al nivel de la capacidad de carga de ésta, aunque haya un exceso de alimentos sin consumir.

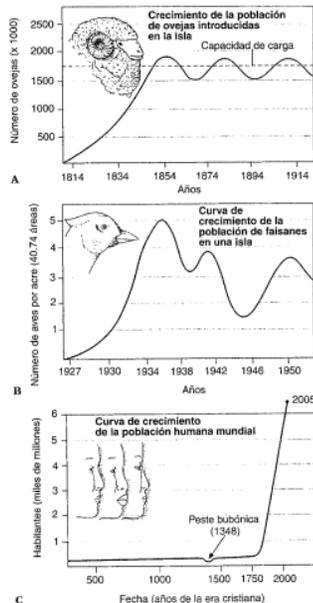
Aunque experimentalmente algunas poblaciones de protozoos pueden presentar curvas de crecimiento próximas a la logística, en la naturaleza la mayoría de las poblaciones fluctúan por encima y por debajo de la capacidad de carga. Por ejemplo, cuando se introdujeron ovejas en la isla de Tasmania, aproximadamente en el año 1800, su número varió de manera logística con pequeñas oscilaciones alrededor del tamaño definitivo de la población, en torno a 1 700 000 ovejas; de ello podemos deducir que la capacidad de carga del ambiente es de 1 700 000 ovejas (Figura 38-5A). Un modelo similar, pero con fluctuaciones más acusadas, se pudo observar en las poblaciones de faisanes introducidos en la isla de Ontario (Canadá) (Figura 38-5B).

¿Por qué muestran estas oscilaciones las poblaciones que están reguladas intrínsecamente? En primer lugar, porque la capacidad de carga de un ambiente puede variar a lo largo del tiempo, haciendo que la densidad de una población cambie en consonancia con un recurso limitante. En segundo lugar, porque los animales siempre muestran un retraso entre el momento en que un recurso se hace limitante y el momento en que la población responde reduciendo su ritmo de crecimiento. Y en tercer lugar, porque en ocasiones



hay factores **extrínsecos** que pueden limitar el crecimiento de una población por debajo de la capacidad de carga. Estos factores extrínsecos se discuten en el siguiente apartado.

Globalmente, la especie humana es la que tiene el récord de crecimiento exponencial de su población (Figura 38-5C). Aunque las hambrunas y las guerras han limitado localmente el crecimiento de las poblaciones, la única disminución global del crecimiento de las poblaciones humanas se debió a la peste bubónica ("peste negra"), que diezmó gran parte de Europa durante el siglo XIV. ¿Cuál es la capacidad de carga para la población humana? La respuesta no es nada simple y hay que tener en cuenta varios factores importantes para estimar el valor de  $K$  para la especie humana.



**Figura 38-5**

Curvas de crecimiento para las ovejas (A), los faisanes (B), y para la población humana (C), a lo largo del tiempo. Obsérvese que la población de ovejas en una isla es bastante estable debido al control humano de dicha población, mientras que la población de faisanes presenta unas variaciones importantes, probablemente debidas a grandes cambios en la capacidad de carga. ¿Hasta dónde llegará la capacidad de carga para la población humana?

Con el desarrollo de la agricultura, la capacidad de carga del ambiente aumentó y la población humana creció desde los 5 millones que había aproximadamente en el año 8000 a. de C., cuando empezó la agricultura, hasta alcanzar los 16 millones alrededor del año 4000 a. de C. pesar de la elevada mortandad debida a los terribles períodos de hambre, a las enfermedades y a las guerras, la población alcanzó los 500 millones en 1650. En Europa, durante el siglo XVIII y con la Revolución Industrial, una revolución sanitaria, el descubrimiento de nuevas tierras de colonización y la mejora de las prácticas agrícolas, la capacidad de carga de la Tierra para la especie humana aumentó espectacularmente. La población se duplicó hasta alcanzar los 1000 millones en 1850. Se volvió a duplicar para alcanzar los 2000 millones en 1927, 4000 millones en 1974, sobrepasando los 6000 millones en octubre de 1999, y se espera que alcance los 8000 millones en el año 2040. Así pues, el crecimiento ha sido exponencial y aún se mantiene muy elevado (Figura 38-5C).

Estudios recientes muestran que el crecimiento de la población humana está disminuyendo. Entre 1970 y 2004 la tasa de crecimiento anual bajó desde el 1,9% al 1,23%. Con esta tasa del 1,23% serán necesarios casi 57 años para que la población mundial se duplique, en lugar de los 36,5 que se necesitarían con una tasa del 1,9%. Esta disminución se debe en parte a unos mejores programas de planificación familiar. No obstante, la mitad de la población mundial tiene menos de 25 años, y la mayoría vive en países en vías de desarrollo en los que el acceso a los métodos anticonceptivos está limitado o no existe. A pesar de la disminución de la tasa de crecimiento, el aumento de la población sigue siendo muy superior a la que sería de desear, ya que se estima que en las próximas cinco décadas la población mundial se verá incrementada en 3000 millones de personas, lo que representa el mayor y más rápido incremento en toda la historia de la humanidad.

Para estimar la capacidad de carga para la especie humana no sólo debemos tener en cuenta la cantidad de recursos, sino también la calidad de vida. Una gran parte de los 6400 millones de personas que viven en la actualidad están malnutridas. Hoy día, el 99% de nuestros alimentos proceden de tierra adentro, y la pequeña fracción procedente del mar está disminuyendo debido a la sobrepesca de los bancos pesqueros (p. 817). Aunque no hay dudas sobre cuál es la producción agrícola máxima sostenible, la producción de alimentos no puede mantener el crecimiento exponencial de la población indefinidamente.

### Límites de crecimiento extrínsecos

Hemos visto que la capacidad de carga intrínseca de una población respecto a un ambiente evita el crecimiento exponencial limitado de la misma. El crecimiento de una población también puede estar limitado por factores bióticos extrínsecos, entre ellos la depredación, el parasitismo (incluidos los agentes patógenos causantes de enfermedades) y la competencia interespecífica, o por factores abióticos, como las inundaciones, el fuego y las tormentas. Aunque estos factores abióticos pueden reducir el tamaño de las poblaciones en la naturaleza, realmente no regulan el crecimiento de éstas, ya que sus efectos son totalmente independientes del tamaño de las poblaciones; los factores limitantes abióticos son **independientes de la densidad**. Una simple granizada puede matar a la mayoría de los pollos de las poblaciones de las aves zancudas, y un incendio forestal puede eliminar poblaciones enteras de muchos animales, independientemente de la cantidad de individuos existentes.

Por el contrario, los factores bióticos pueden actuar como **factores dependientes de la densidad**. Los depredadores y los parásitos responden a los cambios de densidad de las poblaciones de las presas

y los hospedadores, respectivamente, manteniendo sus poblaciones con unos tamaños casi constantes. Estos tamaños están por debajo de la capacidad de carga, ya que las poblaciones reguladas por factores como la depredación o el parasitismo no están limitadas por los recursos. La competencia entre especies por un recurso limitante común hace que disminuya la capacidad de carga efectiva para cada especie por debajo de la que correspondería a cada una por separado.

## Ecología de las comunidades

### Interacciones entre las poblaciones que viven en comunidades

Las poblaciones de animales que forman una **comunidad** interactúan de diversas formas, que pueden ser perjudiciales (-), beneficiosas (+), o neutras (0) para cada una de las especies, dependiendo de la interacción. Por ejemplo, consideramos que el efecto de un depredador sobre su presa es (-), ya que la supervivencia del animal presa disminuye. No obstante, la misma interacción beneficia al depredador (+), ya que al obtener alimento de la presa aumentan las probabilidades de supervivencia y reproducción de éste. Así, la interacción depredador-presa es +-. Los ecólogos utilizan estos símbolos para caracterizar las interacciones interespecíficas, ya que nos muestran el sentido en que la interacción afecta a cada especie.

Podemos ver otros tipos de interacciones +-. Una de ellas es el **parasitismo**, en el que el parásito se beneficia usando al hospedador como "hogar" y como fuente de nutrientes, y el hospedador resulta perjudicado. El **herbivorismo**, en el que un animal se alimenta de una planta, es otra relación +-. El **comensalismo** es una relación que beneficia a una especie mientras que para la otra no supone ni un perjuicio ni un beneficio (+0). La mayoría de las bacterias que viven en nuestro intestino no nos afectan (0), pero ellas se benefician (+) al obtener en él sus alimentos y un lugar en el que vivir. Algunas bacterias presentes en nuestro intestino pueden evitar la infección de éste por otras especies de bacterias perjudiciales, en cuyo caso esta relación de comensalismo se debería considerar como de mutualismo. Un ejemplo clásico de comensalismo es la asociación de los peces pilotos y las rémoras con los tiburones (Figura 38-6). Estos peces se hacen con las "migajas" que se desprenden cuando el tiburón hospedador caza, aunque ahora sabemos que algunas rémoras también se alimentan de los ectoparásitos de los tiburones. El comensalismo, por tanto, se convierte en un **mutualismo**.

Los individuos con una relación mutualista tienen una asociación más estrecha que las especies comensales, ya que aumenta la eficacia biológica de ambos (++). Los biólogos han comprobado que en la naturaleza las relaciones de mutualismo son mucho más frecuentes



**Figura 38-6**

Cuatro rémoras, *Remora sp.*, adheridas a un tiburón. Las rémoras se alimentan de las "migajas" que se desprenden de la comida de su tiburón hospedador, así como de invertebrados pelágicos y de pequeños peces. Aunque las rémoras son buenas nadadoras, prefieren dejarse llevar por otros animales marinos o por embarcaciones. El tiburón hospedador puede beneficiarse, ya que las rémoras le eliminan los copepodos parásitos que están adheridos a la piel.

### Crecimiento exponencial y logístico

La curva sigmoidea de crecimiento (Figura 38-4) puede describirse con un modelo simple, denominada ecuación logística. La pendiente en cada punto de la curva es la tasa de crecimiento; es decir, la rapidez con que el tamaño de la población varía con el tiempo. Si  $N$  representa el número de organismos y  $t$  el tiempo, en lenguaje matemático, podemos expresar el crecimiento como una tasa instantánea:

$$dN/dt = \text{tasa de cambio del número de organismos por unidad de tiempo en un instante dado.}$$

Cuando las poblaciones están en un ambiente de recursos ilimitados (espacio y alimentos ilimitados, y sin competencia con otros organismos), el crecimiento únicamente está limitado por la capacidad inherente a la población de reproducirse. Bajo estas condiciones ideales, el crecimiento se expresa por el símbolo  $r$ , que se define como la tasa intrínseca de crecimiento por cápita de la población. El índice  $r$  de la población, por individuo y por unidad de tiempo. La tasa de crecimiento de la población en su conjunto es entonces:

$$dN/dt = rN$$

Esta expresión describe el rápido crecimiento exponencial representado en la primera parte ascendente de la curva sigmoidea de crecimiento (Figura 38-4).

Pero en la naturaleza, la tasa de crecimiento de las poblaciones se hace más lenta según se acerca al límite superior de la población, y finalmente se detiene. En este punto,  $N$  ha alcanzado su valor máximo, es decir, el espacio estudiado se ha "saturado" de animales. Este límite se denomina capacidad de carga del ambiente y se expresa por el símbolo  $K$ . La curva sigmoidea de crecimiento de la población queda descrita ahora por la ecuación logística, cuya expresión es:

$$dN/dt = rN(K - N)/K$$

Esta ecuación establece que la tasa de incremento de la población por unidad de tiempo ( $dN/dt$ ) es tasa de crecimiento por cápita de la población ( $r$ )  $\times$  tamaño de la población ( $N$ )  $\times$  margen disponible para el crecimiento ( $(K - N)/K$ ). De la ecuación se puede deducir que cuando la población se aproxima a la capacidad de carga, o lo que es lo mismo, cuando la relación  $K - N$  se aproxima a 0,  $dN/dt$  también tiende a 0, y la curva se nivela.

En ocasiones, las poblaciones sobrepasan la capacidad de carga del ambiente, de modo que  $N$  es mayor que  $K$ . Cuando esto ocurre, la población se queda sin recurso (normalmente alimento o refugio). El término  $dN/dt$  se hace negativo y la población disminuye.

de lo que antes se creía (Figura 38-7). Algunas relaciones mutualistas no sólo son beneficiosas, sino necesarias para la supervivencia de una o de ambas especies. Un ejemplo es la relación que hay entre las termitas y los protozoos que viven en su tubo digestivo. Las bacterias simbióticas de los protozoos pueden digerir la madera ingerida por la termita, ya que producen una enzima, de la que carece la termita, que digiere la celulosa; la termita vive a expensas de los productos de desecho del metabolismo de los protozoos y sus bacterias, por su parte, los protozoos y las bacterias obtienen un hábitat adecuado y un suministro constante de alimentos. Esta interdependencia absoluta entre especies es una desventaja en caso de que una de ellas falle. Los árboles del género *Galbraya*, propios de la isla Mauricio, hace 300 años que no se reproducen con éxito ya que sus semillas sólo pueden germinar después de haber sido ingeridas y haber recorrido el tubo digestivo de un dodo, un ave extinta.

La competencia entre especies reduce la eficacia biológica de ambas (-). Muchos biólogos, incluido Darwin, consideran que la competencia es la más común e importante de las relaciones en la naturaleza. Los ecólogos han desarrollado la mayoría de sus teorías sobre la estructura de las comunidades apoyándose en que la competencia es el principal factor en las relaciones entre especies. En algunos casos el efecto sobre una especie en una relación de competencia es insignificante. Esto es lo que se conoce como **amensalismo** o **competencia asimétrica** (0-). Por ejemplo, dos especies de bellotas de mar muy tricómatas en los hábitat inmareales rocosos, *Cibhanella stellatus* y *Balanus balanoides*, compiten por el espacio. Un famoso experimento de Joseph Connell<sup>3</sup> demostró que *B. balanoides* eliminaba a *C. stellatus* de una parte del hábitat, mientras que *C. stellatus* no afecta a *B. balanoides*.

Hasta ahora hemos visto las relaciones entre parejas de especies, pero en las comunidades naturales ocurren entre poblaciones

de muchas especies; un depredador puede tener más de una especie presa y varios animales pueden competir por el mismo recurso (p. 826). Así, las comunidades ecológicas son bastante complejas y dinámicas, todo un reto para los ecólogos que estudian este nivel de la organización natural.

### Competencia y divergencia de caracteres

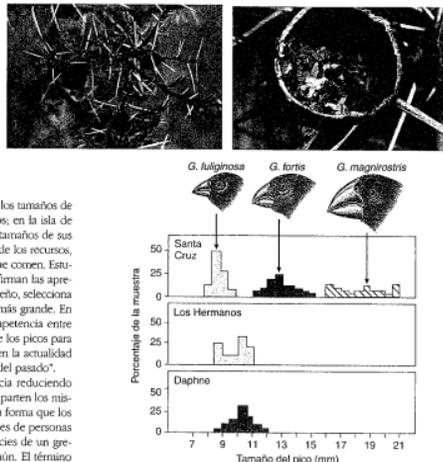
La competencia se produce cuando dos o más especies necesitan un recurso limitante común. El que necesitan los mismos alimentos o el mismo espacio no hace que entren en competencia, a menos que ese recurso sea relativamente escaso para cubrir las necesidades de las especies que lo comparten. Por tanto, no podemos afirmar que en la naturaleza se produzca una competencia teniendo en cuenta únicamente los recursos se comparten. No obstante, podemos buscar evidencias de competencia averiguando las diferentes formas en que las especies explotan un mismo recurso.

Las especies competidoras pueden reducir los problemas disminuyendo la superposición de sus nichos. Se entiende por **superposición de nichos** la parte de los recursos compartidos por los nichos de dos o más especies. Por ejemplo, si dos especies de aves se alimentan de semillas del mismo tamaño, la competencia terminaría eliminando a la especie peor adaptada para explotar dicho recurso. Este ejemplo ilustra el principio de la **exclusión competitiva**: dos especies con una gran competencia no pueden convivir indefinidamente. Para convivir en el mismo hábitat las especies deben estar especializadas para repartirse un mismo recurso y usar diferentes partes de éste. Una especialización de este tipo es lo que se conoce como **divergencia de caracteres**.

La divergencia de caracteres normalmente se presenta como diferencias en la morfología orgánica o en el comportamiento relacionado con la explotación de un recurso. Por ejemplo, en un clásico estudio realizado en las islas Galápagos con los pinzones de Darwin (p. 122), el ornitólogo inglés David Lack encontró que el tamaño del pico de estas aves dependía de si vivían juntas en la misma isla o no (Figura 38-8). En las islas Daphne y Los Hermanos, donde *Geospiza fuliginosa* y *G. fortis*

### Figura 38-7

Entre los muchos ejemplos de mutualismo que se pueden encontrar en la naturaleza, está el de las acacias de las sabanas africanas y unas hormigas que construyen sus hormigueros en el interior de las grandes axilas de las acacias. El árbol proporciona protección a las larvas de las hormigas (fotografía de la derecha con una de las agallas abierta) y una secreción melosa que las hormigas utilizan como alimento. Por su parte, las hormigas protegen al árbol de los herbívoros, a los que atacan en masa, tan pronto como éstos tocan al árbol. Las jirafas, a las que encantan las hojas tiernas de las acacias, parecen inmunes a los feroces mordiscos de las hormigas.



### Figura 38-8

Variación del tamaño del pico de los pinzones de Darwin de las islas Galápagos. Los picos anchos se dan en los pinzones *Geospiza fuliginosa* (barras rosas) y *G. fortis* (barras azules), dos especies que comparten hábitat (simpatría) en las islas de Santa Cruz, pero que viven separadamente en las islas Daphne y Los Hermanos. *Geospiza magnirostris* es otro pinzón de tamaño grande que también vive en la isla de Santa Cruz.

se alimentan de las semillas y cinco especies que lo hacen de las hojas. Otro gremio es el constituido por tres especies de mántidos depredadores que evitan entrar en competencia y depredarse entre sí, debido a los diferentes tamaños de sus respectivas presas, a la época en que eclosionan sus huevos y a la altura de la vegetación a la que se alimenta cada una de ellas.

### Depredadores y parásitos

La presión ecológica que los depredadores ejercen sobre sus presas hace que ambas evolucionen de forma paralela: los depredadores para poder capturar mejor a sus presas y éstas para poder escapar mejor de ellos. Se trata de una "competición evolutiva" para que el depredador no siempre resulte el vencedor. Si un depredador fuese tan eficaz como para exterminar a sus presas, su propia especie terminaría extinguiéndose. Ya que la mayor parte de los depredadores se alimentan de más de una especie, la especialización sobre una sola especie presa, hasta el punto de su exterminación, nunca llega a producirse.

No obstante, cuando un depredador muestra tendencia a alimentarse básicamente de una sola especie presa, ambas poblaciones suelen presentar fluctuaciones cíclicas. Al principio la densidad de la presa aumenta y luego lo hace la del depredador, hasta que las

viven separados, y por tanto no entran en competencia, los tamaños de los picos de ambas especies son prácticamente idénticos, en la isla de Santa Cruz, donde *G. fuliginosa* y *G. fortis* conviven, los tamaños de sus respectivos picos son diferentes. Esto sugiere un reparto de los recursos, ya que el tamaño del pico condiciona el de las semillas que comen. Estudios recientes del ornitólogo americano Peter Grant confirman las apreciaciones de Lack. *G. fuliginosa*, que posee un pico pequeño, selecciona semillas más pequeñas que *G. fortis*, que tiene un pico más grande. En los lugares en que estas dos especies conviven, la competencia entre ellas ha forzado la diferenciación evolutiva del tamaño de los picos para minimizar la competencia. La ausencia de competencia en la actualidad se la calificamos como "el fantasma de una competencia del pasado".

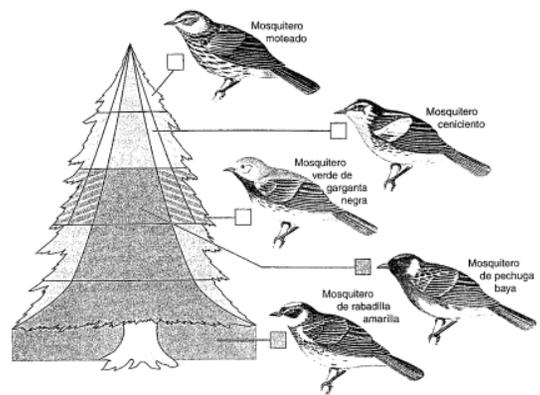
Los caracteres diferenciales favorecen la convivencia reduciendo la superposición de nichos. Cuando varias especies comparten los mismos recursos forman un gremio. De la misma forma que los gremios de artesanos de la edad media eran hermandades de personas que se ayudaban por conseguir el bien común, las especies de un gremio ecológico lo hacen para repartirse un sustento común. El término gremio fue introducido en ecología por Richard Root en un trabajo de 1967 sobre los modelos de nicho en el mosquito<sup>4</sup>. Un ejemplo clásico de un gremio de aves aparece en el estudio realizado por Robert MacArthur sobre el comportamiento alimentario de cinco especies de curucas (mosquitos) arborícolas que anidaban en los bosques de piceas del noreste de los Estados Unidos<sup>5</sup>. A primera vista podemos preguntarnos cómo es posible que cinco especies de pájaros, muy similares en tamaño y apariencia, puedan convivir alimentándose de insectos en el mismo árbol. No obstante, con una observación metódica MacArthur encontró unas diferencias muy sutiles entre los sitios en que se alimentan estos pájaros (Figura 38-9). Una de las especies sólo busca sus presas entre las ramas más externas de la copa de las piceas; otra busca sólo entre las ramas más externas del 60% superior de los árboles y entre las ramas inferiores, pero nunca en las más próximas al tronco; otra se concentra en las ramas más internas y próximas al tronco; una cuarta especie utiliza la parte media de los árboles y busca sus alimentos desde las ramas más periféricas hasta el tronco; y por último, la quinta especie sólo busca sus alimentos en el 20% inferior de los árboles. Estas observaciones sugieren que los nichos de estas aves están definidos por diferencias estructurales en el hábitat.

Los gremios no sólo se dan entre las aves. Por ejemplo, un estudio realizado en Inglaterra sobre los insectos asociados con la retina escocesa para manifestar la presencia de nuevos gremios de insectos, entre los que se incluyen tres especies de barrenadores de los tallos, dos especies productoras de agallas, dos especies que

<sup>3</sup>Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology 42:710-723.

<sup>4</sup>Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monographs 37:317-350.

<sup>5</sup>MacArthur, R. H. 1958. Populations of wood-boring warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 39:599-619.



**Figura 38-9**  
Distribución de las zonas de alimentación de cinco especies de mosquiteros arborícolas en los bosques de piceas del nordeste de los Estados Unidos. Los mosquiteros forman un gremio alimentario.

presas empiezan a ser escasas. En ese momento los depredadores deben reducir el tamaño de su población para poder seguir viviendo en la misma área, bien sea disminuyendo la tasa de reproducción o muriendo. Cuando la densidad de la población del depredador desciende lo bastante como para que la reproducción de la presa supere a su mortalidad por depredación, el ciclo vuelve a empezar. Así, tanto la población de depredadores como la de las presas muestran unos ciclos de abundancia, pero los aumentos y las disminuciones de la abundancia de los depredadores presentan un ligero retraso con respecto a los de las presas, lo que se debe al intervalo de tiempo necesario para que se produzca la respuesta de aquéllas a los cambios de la densidad de la población de éstas. En el laboratorio se puede reproducir este proceso usando protozoos (Figura 38-10). Posiblemente el ejemplo natural mejor documentado de un ciclo depredador-presa sea el de las poblaciones canadienses de liebres árticas y de linces (Figura 28-28, p. 631).

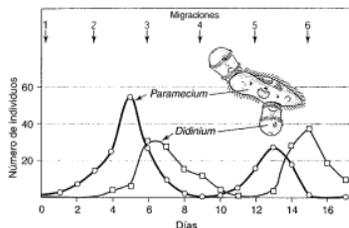
La lucha entre los depredadores y las presas ha hecho que las posibles presas desarrollen unos mecanismos de defensa muy elaborados. Muchos animales comestibles evitan ser detectados mediante manchas en su pelaje o imitando alguna característica no comestible del ambiente (por ejemplo, un palo). Estos mecanismos de defensa se denominan crípticos. En contraste con las defensas crípticas, los animales tóxicos o de sabor desagradable para los depredadores lo advierten usando colores brillantes y comportamientos que los hacen bien visibles. Este tipo de defensas se denominan aposenmáticas. Estas especies están protegidas debido a que los depredadores aprenden a reconocerlas y a evitarlas después de "encuentros desagradables". Cuando una presa desagradable adquiere una coloración de aviso, tiene más ventajas que otra presa comestible. Estas últimas también pueden engañar a sus enemigos imitando a las presas desagradables, un fenómeno llamado **mimetismo batesiano**. Tanto las serpientes de coral como las mariposas monarca tienen colores llamativos y ambas son nocivas para sus enemigos. Las serpientes de coral tienen una picadura venenosa y las mariposas monarca son

venenosas, ya que sus orugas van almacenando el veneno (glucósido cardíaco) que obtienen a partir de los algodoncillos de que se alimentan. Ambas especies sirven como **modelos** para otras, llamadas **miméticas**, que no poseen toxinas pero imitan a las especies modelo que así las tienen (Figura 38-11A y B).

En otra forma de mimetismo, llamada **mimetismo mülleriano**, dos o más especies tóxicas se parecen entre sí (Figura 38-11C). ¿Qué ventaja obtiene un animal que tiene su propio veneno al desarrollar un parecido con otro animal que también es venenoso? La respuesta es que el posible depredador solo necesita tener un encuentro con la toxicidad de uno de ellos para, en el futuro, evitar a todas las presas similares. ¡Un depredador puede aprender más fácilmente una señal de peligro que muchas! Los beneficios que obtienen dos especies repugnantes del mimetismo mutuo no siempre son los mismos; por ejemplo, cuando una especie ligeramente repugnante imita a otra muy venenosa. Casos como éste indican que no hay una frontera nítida entre el mimetismo batesiano y el mülleriano.

En ocasiones, la influencia de una población sobre otras es tan amplia que su ausencia cambia a toda una comunidad. Estas especies se denominan **especies clave**.<sup>4</sup> En los roquedos intermareales de las costas del oeste de los Estados Unidos la estrella de mar *Pisaster ochraceus* es una especie clave. Estas estrellas son los principales depredadores de los mejillones, *Mytilus californianus*. Cuando las estrellas fueron eliminadas experimentalmente en una pequeña zona de la costa de Washington, los mejillones se multiplicaron ocupando el espacio que antes ocupaban al menos otras 25 especies de invertebrados y algas (Figura 38-12). Los depredadores clave actúan reduciendo las poblaciones presas del nivel inferior, en el que los recursos, como el espacio, están limitados. La idea original de que todas las especies clave eran de depredadores se ha ampliado para incluir a cualquier especie cuya supresión cause la extinción de otras.

<sup>4</sup>Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103:91-92.



**Figura 38-10**

El experimento, ya clásico, realizado en 1934 por el biólogo ruso G. F. Gause sobre el ciclo de la relación depredador-presa, entre un depredador (*Didinium*) y una presa (*Paramecium*) en cultivos de laboratorio. Cuando *Didinium* encuentra e ingiere a todos los *Paramecium*, el mismo *Didinium* termina muriendo de hambre. Gause pudo mantener las dos especies en convivencia únicamente mediante la introducción de nuevo *Didinium* y *Paramecium* en el cultivo (flechas). Estas introducciones simulaban migraciones desde una fuente externa.

Reduciendo la competencia, las especies clave pueden hacer posible la convivencia de un mayor número de especies compartiendo un mismo recurso. Por lo tanto, contribuyen a mantener la diversidad de una comunidad. Las especies clave sirven de ejemplo de un fenómeno más general, las perturbaciones. Las perturbaciones naturales periódicas, como los incendios y los huracanes, también pueden evitar la monopolización de los recursos y la exclusión por competencia por parte de unos pocos competidores con las adaptaciones adecuadas. Las perturbaciones pueden permitir la convivencia de un mayor número de especies en comunidades con una diversidad tan grande como la de las arrecifes de coral o las selvas tropicales.

Es frecuente que se considere a los parásitos como unos "gorgones", ya que parece que se benefician de sus hospedadores sin ofrecer nada a cambio. La virulencia está relacionada, al menos en parte, con la disponibilidad de nuevos hospedadores. Cuando los organismos hospedadores son poco abundantes, o cuando es difícil que se produzca la infección por el parásito, se ha producido una coevolución de los parásitos y los hospedadores, ya que así se han

conseguido unas relaciones más "llevaderas" y menos virulentas. La selección natural favorece estas relaciones benignas, ya que la eficacia biológica del parásito disminuiría si el hospedador llegase a morir. Cuando los hospedadores alternativos son comunes y la tasa de transmisión del parásito es elevada, la "colonización" continuada de hospedadores nuevos hace que la vida de uno de ellos en particular tenga menos valor para el parásito, de manera que en este caso la virulencia elevada puede no ser una desventaja.

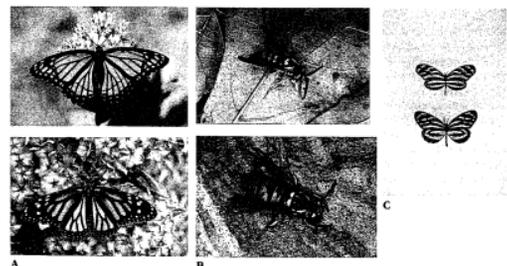
## Ecosistemas

La transferencia de energía y materiales entre los organismos de los ecosistemas es el último nivel de organización en la naturaleza. La energía y los materiales que se necesitan para construir y mantener la vida y su incorporación a los sistemas biológicos es lo que se conoce como **productividad**. La productividad está dividida en varios componentes, o **niveles tróficos**, según sea la forma en que los organismos obtienen la energía y los materiales. Los distintos niveles tróficos están ligados unos a otros para formar unas **cadena alimentarias** en las que se produce una transferencia de energía desde los compuestos de las plantas hasta los organismos que se alimentan de ellas, luego hasta otros organismos que se alimentan de los que comen plantas y así sucesivamente siguiendo una serie lineal de organismos que se alimentan y luego son comidos por otros. Las cadenas alimentarias están conectadas unas a otras formando redes tróficas (Figura 38-13), las vías por las que se produce la transferencia de energía y materiales entre los organismos de un ecosistema.

Los **productores primarios** son los organismos que inician la producción mediante la fijación y el almacenamiento de la energía procedente del exterior del ecosistema. Normalmente los productores son las plantas verdes que captan la energía solar mediante la **fotosíntesis**, aunque hay alguna excepción (ver el recuadro titulado "La vida sin Sol"). Gracias a la energía solar, las plantas asimilan y organizan los minerales, el agua y el dióxido de carbono, para formar los tejidos vivos. Todos los demás organismos sobreviven consumiendo estos tejidos, o bien otros organismos que antes lo han hecho. Los **consumidores** son los **herbívoros**, que comen las plantas directamente, y los **carnívoros**, que comen otros animales. Los consumidores más importantes son los **descomponedores**, principalmente bacterias y hongos, que rompen la materia orgánica muerta y liberan sus componentes minerales, haciendo que vuelvan a una forma soluble y queden de nuevo disponibles para las plantas en la base del ciclo de los nutrientes (p. 838). Aunque algunos elementos químicos

**Figura 38-11**

Los disfraces de colores son muy abundantes en los trópicos. **A**, Una mariposa virrey comestible (*Photographia superior*) imita a una mariposa monarca venenosa (*Photographia inferior*). **B**, Una pollita inofensiva (*Photographia superior*) imita a una avispa armada con un poderoso aguijón (*Photographia inferior*). **A** y **B** son ejemplos de mimetismo batesiano. **C**, Dos especies de mariposas tropicales no comestibles de diferentes familias se parecen una a la otra, un ejemplo de mimetismo mülleriano.



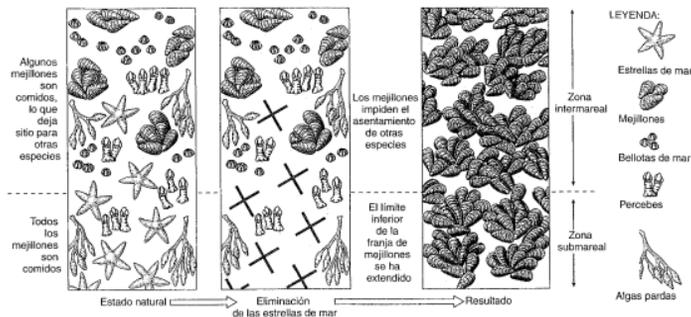


Figura 38-12

La eliminación experimental de una especie clave, la estrella de mar depredadora, *Pisaster ochraceus*, de una comunidad intermareal produce un cambio total de la estructura de dicha comunidad. Cuando su principal depredador está ausente, los mejillones forman un denso tapiz sobre las rocas y terminan reemplazando al resto de las especies intermareales.

importantes, como el nitrógeno y el carbono, pueden ser reutilizados de forma continua a través de los ciclos biológicos, toda la energía termina perdiéndose del ecosistema en forma de calor y no puede ser reutilizada. Así, ningún ecosistema es un sistema verdaderamente cerrado, todos necesitan la entrada de energía nueva, a partir del Sol o de los afloramientos hidrotérmicos (p. 839).

### Flujo de la energía y productividad

En la naturaleza todos los organismos tienen un **presupuesto energético**. Igual que nosotros debemos repartir nuestro salario para cubrir los gastos de la casa, los alimentos, los utensilios y los impuestos, cada organismo necesita obtener suficiente energía para cubrir sus necesidades metabólicas, para crecer y para reproducirse.

Los ecólogos dividen ese presupuesto en tres componentes principales: **productividad bruta**, **productividad neta** y **respiración**. La productividad bruta es similar a nuestro salario bruto, es la cantidad total de energía asimilada, es decir, nuestro sueldo antes de haberle aplicado las deducciones. Cuando un animal come, los alimentos recorren su tubo digestivo y los nutrientes son absorbidos. La mayor parte de la energía asimilada a partir de dichos nutrientes se utiliza para cubrir las necesidades metabólicas del animal, incluidas las del metabolismo celular y las destinadas a la regulación de la temperatura corporal en los endotermos. La energía necesaria para el mantenimiento del metabolismo se conoce como **respiración**, y habremos de restarla a la productividad bruta para obtener así la productividad neta, es decir el "salario líquido" del animal. La productividad neta es la energía almacenada por el animal en sus tejidos como **biomasa**. Esta energía está disponible para el crecimiento y también para la reproducción, que representa el crecimiento de la población.

El presupuesto de energía de un animal se expresa como una ecuación simple en la que las productividades

bruta y neta se representan como  $P_b$  y  $P_n$ , respectivamente, y la respiración como  $R$ :

$$P_n = P_b - R$$

Esta ecuación explica la primera ley de la termodinámica (p. 10) en el contexto de la ecología. Sus "mensajes" más importantes son que el presupuesto energético de un animal es finito y puede resultar limitante, y que la energía está disponible para el crecimiento de los individuos y de las poblaciones sólo después de haber satisfecho el mantenimiento.

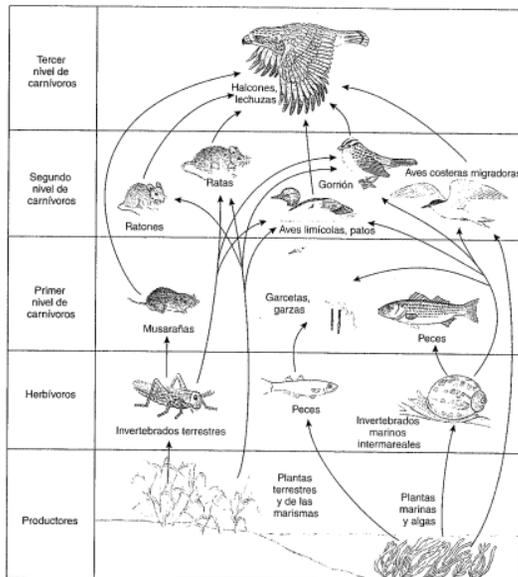
La segunda ley de la termodinámica, que establece que el desorden total o entropía de un sistema siempre está en aumento, es importante cuando se estudia la transferencia de energía entre los distintos niveles de una red trófica. La energía necesaria para el mantenimiento ( $R$ ), generalmente representa más del 90% de la energía asimilada por los animales consumidores ( $P_b$ ). Más del 90% de la energía de los alimentos de un animal se pierde en forma de calor, y sólo menos del 10% se almacena como biomasa. Cada nivel trófico únicamente contiene el 10% de la energía almacenada en el nivel anterior. Por ello, en la mayoría de los ecosistemas sólo hay cinco niveles tróficos o menos.



Steve Simons and Rozzoke Tamas and World-News

Figura 38-13

Red trófica en una marisma de *Salicornia* situada en la bahía de San Francisco.



Nuestra capacidad para alimentar a una población humana en crecimiento se ve profundamente influida por la segunda ley de la termodinámica (p. 10). El hombre está al final de la cadena, pero también puede comer cereales, frutas y otros vegetales, que han fijado la energía del Sol en forma de enlaces químicos; esta cadena corta representa una utilización muy eficaz del potencial energético. Los herbívoros también pueden comer la carne de los animales que, a su vez, se han alimentado de plantas que han absorbido la energía del Sol; la incorporación de un nuevo eslabón en la cadena disminuye la energía disponible en un orden de 10; en otras palabras, se requiere 10 veces más biomasa vegetal para alimentar a los hombres que como carne que para alimentar a los que toman cereales. Consideremos a una persona comiéndose una lubina, que a su vez se ha alimentado a base de otros peces, que se alimentaban de zooplankton, que en última instancia dependían del fitoplancton encargado de almacenar la energía del Sol. La pérdida de energía del orden de 10 en cada nivel trófico de esta cadena de cinco eslabones explica el hecho de que para que una persona gane un kilogramo de peso comiendo lubina, el octavo debe producir 5 toneladas de fitoplancton. Si la población humana dependiese para su supervivencia de tales alimentos, esta fuente de energía se agotaría rápidamente.

Estas valoraciones han de contemplarse teniendo en cuenta la pobreza del océano como productor de alimentos. La productividad de los océanos es muy pequeña y está limitada, casi exclusivamente, a los estuarios, las marismas, los arrecifes y las zonas de afloramiento, donde los nutrientes están disponibles para el fitoplancton, es decir, para los productores (p. 817). Dichas áreas únicamente ocupan una pequeña parte de los océanos. El resto es un desierto acuático.

Las pesquerías oceánicas aportan aproximadamente una quinta parte de las proteínas que se consumen en el mundo, pero en su mayor parte se emplean como un complemento de la alimentación del ganado y de las aves de corral. Recordando la regla del 10 a 1 de pérdida de energía en cada transferencia de material de un nivel trófico al siguiente, el uso del pescado como alimento para el ganado en lugar de utilizarlo para la alimentación humana es una mala utilización de un recurso tan valioso en un mundo deficitario en proteínas. De los peces que comemos, la preferencia por especies como la platija, el atún o el halibut, que están en un tercer o cuarto eslabón de la cadena alimentaria, supone que por cada 125 g de atún se necesita la producción de 1 Tm de fitoplancton. Si los humanos queremos obtener mayores beneficios de los océanos como fuente de alimentos para el futuro, necesariamente hemos de

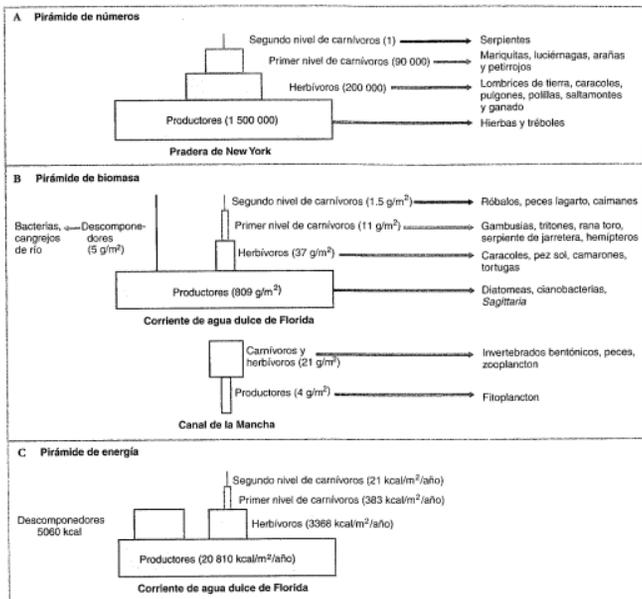


Figura 38-14

Pirámides ecológicas en las que se indican los organismos más representativos de cada nivel trófico. A, Pirámide de números de los organismos presentes en 100 pies cuadrados (9.29 m<sup>2</sup>) en una pradera de New York. B, Pirámides de biomasa en una corriente de agua dulce de Florida (arriba) y del plancton en el canal de la Mancha (pirámide invertida, abajo). C, Pirámide de energía para la corriente de agua dulce de Florida representada en B. (Tomado de E. P. Odum y H. T. Odum.)

comer los peces, menos apetitosos, que se encuentran en los niveles tróficos más bajos.

Cuando estudiamos la cadena alimentaria en función de la biomasa de cada nivel, podemos construir **pirámides ecológicas** numéricas o de biomasa. Una pirámide numérica (Figura 38-14A), también llamada **pirámide de Elton**, representa el número de individuos que hay en cada nivel trófico. Aunque nos da una imagen descriptiva de las diferencias que existen, en cuanto al número de individuos de cada eslabón de la cadena, y nos muestra el conocido hecho de que los grandes depredadores son mucho más escasos que los animales pequeños de los que se alimentan, no obstante, una pirámide numérica no indica la masa real de organismos que hay en cada nivel.

Los conceptos de cadena alimentaria y de pirámide ecológica fueron inventados y explicados por primera vez en 1923 por Charles Elton, un

joven ecólogo de la Universidad de Oxford. Mientras trabajaba durante un verano en una isla ártica desprovista de árboles, Elton observó la forma en que se comportaban los zorros árticos, viendo lo que comían y lo que comían sus presas, hasta que fue capaz de describir el complejo ciclo del nitrógeno a través de los alimentos de la comunidad de los animales. Elton comprendió que se encontraba ante una pequeña cadena alimentaria en la que cada forma había evolucionado para ser más grande que aquellas otras de las que se alimentaba. Así pudo explicar la observación común de que los animales grandes generalmente son más raros que sus presas de tamaño pequeño; las pirámides ecológicas ilustran este fenómeno que ahora lleva el nombre de Elton.

Las pirámides de biomasa, que representan el volumen total, o la biomasa, de los organismos en cada nivel trófico, son más

informativas (Figura 38-14B). Normalmente estas pirámides se van estrechando a medida que se asciende hacia su vértice, ya que en cada paso hay una pérdida de masa y de energía hasta el siguiente escalón. Sin embargo, en algunos ecosistemas acuáticos, en los que los productores son algas con períodos de vida cortos y una tasa de renovación muy elevada, la pirámide está invertida. Esto sucede porque las algas toleran una fuerte explotación por parte de los consumidores de zooplankton. Por ello, la base de tal pirámide (biomasa del fitoplancton) es menor que la biomasa del zooplankton que soporta. Una analogía de una pirámide invertida como ésta es una persona cuyo peso es superior al de los alimentos que guarda en su frigorífico, pero que se sustenta a partir de ellos, debido a que los está reponiendo constantemente.

Un tercer tipo de pirámide es la de energía, en la que se representa la tasa de energía que fluye entre los diferentes niveles (Figura 38-14C). Una pirámide de energía nunca puede estar invertida, ya que cada nivel no puede aportar más energía de la que recibe. Estas pirámides de energía son las que mejor representan la estructura de la comunidad, ya que están basadas en la producción. En el canal de la Mancha, la productividad del fitoplancton es superior a la del zooplankton, aunque la biomasa del primero sea menor que la del segundo (debido al consumo tan acusado por parte del zooplankton).

### Ciclos de los nutrientes

Todos los elementos esenciales para la vida proceden del aire, el suelo, las rocas y el agua del ambiente. Cuando las plantas y los animales mueren y sus cuerpos se descomponen, y cuando las sustancias orgánicas se queman o se oxidan, los elementos y compuestos inorgánicos esenciales para la vida (los nutrientes) se liberan y vuelven al ambiente. Los organismos descomponedores juegan un papel esencial en este proceso, al alimentarse de los restos de animales

y plantas, y de materias fecales. El resultado es que los nutrientes están en constante movimiento a lo largo de un ciclo continuo, entre los componentes bióticos y abióticos de un ecosistema. Los ciclos de los nutrientes a menudo se denominan **ciclos biogeoquímicos**, debido a que entre los organismos vivos (bio-) y las rocas, el aire y el agua de la corteza terrestre (geo-) se producen una serie de intercambios. El aporte continuo de energía por parte del Sol mantiene este flujo de nutrientes y el funcionamiento de los ecosistemas (Figura 38-15).

Los compuestos sintéticos que generamos suponen un reto para que se puedan completar los ciclos de nutrientes en la naturaleza, ya que los descomponedores no han desarrollado los procesos para degradarlos. Probablemente las más peligrosas de dichas sustancias, en relación con los procesos que se producen en los ecosistemas, sean los pesticidas. En las redes tróficas naturales los pesticidas pueden ser perjudiciales por tres razones. En primer lugar, la mayoría de los pesticidas se van concentrando a medida que van pasando de un nivel trófico al siguiente. La mayor concentración tiene lugar en la biomasa de los carnívoros, como los halcones o los búhos, y hace que disminuya su capacidad reproductora. En segundo lugar, muchas especies que mueren a consecuencia del empleo de los pesticidas no constituyen plagas, sólo son víctimas inocentes a las que se conoce como "daños colaterales". Otros daños colaterales se producen cuando los pesticidas salen de los campos de cultivo en que se aplican como consecuencia de arrastres debidos a las lluvias, el lavado a través del suelo o al ser dispersados por el viento. El tercer problema es su persistencia; algunos compuestos químicos que se emplean como pesticidas tienen una gran duración en el ambiente, de manera que sus efectos colaterales perduran mucho tiempo después de su aplicación. La ingeniería genética aplicada a las plantas cultivadas pretende mejorar su resistencia contra las plagas, para disminuir así la necesidad de utilizar pesticidas.

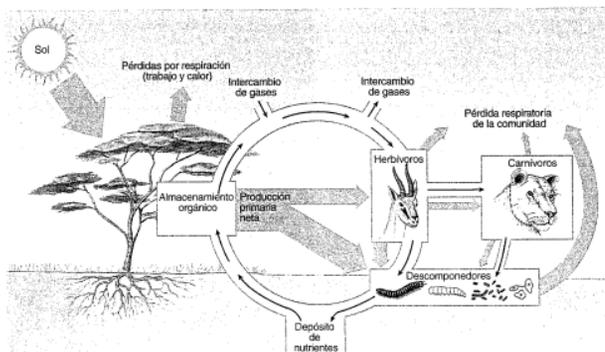


Figura 38-15

Ciclos de los nutrientes y flujo de energía en un ecosistema terrestre. Obsérvese que los nutrientes se reciclan, mientras que la energía (en naranja) fluye en un único sentido.

### La vida sin Sol

Durante muchos años se creía que todos los animales dependían directa o indirectamente de la producción primaria debida a la radiación solar. Sin embargo, en 1977 y 1979 se descubrieron densas comunidades de animales que viven en el fondo del mar junto a emanaciones de agua caliente procedentes de grietas situadas en zonas en las que las placas tectónicas del fondo marino sufren desplazamientos lentos (fosa de las Galápagos y cresta del Pacífico oriental). Estas comunidades (véase fotografía) están constituidas por varias especies de moluscos, cangrejos, poliquetos, estereopodos (gusanos biotina) y pogoñóforos gigantes o siboglinidos. La temperatura del agua por encima y alrededor de estas emanaciones es de 7° a 23 °C, ya que está calentada por afloramientos basálticos, mientras que la temperatura normal del agua circundante es de 2 °C.

En estas comunidades los productores son unas bacterias quimiolitótrofas que obtienen energía a partir de la oxidación de enormes cantidades de ácido sulfhídrico que emerge junto con el agua caliente, y fijan dióxido de carbono como carbono orgánico. Algunos de los animales de estas comunidades, por ejemplo los moluscos biotinos, son filtradores que ingieren tales bacterias. Otros, como los pogoñóforos gigantes (p. 370), que carecen de boca y de tubo digestivo, poseen colonias de bacterias simbióticas en sus propios tejidos y utilizan el carbono orgánico que sintetizan dichas bacterias.



Una población muy densa de pogoñóforos gigantes o siboglinidos tubícolas cerca de las emanaciones hidrotermales de la fosa de las Galápagos, fotografiada a 2800 m de profundidad por el sumergible *Alvin*. En la fotografía también se pueden apreciar algunos mejillones y cangrejos.

## EXTINCIÓN Y BIODIVERSIDAD

La biodiversidad existe porque a lo largo de la historia evolutiva de la Tierra las tasas de especiación, en promedio, han sido ligeramente superiores a las tasas de extinción. Aproximadamente el 99% de todas las especies que han existido están extintas. Las tasas de especiación representan un proceso, que continúa, de expansión geográfica de las poblaciones por dispersión, seguida por una fragmentación geográfica (p. 818), produciéndose así una multiplicación de las especies. Las tasas de especiación varían enormemente entre los taxones de animales y las áreas geográficas; las tasas típicas suponen del 0,2 a 0,4 de las procesas de especiación por especie y por millón de años, según lo calculado para los gasterópodos marinos de la costa atlántica del Cretácico, la duración media de estas especies de gasterópodos fue de 2,6 millones de años.

Las tasas de extinción han tenido episodios picos y episodios valle a través de la historia evolutiva de la Tierra. El paleontólogo David Raup analizó la periodicidad de los picos de extinción dividiendo los 600 millones de años de historia del registro fósil marino en intervalos sucesivos de 1 millón de años de duración; entonces midió el porcentaje de especies que se extinguieron durante cada intervalo. Los índices de extinción de especies en los 600 intervalos van desde valores próximos a cero hasta valores del 90%, con un índice medio del 29%, aproximadamente (Figura 38-16A). La periodicidad de la extinción se evalúa mediante una pregunta: ¿cuánto tiempo debemos esperar, en promedio, para que un pico de extinción haga que desaparezca por lo menos el 30% de las especies existentes? Y para el 65%? Las respuestas a estas preguntas se encuentran en la "curva de la muerte" de Raup (Figura 38-16B). Los acontecimientos de extinción que hacen desaparecer por lo menos al 5% de las especies existentes se producen de forma casi continua a lo largo del tiempo geológico. Los acontecimientos de extinción que hacen desaparecer por lo menos al 30% de las especies existentes ocurren, en promedio, cada 10 millones de años, mientras que los acontecimientos de extinción que hacen desaparecer por lo menos al 65% de las especies existentes ocurren, en promedio, cada 100 millones de años; estos últimos episodios claramente se pueden clasificar como extinciones masivas (p. 133). La Figura 38-16A muestra una distribución continua de las tasas de extinción, desde las muy altas a las muy bajas,

por tanto no se puede apreciar una separación nítida entre las extinciones en masa y las extinciones "menores". Las más dramáticas fueron las "cinco grandes" extinciones, en cada una de las cuales desapareció más del 75% de las especies existentes (Tabla 38-1); no obstante, estos acontecimientos sólo representan colectivamente el 4% de las extinciones de especies producidas en los últimos 600 millones de años.

Los estudios de los fósiles demuestran que las especies con una distribución geográfica grande tienen unos índices de extinción medio menores que los de las especies con distribuciones geográficas pequeñas. Los gasterópodos atlánticos del Cretácico, antes citados, tuvieron una distribución geográfica muy amplia que dependía de los hábitos alimentarios de las larvas. Algunas especies tenían larvas pelágicas que se alimentaban a base de plancton ("planctotónicas"), que fueron llevadas a largas distancias por las corrientes oceánicas; estas especies también tuvieron distribuciones geográficas grandes, que abarcaron un promedio de 2000 km a lo largo de la costa atlántica. Otras especies tenían larvas pesadas que caían al fondo marino y se establecieron como formas bentónicas inmediatamente después de eclosionar; estas especies no planctotónicas tuvieron una distribución geográfica que, en promedio, era menos de la cuarta parte que la de sus parientes planctotónicas. Una especie no planctotónica tiene una probabilidad tres veces

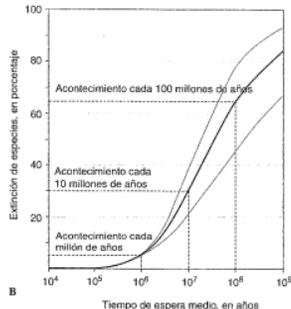
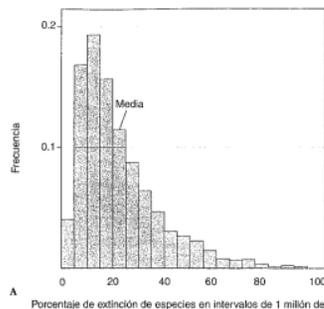


Figure 38-16

A, Variación en la tasa de extinción para las especies marinas del registro fósil. Los datos fueron obtenidos dividiendo el registro fósil en 600 intervalos consecutivos, cada uno con una duración de 1 millón de años, comenzando hace 600 millones de años. Se calculó el porcentaje de extinción de especies para cada intervalo. Casi el 20% de los intervalos tenían índices de extinción entre el 10% y el 15%, la barra más alta de la gráfica. La tasa media de extinción de especies es del 25% por millón de años, y la tasa media de duración de las especies es de 4 millones de años. B, "Curva de la muerte" de las especies para los datos resumidos en A. El tiempo de espera es el intervalo medio entre acontecimientos iguales o mayores a una intensidad dada de extinción de especies. La "curva de la muerte" representa una distribución episódica de los picos de extinción en los últimos 600 millones de años. Si las tasas de extinción fueran constantes a lo largo del tiempo, la "curva de la muerte" no podría distinguirse del eje x. Los curvas de tono más claro situadas a ambos lados de la curva de tono más oscuro representan el error estadístico de las medidas; la curva real podría dispersarse en cualquier área situada entre las líneas de tono claro, pero la línea oscura es la que proporciona la mejor estimación.

Tomado de David Raup (1995).

mayor de sufrir la extinción que una especie planctotónica, pero su fragmentación geográfica también hace que la especie no planctotónica tenga el doble de probabilidades de experimentar una extinción.

Un contrasentido de la biodiversidad es que la **fragmentación del hábitat** de una especie aumenta simultáneamente los índices de extinción local y de especiación. Los antilopos africanos de la Figura 6-11 son un ejemplo; en los últimos 6 millones de años, un grupo (caama, damalisco y flu), experimentó acontecimientos múltiples de especiación y extinción, que dieron lugar a las siete especies actuales, mientras que el otro linaje (impalas) persistió como una única especie durante el mismo periodo. El impala equivale a la suma de las otras siete especies en lo que se refiere al número de animales actuales. Este contraste demuestra que el aumento de la diversidad de las especies implica un mayor riesgo de que se produzca la extinción de cada una de ellas.

Los taxones de mayor rango, como órdenes, familias y géneros (p. 200), también obtienen una cierta protección contra la extinción teniendo distribuciones geográficas grandes. Raup observó que los taxones de mayor rango que contienen muchas especies distribuidas, en conjunto, en áreas geográficas grandes tienen pocas probabilidades de extinguirse. Cuando se producen estas extinciones, como ocurrió en el caso de muchos taxones de dinosaurios y de ammonoides marinos al final del Cretácico (Tabla 38-1), se pueden deducir unas condiciones catastróficas inusuales. Parece que la extinción de finales del Cretácico (p. 133) se produjo por la caída de un asteroide que en poco tiempo causó enormes fuegos, gran oscuridad y un periodo de frío tras el cual hubo un periodo de calor intenso, es decir, unas condiciones muy extremas para las tolerancias evolutivas de muchos de los taxones de

animales cuyos miembros antes eran abundantes. Probablemente, sólo por casualidad en algunos taxones podría haber especies capaces de resistir un desafío sin precedentes en la historia evolutiva del grupo.

Darwin explicó las extinciones de los grandes taxones por competencia interespecífica, pero los estudios paleontológicos actuales hacen que esta hipótesis pueda rechazarse. El paleontólogo Michael Benton estima que menos del 15% de las familias de tetrapodos extintos habían podido desaparecer por competencia con otras familias. Los estudios ecológicos y de los fósiles de ectoparásitos demuestran que las especies de un orden (Cheilostomatida) han competido con las de otro orden (Tubuliporata) durante muchos millones de años, creando las colonias de las primeras sobre las de las últimas, sin que ello haya conducido a la extinción del orden Tubuliporata.

La reducción o la extinción de un taxón suele liberar recursos a los cuales se adapta otro taxón algún tiempo después, lo que conduce a la proliferación evolutiva de especies ecológicamente diferentes del último taxón. Los recursos liberados por la extinción de los dinosaurios al final del Cretácico se consideraban importantes para la posterior proliferación adaptativa y la diversidad de especies de mamíferos en el Cenozoico (p. 133).

Los estudios de los fósiles de una extinción nos ayudan a obtener una perspectiva evolutiva de las consecuencias que tendrán para la biodiversidad los cambios ecológicos debidos a las actividades humanas. La fragmentación de las poblaciones, como la que puede apreciarse especialmente en las islas (p. 122), localmente produce unos índices altos de formación de especies y de endemismos (p. 202), pero estas especies jóvenes son inusualmente propensas a la extinción, ya que sus distribuciones geográficas son reducidas. Aproximadamente la

TABLA 38-1

Comparación de los niveles de extinción de especies en las cinco grandes extinciones masivas\*

Periodo de extinción	Millones de años hasta la actualidad	Porcentaje de extinción
Cretácico	65	76
Triásico	208	76
Pérmico	245	96
Devónico	367	82
Ordovícico	439	85

\* Tomado de David Raup (1995).

mitad de todas las áreas del mundo en las que hay al menos dos especies endémicas de aves son islas, aunque las islas representan menos del 10% de los hábitats terrestres. Las especies isleñas suelen ser particularmente propensas a la depredación debido a la introducción de especies exóticas invasoras. Por ejemplo, los caracoles terrestres del género *Pantala* de la isla Moorea (Tahití) han particularmente adecuados para el estudio de los procesos de especiación en dicha isla hasta que la introducción de caracoles exóticos desplazó a estas especies nativas. Los hábitats continentales, como las selvas, se fragmentan hasta quedar reducidos a "islas virtuales", cuando el "desarrollo" despeja extensas áreas de ese hábitat y cuando las especies introducidas invaden estas áreas. Debido a que en las regiones tropicales hay un alto índice de especies endémicas, la fragmentación de estos ambientes debida al hombre hace que en ellos haya una gran probabilidad de que se produzca la extinción de algunas especies.

Un reto importante para la conservación de las especies animales es la confección de un inventario de la diversidad de las especies de la Tierra. Se estima que el número total de especies supera los 10 millones, y es posible que este número sea demasiado pequeño. La imprecisión de estas estimaciones refleja problemas prácticos y conceptuales. Un examen cuidadoso de la variación geográfica entre poblaciones naturales requiere de análisis moleculares y genéticos que son costosos (Capítulo 6), y que son fundamentales para poder aplicar cualquiera de los conceptos actuales de especie (Capítulo 10). Estos análisis solamente son factibles para los taxones con una cantidad relativamente pequeña de individuos grandes, como los que están

en el extremo final de una cadena alimentaria o los de la cima de una pirámide ecológica. Los escarabajos y los neotardáridos constituyen dos taxones con una gran cantidad de pequeños organismos y supone un enorme desafío para la realización de un análisis taxonómico completo. Incluso aunque estuviesen disponibles todos los datos adecuados, las perspectivas a la hora de solucionar el problema de saber qué es lo que debe considerarse como una especie (Capítulo 10) imobilizarían el poder indicar un número inequívoco de especies. Tales conceptos serían particularmente problemáticos en los grupos de animales que no se reproducen de manera bisexual simple. Es evidente que los esfuerzos encaminados a la conservación no pueden esperar a que exista un inventario taxonómico detallado de todas las poblaciones animales. La conservación de los diferentes ecosistemas (Capítulo 37) es la principal prioridad para poder evitar la extinción de especies.

Sería deseable que las perturbaciones humanas de los ambientes naturales nunca lleguen a ser comparables a las cinco grandes extinciones en masa de la Tabla 38-1. Es evidente que las actividades humanas han conducido a la extinción de numerosas especies y, en nuestro tiempo, debemos evitar que la "curva de la muerte" de Raup suba demasiado alto (Figura 38-16B). No obstante, los estudios evolutivos sugieren que es poco probable que los taxones de mayor rango con distribuciones amplias lleguen a extinguirse, incluso durante episodios con una tasa elevada de extinción de especies. Ya que no disponemos del inventario de la diversidad de las especies de animales, debemos evitar crear las condiciones que destruirían selectivamente a los taxones de rango elevado.

las presas, lo que incrementa la diversidad de las especies. Los parásitos y sus hospedadores han desarrollado unas relaciones benéficas que aseguran su coexistencia.

Los ecosistemas están formados por comunidades y los ambientes abióticos de éstas. Los animales que ocupan los niveles tróficos de los herbívoros y los carnívoros son los consumidores de los ecosistemas. Todos los organismos tienen un presupuesto energético, resultado de la productividad bruta, la productividad neta y la respiración. Para los animales, la respiración normalmente representa más del 90% de su presupuesto energético. Por ello, la transferencia de energía en el nivel trófico al siguiente sólo se limita a un 10%, lo que condiciona el número de niveles tróficos de un ecosistema. Las pirámides ecológicas de energía representan gráficamente la disminución de la productividad en los sucesivos niveles tróficos de las redes alimentarias.

La productividad de un ecosistema es el resultado del flujo de energía y de los ciclos de los materiales en los ecosistemas. Toda la energía termina perdiéndose como calor, pero los nutrientes de las sustancias, incluidos los pesticidas, se reciclan. Ningún ecosistema está totalmente cerrado, ya que todos ellos dependen de los intercambios de energía y de materiales desde fuentes externas.

La biodiversidad existe porque las tasas de extinción, en promedio, han sido ligeramente superiores a las tasas de especiación a lo largo de la historia evolutiva de la Tierra. Aunque existieran las tasas de extinción en el pasado geológico son muy episódicas, y han tenido unos valores que, en diferentes intervalos del millón de años, han oscilado desde próximos a cero hasta cercanos al 96%. Las especies que tienen distribuciones geográficas grandes presentan unos índices medios de extinción menores que los de las especies con distribuciones más reducidas, y el mismo índice de extinción se mantiene para los taxones de mayor rango. Los estudios paleontológicos de la extinción proporcionan una perspectiva importante para evaluar las posibles consecuencias evolutivas de la extinción de especies debida a las actividades humanas.

## QUESTIONARIO

1. El término ecología deriva de una palabra griega que significa "casa" o "sitio en el que vivir". No obstante, los científicos utilizan la palabra "ecología" en un sentido diferente al del término "ambiente". ¿Cuál es la diferencia entre ambos términos?
2. ¿Qué diferencias hay entre un ecosistema, una comunidad y una población?
3. ¿Qué diferencias hay entre un hábitat y un ambiente?
4. Defina el concepto de nicho. ¿Qué diferencias hay entre el "nicho reconocido" y el "nicho fundamental" de una población? ¿Qué diferencias hay entre los conceptos de nicho y gremio?
5. Las poblaciones de animales de vida independiente (no coloniales) tienen una estructura de edades, una proporción de sexos y una tasa de crecimiento características. No obstante, estas propiedades son difíciles de determinar en los animales coloniales. ¿Por qué?
6. Explique cuál de las tres curvas de supervivencia de la Figura 38-2 representan mejor lo siguiente: (a) una población en la que la mortalidad de una parte de los supervivientes es constante; (b) una población en la que el principio hay muy poca mortalidad y la mayoría de los individuos llegan a la edad adulta; (c) una población con una elevada mortalidad de los jóvenes pero en la que los supervivientes llegan a alcanzar una edad elevada. Ponga un ejemplo real de cada uno de estos modelos de supervivencia.
7. Compare los conceptos exponencial y logístico de una población. ¿Bajo qué condiciones podría esperarse que una población presentase un crecimiento exponencial? ¿Por qué el crecimiento exponencial no puede continuar indefinidamente?
8. El crecimiento de una población puede verse dificultado por mecanismos tanto dependientes como independientes de la densidad. Defina y compare estos dos mecanismos. Indique algunos ejemplos de la manera en que el crecimiento de la población humana puede verse afectado por dichos mecanismos.
9. El herbivorismo es un ejemplo de relación interespecífica beneficiosa para el animal (+) pero perjudicial para la planta que se come (-). ¿Cuáles son algunas de las relaciones + entre poblaciones de animales? ¿Qué diferencias hay entre el comensalismo y el mutualismo?
10. Explique por qué la divergencia de caracteres suaviza la competencia entre especies que conviven.
11. Defina la depredación. ¿En qué se diferencian las relaciones depredador-presa de las relaciones parásito-hospedador? ¿Por qué en la presa evoluciona entre un depredador y una presa el depredador no puede salir siempre victorioso?
12. El mimetismo de la mariposa monarca por parte de la mariposa virey es un ejemplo de una especie condeñable que imita a otra tóxica. ¿Qué ventajas obtiene la mariposa virey de esta forma de mimetismo? ¿Qué ventajas obtienen las especies tóxicas cuando imitan a otras que también lo son?
13. Una especie clave se define como aquella que cuando es eliminada de una comunidad acarrea la extinción de otras especies. ¿Por qué ocurre esto?
14. ¿Qué es un nivel trófico y cómo está relacionado con una cadena alimentaria?
15. Defina la palabra *productividad* como término ecológico. ¿Qué es un producto primario? ¿Cuál es la diferencia entre productividad bruta, productividad neta y respiración? ¿Qué relación hay entre la productividad neta y la biomasa?
16. ¿Qué es una cadena alimentaria? ¿En qué se diferencian una cadena y una red alimentaria?
17. ¿Cómo se puede producir una pirámide de biomasa invertida, en la que hay más biomasa de consumidores que de productores? ¿Se puede pensar en algún caso de pirámide de números invertida, en la que haya, por ejemplo, más herbívoros que plantas de las que éstos se alimentan?
18. Se ha presentado la pirámide de energía como un ejemplo de la segunda ley de la termodinámica (p. 10). ¿Por qué?
19. Las comunidades que viven alrededor de los surtimientos hidrotermales de las fosas oceánicas aparentemente viven con total independencia de la energía solar. ¿Cómo es esto posible?
20. ¿Qué indican los estudios paleontológicos sobre la relación entre la extinción geográfica de una especie y su probabilidad de sufrir una especiación o una extinción? ¿Por qué esto representa un contraste en relación a la biodiversidad?

## RESUMEN

La ecología es el estudio de las relaciones entre los organismos y sus ambientes para tratar de explicar la distribución y la abundancia de las especies sobre la Tierra. El espacio físico que contiene el ambiente de un animal, es el hábitat. En el hábitat se dan las condiciones físicas particulares para la supervivencia y la reproducción y, en conjunto, constituyen el nicho de un animal, una población o una especie.

Las poblaciones de los animales están formadas por demás cuyos miembros se reproducen entre sí y que comparten un fondo genético. Las cohortes de los animales tienen unos modelos de supervivencia características que representan un equilibrio entre las mortalidades parentales y la cantidad de descendientes. Las poblaciones de animales están formadas por cohortes superpuestas con una estructura de edades característica e indicativa de si están creciendo, reduciéndose o en equilibrio.

En la naturaleza, cada especie posee un ritmo intrínseco de crecimiento que representa su potencial para crecer de manera exponencial. En las poblaciones humanas están creciendo de manera exponencial a un ritmo aproximado del 1.23% al año, y se espera pasar de los 6400 millones de personas que viven en la actualidad, a 8000 millones en el año 2040. El crecimiento de una población puede estar regulado intrínsecamente, por la capacidad de carga del ambiente, o extrínsecamente, por la competencia entre especies por un recurso limitante, o por los depredadores y los parásitos. Los factores abióticos independientes de la densidad de población pueden limitar el crecimiento de dicha población, pero no la regulan verdaderamente.

Las comunidades están formadas por poblaciones que interactúan unas con otras por competencia, depredación, parasitismo, comensalismo y mutualismo. Estas relaciones son el resultado de una coevolución entre las poblaciones de las comunidades. Los gremios de especies evitan la exclusión competitiva. Una consecuencia es una divergencia de caracteres, el reparto de los recursos limitantes mediante la especialización morfológica. Los depredadores clave controlan la estructura de la comunidad y reducen la competencia entre

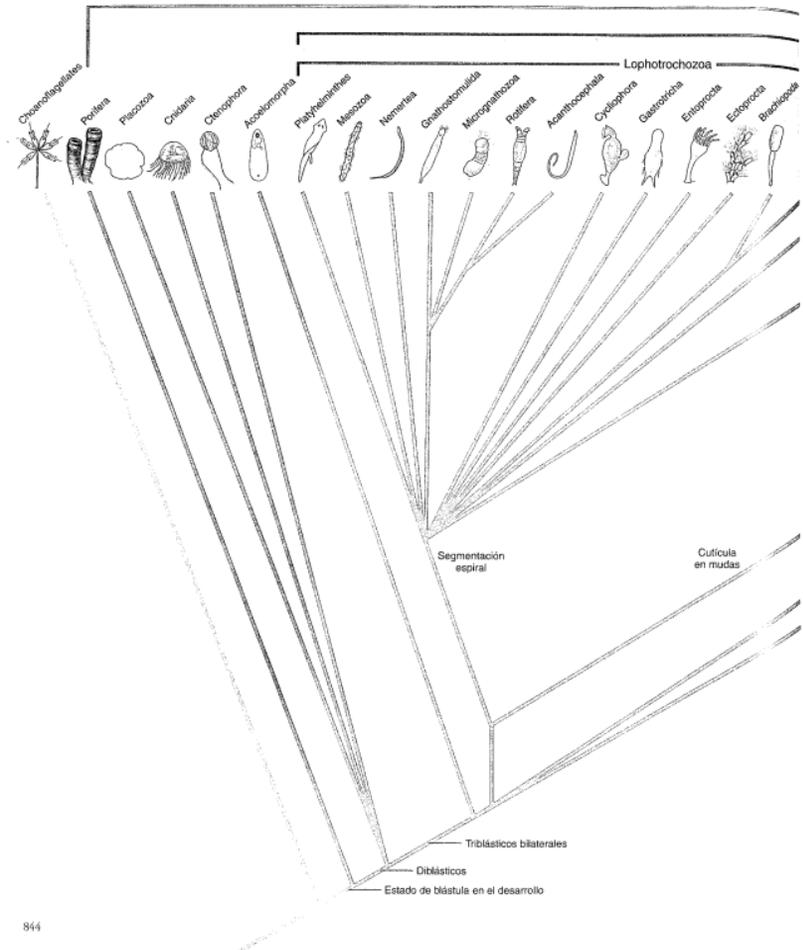
## BIBLIOGRAFÍA

- Bentley, M. J. 1996. On the nonrepeatability of competitive replacement in the evolution of teratopods. In Jablonski, D., H. Erwin, and J. H. Lipps (eds.), *Evolutionary paleobiology*, pp. 185-210. Chicago, University of Chicago Press.
- Branta, M. 1994. *¿Muestra que la competencia ecológica no explica la extinción de las familias de los amniotas?*
- Chase, J. M., and M. A. Leibold. 2003. Ecological niches: linking classical and contemporary approaches. Chicago, University of Chicago Press. *Un punto de vista novedoso sobre el concepto de nicho en la ecología de las comunidades.*
- Krebs, J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, ed. 5. San Francisco, Benjamin Cummings. *Importante tratado sobre la ecología de las poblaciones.*
- Molles, M. C. Jr. 2005. *Ecology: concepts and applications*, ed. 3. New York, McGraw-Hill. *Un tratado de ecología, breve y bien ilustrado.*
- Pierick, E. R. 2000. *Evolutionary ecology*. San Francisco, Benjamin-Cummings. *Otra introducción a la ecología, escrita desde un punto de vista ecológico.*
- Raup, D. M. 1995. The role of extinction in evolution. In W. M. Fitch and F. I. Ayala (eds.), *Tempo and mode in evolution*, pp. 109-124. Washington, D.C., National Academy Press. *Una perspectiva masiva de los paleontólogos sobre la extinción y la biodiversidad.*
- Redford, R. E., and G. L. Miller. 2000. *Ecology*. New York, W. H. Freeman.
- Treatise of ecology general, *claramente escrita y bien ilustrado.*
- Sax, D. F., J. J. Stachowicz, and S. D. Gaines. 2005. *Species invasions: insights into ecology, evolution, and biogeography*. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. *El establecimiento de especies nuevas en el año puede mostrar las propiedades del ecosistema y la estructura de las comunidades ecológicas.*
- Sibly, R. M., J. Hone, and T. H. Clutton-Brock. 2003. *Wildlife population growth rates*. Cambridge, U.K., Cambridge University Press. *La contribución de muchos ecólogos ha ilustrado los modelos de cuantificación de las poblaciones naturales.*
- Smil, V. 1997. *Global population and the nitrogen cycle*. Sci. Am. 277:78-81 (July). *El rápido crecimiento de la población humana en todo el mundo desde el año 1850 hasta el año 2025 se ha basado en la explotación del consumo global de fertilizantes nitrogenados sintéticos, de los cuales la humanidad tiene ahora una gran dependencia para la producción de alimentos, pero tiene consecuencias negativas para el ambiente.*
- Smith, R. L., and T. M. Smith. 2001. *Ecology and field biology*. San Francisco, Benjamin-Cummings. *Tratado de ecología, claramente escrito y bien ilustrado.*

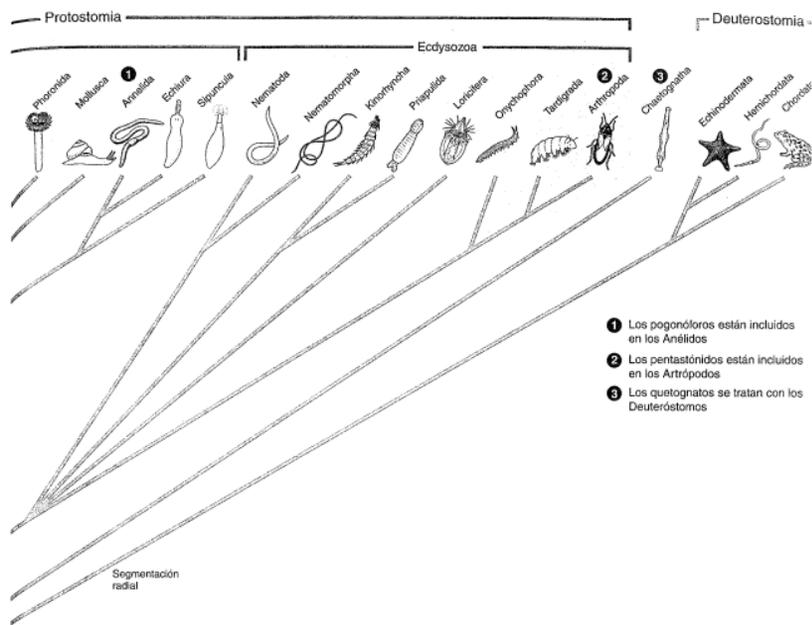
## ENLACES DE ZOOLOGÍA EN INTERNET

Visite la página electrónica de este libro (*On Line Learning Center*) en [www.mhhe.com/hickmanp214e](http://www.mhhe.com/hickmanp214e), donde encontrará enlaces y materiales adicionales.

APÉNDICE A:  
CLADOGRAMA DE LOS FILOS ANIMALES

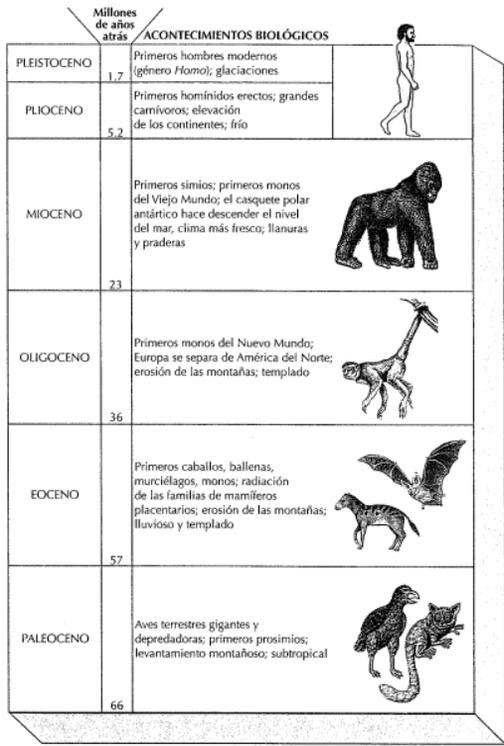
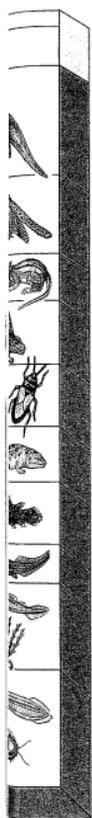
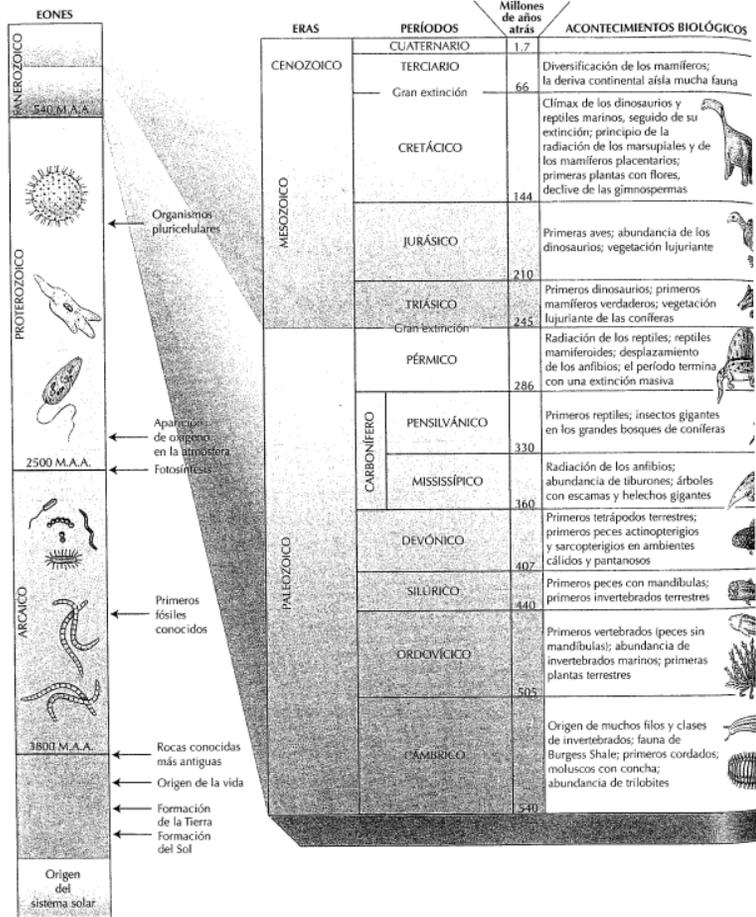


- Metazoa

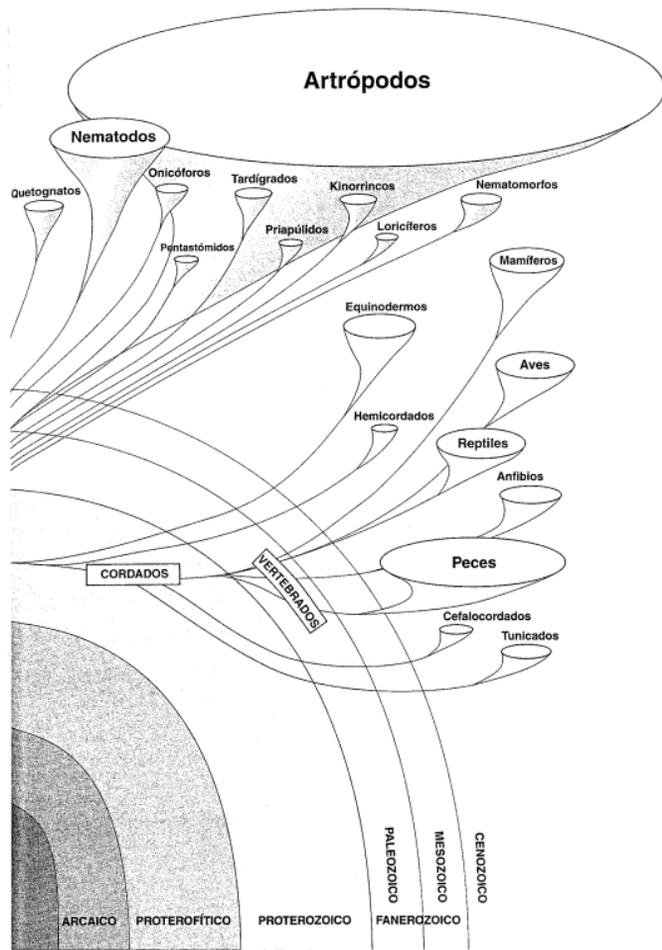
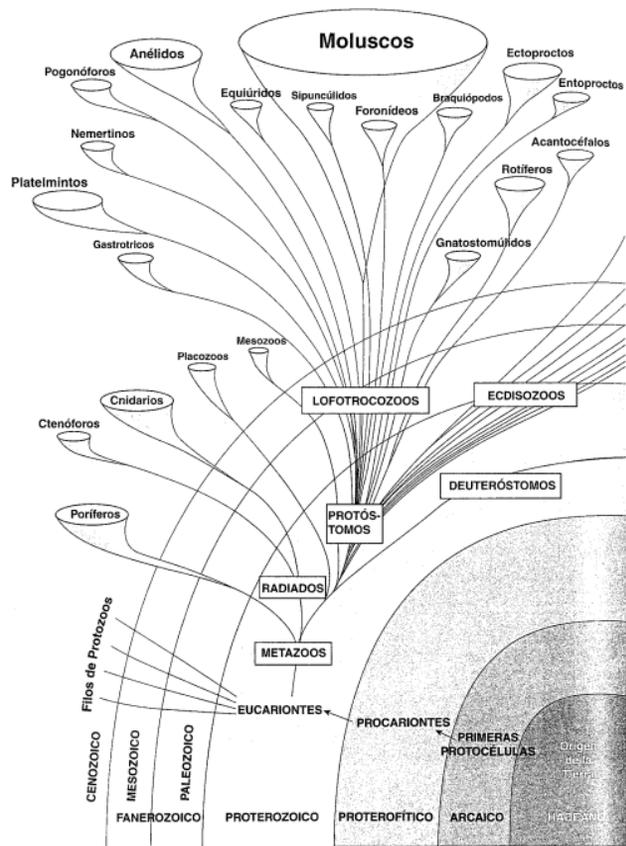


- 1 Los pogonóforos están incluidos en los Anélidos
- 2 Los pentastómidos están incluidos en los Artrópodos
- 3 Los quelognatos se tratan con los Deuteróstomos

**APÉNDICE B:  
ACONTECIMIENTOS BIOLÓGICOS A LO LARGO DE LA HISTORIA**



**APÉNDICE C:**  
**LOS PRINCIPALES GRUPOS DE ANIMALES A TRAVÉS DEL TIEMPO**  
 (El tamaño de cada óvalo sugiere el número de especies relativo en cada grupo.)





**aporta xistaglomerar** (L. *justa*, prótesis + *glomus*, plomo) Conjunto de células remolque localizadas en la arteriola aferente adyacente al glomerulo y al asa del túbulo distal, en el que se produce la absorción.

**aparcamiento ordenado positivo** Tendencia de los individuos a aparecer con otros que se parecen a ellos mismo por uno o más características que varían en la población.

**apendicular** (L. *ad*, + *pendere*, colgar). Pertenciente a los apéndice; perteneciente al apéndice vermiforme.

**apertura** (L. *apertura*, de *aperire*, despertar). Abertura; abertura en la primera espira de la concha de los gasterópodos.

**apical** (L. *apex*, extremo superior). Perteneciente al extremo superior o ápice.

**ápice** (L. *apex*, cumbre). Punto más alto o superior; extremo inferior puntagudo del corazón.

**apocrino** (Gr. *apo*, lejos + *krinai*, separar). Aplicado a un tipo de glándula sudorífera de mamífero que produce una secreción viscosa por separación de una parte del citoplasma de la célula secretora.

**apoptosis** (del griego *poie*, muerte). En las esponjas oficina que comunica el canal radial con el espongoceño.

**apoptosis** (Gr. *apo*, prefixo que significa en dirección opuesta + *poiesis*, caída). Muerte celular determinada genéticamente; muerte celular programada.

**apoptosis** Canales e poros para el agua. Formados por proteínas transmembrana que permiten el movimiento de ésta a través de las membranas plasmáticas. Pueden permanecer constantemente abiertas, o abrirse y cerrarse en respuesta a un estímulo concreto.

**arbol hidrogénico** Diagrama ramificado (en forma de árbol) cuyas ramas representan linajes evolutivos actuales o pasados, y que muestra los patrones hipotéticos de descendencia común entre los diferentes taxones.

**arborícola** (L. *arbor*, árbol). Que vive en los árboles.

**arcano** (Gr. *arcánō*, dominante + *astron*, lagarto). Tipo de vertebrado diápsido, que incluye a las aves y los cocodrilos actuales y a los extintos pterosaurios y dinosaurios que formaron en los tuzanos y los celofósidos.

**área de influencia** Área utilizada por un animal para el desarrollo de sus actividades. A diferencia del territorio, las áreas de influencia no se definen.

**areolar** (L. *areola*, espacio pequeño). Área pequeña, como los espacios interfilamentos del tejido conectivo.

**arquentero** (Gr. *archē*, comienzo + *enteron*, tubo digestivo). Cavidad principal de un embrión en estado de gástrula, está tapizado por el endodermis y representa el futuro tubo digestivo.

**arquitectónico** (Gr. *architekton*, arquitecto + *konos*, conchudo hueco). Células ameboides que desempeñan diversas funciones en las esponjas.

**arquiritones** (Gr. *archaiton*, antiguo + *nephrōn*, riñón). Riñón ancestral de los vertebrados, actualmente sólo existe en los embriones de los maxines.

**arrecife barrera** Arrecife de coral que corre aproximadamente paralelo a la costa y está formado por corales y materiales inorgánicos.

**arrecife costero** Arrecife de coral próximo a la costa, con un pequeño lago o sin lago entre él y la tierra.

**arteria** (L. *arteria*, arteria). Vaso sanguíneo que transporta sangre desde el corazón hacia la capilar periférica.

**arteriolar** (L. *arteria*, arteria). Pequeña ramificación arterial que cede sangre a una red capilar.

**articular** (Gr. *artros*, recto + *diastylon*, dedos). Perteneciente a un grupo de manillans ungodas con dos o cuatro dedos en cada pata.

**ascomata** (L. *asco*, bolsa; *volta*) La forma más simple de las esponjas, con canales que conducen directamente del exterior al interior.

**asexual** Sin órganos sexuales desarrollados, que no implica la formación de gametos.

**asimilación** (L. *assimilatio*, asimilación). Absorción y conversión de los nutrientes digeridos en materiales orgánicos protoplásmicos.

**atado** (Gr. *atē*, ausencia de algo + *thōnē*, caja). Que no se suelta.

**aterosclerosis** (Gr. *atheron*, tumor, de un material similar a gachas + *sclerosis*, duro). Enfermedad caracterizada por la formación de plaquetas grasas que revisten o tapizan el interior de las arterias.

**atmosféra** Componente gaseoso de la hielera se extiende desde la superficie de la Tierra hasta una altura de 9500 km.

**átoca** (Gr. *atē*, sin + *tokos*, descendencia). Parte anterior no reproductora de un poliqueto marino, por oposición a la parte posterior reproductora (epitoca) durante la época de reproducción.

**atolón** (de las Maldivas, atolón). Arrecife de coral o arrecife que rodea a un lago.

**átomo** La unidad más pequeña de un elemento, compuesto por un núcleo denso de protones y neutrones, rodeado por un sistema de electrones.

**ATP** Trifosfato de adenosina. En bioquímica un tipo de adenosina y ácido trifosfórico.

**aurícula** (L. *auris*, uerida). Una de las cámaras menores musculizadas de la torpaxión (aurícula); también la cavidad timpánica del oído y la gran cavidad que contiene la fange en los tuzanos y los celofósidos.

**aurícula** (L. *auricula*, diminutivo de orea). Tipo de larva de los holoturianos.

**autogamia** (Gr. *autōs*, sí mismo + *gamos*, matrimonio). Proceso por el que los núcleos de los gametos, formados por mitosis, se fusionan en el mismo organismo que los produjo para restablecer el número diploide de los gametos.

**autotoma** (Gr. *autōs*, sí mismo + *soma*, cuerpo). Cualquier organismo, excepto los sexuales.

**autotóxico** (Gr. *autōs*, sí mismo + *toxikos*, venenoso). Separación de una parte del cuerpo provocada por el propio organismo.

**autorrolo** (Gr. *autōs*, sí mismo + *trolos*, comer). Organismo que fabrica sus nutrientes orgánicos a partir de materiales inorgánicos.

**aviculario**, a) (L. *avicularis*, *ave* pequeña + *aria*, semejante, o conectado con). Zoocle modificado unido a la superficie del zooecia pericial en los espongeos y que accede a un pico de agua.

**axial** (L. *axis*, eje). Relativo al eje o tallo, en el eje o a lo largo del eje.

**axocele** (Gr. *axon*, eje + *kolon*, hueco). El espacio celomático más anterior de los tres que se forma durante el desarrollo larvado de los equinodermos.

**axon** (Gr. *axōn*, eje). Prolongación de una neurona que conduce el impulso hacia afuera desde el cuerpo celular y hacia el terminal sináptico.

**axonomía** (L. *axis*, eje, Gr. *nomia*, lillo). Conjunto de microtubulos de un citoesqueleto y una enzima (tubulina), se transforman en oxalicilinas liberando luz en el proceso.

**axopodio** (Gr. *axōn*, eje + *podion*, pie pequeño). Pseudópodo largo y delgado, más o menos permanente, presente en organismos acuáticos.

**axostilo** Organido en forma de tubo presente en algunos protozoos flagelados que se extiende desde la zona de los citostomos hacia el extremo posterior, por el que a veces some al exterior.

**azúcar** La sustancia fundamental de los hidratos de carbono, formada por carbono, hidrógeno y oxígeno, generalmente en una proporción 1:2:1, respectivamente. Dos azúcares (desoxirribosa y ribosa) forman la parte de la estructura de los nucleótidos de los ácidos nucleicos.

**B**

**barrera reproductiva** (M.E. *reproductive barrier*). Factores que impiden que una población que se propaga sexualmente se reproduzca y mezcle sus genes con otra población de otro especie, sin selección.

**basa** Molecular que en disolución se disocia para producir un ion hidrógeno.

**basa nitrogenada** Sustancia molecular de un nucleótido unido al carbono 1' de la desoxirribosa o de la ribosa, y que interviene en la formación de los enlaces de hidrógeno entre las cadenas de nucleótidos. Están incluidas la adenina, la citosina, la guanina, la timina y el uracilo.

**basis**, **basipodio** (Gr. *basis*, base + *podion*, piévil). El primer segmento del protopodio del embrión de un crustáceo.

**basión** Tipo de las spira de células de la retina de los vertebrados que sirve para la visión en condiciones de poca luz.

**batipelágico** (Gr. *bathos*, profundo + *pelagos*, mar abierto). Relativo a las profundidades del mar o que habita en ellas.

**bcntos** (Gr. *bcnthos*, profundidades del mar). Organismos que viven sobre el sustrato del fondo de mar y/o pélagico, adjetivo.

**benético** También el propio del fondo del mar.

**bilaterales** (L. *bi-*, dos + *latus*, lado). Animales con simetría bilateral.

**biliverdina** (L. *bilis*, bilis, rufo, rojo). Producto de la rotura del grupo hemo de la hemoglobina excretado en la bilis.

**biogénesis** (Gr. *bios*, vida + *genesis*, origen). Doctrina que explica que la vida sólo se origina a partir de vida preexistente.

**biogeografía por vicarianza** Estudio de la biogeografía histórica que se centra en conocer las barreras físicas que fragmentaron similitudines a diversas especies que tenían una misma distribución en endemismos, explica los patrones de cladogénesis común de los taxones de una misma distribución geográfica.

**bioluminiscencia** Producción de luz por los organismos vivos en los que ciertas proteínas (luciferinas) en presencia de oxígeno y una enzima (luciferasa), se transforman en oxalicilinas liberando luz en el proceso.

**bioma** (Gr. *bios*, vida + *oma*, sufijo que significa grupo abstracto). Conjunto de comunidades de plantas y animales que se caracterizan por tener unas condiciones climáticas y edáficas determinadas, es el mayor nivel de organización ecológica.

**biomasa** (Gr. *bios*, vida + *masa*, masa). Masa total de organismos vivos o de una población específica por unidad de área.

**bioquímica comparada** Estudio de la estructura de las macromoléculas bioquímicas, sobre todo proteínas y ácidos nucleicos, y de su variación en y entre especies relacionadas para poner de manifiesto las homologies de la estructura macromolecul.

**biofera** (Gr. *bios*, vida + *sphaira*, globo). La parte de la Tierra dónde hay seres vivos.

**biótico** (Gr. *bios*, vida). De la vida o relativo a ella.

**biripnaria** (L. *bi*, doble + *pinna*, ala + *aria*, semejante a). Larva ciliada, de simetría bilateral y vida libre de los equinodermos antedobro; da lugar a la larva velar.

**birráneo** (L. *bi*, doble + *ramis*, rama). Adjetivo que se refiere a los apéndices divididos en dos partes o ramas, por oposición a unitermo, sin rama.

**bivalvente** (L. *bi*, doble + *valv*, pertenecia, valor). Cada par de cromosomas homólogos unidos en la primera división meiótica, una tétrada.

**blastocele** (Gr. *blastos*, germen + *kolon*, hueco). Cavidad de la blastula.

**blastocisto** (Gr. *blastos*, germen + *cisto*, piel). Una de las primeras etapas de la segmentación embrionaria.

**blastoporo** (Gr. *blastos*, germen + *poros*, poro). Abertura externa del anqueurión en la blastula.

**blástula** (Gr. *blastos*, germen + *L. iula*, diminutivo). Estado embrionario temprano de la mayoría de los animales; está formada por una masa hueca de células.

**biclaroplasto** (Gr. *biclaros*, pestaña + *plastos*, formado). Vase cuerpo basal.

**bombol** Sustrato que los organismos están conectados y ramificados para formar las redes tróficas.

**borde continental** Porción del fondo oceánico situada junto a la costa, comprende la plataforma continental, el talud continental y la elevación continental.

**boreal** (L. *boreas*, viento del norte). Relativo al área biótica septentrional caracterizada por un predominio de bosques de coníferas y tundra.

**bosques mixtos templados** Bosques de la región central de Norteamérica que contienen árboles perennifolios como pinos y abetos blancos y rojos y pocas hierbas como en las estepas cálidas.

**bosques suaves perennifolios** Bosques del sudeste de Estados Unidos dominados por coníferas.

**bradizoito** Coccidio unicelular (parásito unicelular), como *Toxoplasma gondii*, que está incluido en un cuerpo celular (en el suido) y se divide lentamente.

**branzuical** (Gr. *branchia*, branquia). Relativo a las branquias.

**branzuicas en libro** Estructuras respiratorias de los quelicerados acuáticos (Arthropoda) con muchas branquias pequeñas llenas de sangre dispuestas una a continuación de otra como si fueran las páginas de un libro. El intercambio de gases se produce a medida que el agua de mar pasa entre cada par de branquias.

**branzuical** (L. *branchium*, brazo). Locación por el balanceo de los brazos, coligando primero de uno y después del otro.

**branzuical** (L. *branchia*, branjo). Relativo al brazo.

**branzuicalia** (L. *branchio*, brazo pequeño + *aria*, pertenecencia a). Larva de los asteroideos que se desarrolla a partir de la larva bipinnaria y posee tres prolongaciones preorales.

**brofitios** (Gr. *bryon*, rotular + *phytis*, plantas). Plantas no vasculares entre las que se incluyen los musgos, las hepáticas y los líquenes.

**bronquio** (Gr. *bronchio*, tríaquea). Caña una de las vías divisorias primarias de la tráquea que llevan al pulmón derecho e izquierdo.

**bronquial** (Gr. *branchion*, diminutivo de *branchos*, tríaquea). Ramificación pequeña y de pared fina del medio de 8 mm en los mamíferos.

**bucal** (L. *bucca*, boca). Relativo a la cavidad bucal o boca.

**buche** Región del esfángo especializada en el almacenamiento de los alimentos.

**bursa** (M.L. *bursa*, saco de piel). Cavidad en forma de saco. En los equinodermos elurados y los moluscos es el tubo de la boca y los brazos e interviene en la respiración y la reproducción (bursa genitorreproductora).

**blastómeros** (Gr. *blastos*, germen + *meros*, parte). Célula de las primeras etapas de la segmentación embrionaria.

**captacion** (Gr. *blastos*, germen + *poros*, poro). Tipo de las espíras.

**blastula** (Gr. *blastos*, germen + *L. iula*, diminutivo). Estado embrionario temprano de la mayoría de los animales; está formada por una masa hueca de células.

**biclaroplasto** (Gr. *biclaros*, pestaña + *plastos*, formado). Vase cuerpo basal.

**bombol** Sustrato que los organismos están conectados y ramificados para formar las redes tróficas.

**C**

**cadena alimentaria** Movimiento de la energía desde los compuestos de las plantas hasta los organismos que comen plantas, y desde éstos hasta los organismos que comen a los organismos que comen plantas, y así sucesivamente, siguiendo una serie lineal de organismos que comen y son comidos por otros.

**cálix** (L. capullo de una flor). Cualquiera de las varias estructuras evolutivas con forma de taza.

**color de evaporación aleoica** Se refiere a que se necesita una gran cantidad de energía para que el agua líquida se evapore a un estado gaseoso (más de 500 kilocalorías por gramo).

**color específico aleoico** Se refiere a que se necesita una gran cantidad de energía para hacer que aumente la temperatura del agua líquida (1 °C por gramo).

**color** (L. color, color, caliente). Unidad calórica definida como la cantidad de calor necesaria para elevar la temperatura de un gramo de agua de 14.5 °C a 15.5 °C, 1 cal = 4.184 julios del Sistema Internacional de Unidades.

**cambio perpetuo** La teoría fundamental de la evolución, según la cual el mundo vivo no es constante ni cíclico, sino que siempre está sufriendo modificaciones irreversibles a lo largo del tiempo.

**canal gineocefálico** (Gr. *gynē*, mujer + *pherein*, llevar). Staco en los machos de los equinodermos (cienos tentáculos) en el que se sienta y permanece la membrana plasmática que rodea los poros.

**canales de intercambio iónico** Membranas transmembrana que permiten el movimiento de los iones y el agua a través de la membrana plasmática por difusión. Pueden permanecer constantemente abiertos, o abrirse y cerrarse en respuesta a un estímulo concreto (por ejemplo, los canales bloqueados quimicamente o los canales bloqueados por voltaje).

**canales radiales** Canales que recorren los ambulacros y que irradian del canal anular en los equinodermos, también los canales tapizados por conotocitos en las esponjas siccónicas.

**capacidad de carga** Máximo número de individuos que pueden vivir bajo unas condiciones ambientales específicas.

**captapozo** (Ez. *capachū*, corcha, cacaera). Escudo protector que cubre la tráquea de los cienos crustáceos, parte dorsal de la concha externa de las tortugas.

**capilar** Vaso sanguíneo muy delgado (con un diámetro promedio de 8 µm en los mamíferos) que conecta el sistema arterial y el venoso en los tejidos, y que está formado por una sola capa de células endoteliales. Los capilares sirven de comunicación entre el sistema circulatorio y las células, permitiendo así la filtración del oxígeno, las nutrientes y las moléculas de desecho, ejemplo las hormonas hacia las células, y la recogida de los desechos metabólicos desde éstas.

**capitulo** (L. *capitulum*, cabeza pequeña). Término aplicado a pequeñas estructuras con forma de cabeza en ciertos organismos; también se refiere a las expansiones de cuerpo en icaros y garrapatas protáctas de las piezas bucales.

**captulo** (L. *captare*, captar). Tentáculo que se extiende desde la cubierta en los moluscos escápídeos, interviene en la alimentación.

**capullo** (Fr. *ovico*, cocoon). Cubierta protectora de ciertos insectos que se mantiene en su estado inactivo y se utiliza para referirse tanto a la cubierta como al contenido; por ejemplo, el capullo

de una mariposa o la cubierta protectora de los embriones en desarrollo de ciertos anélidos.

**carácter** Componente del fenotipo (incluyendo moléculas específicas, caracteres morfológicos, etológicos u otros) utilizado por los sistemáticos para diagnosticar especies o taxones, o para evaluar los relaciones filogenéticas entre especies o taxones, o las relaciones entre poblaciones de una especie.

**carbamilo** (carbón + lorigo = H, sulfo de radical quinico). Grupo sécido de las moléculas orgánicas (—COOH).

**cardíaco** (Gr. *kardia*, corazón). Perteneciente o relativo al corazón (cardíaco de los animales).

**carenado, a.** (L. *cornua*, cuerno). Que posee quilla, en particular, las aves voladoras cuyo entendimiento posee esta forma para la inserción de los músculos del vuelo, complete con **ratie**.

**carga** En la síntesis proteica, reacción catalizada por la tRNA sintetizada en la cual un aminoácido se une a su molécula de tRNA particular.

**carminivo** (L. *carminator*, comidor de carne). Cualquiera de los mamíferos del orden Carnivora. También cualquier organismo que se alimente de animales.

**caroteno** (L. *carota*, zanahoria + *eno*, sufijo para hidrocarburos). Cualquier tipo de carotenoide; pigmento carotenoides rojo, naranja o amarillo, precursor de la vitamina A.

**carilago** (L. *carilago*, semiente + L. *cratis*, enrejado, ósea de cestería). Tejido conectivo especializado y transalado, que constituye la mayor parte del esqueleto de los embriones de los vertebrados jóvenes y los adultos de los peces cartilaginosos, como tiburones y rayos, en los adultos de los demás vertebrados la mayor parte se convierte en hueso.

**casta** (L. *castus*, puro). Cada una de las formas polimórficas de una sociedad de insectos, cada casta tiene sus funciones propias, como reina, obreras y soldados.

**catabolismo** (Gr. *kata*, descendente + *bol*, tirar + *ain*, sufijo que significa acción). Metabolismo destructivo, proceso en el cual las moléculas complejas son reducidas a otras más simples.

**catadromo** (Gr. *kata*, descendente + *drosm*, corredor). Relativo a los peces que migran desde las aguas dulces al mar por la freza.

**catador** (Gr. *kata*, abajo + *lysis*, liberación). Sustancia que acelera una reacción química, pero no forma parte del producto final de esa.

**caudal** (L. *cauda*, cola). Que forma parte de, o pertenece a, o relacionado con la cola. Causa **inmediata** Véase **causa próxima**.

**causa próxima** (L. *proximus*, el más cercano + *causa*, causa, motivo). Los factores que explican el funcionamiento de un sistema biológico en un tiempo y lugar determinados, incluyendo las moléculas responsables de las funciones metabólicas, fisiológicas y del comportamiento, causa **intermedia**.

**causa última** (L. *ultimus*, último + *causa*, causa, motivo). Factores evolutivos responsables del origen, el estado del ser, o el propósito de un sistema biológico.

**caecoma** (L. *caevus*, ciego). Las vesículas invaginadas y huecos en la pinocitosis.

**cavidad gastrovascular** (Gr. *gaster*, estómago + L. *viscus*, profundo conducto). Cavidad central de ciertos organismos inferiores que funciona tanto en los procesos digestivos como circulatorios, y que posee una única abertura que actúa como boca y como salida para los desechos.

**cecilia** Cualquier anfibio miembro del orden Gymnophiona (también llamadas Apoda).

**cefalización** (Gr. *kephala*, cabeza). Proceso evolutivo por el que ciertos apéndices y órganos de los sentidos pasan a localizarse en el extremo anterior (cefálico) de los animales.

**cefalotrax** (Gr. *kephala*, cabeza). Parte anterior del cuerpo de los arácnidos y los crustáceos superiores, en la que la cabeza se encuentra fusionada con todos o algunos de los segmentos torácicos.

**celéstron** (Gr. *keles*, hueco + *astro*, entrero, insertado). Cavidad interna de los ciliarios; cavidad gastrovascular; cuerpo.

**celomato** (Gr. *kelesma*, cavidad). Cavidad del cuerpo de los animales triblásticos, revestida de peritoneo mesodérmico.

**celomocito** (Gr. *kelesma*, cavidad + *kytos*, conducto). Célula primitiva o anelocito; célula primitiva o indiferenciada del celoma y del sistema vascular acuífero de los equinodermos.

**celomoducto** (Gr. *keles*, hueco + L. *ductus*, conducto). Conducto que transporta gametos o productos de excreción (o ambos) desde el celoma al exterior.

**celoma B** El tipo de linfocito más importante en la respuesta inmunitaria humoral.

**célula lamigera, célula en llama** Estructura hueca especializada en la excreción o en la osmoregulación que consiste de una o varias células pequeñas con un penacho de flagelos (o a veces un penacho de cilios) en una de sus caras.

**célula neurosecretora** cualquier célula (neurona) del sistema nervioso que produce una hormona.

**célula pilosa** Componente importante de varios tipos de mucosarios, organelo del equilibrio y receptores de sonido, tanto en invertebrados (estatocistos) como en vertebrados (órgano vestibular, órgano de Corti). Los "pelos" son cilios o terminaciones sensoriales que se proyectan desde la superficie de la célula y cuando reciben un estímulo mecánico generan impulsos neurales o potenciales de acción, comunicando la señal al sistema nervioso central.

**célula plasmática** (Gr. *plasma*, forma, molde). Célula descendente de una célula B, que produce anticuerpos.

**célula sexual** Célula haploide (óvulo o espermatozoides) que al unirse con la del otro tipo (fecundación) produce un cigoto; también se denomina **gameto**.

**célula T** Tipo de linfocito importante en la respuesta inmunitaria por medio de células y en la regulación de la mayoría de las respuestas inmunitarias.

**células asesinas naturales** Células de tipo linfocito que pueden matar a células infectadas por virus y a células tumorales en ausencia de anticuerpos.

**células clasomórficas** Células, luz verde + *agggis*, glúo). Células peritoneales modificadas verdosas o pardas, agudas alrededor del tubo digestivo de ciertos arácnidos; aparentemente colaboran en la eliminación de los desechos nitrogenados y en el transporte del alimento.

**células con collar** Células que poseen un flagelo rodeado por un anillo de microvellosidades. Los conectivos de las esponjas son células con collar, pero este tipo de células también están presentes en otros taxones.

**células de memoria** Población de linfocitos B de vida larga que persisten tras una respuesta inmunitaria inicial y pueden desencadenar una respuesta secundaria.

**células de microglía** Células fagocíticas del sistema nervioso central, parte del sistema reticulocelular.

**células Kupffer** Células fagocíticas del hígado que forman parte del sistema reticulocelular.

**células móviles** Células individuales o capas de las mismas que rodan o se encuentran junto a otras células o estructuras a las que proporcionan nutrientes.

(por ejemplo, a los ovocitos de los insectos o los jóvenes de *Trichemma* sp.)

**células T citotóxicas** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *toxica*). Células T especiales que se activan durante la respuesta inmune por virus de células que reconocen y destruyen a las células infectadas por virus.

**células** (L. *cella*, habitación pequeña). Célula que fragmenta la celulosa: solo la sintetiza las bacterias y algunos protozoos.

**celulosa** (L. *cella*, habitación pequeña). Principal polisacárido que forma la pared celular de las plantas.

**celulosa** (L. *cella*, habitación pequeña). Principal polisacárido que forma la pared celular de las plantas.

**celulosa** (L. *cella*, habitación pequeña). Principal polisacárido que forma la pared celular de las plantas.

**celulosa** (L. *cella*, habitación pequeña). Principal polisacárido que forma la pared celular de las plantas.

**celulosa** (L. *cella*, habitación pequeña). Principal polisacárido que forma la pared celular de las plantas.

**celulosa** (L. *cella*, habitación pequeña). Principal polisacárido que forma la pared celular de las plantas.

áreas colonizadas por dispersión después de *África*, *América*).

**centroclítico** (Gr. *kytron*, centro + *klitos*, vielo). Relativo a un huero de insectos con el vielo concentrado en el centro.

**centromero** (Gr. *kytron*, centro + *meros*, parte). Constricción localizada en una posición característica de un cromosoma.

**centrosoma** (Gr. *kytron*, centro + *soma*, cuerpo). Centro organizador de los microtúbulos en la división nuclear.

**cerata** (Gr. *kerata*, cuerno). Estructura dorsal de algunos malacostracos que el intercambio gaseoso.

**cecaria** (Gr. *kerkos*, cola + L. *aria*, sembrarse a). Larva de los trematódos (duelas) cuyo aspecto recuerda el de un renacuajo.

**cervical** (L. *cervix*, cuello). Relativo al cuello.

**ciano bacterias** (Gr. *kyanos*, sustancia azul oscuro + *bakterio*, clin. de *bakteron*, bastón). Procariotas fotosintéticos, también llamadas algas verde-azuladas o *lanolitas*.

**cianofta** (Gr. *kyanos*, sustancia azul oscura + *photon*, plásmo). Cianobacteria, alga verde-azulada.

**clidina** Proteína importante en el control de la división celular y la mitosis.

**ciclo biogeoquímico** Descripción del flujo de un elemento de la materia, por ejemplo el carbono o el fósforo, a través de las partes que componen un ecosistema y su ambiente abiótico, incluyendo la cantidad de ese elemento presente en las diferentes partes de una red trófica.

**ciego** (L. *caecus*, cerrado). Cavidad en fondo de saco al principio del intestino grueso; cualquier estructura similar.

**ciencias evolutivas** En Biología, investigación empírica de las causas últimas utilizando un método comparativo.

**ciencias experimentales** En Biología, investigación empírica de las causas próximas utilizando un método experimental.

**cilio** (L. *cilium*, pestaña). Organelo filiforme vibrátil de muchas células animales. Pueden ser usados para mover partículas o el flujo de la superficie celular o, en los protozoos ciliados, para la locomoción.

**cinclidino** (Gr. *kinéin*, tirado). Pequeños insectos en la pared cubierta de las arañas para la salida de los acontos.

**cinésis** (Gr. *kinéin*, movimiento). Movimientos de un organismo como respuesta ante un estímulo.

**cinética** (Gr. *kinéin*, mover). Conjunto de todos los cinetosomas y cinetodosomas de una fila de cilios.

**cinetocoro** (Gr. *kinéin*, mover + *choron*, separado). Disco de proteínas localizado en el centríolo, especializado para interactuar con las fibras del huso durante la mitosis.

**cinetosoma** (Gr. *kinéin*, mover + *desma*, unión). Fibras que unen del cinetosoma de un cito en los protozoos ciliados y pasan a lo largo de los cinetosomas de los cilios de una misma fila.

**clitoplasto** (Gr. *kytos*, que mueve + *plastos*, molécula). Organelo celular que actúa junto al citosol de la base de un flagelo; se supone que deriva de una mitocondria.

**clitotoma** (Gr. *kytos*, que mueve + *soma*, cuerpo). Carpiolito autoperitricado situado en la base de un cilio o un flagelo; similar al clitoplasto; también llamado cuerpo basal o blefaroplasto.

**clina** (Gr. *kinéin*, mover + *aux*, injia, flujo de hormona). Tipo de hormona local que actúa cerca de su lugar de origen; también se denomina **parahormona** o **hormona tisular**.

**clinoideos** (Gr. *kytonidos*, dientes cónico). Grupo de caracinos analíticos similares a mamíferos del Alrededor Superior y del Triásico.

**clirciano** (L. *circus*, alrededor + *clis*, día). Que se produce en periodos de 24 horas aproximadamente.

**clirculación doble** En los vertebrados, sistema para la distribución de la sangre por dos circuitos separados. Por uno de los circuitos la sangre desoxigenada va desde el corazón hacia los pulmones para que se oxigene, y retorna, ya oxigenada, al corazón; por el otro circuito la sangre oxigenada va hasta los tejidos, donde se libera el oxígeno, y retorna al corazón ya desoxigenada. Hay varios mecanismos de separación de ambos circuitos.

**cirio** (L. *circus*, rodeo, bucle). Penacho filiforme en el apéndice de un insecto; órgano locomotor de ciertos fustulados; órgano copulador masculino de algunas invertebrados.

**clircio** (Gr. *kytos*, cama de pescador; *julus* = *kytos*, conducto hueco). Célula prosecretórida con un único flagelo enterrado en un cilindro de vainas del citoplasma.

**clircio** (Gr. *kytos*, vejiga + *akanta*, espira). Estado juvenil de los aracnocefalos que es infectivo para el hospedador definitivo.

**cisterna** (L. *cista*, caja). Espacio entre membranas del retículo endoplásmico de las células.

**cisticero** (Gr. *kytos*, vejiga + *kerkos*, cola). Forma juvenil de los cestodos en la que el estero está invaginado en una vejiga llena de líquido; comparable al **esporocisteo**.

**cisticercoide** (Gr. *kytos*, vejiga + *kerkos*, cola + *oides*, forma). Forma juvenil de los cestodos formada por un **quist** de cuerpo sólido dentro del hospedador invaginado; comparable con **cisticero**.

**cistito** (Gr. *kytos*, vejiga). En los ectoparásitos, conjunto de las capas de secreción más externas, muertas, más las capas vivas subyacentes que se adheren a ellas.

**cistrón** (L. *cista*, caja). Sete de codones del DNA que codifican una cadena polipeptídica completa.

**citocinesis** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *kinéin*, movimiento). División del citoplasma celular.

**citocromo** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *chroma*, color). Variedad de proteínas féricas que funcionan como transportadores de electrones en la respiración aerobia.

**citofaringa** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *pharynx*, garganta). Cavidad tubular corta para la alimentación de los protozoos ciliados.

**clitologia comparada** Estudio de la estructura de los cromosomas en y entre especies relacionadas para poner de manifiesto las homologías de la estructura cromosómica.

**clitopigio** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *igee*, maldaga). En algunos protozoos, lugar para la expulsión de los desechos.

**clitoplasma** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *plasma*, molde). Materia viva de la célula, exclusiva de su lugar de origen.

**clitoproteo** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *proteo*, amo). Punto de un protozoario donde se expanden al exterior los materiales no digeridos.

**clitoplasma** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *kinéin*, mover). Hormona polipeptídica que actúa como medio de comunicación entre las células que participan en la respuesta inmunitaria y que es secretada como neurotransmisor en el ecdéfalo.

Se han aislado numerosas clitoplasmas, y pueden actuar a las mismas células que las producen, a células cercanas, o a *loci* alejadas.

**clitoolo** (Gr. *kytos*, conducto hueco + L. *solis*, de *solutus*, disolver). Parte no estructurada del citoplasma en el que se encuentran los organelos.

**clitotoma** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *soma*, cuerpo). Cuerpo celular limitado por una membrana plásmica.

**clitotoma** (Gr. *kytos*, conducto hueco + *soma*, cuerpo). Beca celular de muchos protozoos.

**clitodica, clitodismo** (Gr. *kytos*, rama). Sistema de ordenación de taxones mediante el análisis de caracteres primarios y derivados, de manera que la ordenación refleje las relaciones filogenéticas.

**clitodra** (Gr. *kytos*, rama) Grupo o taxón formado por una sola especie y todos sus descendientes, que forma una rama definida en un árbol filogenético.

**clitograma** (Gr. *kytos*, rama + *gramma*, letra). Diagrama ramificado en el que se representa un método de división de caracteres derivados evolutivamente entre especies o taxones.

**clitograma general de área** Clitograma en el que se representa la sucesión histórica de fragmentación de diversas zonas geográficas con endemismos, representados los patrones ramificados comparados por los clitogramas individuales de muchos taxones que comparten áreas comunes en las que son endémicos.

**clitrina** (L. *clitrina*, enrejado). Proteína que forma una estructura a modo de enrejado tapizando los huecos de invaginación durante la endocitosis por medio de receptores.

**clitmax** (Gr. *kytos*, esclera). Estado de relativa estabilidad que alcanza una comunidad de organismos, a menudo culmina el desarrollo de un proceso de sucesión natural. También organismo.

**clitelo** (L. *clitella*, albarda). Zona engrosada en forma de silla de montar o de anillo que se forma en ciertos flagelos aerobios; centro del cuerpo en muchos oligoquetos y sarguetales. A partir de él se produce

el capullo en el que son depositados los huevos durante la reproducción sexual.

**clasca** (L. *clasca*, alcañalita). Cámara posterior del tubo digestivo de muchos vertebrados que recoge los heces y los productos inespecíficos. En ciertos invertebrados, parte terminal del tubo digestivo que también sirve como conducto respiratorio, excretor o reproductivo.

**clon** (Gr. *klón*, rama). Todos los descendientes derivados por reproducción asexual de un individuo inicial.

**clonación** Producción de organismos genéticamente idénticos por reproducción asexual.

**clorocefalo** (Gr. *chloros*, verde claro + L. *cephal*, cabeza). Pigmento respiratorio de color verdoso que contiene hierro, disuuelto en el plasma sanguíneo de ciertos poliquetos marinos.

**clorofila** (Gr. *chlora*, verde claro + *phylon*, hoja). Pigmento verde presente en las plantas y en algunos animales, necesario para la fotosíntesis.

**cloroplasto** (Gr. *chlora*, verde claro + *plastis*, moldeado). Plasto que contiene clorofila, y usualmente pigmentos, presentes en el citoplasma de las células vegetales.

**cnido** (Gr. *knide*, aguija). Organismo urticante o adhesivo que se forma en el interior de los cnidocitos de los cnidarios, el tipo más común es el nematocisto.

**cnidoblasto** (Gr. *knidá*, aguja + *blastos*, germen). Véase **cnidocito**.

**cnidocito** (Gr. *knidá*, aguja + L. *cytium*, célula). En los cnidarios, célula modificada de los cnidocitos que tienen nematocitos.

**cnidario** (Gr. *knidá*, aguja + *trichia*, pelo). Organismo que posee un cnidocito.

**cnidocisto** (Gr. *knidá*, aguja + *cytos*, conducto, célula). Célula intersticial modificada que alberga al nematocisto; durante el desarrollo del nematocito el cnidocisto se denomina cnidoblasto.

**coacervado** (L. *coacervatus*, apilado). Agregado de genes celulares unidos entre sí por fuerzas electrostáticas.

**coagulación** Proceso en el cual se activan varias enzimas y se produce un coágulo de sangre.

**coano blasto** (Gr. *coano*, embudo + *blastos*, germen). Cada uno de los elementos celulares del tejido conectivo de las esponjas hexactiniales; los coano blastos tienen unas prolongaciones flageladas llamadas cuerpos con collar.

**coano** (L. *coano*, embudo + *lytus*, conducto hueco). Célula flagelada con collar que tapiza cavidades y canales de las esponjas.

**coanocelulado** Cualquier miembro del clado Protazoos que tiene un flagelo rodeado por una columna de microvellosidades; algunos forman colonias y otros edos están aislados en el gran clado de los Opisthokonts.

**coccidio** (Gr. *kokkós*, almendra, grano) Protozoo parásito intracelular perteneciente a la clase del filo Apicomplexa; un ejemplo es el organismo causante de la malaria.

**cóclea** (L. *cochlearis*, del Gr. *kokkós*, concha). Cámbium tubular del oído interno que contiene los órganos sensoriales de la audición; se encuentra en corderos, aves y

mamíferos; en los mamíferos se presenta en forma espiral.

**código de barras del DNA** Técnica para identificar las especies utilizando la secuencia de bases de un gen presente en todos los animales. A menudo se utiliza el gen mitocondrial que codifica la citocromo c oxidasa I (COI).

**código genético** Correspondencia entre los nucleótidos de bases en la molécula de DNA o de RNA mensajero y la secuencia de aminoácidos de la proteína codificada.

**codominancia** Condición en la que cada alelo mantiene su expresión homocigótica característica cuando se presenta en heterocigosis, lo que se produce en mezcla de los fenotipos homocigóticos (compárese con herencia intermedia). Los genes para los grupos sanguíneos A y B son codominantes (p. 18).

**codón** (L. *codon*, código + *on*). En el RNA mensajero, secuencia de tres nucleótidos contiguos que codifican para un aminoácido.

**coenzima** (L. *prelio*, con, + Gr. *enzymos*, fermentado, de *en*, en + *zymé*, levadura). Sustancia química que se requiere para la acción de una enzima, constituyendo proteína o no proteico de un enzima.

**coespecio** (L. *com*, junto con + *species*, especie). Relativo a los miembros de la misma especie.

**cohorta** Todos los organismos de una población nacidos en un intervalo de tiempo determinado.

**colágeno** (Gr. *colla*, pegamento + *genos*, origen). Proteína estructural del tejido conectivo; la proteína más abundante en el reino animal que se caracteriza por tener un elevado contenido de los aminoácidos glicina, alanina, prolina e hidroxiprolina.

**colágeno variable** En los equinodermos, tejido variable rico en colágeno controlado por un sistema nervioso que puede pasar de un estado "líquido" a uno "sólido" muy rápidamente.

**colonocho** (Gr. *kolón*, pegamento + *on*, en). *Amoeba* condecoro hueco. Tipo celular de las esponjas, de forma estrellada y aparentemente convergente.

**coléquina** (Gr. *kolón*, pegamento + *enkyma*, solución). Metabolito gelatinoso que contiene células indiferenciadas presente en cnidarios y cnidocitos.

**colémanita** (Gr. *kolón*, pegamento + *argón*, trabajo). Flava nerviosa que libera acetilcolina en el terminal del axón.

**coloblasto** (Gr. *kolón*, pegamento + *blastos*, germen). Célula presente en los tentáculos de los cnidocitos que segrega una sustancia adhesiva.

**coloides** (Gr. *kolón*, pegamento + *aidos*, forma). Sistema de dos fases en el que las partículas de una de ellas están suspendidas en la otra.

**colúmbula** (L. *columbella*, columna pequeña). Eje central de la concha de los gasterópodos.

**combinación Véase herencia poligénica.**

**comensalismo** (L. *cum*, junto con + *mensis*, mesa). Relación en la que un organismo vive con otro individuo vivo junto a otro, o sobre él, obteniendo ventajas, mientras que el

hospedador no es afectado, a menudo es una relación simbiótica.

**compartamiento con un grupo externo** Método para determinar la polaridad de un carácter en un análisis cladista de un grupo taxonómico. El carácter que se está estudiando se considera ancestral cuando también está presente en otros taxones relacionados pero que no se incluyen en el grupo que se está estudiando (grupo externo). Cuando el carácter estudiado está presente en el grupo que se está estudiando pero no en los grupos externos se considera como derivado.

**competencia** Cierta grado de solapamiento de los nichos ecológicos de dos poblaciones de una misma comunidad, de manera que ambos dependen de la misma fuente de alimento, refugio u otros recursos, y la supervivencia de una está afectada negativamente por otra.

**competencia asimétrica Véase amensalismo.**

**complejo spinal** Cierta combinación de orgánulos en los protozoos del filo Alveolozoa.

**complejo principal de histocompatibilidad (MHC)** Complejo de genes que codifican sustancias que se utilizan para la activación de proteínas con la base del reconocimiento de lo propio y de lo extraño por el sistema inmunitario.

**complejo sinapomorfal** (Gr. *synapsis*, contacto, unión + *nomos*, enseñanza). Estructura que mantiene juntos los cromosomas homólogos durante la sinapsis en la profase de la meiosis I.

**complemento** Nombre colectivo de una serie de proteínas sanguíneas. Las proteínas del complemento se activan al unirse un antígeno al organismo invasor y llevan a la rotura de las células sanguíneas. Algunas proteínas del complemento pueden unirse a la membrana del microorganismo aumentando la fagocitosis por parte de las células fagocíticas del sistema inmunitario.

**comportamiento agonista** (Gr. *agonistes*, combatiendo). Conducta de amenaza o acción ofensiva dirigida hacia otro individuo.

**comportamiento altruista** Término utilizado inicialmente por Darwin para indicar un comportamiento realizado por un individuo para ayudar a otros y que aparentemente aumenta sus propios riesgos. A menos que estos comportamientos tengan alguna ventaja indirecta que favorezca al individuo que los realiza, la evolución de dichos comportamientos no puede explicarse por la selección natural. Las explicaciones más elaboradas de estos comportamientos incluyen la selección por parentesco y el altruismo recíproco.

**comportamiento cooperativo** Participación de un individuo en una actividad de grupo que aumenta la contribución genética de cada participante a las futuras generaciones. Incluye forajes colectivos y otros comportamientos de cría.

**comportamiento estereotipado** Patrón de comportamiento que se repite con poca o ninguna variación en respuesta a un estímulo.

**comportamiento exclusivo respecto a la densidad** Relativo a la mayor densidad

del agua en estado líquido que en estado sólido.

**compartamiento social coordinado** Actividad en la que los individuos ajustan sus acciones a la presencia de otros para aumentar su propia eficacia biológica o sus reproductora. Incluye comportamientos cooperativos y agonísticos.

**compuesto** Sustancia química moléculas están formadas por átomos de dos o más elementos.

**comunidad** (L. *communis*, comunidad). Conjunto de organismos asociados en un ambiente común que se interaccionan entre sí mediante relaciones de autoprotección y autorregulación.

**comunidad climax** (Gr. *klimax*, escalera). Comunidad de organismos más o menos estables, autopertinente, que se mantiene mientras permanezcan las condiciones ambientales en que se desarrolla.

**comunidad de los manglares** Una rica comunidad submarina de animales diversos (carangos, otras y camarones) asociada a las raíces sumergidas de los manglares que se encuentra a lo largo de algunas costas tropicales.

**comunidad reproductiva** Término general para la categoría de especie, más o menos compartido por todos los conceptos formales de especie, que establece que las especies constituyen una población o un linaje de poblaciones reproductivamente relacionadas que no se mezclan libremente con otras en la naturaleza.

**concepto biológico de especie** Una comunidad reproductiva de poblaciones (aisladas reproductivamente de otras) que ocupa un nicho específico en el entorno ambiental.

**concepto evolutivo de especie** Linaje de poblaciones antecesoras-descendientes que mantienen su identidad respecto a la de otros linajes y tiene su propia tendencia evolutiva y destino histórico; se diferencia del concepto biológico de especie por incluir especies que tienen una duración temporal e incluir linajes asexuales.

**concepto filogenético de especie** Rama medular de un árbol filogenético que puede distinguirse de otras ramas semejantes por sus características y en la que existe un patrón parental de ascendencia y descendencia.

**concepto morfológico de especie** Véase **concepto filogenético de especie**.

**concepto tipológico de especie** Término atribuido por Darwin, y actualmente no aceptado, según el cual las especies son clases definidas por caracteres fijos ("esencias") que no sufren cambios y son compartidos por todos sus miembros.

**condensación** Reacción química en la que las moléculas reaccionan se combinan mediante la extracción de una molécula de agua (por unión de un hidrógeno de una de ellas y un grupo hidroxilo de la otra).

**condilo** (Gr. *konduilós*, prominencia). Proceso de un hueso unido para la articulación.

**conjugación** (L. *conjugare*, estar unido). Unión temporal de dos protozoos ciliados durante la cual intercambian cromosomas (por modificaciones nucleares que conducen a una división binaria). También, formación

de puentes citoplásmicos entre bacterias para la transferencia de plásmidos.

**cono** Cada una de las células de la retina del ojo de los vertebrados que se utilizan para percibir el color y para formar imágenes nítidas en condiciones de buena iluminación.

**cono arterial** Prolongación del ventrículo a través de la cual la sangre sale del corazón en los anfibios y en algunos peces; en los mamíferos es una prolongación del ventrículo derecho al servicio del circuito pulmonar.

**conodontos** (Gr. *kon*, con + *odont*, diente). Fósiles microscópicos en forma de dientes, pertenecientes a animales extintos parecidos a los vertebrados y a vivíparos desde el Cámbrico al Triásico.

**consumidor** Organismo que obtiene energía y materia alquilizada de otros organismos que pueden ser productores primarios, herbívoros o carnívoros.

**control** Parte de un experimento científico en el que las variables experimentales no se manipulan, pero todos los demás aspectos son idénticos a los del grupo experimental.

**crofografía** (Gr. *krōps*, estómago + *phagēin*, comer). Ingesta de alimentos y otros excrementos como conducta normal entre los animales, reingestión de heces.

**cupula** (L. *cupulae*, copulón). Unión sexual para facilitar la recepción del esperma por la hembra.

**curio** (Gr. *chourios*, pícaro). La capa más profunda de la piel, dermis.

**curione** (Gr. *chourion*, piel). La más externa de las dos membranas que rodean al embrión de los reptiles, las aves y los mamíferos; en los mamíferos contribuye a la formación de la placenta.

**córnea** (L. *cornea*, corneado). Cubierta externa transparente del ojo.

**corneolite** (L. *corneus*, corneado). Capa epitelial de células queratinizadas, muertas. Estrato córneo.

**corneolito** (L. *corneus*, corneado). Relativo a células epiteliales que han sufrido un proceso de conversión en células queratinizadas y muertas.

**coroides** (Gr. *chorion*, piel, tejido, forma). Membrana del ojo de los vertebrados delicada y muy vascularizada; la capa situada entre la retina y la esclerótica.

**corona** (L. *corona*, corona). Parte superior de una estructura; disco cilíado en el extremo anterior de los rotíferos.

**corpúsculo de Allata** (L. *corpus*, cuerpo + *allatum*, alado). Glándulas endocrinas de los insectos que producen la hormona juvenil.

**corpúsculo cardíaco** (L. *corpus*, cuerpo + Gr. *cardiakis*, cardíaco). Parte del cerebro.

Órganos pares situados detrás del cerebro en los insectos; sirven como sitio de almacenamiento y liberación de la hormona neurocríptica (PTTH).

**corteza** (L. *cortex*, corteza). Capa externa de una estructura.

**cosmopolita** Término que se emplea para describir especies o taxones de mayor rango que tienen una distribución geográfica muy grande, como la distribución mundial de los organismos eucariotas.

**coxa**, **coxopodio** (L. *coxae*, cadera + Gr. *podis*, pie). Atepo proximal de la pata

de los insectos o los arácnidos; en los crustáceos, aseo proximal del protopodio.

**crecimiento exponencial** Aumento del número de individuos de una población de al menos el doble en cada generación.

**crenación biológica** Proceso de división de las células a un ritmo anormalmente elevado en el cuerpo de un organismo pluricelular; que conduce a la formación de un tumor cancerígeno y a las metástasis.

**cresta** (L. *crista*, cresta). Saliente o penacho de un óvulo o cigoto; proyección plana formada por la membrana interna de las microrrastrillas.

**cresta neural** Conjunto de células embrionarias derivadas del ectodermo, que se diferencian para formar muchas de las células nerviosas, nerviosas y sensoriales propias de los vertebrados.

**cretino** (Fr. *cretin*, [dialec. l. fr. L. *cretinus*, ciego]). Término para indicar que un idiota (también era un humano) persona con retraso mental, somático y sexual graves como consecuencia de un hipotiroidismo durante los primeros estados del desarrollo.

**criptoblasto** (Gr. *krptos*, oculto + *blastos*, germen). Célula que vive oculto, relativo a insectos u otros animales que viven aislados, como bajo el suelo o en el interior de la madera, hibernan se refugian a los tardíamente y algunos nematodos, rotíferos y otros que sobreviven a condiciones ambientales desfavorables adoptando durante cierto tiempo formas reproductivas metabólicas muy bajas.

**crisálida** (L. *crystalis*, del Gr. *krystalos*, oro). Estrato pupal de las mariposas.

**crisálida** (Gr. *krystalos*, del Gr. *krystalos*, color + L. *id*, femenino para una partícula de clase esdrújula). Cromosoma replicado usando a su cromátida hermana por el centromero; el segundo se transforma en cromátida hermana en la anafase de la mitosis o en la anafase de la segunda división meiótica.

**cromatina** Cromosoma condensado. Material nucleoproteico de un cromosoma; el material hereditario que contiene DNA.

**cromatoforo** (Gr. *chroma*, color + *phoron*, llevar). Célula pigmentada, generalmente de la dermis, en la que el pigmento se puede concentrar o dispersar.

**cromómero** (Gr. *chroma*, color + *meros*, parte). Uno de los granulos de cromatina de tamaño característico que se observan en los cromosomas; puede coincidir con un cromosoma completo de genes.

**cromosoma** (Gr. *chroma*, color + *nomos*, filamento). Filamento espiral en la profase de la mitosis o filamento central de un cromosoma.

**cromoplasto** (Gr. *chroma*, color + *plastis*, moldeado). Plasto que contiene pigmento.

**cromosoma** (Gr. *chroma*, color + *nomos*, parte). Estructura completa, de forma esférica o de bastón, que se forma a partir del entrelazado nuclear durante la mitosis, se divide longitudinalmente y es portador de la información genética del organismo, en forma de genes; compuesto por DNA asociado a proteínas.

**cromosomas** (Gr. *chroma*, color + *nomos*, parte). Estructura completa, de forma esférica o de bastón, que se forma a partir del entrelazado nuclear durante la mitosis, se divide longitudinalmente y es portador de la información genética del organismo, en forma de genes; compuesto por DNA asociado a proteínas.

**crotonos** (Gr. *krōnos*, muchos + *tamnia*, banda). Cromosomas de algunas células somáticas de ciertos insectos en los

que la cromatina se replica varias veces sin que se produzca mitosis.

**cromosomas sexuales** Cromosomas que determinan el género de un animal. Pueden llevar pocos o muchos genes diferentes. **cruce monohíbrido** (Gr. *monos*, único + *híbrido*, mixto, bastardo). Producción de descendientes a partir del cruce de progenitores que presentan diferencias para un determinado carácter.

**cruce prueba** En genética, cruce que se utiliza para determinar el genotipo (homocigoto o heterocigoto) de un individuo en cuyo fenotipo se puede apreciar un carácter genotípicamente dominante. El individuo en cuestión se cruce con un homocigoto recesivo para ese carácter. Cuando el individuo problema es homocigoto todos sus descendientes mostrarán el fenotipo dominante, mientras que cuando es heterocigoto, aproximadamente la mitad de sus descendientes manifestará el fenotipo dominante y la otra mitad el fenotipo recesivo.

**cutículo** (Gr. *kutis*, piel). Estructuras similares a una piel, especialmente, las branquias de los moluscos; también se aplica a las paredes exteriores de los citoplasmas.

**cuerdas vueltas** Músculos pares cuya vibración en la larve produce sonidos en muchos invertebrados terrestres.

**cuerpo basal** También conocido como citosoma o batioplasma, es un cilindro de nueve tripletes de microtúbulos que se encuentra en la base de un cilio o flagelo; tiene la misma estructura que un centriolo.

**corpoe de los collares** Prolongaciones que sobresalen al flagelo de los coelocáritos en las esponjas hexactinadas.

**corpoe de Tieckemann** (de F. Tieckemann, matemático alemán). Cuatro o cinco pares de cuerpos en forma de sacos unidos al canal anal de las estrellas de mar, aparentemente relacionados con la producción de celocitos.

**corpoe pardos** Restos del lofotro y el tubo digestivo de un ectoparazito adulto que ha degenerado y que quedan dentro de su propio cuerpo a partir de los cuales se formarán un lofotro y un tubo digestivo nuevos.

**corpoe sets** Región del protocoelero del encéfalo de los insectos relacionada con el aprendizaje.

**cupula** (L. *cupula*, cuenca). Pequeña estructura similar a una taza, invertida que protege a otras estructuras, matriz gelatinosa que recubre las células pilosas de la línea lateral y de los órganos del equilibrio.

**cutícula** (Lat. *cutis*, piel). Cubierta protectora orgánica, no celular, producida por el epitelio externo (epidermis) de muchos invertebrados. En los animales superiores el término hace referencia a la epidermis o piel exterior.

**D** **dactilostolio** (Gr. *dactylus*, aguijón + *stole*, prominencia + *zoon*, animal). Pólipo de una colonia de hidarioides especializado en la defensa o en la captura del alimento.

**danza circular** Comportamiento que realizan los abejas expuestas para indicar a otros miembros de la colmena que hay una fuente de alimentos cercana.

**danza de agitación** Comportamiento complejo que realizan las abejas exploradoras para indicar a otros individuos de la colmena la posición de una fuente de alimentos situada lejos.

**Darwinismo** Teoría de la evolución que da una gran importancia a la descendencia común de todos los organismos vivos, el cambio gradual y la multiplicación de las especies y la selección natural.

**datos** (Gr. *datainon*, dividir en porciones). Los resultados de un experimento cuantitativo o las observaciones descriptivas sobre las cuales están basadas unas conclusiones.

**deicidio** (L. *deicere*, caerse). Que se cauda o se despeña al final de un período de crecimiento.

**deducción** (L. *deductio*, separar, división, apartar). Razonamiento de lo general a lo particular, de las premisas a las conclusiones.

**defensas** Péptidos antimicrobianos que en gran cantidad se encuentran en los tejidos de los animales, por las células que forman el intestino, los conductos urogenitales y respiratorios, y por los neutrófilos.

**desmosoma** (Gr. *desmos*, unión + *soma*, cuerpo). Placa en forma de botón que contribuye a la unión intercelular.

**desoxirribosa** (L. *deoxy*, falta de oxígeno + *ribosa*, una pentosa). Azúcar de cinco carbonos similar a la ribosa pero con un átomo de oxígeno menos. Forma parte de la estructura fundamental de los nucleótidos que constituyen el DNA.

**despolarización** Cambio en sentido positivo del voltaje a través de una membrana plásmica (véase *potencial de membrana*). Permite la transmisión de impulsos en las células excitables, como las nerviosas, las musculares y las sensoriales.

**determinante antigénico** Véase *epitopo*.

**determinante morfogénico** Cierta proteína o RNA miembro del citoplasma del huevo que se distribuyen entre las células descendientes durante la segmentación para controlar la expresión génica posterior y especificar el destino del individuo, la base del desarrollo en mosaico.

**detritus** (L. *detritus*, gastado, consumido). Cualquier desecho finamente granulado de origen animal u orgánico.

**Deuterostomo** Deuteróstomos (Gr. *deuteros*, secundario + *stoma*, boca). Grupo de filas en las que la segmentación es indeterminada (regulativa) y primitivamente la boca no se forma a partir del blastoporo lateral en los equinodermos, los cordados y los hemibrancios; compárese con Protóstomos.

**destrono** (L. *destrere*, derrocar). Relativo al lado derecho de los gasterópodos, la concha es dextrorsa si la abertura está a la derecha de la columna cuando la concha se coloca con la espina hacia arriba y la abertura hacia el observador.

**diada** (Gr. *diateres*, dos). Cada uno de los grupos de dos cromosomas que se forman por el

**derivado** Estado de un carácter que se ha producido en un organismo a partir de un ancestro y que no está presente en la población ancestral, común más reciente de sus ancestros.

**dérmico** (Gr. *derma*, piel). Perteneciente a la piel; cutáneo.

**dérmis** La capa metodérmica sensitiva más superficial de la piel.

**desarrollo directo** Ciclo vital, desde el estado de zigoto hasta el de adulto, sin estadios larvarios.

**desarrollo indirecto** Ciclo vital, desde el estado de zigoto hasta el de adulto, con estadios larvarios.

**desarrollo determinado** Desarrollo embrionario regulado por las interacciones entre células adyacentes; los destinos de las células no están determinados tempranamente.

**descendencia común** Teoría de Darwin según la cual todos los seres vivos derivan de una población ancestral a partir de la cual se han ido ramificando los distintos linajes evolutivos.

**descomponer** (Un consumidor que rompe la materia orgánica en compuestos solubles que quedan a disposición de las plantas en la base de una red trófica; la mayoría de ellos son bacterias u hongos).

**desmosoma** (Gr. *desmos*, unión + *soma*, cuerpo). Placa en forma de botón que contribuye a la unión intercelular.

**desoxirribosa** (L. *deoxy*, falta de oxígeno + *ribosa*, una pentosa). Azúcar de cinco carbonos similar a la ribosa pero con un átomo de oxígeno menos. Forma parte de la estructura fundamental de los nucleótidos que constituyen el DNA.

**despolarización** Cambio en sentido positivo del voltaje a través de una membrana plásmica (véase *potencial de membrana*). Permite la transmisión de impulsos en las células excitables, como las nerviosas, las musculares y las sensoriales.

**determinante antigénico** Véase *epitopo*.

**determinante morfogénico** Cierta proteína o RNA miembro del citoplasma del huevo que se distribuyen entre las células descendientes durante la segmentación para controlar la expresión génica posterior y especificar el destino del individuo, la base del desarrollo en mosaico.

**detritus** (L. *detritus*, gastado, consumido). Cualquier desecho finamente granulado de origen animal u orgánico.

**Deuterostomo** Deuteróstomos (Gr. *deuteros*, secundario + *stoma*, boca). Grupo de filas en las que la segmentación es indeterminada (regulativa) y primitivamente la boca no se forma a partir del blastoporo lateral en los equinodermos, los cordados y los hemibrancios; compárese con Protóstomos.

**destrono** (L. *destrere*, derrocar). Relativo al lado derecho de los gasterópodos, la concha es dextrorsa si la abertura está a la derecha de la columna cuando la concha se coloca con la espina hacia arriba y la abertura hacia el observador.

**diada** (Gr. *diateres*, dos). Cada uno de los grupos de dos cromosomas que se forman por el

división de una tétrada durante la primera división meiótica.

**diapausa** (Gr. *diapausis*, pausa). Período de desarrollo interrumpido en el ciclo vital de los insectos e otros animales animales, en el cual el nivel de actividad fisiológica es muy baja y los individuos pueden resistir condiciones externas muy desfavorables.

**diáspidos** (Gr. *di*, dos + *aspis*, bóveda). Amiantos en los cuales el críno presenta dos pares de corchillos temporales; está incluido los reptiles (posiblemente con la excepción de las tortugas) y las aves actuales.

**diástole** (Gr. *dialesté*, dilatación). Relajación y expansión del corazón durante la cual las cámaras se llenan de sangre.

**diplástico** (Gr. *diplos*, doble + *plastis*, germinar). Organismo con dos copias embrionarias, endodermo y ectodermo.

**diciostomo** (Gr. *diction*, tirar + *stoma*, cuerpo). Parte del sistema secretor del estileto endomuscular de los nemátodos, también llamado cuerpo de Golgi.

**difícera** (Gr. *diphys*, doble + *keres*, cola). Cola que termina en punta, como en los peces pulmonados; la columna ventral se extiende hasta el extremo sin dirigirse hacia arriba.

**difidostoma** (Gr. *diphys*, doble + *ostu*, tubo). Que posee dos dentaciones sucesivas, una decidua y otra permanente.

**difusión** (L. *diffusio*, dispersión). Movimiento de partículas o moléculas desde una área en la que su concentración es elevada hacia otra en la que su concentración es menor.

**difusión facilitada** Transporte mediado en el cual una proteína transmembrana hace posible la difusión de una molécula a través de la membrana plásmatica en la dirección del gradiente de concentración; compárese con *transporte activo*.

**digestión** Reducción del alimento por procesos mecánicos y químicos a moléculas simples y solubles que pueden ser absorbidas y transportadas a las células del cuerpo.

**digitirgado** (L. *digitus*, dedo + *gradus*, paso, grado). Que anda apaleado sobre las dedos y con la parte posterior del pie elevada, compárese con *plantigrado*.

**dihíbrido** (Gr. *di*, dos + *híbrida*, descendencia). Hibrido cuyos padres difieren en dos caracteres distintos; descendencia con dos alelos diferentes en dos loci distintos, como, por ejemplo, A/a B/b.

**dimorfismo** (Gr. *di*, dos + *morphe*, forma). Existencia en la misma especie de dos formas distintas, según color, sexo, tamaño, estructura de ciertos órganos o comportamiento. Existencia de dos tipos de zoides en un organismo colonial.

**dominancia metafisiológica** Estructura de una población grande que comprende numerosas subpoblaciones semiindependientes, llamadas demas, con algún tipo de límite para el movimiento de sus individuos entre las demas. Las demas de una metafisiológica a menudo presentan diferencias geográficas.

**dominancia ligada** (Gr. *domos* + L. *ligatus*, ligado). Miembro del clado de prozoos caracterizados por poseer dos flagelos, uno en la región ectopial y otro en la

posterior; poseer células oideas o con una testa de placas de celulosa.

**diotica** (Gr. *di*, dos + *otios*, casa). Especie que presenta órganos reproductores masculinos y femeninos en individuos diferentes.

**diploide** (Gr. *diplos*, doble + *eidos*, forma). Que posee el número somático (doble, o 2n) de cromosomas; o dos veces el número de cromosomas característicos de los gametos de una especie dada.

**diplo-nadino** (Gr. *diplos*, doble + *naos*, barco, río, similitud). Cualquiera miembro de un clado de protozoos con cuatro citostomas y sin mitocóndrias.

**disacárido** (Gr. *di*, doble + L. *saccharum*, azúcar). Clor de azúcar (como maltosa, maltosa y la sacarosa) que por hidrólisis dan lugar a dos monosacáridos.

**disco basal** Zona aboral de fijación de los plógios de los celostidos; disco pedio.

**disco oral** El extremo superior del póipo de un celostido en el que se encuentra el boca.

**dispersión** Movimiento de organismos desde el lugar en que nacieron hacia una nueva zona geográfica en la que establecen su residencia definitiva. En algunos casos raras los individuos que se están dispersando atraviesan alguna barrera geográfica poco adecuada para establecer en ella su residencia definitiva y dan lugar a una nueva población más allá de dicha barrera.

**distal** Situado lejos del centro del cuerpo al tomar éste como punto de referencia.

**distribución disjunta** Distribución geográfica de una especie de un grupo de especies estrechamente emparentadas en dos o más áreas geográficamente separadas.

**divergencia de caracteres** Diferencias en la morfología o el comportamiento de una especie debido a la competencia con otras especies o a las diferencias de sus ambientes que son diferentes según otra especie esté presente o ausente de una comunidad local.

**diversidad de especies** El número de especies que coexisten en las comunidades y determinados y forman una comunidad ecológica.

**DNA** Véase *dihidroxirribonucleico*.

**DNA complementario** (DNAC) DNA preparado para transcribir la secuencia de bases del mRNA en DNA mediante la transcripción inversa; también llamado DNA copia.

**DNA copia** Véase **DNA complementario**.

**DNA ligasa** Enzima que une los extremos de dos fragmentos separados de DNA.

**DNA recombinante** DNA formado a partir de los DNA de dos especies diferentes, como un virus y un mamífero, combinados en una sola molécula.

**DNAC** Véase **DNA complementario**.

**doble hélice** Estructura fundamental de la molécula de DNA que consiste en dos cadenas de azúcar que se mantienen unidas por la complementariedad de las bases y que forma una estructura tridimensional en hélice alada. Las dos cadenas son antiparalelas y se encuentran 3' de una se sitúa enfrente al extremo 5' de la otra.

**dominancia incompleta** Véase *herencia intermedia*.

**dominante** Alelo que se expresa a pesar de la naturaleza del alelo correspondiente en su cromosoma homólogo.

**donada** (L. *donare*, España). Hacia la espalda o la superficie superior, de un animal.

**donada** Miembro de la clase Trematoda o la clase Monozoa. También ciertos peces planos (orden Platyhelminthes).

**doodecino** (L. *doodec*, cada doce). Por su longitud es aproximadamente la de la anchura de 12 dedos. Primera parte y más corta del segmento dilgado que se extiende entre el pílogo del estómago y el yeyuno.

**duplicación** Producción de una copia extra de material cromosómico que se inserta en un cromosoma individual.

**duración evolutiva** Período de tiempo en que existe una especie o un taxón en el tiempo geológico.

E

**ecclisis** (Gr. *ekbaino*, decaer, escapar). Muerte de la capa cuticular externa, como ocurre en los insectos o los crustáceos.

**ecclisora** (Gr. *ekklisis*, escape). Hormona de la muda en los artrópodos, estimula el crecimiento y la ecclisis, producida por las glándulas protorácicas en los insectos y por los coxígenos y en los crustáceos.

**ecoclina** (Gr. *eklos*, casa + *kline*, inclinación). Gradiente entre biomas adyacentes; gradiente de condiciones ambientales.

**ecología** (Gr. *eklos*, casa + *logos*, discurso). Parte de la Biología que se ocupa de las relaciones entre los organismos y su entorno.

**ecología del comportamiento** Estudio de los comportamientos de las animales destinados a aumentar la supervivencia y la reproducción en el hábitat natural de una población.

**ecosistema** (Gr. *eklos*, casa + sistema). Unidad ecológica que produce por las comunidades bióticas y su entorno abiótico interacción para constituir un sistema estable.

**ecotono** (Gr. *eklos*, casa + *tonos*, tensión). Zona de transición entre dos comunidades ecológicas adyacentes.

**ecrina** o (Gr. *ek*, fuera + *crinis*, serpiente). Tipo de glándula secretora que manipula tejido que produce una secreción acuosa.

**ectodermo** (Gr. *eklos*, fuera + *derma*, piel). Capa celular más externa de un embrión (estrato de gástrula); una de las capas germinales embrionarias; también se usa para referirse a los tejidos derivados de esta capa.

**ectognato** (Gr. *eklos*, fuera + *gnathos*, mandíbula). Carácter derivado compartido por la mayoría de los insectos mandibulados o moluscos no inculcidos o bivalvos.

**ecotélico** (Gr. *eklos*, fuera + *telos*, vicio). Vuelo para la nutrición del embrión poscópulo por células independientes del óvulo, pero que poseen una envuelta común con éste.

**ectoneural** (Gr. *eklos*, fuera + *neuron*, nervio). Sistema nervioso oral (Principal) de los equidostomos.

**ectoparásito** Parásito que reside sobre la superficie externa de su hospedador; compárese con *endoparásito*.

**ectoplasma** (Gr. *eklos*, fuera + *plasma*, forma). Periferia de una célula, o parte del

Cioplana situada directamente por debajo del epitelio celular; compárese con **endoplasma**

**ectotérmico** (Gr. *ektos*, fuera + *therme*, calor). Animal cuya temperatura corporal variable depende del calor atmosférico del ambiente; compárese con **endotérmico**

**ecuación logística** Expresión matemática que describe el crecimiento de una población cuando la curva sigmoides ideal.

**edema** (Gr. *oedema*, hinchazón). Escape de líquido al espacio intersticial, causando hinchazón.

**efecto Bohr** Característica de la hemoglobina que hace que se disocie del oxígeno en mayor grado cuanto más alta es la concentración de dióxido de carbono.

**efecto de macroevolución** Ritmos diferentes de especiación, de extinción, o de ambas, entre linajes que están evolucionando y que pueden influirse a interacciones entre sus distintas propiedades emergentes a nivel de organismo, y los ambientes comparados por dichos linajes; compárese con **selección de especies**

**efecto medio** Parámetro genético cuantitativo para estimar la contribución de cada genito de un alelo cuando el aumento del valor medio de una característica del fenotipo de un organismo determinado (por ejemplo, su altura o su peso) en una población. El efecto medio se calcula a partir de medidas de las frecuencias en la población de todos los genotipos que contienen el alelo y las desviaciones medias de cada clase genotípica a partir del valor medio del fenotipo en el conjunto de la población.

**efecto órgano** Efecto de un órgano, tejido o célula que se activa en respuesta a un estímulo.

**eficiente** (L. *ex*, fuera + *ferre*, llevar). Que plane o surge en un órgano por ejemplo, los potenciales de acción producidos por el cerebro o la sangre que sale de un órgano; compárese con **eficiente**

**eficacia biológica** Grado de idoneidad con respecto a un ambiente particular. La eficacia biológica genera hace referencia a la contribución de los organismos de un genotipo concreto en la siguiente generación; los organismos que tienen una eficacia biológica grande son seleccionados naturalmente y sus características genéticas se hacen prevalentes en la población.

**eficacia biológica inclusiva** Modificación del concepto genético de eficacia biológica que no sólo considera el número de descendientes producidos por los organismos con un genotipo particular, también. Relativo a las consecuencias de estos organismos para la reproducción de sus parentescos próximos. Ya que los parentescos cercanos tienen genes idénticos, un organismo que se reproduce incrementa la eficacia biológica reproductiva de numerosos parentescos aunque éstos no aporcen copia de sus propios genes a las futuras generaciones; dichos organismos pueden tener una gran eficacia biológica inclusiva aunque su eficacia biológica sea

**eficacia biológica relativa** Comparación de dos o más genotipos diferentes en función del número medio de descendientes producidos por individuo en una población. Basándose en la medida de las eficacia biológicas relativas de los genotipos diploides alternativos se pueden deducir analíticamente las eficacia biológicas relativas de cada alelo

**éfraga** (Gr. *Ephra*, ciudad griega). Relativo a la apariencia de castillo. Yema de medida de los polímeros

**éfraga** (L. *agrestis*, desperdicio). Acción de eliminar los materiales no digeridos o los desechos del cuerpo por una ruta normal.

**ejemplar tipo** Ejemplar depositado en un museo que define formalmente el nombre de la especie que representa.

**elección por parentesco** Una extensión de la teoría genética de la selección natural para explicar los comportamientos altruistas que benefician preferentemente a los parentes cercanos; la contribución genética de un individuo a las generaciones futuras se incrementa al favorecer la supervivencia de sus parentes, ya que éstos comparten los mismos genes

**electrón** Partícula subatómica con carga negativa y de masa  $9.1066 \times 10^{-31}$  gramo.

**elefancia** Tipo de cáncer de pulmón degenerado causado por una infección crónica por las filarias *Wuchereria bancrofti* y *Brugia malayi*

**elección** (Gr. *elision*, acene + *lysis*, conducir). Células de los análisis que contienen gases y que se forman a partir del tejido clonalmente

**elevación continental** Sedimentos submarinos gruesos acumulados en la base del tallo continental.

**embriogénesis** (Gr. *embryo*, embrión + *genesis*, origen). Origen y desarrollo del embrión; embriogénesis

**energencia** (L. *ex*, fuera + *ergere*, sumergir). Energía de un organismo, o sus sistemas biológicos (a nivel molecular, celular, de organismo o de especie) que no pueden ser medidas en forma. Pertenecen a las partes que las componen por separado o combinadas; esas propiedades se denominan **propiedades emergentes**.

**ensena** (L. *emarginatus*, muesca). Mueve desde un área a otra para establecer residencia.

**emulsión** (L. *emulsa*, orreado). Coloide en el que ambas fases son líquidas.

**encefalitis** (Gr. *encephalos* dentro = cabeza, cerebro). Tipo de pequeños neuropéptidos cerebrales opiáceos.

**endémico** (L. *en*, en + *demos*, pueblo). Característico de cierta región o país, nativo de una zona concreta; no introducido.

**endotérmico**, a (Gr. *endon*, dentro + *ergon*, trabajo). Relativo a una reacción química que requiere energía; que absorbe energía.

**endo** (Gr. *endon*, dentro). Proceso medial en un organismo que se reproduce incrementa la eficacia biológica reproductiva de numerosos parentescos aunque éstos no aporcen copia de sus propios genes a las futuras generaciones; dichos organismos pueden tener una gran eficacia biológica inclusiva aunque su eficacia biológica sea

**endocitos** (Gr. *endo*, dentro + *kytos*, conducto hueco). Incorporación de materiales por fagocitosis, pinocitosis, endocitosis por medio de receptores y endocitosis por gemación (no específica).

**endocitos por medio de receptores** Mecanismo de endocitosis por el que se unen a los receptores de la superficie en entrantes revestidos por clatrina.

**endocrinal** (Gr. *endon*, dentro + *chondros*, cartilago). Que se produce a partir del cartilago; especialmente la formación de hueso.

**endocrino**, a (Gr. *endon*, dentro + *krisinon*, separación). Relativo a la vía celular que conduce al conducto y que libera sus sustancias directamente a la sangre o a la linfa.

**endotermo** (Gr. *endon*, dentro + *therm*, piel). Carga general más intensa de un embrión, a partir de la cual se formará el tubo digestivo primitivo, también se refiere a los desechos desviados de dicha lámina embrionaria.

**endoesqueleto** (Gr. *endon*, dentro + *skelatos*, duro). Esqueleto o estructura de soporte situada en el interior de los tejidos vivos de un organismo; compárese con **exo esqueleto**.

**endogamia** Tendencia entre los miembros de una población a aparearse preferentemente con parentes próximos.

**endogato** (Gr. *endon*, dentro + *gnathos*, mandíbula). Carácter (dentocentral) en los insectos, que se presenta en los Ordenes Díptera, Colelembos y Pretera, en los cuales las mandíbulas y navajas están separadas por el paladar.

**endolecto** (Gr. *endon*, dentro + *lektos*, violeta). Huevo en el que el vello para la alimentación del embrión se coloca en el interior de la propia célula hueca.

**endolifina** (Gr. *endon*, dentro + *limpha*, agua). Líquido que ocupa la mayor parte del laberinto membranoso del oído de los vertebrados.

**endometri** (Gr. *endon*, dentro + *metra*, útero). Membrana mucosa que tapiza el útero.

**endoneúsa restrictiva** Intensa que rompe la molécula de DNA en una secuencia de bases determinadas.

**endoparásito** Parásito que reside en el interior del cuerpo de su hospedador; compárese con **ectoparásito**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla o forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endopodio**, **endopodito** (Gr. *endon*, dentro + *podion*, pies, pata, pata, pie). Rama medial de un apéndice birrámpico de los crustáceos.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

**endoplasma** (Gr. *endon*, dentro + *plasma*, mezcla, forma). Porción de endoplasma que rodea al núcleo; compárese con **ectoplasma**.

internas del cuerpo tales como el corazón y los vasos sanguíneos.

**endotérmico** (Gr. *endon*, dentro + *therme*, calor). Animal cuya temperatura corporal está determinada por el calor producido por su propio metabolismo; compárese con **ectotérmico**.

**endozoico** (Gr. *endon*, dentro + *zoon*, animal). Animal que vive dentro de otro; parásito interno (principalmente gusano parásito).

**energía libre** La energía disponible para realizar un trabajo en un sistema químico.

**enlace covalente** Unión química en la cual los electrones se comparten entre los átomos.

**enlace disulfuro** Enlace covalente entre los átomos de azufre en las proteínas (aminoácidos). Formación de dichos enlaces entre dos cisteínas no contiguas de un polipéptido que estabiliza la estructura terciaria de una proteína, enlaces entre cisteínas de diferentes polipéptidos para dar lugar a la estructura cuaternaria de una proteína.

**enlace iónico** Enlace químico formado por la transferencia de uno o más electrones desde un átomo a otro; característico de las sales.

**enlace peptídico** Enlace covalente entre los aminoácidos en una cadena polipeptídica y que se forma eliminando un OH del grupo carboxilo de un aminoácido y un H del grupo amino de otro para crear un grupo amida  $-CO-NH-$

**enquistamiento** Proceso de formación de un quiste.

**enterocéc**, **enterocolona** (Gr. *enteron*, tubo digestivo + *keulos*, hueco). Tipo de celoma que se forma a partir de un saco mesodérmico en el endodermio del tubo digestivo primitivo.

**enterocélula** Formación embrionaria del mesodermo por invaginaciones en forma de saco a partir del blastocélulo, que se expanden hasta obliterar el blastocélulo y formar una gran cavidad, el celoma.

**enterocelomados** (Gr. *enteron*, tubo digestivo + *koloma*, cavidad + *ing*, ant. estado de). Animales que poseerían enterocelo, como los equidarmos o los vertebrados.

**enteron** (Gr. *enteron*, intestino). Cavidad digestiva.

**entocéfalo** (L. *entos*, dentro + *L*, cabeza, cerebro). Una de las tres capas, junto con el ectodermio y el endodermio, de una yema de medusa en desarrollo en una colonia de hidrocéfalo; el entocéfalo deriva del ectodermio y a partir de él se producen los músculos lisos y estriados de la medusa.

**entomología** (Gr. *entomoi*, insecto + *logos*, discurso). Estudio de los insectos.

**entramado** Prolongaciones entremezcladas de una célula en filara y el tubulo celular en algunos protozoarios.

**entropía** (Gr. *en*, en + *tropos*, giro, cambio). En un sistema, cantidad de energía no utilizable para realizar un trabajo.

**enzima** (Gr. *enzymos*, fermento, de *en*, en + *zyme*, levadura). Sustancia producida por las células vivas, capaz de afectar reacciones químicas específicas, como hidrólisis, oxidación o reducción, pero que no se altera en el proceso; catalizador biológico.

**eocios** (Gr. *eos*, amanecer + *kytos*, conducto hueco). Grupo de amebas que actualmente se clasifican entre las arqueobacterias, pero posiblemente pertenecían a un grupo hermano de las eucariotas.

**epidermis** (Gr. *epi*, sobre + *derma*, piel). Capa externa de la piel, de origen ectodérmico y no vascularizado, en los vertebrados; equívocamente conoestratificado.

**epididimo** (Gr. *epi*, sobre + *dymios*, testículo). Parte enrollada del espermatocidio situado junto al testículo.

**epigenénesis** (Gr. *epi*, sobre + *genesis*, nacimiento). Concepto embriológico (generalmente aceptado) que considera al embrión como un organismo que se desarrolla y diferencia paso a paso a partir de un estado inicial; aparición progresiva de partes nuevas no preexistentes como tales en el grupo original.

**epigenética** (Gr. *epi*, sobre + *genesis*, nacimiento). Estudio de la relación entre el genotipo y el fenotipo debido a los procesos del desarrollo.

**epiléptico** Relativo a la zona superior del ambiente pelágico y que recibe mayor luz que las zonas situadas en la base de los linóticos.

**epípodo**, **epípodo** (Gr. *epi*, sobre + *podis*, posición, pie). Proceso lateral del propódulo de los apéndices de los crustáceos; a menudo modificado como branquia.

**epitaxia** (Gr. *epi*, sobre + *taxis*, permanecer). Prevención o inhibición de la expresión de un alelo de un locus por un alelo de otro locus.

**epístoma** (Gr. *epi*, encima + *stoma*, boca). Pliegue sobre la boca presente en algunos invertebrados; que lleva el proceso.

**epitelial** Célula que cubre una superficie libre o tapiza un conducto o una cavidad.

**epitelio**, **epitelio** (Gr. *epi*, sobre + *nos*, lleno del). Epitelio simple de células planas multicelulares.

**epitelio olfativo** Superficie de tejido quimiosensorial especializado situada en las cavidades nasales de los vertebrados acuáticos y terrestres.

**epitelio**, **epitelio** (Gr. *epi*, sobre + *nos*, lleno del). Epitelio simple de células planas multicelulares.

**epitelio**, **epitelio** (Gr. *epi*, sobre + *nos*, lleno del). Epitelio simple de células planas multicelulares.

**epitelio**, **epitelio** (Gr. *epi*, sobre + *nos*, lleno del). Epitelio simple de células planas multicelulares.

**epitelio**, **epitelio** (Gr. *epi*, sobre + *nos*, lleno del). Epitelio simple de células planas multicelulares.

**epitelio**, **epitelio** (Gr. *epi*, sobre + *nos*, lleno del). Epitelio simple de células planas multicelulares.

**epitelio**, **epitelio** (Gr. *epi*, sobre + *nos*, lleno del). Epitelio simple de células planas multicelulares.

**epitelio**, **epitelio** (Gr. *epi*, sobre + *nos*, lleno del). Epitelio simple de células planas multicelulares.

**equilibrio puntual** Modelo de evolución en el que el cambio morfológico evolutivo es discontinuo y está asociado sobre todo a sucesos genéticos intrínsecos y discretos de especiación que producen la evolución filigranada; hay un estancamiento morfológico evolutivo de las especies entre episodios de especiación; compárese con **gradualismo filético**.

**eritroblasto** (Gr. *erythro*, rojo + *blastos*, gemer + *osis*, enfermedad, L. *Matris*, relativo al feto). Enfermedad del recién nacido que se presenta cuando una madre Rh-negativa desarrolla anticuerpos contra la sangre Rh-positiva del feto. Véase **grupo sanguíneo**.

**eritrocitos** (Gr. *erythro* = rojo, conducto hueco). Célula sanguínea roja; contiene hemoglobina para transportar oxígeno desde los pulmones o las branquias hasta los tejidos, en los mamíferos, donde el núcleo durante su formación mientras que en el resto de los vertebrados lo conserva.

**esbozo** (Ger. origen, fundación). Forma rudimentaria; primordio.

**escáldas** (Gr. *skala*, azada, zapatera). Espinas rectas y rígidas en la cabeza de los linóticos.

**escamas cicloideas** (Gr. *kyklos*, círculo). Escamas dérmicas delgadas de recubrimiento de algunos peces; los márgenes posteriores son lisos.

**escamas ctenoides** (Gr. *ctena*, átomo, línea). Escamas dérmicas delgadas de recubrimiento de algunos peces; los márgenes posteriores descubiertos tienen espines filares.

**escamas glandulares** (Gr. *gomas*, bello). Escamas óseas gruesas y en forma de rombo de algunos peces óseos, no están plajadas.

**escamas plicoides** (Gr. *plax*, plañ, plañ). Escamas dérmicas gruesas y en forma de rombo de algunos peces óseos, no están plajadas.

**escifitoma** (Gr. *skyplos*, copa + *stoma*, boca). Estado en el desarrollo de un cnidario escifoso inmediatamente posterior a la fijación de la larva al sustrato; forma pólipa de un escifozoo.

**escisión reparadora** Procedimiento por el que los helios que pueden reparar ciertos daños (formación de dímeros en su DNA).

**esclerito** (Gr. *skleros*, duro). Placa o espícula dura, química o calcárea; una de las placas que sustentan y protegen el exoesqueleto de los artrópodos; especialmente en los insectos.

**escleeroblasto** (Gr. *skleros*, duro + *blastos*, gemer). Antecito especializado de las esponjas, que forma las espículas.

**escleerocilo** (Gr. *skleros*, duro + *kytos*, vesícula hueca). Antecito de las esponjas que secreta las espículas.

**escleerocito** (Gr. *skleros*, duro). Relativo a la cubierta más externa del globo ocular.

**escleeróna** (Gr. *skleros*, endurecido). Proteína insoluble y de color oscuro que impregna la cutícula de los artrópodos.

**escleerización** Proceso de endurecimiento de la cutícula de los artrópodos por la formación de enlaces de sustrato entre las cadenas peptídicas de moléculas proteicas adyacentes.

**escléico** (Gr. *skelos*, gusano, larva). Extremo anterior, también llamado cabeza, de un cestodo; está provisto de ventosas y, en algunos casos, garfios, y a partir de él se desarrollan las nuevas progóndes en sentido posterior.

**esclero** (L. *sclerum*, bolsa). Materia que constituye los escleritos en la mayoría de los mamíferos.

**esclerolito** (L. *scialito*, tipo de pez). Triterpeno hidrocarbónico ácido líquido, presente en el aceite del hígado de los álbidos.

**esfinfer** (Gr. *sfionfer*, faja de *sfingera*, azar fuertemente). Músculo anular cúbico que cierra una abertura tubular por constricción.

**especiación** (L. *species*, clase, tipo). Proceso o suceso evolutivo por el cual surge una nueva especie.

**especiación allopátrica** Hipótesis según la cual se forman especies nuevas por separación de especies ancestrales en subpoblaciones geográficamente aisladas que desarrollan **barreas reproductivas**, produciéndose una divergencia evolutiva independiente a partir del ancestro común.

**especiación parapátrica** Especificación de linajes de una población para formar especies separadas en la que no se solapan las distribuciones geográficas de los linajes que se están separando pero están en contacto a lo largo de sus "fronteras". Este discutido modo de especiación contrasta con la especiación allopátrica y con la especiación simpátrica.

**especiación por vicarianza** Formación de especies allopátricas por la aparición de barreras físicas que fragmentan una especie en poblaciones geográficamente aisladas. Compárese con la especiación por un evento fundador, en la que se necesita que una población nueva se establezca por un movimiento extraño de individuos a través de una barrera geográfica, en la que las condiciones son muy desfavorables, hasta un territorio que antes no estaba ocupado por la población parental.

**especiación simpátrica** Especificación de linajes de una población para formar especies independientes durante la cual los linajes que se están separando ocupan una misma zona geográfica. Es un modo controvertido de especiación que contrasta con la especiación allopátrica y con la especiación parapátrica.

**especie** (L. *species*, clase, tipo concreto). Grupo de individuos que se reproducen entre sí, tienen un ancestro común y están aislados de otros grupos desde el punto de vista reproductivo; unidad taxonómica más alta que genera y designada por un binomio formado por los nombres genérico y específico.

**especie clave** Especie (típicamente depredadora) cuya eliminación conduce a una reducción de la diversidad de especies de una comunidad.

**especies hermanas** Especies reproductivamente aisladas que son tan similares morfológicamente que hay dificultades o son imposibles de distinguir por sus caracteres morfológicos.

**espermataca** (Gr. *sperma*, semilla + *theca*, caja). Cavidad de los órganos reproductores

fenémenos para la recepción y el almacenamiento del espermia.

**espermátida** (Gr. *sperma*, semilla + *entós*, forma). Estado de crecimiento de una célula reproductora masculina que deriva de la división de un espermatozoo secundario, da lugar a un espermatozoo.

**espermatozoide** (Gr. *sperma*, semilla + *zytos*, conducto hueco). Estado de crecimiento de una célula reproductora masculina, da lugar a una espermátida.

**espermátidos** (Gr. *sperma*, *parmatós*, semilla + *pheren*, línea). Cápsula o paquete que contiene espermia, producida por los machos de varios grupos de artrópodos y unos pocos vertebrados.

**espermátogénesis** (Gr. *sperma*, semilla + *genesis*, origen). Formación y maduración de los espermatozoides.

**espermátogonia** (Gr. *sperma*, semilla + *gonis*, descendencia). Precursor de una célula reproductora masculina madura; da lugar directamente a un espermatozoo.

**espicula** (L. *dum*, de *spica*, punta). Una de las pequeñas piezas esqueléticas, calcáreas o silíceas de esponjas, radiolarios, corales blancos y helosomas.

**espiráculo** (L. *spiraculum*, de *spirare*, respirar). En los artrópodos, abertura al exterior de una tracheola de una de las aberturas pareadas de la cabeza de los elasmobranchios para el paso del agua. Abertura exhalante de la cámara branquial de los peces pulmonares.

**espongina** (L. *spongia*, esponja). Material fibroso de colágeno que forma el entramado esquelético de las desmospóngas.

**esporoblasto** (Gr. *spongia*, esponja + *blastos*, brote, yema). Célula de las esponjas que produce espongina, una proteína.

**esporooque** (Gr. *spongia*, esponja + *oidios*, hueco). Cavidad central de las esponjas.

**esporogonio** (Gr. *spongia*, esponja + *gonis*, conducto hueco). Célula de las esponjas que creta esporogonas.

**esporozoo** (L. *concepi*, estructura enraizada + *ozos*, lleño del). De estructura reticular, porosa o parecida a una esponja.

**esporozoos** **esporozoos** (Gr. *sponja*, semilla + *zytis*, bolsa). Estado larvario en el ciclo vital de los trematodos; se forma a partir de un metacordio.

**esporogonia** (Gr. *sponja*, semilla + *gonis*, nacimientos). División múltiple que produce esporozoos después de la formación del zigoto.

**esporozoo** (Gr. *sponja*, semilla + *zoo*, animal + *ivis*, suño que indica parte del cuerpo). Estado del ciclo vital de muchos protozoos esporozoos que liberados por el ovocisto.

**esqueleto hidroscálico** Masa fluida o de parénquima encerrada por una pared muscular que proporciona el soporte necesario para la acción de músculos anagónicos; por ejemplo, el parénquima de los actinómetros y el líquido perivisceral de los pseudocelenterados sirven como esqueletos hidroscálicos.

**esquistosomas** (Gr. *schistos*, dividido, + *soma*, cuerpo, + *zitis*, tremado). Infestación de la sangre con miembros del género *Schistosoma*.

**esquizocele** **esquizocele** (Gr. *schizo*, de *schizen*, dividir + *kylos*, cavidad), una

Celoma formado por división y abscisión del mesodermo embrionario. Sustantivo. **esquizocele** **esquizocele**, animal que posee esquizocele, como los anélidos y los moluscos. Adj. **esquizocelico**, que relacionado con un celoma formado por abscisión del mesodermo.

**esquizocelico** Formación embrionaria del mesodermo como cordones celostómicos entre el ectodermo y el endodermo; la fragmentación y el abscisión de estos cordones producen el espacio celostómico.

**esquizogonia** (Gr. *schizen*, dividir + *gonis*, semilla). División asexual múltiple.

**estabollado** (Gr. *statis*, permanente + *blatos*, germe). Cápsula bicóncava que contiene las células germinales, producida por la mayoría de los ectoprozoos de agua dulce durante la generación. Bajo condiciones favorables germina para dar lugar a un nuevo zooid.

**estaciostio** (Gr. *statis*, permanente + *zytis*, vejiga). Órgano sensorial del equilibrio; cavidad celular llena de líquido que contiene uno o más gránulos (estaciostios) que sirven para señalar la dirección de la gravedad.

**estallito** (Gr. *statis*, permanente + *litos*, piedra). Corpúsculo calcáreo que descansa sobre el eje de un triducto de uno de los estaciostios.

**estefogó** (Gr. *stegos*, estrecho + *phago*, comer). Que se alimenta de pocos tipos de alimentos.

**estrolabio** (Gr. *stegos*, estrecho + *balis*, silla). Relativo a los animales acuáticos con poca tolerancia a los cambios de la concentración salina del entorno.

**estromio** (Gr. *stegos*, estrecho + *zygos*, lugar). Relativo a un organismo con un estrecho margen de adaptabilidad a los ambientes salinos, que vive en una distribución ambiental reducida.

**estrogonátrula** (Gr. *stegos*, sólido + *gonater*, estómago + *L. ula*, diminutivo). Tipo de glándula sólida, como la plámina de los endriados.

**esterno** (L. *sternum*, esternón). Placa ventral de un segmento de artrópodo, anterior de los vertebrados.

**estero** **estero** (Gr. *steros*, sólido + *L. ol*, de *oleum*, aceite). Una de las clases de compuestos orgánicos con un esqueleto molecular de cuatro anillos de carbono unidos, incluye al colesterol, las hormonas sexuales y adrenocorticales y la vitamina D.

**estromata** (Gr. *steros*, sólido, duro). Estructura en forma de red de los oscúlcos endoesqueléticos en los equinodermos.

**estete** (Gr. *statis*, prenda). Receptor fotosensitivo de la cancha de un quión (filo Moluscos).

**estigma** (Gr. *stigma*, marca, tatuaje). Foseta ocular de ciertos protozoos. Aparado de ciertos artrópodos. Arrestrés.

**estímulo señal** En etología, una característica (por ejemplo un sonido, una forma o un color particular) cuya percepción provoca un patrón de conducta estereotípica.

**estración** (L. *aestivas*, pasar el verano). Estado de latencia durante el verano, cuando las formas inactivas son capaces de escapar de alimentos, riesgo de deshidratación o ambas cosas. El metabolismo y el ritmo respiratorio se hacen lentos.

**estólón** (L. *stolo*, *stolus*, vástago). Expansión en forma de raíz de la pared del cuerpo, que da lugar a yemas, las cuales se pueden desarrollar como nuevos zooides, con lo que se forma un nuevo compuesto en el que los zooides actúan como unidades por el estólón. Se encuentra en algunos tipos de colonias de anélidos, hidrozoides, ectoprozoos y ascidias.

**estoma** (Gr. *stoma*, boca). Abertura semejante a una boca.

**estomocorda** (Gr. *stoma*, boca + *chorda*, cordón). Esqueleto axial de la pared dorsal de la cavidad bucal hacia el interior de la proboscidea de los hemibranchios; dividenciado bucal.

**estramenopilo** (L. *stramen*, paja + *pilus*, pelo). Cualquiera miembro de un clado de protozoos con crestas mitocondriales tubulares, y que generalmente presentan "pelos" tubulares de tres partes sobre un flagelo anterior largo.

**estrategia evolutiva estable** Aplicación de la teoría matemática de los juegos para evaluar si un sistema de comportamientos sociales está de acuerdo con la evolución de comportamientos "tramposos" que podrían tener en peligro su establecimiento.

**estrato** (L. *stratum*, estrato). Nivel; denota un sistema social que podría persistir durante largos períodos del tiempo evolutivo debido a su prevalencia al competir con otras estrategias que podrían originarse.

**estribo** (L. *stapes*, estribo). hueso más interno del oído medio con forma de horca.

**estro** (L. *ostrum*, tribuna, fenebre). Período de celo de la hembra asociado a la ovulación. Tiempo de máxima receptividad sexual.

**estrubiación** (Gr. *strobilos*, alfiler). Repetición lineal de individuos, como en los escifozoos (Cnidarios), o de conjuntos de órganos reproductores, como en los cestodos (filo Platyelminthes).

**estrobilo** (L. *strobilos*, piña). Estado en el desarrollo de los cnidarios escifozoos. También cadena de progóndes en los cestodos.

**estroma** (Gr. *stroma*, envoltura). Tejido conjuntivo de soporte que constituye el armazón de un órgano animal. armazón membranoso de los glóbulos rojos y otras células.

**estructura custanaria** Referida a una proteína formada por más de una cadena polipeptídica; la configuración tridimensional dada a la formación de puentes entre grupos de aminoácidos adyacentes localizados en cadenas polipeptídicas diferentes.

**estructura de edades** Relación de las edades de los individuos de una población en un momento y lugar concretos.

**estructura primaria** Referida a una proteína, la secuencia de aminoácidos de una cadena polipeptídica. Referida a los ácidos nucleicos, la secuencia de bases de la molécula.

**estructura secundaria** Referida a una proteína, la configuración tridimensional formada por enlaces en ángulo entre aminoácidos adyacentes de una cadena polipeptídica. Una estructura secundaria común es la de hélice alfa, en la que se forma una hélice que gira, como si fuese un tornillo, en el sentido de las agujas del reloj.

**estructura terciaria** Referida a una proteína, la configuración tridimensional formada por enlaces entre grupos de aminoácidos localizados en diferentes regiones de una cadena polipeptídica. Los puentes disulfuro entre dos cisteínas son un ejemplo de este tipo de enlaces.

**estuario** (L. *aestuarium*, estuario). Brazo de mar donde la marea se encuentra con una corriente de agua dulce.

**etología** (Gr. *ethos*, carácter + *logos*, discurso). Estudio del comportamiento animal en ambientes naturales.

**euclariano**, **euclariano**, **euclariano** (Gr. *eu*, verdadero + *karyon*, núcleo). Organismo cuyas células contienen uno o varios núcleos rodeados por membranas, compárese con **procarionte**.

**euclariano** (Gr. *eu*, verdadero + *chroma*, color). Parte de la cromatina que se titra menos fuertemente que la heterocromatina; contiene genes activos.

**eumetazoos** (Gr. *eu*, verdadero + *zoo*, animal). Cualquiera animal pluricelular con capas germinales diferenciadas que forman tejidos verdaderos; animal con un grado de organización superior al celular.

**euploidía** (Gr. *eu*, verdadero + *plóis*, múltiple). Presencia de uno o más juegos completos de cromosomas en el núcleo celular, incluye la **haploidía**, la **diploidía** y la **poliploidía**.

**eurifago** (Gr. *eurys*, ancho + *phagien*, comer). Que come una gran variedad de alimentos.

**eurilabio** (Gr. *eurys*, ancho + *bolis*, sal). Capaz de tolerar amplias variaciones de la concentración de sal en el agua.

**euritópico** (Gr. *eurys*, ancho + *topos*, lugar). Relativo a un organismo con una amplia área de distribución ambiental.

**eusocialidad** División de las tareas reproductivas entre los miembros de una población o una especie. Las generaciones se solapan y los individuos no reproductores ayudan a cuidar a sus parientes que viven. Las hormonas machas abejas y algunas avispas son eusociales.

**euteilia** (Gr. *euteia*, económica). Condición de un organismo compuesto por un número constante de células o de núcleos en todos los individuos adultos de una especie, como en los rotíferos, los acantocéfalos y los nemátodos.

**evacuación** (L. *evacu*, fuera + *vacina*, vaina). Saliente en forma de saca o partir de una estructura hueca.

**evento fundador** Establecimiento de una nueva población por un pequeño número de individuos (a veces una única hembra portadora de huecos fertilizados) que se dispersan desde su lugar de origen parental dirigidos a una nueva localidad que está geográficamente aislada de la población parental.

**evolución** (L. *evolvo*, desplegar; desarrollar). La evolución orgánica comprende todos los cambios en las características y la diversidad de los seres vivos sobre la Tierra a través de su historia.

**evolvibilidad** Oportunidad que la evolución morfológica confiere al desarrollo de un linaje que puede tener una gran variedad de núcleos semi-independientes de desarrollo que pueden expresarse en varias etapas de la

ontogenia y en diferentes posiciones físicas en el cuerpo. Por ejemplo, la evolución de las extremidades de los tetraposidos pospone la expresión ectópica de módulos genéticos del desarrollo que normalmente se expresan en la columna vertebral.

**exaptación** Opción evolutiva de un carácter orgánico o molecular para un carácter biológico no relacionado con el origen evolutivo de dicho carácter. Las plumas de las aves se consideran como una exaptación para el vuelo, ya que se desarrollaron antes de la capacidad de volar, pero resultaron útiles para ello después de haberse originado; compárese con **adaptación**, las plumas de las aves se consideran como una adaptación relacionada con esta función biológica de la termoregulación.

**exclusión competitiva** Principio ecológico que establece que dos especies cuyos nichos son muy similares no pueden coexistir indefinidamente en la misma comunidad; una especie se ve abocada a la extinción por competencia con la otra.

**exergónico** (Gr. *exo*, fuera de + *ergon*, trabajo). Reacción que libera energía.

**exito** (Gr. *exo*, fuera). Prolongación lateral del extremo de un artrópodo.

**exocitosis** (Gr. *exo*, fuera + *kytos*, conducto hueco). Transporte de sustancias desde el interior al exterior celular.

**exocortico** (Gr. *exo*, fuera de + *kortex*, separar). Tipo de glándula que libera su secreción a través de un conducto; compárese con **endocortico**.

**exoesqueleto** (Gr. *exo*, exterior + *skeleton*, duro). Estructura de soporte producida por el ectodermo o la epidermis; externa y no conectada por tejido vivo; compárese con **endoesqueleto**.

**exón** (Gr. *exo*, exterior). Parte del RNA mensajero transcrito a partir del DNA que contiene una porción de la información necesaria para el producto génico final.

**exopod**, **exopodito** (Gr. *exo*, exterior + *podis*, pie). Rama lateral del apéndice birrámeo de los crustáceos.

**exopterigoteo** (Gr. *exo*, exterior + *pteron*, ala, pluma). Insecto en el que los pteronios alares se desarrollan externamente durante los estados ninfales; posee metamorfosis hemimetábola.

**experiencia** (L. *experiri*, intentar). Ensayo realizado para defender o refutar una hipótesis.

**exteroreceptor** (L. *exter*, exterior + *receptor*, cogido). Órgano sensorial exterior por estímulos que proceden del mundo exterior al organismo.

**extinción crónica** Extinción en masa que tuvo lugar hace unos 65 millones de años en la que se produjo la extinción del 76% de las especies extintas, incluidos los dinosaurios; marca el final de la era Mesozoica.

**extinción en masa** Un intervalo relativamente corto de tiempo geológico en el que se produce la extinción de una gran parte (75-95%) de las especies o de taxones de mayor rango de manera casi simultánea.

**extinción preónica** La extinción en masa que se produjo hace 245 millones de años en la que se extinguieron el 96% de las

especies existentes; marca el final de la era Paleozoica.

**extremo 3'** Extremo de una molécula de ácido nucleico con un grupo hidroxilo unido al carbono 3' del azúcar terminal. La síntesis de un ácido nucleico consiste en la adición de nucleótidos en este extremo de la molécula. Su opuesto es el extremo 5'.

**extremo 5'** Extremo de una molécula de ácido nucleico con un grupo fosfato unido al carbono 5' del azúcar terminal. Su opuesto es el extremo 3'.

**extrosoma** (*L. estrinus*, sacar + soma, cuerpo). Cualquier orgánulo mesoenterico que los protozoos utilizan para sacar algo de su cuerpo celular.

**F**

**factor de necrosis tumoral** Citocina cuyas fuerzas más importantes son los macrófagos y los linfocitos T de colaboración, es el principal mediador de la inflamación.

**factor de transcripción** Una molécula eucariote o una proteína que se unen a un cromosoma en un locus para activar o inhibir la síntesis del RNA complementario de ese gen.

**factor extrínseco** Variable ambiental que influye sobre las propiedades biológicas de una población, como las que se observan en el número de individuos o en la tasa de crecimiento.

**factores dependientes de la densidad** Componentes ambientales abióticos, como los depredadores o los parásitos, cuyos efectos sobre una población varían en función del número de organismos de la población.

**factores independientes de la densidad** Componentes ambientales abióticos, como los fuegos, las inundaciones o los cambios de temperatura, cuyos efectos sobre una población no varían en función del número de organismos de la población.

**FAD** Abreviatura de flavin adenínucleotido, aceptador de electrones en la cadena respiratoria.

**flagelito** (*Gr. phagén, comer + flagos, conducto hueco*). Cualquier célula que engloba y digiere microorganismos o otras partículas.

**flagelotilo** (*Gr. phagén, comer + flagos, conducto hueco*). Capera de una partícula al ser englobada por un flagelito o un protozo.

**flagonato** (*Gr. phagén, comer + soma, cuerpo*). Vesícula citoplásmica limitada por membrana que contiene material alimenticio captado por fagocitosis.

**flagotrofo** (*Gr. phagén, comer + trophé, nutrirse*). Organismo heterótrofo que ingiere partículas sólidas para alimentarse.

**faringe** (*Gr. pharynx, faringe*). Parte del tubo digestivo situada entre la cavidad bucal y el esófago que, en los vertebrados, es común a los sistemas respiratorio y digestivo. Las hermandades branquiales de los cefalocordados abren al exterior desde ella.

**fascículo** (*L. fasciculus*, haz pequeño). Haz pequeño, usualmente hace referencia a un conjunto de fibras musculares o axones nerviosos.

**fasmidio** (*Gr. phasma*, aparición, fantasma). Cada uno de un par de glándulas o estructuras sensoriales del extremo posterior de ciertos nemátodos.

**fenotipo** (*Gr. phainéin, mostrar*). Características visibles o expresadas de un organismo, influenciadas por el genotipo, aunque no se expresen todos los genes de éste.

**fermentación** (*L. fermentum*, fermento). Transformación enzimática, en ausencia de oxígeno, de sustancias orgánicas, principalmente hidratos de carbono, produciendo compuestos como alcoholes, ácidos y dióxido de carbono.

**ferromona** (*Gr. pherein, transportar + bormón, excitante*). Sustancia proteíca liberada por un organismo y que influye en el comportamiento o en los procesos fisiológicos de otro.

**fibra** (*L. fibra*, hilo). Célula fina y alargada o una banda de material protoplásmico producida o secretada por una célula y exterior a ella.

**fibrilar** (*L. fibrilla*, fibra pequeña). Compuesto o perteneciente a las fibrillas o las fibras.

**fibrilla** (*L. fibra*, hilo). Banda de protoplasma producida por una célula y situada en su interior (filopodia o falo).

**fibroína** Proteína que forma una red o malla atrapando eritrocitos para formar un coágulo de sangre. El fibrinógeno es su precursor.

**fibrosis** Deposition de tejido conjuntivo fibroso en áreas localizadas, durante el proceso de reparación tisular o para aislar una fuente de antígenos.

**fijación de nitrógeno** (*Gr. nitrogon, agua gasosa + gen, productar*). Reducción del nitrógeno molecular a amoniaco realizada por ciertas bacterias y cianofitas, a menudo seguida de nitrificación, es decir, la oxidación del amoníaco a nitrato y nitrato por otras bacterias.

**filamento simple** Hede libre de un tubique interno (septo) de los que dividen la cavidad gastrovascular en una cámara; está dotado de nematocitos y células glandulares.

**filopatilo** (*Gr. phylon, raza, tribu*). Categoría filogenética y clase de las clasificaciones taxonómicas, que agrupa a los organismos con un origen común y que comparten un mismo patrón fundamental de caracteres.

**filogenia** (*Gr. phylon, tribu, raza + genesis, origen*). Origen y diversificación de una especie o la historia evolutiva de un origen y diversificación, generalmente se representa como un dendrograma.

**filopodo\*** (*Gr. phylon*, raza + podos, pelo, pie). Apéndice en forma de boca que los crustáceos branquiopodos utilizan para nadar.

**filopodo\*** (*Gr. phylon*, raza + podos, pelo, pie). Tipo de pseudopodio fino y que se puede retirar pero no unirse para formar una red.

**fisiología** (*L. physisiologia*, ciencia natural). Rama de la Biología que estudia los procesos orgánicos y los fenómenos del organismo o cualquiera de sus partes, o un proceso fisiológico particular.

**fisión** (*L. fisis, división*). Reproducción asexual por división del cuerpo en dos o más partes.

**fisión binaria, bipartición** Modo de reproducción asexual en el cual el animal se divide en dos individuos aproximadamente iguales.

**fisión múltiple** Modo de reproducción asexual de algunos eucariontes unicelulares en el que el núcleo se divide más de una vez antes de que se produzca la citocinesis.

**fitófago** (*Gr. phytos, planta + phagein, comer*). Organismo que se alimenta de plantas.

**fitoflagelados** Miembros de la antigua clase Phytomyxozoa compuestos de flagelados parecidos a algunos eucariontes unicelulares.

**flagelo** (*L. flagellum*, látigo). Organulo locomotor en forma de látigo.

**FMN** Abreviatura de flavín mononucleótido, grupo prostético de una proteína (flavoproteína) y transportador de electrones en la cadena respiratoria.

**fondo genético** Cualquier conjunto de los alelos de la totalidad de los genes de una población.

**foraminíferos** (*L. foraminis*, hueco + ferre, que lleva). Amebas granulorreticuladas que tienen un caparazón con numerosas aberturas.

**fosfagén** Término que designa a la fosfolactona (derivado de creatina) y al fosfoglutamato (derivado de glutamato), que se almacenan y se pueden utilizar como fuentes de enlace fosfato de alta energía.

**fosfolípido** Un complejo lípido-éster-fosforilico como la lecitina, presente en todas las células.

**fosfolípido** Fosfolípido.

**fostato** (*Gr. nitrogon, agua gasosa + gen, productar*). Reducción del nitrógeno molecular a amoniaco realizada por ciertas bacterias y cianofitas, a menudo seguida de nitrificación, es decir, la oxidación del amoníaco a nitrato y nitrato por otras bacterias.

**fótilo** Cualquier resaca o impresión de un tacto o la historia evolutiva de un origen y diversificación, generalmente se representa como un dendrograma.

**fótiica** Zona del agua oceánica iluminada por el sol y habitada por organismos fotosintéticos.

**fotoautótrofo** (*Gr. phōs, luz + trophé, nutrirse + trophos, que se alimenta*). Organismo que requiere luz como fuente de energía para realizar una cavidad orgánica a partir de sustancias primas inorgánicas.

**fototaxis** (*Gr. phōs, luz + taxis, apuntar*). Simbiosis de hidratos de carbono a partir de un estado de carbono y agua en las células con clorofila expuestas a la luz.

**fotoxista** (*Gr. phōs, luz + taxis, orden, disposición*). Taxis en la que la luz es el estímulo ordenador. Tendencia involuntaria de un organismo a acercarse (positiva) o alejarse (negativa) de la luz.

**fotótrofo** (*Gr. phōs, luz, luz + trophé, nutrición*). Organismo capaz de usar CO<sub>2</sub> en presencia de luz como fuente de energía metabólica.

**fofoing** Cominación de las ábras de respiración y alimentación de un organismo por excrementos, sedimentos u otros materiales. También, acumulación de organismos marinos solitarios en el caso de un bote o barco de tal forma que dificultan su avance por el agua.

**fova** (*L. fossa*, pequeña fosa). Fosa o depresión pequeña específicamente la (fovea central es una pequeña zona de la retina de algunos vertebrados en la que sólo hay conos y que constituye un punto de visión aguda).

**fragmentación del hábitat** Aparición de barreras geográficas que dividen la antigua distribución geográfica continua de las poblaciones de una especie. Este fenómeno incrementa las tasas evolutivas de formación de especies y de extinción de especies.

**frecuencia alélica** Estimación de la proporción de gametos producidos en una población (depósito genético) que contienen una forma alélica concreta de un gen dado.

**fusiforme** (*L. fusus*, tubo, conducto, forma). Con forma de tubo, que se hace más estrecho hacia ambos extremos.

**G**

**gameto** (*Gr. gamos*, matrimonio). Célula sexual haploide y madura; generalmente se pueden distinguir los gametos masculinos de los femeninos. Óvulo o espermatozoido.

**gametocito** (*Gr. gametes, esposos + cito, conducto hueco*). Célula madre de un gameto; gameto inmaduro.

**ganadio** (*Gr. ganadios*, pez pequeño). Agregación de tejido nervioso que contiene los cuerpos de las células nerviosas.

**gastrole** (*Gr. gaster, estómago + levis, está*). Cavidad oral o vital en forma durante la gasterulación y que se transforma en el tubo digestivo del adulto; también llamado arquentero.

**gastrodermis** (*Gr. gaster, estómago + derma, piel*). Revestimiento de la cavidad digestiva de los cnidarios.

**gastrofago** (*Gr. gaster, estómago + phagos, comer*). Célulo ciliado en la pared del estómago cardíaco del cangrejo de río y otros malacostráceos, antes de la muda.

**gastrotrófico** (*Gr. gaster, estómago + trophé, nutrirse*). En los hidradores, póipo con función alimentaria; hidarant.

**gástrico** (*Gr. gaster, estómago + L. gula, diminutivo*). Estado embrionario, generalmente con forma de saco, cuyas paredes tienen dos capas de células y rodean una cavidad orgánica a partir de una sola abertura (blastoporo) con una sola abertura (blastoporo).

**gastrofagía** (*Gr. gaster, estómago*). Proceso mediante el cual un animal temprano de meraszo (o tratado) en el sistema, adquiriendo primero dos y luego tres capas celulares.

**gel** (de gelatina, del *L. gelare*, congelar). Estado de un sistema coloidal en el que las partículas sólidas forman la estructura y el medio líquido la fase discontinua.

**gamación** Reproducción en la que el protoplasma de los padres y sus descendientes inicialmente más pequeños que ellos. La falta de separación de la prole de los padres lleva a la formación de una colonia.

**gamete** (*Gr. gamos, unión. L. gula, diminutivo*). Unidad reproductora asexual, heredada a un quítese, de las esponjas calcáreas; que se forma en verano u otoño y es incapaz de sobrevivir al invierno.

**Gr. (genus, descendencia)** Sinónimo de ácido nucleico (normalmente DNA) que codifica una secuencia de RNA o un polipéptido funcional.

**gen estructural** Gen portador de la información para elaborar una proteína.

**gen supresor de tumores** Algunos productos actúan como represores de la división celular, estimulando la apoptosis, de modo que evitan la transmisión de clones genéticos, mediante el retraso de la progresión de las fases del ciclo celular o por otros mecanismos.

**género** (*L. genus, raza*). Grupo de especies relacionadas con un rango taxonómico intermedio entre familia y especie.

**genes de polaridad segmental** Genes que controlan la polaridad de las células para especificar las estructuras anteriores y posteriores de un segmento.

**genes gap** Genes que se expresan en regiones amplias a lo largo del eje anteroposterior de un embrión en desarrollo (por ejemplo, los que producen la cabeza, el tórax y el abdomen en *Drosophila*), las mutaciones dan origen a la omisión de una de algunas segmentos.

**genes homeóticos** (*Gr. homotói*, igual, parecido). Genes, reconocidos a través de mutaciones, que dirigen el desarrollo de segmentos homólogos especícos.

**genotipo** (*Gr. genos, descendencia. L. omo, grupo abstracto*). Todo el DNA de un cuerpo haploide de cromosomas (genoma nuclear), orgánulos (genoma mitocondrial, genoma cloroplástico) o virus. El genotipo vivo, que en algunos virus está constituido por RNA en lugar de por DNA).

**genómica** Mapa y secuenciación del genoma (genómica estructural). La genómica funcional es el desarrollo y aplicación del genoma o la aproximación experimental al funcionamiento de los genes. La genómica funcional utiliza la información derivada de la genómica estructural.

**genoteca** En biología molecular, un conjunto de clones que constituyen un reclutamiento. Obtenido a partir del genoma de un organismo, al que representa.

**genotipo** (*Gr. genos, descendencia + typos, forma*). Constitución genética y latente de un organismo; conjunto total de los genes presentes en la célula de un organismo, incluyendo los plásmidos.

**gervivitelario** (*L. germen, yema + vitellus, vitelo*). Asociación íntima del ovario (germanario) y la estructura productora de vitelo (vitelario) en los rotíferos.

**gestación** (*L. gestare*, llevar). Período durante el cual se lleva la descendencia en el útero.

**ginamrodorfo** (*Gr. geras, herencia + amro, macho + trophé, nutrirse*). Formo de reproducción que muestra caracteres de ambos sexos en diferentes partes del cuerpo; por

ejemplo, en un organismo con simetría bilateral el lado izquierdo puede mostrar características de un sexo y el derecho del otro sexo.

**glándula androgénica** (*Gr. aner, macho + glandula*). Una de las glándulas de los crustáceos que provoca el desarrollo de las características masculinas.

**glándula antenatal** Glándula excretora de los crustáceos situada en el metástamo anterior.

**glándula verde** Glándula excretora de ciertos crustáceos; glándula antenatal.

**glándula vitelaria, o vitellogena** Vesícula vitelaria.

**glándulas calcificadoras** Glándulas de las lombrices de tierra que secretan iones calcio para el desarrollo.

**glándulas de Meibin** Glándulas de función desconocida que rodean el oviposito de los crustáceos y los conodontos.

**glándulas glandulares** Estructuras segmentarias de los anfibios acuáticas relacionadas con la secreción de sustancias defensoras.

**glándula lacrimal** (*L. lacrimis*, lágrima). Estructuras de los vertebrados terrestres que secretan lágrimas para lubricar los ojos.

**glándulas protostomias** Glándulas del tipo de las ascocelas que producen la locomoción de la muda (edición).

**glándulas repugnatorias** (*L. repugnans*, repugnante). Glándulas que segregan una sustancia nociva para la defensa o el ataque, por ejemplo, en los milipés.

**globulinas** (*L. globus, globo, balón + ulus, sufijo que denota una tendencia*). Gran grupo de proteínas compactas y de elevado peso molecular, en el que están incluidas las inmunoglobulinas (anticuerpos).

**glomerulo** (*L. glomerus*, pelota). Bacinco de capilares que se proyectan hacia el exterior del corpúsculo renal en un riñón. También se refiere a masa de tejido esponjoso en la protuberancia de los hemocélulas, presuntamente con función excretora. También concentración de fibras nerviosas en el tálamo o el tálamo olfativo.

**gloquiado** (*Gr. glōkis, parvo + idón, diminutivo*). Estado larvato bivalvo de los moluscos pelecipodos dulcícolas.

**glucógeno** (*Gr. glykos, dulce + genes, producido*). Polisacárido que constituye la principal forma de almacenamiento de hidratos de carbono en los animales, el almidón animal.

**glucólisis** (*Gr. glykōs, dulce + lysis, rotura*). Rotura enzimática de la glucosa (en especial el D-glucopirano) en derivados fosforilados con liberación de energía.

**glucosaminoglicano** (*Gr. glykōs, dulce + nos, nuevo + germen, origen*). Síntesis de glucosa a partir de precursores proteicos o lipídicos.

**glucosaminoglicano** (*Gr. glykōs, dulce + aminó + sacchar, azúcar*). Polisacárido importante en el metabolismo celular de los organismos vivos, dextrosa.

**gnathobase** (*Gr. gnathos, mandíbula + base*). Base del maxilar inferior de ciertos apéndices en algunos artrópodos, generalmente sirve para sujetar o trazar simetria.

**gnathostomatia** (*Gr. gnathos, mandíbula + stoma, boca*). Vertebrados con mandíbulas.

**gónada** (N.L. *gonad*, órgano sexual primario). Órgano que produce gametos (ovario en la hembra y testículo en el macho).

**gonogámico** (N.L. *gonos*, órgano sexual primario + *gamogon*, dar de caso). Zootele reproducción de un hidrulo colonial (Cnidaria).

**gonoducto** (Gr. *gonos*, progenesis + *ductus*, conducto). Conducto que comunica una gónada con el exterior.

**gonóforo** (Gr. *gonos*, progenesis + *phoros*, llevar). Estructura sexual reproductora que se desarrolla a partir de tejidos reducidos en algunos hidrúcos; puede quedar retenido por la colonia o ser liberado.

**gonoporo** (Gr. *gonos*, progenesis + *poros*, abertura). Poros que forman de muchos invertebrados.

**grado** (L. *gradus*, paso). Nivel de complejidad de un organismo o de la zona adaptativa característica de un grupo de organismos evolutivamente relacionados.

**gradualismo** Una parte de la teoría de la evolución de Darwin que postula que la evolución se produce por la acumulación a lo largo del tiempo de pequeños cambios en las poblaciones, por lo general durante períodos de tiempo geológicos muy largos, aunque a la idea de que la evolución puede producirse por cambios grandes, discontinuos o macrorracionales.

**gradualismo fenotípico** Hipótesis que propone que los nuevos rasgos, incluso los que son muy diferentes de los ancestrales, se producen por una serie de pequeños pasos graduales y acumulativos.

**gradualismo filético** Modelo de evolución en el cual el cambio morfológico evolutivo es continuo y acumulativo, y se da, principalmente, en especies o linajes "sin ramificar" durante largos períodos de tiempo geológico; compréese con **equilibrio puntuado**.

**gradualismo poblacional** La observación de las nuevas variantes genéticas que se han establecido en una población por sus frecuencias crecientes a través de sucesivas generaciones, inicialmente de uno o pocos individuos y finalmente caracterizando a la mayoría de la población.

**granulocitos** (L. *granulus*, pequeño grano + Gr. *lykos*, emboscado, hueca). Leucocitos (neutrófilos, eosinófilos y basófilos) portadores de "gránulos" (vacuolas) en su citoplasma que se tiñen profusamente.

**granulorretículo** (L. *granulus*, pequeño grano + *reticulum*, red). Cualquier miembro de un grupo de protistas con pseudópodos ramificados en forma de red; están incluidos los foraminíferos.

**gránulos de paramita** (Gr. *para*, al lado de + *mitos*, molero, molido). Órgánulos que contienen la sustancia de reserva similar al almidón denominada paramita; están presentes en algunas algas y en los flagelados.

**grasa parda** Tejido adiposo rico en mitocondrias y productor de calor en los vertebrados endotérmicos.

**gregario** (L. *gregus*, rebaño). Que vive en grupos o mandadas.

**gremio** (l. medieval *gilde*, impuesto, tributo). Especie de una comunidad que se reparten los recursos por una característica característica para evitar la superposición de nichos y la competencia, por ejemplo los pinzones de Darwin de las islas Galápagos cuyos picos son de diferentes tamaños y se han especializado para aprovechar semillas de distinto tamaño.

**grupo distinguido más pequeño** Criterio general para la categoría de especie, más o menos compartido por todos los conceptos formales de especie, según el cual una especie es una población o un linaje de poblaciones con una historia de descendencia común. La violación de este criterio puede llevar a confusiones en la distinción de especies y otros taxones de mayor rango.

**grupo externo** En estudios de sistemática filogenética (cladística), especie o grupo de especies emparentadas pero no incluidas dentro del taxón cuya filogenia se estudia, que se utiliza para polarizar la variación de caracteres y "marcar" el árbol filogenético.

**grupos hermanos** La relación entre un par de especies o taxones de mayor rango que, filogenéticamente, son los parientes más cercanos más próximos.

**grupos sanguíneos** Tipos de sangre humana definidos por antígenos particulares de la membrana de los eritrocitos, determinados genéticamente y que producen aglutinación cuando se mezclan sangres de grupos incompatibles; se designan como A, B, O (eres). AB. No negativo, Rh positivo y otros.

**guania** (del quechua, *huano*, estiércol). Base pórtica blanda y cristalina, C, N, O, presente en varios tejidos animales y en el agua y otros excrementos animales.

**H**

**hábitat** (L. *habitare*, habitar). Lugar donde normalmente vive un organismo o los individuos de una población.

**habituación** Tipo de aprendizaje en el que la exposición continua a un mismo estímulo produce una disminución de las respuestas; contrasta con **sensibilización**.

**halterio** (Gr. *halter*, salto). En los dípteros, pequeña estructura cilíndrica a cada lado del metatórax y que representa las alas potenciales, se interponen los órganos sensoriales del equilibrio, también llamados balancines.

**haplodiploidía** (Gr. *haplois*, único + *diploidia*, doble + *eidos*, forma). Tipo de reproducción en la que se producen machos haploides por partenogénesis y hembras diploides a partir de huevos fertilizados.

**haploide** (Gr. *haplois*, único). Número reducido, o *n*, de cromosomas típicos de los gametos y que en el número diploide, o *2n*, de las células somáticas. En ciertos grupos, algunos animales maduros pueden tener un número haploide de cromosomas.

**heterocálico** (Gr. *heteros*, cerca + *kalos*, bueno). Brazo especializado, a veces autónomo, que sirve como órgano copulador masculino en los celofitados.

**hélice alfa** (L. *helicis*, espiral + Gr. *alpha*, primero). Disposición helicoidal primaria de la molécula de DNA; orientación regular en espacial de la cadena polipeptídica en las proteínas; estructura secundaria de las proteínas.

**heliozoo** (Gr. *helicis*, sol + *zoon*, animal). Término descriptivo para una anemia de agua dulce, denominada oestrosis.

**hemeritina** (Gr. *hemera*, sangre + *erythros*, rojo). Pigmento respiratorio férreo, de color rojo, presente en la cutícula de algunos poliquetos, apoliquetos, priapulidos y briozooides.

**hemidesmosoma** (Gr. *hemis*, medio + *desmos*, unión + *zoma*, cuerpo). Placa en forma de botón compuesta de proteínas transmembrana situada en la base de las células y que sirve como anclaje a las anclas a las capas de tejido conjuntivo subyacentes.

**hemimetabolo** (Gr. *hemis*, medio + *metabole*, cambio). Relativo a la metamorfosis gradual en el desarrollo de los insectos, sin estado de pupa.

**hemitógamo** (Gr. *hemis*, medio + *zygote*, unión). Tipo de filogenia que indica la transmisión cromosómica del sexo en los que un sexo (llamado sexo heterogámico) tiene una única copia de un cromosoma sexual, mientras que los sexopares de las individuos heterogámicos sólo tienen una copia de todos los genes situados en dicho cromosoma sexual.

**hemocele** (Gr. *haima*, sangre + *koelma*, cavidad). Espacio corporal principal en los artrópodos que se forma por la unión del celoma y el blastoceloma; en el embrión, contiene la sangre (hemolinfa).

**hemoglobina** (Gr. *haima*, sangre + L. *globulinus*, glóbulo). Pigmento respiratorio férreo presente en los glóbulos rojos de los vertebrados y en el plasma sanguíneo de muchos invertebrados; compuesto formado por un grupo hemo ferroporfirinato y proteínas globulares.

**hemolinfa** (Gr. *haima*, sangre + L. *lymphá*, agua). Líquido del celoma o hemocele de algunos invertebrados que representa la sangre y la linfa de los vertebrados.

**hemozoa** (Gr. *haima*, sangre + *zoon*, animal). Producto de algas invertebradas que se alimentan de células invertebradas.

**hepático** (Gr. *hepatikos*, del hígado). Relativo al hígado.

**herbivorismo** Condición de los animales que se alimentan de plantas; destrucción de la biomasa de las plantas por los organismos que se alimentan de ellas.

**herbívoro** (L. *herba*, hierba + *vorare*, devorar). Organismo que se alimenta de plantas.

**herencia** (L. *heres*, heredero). Transmisión completa de los rasgos biológicos de los padres a los descendientes.

**herencia cuantitativa** Véase **herencia poligénica**.

**herencia de los caracteres adquiridos** La idea de Lamarck, actualmente rechazada, según la cual los organismos, para hacer frente a las exigencias de su ambiente, desarrollan nuevas adaptaciones que son heredadas por sus descendientes.

**herencia de partículas** Teoría de la herencia según la cual los factores hereditarios son entidades discretas que no se mezclan cuando se transmiten, como los factores punzados identificados en los experimentos de Mendel.

**herencia intermedia** Herencia en la que los alelos alternativos de un gen no tienen unas relaciones de dominancia sencilla, por lo que los heterocigotos muestran un carácter intermedio, o distinto, del que presentan los homocigotos para cada alelo.

**herencia poligénica** Herencia de caracteres influida por múltiples alelos, los caracteres muestran una variación continua entre los extremos, generalmente descendiendo sus intermedios entre los dos padres, también conocida como **combinación** y **herencia cuantitativa**.

**hermafroditismo** (Gr. *hermafrodite*, que contiene ambos sexos, de la mitología griega Hermífrodis, hijo de Hennes y Arrodia). Organismo con órganos reproductores funcionales masculinos y femeninos. El **hermafroditismo** se puede referir a una alteración en animales usualmente unisexuales que indica que esta es la condición normal de la especie.

**hermapítopo** (Gr. *herma*, arched + *typos*, marca). Relativo a los corales formadores de arrecifes.

**heterocera** (Gr. *heteros*, diferente + *keras*, cuerno). En algunos pees, cola con el lóbulo superior más grande que el inferior y con el extremo de la columna vertebral a menudo incluido en el lóbulo superior, como en los tabacoños.

**heterocoto** (Gr. *heteros*, diferente + *kont*, polo). Término relativo a las células flageladas con dos flagelos anteroposteriores, uno largo y dirigido a distancia *delante*, y otro corto, liso y dirigido hacia atrás.

**heterocromatina** (Gr. *heteros*, diferente + *chroma*, color). Cromatina que se une intensamente y que parece representar áreas genéticamente inactivas.

**heterocronía** (Gr. *heteros*, diferente + *chronos*, tiempo). Cambio evolutivo relativo al tiempo de aparición o a la tasa de desarrollo de los caracteres desde el ancestro a los descendientes.

**heterodonto** (Gr. *heteros*, diferente + *odont*, diente). Animal cuyos dientes están diferenciados en incisivos, caninos y molares para distintas funciones.

**heterobolus** (Gr. *heteros*, diferente + *bolos*, biomasa). Miembro de un tipo de prozoos en el que la mayoría de los miembros pueden adoptar el aspecto tanto de una anebla como de un flagelado.

**heterostaco** (Gr. *heteros*, diferente + *stacois*, concha). Grupo extinto de peces con una armadura dérmica, sin mandíbulas y sin aletas pares, que vivieron desde el paleozoico hasta el Devónico.

**heterotopia** Cambio evolutivo a la posición física de una estructura o de un proceso del desarrollo en el plan morfológico de un organismo.

**heterotrofa primaria** Hipótesis según la cual los primeros microorganismos que evolucionaron obtenían los nutrientes a

partir de un ambiente en el que no había orgánismos autótrofos.

**heterotrofo** (Gr. *heteros*, diferente + *trophos*, que se alimenta). Organismo que obtiene del ambiente materias primas orgánicas e inorgánicas para sobrevivir; incluye a la mayoría de los animales y a las plantas que no efectúan la fotosíntesis.

**heterozigoto** (Gr. *heteros*, diferente + *zygote*, unión). Organismo en el que los cromosomas homólogos contienen formas alternativas (normalmente dominante y recesiva) de un determinado alelo de un genotipo formado por la unión de gametos con distinta constitución alélica.

**hexamerito** (Gr. *hex*, seis + *meros*, parte). Que posee seis partes; específicamente, a menudo basada en seis platas, o múltiplo de seis.

**hialino** (Gr. *hyalin*, cristal, opaco, cristalino, translúcido). Como sustantivo, material claro, cristalino, no estructurado, presente, por ejemplo, en el cartilago, el cuerpo vítreo, la mucina y el gliotegón.

**hibernación** (L. *hibernus*, invernal). Calidad, especialmente en los mamíferos, de pasar los inviernos en un estado letárgico en el que la temperatura corporal desciende casi hasta el punto de congelación y el metabolismo baja hasta niveles cercanos a cero.

**hibridación** Cruce natural o artificial entre poblaciones genéticamente diferentes, como por ejemplo entre distintas variedades o especies.

**hibrido** Relativo a la descendencia que procede de cruce entre poblaciones genéticamente diferentes, como por ejemplo entre distintas variedades o especies.

**hibridoma** (contracción de híbrido y mieloma). Producto que se obtiene cuando se fusionan una célula normal y otra de mieloma (cáncer), que tiene algunas características de una célula normal.

**hídrante** (Gr. *hydra*, agua + *antos*, holo). Zootele de alimentación de un hidrúco que vive en un tubo.

**hídrido de carbono** (L. *carbón*, carbon + Gr. *hydra*, agua). Compuesto formado por carbono, hidrógeno y oxígeno de fórmula generalizada C<sub>n</sub>H<sub>m</sub>O<sub>n</sub>; alcohol o otros derivados de alcoholes polihídricos, con átomos de hidrógeno y oxígeno en sus cadenas de los descendientes.

**hidrococo** (Gr. *hydra*, agua + *kaulos*, tallo de una planta). Pedúnculo o "tallo" de una colonia de hidrúcos; parte que queda tras la hidrotrofia.

**hidrococo** (Gr. *hydra*, agua + *ankis*, hueco). Segundo compartimento telomérico de los equidermos; el hidrococo emerge de la agua al sistema vascular acuifero.

**hidrococales** Miembros del filo Cnidaria, clase Hidrúcos, con un esqueleto calcáreo.

**hidrogénomas** (Gr. *hydra*, agua + *genos*, descendencia + *soma*, cuerpo). Organismo celular anaerobio positivamente derivado de una mitocondria.

**hidrotrofia** Forma pólipa de un cnidario en oposición a la forma medusa. Cualquier especie de la clase Hidrúcos, orden Hidrúcos.

**hidrotísis** (Gr. *hydra*, agua + *tysis*, rotura). Descomposición de un compuesto químico

por adición de agua; división de una molécula en sus componentes, de manera que los productos adquieran hidrógeno y grupos hidroxilo.

**hidrotrofia** (Gr. *hydra*, agua + *trofia*, raza). Esclerita en forma de rita que que une al hidrotrofo con el austario.

**hidrotrofa** (Gr. *hydra*, agua + *phoria*, hola, trasladar). Forma de hidrotrofia de la Trofozoa.

**hidroxilo** (hidrogeno + oxígeno, -ilo). Que contiene un grupo OH; un ion cargado negativamente producido por los ácidos en agua.

**hioandriamorfismo** (Gr. *hyoides*, en forma de la letra griega épsilon + *andros*, forma + L. *metamorfosis*). Hueso derivado del arco branquial superior de la forma parte de la articulación de la mandíbula inferior de los peces y que se transforma en el estribo del oído de los vertebrados amniotas.

**hiperosmótico** (Gr. *hyper*, sobre + *osmos*, impulso). Relativo a una solución cuya presión osmótica es mayor que la de otra solución con la que se compara; contiene mayor concentración de partículas disueltas e incorpora agua cedida por una solución con menos partículas a través de una membrana semipermeable; compréese con **hiposmótico**.

**hiperparasitismo** (Gr. *hyper*, sobre + *parasito*, unido + *sis*, acción). Forma de parasitismo en la que un parásito es parasitado por otro parásito.

**hiperpoliarización** Cambio de voltaje, en sentido negativo, que puede medirse a través de una membrana plasmática (véase **potencial de membrana**). Permite la transmisión de una señal a lo largo de las células excitables, como las neuronas, las musculares y las sensoriales.

**hipersensibilidad inmediata** Reacción inflamatoria que se basa principalmente en la inmunidad humoral.

**hipersensibilidad retardada** Reacción inflamatoria basada principalmente en la inmunidad celular.

**hipertrofia** (Gr. *hyper*, sobre + *trophi*, nutrición). Crecimiento anormal del tamaño de un órgano o de una parte de un organismo.

**hipodermis** (Gr. *hydo*, bajo + L. *dermis*, piel). Capa celular secretora de la cutícula, y situada bajo ella, en los anélidos, los artrópodos y otros invertebrados.

**hipofisis** (Gr. *hypo*, bajo + *physis*, crecimiento). Glándula pituitaria.

**hiposmótico** (Gr. *hypo*, bajo + *osmos*, impulso). Relativo a una solución cuya presión osmótica es menor que la de otra solución con la que se compara o que se toma como parón; contiene menor concentración de partículas disueltas y pierde agua durante la ósmosis; compréese con **hiperosmótico**.

**hipostoma** (Gr. *hypo*, bajo + *stoma*, boca). Nombre que se aplica a diversas estructuras en varios invertebrados (por ejemplo leones y girarapas), localizadas en la parte posterior o en el área ventral de la boca.

**hipotálamo** (Gr. *hypo*, bajo + *thalamos*, cámara interior). Parte ventral del encéfalo anterior, anclada bajo el talamo; uno de los centros del sistema nervioso autónomo y de la regulación neuroendocrina.

- hipótesis** (Gr. *hypóthesis*, fundamento, suposición) Afirmación o pregunta que puede ser probada mediante observaciones o experimentación.
- histogénesis** (Gr. *histos*, tejido + *genesis*, desarrollo) Formación y desarrollo de tejidos.
- histología** (Gr. *histos*, tejido, tejido + *logos*, estudio) Estudio de la anatomía microscópica de los tejidos.
- histona** (Gr. *histos*, tejido). Cualquiera de las proteínas similares presentes en el núcleo celular y que se unen al DNA. Por hidrólisis las histonas producen una proporción alta de aminoácidos básicos; son características de animales.
- holometabolía** (Gr. *holo*, completo + *metabolé*, cambio) Metamorfosis completa durante el desarrollo.
- homocero** (Gr. *homos*, igual, parecido + *L. ceros*, pelo) Usado en el sentido de bien alimentado. Secuencia de 180 pares de bases altamente conservativa que se encuentra en los genes homeóticos de las especies reguladoras de los genes que codifican proteínas que regulan el desarrollo.
- homocero** (Gr. *homos*, similar + *stasis*, estado). Mantenimiento del estado interno por autorregulación.
- homeotermo** (Gr. *homos*, similar + *therme*, calor) Animal que posee una temperatura corporal casi uniforme, regulada independientemente de la temperatura ambiental.
- homólogo** (L. *homo*, *hominis*, hombre). Miembro de la familia Homínidae, en la que se incluyen chimpancés, gorilas, orangutanes, humanos y otras formas descendientes de su ancestro común más reciente.
- homótipos** Pertenencia a la superfamilia Hominoidea, que agrupa a primates como los simios y el hombre.
- homocero** (Gr. *homos*, igual + *keras*, cola). Que es fibrosa y se refiere a estructuras similares y la columna vertebral actual de la mitad de su base, como en la mayoría de los peces teleosteo.
- homocero** (Gr. *homos*, igual + *edous*, dentro). Animal con todos los dientes de forma similar.
- homocero** (Gr. *homo*, algaolgo). Homología (Gr. *homologos*, de acuerdo con). Similitud de partes u órganos de organismos diferentes debido a un desarrollo evolutivo a partir de la parte u órgano correspondiente en un antecesor temo y, generalmente, a un origen embrionario similar. También se puede referir a cromosomas apareados, la homología serada en la correspondencia en el mismo individuo de estructuras repetidas que tienen el mismo origen y desarrollo, como los apéndices de los artrópodos. Adj., homólogo.
- homología seriada** Véase homología.
- homología** (Gr. *homologos*). Coincidencia de los miembros de un conjunto de estructuras homólogas o cada miembro de una pareja de cromosomas homólogos.
- homología seriada** Homología topográfica entre características (moleculares, morfológicas, del comportamiento u otras) de distintas

- especies o poblaciones que no representa exactamente parientes que tienen historia evolutiva común (+ similitud no homológica); se produce por un paralelismo evolutivo o una convergencia; se manifiesta por una incongruencia entre distintos caracteres en un cladograma o árbol filogenético.
- homocero** (Gr. *homos*, igual + *agostos*, unido). Organismo que tiene alólos idénticos para uno o más Ecs. Adj., homocérico.
- homona juvenil** Hormona producida por los cuerpos alata de los insectos, entre sus efectos es impedir el mantenimiento de las características larvales o ninfales durante el desarrollo.
- homona protorectotrópica** Hormona secretada por el cerebro de los insectos que estimula a las glándulas proretoricas para que secreten hormona de la muda (ecdósina).
- hospedador definitivo** Hospedador en el que tiene lugar la reproducción sexual de un simbiose; si éste no presenta reproducción sexual, el hospedador es el que el simbiose se reproduce; compárese con **hospedador intermediario**.
- hospedador intermediario** Hospedador en el que se desarrolla el simbiose, pero sin que éste madure ni se reproduzca sexualmente; compárese con **hospedador definitivo**.
- huevo amniótico** Huevo con cámara de los vertebrados que posee cuatro membranas (vaso vitelino, amnios, corion y alantoide).
- humoral** (L. *humor*, líquido) Relativo a una secreción endocrina.
- iccionarios** (Gr. *ichthyo*, pez, + *anor*, lago). Réplicas acústicas de los insectos por tener el cuerpo parecido al de las arietas, pero con la cola en sentido vertical y los ojos grandes.
- imago** Insecto adulto y sexualmente maduro.
- imago** (L. *imago*, apariencia). Patrón de aprendizaje típico y usualmente estético que aparece pronto en la vida de un miembro de una especie social, y explica el reconocimiento de su propio especie; puede suponer una atracción hacia el primer objeto móvil vivo.
- inducción** (L. *inductio*, atractivo). Organismo nativo de una región concreta, no introducido.
- inducción** (L. *inductio*, *inductor*, guiar). Replanteamiento hecho por la partícula A la general, es decir, derivado una afirmación general (hipótesis) basada en observaciones individuales. En embriología, la atracción de los destinos celulares como resultado de la interacción con las células vecinas.
- inducción secundaria** Especificación del destino de las células por interacciones con células que no pertenecen a la región del inductor primario del embrión.
- inductor** (L. *inductor*, *inductor*). En embriología, tejido o célula que provoca la diferenciación de otro tejido u órgano.
- inflamación** (L. *inflammar*, de *flamma*, llama) Parte de la respuesta inmunitaria innata que se produce en el lugar de la lesión por el agente o en el tejido dañado. Se produce una cascada de sucesos que provocan

- la activación de las células fagocíticas y la liberación de mediadores de respuesta inflamatoria. La zona se hincha, enrojece y duele durante este proceso.
- infracilar** (L. *infra*, bajo + *cilla*, pestaña). Organismo situado inmediatamente bajo las cillas en los protozoos ciliados.
- infundibulo** (L. *infundibulum*, embudo). Tipo de célula de la neurofisiología que une la hipófisis con el diencefalo.
- ingresión** (L. *ingressus*, penetrar). Migración de células desde la superficie de un embrión hacia el interior de éste durante el desarrollo.
- inmunidad** Capacidad de los tejidos de un organismo para reconocer y defenderse contra lo extraño (inmisor). La **inmunidad innata** es el mecanismo de defensa que no depende de una exposición previa o respuesta inmunitaria que la **inmunidad adquirida** es específica contra un material ajeno, requiere de un cierto tiempo para desarrollarse y se produce de manera más rápida e intensa en la respuesta secundaria.
- inmunobiología** (L. *immunis*, libre + *biología*, glub). Cualquier proteína de un grupo de ellas producida por las células B y las células plasmáticas, que participa en la respuesta inmunitaria combinándose con el antígeno que ha estimulado su producción. Anticuerpo.
- innato** (L. *innatus*, no nacido). Característica basada total o parcialmente en la constitución genética o epigenética.
- instar**, **inmudo** (L. *instar*, forma). Estado, entre dos mudas sucesivas, en la vida de un insecto o otro artrópodo.
- instinto** (L. *instinctus*, impulso). Conducta estereotipada, predecible y programada genéticamente. Puede implicar un aprendizaje.
- intercalar** (L. *inter*, entre + *cellula*, cámara). Que ocurre entre las células del cuerpo.
- interferón** Varias citoquinas codificadas por los desinfectantes. Patrón de inmunidad innata y en la inflamación.
- interlequina-1** Citoquina producida por los macrófagos que estimula a los linfocitos T, y a los mastocitos.
- interlequina-2** Citoquina producida por los linfocitos T de colaboración que provoca la proliferación de las células B y T y aumenta la actividad de las células asesinas naturales (células NK).
- interlequina** Serie de citoquinas producidas a cada lado por la célula del sistema inmunitario, como los macrófagos, las células T y B, y también por las células endoteliales y los fibroblastos. Sus células alana son varios tipos de leucocitos y otras células relacionadas con el aumento de la respuesta inmunitaria. Reciben el nombre de interferonas cuando se cree que sólo eran producidas por los leucocitos y que sus células diana también estaban limitadas a otros leucocitos.
- interespecifico** (L. *inter*, entre + *specie*, permanece). Situado en los insectos o especie entre estructuras, como células.
- intracilar** (L. *intra*, dentro + *cellula*, cámara). Que ocurre dentro de una o más células del cuerpo.

- intrón** (L. *intra*, dentro) Porción de RNA mensajero que se sitúa entre partes de DNA que no formarán parte del RNA mensajero maduro y, por ello, no codifica una secuencia de aminoácidos en la producción de una proteína.
- invertebro** (L. *intra*, dentro + *vertebr*, verte). Parte anterior estrecha de los simpulocidos que puede ser retráida al interior del tronco.
- invaginación** (L. *in*, en + *augina*, vaina). Entrante de una línea de tejido para formar una estructura en forma de saco.
- inversión** (L. *invertire*, invertir). Volver del revés, como en la embriogénesis de las esporas; también inversión en el orden de los genes o inversión de un segmento cromosómico.
- ión** Atomo o grupo de átomos con una carga eléctrica neta positiva o negativa debido a la pérdida o a la ganancia de electrones.
- iridóforo** (Gr. *iris*, arco u iris del ojo). Cromatóforo iridociano o planado que contiene cristales o placas de guanina u otra porfina.
- irritabilidad** (L. *irritare*, provocar). Propiedad general de todos los organismos que supone la capacidad de responder a los estímulos o a los cambios del entorno.
- isogametos** (Gr. *isos*, igual + *gametos*, espora). Gametos de los vasos lilioides de las vellosidades intestinales; como adjetivo, relativo a la leche.
- isolecito**, **isolectico** (Gr. *isos*, igual + *lektos*, visible) Relativo a un zigoto (o huevo) cuyo vitelo se encuentra distribuido uniformemente. Homolectico.
- isomórfico** Líquido que tiene la misma presión osmótica que otro líquido, de referencia.
- isotónico** (Gr. *isos*, igual + *tonikos*, tensión). Relativo a soluciones que poseen una presión osmótica igual o semejante; isotónico.
- isotopos** (Gr. *isos*, igual + *topos*, lugar). Cada uno de las diferentes formas de un elemento químico con el mismo número atómico pero distinta masa atómica.
- itropararidad** Estrategia vital en la que los individuos de una población normalmente se reproducen más de una vez antes de morir; compárese con **semelparidad**.
- jerarquía de dominancia** Escala social formada por una conducta agonística en la cual los individuos se asocian unos con otros y algunos de ellos tienen mejor acceso a los recursos que los demás.
- jerarquía** **inclustra** Patrón en el que las especies están ordenadas en series de cladus más inclusivos de acuerdo con la distribución taxonómica de las sinapomorfias (clasificación jerarquizada).

- Kwaschikoor** (de China). Demencia que afecta por el consumo excesivo de hidratos de carbono y muy pobre en proteínas.
- L**
- laborito** (L. *laboratus*, laberinto). Oído interno de los vertebrados, compuesto por una serie de espacios y túbulos llenos de líquido (laberinto membranoso) suspendidos en el interior de unas cavidades óseas (laberinto óseo).
- laberintodonto** (Gr. *labryntus*, laberinto, + *odons*, odontos, dientes). Grupo de tetrápodos del Paleozoico en el que se incluyen los temnozóos y los antrocoarúridos.
- labio** (L. *labium*, labio). En los insectos, borde inferior formado por la fusión del segundo par de máxilas.
- labro** (L. *labrum*, labio). Borde bucal superior de los insectos y crustáceos situado por delante o sobre las mandíbulas; también se refiere al borde externo de la abertura de la concha de un gasterópodo.
- lacración postlarval** Tipo de ontogénesis que se da en algunas anémonas, una forma de plasmación.
- lactico** (L. *lacticus*, leche). Como sustantivo, uno de los vasos lilioides de las vellosidades intestinales; como adjetivo, relativo a la leche.
- lagena** (L. *lagena*, frasco grande). Porción del oído primitivo de la que al nacer se transforma en órganos nerviosos, ancestro evolutivo de la cóclea.
- laguna** (L. *lacuna*, fosa, cavidad). Seno, espacio entre células, cavidad en el cartilago o el hueso.
- Lamarckismo** Hipótesis, anunciada por Jean Baptiste Lamarck, de la evolución mediante la adquisición durante la vida del organismo de caracteres que se transmiten a la descendencia.
- lamela** (L. *lamina*, *lamina*, placa). Una de las superficies que constituyen la branquia de un molusco bivalvo. Una de las zonas captas de gases que se disponen concéntricamente alrededor de una ostaca (canal de Haves). Cualquier estructura laminar delgada.
- lámina embrionaria** Una de las tres capas embrionarias (ectodermo, mesodermo y endodermo) del embrión de los animales pluricelulares, a partir de las cuales se forman los órganos y los tejidos; blastodermo.
- laringe** (Gr. *larinx*, garganta). Parte superior modificada del tracto respiratorio de los vertebrados que respiran aire, y limitada por la glotis y la tráquea en su parte superior e inferior, respectivamente; caja de voz. Adj., laríngeo.
- larva** (L. *larva*, fantasma). Estado inmaduro bastante diferente del adulto.
- larva diplopoda** (Gr. *dyploupe*, docuda biológica ateneana). Larva hexápoda de vida libre de la mayoría de los centríferos, superficialmente se parece al adulto.
- larva de Müller** Larva de tipo de libre curripedos del orden Ichtherozoa (subfilo Crustacea) que actúa irropeando las células parásitas en el hemocoel del hospedador.

- latera** (L. *latera*, lado, fianco). Codo o pterocénitio al costado o lado de un animal, un animal *laterado* tiene dos lados.
- laterita** (L. *later*, ladrillo). Grupo de mareas rojizas o de aguas ricas de las regiones tropicales en las que hay una meteorización intensa y una lixiviación de bases y sílica, dejando hidratos de aluminio y óxido de hierro. Adj., laterítico.
- lazo de emparejamiento** Unión duradera de un macho y una hembra adulta para la reproducción. Característico de las especies monógamas.
- lectiotrofa** (Gr. *lektaion*, yema de huevo + *trophi*, que se alimenta). Nutar del vitelo de un huevo.
- lecho de hierbas marinas** Comunidad animal que crece formada por un tapiz de hierbas y los fitosverdoles asociados, entre los que hay hidroides, esponjas, ectoparositos y larvas de peces.
- leishmaniasis** (De Sir J. Leishman, 1926, oficial médico británico). Enfermedad producida por una infección debida a los protozoos del género *Leishmania*.
- lech** (Sw. lek, legrado). Area donde los animales se reúnen para realizar ciertos actos sexuales y copular.
- lemniscas** (Latinicus, cinta). Plegaduras internas de la epidermis de la región del cuello de los anacoelados, que actúan en el control del líquido para los movimientos de protrusión e invaginación de la protuberancia.
- lenticio** (L. *lenticus*, lento). Relativo a aguas tranquilas, como pantanos, charcos o lagos.
- lepidostomios** (L. *lepidos*, escama + *stomus*, lagarta, lagarto). Linaje de reptiles (disparado que apareció en el Pérmico y que incluye lagartos, lagartos, anfibios y muchos anuros, así como a los icnionuros, ya extintos).
- leposidolios** (Gr. *lepos*, escama + *idolios*, grupo). Grupo de anfibios que se distinguen por poseer la parte ventral de las vértebras en forma de creste.
- leptocéfalo** (Gr. *leptos*, delgado + *cephale*, cabeza). Larva migratoria transparente y con forma de cinta, típica de las anguila y otros teleosteos afines.
- leucocero** (Gr. *leukos*, blanco + *edous*, vaso hueco). Cualquiera de los diferentes tipos de células sanguíneas blancas (por ejemplo, granulocitos, linfocitos, monocitos), así llamados por que, al contrario que los eritrocitos, no poseen hemoglobina.
- leucocromía** (Gr. *leukos*, blanco + *chromos*, color). Presencia de perlame o plúmbeo blanco en animales con piel y ojos pigmentados normalmente.
- leucodermo** (Gr. *leukos*, blanco + *edous*, vasos huecos). Tipo de sistema cuticular de las esponjas en el que los canaliculos se encuentran en cámaras.
- ley biogénica** Véase recapitulación.
- ley de segregación** Primera ley de la herencia mendeliana, según la cual los factores parentales que influyen sobre la variación de un rasgo concreto se separan durante la formación de los gametos, de modo que cada gameto sólo lleva uno de dichos factores.

**ley de la segregación independiente**

También se denota **segunda ley de Mendel**. La segregación de las formas alélicas de un gen en los gametos se produce aleatoriamente con respecto a la segregación de los alelos para un segundo gen localizado en otro par diferente de cromosomas homólogos. En algunos casos los genes situados muy alejados entre sí en un mismo cromosoma también tienen una segregación independiente cuando la tasa de sobrecruzamientos es muy grande.

**liberador** Estímulo simple que provoca un patrón de comportamiento innato.

**libre** Organismo que no está asociado a un hospedador y capaz de tejidos conjuntivo que conecta un hueso con otro.

**ligamento** Genuo que se encuentran en un mismo cromosoma y caras variantes alélicas tienden a permanecer juntas durante la formación de los gametos (violando la segunda ley de Mendel, o ley de la independencia).

**ligado** (L. *ligo*, unir). Molecula que se une específicamente a un receptor; por ejemplo, una hormona (ligando) se une específicamente a un receptor de la superficie celular.

**línea traquilaria** (*Gr. trachys*, escarpado + *linna*, hebra, hilo). Término descriptivo para un ciclo vital, poco frecuente, que se da en algunos hidrzoos (filo Cnidaria) en los que la larva sufre una metamorfosis para pasar directamente a la fase de medusa, sin que exista fase de pólipo.

**línea** (L. *linpha*, agua). Líquido del sistema linfático formado por el exceso de líquido que de otra manera se acumularía en los espacios intersticiales entre las células durante el intercambio capilar.

**linfocito** (L. *lymph*, agua + *Gr. kytos*, vaso). Una de las células blancas de la sangre que juega un papel fundamental en las respuestas inmunitarias. Véase *célula T* y *célula B*.

**Interna de Aristóteles** Aparato muscular de algunos erizos de mar.

**Lipasa** (*Gr. lipos*, grasa + *asa*, sufixo de enzima). Enzima que acelera la hidrólisis o síntesis de grasas.

**Lipido**, **lipídico** (*Gr. lipos*, grasa). Cienzas sustanciales de tipo graso, por ejemplo los lípidos en los tejidos compuestos por ácidos grasos y glicerol, que a menudo contiene otros grupos como el ácido fosfórico. Los lípidos se componen de proteínas e hidratos de carbono para formar los principales componentes estructurales de las células, por ejemplo los de la membrana plasmática.

**Lisosoma** (*Gr. lysis*, romper + *soma*, cuerpo). Orgánulo intracelular constituido por una membrana que encierra varias enzimas digestivas a las cuales se liberan cuando el lisosoma se fusiona con una vesícula o un endosoma producido por endocitosis.

**Litofilia** (*Lat. litos*, litas). Adh. Relativo a la costa. Como sustantivo, zona intermareal, porción del fondo marino entre los niveles de bajamar y pleamar; en los lagos, zona

seca desde el borde del agua hasta el límite de las plantas acuáticas.

**Lisofera** (*Gr. lithos*, rocas + *sphaira*, esfera). Componente rocoso de las capas superficiales de la Tierra.

**Lobopodio** (*Gr. lobos*, lóbulo + *podis*, podo, pie). Saliente rocoso, pseudopodio lobulado.

**Lobosca** (*Gr. lobos*, lóbulo). Clado de protozoos en el que se incluyen las amebas con lobopodios.

**Lobosoma** (*Gr. loba*, lóbulo en forma de lóbulo de la boca en las medusas de los esclerozoos que participa en la ingestión de los alimentos).

**Lobos** Lengüetas que rodean el borde umbrelar de las escofomedusas (filo Cnidaria).

**locus** (L. *locus*, lugar). Posición de un gen en un cromosoma.

**locoficio** (*Gr. Aplois*, cresta + *phoros*, llevar). Tipo de amebocito de las esponjas que secreta haces de fibrillas.

**Lodiforo** (*Gr. Aplois*, cresta + *phoros*, llevar). Císter o bráctea con tenáculos cuyo interior está ocupado por una extensión de la cavidad celómica en los animales lodifóricos (ctopoditos, braquiopodos y foronídeos).

**Loriga** (L. *lorica*, corselete). Coraza protectora externa presente en algunos protozoos, rotíferos y otros.

**Lótico** (L. *lotus*, acción de lavar o bañar). Corriente o perteneciente a las aguas corrientes como las de los arroyos o ríos.

**Lumbar** (L. *lumbis*, lomo). Relativo o cercano al lomo o parte baja de la espalda.

**lumen**, **luz** (L. *lumen*, luz). Cavidad de un tubo u órgano.

**lanuza abisal** Fondo marino con canales y elevaciones, con una profundidad media de 4000 m pero que puede llegar a alcanzar los 11 000 m sobre la superficie del mar.

**Lisamfobios** (Clado de tetrapodos en el que se incluyen los anfibios anómalos, cecidias, sarracénas y larfitios, y otros descendientes de su antecesor común más reciente).

**Lisocoma** Comunidad marítima de las llanuras arenosas intermareales en las que típicamente hay hierbas, pelcicpidos, cangrejos y camarones excavadores y poliquetos detritívoros, construye un lugar de refugio y alimentación para los ejemplares jóvenes de muchos peces de mar.

**Lisocoma** (*Gr. marsipinus*, bolsa pequeña). Mamífero de la subclase Metateros, con una pequeña bolsa o marsupio.

**maritillo** (L. *marinus*, mar). El océano que está en contacto con el mar en el océano medio de los mamíferos.

**mástax** (*Gr. mastax*, mandíbula). Aparato masticador de la faringe de los cefalotes.

**mastocitos** Células inflamatorias que se localizan principalmente en el tejido conjuntivo. Una vez activados por el intercambio de algunas sustancias con actividad farmacológica, producen enrojecimiento e inflamación locales.

**matriarcado** (*Lat. matri*) Sustancia intercelular de un tejido o parte de un tejido en la que se sitúa un órgano o proceso; también el altero de los matriarcos.

de división cuando éstos difieren en tamaño uno de otros.

**macromolécula** Molécula de gran tamaño, como proteínas, polisacáridos o ácidos nucleicos.

**macronúcleo** (*Gr. makros*, grande + *nucleus*, núcleo). El mayor de los dos tipos de núcleos de los protozoos cilíndicos, controla todos las funciones celulares excepto la reproducción.

**madrepóro** (*Gr. madrepora*, arenifea coralina) Una o más aberturas que comunican el cuerpo. Estructura perforada que conecta el interior al sistema vascular acilífero de los equinodermos.

**maduración** (L. *maturus*, maduro). Proceso por el que se llega al estado de adulto. Estados finales de preparación de los gametos para la fecundación.

**malacostraco** (*Gr. malakos*, blando + *ostrakon*, concha). Cualquier miembro de la subclase de crustáceos Malacostraca, que incluye formas tanto acuáticas como terrestres: cangrejos, langostas, gambas, cochinillas y pulgas de agua, entre otros.

**malaria** (H. *malaria*, aire malo). Enfermedad provocada por *Plasmodium* spp., en la que se producen escalofríos, fiebre, anemia y otros síntomas de forma periódica.

**mandíbula** (L. *mandibula*, mandíbula). Una de las vertebrales o uno de los huesos mandibulares inferiores, en los artrópodos, uno de los apéndices cefálicos.

**marzo** Estrecho banda de la pared del cuerpo de ciertos invertebrados; por ejemplo los braquiopodos y los moluscos, que normalmente segrega una concha, la delgada pared del cuerpo de los tunicados.

**manubrio** (L. *manubrium*, asidero). Sábete del lado oral de una medusa en el que se encuentra la boca; como oral, pre-estemo o parte anterior del estómago, con forma de asidero del marfillo del oído.

**marmoso** (*Gr. marmarus*, conchas). Desmantado, especialmente infantil, producido por una dieta deficiente en calcio y proteínas.

**marisma** Comunidad marítima de las llanuras arenosas intermareales en las que típicamente hay hierbas, pelcicpidos, cangrejos y camarones excavadores y poliquetos detritívoros, construye un lugar de refugio y alimentación para los ejemplares jóvenes de muchos peces de mar.

**mariposa** (*Gr. marsipinus*, bolsa pequeña). Mamífero de la subclase Metateros, con una pequeña bolsa o marsupio.

**maritillo** (L. *marinus*, mar). El océano que está en contacto con el mar en el océano medio de los mamíferos.

**mástax** (*Gr. mastax*, mandíbula). Aparato masticador de la faringe de los cefalotes.

**mastocitos** Células inflamatorias que se localizan principalmente en el tejido conjuntivo. Una vez activados por el intercambio de algunas sustancias con actividad farmacológica, producen enrojecimiento e inflamación locales.

**matriarcado** (*Lat. matri*) Sustancia intercelular de un tejido o parte de un tejido en la que se sitúa un órgano o proceso; también el altero de los matriarcos.

**maxila** (L. *clm*, de *malis*, mandíbula). Uno de los huesos mandibulares superiores de los vertebrados; uno de los apéndices cefálicos de los artrópodos.

**maxilipodo** (L. *maxilla*, mandíbula + *pes*, pie). Uno de los pares de apéndices cefálicos situados inmediatamente por detrás de las maxilas en los crustáceos; es un apéndice roscado que está incorporado a las piezas bucales.

**medio**, **mediano**, **medial** Situado o que ocurre en el medio.

**medula** (L. *medulla*, médula). Parte interna de un órgano, en contraposición a la corteza (córtez) o porción externa. También nombre común.

**meosis** (*Gr. mitologia*, monstruo femenino con serpientes por cabellos). Estado de vida libre en el ciclo vital de los cnidarios.

**mesodermis** (*Gr. meson*, pequeño + *L. gastris*, serpiente de los bosques). Pequeñas invaginaciones que viven en los invertebrados entre los gametos de la meiosis.

**meiosis** (*Gr. meiosis*, hacer pequeño). Transformaciones nucleares por las que el número de cromosomas se reduce del diploide al haploide. En los animales generalmente ocurre en las dos últimas divisiones de la formación de los gametos.

**meiosis gamética** Meiosis que se produce durante la formación de los gametos, como en los humanos y en otros metazoos.

**meiosis intermedia** Meiosis que no ocurre ni durante la formación de los gametos ni inmediatamente después de la formación del cigoto, produciendo generaciones haploides y diploides, como en los protozoos foraminíferos.

**meiosis zigótica** Meiosis que ocurre en las primeras divisiones tras la formación del cigoto, con lo que todos los estados del ciclo vital, excepto el cigoto, son haploides.

**melanina** (*Gr. melas*, negro). Pigmento negro o pardo presente en varias estructuras animales o vegetales.

**melanoforo** (*Gr. melas*, negro + *phoros*, portar). Cromatocito negro o marrón que contiene melanina.

**membrana coralioalatoide** (*Gr. chorion*, piel + *allia*, salchicha + *cistois*, fosfo). Membrana vascularizada que rodea a algunas embriones animales formada por la fusión del mesotelio del conon y del amnion.

**membrana nictitante** (L. *nictis*, guñar). Tercer párpado del ojo, membrana transparente de los pájaros y de muchos reptiles y mamíferos que puede cubrir el ojo por completo.

**membrana odontante** Estructura membranosa presente en algunos protozoos asociada con un flagelo en otros protozoos puede estar formada por cilios fusionados.

**membrana plasmática** (*Gr. plasma*, molde). Estructura protoplásmica límnica, externa e interna, que regula el intercambio de nutrientes a través de la superficie celular.

**membrana tectoria** Estructura del oído medio de los anuros que detecta los sonidos de baja frecuencia.

**membrana vitelina** (L. *vitellus*, vitelo del huevo). Membrana acelular que envuelve al huevo.

**membranas** Estructura delgada parecida a una membrana, que puede estar formada por cilios fusionados.

**meningo** (*Gr. meninx*, membrana). Cualquiera de las tres membranas (aracnoides, duramadre, piamadre) que envuelven el encefalo y la médula espinal de los vertebrados. También vatio de tejido conjuntivo sólido que envuelve el sistema nervioso central de algunos invertebrados.

**menopausa** (*Gr. men*, mes + *pausis*, cesar). En las mujeres, época de la vida en la que cesa la ovulación; interrupción definitiva del ciclo menstrual.

**menstruación** (L. *menstrua*, menstruación, de *menstris*, mes). Expulsión de sangre y tejido uterino por la vagina al inicio del ciclo menstrual. Se produce durante los primeros días del ciclo ovulatorio.

**merostómico**, a (*Gr. merus*, parte + *blastos*, germen). Segmentación parcial de los zigotos con una gran cantidad de vitelo en el polo vegetal; segmentación restringida a una pequeña área de la superficie del huevo.

**microzoa** (*Gr. micros*, parte + *zoo*, animal). Trofozoito muy pequeño formado al completar la citocinesis en la división múltiple de un cigoto.

**mesogamia** (*Gr. mesos*, medio + *gamos*, vida). Tejido conjuntivo embrionario; células irregulares o ameboides a menudo emboladas en una matriz gelatinosa.

**mesenterio** (L. *mesenterium*, mesenterio). Plegue peritoneal que sirve para mantener las vísceras en su sitio.

**mesoceloma** (*Gr. mesos*, medio + *hela*, hueco). Compartimento celomático medio en algunos deuterostomos y anterior en los lóforados, que se corresponde con el mesoenterio de los equinodermos.

**mesodermo** (*Gr. mesos*, medio + *derma*, piel). Tercera lámina embrionaria, que se forma en la gástrula entre el ectodermo y el endodermo. Puede formar el mesoenterio, los músculos, los sistemas vasculares y uregretal y el peritoneo.

**mesoglea** (*Gr. mesos*, medio + *glia*, germen). Capa de material gelatinoso o cementante situada entre la epidermis y la gastródermis en los cnidarios y los celostomos.

**mesohilo** (*Gr. mesos*, medio + *hyle*, médula). Matriz gelatinosa que rodea a las células de las esponjas mesópicas, mesocélulas mesópicas (*Gr. mesos*, medio + *phoros*, llevar). Tejido que pertenece a un zigoto (o huevo) que contiene una cantidad considerable de vitelo concentrado en el polo vegetal.

**mesonferio** (*Gr. mesos*, medio + *nephros*, riñón). El mediano de los tres pares de órganos excretales embriónicos de los vertebrados. Riñón funcional de los embriones de los anuros; su conducto colector en el conducto de Wolff. Adh. **mesoeférico**.

**Mesopélico** Perteneciente o que se encuentra en la zona respiracional del océano y que contiene el mesoenterio.

**Mesopélico** Perteneciente o que se encuentra en la zona respiracional del océano y que contiene el mesoenterio.

**mesopélico** Perteneciente o que se encuentra en la zona respiracional del océano y que contiene el mesoenterio.

**mesopélico** Perteneciente o que se encuentra en la zona respiracional del océano y que contiene el mesoenterio. Perteneciente o que se encuentra en la zona respiracional del océano y que contiene el mesoenterio. Perteneciente o que se encuentra en la zona respiracional del océano y que contiene el mesoenterio. Perteneciente o que se encuentra en la zona respiracional del océano y que contiene el mesoenterio.

**mesosoma** (*Gr. mesos*, medio + *soma*, cuerpo). Porción del cuerpo de los lóforados y de algunos deuterostomos que contiene el mesoenterio.

**metabolismo** (*Gr. metabole*, cambio). Conjunto de procesos que incluye la digestión, la producción de energía (respiración) y la síntesis de moléculas o estructuras de un organismo, el conjunto de los procesos de síntesis (anabolismo) y de catabolismo (catabolismo).

**metabolismo oxidativo** Respiración celular en la que se utiliza el oxígeno molecular como aceptor final de electrones.

**metacele**, **metaceloma** (*Gr. meta*, entre + *celos*, hueco). Compartimento celomático posterior de algunos deuterostomos y lóforados; se corresponde con el somatopleuro de los equinodermos.

**metacotilo** (*Gr. meta*, entre + *blastos*, germen). Cromosoma con el centromero situado en su zona media o muy cerca de ella.

**metacercaria** (*Gr. meta*, entre, después + *ceras*, cola + *aria*, relacionado con). Larva de trematodo (cestodo) que ha perdido la cola y se prepara para ser ingerida por el hospedador.

**metamería** (*Gr. meta*, después + *meros*, parte). Condición de estar compuesto por una serie de partes (metámeros) que se repiten de manera seriada; segmentación seriada.

**metámero** (*Gr. meta*, después + *meros*, parte). Unidad corporal que se repite a lo largo del eje longitudinal de un animal; somito o segmento.

**metamorfosis** (*Gr. meta*, entre, después + *morphe*, forma + *osis*, estado). Cambio drástico de forma durante el desarrollo postembriionario; por ejemplo, del renacuajo a la rana o de las larvas a los adultos en los insectos.

**metapneuma** (*Gr. meta*, entre, después + *nephros*, riñón). Nefridio tubular con una abertura interna a la que recoge productos del celoma y una abertura externa por la que los excreta.

**metanefros** (*Gr. meta*, entre, después + *nephros*, riñón). Riñón de los vertebrados que se forma a partir de la región más posterior del embrión capaz de formar órganos renales; riñón funcional de los anfibios adultos; se deriva por medio de un tubo de los metanefros.

**metasoma** (*Gr. meta*, después, detrás + *soma*, cuerpo). Porción del cuerpo de los lóforados y de algunos deuterostomos que contiene el mesoenterio.

**metazoos** (*Gr. meta*, después, detrás + *zoon*, animal). Animales pluricelulares.

**método comparado** Procedimiento por el que se comparan de manera sistemática las características de poblaciones o especies afines para comprobar la hipótesis de su descendencia evolutiva común; para conocer las causas materiales que dieron origen a sus características biológicas.

**método experimental** Procedimiento general para comprobar una hipótesis por predicción de cómo podría responder un sistema biológico a una perturbación, en una zona de transición entre las condiciones controladas y comparando luego los resultados observados con los previstos.

**método hipotético-deductivo** (Gr. *hypothetikon*, suponer + *L. deducere*, conducir a). Proceso científico para realizar conjeturas y entonces buscar pruebas empíricas que puedan llevar a su rechazo.

**MHC** Véase **complejo principal de histocompatibilidad**.

**micozoos** (Gr. *mykōtes*, hongo + *zōon*, animal). Grupo de eucariontes en el que se incluyen los hongos del reino protista, los hongos, quelaos y acetulosos.

**míra** (Gri. *míra*, pequeño). Miélsina parte de un músculo, aproximadamente 1/25 000 pulgadas. Actualmente se suele denominar micrómetro (pm).

**microevolución** (Gr. *mikros*, pequeño + *evolúo*, desplegar, descubrir). Cambio en la dotación genética de una población a lo largo de las generaciones.

**microfilamento** (Gr. *mikros*, pequeño + *L. filus*, hilo). Proteína estructural lisa delgada que forma parte del citoesqueleto en todas las células. También forma parte de la maquinaria motriz de las células musculares.

**microflora** (Gr. *mikros*, pequeño + *L. flara*, hilo). Jovenes poblaciones de microorganismos que habitan vivos de las filarias ( filo Nemátoda).

**microgameto** (Gr. *mikros*, pequeño + *gámetos*, gameto). El más pequeño de los dos tipos de gametos que se dan en un organismo heterogámico, considerado el gameto masculino.

**microscopio** (Gr. *mikros*, pequeño + *skopos*, mirar). Uno de los descubrimientos de un embrión cuando éstos se encuentran in situ.

**microscopio** (Gr. *mikros*, pequeño + *skopos*, mirar). Uno de los descubrimientos de un embrión cuando éstos se encuentran in situ.

**micronema** (Gr. *mikros*, pequeño + *neuma*, filamento). Una de las estructuras que conforman el complejo apical del ciclo. Aplanado, estrecho, alargado y dirigido hacia adelante, con posibles funciones de penetración en la célula hospedadora.

**microorganismo** (Gr. *mikros*, pequeño + *organo*, máquina). Organismo de los protozoos cilíados; controla las funciones reproductoras de otros organismos.

**mictopilo** (Gr. *mikros*, pequeño + *pilus*, pelo). Paredura, garga). La pequeña abertura a través de la cual emergen las células de una gema (*Urosalpinx*).

**micropropagación** (Gr. *mikros*, pequeño + *gónis*, semilla + *propáiō*, cultivo diminutivo). Cualquier miembro de un clado de prozoos en el que se incluyen parásitos intracelulares con unas expresiones de morfología característica.

**microscopio** Véase **microscopiosidad**.

**microtúbulo** (Gr. *mikros*, pequeño + *L. tubulus*, tubo). Estructura del citoesqueleto, largo y tubular, con un diámetro exterior de 20 a 27 nm. Los microtúbulos influyen en la forma celular y tienen gran importancia durante la división celular.

**microvellosidad** (Gr. *mikros*, pequeño + *L. villos*, vello). Salientes estrechos y cilíndricos de las células epiteliales, constituyen el borde en cepillo de varios tipos de células epiteliales. La superficie del tegumento de los intestinos está cubierta por microvellosidades con una estructura poco común (también se denominan **microtricos**).

**mítico** (Gr. *mythōs*, mito) relativo al huevo haploide de los moluscos o a las hembras que ponen dichos huevos.

**mielina** (Gr. *myēla*, médula). Material graso que rodea los axones de las fibras nerviosas.

**mimética**, o (Gr. *mimēsis*, imitación). Especie con unas características morfológicas o con un comportamiento que imitan a otra especie cuyas características difieren de las de los depredadores.

**minimismo** Evolución por selección natural hasta que los caracteres ya adquieren un aspecto anómalo, como ocurre en especies que comparan señales de peligro para alejar a los depredadores. En el mimetismo batistiano, una especie se orienta por un depredador imita las señales de peligro de otra especie poco apetitosa. En el mimetismo batistiano, las señales de aviso se desarrollan en dos o más especies poco apetitosas para un depredador común.

**minimismo batistiano** Condición en la que una especie pasa evolución para parecerse a un fenotipo aséptico (por ejemplo una coloración de aviso de peligro) de una especie no conestilicada, así como a las posibles depredadores y evitatos.

**minimismo mulleriano** Condición en la que dos especies no comestibles desarrollan unos fenotipos asepticos (por ejemplo una coloración de aviso de peligro) para disuadir a los posibles depredadores que intentar capturar a cualquiera de esas especies.

**mineralocorticoides** (*IM mineral* indica *L. cortex*, corteza + *oid*, sufijo que indica pertenencia en la forma). Hormonas esteroides de la corteza adrenal, especialmente aldosterona, que regulan el equilibrio salino.

**miofibrila** (Gr. *mys*, músculo + *L. fibrin*, fibra). Célula contráctil (pirocáptica) de las esponjas.

**miofibrilla** (Gr. *mys*, músculo + *L. fibrin*, fibra). Filamento contráctil de un músculo o fibra muscular.

**miogénico** (Gr. *mys*, músculo + *NL. gēnikos*, que da lugar a). Que se origina en el músculo, como el líquido del músculo cardíaco de los vertebrados, como resultado de las propiedades rítmicas inherentes al músculo y no por estímulos nerviosos.

**mionérotro** (Gr. *mys*, músculo + *mensis*, padre). Uno de los segmentos musculares sucesivos de la musculatura segmentaria tronco-cerebral.

**miosina** (Gr. *mys*, músculo + *ina*, sufijo, perteneciente a). Proteína de gran tamaño del tejido contráctil, que interactúa con la actina y forma los filamentos gruesos del músculo estriado. Durante la contracción se combina con la actina para formar miofibrillas.

**miosinoma** (Gr. *mys*, músculo + *gōmos*, color). Parte de un tumor destinado a formar músculos; conjunto de músculos innervados por un nervio especial.

**miosoma** (Gr. *mys*, músculo + *osoma*, forma). Parte de un tumor destinado a formar músculos; conjunto de músculos innervados por un nervio especial.

**miotoma** (Gr. *mys*, músculo + *osoma*, color). Parte de un tumor destinado a formar músculos; conjunto de músculos innervados por un nervio especial.

**miotoma** (Gr. *mys*, músculo + *osoma*, color). Parte de un tumor destinado a formar músculos; conjunto de músculos innervados por un nervio especial.

**miotoma** (Gr. *mys*, músculo + *osoma*, color). Parte de un tumor destinado a formar músculos; conjunto de músculos innervados por un nervio especial.

**mitosis** (Gr. *mitōs*, filamento + *osís*, estado de). División nuclear en la que el material cromosómico se reparte por igual, cualitativa y cuantitativamente, entre los dos núcleos resultantes, división nuclear ordinaria.

**mooco** (*L. muscus*, musco, nasal). Secreción viscosa y resbaladiza, rica en mucinas, que producen las células secretoras tales como las de las membranas mucosas. Adj. **mucoso**.

**modulador** (Gr. *moō*, modificar). Especie con una característica morfológica o un comportamiento que sus imitadas por otra u otras especies debido a que dichas características son disuasivas para los depredadores.

**modular** Término que se utiliza para describir la estructura de una colonia de organismos que proliferan idénticos y asociados genéticamente que se han producido asexualmente por clonación.

**molécula** Configuración atómica de núcleos y electrones, unidos por enlaces químicos.

**monocito** (Gr. *monos*, único + *kytos*, conducto hueco). Tipo de leucocito que se transforma en célula fagocítica (macrófago) tras pasar a los tejidos.

**monofilia** (Gr. *monos*, único + *phylē*, tribu). Conexión de un nodo u otro grupo de organismos que contiene al ancestro común más reciente del grupo y a todos sus descendientes; compárese con **parafilia** y **parafilia**.

**monogamia** (Gr. *monos*, único + *gámetos*, matrimonio). La condición de tener una única pareja. Adj. **monogámico**.

**monoleto** (Gr. *monos*, único + *osmos*, casa). Que posee gónadas masculinas y femeninas en el mismo organismo, hermafrodita.

**monótero** (Gr. *monos*, único + *termos*, parte). Molecula de estructura simple, pero capaz de unirse a otras para formar polímeros.

**monoscáptico** (Gr. *monos*, único + *skēptōs*, azucar). Azúcar sencillo que no se puede desconectar en otros más pequeños, los más comunes son las pentosas (como la glucosa) y las hexosas (como la glucosa).

**monosmia**, **monosmismo** (Gr. *monos*, único + *osmia*, cuerpo). Composición cromosómica de un organismo normalmente duplicado al haberse perdido uno cromosoma (Número de cromosomas =  $2n - 1$ ).

**monosmia** (Gr. *monos*, único + *trepmatis*, perfino). Cualquier miembro de un orden de mamíferos que pone huevo (oviparo); ornitorrinco y equidna.

**monosmia** (Gr. *monos*, único + *zōon*, animal). Cesto con un único proglótido, que no está estrobilado para formar una cadena de proglótidos.

**morfogen** (Gr. *morphē*, forma + *gēnesis*, origen). Molécula soluble que actúa sobre las células diana, o formando un gradiente sobre las células pro diana o a las células diana, para especificar el destino celular; un agente de inducción embrionaria o epigenética.

**morfológico** (Gr. *morphē*, forma + *gēnesis*, origen). Desarrollo de las características estructurales de los organismos; formación y diferenciación de tejidos y órganos.

**morfología** (Gr. *morphē*, forma + *L. glogia*, estudio, del *glogia* trabajo). Ciencia de la estructura. Incluye la celular, la fisiológica, el estudio de la estructura celular, la fisiológica, el estudio de la estructura tisular y la anatomía, el estudio de la estructura microscópica.

**morfología comparada** Estudio de la forma de los organismos en su variación y en entre especies relacionadas para poner de manifiesto las homologías de los caracteres de los organismos.

**mórula** (*L. morula*, mora + *ula*, dim). Estructura de células en un estado muy temprano del desarrollo embrionario.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**morfotipo** (Gr. *morphē*, forma + *typos*, forma). Forma de movimiento por pseudópodos en la que el organismo entero se desplaza sin extender pseudópodos con giro.

**nefrito** (Gr. *nephros*, renal). Uno de los tubos excretores muchos invertebrados, sobre todo de los anélidos, que se disponen por pares en cada segmento. En artrópodos, cualquier derivado especializado en la excreción, la osmoregulación, o en ambas, con abertura al exterior y con su abertura en el interior.

**nefriloporo** (Gr. *nephros*, rión + *poros*, poro). Orificio excretor externo de los vertebrados.

**nefrona** (Gr. *nephros*, rión). Unidad funcional del rión de los vertebrados, formada por la capsula de Bowman, el glomérulo estricto y el túbulo y el correspondiente túbulo urinario.

**nefróstoma** (Gr. *nephros*, rión + *stoma*, boca). Abertura cilada y en forma de embudo de un nefrito.

**nefastoma** (Gr. *nefa*, enfermedad + *stoma*, veje). Órgano urinario de los cnidarios.

**neofaríngeo** Versión modificada de la tereza evolutiva de Darwin que elimina los elementos de la herencia lauraciana relativos a los caracteres arquismos y a la grandeza predictiva y a la formación original de Darwin, esta teoría fue enunciada por August Weismann a finales del siglo XIX, y tras incorporar los conceptos de la genética moderna, se ha convertido en la versión actualmente aceptada de la teoría evolutiva de Darwin.

**neopterio** (Gr. *neo*, nuevo + *pteria*, alata). Cualquiera de los grandes grupos de peces óseos en los que están incluidas la mayoría de las especies actuales.

**neotenia** (Gr. *neo*, nuevo + *tenia*, extender). Proceso evolutivo por el que se produce un retraso en el desarrollo de un organismo con respecto a su maduración sexual, pero que las especies no disminuyen su morfología sexual conservando una morfología característica del adulto o de un estado larval de su ancestro.

**neurtina** Véase **histona**.

**nerítico** (Gr. *neris*, sitio marino). Relativo a la zona marina, situada sobre la plataforma continental, concretamente entre la zona submareal hasta una profundidad de 200 m.

**neurilena** (Gr. *neurion*, nervio + *lemma*, piel). Piel nueva exterior nacida de una célula nerviosa, valor de Schwann.

**neurinocorda** (Gr. *neurion*, nervio + *corda*, cordón). Cordón nervioso longitudinal de los helmintos situado por debajo de la neocordia.

**neurogénico** (Gr. *neurion*, nervio + *NL. gēnikos*, que da lugar a). Que se origina en el tejido nervioso, como el líquido cefalorraquídeo del coracón de algunos artrópodos.

**neuroglia** (Gr. *neurion*, nervio + *glia*, pegamento). Tejido de soporte y de relleno de los espacios entre las células nerviosas del sistema nervioso central.

**neuronoma** (Gr. *neurion*, nervio + *neuma*, tumor). Grupo de células sensoriales situadas sobre o cerca de la superficie de un pez o anfibio, sensible a estímulos de vibración y del agua.

**neurona** (Gr. *neurion*, nervio). Célula nerviosa, esencialmente independientes de la acción de las corrientes y el oleaje; compárese con **neuron**.

**neurona** (Gr. *neurion*, nervio + *neuma*, tumor). Grupo de células sensoriales situadas sobre o cerca de la superficie de un pez o anfibio, sensible a estímulos de vibración y del agua.

**neurona** (Gr. *neurion*, nervio). Célula nerviosa, esencialmente independientes de la acción de las corrientes y el oleaje; compárese con **neuron**.

**neurón** (Gr. *neurion*, nervio + *neuma*, tumor). Grupo de células sensoriales situadas sobre o cerca de la superficie de un pez o anfibio, sensible a estímulos de vibración y del agua.

**neurón** (Gr. *neurion*, nervio). Célula nerviosa, esencialmente independientes de la acción de las corrientes y el oleaje; compárese con **neuron**.

**neutro** Partícula subatómica que carece de carga eléctrica y tiene una masa 1839 veces mayor que la de un electrón, y que se encuentra en el núcleo de los átomos.

**nicho** Papel de un organismo en una comunidad ecológica, su particular modo de vida y sus relaciones con otros factores, bióticos y abióticos.

**nicho ambiental** La variedad de papeles que puede desempeñar un organismo o una población en una comunidad ecológica, los límites de dichos papeles dependen de distintos biólogos intrínsecos del organismo o de la población. Véase **nicho** y **nicho reconocido**.

**nicho reconocido** El papel real que realiza un organismo o población en una comunidad ecológica en un momento y en un lugar concreto, y que depende de sus atributos biológicos intrínsecos y de las condiciones ambientales particulares. Véase **nicho** y **nicho fundamental**.

**ninfa** (*L. nymphā*, niña, novia). Estado intermediario (tras la ecisión) de un insecto hemimetábolo que carece de fase de pupa.

**nivel trófico** Posición de una especie en una red trófica. Se refiere a un productor, herbívoro, carnívoro de primer nivel o carnívoro de mayor nivel.

**no diplozoontario** No incluye a un par de cromosomas homólogos durante la meiosis, que produce un gameto con  $n + 1$  cromosomas (véase **trisomía**) y otro con  $n - 1$  cromosomas.

**nodo sinarticular**, **nodo sinarticular** (*L. sinus*, curvado + *artium*, articular). Célula del músculo cardíaco especializada que actúan como marcapasos en el corazón de los terepodos.

**nomenclatura binomial** Sistema lineareo por el que las especies se designan mediante un binomio: el primer nombre (con la inicial en mayúscula) es el del género al que pertenece la especie y el segundo (con la inicial en minúscula) es el epíteto específico, este sistema se utiliza para distinguir las especies de un mismo género.

**notocorda** (Gr. *notos*, detrás + *chorda*, cuerda). Cordón celular embudo en una vaina, que forma el esqueleto axial craniocelular del embrión de los cordados, los peces sin mandíbula y los celacantados adultos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**notopodio** (Gr. *notos*, detrás + *pous*, pie, pata). Uno de los parapodios más próximos a la zona dorsal en los anélidos poliuréticos.

**nucleoplasma** (L. *nucleus*, núcleo + Gr. *plasma*, molde). Protoplasma del núcleo que se distingue del citoplasma.

**nucleoproteína** Molécula compuesta por ácido nucleico y proteína; presente en el núcleo y en el citoplasma de todas las células.

**nucleosoma** (L. *nucleus*, núcleo + *soma*, cuerpo). Subunidad repetida de cromatina que, con 175 pares de la doble hélice de DNA se disponen alrededor de ocho moléculas de histonas.

**nucleótido** Molécula compuesta de fosfato, un azúcar (de 5 carbonos (ribosa o desoxirribosa)) y una base púrica o pirimidínica, las bases púricas son adenina y guanina, y las pirimidínicas, citosina, timina y uracilo.

**nutrición autótrófa** (Gr. *autós*, por sí mismo + *trophía*, alimentación). Nutrición caracterizada por la capacidad de utilizar sustancias inorgánicas simples para la síntesis de compuestos orgánicos más complejos, como en las plantas con clorofila y algunas bacterias.

**nutrición holotrófica** (Gr. *holo*, completo + *tróphi*, planta). Tipo de nutrición, propia de las plantas verdes y ciertos protozoos, que consiste en la síntesis de hidratos de carbono a partir de dióxido de carbono y agua en presencia de luz, clorofila y ciertas enzimas.

**nutrición holotrófica** (Gr. *holo*, completo + *tróphi*, de animales). Forma de nutrición que implica la digestión de partículas alimenticias orgánicas sólidas o líquidas.

**nutrición saprotrófica** (Gr. *sapros*, podrido + *zoon*, animal). Nutrición animal por absorción de sales minerales y nutrientes orgánicos simples del ambiente; también se refiere a la alimentación a partir de materiales en descomposición.

**O** **ocelo** (L. *ocellus*, dim. de *oculus*, ojo). Ojo simple o rudimentario de muchos invertebrados.

**ocinero** (Gr. *ocí*, oído + *meros*, parte). Que posee ocho partes, específicamente, simetría octa en los octópodos y planas.

**odontóforo** (Gr. *odont*, diente + *phorus*, llevar). Órgano portador de dientes en los moluscos, incluye a la rádula, el sacco radular, los músculos y los cartilagos.

**ocio** (Gr. *oion*, huevo + *oios*, casa). Bola de incubación, compartimiento para el desarrollo de las embriones en las ectoparasitas.

**ofálmico** (Gr. *ophthalmos*, ojo). Relativo al ojo. **olfativo** (L. *olus*, oler + *factus*, traer, acercar). Pertenece al sentido del olfato.

**omaso** (L. *omazum*, panza). Tercer compartimento del estómago de un mamífero rumiante; también llamado panza.

**ommatidios** (Gr. *omma*, ojo + *idion*, pequeño). Cada una de las unidades ópticas del ojo compuesto de los artrópodos.

**omnívoros** (L. *omnis*, todo + *vorare*, devorar). Animal cuya dieta se compone de una amplia variedad de materiales de origen animal y vegetal.

**onco** (Gr. *onkos*, protuberancia, tumor + *genés*, descendencia). Cualquiera de los numerosos genes asociados con el crecimiento neoplásico (cáncer). El gen, en su estado inactivo, (inactivo o con su función normal es un protooncogénico).

**oncomirriado** (Gr. *onkos*, pata + *mirriados*, joven). Larva cilada de los trematodos macroparasitarios.

**oncosoma** (L. *oncos*, gancho + *soma*, esfera). Larva de forma redonda común a todos los trematodos, portadora de ganchos.

**ovario** (Gr. *ovon*, óvulo + *genia*, nacimiento). Desarrollo de un individuo desde el huevo a la senectud.

**ovocinto**, **ocinero** (Gr. *ovon*, huevo + *cinon*, mover). Órgano móvil de los parásitos productores de la malaria.

**ovocito**, **ocinero** (Gr. *ovon*, huevo + *kytos*, huevo). Estado en la formación del huevo que antecede a la primera división meiótica (ovocito primario) o inmediatamente posterior a ésta (ovocito secundario).

**ovogénesis**, **ogénesis** (Gr. *ovon*, huevo + *genesis*, descendencia). Formación, desarrollo y maduración de un gameto femenino o huevo.

**ovogonia**, **ogonia** (Gr. *ovon*, huevo + *gonis*, descendencia). Célula que, por división continua, da lugar a los ovocitos; óvulo en el interior de un folículo primario inmediatamente antes del comienzo de la maduración.

**ovovivísta** (Gr. *ovon*, huevo + *vivis*, agarrar, Quase formado alrededor del zigoto de los organismos productores de la malaria y otros afines.

**oviducto**, **oviducto** (Gr. *ovon*, huevo + *iductos*, diminutivo). Estado en la formación del huevo posterior a la división meiótica que sigue a la expulsión del segundo cuerpo polar.

**ovipelo** (Gr. *ovon*, huevo + *ipos*, molde). Parte del óvulo de los trematodos que recibe los productos de las glándulas vitelinas y de la glándula de Mähli.

**operculo** (L. *operulum*, cubierta). Cubierta de las branquias en los peces óseos, placa cornificada protectora de la concha de ciertos gasterópodos.

**operculo** (L. *operulum*, cubierta). Cubierta de las branquias en los peces óseos, placa cornificada protectora de la concha de ciertos gasterópodos.

**opérón** Unidad genética que consiste en un grupo de genes que están bajo el control de otros genes; se encuentra en los procariontes.

**opisthaptor** (Gr. *opisthan*, detrás + *haptesis*, sujetar). Órgano posterior de fijación de un trematodo metacercario.

**opisthosoma** (Gr. *opisthan*, detrás + *soma*, un extremo). Cualquier miembro de un clado de eucauterios, incluyendo hongos, micropodidos, coelocelulares y metazoos; cuando estos, las células flageladas poseen un único flagelo posterior.

**opisthosoma** (Gr. *opisthan*, detrás + *néphros*, riñón). Riñón que se desarrolla a partir de las partes media y posterior de la región metagnóstica de los vertebrados y que dreña a través del conducto de Wolff o por conductos accesorios. Riñón funcional de la mayoría de los anamniotas (peces y anfibios) adultos. Adj. **opisthóico**.

**opisthosoma** (Gr. *opisthan*, detrás + *soma*, cuerpo). Región posterior del cuerpo de los artrópodos y los pterópodos.

**opsonización** (Gr. *opson*, abastecer). Fenómeno que facilita la fagocitosis de

los antigenos por los fagocitos antigénicos o tisulares, mediado por la unión de los anticuerpos a las partículas, para formar complejos antigeno-anticuerpo, y por la unión al antígeno de las proteínas del complemento (vertebrados) o las proteínas de tipo complemento (invertebrados).

**órbita** (L. *orbis*, círculo). Cavidad del cráneo en la que se aloja el ojo.

**orden de picoteo** Jerarquía de privilegio social que actúa como organizador primario.

**organismo** Individuo biológico compuesto por una o más células, tejidos y órganos, cuyas partes son independientes pero producen un sistema fisiológico conjunto.

**organizador** (Gr. *organos*, formador). Área de un embrión que dirige el desarrollo subsiguiente de otras partes.

**organizador de Spemann** Región del embrión que actúa como organizador primario (véase organizador primario).

**organizador primario** Región del embrión próxima al polo dorsal del blastoporo capaz de controlar el desarrollo embrionario cuando se trasplanta a otro embrión, el receptor forma dos embriones después del trasplante.

**órigo adheivo de glándula olbo** Órganos de la epidemia de la mayoría de los turbarianos con tres tipos de células: células glándulas, vesículas y liberadoras, y células de anclaje.

**órigo de Jacobson** (Jacobson, médico y anatomista sueco del siglo XIX). También se denomina órgano vomeronasal. Órgano quimiosensorial situado en el techo de la boca de muchos vertebrados terrestres; las feromonas son transferidas hasta este órgano por la lengua.

**órigo X** Órgano neurosensorial del pedículo del ojo de los crustáceos que segrega la hormona del ecdisis.

**órigo** (Gr. *organon*, herramienta). Órgano + *L. ella*, dim). Parte especializada de una célula, linealmente, pequeño órgano que realiza funciones análogas a las de los órganos de los animales multicelulares.

**ortogénesis** Tendencia unidireccional en la historia evolutiva de un linaje tal como la refleja el registro fósil, también en la teoría evolutiva antardarwiniana, popular alrededor de 1900 aunque ahora en descreído, que postulaba que el momento genético forzaba a los linajes a evolucionar en una dirección lineal predeterminada e independiente de los factores externos, y que a menudo conducía al declive y la extinción.

**osculo** (L. *osculum*, zona pequeña). Abertura escueta de una esponja.

**ostado** (Gr. *osthion*, ojo suave, dim. de *ostheon*, ojo). Órgano sensorial de los gasterópodos acuáticos y bivalvos que analiza la corriente influyente de agua (pequeño).

**ostial** (L. *ostium*, hueco pequeño). Pequeñas piezas ancladas del endoesqueleto de los equinodermos. También los huesecillos del oído medio de los vertebrados.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**ostio** (L. *ostium*, hueco + *genis*, llevar). Paso que trasporta los huecos en los pteronómidos.

**pedículo** (*Gr. pediculatus*, dim. de ped. pie). Tallo. También, banda de materia blanca que une diferentes partes del cerebro.

**peine** (*El. peccini*, pl. de *peccini*, peine). Apéndice terminal del abdomen de los escorpiones.

**peine** (*El. peccini*, pl. de *peccini*, peine). Cada uno de las placas de cilios laterales que se disponen en fila para la locomoción de los ctenóforos.

**pelético** (*Gr. pelagios*, mar abierto). Que se encuentre o se mueva a través del agua y no sobre el sustrato; compárese con **benático** (véase **benos**).

**pelaje** (*Fr. pel.*). Cobertura de pelo de los mamíferos.

**pelcaosarios** (*Gr. pelca*, cuerpo, valle + *saurus*, lagarto). Uno de los grupos de carnívoros marinos del Fósforo, caracterizados por su dentición homodonta y las extremidades desgambadas.

**peluca** (*El. pelucida*, dim. de *pelus*, piel). Envuelta de secreción, fina y translúcida que cubre a muchos protozoos.

**pelvica**, o **pelviana**, o (*El. pelvis*, un hueso). Situado en o cerca de la pelvis, también se aplica a cintura, cavidad, alas y expansiones de dicha región.

**pentastódeo** (*Gr. pente*, cinco + *dactylós*, dedo). Que posee cinco dedos, o cinco partes semejantes a dedos, en el cuerpo o en el pie.

**peptídasa** (*Gr. peptidi*, digerir + *asa*, sufixo de enzima). Enzima que rompe los péptidos, liberando iones péptidos menores o aminoácidos.

**péptidos antimicrobianos** Péptidos secretados durante una respuesta inmunitaria por animales y plantas. Véase **defensinas**.

**perencombrado** (*El. perennis*, a lo largo del año + *Gr. combrá*, branquial). Que tiene branquias permanentes, se aplica especialmente a ciertas salamandras pedunculadas.

**pericardio** (*Gr. peri*, alrededor de + *cardiá*, corazón). Zona alrededor del corazón, membrana que rodea al corazón.

**periférico** (*Gr. periphérous*, que se mueve alrededor de). Estructura o lugar distante del centro, cerca de los límites externos.

**peritrocan** (*Gr. peri*, alrededor de + *trochan*, coxal). Capa exterior de la coxala de los artrópodos.

**peritropico** (*Gr. peri*, alrededor de + *tropos*, año). Región formada por las placas aborales que rodean al ano en los equinodermos.

**perisario** (*Gr. peri*, alrededor + *saris*, cara). Envuelta que cubre el tronco (hidroscólo) y las ramas (hidrocólo) de un hidrozoario.

**perisostio** (*Gr. peristos*, impel + *daktyliá*, dedo). Perteneciente al origen de los miembros singulares que poseen un número impar de dedos.

**peristáltico** (*Gr. peristáltikos*, compresión circular). Sense de contracciones y relajaciones alternas que impulsan los alimentos a lo largo del tubo digestivo.

**peristonio** (*Gr. peri*, alrededor de + *stoma*, boca). Segundo verdadero más anterior de un anélido, en el se alve la madre se produce a través de una estructura modificada a partir del corion embrionario y la membrana alantóica.

**permeabilidad selectiva** Permeabilidad a partículas pequeñas, tales como el agua y ciertos iones inorgánicos, pero no a moléculas de mayor tamaño.

**peritelio** (*Gr. peritelion*, hoja + *telos*, forma). Describe la disposición a modo de flor de los podos respiratorios en los entozoa aérgicos.

**pH** (potencial de hidrógeno). Símbolo de la concentración relativa de iones de hidrógeno en una solución, los valores de pH van de 0 a 14 y el valor es menor cuanto más ácida es la solución y en ella hay más iones de hidrógeno. Es igual al logaritmo negativo de la concentración de iones de hidrógeno.

**pies ambuladores** Proyecciones musculares numerosas con forma de tubo lleno de líquido, que salen del cuerpo de los equinodermos, forman parte del sistema vascular acúlcero (ambulacrario), intervienen en la locomoción, en la sujeción al sustrato, en la manipulación de los alimentos y en la respiración.

**pididio** (*Gr. pigra*, anaer, naipes + *idion*, dim. de extremo). Extremo posterior de un animal marino desde el flanco posterior al término del cuerpo que forma ángulo recto con el plano sagital.

**plano transversal** (*El. transversus*, a través). Plano o sección que se sitúa o pasa a través de un cuerpo o estructura.

**plantigrado** (*El. plantis*, planta + *gradus*, paso, grado). Relativo a los animales que al andar apoyan toda la superficie del pie (por ejemplo, el hombre y el oso), compárese con **digrádido**.

**plánula** (N. dim. de *planus*, aplandido). Tipo de larva ciliada nadadora, de vida libre, de los ciliados, generalmente aplandida y ovalada con una capa exterior gelatinosa y externa y una masa interna de células endocelómicas.

**plasma** (*Gr. plasma*, dnt. de *plastis*, plástico). Pequeño fragmento celular sanguíneo que libera las sustancias que inician la coagulación.

**plasma germinal** Estrato celular que da origen a las células germinales de un organismo pluricelular; opuesto a somatoplasma.

**plasma sanguíneo** El líquido o fracción no celular de la sangre, incluídas las sustancias disueltas.

**plasmelema** (*Gr. plasma*, molde + *lemma*, vaina). La membrana celular o membrana plásmica.

**plásmido** (*Gr. plasma*, molde). Pequeño anillo de DNA que puede ser transportado por una bacteria además de su DNA genómico.

**plasmidio** (*Gr. plasma*, molde + *idios*, forma). Masa anealada plasmática.

**plasto** (*Gr. plasit*, formado). Organismo membranoso de las células vegetales con funciones fotosintéticas, de almacenamiento de nutrientes, o ambas, por ejemplo, cloroplasto.

**plastrón** (*Fr. plastron*, plato plano). Caparazón ventral del cuerpo de los bivalvos articulados y otros invertebrados en ciertos artrópodos, fina capa de gas retenida por los pelos de la epicutícula en los insectos acuáticos.

**placenta coriolónica** (*Gr. chorion*, piel + *coria*, vena de hueso). Tipo de placenta, a menudo transitoria, que se forma durante los primeros estadios del desarrollo de los mamíferos y los mamíferos placentarios.

También se denomina "placenta con saco vitelino" y se forma a partir del saco vitelino y la membrana coriolónica del embrión.

**placentario** (*El. placentis*, parte aplastada + *mgolis*, que alimenta). Nutrición de un embrión a partir de la placenta.

**placota** (*Gr. platos*, plato redondo plano). Estructura engrosada como un plato, localizada en el estómago celular de los vertebrados a partir de la cual se desarrollan estructuras especializadas como el cristallino, órganos sensoriales especiales y ciertos neuronas.

**placotomas** (*Gr. platos*, llana + *droma*, piel). Grupo de peces mullidos y con una fuerte correa, que viven en el Sáhara y el Devónico.

**planocton** (*Gr. plancton*, neutro de *planá*, vagabundo). Conjunto de animales y plantas que flotan pasivamente en una masa de agua, compárese con **necton**.

**plano frontal** (*El. frontis*, frente). Plano que divide el cuerpo que forma ángulo recto con el plano sagital.

**plano transversal** (*El. transversus*, a través). Plano o sección que se sitúa o pasa a través de un cuerpo o estructura.

**plantigrado** (*El. plantis*, planta + *gradus*, paso, grado). Relativo a los animales que al andar apoyan toda la superficie del pie (por ejemplo, el hombre y el oso), compárese con **digrádido**.

**plánula** (N. dim. de *planus*, aplandido). Tipo de larva ciliada nadadora, de vida libre, de los ciliados, generalmente aplandida y ovalada con una capa exterior gelatinosa y externa y una masa interna de células endocelómicas.

**plasma** (*Gr. plasma*, dnt. de *plastis*, plástico). Pequeño fragmento celular sanguíneo que libera las sustancias que inician la coagulación.

**plasma germinal** Estrato celular que da origen a las células germinales de un organismo pluricelular; opuesto a somatoplasma.

**plasma sanguíneo** El líquido o fracción no celular de la sangre, incluídas las sustancias disueltas.

**plasmelema** (*Gr. plasma*, molde + *lemma*, vaina). La membrana celular o membrana plásmica.

**plásmido** (*Gr. plasma*, molde). Pequeño anillo de DNA que puede ser transportado por una bacteria además de su DNA genómico.

**plasmidio** (*Gr. plasma*, molde + *idios*, forma). Masa anealada plasmática.

**plasto** (*Gr. plasit*, formado). Organismo membranoso de las células vegetales con funciones fotosintéticas, de almacenamiento de nutrientes, o ambas, por ejemplo, cloroplasto.

**plastrón** (*Fr. plastron*, plato plano). Caparazón ventral del cuerpo de los bivalvos articulados y otros invertebrados en ciertos artrópodos, fina capa de gas retenida por los pelos de la epicutícula en los insectos acuáticos.

**plataforma continental** Parte del borde continental del fondo oceánico que se extiende desde las zonas poco profundas de la costa hasta una profundidad de 120 a 400 m por la superficie del mar.

**pleiotropía**, **pleiotropismo** (*Gr. pleio*, más que *trope*, giro, volver). Relativo a un gen que produce más de un efecto; que afecta a múltiples características fenotípicas.

**pleopodo** (*Gr. pleis*, raxaga + *podis*, pie). Uno de los apéndices abdominales nadadores de los crustáceos.

**pleurocentro**, **pleurocentrismo** Característica ancestral de un carácter variable.

**pleura** (*Gr. pleura*, lado, costado). Membrana que limita cada hemitórax y cubre los pulmones.

**plexo** (*El. Plexus*, red). Estructura en forma de red, especialmente de nervios o vasos sanguíneos.

**pluma** Estructura de soporte de los calamares, es un resto de la concha acortada.

**pluteo** (*El. pluta*, cobertizo móvil, avión de lectura). Larva de los ofuródidos y equinodermos, con prolongaciones alargadas semejantes a las patas de un atilí, en un principio se denominó "larva en caballito".

**plumatóforo** (*Gr. plumatus*, con plumas + *phorus*, que levanta). Flotador lleno de gases de la fragata pomiguesa (*Physalia*) y otros alifonóforos, que son colonias especializadas de hidrozoides ( filo Cnidaria).

**pneumotomos** (*Gr. pneumia*, respiración + *stoma*, boca). Abertura al exterior de la cavidad del cuerpo (pulmón) de los gasterópodos pulmonados.

**población** (*El. populis*, pueblo). Grupo de organismos de la misma especie que viven en una determinada localización geográfica.

**población híbrida** La agrupación de organismos más inclusiva en la que la reproducción sexual y la recombinación génica asociada a ella se producen libremente a través de las generaciones, implica la ausencia de barreras biológicas para la fecundación de los gametos entre las hembras y los machos incluidos en el grupo. Es uno de los criterios que se utilizan en el concepto biológico de especie.

**podo** (*Gr. podis*, pie). Estructura en forma de pie, por ejemplo, los pies ambuladores de los equinodermos, también parapodio.

**poiquilotermo** (*Gr. poikilos*, variable + *therma*, calor). Relativo a los animales cuya temperatura corporal es variable y depende de la del ambiente de sangre fría; compárese con **poiquilófilo**.

**polaretid** (*Gr. polios*, eje). En sistemática, la ordenación de los estados alternativos de un carácter taxonómico desde la ancestral a las derivadas. En biología del desarrollo, la tendencia del eje de un óvulo a orientarse como el eje de la madre. También, condición de tener polos opuestos; distribución diferencial de gradación a lo largo de un eje.

**poliarización** (*El. polios*, polar + *Gr. iz*, hacer). Disposición de las cargas eléctricas positivas en un lado de la superficie de una membrana y las negativas en el otro (en los nervios y los músculos).

**poliaridad** (*Gr. polios*, muchos + *aner*, hombre). Condición de la hembra que se aparea con más de un macho en un tiempo dado.

**poliembrionía** Proliferación asexual de un huevo fecundado para producir varios embriones.

**polispermia** (*Gr. polios*, muchos + *spérma*, semilla). Entrada de más de un espermatocito en un solo óvulo durante la fecundación.

**polifilia** (*Gr. polios*, muchos + *phylion*, tribu). Condición de un taxón, u otro grupo de organismos, que no contiene al ancestro común más reciente de todos los miembros del grupo, lo que implica que dicho grupo tiene varios ancestros efectivos.

En taxonomía, tales grupos no son válidos como taxones formales y su reconocimiento como tales es erróneo; compárese con **monofilia** y **parafilia**. Adj. polifilista.

**polifido** (*Gr. polybios*, multiforme + *oidos*, diente). Que posee varios jergos sucesivos de dientes.

**poliginia** (*Gr. polios*, muchos + *gonos*, matrimonio). Condición del animal que se aparea con más de un individuo del sexo opuesto en un solo tiempo dado.

**poliginia** (*Gr. polios*, muchos + *gelo*, mujer). Condición del macho que se aparea con más de una hembra en un tiempo dado.

**poliginia de defensas de recursos** Tipo de macho obtiene más de una pareja debido a la agrupación de muchas hembras y puede protegerlas como una unidad frente a otros machos.

**poliginia de recursos** Un macho obtiene acceso a varias hembras de manera indirecta guardando algún recurso fundamental.

**poliginia de dominancia de los machos** Un macho obtiene más de una pareja debido a que las hembras muestran una preferencia por él frente a otros machos del grupo.

**polimerización** Proceso de formación de un polímero o compuesto polimérico.

**polimero** (*Gr. polios*, muchos + *muros*, parte). Compuesto químico constituido por unidades estructurales repetidas denominadas monómeros.

**polimorfismo** (*Gr. polios*, muchos + *morphe*, forma). Presencia de más de un tipo estructural de individuos dentro de una especie, variación genética en una población.

**polinucleado** (*Gr. polios*, muchos + *nucleódo*). Acárido multicelular formado por la combinación de más de un monocelular formando una cadena.

**polipéptido** (*Gr. polios*, muchos + *peptin*, digestión). Molécula formada por una sola cadena de aminoácidos unidos.

**polipodio** (*El. polypus*, pólipi). Individuo o zóoite en una colonia, específicamente de escorpecijos, que posee belfos, tubo digestivo, músculos y centros nerviosos.

**poliploide** (*Gr. polios*, muchos + *plōidis*, número de cromosomas). Organismo caracterizado por poseer más de dos dotaciones completas de cromosomas homólogos.

**pólipo** (*El. polypus*, varios pies). Individuo del filo Cnidaria, generalmente adaptado para actuar al sustrato por el extremo aboral; a menudo forma colonias.

**polysacárido** (*Gr. polysaccharis* + *sakcharos*, azúcar, del sánscrito *sarbhā*, azúcar). Hidrato de carbono compuesto de varios

monosacáridos, por ejemplo, glucógeno, almidón y celulosa.

**poliploidea** (*polyploidosis*) (*Gr. polios*, muchos + *soma*, cuerpo). Dos o más ribosomas unidos por una molécula de RNA mensajera.

**polo vegetativo** Región de un huevo con una elevada concentración de vóculo; esta región es la opuesta al polo germinal (polo animal) en la que está concentrado el citoplasma.

**pongílo** (*El. Pongo*, género tipo de orangutanes). Referivo o perteneciente a la antigua (actualmente en desuso) familia Pongidae de los primates, en la que se incluyen los monos antropoides (gorilas, chimpancés, orangutanes).

**poro dérmico** (*Gr. stroma*, piel, *El. ostium*, puerta). Poros inhalante de una esponja.

**porocio** (*Gr. poros*, paso, poro + *lysis*, vaso líquido). Tipo celular que aparece en las esponjas ascónicas, a través del cual entra el agua al espongocele.

**portador** Individuo heterocigoto para un alelo recesivo, por ejemplo un alelo para una enfermedad genética, que es fenotípicamente normal pero que transmite el alelo recesivo a su descendencia.

**posterior** (*El. posterior*). Situado en o hacia la parte trasera del cuerpo, en los animales bilaterales, el extremo del eje principal del cuerpo opuesto a la cabeza.

**potencial de membrana** Voltaje que se puede medir a través de una membrana plásmica debido a la distribución desigual de iones y moléculas cargadas a ambos lados de dicha membrana. Esta diferencia de potencial de las cargas se debe a la permeabilidad selectiva de las membranas respecto a los iones y a las moléculas con alguna carga.

**potencial ósmótico** Presión osmótica.

**predapación** Posesión de un carácter que casualmente predispone a un organismo para la supervivencia en un ambiente diferente a aquellos en los que ha vivido en su historia evolutiva.

**prececo** (*El. praecoecus*, machar antes de madurar). Organismo capaz de vivir independientemente poco después del nacimiento, ya que necesita pocos cuidados parentales; compárese con **altricial**.

**predador** o **depredador** Individuo de entre especies en una comunidad ecológica en la que los miembros de una especie (presa) sirven como alimento para otra especie (**predador**).

**predador** (*El. praedator*). Organismo que consume otros animales para alimentarse de ellos.

**preformación** Concepto actualmente desacreditado de que los gametos contendrían a jermos que se desagregarían y expandirían durante el desarrollo.

**preinmune** Resistente a la reinfección por un mismo patógeno; cuando algunos organismos infectados permanecen en el cuerpo del hospedador.

**premsil** (*El. premsilare*, artil). Adaptado para el salto.

**presión hidrostática** Presión ejercida por un fluido (gas o líquido), definida como

la fuerza por unidad de superficie. Por ejemplo, la presión hidrostática de 1 atmósfera (1 atm) es de 1.013250 × 10<sup>5</sup> dinas/cm<sup>2</sup> (= 1.03 kg/cm<sup>2</sup>).

**energía potencial** *(E<sub>p</sub>)* Análisis económico de la energía utilizada por un organismo, dividida en **productividad bruta**, **productividad neta** y **respiración**.

**primaria** *(E<sub>p</sub>)* **primario** Cualquiera manifiesto del orden Primates, en el que se incluyen tarsos, lemures, macacos, ardices, monos y humanos.

**primera ley de la termodinámica** La energía ni se crea ni se destruye, pero puede transformarse de una forma a otra.

**primario** *(E<sub>p</sub>)* **primario** Primitivo; antiguo, poco evolucionado, con características muy parecidas a las que poseen los primos ancestros.

**proteína** *(P)* Proteína inactiva que hace que las proteínas del organismo hospedador adopten una conformación espacial normal, y a menudo patológica, que ocurre en la enfermedad de las "vacas locas".

**proboscidea** *(Gr. pro, antes + bosonai, comida)* Morro o trompa. También órgano tubular en el que se sitúa la boca, como en los planetarios, sanguijuelas e insectos. También el órgano sensorial y defensivo del extremo anterior de ciertos invertebrados.

**procarion, procarótico, procarionte** *(Gr. pro, antes + karkinon, núcleo)* Que no posee núcleo, o núcleo, rodeado de membranas. Las células procariotas son características compleje **procarionte**.

**producción** En ecología, la energía acumulada por un organismo que llega a ser incorporada como nueva biomasa.

**productividad** La propiedad de los sistemas biológicos que puede medirse como la cantidad de energía, de materiales, o de trabajo, que incorporan.

**productividad bruta** Cantidad total de energía asimilada por un organismo.

**productividad neta** La energía almacenada por un organismo, equivalente a la energía asimilada (**productividad bruta**) menos la energía utilizada en el mantenimiento metabólico (**respiración**).

**productor primario** Un especie cuyos miembros inicia su producción adquiriendo energía y materia a partir de fuentes abióticas, como el agua y las plantas que sintetizan azúcares a partir del agua y del dióxido de carbono usando la energía solar (véase **fotoautótrofos**).

**proteína** *(L. proteina, de proteos, primario)* Molécula formada por carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno y, usualmente, azufre; compuesta por cadenas de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos; presente en todas las células.

**proteína p53** Proteína supresora de tumores con funciones críticas en las células normales. Una mutación en el gen que codifica para esta proteína, p53, puede producir la pérdida del control sobre la división celular y, por tanto, provocar la aparición de un cáncer.

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**prohormona, prohormonal** *(Gr. pro, antes + hormanai, excitar)* Un precursor de una hormona, especialmente una hormona peptídica.

**promotor** Región del DNA a la que se tiene que unir la RNA polimerasa para que comience la transcripción de un gen estructural.

**proteos** *(Gr. pro, antes + tegros, ridículo)* El más anterior de los tres tipos de órganos renales funcionales de los vertebrados, que sólo es funcional en los miomas adultos y en las larvas de peces artrios, en el embrión de manifiesto es vestigial. Adj. **proteofrónico**, **proteofrónico**.

**proteoproteor** *(L. proteos, propio + proteor, protector)* Reciprocal situas profundamente en los tejidos, especialmente en músculos, tendones y articulaciones, que informa de los cambios en la extensión de los músculos, la postura corporal y el movimiento.

**proporción de sexos** Relación entre la cantidad de machos y hembras en una población en un momento y lugar concreto.

**prosimio** *(L. pro, antes + L. simia, mono)* Cualquier miembro de un grupo de primates arborícolas que están enclavados inclusive, traseros y kistinos, pero que excluye a mono, macaco y humano.

**prosuma** *(Gr. pro, antes + soma, cuerpo)* Parte anterior de un ovario en el que no se aprecia segmentación primitiva, cabeza y tórax fusionados de los artrópodos; cefalotórax.

**prosopio** *(Gr. prosa, hacia delante + psye, puerta)* Conexión entre los canales inbilantes y los canales radiales en algunos escleritos.

**prostaglandinas** Grupo de ácidos grasos que actúan como hormonas, descubiertas originalmente en el semen y que poseen poderosos efectos sobre el músculo liso, los nervios, la circulación y los órganos reproductores.

**proteoma** *(Gr. proteos, primero + stoma, boca + ion, dim. final, término)* Cierre anterior de un animal metazoico, anterior a la boca.

**protomas** *(Gr. proteos, primero + aer, macho)* Condición de animales y plantas hemafilos en la que los órganos masculinos y sus productos aparecen antes que los correspondientes órganos y productos femeninos y así previenen la autofecundación.

**proteasa** *(Gr. proteos, primera + aza, enzima)* Enzima que digiere proteínas; incluye proteinasas y peptidasas.

**proteína** *(L. proteina, de proteos, primario)* Molécula formada por carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno y, usualmente, azufre; compuesta por cadenas de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos; presente en todas las células.

**proteína Ras** Proteína supresora de tumores con funciones críticas en las células normales. Una mutación en el gen que codifica para esta proteína, p53, puede producir la pérdida del control sobre la división celular y, por tanto, provocar la aparición de un cáncer.

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

crecimiento a la superficie celular. El gen que codifica para la proteína Ras se transforma en oncógeno cuando por una mutación se produce una forma de proteína Ras que inicia la cascada de señales en ausencia del factor de crecimiento.

**proteoma** *(Gr. proteos, proteina + L. soma, cuerpo de grupo)* Conjunto de proteínas producidas por un organismo durante toda su vida. Su estudio científico se llama **proteómica**.

**proteína** *(L. proteina, primera + aza, macho)* Condición de animales y plantas hemafilos en la que los órganos masculinos y sus productos aparecen antes que los correspondientes órganos y productos femeninos y así previenen la autofecundación.

**proteína** *(L. proteina, de proteos, primario)* Molécula formada por carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno y, usualmente, azufre; compuesta por cadenas de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos; presente en todas las células.

**proteína p53** Proteína supresora de tumores con funciones críticas en las células normales. Una mutación en el gen que codifica para esta proteína, p53, puede producir la pérdida del control sobre la división celular y, por tanto, provocar la aparición de un cáncer.

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

**proteína Ras** Proteína que inicia una cascada de reacciones que conducen a la división celular cuando se usa un factor de

glóbula plasmática; está implicada en la coagulación sanguínea.

**proventrículo** *(L. pro, antes + ventriculum, ventrículo)* En las aves, el estómago glandular situado entre el esófago y el mollejo. En los insectos, una dilatación muscular del intestino anterior armada internamente con dientes quitinosos.

**proximo** *(L. proximus, el más cercano)* Situado cerca o hacia el punto de unión o anclaje; opuesto a distal.

**psudocel. pseudoceloma** *(Gr. psaudes, falso + celoma, cavidad)* Cavidad que no forma parte de los sistemas sanguíneo o digestivo, embriológicamente derivada del blastocel.

**pseudoceloma** *(Gr. psaudes, falso + celoma, cavidad + ate, sufijo)* Que tiene una cavidad corporal formada por un blastocel persistente y que está tapizada por mesodermo sólo por un lado.

**pseudopodio, pseudopodio** *(Gr. psaudes, falso + podion, pie pequeño)* Expansión citoplásmica temporal de un protozoo o célula ameboide, útil para la locomoción y para englobar alimentos.

**psicología comparada** Estudios de campo que se usan para identificar reglas generales de comportamiento que puedan ser aplicadas a los ratunos y a otros animales.

**punteo de hidrógeno** Enlace químico que relativamente débil resulta de la distribución desigual de las cargas en las moléculas, en el que un átomo de hidrógeno se une mediante un enlace covalente a otro átomo que es atraído por la parte electropositiva de otra molécula.

**puff** Cadenas de DNA desorganizado en ciertas zonas que aparecen en los cromosomas gigantes de algunas moscas donde se está transcribiendo el DNA.

**pulmonar** *(L. pulmonis, pulmón + aria, sufijo que significa conectado)* 1. Relacionado o asociado con pulmones.

**pulmones en libro** Estructuras respiratorias de los quelicélicos terrestres (Artrópodo) con muchas bolsas pequeñas que se extienden por el interior de una cavidad abdominal llena de sangre.

**pupa** *(L. pupa, cebra, muéca)* Estado quiescente inactivo de los insectos holometábolos. Sigue al estado larvario y precede al estado adulto.

**purina** *(L. purius, puro + urina, orina)* Base orgánica con átomos de carbono y nitrógeno en dos anillos unidos. Sustancia de la que derivan la creatina, la guanina y otras bases que se encuentran en la naturaleza.

**quelípodos** *(Gr. chele, mandíbula + L. pes, pie)* Primer par de patas en forma de pinzas de la mayoría de los crustáceos decápodos; especializados en la captura y la masticación.

**queratina** *(Gr. Avri, cuero + in, sufijo para las proteínas)* Escleroproteína presente en los tejidos epidérmicos que se modifica para formar queratina dura en cuernos, pelos, uñas y las escamas de los reptiles.

**quisama** *(Gr. qhisama, cruz)* Intersección o cruce, como la de los nervios; punto de conexión entre conductos biológicos donde se ha producido el subcorreción en la sinapsis.

**quimiofisiología** *(Gr. chemia, transformación + anús, por sí mismo + tropos, el que se alimenta)* Organismo que utiliza compuestos orgánicos como fuente de energía.

**quimioraxis** *(Gr. chemia, indución + axis de raxis, poner en orden)* Movimiento de orientación que realizan las células o los organismos en respuesta a estímulos químicos.

**quimiotrofo** *(Gr. chemia, indución + trope, transformar)* Organismo que obtiene su energía a partir de sustancias inorgánicas sin el uso de clorofila.

**quimo** *(Gr. chymos, gata)* Masa semifluida de alimento parcialmente digerido presente en el estómago y el intestino delgado.

**quiste** *(Gr. kiste, vesga, bolsa)* Estado de resistencia y quiescente de un organismo; normalmente con una pared química.

**quiste hidatídico** *(Gr. hydrati, vesiga de agua)* Tipo de quiste producido por los ejemplares juveniles de ciertos cestodos (*Echinococcus*) en sus hospedadores vertebrados.

**quilina** *(Fr. chiline del Gr. chiton, túnica)* Sustancia dura que forma parte de la cutícula de los artrópodos y se encuentra muy a menudo en otros vertebrados, polimerizado nitrogenado insoluble en agua, almidón, ácidos diluidos, y en los jugos digestivos de la mayoría de los animales.

**quelicélicos** *(Gr. chebeles, bastón)* Estructuras semejantes a bastones situadas en las células de la epidermis o del paraténax subyacente de ciertos tiburletos; son expulsadas en las secreciones mucosas.

**radiación adaptativa** Diversificación evolutiva en la que a partir de una forma ancestral se obtienen numerosas líneas ecológicamente diferentes, especialmente cuando dicha diversificación ocurre en un intervalo relativamente breve de tiempo geológico.

**Radiata** *(L. radialis, rayo)* Filo de animales con simetría radial, en concreto los cnidarios y los ctenóforos.

**radial** *(L. radialis, rayo, radio de una rueda + L. rus, dios protector de la casa y el campo)* Arriba con antipodios y captaciones de gran belleza.

**radiales** *(L. radialis, rayo, radio de una rueda)* Proceso plasmático en la cabeza de muchos gusanos poliquetos tubícolas (filo Annelida), que intervienen, principalmente, en la alimentación.

**rádula** *(L. radula, rascador)* Lengua rascosa de la mayoría de los moluscos.

**ramicostado** *(L. ramus, rama + cristatus, con cresta)* Cualquier miembro de un clado de protozos con crestas microscópicas tubulares y ramificadas, típicamente son formas ameboides, desnudas o testáceas, entre las que se incluyen los mohos del hongo verdaderos.

**rancho** Cualquier miembro del orden Anura (o Salientia) de los anfibios.

**rango geográfico** Área geográfica concreta ocupada por los miembros de una población, una especie o un taxón de mayor categoría.

**rango taxonómico** Categoría lineal (reino, filo, clase, orden, familia, género, especie y variedad) en que se sitúa un taxón reconocido.

**ratite** *(L. ratis, balza)* Referido a aves que tienen el esternón sin quilla; compárese con **caranada**.

**reactancia en cadena de la polimerasa (PCR)** Técnica para preparar grandes cantidades de DNA a partir de pequeñas muestras, que hace posible clonar un gen concreto siempre y cuando se conozca parte de su secuencia.

**recapitulación** Resumen o repetición, hipótesis que postula que un individuo repite su historia filogenética durante su desarrollo.

**receptores de las células B** Receptores de la superficie de las células T, cuya región variable se une a un antígeno concreto.

**receptor de tipo Toll (TLR)** Membre que procede de la proteína Toll descubierta en *Drosophila*; estos receptores están situados sobre las membranas celulares de los vertebrados. Cuando se activan en unión a ellos un molécula, estimulan a la célula para que ésta sintetice el péptido antimicrobiano adecuado. Reconocen patrones generales en lugar de configuraciones moleculares específicas, por lo que desempeñan un papel fundamental en la defensa inmunitaria innata.

**recresco** Un alveo que tiene que presentarse en sucesión a bastones situados en las células de la epidermis o del paraténax subyacente de ciertos tiburletos; son expulsadas en las secreciones mucosas.

**recrudo** Un feto que se presenta en el escroto de un espacio vital que por su escasez es lógico que una población tenga un número de individuos menor del que podría esperarse en un ambiente particular.

**red travesal** *(L. trabecula, pequeño travesal; ransulum, red)* Tejido biestructural sinéctico que forma la estructura corporal principal de las esponjas hexactinóidas (filo Porifera).

**red trófica** Análisis de las relaciones de las especies en una comunidad ecológica en función de la manera en que se nutren, según sean fitófitos del carbono autótrofos (**productores**), consumidores de los productores (**herbívoros**), consumidores de herbívoros (primer nivel

1

de **carburos**) o consumidores de otros carburos (carburos de nivel superior).

**redcélula** (L. *rete, dim. reticulum*, red). Segunda cámara del estómago de los ruminantes; una estructura en forma de red.

**redia** (de Redi, biólogo italiano). Etado larvario del ciclo de los trematodos; se produce a partir de un esporocisto y, a su vez, da lugar a varios cercarios.

**reducción** En química, la ganancia de un electrón por un átomo o molécula de una sustancia; también la adición de hidrógeno a una sustancia o cuando ésta pierde electrones en un paradigma anterior y que hacen que éste sea desatando a favor de otro alternativo.

**ribosa** Azúcar de cinco carbonos que forma parte de los nucleótidos que constituyen la estructura fundamental del RNA; también se encuentra en las moléculas de ATP que se utilizan para almacenar la energía química en el metabolismo celular.

**ribosomas** Estructura subsular compuesta por proteína y ácido ribonucleico. Se puede encontrar libre en el citoplasma o unido a las membranas del retículo endoplásmico; participa en la síntesis de proteínas.

**receptor** (Gr. *rhēsis*, contiene + *receptō*). Órgano sensorial de los animales acuáticos que responde a las corrientes de agua.

**replicación** (L. *replicatio*, repliegue). En genética, la duplicación de una o más moléculas de DNA a partir de una sola molécula preexistente.

**respiración** (L. *respiratio*, respiración). Intercambio gaseoso entre un organismo y su medio circundante. En la célula, la liberación de energía por la oxidación de moléculas alimenticias.

**respiración celular** Utilización del sustrato por los animales para realizar el intercambio gaseoso entre la sangre y el aire, es el tipo de respiración primaria de las formas terrestres sin pulmones, incluidas las salamandras pleróticas/dios.

**respuesta inmunitaria celular** Respuesta inmunitaria que solo implica a la superficie celular, especialmente a los linfocitos T<sub>H</sub> de la respuesta inmune, sin la producción de anticuerpos; compárese con **respuesta inmunitaria humoral**.

**respuesta inmunitaria humoral** Respuesta inmunitaria que implica la formación de anticuerpos, específicamente con los linfocitos T<sub>H</sub>; compárese con **respuesta inmunitaria celular**.

**rete mirabile** (L. *rete mirabile*, red maravillosa). Pileo de pequeños vasos sanguíneos dispuestos de tal manera que la sangre que entra en ellos corre en sentido contrario a la que sale, lo que hace posible un intercambio muy eficaz entre ambas corrientes. Un mecanismo de este tipo

mantiene la alta concentración de gases de la veiga natatoria de los peces.

**reticular** (L. *reticulum*, red pequeña). Estructura que por su aspecto o estructura recuerda a una red.

**retículo endoplásmico** Complejo intracelular de membranas. Puede presentar ribosomas (rugoso) o no (liso).

**reticulopodio** (L. *reticulum*, dim. de *rete*, red; *podium*, pie). Pseudópodos que se ramifican y se reúnen entre sí.

**retina** (L. *rete*, red). Membrana sensorial posterior del ojo que recibe las imágenes.

**retortomonario** (L. *retro*, volver atrás + *monas*, simple). Cualquier miembro de un clado de protozoos en el que se incluyen ciertos flagelados heterótrofos.

**retroflóculo** (del lat. *retro*, hacia atrás) al filósofo Thomas Kuhn para la fase de la investigación científica en la que los datos obtenidos muestran la existencia de defectos en un paradigma anterior y que hacen que éste sea desatando a favor de otro alternativo.

**riboza** Azúcar de cinco carbonos que forma parte de los nucleótidos que constituyen la estructura fundamental del RNA; también se encuentra en las moléculas de ATP que se utilizan para almacenar la energía química en el metabolismo celular.

**ribosomas** Estructura subsular compuesta por proteína y ácido ribonucleico. Se puede encontrar libre en el citoplasma o unido a las membranas del retículo endoplásmico; participa en la síntesis de proteínas.

**rinario** (Gr. *rhēn*, nariz). Zona desprovista de pelos que rodea la nariz de un mamífero.

**riococle** (Gr. *rychok*, hocico, trompa + *koiklos*, hueco). En los nemertinos, la cavidad tubular dorsal que contiene la bobadilla. No tiene abertura al exterior.

**riofloro** (Gr. *rhēn*, nariz + *phloron*, llevar). Tetrádulo quimiorreceptor de algas marinas.

**riopodios** (Gasterópodos, bivalvos, etc.). Liberación de energía por la oxidación del Pileozoo con aletas lobuladas.

**ritualización** En etología, modificación evolutiva, genética o modificación de un patón de conducta que sirve para la comunicación. Incluye las exhibiciones rituales que implican una comprensión mutua del significado para establecer la jerarquía de dominancia en una población.

**rizopodos, rizopodios** (Gr. *rhiza*, raíz + *podus*, pies). Pseudópodos filamentosos ramificados que emiten algunas amebas.

**RNA** Ácido ribonucleico, del que existen varias clases, como RNA mensajero, RNA ribosómico y RNA de transferencia (mRNA, rRNA, tRNA); también hay RNA estructurales y reguladores.

**RNA de transferencia (RNA)** Forma de ácido ribonucleico (RNA) aproximadamente con 70 a 80 nucleótidos que funciona como aceptadora de nucleótidos en la síntesis de proteínas. El RNA de transferencia lleva un aminoácido específico a un complejo ribosoma-RNA mensajero para su incorporación a un polipéptido.

**RNA mensajero (mRNA)** Forma de ácido ribonucleico (RNA) que lleva la información genética de un gen al ribosoma, donde determina la secuencia de aminoácidos a medida que se va formando un polipéptido.

**RNA polimerasa** Uno de los tres tipos de enzimas que intervienen en la síntesis de RNA a partir de ribonucleótidos trifosforados (ATP, GTP, UTP) y de un DNA molde. La RNA polimerasa I sintetiza RNA ribosómico, la RNA polimerasa II sintetiza RNA mensajero y la RNA polimerasa III sintetiza RNA de transferencia.

**RNA ribosómico (rRNA)** Ácido ribonucleico que forma parte de la estructura física de los ribosomas, en los que está asociado con proteínas ribosómicas.

**ropalia** (N. del Gr. *ropalia*, maza). Uno de los órganos de los tentáculos, marginales y claviformes, de ciertas medusas; tentaculocitos.

**roparia** (Gr. *ropalia*, maza + *opsis*, desgustar). Estructuras claviformes de los apicomplexos, que forman parte del complejo apical; se ahén anteriormente y parece que constituyen a la penetración en la célula hospedadora.

**rostelo** (L. *rostellum*, pico pequeño). Estructura saliente en el esófago de los vertebrados, a menudo con ganchos de las narves).

**rostro** (L. *rostrum*, espólio de las narves). Saliente de la cabeza en forma de trompa.

**ruminantes** (L. *ruminans*, masticar la comida). Mamíferos antiodontos con un esófago retorcional completo y con bacterias fermentadoras en la más anterior de las cámaras.

**S**

**sacro** (L. *sacrum*, sagrado). Hueso formado por la fusión de vértebras que está fijada la cintura pélvica; perteneciente al axis.

**sáculo** (L. *sacculus*, bolso pequeño). Pequeña cámara del laberinto membranoso del oído interno.

**sagital** (L. *sagitta*, flecha). Relativo al plano medio anteroposterior que divide a un organismo de simetría bilateral en dos mitades, derecha e izquierda.

**sal** Producto de la reacción entre un ácido y una base; en disolución puede ser disocia en iones negativos y positivos, pero no en H<sup>+</sup> o OH<sup>-</sup>.

**salmánabida** Término general que se aplica a cualquier animal del orden Trocheta (también llamados caudata).

**salobre** Agua con una salinidad intermedia entre la del agua dulce y la del mar, es decir, entre 0.5 y 30 partes por mil.

**saprofago** (Gr. *sapros*, podrido + *phagos*, de *phagōn*, comer). Que se alimenta de materias en descomposición; saprobio; saprofito.

**saprófito** (Gr. *sapros*, podrido + *phyton*, planta). Vegetal que vive a base de materia orgánica muerta o en descomposición.

**sarcolema** (Gr. *sarx*, carne + *lema*, cubierta, clausal). Envoltura delgada y no celular que cubre las fibras del músculo estriado.

**sarcómero** (Gr. *sarx*, carne + *meros*, parte). Segmento transversal del músculo estriado que constituye la unidad contractual fundamental.

**saroplasma** (Gr. *sarx*, carne + *plasma*, molde). Sustancia clara, semifluida, que se encuentra entre las fibrillas del tejido muscular.

**sauroperíogio** (Gr. *sauros*, lagarto + *períogio*, suado). Reptiles marinos monacicos que solían tener las extremidades en forma de pletia y el cuello alargado; se incluyen los pelcauroscos, pliosauros y placodontos.

**sebáceo** (L. *sebum*, hecho de sebo). Tipo de glándulas epidérmicas de los mamíferos que producen una sustancia grasa.

**seca**, **seca** (L. *seca*, agudo). Estructura quitinosa accicular del tegumento de los anélidos, los artrópodos y otros moluscos.

**sedentario** Estacionario, quieto, inactivo; que no se desplaza.

**segmentación** División del cuerpo en segmentos o metámeros diferenciados; **metamería**.

**segmentación** Proceso de división nuclear y celular en el zigoto animal.

**segmentación bilateral** En el embrión temprano, la segmentación en la que el plano de la primera división hace que en el embrión se diferencien un lado izquierdo y otro derecho, que se mantienen en las siguientes divisiones.

**segmentación determinada** Tipo de segmentación en la que el destino de los blastómeros está determinado muy tempranamente en el desarrollo; **segmentación en mosaico**.

**segmentación difusa** Tipo de segmentación embrionaria en la que las primeras divisiones del zigoto se producen en un pequeño disco situado por encima de una gran masa de vitelo.

**segmentación en mosaico** Tipo de desarrollo embrionario que se caracteriza por la diferenciación independiente de cada parte del embrión; segmentación determinada.

**segmentación espiral** Tipo de segmentación embrionaria en el que los planos de división son diagonales respecto al eje polar, de manera que se producen células de diferentes tamaños al alinearse las divisiones en sentido horario y antihorario con respecto al eje de polaridad; segmentación determinada.

**segmentación holoblastica** (Gr. *holo*, completo + *blastos*, yema). División celular y acomodamiento igual en las células del embrión temprano; se da en los mamíferos, anfibios y en muchos invertebrados acuáticos que tienen huevos con poca cantidad de vitelo.

**segmentación indeterminada** Tipo de desarrollo embrionario en el que el destino de los blastómeros no está determinado tempranamente como tejidos u órganos,

por ejemplo, en los equinodermos y los vertebrados; segmentación regulativa.

**segmentación radial** Tipo de desarrollo embrionario en el que los primeros planos de división son simétricos respecto al eje polar, con cada blastómero suado directamente sobre el blastómero correspondiente de la siguiente capa; segmentación indeterminada.

**segmentación reguladora** Véase **segmentación radial**.

**segmentación rotativa** Tipo de formación temprana del embrión exclusivo de la mayoría de los mamíferos en el que las células de la segunda división parecen que han girado una respuesta a la masa.

**segunda ley de la termodinámica** Los sistemas físicos muestran una tendencia a incrementar su desorden, a lo que se denomina entropía.

**selección** Supervivencia diferencial y reproducción entre varios individuos, a menudo se confunde con **selección natural**, la cual es una posible causa de extinción selectiva.

**selección catastrófica de las especies** Supervivencia diferencial de las especies durante los momentos de extinción en masa como consecuencia de las variaciones de caracteres que permiten que algunas especies, pero no otras, soporten una perturbaciones ambientales severas, como las provocadas por el impacto de un asteroide.

**selección de especies** Rimas diferentes de especies de extinción, o de ambas, entre linajes que están evolucionando y que pueden atribuirse a interacciones entre las distintas propiedades emergentes a nivel de especie y el ambiente; compárese con **efecto de macroevolución**.

**selección del grupo** Hipótesis según la cual en algunos casos la selección actúa sobre una asociación de individuos de una población y no directamente sobre los propios individuos; esta hipótesis se propuso para explicar la evolución de los comportamientos que no benefician directamente al individuo si no que favorecen al grupo en el que están incluidos los individuos que realizan dicho comportamiento. Diferentes análisis críticos han desacreditado la hipótesis de la selección del grupo y han favorecido otras explicaciones alternativamente por parentesco y el altruismo recíproco.

**selección direccional** Proceso en el que se favorece un valor extremo de un fenotipo cuantitativo en una población, pudiendo causar un cambio del valor medio de dicho fenotipo en la población.

**selección disruptiva** Proceso en el que un valor medio de un fenotipo cuantitativo es favorecido cuando una distribución bimodal de un fenotipo.

**selección estabilizante** Proceso en el que un valor medio de un fenotipo cuantitativo es favorecido con respecto a

sus valores extremos en una población, que potencialmente puede hacer que se establezca dicho valor medio.

**selección natural** Reproducción no debida al azar de diferentes organismos de una población que tiene como consecuencia la supervivencia de los mejor adaptados a su ambiente y la eliminación de los peor adaptados; da lugar al cambio evolutivo si la variación es hereditaria.

**selección sexual** Propagación diferencial entre organismos variables debido al mayor éxito reproductor de algunas formas (mayor éxito en el apareamiento y mayor fecundidad). Una característica favorecida por la selección sexual puede ser perjudicial para la supervivencia y resulta negativamente seleccionada por selección natural.

**semelparidad** Estrategia vital en la que los individuos de una población normalmente sólo se reproducen una vez antes de morir, aunque pueden producir muchos descendientes la única vez que se reproducen, compárese con **iteroparidad**.

**semínifero** (L. *semen*, semen + *ferre*, llevar). Los tubos que producen o transportan el semen en los testículos.

**semipermeable** (L. *semi*, mitad + *permeabilis*, que permite el paso a su través). Permeable a pequeñas partículas, como el agua y ciertos iones inorgánicos, pero no a moléculas de mayor tamaño.

**seno** (L. *sinus*, curva). Cavidad o espacio en los tejidos o en el hueso.

**sensibilización** Tipo de aprendizaje en el que un animal adquiere una respuesta característica a un estímulo concreto, compárese con **habituación**.

**senzila** (L. *senzilis*, sentido). Órgano sensorial pequeño, especialmente en los artrópodos.

**sepio** (L. *sepio*, tiburón). Tiburón entre dos cavidades.

**serosa** (L. *serum*, suero). La más externa de las membranas embrionarias de los reptiles y las aves, cordero. También el revestimiento peritoneal de la cavidad del cuerpo.

**seroso** (L. *serum*, suero). Acosuo, semejante al suero; se aplica a glándulas, tejidos, células y líquidos.

**serotonina** (L. *seroton*, suero). Amino ferolico presente en el suero de la sangre humana y en otros tejidos, que posee diversas funciones metabólicas, vasculares y nerviosas poco conocidas.

**serotonina** (L. *seroton*, suero). Sustancia presente en el suero y en otros tejidos.

**setón** (L. *setula*, hair, onatso). Anclado por su base, fino y un sustato.

**siRNA** (Gr. *siRNA*, siRNA). Tipo de sistema canalicular en ciertos protozoos. A veces llamado siRNAs.

**SIDA** Véase **síndrome de inmunodeficiencia adquirida**.

**sifón** Tubo para dirigir un flujo de agua.

**sifonogilo** (Gr. *siphon*, tubo, sifón + *gyllos*, entubadura). Suero cilado en la faringe de las anémonas.

**sifonculo** (L. *siphunculus*, pequeño tubo). Cerdón de tejido que recorre la concha del

nasillo, conectando todas las cámaras de esta con el cuerpo del animal.

**sileco** (L. *silex*, pedernal). Que contiene sílice.

**simbiosis** (Gr. *syn*, con + *bios*, vida). Relación íntima de dos especies distintas que viven juntas. Al menos una de ellas siempre resulta beneficiada, mientras que la otra puede ser beneficiada, no resultar afectada o verse perjudicada (mutualismo, comensalismo y parasitismo).

**simetría bilateral primaria** Generalmente se aplica a un organismo con simetría radial que desciende de un ancestro bilateral y se desarrolla a partir de una larva con simetría bilateral.

**simetría birradial** Tipo de simetría radial en la que por el eje oral-aboral sólo pasan dos planos que formen asíngenes especulares debido a que la estructura es piramidal.

**simetría pentámera** (Gr. *pentē*, cinco + *meros*, parte). Simetría radial, basada en cinco, o múltiplos de él.

**simetría radial** Organización morfológica en la que las partes de un animal se disponen simétricamente alrededor de un eje oral-aboral, por el cual pasa más de un plano que produce dos mitades especulares entre sí.

**simetría radial primaria** Generalmente se aplica a un organismo con simetría radial que no tiene un ancestro ni una larva con simetría bilateral, en contraste con un organismo con simetría radial secundaria.

**simio** (L. *simia*, simio). Mono.

**simpátricas** (Gr. *syn*, con + *patra*, tierra nativa). Especies que poseen la misma área de distribución, o regiones solapadas.

**simpatrofia** Especies que comparten características anatómicas, sin que ello sea indicativo de que las especies formen un grupo monofilético.

**sinapomorfía** (Gr. *syn*, junto + *apo*, de + *morphe*, forma). Rasgo derivado y compartido de un carácter, que se utiliza para reconstruir patrones de ascendencia común entre dos o más especies.

**sinápsidos** (Gr. *synapsis*, contacto, unión). Grupo de amniotas que comprende a los mamíferos y los reptiles ancestrales parecidos a los mamíferos, con un único par de fosetas temporales en el cráneo.

**sinapsis** (Gr. *synapsis*, contacto, unión). Lugar por el que un potencial de acción pasa de una neurona a otra, generalmente de un axón a una dendrita.

**sinapsis** (Gr. *synapsis*, contacto, unión). Tiempo en que los cromosomas homólogos permanecen unidos longitudinalmente en la primera división meiótica.

**sinocarion** (Gr. *syn*, con + *karyon*, núcleo). Núcleo del zigoto, resultado de la fusión de los pronúcleos.

**sincitio** (Gr. *syn*, con + *kytos*, conducto hueco). Masa de protoplasma que contiene varios núcleos, sin estar dividida en varias células. Adj. **sincitial**.

**síndrome** (Gr. *syn*, con + *dromon*, correr). Grupo de síntomas característicos de una enfermedad o de una anomalía congénita.

**síndrome de Down** Síndrome congénito con retraso mental que se presenta en las personas cuyas células tienen un cromosoma extra del par 21, también llamado trisomía del par 21.

**síndrome inmunodeficiencia adquirida (SIDA)** Enfermedad debida a la infección producida por el virus de la inmunodeficiencia humana en la que la respuesta inmunitaria resulta gravemente afectada. Es una enfermedad mortal para la que aún no se ha descubierto un tratamiento definitivo.

**singamia** (Gr. *syn*, con + *gamos*, matrimonio). Fecundación de un gameto por otro para formar un cigoto, ocurre en la mayoría de los animales con reproducción sexual.

**sinistroso** (L. *sinister*, izquierdo). Relativo a la izquierda; en los gasterópodos, un tipo de simetría a la izquierda que usa a la izquierda de la columna al colocar la espira hacia el observador.

**síntesis prebiótica** Síntesis química que se produjo antes de la aparición de la vida.

**siringe** (Gr. *synyx*, flauta de papiro). Órgano fonador de las aves situado en la base de la tráquea.

**sistema de la línea lateral** Órgano sensorial formado por neuronas situadas en canales o surcos de la cabeza o los flancos del cuerpo de los peces y algunos anfibios, que sirve para detectar vibraciones en el agua.

**sistema hemal** (Gr. *haima*, sangre). Sistema propio de los equinodermos a base de pequeños vasos, probablemente actúa en la distribución de los nutrientes hasta regiones cercanas del cuerpo.

**sistema jerárquico** Organización esquemática de los organismos en taxones de rango sucesivos, siguiendo una clasificación lineínea.

**sistema lagunar** Conjunto en forma de red de canales circulatorios llenos de líquido presente en los ascantofectos.

**sistema porta** (L. *porta*, puerta). Conjunto de grandes vasos que comienzan y terminan en una red capilar, por ejemplo, el sistema porta hepático y porta renal de los vertebrados.

**sistema reticuloendotelial** (L. *reticulum*, dim. de red + Gr. *endon*, dentro + *thelē*, tejido). Células fagocíticas fijas en los tejidos, especialmente en el hígado, los nódulos linfáticos, el bazo y otros; también llamado sistema fagocítico mononuclear.

**sistema traqueal** (L. *trachea*, tráquea). Red de tubos de paredes delgadas que se van ramificando por todo el cuerpo de los insectos terrestres; se utiliza como sistema respiratorio.

**sistema vascular acuífero, sistema ambulacral** Sistema de tubos cerrados y conductos exclusivo de los equinodermos; se utiliza para mover los tentáculos y los pines ambulacrales que usan para sustrerse al sustrato, en la alimentación y en la respiración.

**sistemática** Ciencia de la clasificación y de la reconstrucción de la filogenia.

**sistemática filogenética** Véase **cladística**.

**stísole** (Gr. *stylos*, llevado junto). Contracción del corazón.

**sobrecruzamiento** Intercambio de partes entre cromátidas no hermanas en la sinapsis de la meiosis.

**sociobiología** Estudio evolutivo del comportamiento social en humanos y otros animales.

**solena, red solenal** (Gr. *solēn*, tubo). Canales que recubren el cenozoario y conectan los polipos en las colonias de los octocorales (filo Cnidaria).

**solenoctio** (Gr. *solēn*, tubo + *kytos*, conducto hueco). Tipo especial de bulbo en llama en forma de solenoctio, el único flagelo en un tipo de penacho. Véase **célula en llama, protofibrilo**.

**solvente, disolvente** Líquido en el que se puede disolver una sustancia.

**soma, cuerpo** (Gr. *soma*, cuerpo). Conjunto de un organismo, excepto las células germinales (plasma germinal).

**somático** (Gr. *soma*, cuerpo). Relativo al cuerpo, por ejemplo, células somáticas como epitelio y tejido conectivo.

**somatocel** (Gr. *soma*, cuerpo + *kytos*, hueco). Compartimento celomático posterior de los equinodermos; el somatocel izquierdo da lugar al celoma oral y el derecho al aboral.

**somatoplasma** (Gr. *soma*, cuerpo + *plasma*, molde). Materia viva que constituye la masa corporal, en contraposición al plasma germinal, formado por las células reproductoras. Protoplasma de las células corporales.

**somito** (Gr. *soma*, cuerpo). Una de las masas de mesodermo dispersas segmentariamente (metamericamente) en una serie longitudinal junto al tubo neural del embrión; metámero.

**subnivo** (L. *sub*, debajo + *nivis*, nieve). Se aplica a los ambientes bajo la nieve, en los que la nieve aisló contra una temperatura atmosférica más fría.

**suro** (L. *serius*, surco). Líquido que se separa de la sangre cuando se coagula; plasma sanguinolento del que se ha extraído el fibrinógeno. También era clara de un líquido biológico una vez separados sus elementos sólidos.

**superposición de nichos** Comparación de dos especies cuantificando la proporción de los recursos de cada una de ellas que también son utilizados por la otra.

**supervivientes** Los individuos de una cohorte o una población que persisten a partir de un suceso de su ciclo vital (por ejemplo, el nacimiento) hasta otro (por ejemplo, la madurez sexual o una edad concreta).

**surgimiento horizontal** Mantalizo subaxial de agua caliente, el agua del mar se filtra a través del fondo marino y es calentada por el magma, volviendo de nuevo al mar a través de estos surgimientos hidrotermales.

**supervisor** Organismo acuático que se alimenta a partir de las partículas alimenticias suspendidas en el agua circundante; las partículas pueden ser filtradas o capturadas por otros métodos.

**sustancia bruta** Mitriz en la que están embebidas las fibras del tejido conjuntivo.

**sustrato** Sustancia sobre la cual actúa una enzima; también una base sobre la que crece o se mueve un organismo.

**T**

**táctil** (L. *tactilis*, susceptible de ser tocado, de *targere*, tocar). Relativo al tacto.

**taiga** (Gr. *taiga*, disposición, orden). Parte o zona del tipo de un arroyo que resulta de la fusión embriónica de los miembros, por ejemplo, cabeza, tórax, abdomen.

**tagmatización, tagmosis** Organización del cuerpo de los artrópodos en tagmas.

**taiga** (Bosco). Región caracterizada por grandes bosques de coníferas, inviernos largos y fríos, y veranos cortos; típica de Canadá y Siberia.

**talud continental** Pendiente del fondo oceánico que va desde la plataforma continental hasta una profundidad de 3000 a 4000 m bajo la superficie del mar.

**tanatoco** (Gr. *tanatos*, compuesto, químico que tiende a mantener los niveles de pH constantes ante la adición de ácidos o bases).

**tanito** (Gr. *tanthul*, muy pequeño). Larva de un tuniculífero (subfilo Ctenostaca).

**tasa de crecimiento** Variación en el número de individuos de una población en un tiempo dado debido a la reproducción y, positivamente, a la inmigración.

**tasa de crecimiento intrínseca** Ritmo de crecimiento exponencial de una población, es decir, la diferencia entre los componentes de los ritmos de nacimientos y de mortalidad independientes de la densidad de una población; raso en una distribución de edad estable.

**tasa intrínseca de incremento** Véase **tasa de crecimiento intrínseca**.

**taxis** (Gr. *taxis*, disposición). Movimiento orientado como respuesta a un estímulo ambiental.

**taxón** (Gr. *taxos*, disposición). Cualquier grupo o entidad taxonómica.

**taxonomía** (Gr. *taxos*, disposición + *nomos*, ley). Estudio de los principios de la clasificación científica; ordenación sistemática y denominación de los organismos.

**taxonomía evolutiva** Sistema de clasificación establecido por George Gaylord Simpson, que agrupa especies en taxones linéticos de mayor rango representando una jerarquía de distinción de zonas adaptativas, cada taxa puede ser monofilético o parafilético, pero no polifilético.

**taxonomía fenética** (Gr. *phainos*, visible, evidente). Relativo al uso del parecido general para clasificar a los organismos en taxones complejos con las clasificaciones basadas explícitamente en una reconstrucción de la filogenia.

**teca** (Gr. *thēbe*, caja). Cubierta protectora de un organismo o de un órgano.

**teclado** (Gr. *thēbe*, caja). Organismo que posee scia.

**teóricas de placas** Cambios geológicos de posición de las placas tectónicas de la corteza terrestre con respecto a las capas situadas por debajo de ellas. Esta teoría explica los cambios de posición de los continentes en el transcurso del tiempo geológico, la formación de las cordilleras montañosas y los modelos de formación de los archipiélagos de islas volcánicas.

**tectum** (L. *actum*, techo). Estructura de cobertura, por ejemplo, la parte dorsal del capitulo de los ácaros y las garrapatas.

**tegen** (L. *tegmen*, cubierta). Epitelio externo de los citoides (filo Echinodermata).

**teguamento** (L. *tegumentum*, cubierta, de *tegere*, cubrir). Cubierta externa de los crustáceos y metameria aneigmente considerada una cutícula.

**tejo** (M.E. *taxus*, tejo). Agrupación de células, generalmente del mismo tipo, organizadas para realizar una función común.

**telencefalo** (Gr. *telē*, extremo + *encephalon*, cerebro). Vesícula anterior del encéfalo; la subdivisión más anterior del prosencéfalo, que da lugar al cerebro y sus estructuras anejas.

**teología** (Gr. *telos*, extremo + L. *logia*, estudio, del Gr. *logos*, palabra). Teoría filogenética que considera los fenómenos naturales como preordenados y dirigidos hacia una finalidad; opuesta al punto de vista científico del determinismo mecanicista.

**telosteos** Clado de peces que poseen aletas con radios y que se caracterizan por tener la aleta caudal homocercal.

**telocéntrico** (Gr. *telos*, extremo + *centron*, centro). Cromosoma con el centrómero en un extremo.

**telolecito** (Gr. *telos*, extremo + *kithalos*, vitelo). Huevo con el vitelo concentrado en un polo.

**telson** (Gr. *telson*, extremidad). En muchos crustáceos, saliente posterior del último segmento corporal.

**temnopódidos** (Gr. *temnos*, cecar, + *podus*, vetebral). Gran grupo de tetrápodos primitivos que vivieron desde el Carbonífero al Triásico.

**tendencia** Cambio direccional de una característica o del modo de diversidad de un grupo de organismos cuando se puede observar a lo largo de períodos prolongados de tiempo evolutivo en el registro fósil.

**tendón** (L. *tendō*, tender). Banda fibrosa que conecta un músculo a un hueso o a otra estructura móvil.

**tenilios** (Gr. *tenia*, cinta, cinta). Engrosamientos en espiral de la cutícula que sirven de soporte a las triquinas (filo Arthropoda).

**tenosidad superficial elevada** Es una zona que se necesita una gran presión para romper la superficie del agua líquida en comparación con otros líquidos, con la excepción del mercurio.

**tenotulacio** (L. *tentaculum*, tentáculo + Gr. *lytis*, sac). Cada uno de los órganos sensoriales del borde umbrelar de una medusa; ropalia.

**teoría** Hipótesis científica o conjunto de hipótesis relacionadas que ofrecen una explicación para una amplia variedad de fenómenos relacionados y que sirve para organizar la investigación científica de esos fenómenos.

**teoría cromosómica de la herencia** La teoría genética que resume los resultados de la genética y la citología mendelianas para proponer una herencia concreta de los caracteres heredables producidos en los cromosomas de los eucariotes.

**teoría evolutiva transformacional** Cualquier hipótesis evolutiva en la que el cambio se produce por medio de una reestructuración de los organismos individuales durante su ontogenia y ese proceso se transmite a la descendencia, como en la teoría de Lamarck. Compararse con las teorías evolutivas por variación, por ejemplo con la de Darwin de la selección natural.

**teoría evolutiva variacional** Hipótesis evolutiva, como la de Darwin de la selección natural, según la cual los cambios se producen por una variación de las frecuencias de las distintas características genéticas en una población a lo largo de las generaciones y no por una modificación de la herencia de las características adquiridas por un organismo durante su ontogenia. Compararse con las teorías evolutivas transformacionales como la de Lamarck.

**terápodos** (Gr. *theraps*, apuntamiento). Amniotas extintas que vivieron desde el Pérmico al Triásico; a partir de ellos evolucionaron los mamíferos verdaderos.

**tergo** (L. *tergum*, posterior). Parte dorsal de un segmento de artrópodo.

**terriopodillo** Sillóna digástrico situado en la zona medial de las aletas pleviales de los machos de los conductores y algunos placodermos; se utiliza como órgano propulsor para la natación. Véase **espejma** hasta el aparato genital de las hembras.

**termoclima** (Gr. *thermos*, calor + *klima*, desviar). Capa de agua que separa el agua

superior, más cálida y ligera, del agua profunda, más pesada y fría, en mares y lagos; estrato en el que se produce un cambio brusco de la temperatura del agua.

**terrestre** (*L. terrestria*, de *terra*, tierra). Área restringida habitada por un animal o una pareja de animales, generalmente con propósitos reproductivos, que es defendida frente a otros individuos de la misma especie.

**testa** (*L. testa*, concha). Concha o cubierta externa dura.

**testáceo** (que posee testa).

**tetrad** (*Gr. tetras*, cuatro). Grupo de dos pares de cromátidas unidas en la sinapsis, que resultan de la replicación de cromosomas homólogos apareados; bivalente.

**tetrápodos** (*Gr. tetra*, cuatro + *pous*, podio, pie). Vertebrados con cuatro pares; se incluyen anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

**tifoso** (*Gr. typhos*, cerrado + *isos*, canal, tubo). Fiebre longitudinal interna del intestino en ciertos invertebrados, como la lombriz de tierra.

**timpano** (*Gr. tympanon*, tambor). La membrana que separa los oídos externo y medio.

**tipología** (*L. typus*, idea, concepto).

Clasificación de los organismos en la cual los miembros de un taxón comparten propiedades intrínsecas y esenciales, mientras que la variación entre organismos se considera carencia de interés y de poca importancia.

**título** (*Fr. titre*, valores). Concentración de una sustancia en una solución determinada por titulación.

**torácico** (*L. thorax*, pecho). Perteneciente al tórax o al pecho.

**tormentaria** (*L. tormentaria*, grito). Larva de vida libre de los entomoprozoos, que gira al nadar, por su aspecto referente a la larva larviforme de los equitelmidos.

**torción** (*L. torquere*, torcer). Fenómeno de giro en el desarrollo de los gasterópodos que altera 180 grados la posición de los órganos viscerales y paladales.

**toxético** (*Gr. toxikon*, veneno + *apote*, veliga). Estructura de los protozoos ciliados depredadores que, ante un estímulo, expelen un veneno para atacar a la presa.

**transcripción** Formación de RNA mensajero a partir del DNA.

**transducción** Transferencia de DNA bacteriano (con las características genéticas que transporta) de una bacteria a otra por medio de una infección vírica.

**transformación** Fenómeno que ocurre cuando DNA del medio exterior penetra de alguna forma en una bacteria y se incorpora a su información genética, de manera que sus descendientes hereden los caracteres genéticos ad adquiridos.

**translocación** Traspaso de material cromosómico desde un cromosoma a otro no homólogo; es frecuente que sea recíproca.

**transportador** Molécula de proteína transmembrana transportadora situada en la membrana plasmática que permite que los iones, las moléculas, o ambos (para los que la membrana es impermeable), la atraviesen por transporte facilitado.

**transporte activo** Transporte facilitado en el cual una proteína transmembrana transporta una molécula a través de la membrana plasmática contra el gradiente de concentración, requiriendo de energía; compárese con *difusión facilitada*.

**transporte facilitado** Transporte de una sustancia a través de la membrana celular por medio de una molécula transportadora situada en dicha membrana.

**triquea** (*N. L. trachea*, tráquea). Conducto revestido por cartilago por el que el aire pasa desde la laringe o los pulmones en los tetrápodos. También, cada uno de los conductos respiratorios de los insectos.

**triqueola** (*N. trachea*, tráquea; Rama pequeña del sistema traqueal, línea de líquido, que no se muda en el momento de la ecdisis).

**triblastio** (*Gr. triblastos*, triple + *blastos*, germen). Relativo a los metazoos cuyo embrión posee tres capas embrionarias: ectodermo, mesodermo y endodermo.

**tricolceto** (*Gr. trichs*, cabello + *apote*, veliga). Organismo evaginante en forma de saco del ectoplasma de los ciliados, que dispara un filamento como medio de defensa.

**triglicérido** (*Gr. tria*, tres + *glypha*, dulce + *ilos*, azúcar que denota que se trata de un compuesto). Triéster de glicerol con una, dos o tres moléculas de ácidos grasos.

**trímero** (*Gr. tres*, tres + *meros*, parte). Cuerpo con tres divisiones principales, como en los lefofolanos y en algunos deuterostomios.

**tripartito** Véase *trímero*.

**triquinosis** Enfermedad producida por el nematodo *Trichinella spiralis*.

**trisoma** Composición cromosómica de un organismo normalmente diploide cuando hay un cromosoma más (número de cromosomas =  $2n + 1$ ).

**trisoma 21** Véase *síndrome de Down*.

**trocófora** (*Gr. trochos*, rueda + *pheros*, lleva). Larva cilada marina de vida libre, característica de la mayoría de los moluscos y ciertos ectoparásitos, braquiopodos y otros gusanos marinos; el cuerpo es oval o piriforme con una corona de cílios preoral y, a veces, otra secundaria tras la boca.

**trófico** (*Gr. trophé*, comida). Relacionado con la alimentación y la nutrición.

**trofoblasto** (*Gr. tropheta*, nutria + *blastos*, germen). Capa citoplásmica externa y nutritiva de la vesícula blastocelómica en los mamíferos forma parte del conion y está unida a la pared uterina.

**trofoblasta** (*Gr. trophé*, comida + *alistas*, intercambiable). Intercambio de alimento entre pléveres y adultos, especialmente en insectos sociales.

**trofoón** (*Gr. trophos*, alimento). Estructuras a modo de mandíbulas en el mástax de los rotíferos.

**trofozoos** (*Gr. trophé*, comida + *soom*, cuerpo). Organo de los puzozoidos o abeloidios que deriva del intestino medio y lleva bacterias mutualistas.

**trofozoito** (*Gr. trophé*, comida + *zoon*, animal). Escudo abalbe del ciliado vital de un protozoo durante el cual éste absorbe alimentos activamente.

**trombina** Enzima que cataliza la transformación del fibrinógeno en fibrina. Su precursor es la protrombina.

**trópico** (*Gr. trope*, volver hacia). Relativo a los trópicos (trópicos), en endocrinología, hormona que influye sobre la acción de otra hormona o glándula endocrina.

**tropomyosina** (*Gr. tropé*, giro + *mys*, músculo). Proteína de bajo peso molecular que rodea a los filamentos de actina en el músculo estriado. Actúa junto a la troponina para regular la contracción muscular.

**tropoina** Complejo de proteínas globulares dispuestas a intervalos a lo largo de los filamentos de actina del músculo esquelético; sirve como un "interruptor" dependiente del calcio en la contracción muscular.

**tubérculo** (*L. tuberculum*, joroba pequeña). Pequeña protuberancia, bulto o hinchazón.

**tubulina** (*Gr. tubulus*, tubo pequeño + *inos*, perteneciente a). Proteína globular que forma el cilindro hueco de los microtúbulos.

**tubulos de Malpighi** (De Marcello Malpighi, anatomista italiano, 1628-1694). Tubulillos ciegos que abren en el intestino posterior de la mayoría de los insectos y en algunos miriápodos y arácnidos; actúan como órganos excretores.

**tundra** (*Ruso*, del *Lapon*, *tundra*, colina). Hábitat terrestre que contiene los saiga y las regiones polares; se caracteriza por la ausencia de árboles, una estación de crecimiento muy reducida y la congelación del suelo durante la mayor parte del año.

**túnica** (*L. tunica*, túnica). En los tunicados, cubierta cuticular que contiene celulosas, producida por la pared del cuerpo subyacente.

**turbinadas** (*L. turbin*, remolino). Ilusos muy enrollados o cubiertos por una membrana mucosa situados en la cavidad nasal de los endodermos, que actúan para reducir la pérdida de temperatura y de agua durante la respiración, también se denominan conietes.

**U**

**ulcero** (*L. ulcus*, úlcera). Un absceso que se abre tras la fisura de la piel o de una superficie mucosa.

**umbilical** (*L. umbilicus*, ombligo). Relativo al ombligo o al cordón umbilical.

**umbral** (*Umbr*, saliente de un escudo). Una de las prominencias a cada lado de la región del ligamento en la conccha de un molusco bivalvo. También el "pico" de la conccha de los triacópodos.

**ungulado** (*L. ungula*, uña, pezuña). Animal con pezuñas.

**uniformitarismo** Axiomas metodológicos en las que las leyes físicas y químicas han permanecido invariables a lo largo de la historia de la Tierra, y en las que los sucesos geológicos pasados se produjeron por fenómenos que pueden observarse actualmente.

**unión A** Proteínas transmembrana que forman una conexión de anclaje intercelular.

**unión en hendidura (gap)** Poros formados por un anillo de proteínas transmembrana que permiten la comunicación entre los citoplasmas de dos células contiguas.

**unión estrecha** Región en la que se fusionan las membranas celulares de dos células adyacentes.

**uiridomias** (*L. uirus*, uva + *nomus*, rama). Adjetivo que describe los apéndice no ramificados (filo Anthropo).

**unitaria** Estructura de una población en la que la reproducción es exclusivamente sexual y cada organismo es genéticamente diferente respecto a los demás.

**uréter** (*Gr. ourter*, uréter). Conducto que lleva la orina desde el riñón metafásico hasta la vejiga o la cloaca.

**uretra** (*Gr. ouretra*, uretra). Conducto que comunica la vejiga urinaria con el exterior, en ambos sexos.

**urópodo** (*Gr. oura*, cola + *pous*, podio, pie). El apéndice más posterior de muchos crustáceos.

**urostilo** Estructura en forma de basión que procede de la fusión de vértebras en el extremo posterior del columna vertebral de los anuros; es homologa a la cola de los demás tetrápodos.

**utrículo** (*L. utriculus*, bolsa pequeño). Parte del tubo intestino que contiene receptores del equilibrio corporal dinámico; los canales semicirculares parten del utrículo y comunican hasta él.

## V

**vacuola** (*L. vacuus*, vacío). Espacio celular lleno de líquido y rodeado por una membrana.

**vacuola alimentaria** Organismo digestivo en las células.

**vacuola contractil** Vacuola celular llena de un líquido claro presente en los protozoos y en algunos metazoos inferiores; periódicamente se llena de agua que se expulsa al exterior con fines de osmorregulación y excreción.

**valencia** (*L. valere*, tener capacidad). Grado de capacidad combinatoria de un elemento, expresado por el número de átomos de hidrógeno (o su equivalente) que puede captar (si es negativa) o desplazar en una reacción (si es positiva). Estado de oxidación de un elemento en un compuesto. Número de enlaces que un átomo, compundis o peróxido por un átomo cuando forma un enlace con otro u otros átomos.

**valor adaptativo** Grado en el que una característica ayuda a un animal a sobrevivir y a reproducirse o aumenta su eficacia biológica en su ambiente; véaseja selectiva.

**valva** (*L. valva*, hoja de una puerta doble). Una de las dos partes de la concha de un molusco bivalvo típico o de un braquiopodo. En los sistemas cardiovascular y linfático, las valvas (válvulas) permiten el flujo de la sangre o de la linfa en una sola dirección.

**válvula espiral** Aneurisma delgado situada en el arco anterior del corazón de los anfibios que dirige la sangre desoxigenada hacia los pulmones, y la sangre oxigenada hacia el resto de los órganos del cuerpo.

**variación** (*L. varius*, variable). Diferencias entre los individuos de un grupo o una especie que no se pueden asignar a la edad, el sexo o a una fase del ciclo vital de la especie.

**vector** (*L. vector*, transportador, de *sebere*, vectum, transportar). Cualquier agente que transporta y transmite microorganismos patógenos de un hospedador a otro. También, en biología molecular, agente que lleva DNA recombinante, por ejemplo, un bacteriófago o un plásmido.

**vejiga natatoria** Bolsa llena de gas que muchos peces doces utilizan para la flotabilidad, y en algunos casos, para el aterrambo de gases respiratorios.

**velario** (*L. velum*, velo). Extensión del borde de la submembrana a modo de estante en los celozoos (filo Cnidaria).

**veliger**, ra (*L. velum*, velo). Forma larvaria de ciertos moluscos; se desarrolla a partir de la trocófora y ya posee rudimentos del pie, el manto y la concha.

**velo** (*L. velum*, velo). Membrana de la superficie de la submembrana en las medusas de los hidrozoos. También, órgano cilado nadador de la larva veliger.

**velosidad** (*L. velitas*, penacho de pelo). Pequeño sistema en forma de dedo de la pared del intestino delgado, que aumenta la superficie de absorción de los nutrientes digeridos. También, una de las protuberancias vascularizadas de la porción embrionaria de la plásmata.

**velosidad cóeloma** (*Gr. cholon*, piel + *stilis*, clural de ístis, penacho de pelo). Prolongaciones digitiformes que contienen vasos sanguíneos, situadas en la superficie externa de la membrana cóeloma de los vertebrados.

**venas** (*L. vena*, vena). Vasos sanguíneos que llevan la sangre hacia el corazón; en los insectos, las venas extienden del sistema traqueal que se expanden hacia las alas.

**ventral** (*Lat. ventris*, barriga). Situado en la superficie inferior o abdominal.

**ventrículo** Cámara del cuerpo de los vertebrados que recibe la sangre procedente de una aorta y la bombea a la sangre para que salga del corazón.

**venula** (*L. venula*, diminutivo de *vena*, vena). Pequeños vasos que conducen la sangre

desde los capilares a las venas; venas pequeñas en las alas de los insectos.

**vermiforme** (*L. vermis*, gusano + *forma*, forma). Adjetivo para describir cualquier organismo con forma de gusano; adulto (mesozóeno) de los rotíferos (filo Annelida).

**vesícula** (*Lat. vesicula*). Múltiples cuerpos de un ovocito primitivo, engrosada y llena de RNA.

**vesicular** (*L. vesicula*, vejiga pequeña). Término descriptivo para la apariencia granular del núcleo de muchos protozoos, debido a la presencia de grupos de cromatina; también que está compuesto de cavidades a modo de vesículas; también similar a una vejiga.

**vesículas de Poli** (De G. S. Poli, naturalista italiano). Vesículas que abren al canal anular en la mayoría de los ascarioles y hidrotócoros.

**vestigial** (*L. vestigium*, huella, vestigio). Relativo a órganos rudimentarios que pueden haber estado desarrollados en algún antecesor o en el embrión.

**vibraculária**, o Individuo modificado (zooecio) de colonias de briozoos con un apéndice muy alargado y que actúa como un látigo que se mueve libremente.

**vibríola** (*L. vibrísula*, pelo nasal). Pelos rígidos que crecen en la nariz u otras partes del rostro de muchos mamíferos y que les sirven como órganos táctiles, "bigotes".

**vicanariano** (*L. vicarianus*, sustituto). Separación geográfica de poblaciones, especialmente la que viene impuesta por discontinuidades en el ambiente físico que fragmentan las poblaciones que antes eran geográficamente continuas.

**virus** (*L. virus*, tóxico, líquido viscoso). Partícula no celular, submicroscópica, formada por el ácido nucleoproteico y una cubierta de lípidos. También, organismo cilado nadador de la larva veliger.

**viscera** (*L. pl. de viscus*, órgano interno). Órgano interno situado en la cavidad del cuerpo.

**visceral** Perteneciente a una víscera.

**viscosidad** Capacidad del agua líquida de fluir rápida y fácilmente por conductos con diferentes dimensiones espaciales, por ejemplo, por los vasos de los sistemas circulatorios de los animales.

**vitalismo** (*L. vita*, vida). Teoría, actualmente rechazada, que consideraba que los procesos naturales estaban controlados por fuerzas sobrenaturales, que no se podían explicar únicamente por leyes físicas o químicas, y opuesta al mecanicismo.

**vitamina** (*L. vita*, vida + *amina*, de supuesto origen químico). Sustancia orgánica que se necesita en pequeñas cantidades para el funcionamiento metabólico normal; se pueden suministrar en la dieta o por la flora intestinal, ya que el organismo no puede sintetizarla. Una excepción es la vitamina D, que se produce en la piel cuando ésta se expone a la luz solar.

**vitelario** (*L. vitellus*, huevo). Estructuras de muchos platemarios que producen células

vitelógenas que proporcionan nutrientes y materiales para la cubierta del embrión.

**viviparismo** (*L. vivus, vivo + parere, parir*). Tipo de reproducción en la que los huevos se desarrollan en el interior del cuerpo de la hembra, con aporte nutritivo de ésta, como en los mamíferos euterios, muchos reptiles y algunos peces; la prole nace ya desarrollada como individuos juveniles. *Adi., viviparus.*

**vuelo nupcial**. Vuelo de apareamiento en los insectos, especialmente el de la reina con uno o más machos.

**Xantóforo** (*Gr. xanthos, amarillo + phoros, llevar*). Cromatóforo que contiene un pigmento amarillo.

**xenotrasplante** Trasplante de un tejido procedente de una especie diferente al receptor.

## Y

**yunque** (*L. iuncus, yunque*). El hueso central de la cadena de tren del ojo medio de los mamíferos; es homólogo al hueso cuadrado de los primeros vertebrados.

## Z

**zigoto** (*Gr. zygotos, unido*). El óvulo fecundado. (*Gr. zoon, animal + oikos, casa, hogar*). Envueltura cuticular o cápsula de los retrovirus.

**zoma adaptativa** Reacción característica y relación mutua entre el medio ambiente y un organismo ("forma de vida") propia de un grupo de organismos evolutivamente emparentados.

**zoma intermareal** Parte de la plataforma continental oceánica que queda expuesta al

aire durante las mareas bajas y sumergida durante las mareas altas.

**zoma proliferativa** La región situada inmediatamente por detrás del escápolo en el cuerpo de un ctenódo mudo; a partir de la cual se producen nuevos proglóteles.

**zooclorela** (*Gr. zoon, animal + Chlorella*). Cada una de las pequeñas algas verdes (generalmente *Chlorococcum*) que viven simbióticamente en el citoplasma de algunos protozoos y otros invertebrados.

**zooflagelados** Miembros del antiguo grupo de los Zoomastigophora (antiguo filo Sarcomastigophora).

**zooide** (*Gr. zoon, animal*). Individuo que forma parte de una colonia de animales, como en los cnidarios coloniales y los escleroteleros.

**zoosantelas** (*Gr. zoon, animal + zantax, amarrillo*). Pequeñas algas dinoflageladas que viven en los tejidos de muchos tipos de invertebrados marinos.



Zoovivok, 639

Zygodont, 639

## INDICE

Zygodont, 639



























