



Biología General

Fernando Luis Castro Echavez
Jairo Rafael Rosado Vega



UNIVERSIDAD DE LA GUAJIRA | SHIKI EKIRAJIA
PULEE WAJIRA

Biología General

Biología General

Fernando Luis Castro Echavez
Jairo Rafael Rosado Vega



UNIVERSIDAD DE LA GUAJIRA | SHIKI EKIRAJA
PULEE WAJIRA



PICHIHUEL
GRUPO DE INVESTIGACIÓN

Biología General

© Fernando Luis Castro Echavez
Jairo Rafael Rosado Vega

© Universidad de La Guajira
Primera edición, 2020

ISBN: 978-958-5534-74-2

AUTORIDADES INSTITUCIONALES – UNIVERSIDAD DE LA GUAJIRA

Carlos Arturo Robles Julio

RECTOR

Hilda Choles Toro

VICERRECTORA ACADÉMICA

Víctor Pinedo Guerra

VICERRECTOR DE INVESTIGACIÓN Y EXTENSIÓN

Sulmira Patricia Medina

DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN

FOTOGRAFÍA DE PORTADA

Jairo Rafael Rosado Vega

TRANSCRIPCIÓN Y CORRECCIÓN DE TEXTO

Fernando Luis Castro Echavez - Jairo Rafael Rosado Vega

PREPrensa e Impresión:

Editorial Gente Nueva

PBX: 320 2840 - 320 2971

Bogotá, D.C.

Depósito legal

Reservados todos los derechos de esta edición

Todos los derechos reservados. Bajo las sanciones establecidas en las leyes, queda rigurosamente prohibida, sin autorización escrita de los titulares del copyright, la reproducción total o parcial de la obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático. La responsabilidad de los textos, comentarios y fotografías es de sus autores.

Impreso en Colombia / Printed in Colombia

LOS AUTORES

.....



Fernando Luis Castro Echavez. Hijo de Dios, nació en Sincelejo, Licenciado en Biología y Química de la Universidad del Atlántico, Barranquilla (Colombia) en 1992, Especialista en Ciencias Ambientales de la Universidad del Magdalena, Santa Marta (Colombia) en 1999; MSc. Ciencias Ambientales de la Universidad de Zulia, Maracaibo (Venezuela) en 2004 y Doctor en Ingeniería Ambiental de la Universidad de Zulia, Maracaibo (Venezuela) en 2018. En la actualidad es profesor asociado y se desempeña como docente investigador en la Universidad de La Guajira y es miembro del grupo de investigación PICHIHÜEL de dicha universidad. Es autor de varios artículos científicos en las áreas de Limnología continental y costera, Medicina tradicional, Biorremediación de aguas contaminadas y Ecotoxicología Acuática. Coautor de los libros: Laguna salá. Su Biología y Ambiente, Comportamiento de las variables fisicoquímicas en los diferentes recursos hídricos del departamento de La Guajira.



Jairo Rafael Rosado Vega. Nació en Riohacha, La Guajira, Biólogo de la Universidad de Antioquia y Licenciado en Educación de la misma Universidad. Becario del Programa Abraham Lincoln –Benito Juárez, en el ciclo de Especialización, Maestría y Doctorado de Relaciones Exteriores de la ciudad de México, obteniendo el título de

Maestro en Ciencias del Mar en la Especialización de Limnología costera y Acuicultura del Centro de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Monitor y Profesor de laboratorio de Biología, Universidad de Antioquia. Profesor de Biología y Genética en el Politécnico Colombiano, Fabio Isaza Cadavid y Profesor catedrático de Limnología

en la Universidad del Atlántico. Capacitación en el área de Biología Productiva en México, Cuba y Perú en Plantas medicinales, Organoponía y Cultivos sin suelo. Se desempeñó como Jefe de la Sección de Acuicultura y Biológicas en la Secretaría de Agricultura y Pesca, Gobernación de La Guajira, siendo el precursor de los programas piscícolas en las comunidades campesinas de todo el departamento y puesta en marcha de Unidades de producción de fertilizantes en los Institutos Agrícolas a través de la Lombricultura. Actualmente es profesor Titular y se desempeña como docente investigador en las áreas de Limnología continental y costera, Medicina tradicional y Biología productiva, haciendo énfasis en la producción de biofertilizantes cultivos sin suelo, agro industrialización de recursos del bosque xerofítico, estudios ambientales de las lagunas, estuarios y playas de Riohacha y Salud ambiental de los ríos del departamento de La Guajira. Autor de varios artículos científicos, ponencias nacionales e internacionales, sobresaliendo: Plantas Guajiras: de medicinales a tóxicas, El burro no es tan burro.....come trupío, Laguna salá (1a y 2a edición), Secretos medicinales de los abuelos Guajiros (Tomo I y II), Palos, yerbas y beju-cos, bosque seco y húmedo (Tomo 1 y 2), La cachirra y la laguna, entre otros.

Dedicatoria

Con verdadero amor para:

*Enilda (mi madre), Karol (mi esposa),
para mis hijos Fernando, Johnathan y Joseph
y para mis hermanos Ernesto, Javier,
Diana y Oscar, la familia que Dios me regaló.*

Fernando

*A mis queridos estudiantes para
que con su visión preserven
y conserven la naturaleza.*

Jairo

Agradecimientos

Deseamos expresar nuestros más sinceros agradecimientos a Dios por ser parte de nosotros, estar presente en todos los momentos de nuestras vidas y permitirnos escribir este libro para colocarlo al servicio de los estudiantes de la universidad de La Guajira y de todas las personas que tengan la oportunidad de tenerlo en sus manos.

A nuestras familias por regalarnos de su tiempo y poderlo dedicar a escribir la obra que hoy tienen en sus manos.

A la Universidad de La Guajira, por su apoyo económico para que la publicación de la primera edición de la obra llegase a una feliz culminación.

Contenido

Prefacio	15
Introducción	17
CAPÍTULO 1. Aspectos históricos y generalidades	19
Biología	21
Historia de la Biología	21
Áreas de estudio de la Biología	22
La Biología en la actualidad	23
La Biología como ciencia	24
Aplicaciones de la biología	29
Ciencia, tecnología y sociedad	29
Taller sobre aspectos históricos y generalidades	30
CAPÍTULO 2. Origen de la vida e introducción a la taxonomía y sistemática biológica	31
El origen de la vida	33
Teorías e hipótesis acerca del origen de la vida	35
Introducción a la taxonomía y sistemática biológica	38
Niveles de organización biológica	38
Diversidad biológica y clasificación	40
La construcción de árboles filogenéticos	43
Los reinos de la vida	49
El árbol universal de la vida	50
Nomenclatura	54
Taller sobre el origen de la vida e introducción a la taxonomía y sistemática biológica	57
CAPÍTULO 3. Citología: morfología celular, teoría celular y otros	59
Citología	61
Teoría celular	62
Forma y tamaño celular	63
Organización estructural de la célula	66
Células procariotas	66
Células eucariotas	66
Arqueobacterias	72
Biopelículas: una asociación muy particular y de mucha utilidad	73

Componentes celulares	75
Membranas biológicas	75
La pared celular	83
Núcleo	83
El citoplasma	88
Estructuras extracelulares y movimiento celular	101
Centriolos y cuerpos basales	107
Taller de citología: morfología celular, teoría celular y otros	109
CAPÍTULO 4. Biofísica: transporte a través de membranas	111
Soluciones y potencial hídrico	113
Flujo global	113
Mecanismos de transporte	114
Transporte pasivo inespecífico o difusión simple	116
Transporte mediante proteínas: acarreo mediado por transportadores	120
Tipos de moléculas de transporte	127
Transporte grueso: transporte mediado por vesículas	128
Algunos aspectos de la regulación osmótica en la escala zoológica	130
Osmorregulación	130
Ambientes osmóticos y animales	130
Taller de biofísica: transporte a través de membranas	137
CAPÍTULO 5. Biomoléculas	139
Biomoléculas	141
Carbono: el marco de las moléculas biológicas	141
Construcción de estructuras moleculares	141
Carbohidratos	142
Importancia y función	142
Clasificación	143
Lípidos	147
Funciones de los lípidos	148
Clasificación de los lípidos	149
Ácidos grasos	151
Proteínas	151
Aminoácidos	152
Organización o estructura de las proteínas	155
Propiedades de proteínas	157
Clasificación de las proteínas	157
Enzimas	162
Aspectos generales sobre las enzimas	164
Características de las enzimas	164
Nomenclatura de las enzimas	165
Clasificación de los enzimas	166
Factores que afectan la actividad enzimática	166

Ácidos nucleicos	168
Nucleótidos	168
Localización	172
Funciones de los Ácidos Nucleicos	172
Clasificación	173
Ácido desoxirribonucleico (DNA)	174
Estructura del DNA	175
Desnaturalización del DNA	177
Ácido Ribonucleico (RNA)	178
Tipos de RNA	179
Vitaminas	181
Vitaminas liposolubles	181
Vitaminas hidrosolubles	184
Taller sobre biomoléculas	186
CAPÍTULO 6. Bioenergética	189
Bionergética: transformaciones de la energía	191
Flujo de energía	191
La entropía del universo es creciente	192
Ecosistemas	194
Cómo hacen ATP las células: glucólisis y respiración	200
ATP. La moneda energética de la célula	200
Oxidación de la glucosa	200
Biosíntesis	207
Fotosíntesis	208
Fotorrespiración	218
Ciclo del carbono	218
Actividades humanas y el ciclo del carbono	218
Fotosíntesis y productividad	220
Distribución de la producción primaria	221
Fotosíntesis y productividad en lagos	222
Taller de bioenergética	224
CAPÍTULO 7. Reproducción	227
Reproducción	229
Tipos de reproducción	229
Reproducción a nivel celular	232
El ciclo celular	232
Procesos propios de la reproducción sexual	253
Meiosis y reproducción sexual	253
Taller sobre reproducción	265
CAPÍTULO 8. Apuntes de Genética	269
Genética	271
Conceptos básicos de herencia mendeliana	272

Penetrancia y expresividad	274
Tipos de cruzamiento	274
Leyes de Mendel	277
Las leyes de Probabilidad	277
Hibridación o hibridización	278
Cruces monohíbridos	279
Cruces Dihíbridos	281
Cruces Trihíbridos	285
Condiciones generales	286
Patrones modificados de herencia mendeliana: herencia no mendeliana	287
Dominancia incompleta o herencia intermedia	287
Codominancia	289
Genes letales o mortales	289
Herencia autosómica asociada al sexo: características influidas por el sexo	291
Herencia alosómica asociada al sexo	294
Los genes y el ambiente	298
Mutación	299
Taller de genética	301
Herencia mendeliana	301
II. Herencia no mendeliana	304
III. Reproduccion, desarrollo y hormonas	305
CAPÍTULO 9. Introducción a la microbiología	307
Microbiología	309
Microorganismos	309
Campos de estudio	311
El hábitat y sus habitantes microbianos	312
Simbiosis entre microorganismos	314
Las plantas como hábitats microbianos	316
Ecosistemas microbianos	316
Los microorganismos en ambientes naturales	317
Fisiología microbiana	318
Nutrición de los microorganismos	327
Crecimiento microbiano	330
Microbiología ambiental	338
Biorremediación	339
Los microorganismos como biosensores	340
Taller sobre introducción a la microbiología	341
CAPÍTULO 10. Nociones de botánica	343
Botánica	345
Reino vegetal (plantae)	347
Tejidos vegetales	351
Partes de una planta vascular	357
Taller sobre nociones de botánica	378

CAPITULO 11. Las plantas nativas del bosque seco	381
El bosque seco de la guajira colombiana	383
Zonas de vida del departamento de La Guajira	384
Especies representativas del bosque seco guajiro	387
Taller sobre plantas nativas del bosque seco	442
CAPÍTULO 12. Aspectos limnológicos	443
Aspectos limnológicos	445
Introducción	445
Definición	445
Ramas de la Limnología e importancia	446
Recursos hidrológicos de La Guajira como fuente de estudios limnológicos	447
Variables fisicoquímicas y biológicas que son objeto de investigaciones limnológicas	452
Contaminación del agua	453
Taller sobre aspectos limnológicos	456
Bibliografía	457

Prefacio

Este libro de Biología general surgió de la necesidad de llenar un vacío bibliográfico y facilitar el proceso de enseñanza al interior de la universidad de La Guajira debido a que la biología proporciona las bases necesarias para que el estudiante conozca y se apropie de la estructura compleja que compone su entorno natural.

Debido a que la biología es en sí una ciencia dinámica que plantea nuevas preguntas cuyas respuestas generan nuevos enfoques que permiten el estudio de los seres vivos de forma interrelacionada, siempre desde la perspectiva de que el conocimiento no puede considerarse como un dogma ni mucho menos como una verdad absoluta.

Los capítulos plasmados en este libro solo incluyen los que a juicio de los autores resultan relevantes para un curso de biología general que permita no solo a los estudiantes de Ingeniería Ambiental sino a todos los que de una forma u otra muestran interés por el estudio de la biología enriquecer sus conocimientos de forma integral. Sin embargo, se deja la puerta abierta para incluir en futuras ediciones otros temas que sean de interés para la formación de diversos profesionales en área donde se incluya la biología como componente de formación.

Introducción

En cada una de las facetas representativas del presente libro se incluyen aspectos que van desde el desarrollo histórico de la biología hasta una introducción a la Limnología, pasando por diferentes temas como la clasificación biológica, la citología, la biofísica, las biomoléculas, bioenergética, reproducción, genética, introducción a la microbiología, nociones de botánica con énfasis en el estudio de la flora xerofítica y fundamentos de limnología, dejando de lado algunos temas que si bien son importantes nos alejarían del objetivo para el cual fue escrito el libro el cual es proporcionar la conceptualización básica para la formación de estudiantes universitarios. Si bien la biología no es un producto acabado, se deja abierta la posibilidad de incluir nuevos temas a consideración de los educadores que permitan complementar la formación de sus educandos.

CAPÍTULO 1

Aspectos históricos y generalidades

En cierto sentido, la biología es una ciencia antigua, pues hace muchos siglos que los hombres empezaron a catalogar los seres vivos y estudiar su estructura y función. En época de Aristóteles (de 384 a 322 a.C.) ya se sabía mucho, y se suponía aún más acerca de la vida; en las civilizaciones mucho más antiguas de Egipto, Mesopotamia y China, se conocían bastantes aplicaciones prácticas de plantas y animales. Los hombres de las cavernas, que vivían hacen 2000 años o más, dibujaban sobre las paredes de sus grutas, cuadros exactos, además de muy bellos, de ciervos, bisontes y mamuts que lo rodeaban. La supervivencia dependía del conocimiento de hechos biológicos fundamentales, por ejemplo, que animal era peligroso y que planta podía comerse sin peligro. Pero en otro sentido, la biología es una ciencia joven. Los grandes conceptos generales que forman el fundamento de toda ciencia sólo se han logrado en época relativamente reciente para la biología y muchos todavía están sujetos a revisión. El descubrimiento del microscopio electrónico y de las técnicas de preparación de los tejidos para el examen correspondiente ha revelado un orden de complejidad totalmente nuevo en la materia viva. El advenimiento más reciente del microscopio electrónico explorador ha permitido obtener mayores conocimientos de la estructura de las células vegetales y animales. En los últimos años se han ideado muchos métodos físicos y químicos nuevos aplicados a problemas de la biología, así se han descubierto en la función de los seres vivos grados de complejidad, comparables a los adelantos estructurales que debemos al microscopio electrónico.

Claude A. Villee, 2002

Biología

La palabra biología deriva de 2 palabras griegas: *bio*, cuyo significado es vida, y *logos*, cuyo significado es estudio. Asimismo, biología significa “estudio de la vida” (Lopes, 2004). Debido al carácter de ciencia que actualmente posee, es más apropiado definirla como la ciencia que estudia la vida. Siendo muy importante saber los conceptos de ciencia y vida para que el concepto de Biología adquiriera el sentido y la atención que requiere ¿usted ya los sabe?

Casi que de forma generalizada se plantea que hasta ahora no existe una definición sencilla de la palabra vida que satisfaga a todas las personas, debido a que desde la perspectiva de los científicos como de los cristianos se tienen connotaciones que pueden resultar encontradas. Sin embargo, más adelante mostraremos algunas consideraciones importantes que ayudaran a tener una idea más apropiada acerca de lo que es la vida desde el criterio de las ciencias biológicas. Teniendo en cuenta de antemano que una definición desde este punto de vista (o desde cualquier otro punto de vista) no es fácil ya que no debe ser enunciada superficialmente y debe tener un significado real.

La ciencia es un sistema organizado para el estudio sistemático de aspectos particulares del mundo natural. El alcance de la ciencia se limita a aquellas cosas que pueden ser aprehendidas por los sentidos (vista, tacto, oído, entre otros). En general, la ciencia enfatiza un enfoque objetivo de los fenómenos que se estudian. Las preguntas sobre la naturaleza abordadas por los científicos tienden a enfatizar cómo ocurren las cosas en lugar de por qué ocurren. Implica la aplicación del método científico a problemas formulados por mentes entrenadas en disciplinas particulares (Fried y Hademenos, 2013). La ciencia ha evolucionado a partir de nuestra curiosidad sobre nosotros, otras formas de vida, nuestro planeta y el universo. La palabra ciencia deriva del verbo latino que significa “saber”. Intentar entender parece ser uno de nuestros impulsos básicos (Reece *et al*, 2015).

HISTORIA DE LA BIOLOGÍA

La Biología surgió “oficialmente” como ciencia entre 1800 y 1802, cuando algunos estudios de la naturaleza, entre ellos los del naturalista francés Jean-Bap-

tiste Lamarck (1744-1829) llegaron a la conclusión de que animales y plantas diferían de los seres inanimados por presentar “vida”. Ellos propusieron entonces la creación de una nueva disciplina centrada en el estudio de la vida y sugirieron que ella fuese denominada Biología. Sin embargo, es pertinente aclarar que los animales y las plantas se habían estudiado desde la antigüedad, pero hasta principios del siglo XIX faltaba una visión unificada de los seres vivos y los procesos biológicos. Todavía no había un concepto abstracto de la vida, y la preocupación de los científicos se limitaba a aspectos particulares de los animales y las plantas, como su clasificación y anatomía (Amabis y Martho, 2010).

Actualmente, se puede anotar de manera muy especial que la biología es una ciencia con una fundamentación teórica y experimental que ha dado lugar a un cúmulo de conocimientos sistematizados de los fenómenos naturales y las relaciones correspondientes. Dicho de otra forma, debido a la diversidad de especializaciones con las que cuenta, esta ciencia estudia las diversas formas que pueden adoptar los miembros del componente biótico, así como su anatomía, fisiología y sus relaciones con el entorno.

ÁREAS DE ESTUDIO DE LA BIOLOGÍA

Existe una enorme diversidad de seres vivos en nuestro planeta. Las técnicas para estudiarlos se han mejorado cada vez más, generando no solo nuevos conocimientos, sino también reformulaciones de conceptos establecidos. Como resultado, la información sobre los seres vivos aumenta a diario, lo que resulta en la subdivisión de la biología en áreas de especialización. En cada área, los investigadores centran sus esfuerzos para comprender mejor los complejos mecanismos que gobiernan el mundo vivo (Lopes, 2004). Además, debido al establecimiento de sus diferentes especialidades, la biología es en la actualidad una ciencia tan amplia que es imposible que pueda ser dominada por un solo hombre. Además, resulta igual de imposible plasmarla completamente en un sólo libro. Dicho de otra forma: el contenido de la biología puede abordarse desde múltiples enfoques y casi todos los biólogos y licenciados en Biología son especialistas en alguna rama de la Biología, cada una de las cuales tiene su tópicos especial.

De las muchas ramas en que se puede dividir la biología se pueden mencionar, sin restar importancia a ninguna, entre otras la Bioquímica, que estudia las biomoléculas y el cúmulo de reacciones que suceden en el interior de los seres vivos y que hoy día revisten singular importancia durante muchos procesos de tratamiento de residuos; la Microbiología, que estudia los microorganismos no

sólo en lo relacionado con los perjuicios ocasionados por ellos sino también incluyendo la gama de beneficios que hoy proporcionan a la humanidad y de manera muy especial al ambiente. Es común hoy día oír hablar de Microbiología Ambiental, Microbiología Industrial entre otras especializaciones de esta ciencia biológica; la Limnología, es el estudio de las interrelaciones estructurales y funcionales de los organismos de las aguas interiores, ya que son afectados por su dinámica física, química y entornos bióticos (Wetzel, 2001); la Botánica y la Zoología que estudian a los reinos vegetal y animal respectivamente; la Ecología, que estudia cómo los organismos interactúan entre sí y con su entorno físico de materia y energía (Miller y Spoolman, 2009); la Genética, ciencia de la herencia y las variaciones entre los organismos; taxonomía y sistemática, que estudian las probables relaciones de parentesco entre los seres vivos, clasificándolos en grupos de acuerdo a sus semejanzas (Lopes, 2004). En fin, podríamos seguir anotando otras ciencias biológicas y extender mucho este texto. Sin embargo, es relevante anotar que día a día seguirán surgiendo especializaciones en cada una de las ramas de la biología, pues día a día se despierta un interés particular en cada una de ellas, atendiendo a las necesidades cambiantes y que surgen día a día en nuestra sociedad actual y las que han de venir. Revistiendo para ustedes de mucha importancia todo lo relacionado con las ciencias ambientales.

Rosado (2001) planteó:

El Ingeniero debe ser un profesional integral, en donde los fundamentos biológicos contribuyen sólidamente en su formación científica y en una mayor comprensión de la biodiversidad y los diferentes ecosistemas, por lo tanto es importante para dicho profesional un conocimiento cabal de algunas ramas de la biología, entre ellas, Limnología, Botánica, Sistemática, Invertebrados, Genética, Ecología, Microbiología, Bioquímica, entre otras, que en un momento determinado de su vida laboral se convierten en herramientas útiles en su desempeño profesional.

LA BIOLOGÍA EN LA ACTUALIDAD

Los científicos han determinado la secuencia completa del genoma humano y están en el proceso de secuenciar el genoma de otras especies a un ritmo cada vez mayor. Se están acercando a una descripción del funcionamiento molecular de la célula con detalles sin precedentes, y pretenden revelar finalmente el misterio de cómo una sola célula puede dar lugar a la compleja organización que se ve en los organismos multicelulares. Con la robótica, la imagenología avanzada y las técnicas analíticas, se tienen las herramientas disponibles que anteriormente eran material de ciencia ficción (Mason *et al.*, 2011).

LA BIOLOGÍA COMO CIENCIA

Al igual que la geología, la física y la química, la biología es una ciencia que reúne conocimientos sobre el mundo natural. Específicamente, la biología es el estudio de la vida. Los descubrimientos de la biología son realizados por una comunidad de investigadores que trabajan individualmente y juntos utilizando métodos acordados. En este sentido, la biología, como todas las ciencias, es una empresa social como la política o las artes. Los métodos de la ciencia incluyen observación cuidadosa, mantenimiento de registros, razonamiento lógico y matemático, experimentación y presentación de conclusiones al escrutinio de otros. La ciencia también requiere considerable imaginación y creatividad; Un experimento bien diseñado se describe comúnmente como elegante o hermoso. Al igual que la política, la ciencia tiene considerables implicaciones prácticas y parte de la ciencia se dedica a aplicaciones prácticas, como la prevención de enfermedades. Otra ciencia procede en gran medida motivada por la curiosidad. Cualquiera sea su objetivo, no hay duda de que la ciencia, incluida la biología, ha transformado la existencia humana y continuará haciéndolo (Fowler *et al.*, 2017).

Los biólogos aplican los métodos de la ciencia para llegar a una comprensión de los organismos vivos. Dentro del contexto de la biología, es útil considerar la vida como una materia compleja que es susceptible de análisis mediante enfoques químicos y físicos. Aunque hay muchos fenómenos dentro de los sistemas vivos que parecen estar más allá de este enfoque mecanicista, los biólogos han tenido más éxito en alcanzar una comprensión de la vida al enfocarse en aquellos procesos que involucran transformaciones de materia y energía. Por lo tanto, un organismo vivo puede definirse como una unidad compleja de materiales fisicoquímicos que es capaz de autorregularse, metabolizarse y reproducirse. Además, un organismo vivo demuestra la capacidad de interactuar con su entorno, crecer, moverse y adaptarse (Fried y Hademenos, 2013).

Naturaleza del conocimiento científico

Se puede decir que, en su trabajo, un científico es guiado por una característica humana básica, la curiosidad. Los científicos están intentando constantemente descubrir los “por qué” y los “cómo” de las cosas. Un alemán naturalizado norteamericano, Albert Einstein (1879-1955), uno de los más eminentes físicos de la humanidad, comparó el trabajo de un científico con el trabajo de un detective. Como este, un científico reúne una serie de datos y a partir de ellos procura entender cómo y por qué ocurre determinado fenómeno va más allá de la mera observación o confirmación de los hechos; Intenta explicar por qué

ocurren ciertos hechos y sus vínculos con otros hechos y explicaciones. Hacer ciencia es más que solo acumular información; Es tratar de establecer relaciones entre los hechos observados para explicarlos y desarrollar nuevas ideas para comprender la naturaleza (Amabis y Martho, 2010).

El método científico

Se forma general, el método científico se refiere a los hábitos de trabajo de los científicos en ejercicio, ya que su curiosidad los guía a discernir las regularidades y las relaciones entre los fenómenos que están estudiando. Una aplicación rigurosa del sentido común al estudio y análisis de datos también describe los métodos de la ciencia. En un sentido más formal, el método científico se refiere al modelo de investigación desarrollado por Francis Bacon (1561-1626) (Fried y Hademenos, 2013).

Al igual que la vida misma, la naturaleza de la ciencia desafía la descripción simple. Durante muchos años, los científicos han escrito sobre el “método científico” como si hubiera una sola forma de hacer ciencia. Esta simplificación excesiva ha contribuido a la confusión por parte de los no científicos sobre la naturaleza de la ciencia. En esencia, la ciencia se preocupa por desarrollar una comprensión cada vez más precisa del mundo que nos rodea utilizando la observación y el razonamiento. Para empezar, suponemos que las fuerzas naturales que actúan ahora siempre han actuado, que la naturaleza fundamental del universo no ha cambiado desde su inicio, y que no está cambiando ahora. Una serie de enfoques complementarios permiten la comprensión de los fenómenos naturales: no existe una “forma correcta”. Los científicos también intentan ser lo más objetivos posible en la interpretación de los datos y las observaciones que han recopilado. Debido a que los científicos mismos son humanos, esto no es completamente posible, pero debido a que la ciencia es un esfuerzo colectivo o sujeto a escrutinio, es autocorregible. Los resultados de una persona son verificados por otros, y si los resultados no pueden repetirse, son rechazados (Mason *et al.*, 2011).

La biología, como toda ciencia, busca respuestas e interpretaciones a lo que sucede en la naturaleza, es decir, a los hechos. La misma palabra ciencia deriva del latín y significa conocer, saber. Esta búsqueda del saber, del conocimiento, sin embargo, debe hacerse con discreción, y este criterio es el método científico (Lopes, 2014).

Etapas del método científico

Las etapas o pasos clásicos del método científico indicadas por Lopes (2014) con una breve descripción de cada una, son indicadas a continuación:

1. *Observación*: análisis crítico de los hechos.
2. *Pregunta*: elaboración de una pregunta o identificación de un problema a resolver.
3. *Formulación de hipótesis*: posible respuesta a una pregunta o solución potencial de un problema. Una hipótesis científica se basa en el conocimiento disponible sobre el tema.
4. *Realización de deducción*: previsión posible basada en la hipótesis.
5. *Experimentación*: prueba de deducción o nuevas observaciones para probar la deducción. Al realizar el experimento, debe trabajar con un grupo:

Experimental: aquel en el que se promueve el cambio en un factor a ser probado, dejando todos los demás factores sin cambios.

Control: que es sometido a los factores sin ninguna alteración. Asimismo, se puede probar un factor a la vez y los resultados obtenidos en el grupo experimental se pueden comparar con los obtenidos en el grupo de control. Si se producen diferencias entre los resultados del grupo experimental y de control, se atribuyen al factor que se está probando. Si no hay diferencias, se puede decir que el factor analizado no interfiere con el proceso en estudio.

Los experimentos no se constituyen, sin embargo, en la única forma de probar hipótesis. También se pueden probar mediante simple observación o analizando la consistencia de su lógica interna. El uso de las Matemáticas ha permitido realizar pruebas equivalentes a las de experimentación, basadas únicamente en la observación.

6. *Conclusión*: etapa en que se acepta o se rechaza una hipótesis.
7. *Divulgación*: descripción de hipótesis, experimentos, datos y debates para que otros científicos puedan repetir lo que se ha hecho, pensar en las conclusiones que se han sacado y utilizar la información como punto de partida para nuevas hipótesis o pruebas. Los científicos comparten información a través de publicaciones (llamadas revistas científicas), reuniones, congresos y comunicaciones personales.

Si una hipótesis fue confirmada por gran número de experimentos, entonces puede convertirse en teoría, aunque nunca se considera la verdad absoluta. Además, un aspecto importante de la ciencia es que los conocimientos científicos siempre cambian, y con base en el método científico nuevas teorías son

formuladas, muchas veces sustituyendo a otras anteriormente aceptadas. Se puede cambiar una teoría frente a nuevos descubrimientos. Una teoría es un cuerpo de conocimiento más amplio que busca explicar fenómenos comprensivos de la naturaleza, como la teoría de la gravitación universal, que busca explicar los motivos de los cuerpos basados en la fuerza de la gravedad (Lopes, 2004).

Muchas personas utilizan el término “hipótesis” como sinónimo de “teoría”, lo que no es correcto. La hipótesis es un intento de explicar un fenómeno, mientras que la teoría es un conjunto de conocimientos que busca explicar fenómenos integrales de la naturaleza. La teoría celular, por ejemplo, procura explicar la vida a partir de informaciones sobre la estructura y la fisiología de las células. La teoría de la gravitación universal busca explicar los movimientos de los cuerpos celestes basados en la fuerza de la atracción gravitacional (Amabis y Martho, 2010).

La flexibilidad del proceso científico

Muy pocas investigaciones científicas siguen estrictamente la secuencia de pasos prescritos por el libro de texto de métodos científicos, que generalmente se aplica en retrospectiva después del final del experimento o estudio. Por ejemplo, un científico puede comenzar a diseñar un experimento, pero luego retroceder cuando se necesitan más observaciones. En otros casos, las observaciones intrigantes simplemente no plantean preguntas bien definidas hasta que una investigación adicional lleve esas observaciones a otro contexto. Por ejemplo, Darwin recolectó especímenes de pinzones de Galápagos, pero no fue hasta muchos años después, cuando la idea de la selección natural comenzó a fluir, que los biólogos comenzaron a hacer preguntas cruciales sobre la historia de estas aves. La ciencia es mucho más impredecible, y emocionante, que un método analítico genérico de varios pasos (Reece *et al.*, 2015).

Investigación biológica, etapas

Rosado (2001), indicó: No es la intención de extenderme en un recetario interminable de normas teóricas para hacer que el estudiante comprenda ¿qué es investigación? ¿Para qué se investiga? En nuestro medio y específicamente en la Universidad de la Guajira es más difícil responder a la pregunta de ¿Con qué investigo? La investigación resuelve problemas en forma ordenada y nuestros ecosistemas están siendo afectados por un sin número de fenómenos que se necesitan investigar; las aguas de ríos, lagunas y estuarios son objeto de perturbaciones que atentan contra su dinámica, igual sucede con el aire, flora y

fauna , entonces podemos concluir que hay muchas incógnitas y problemas por resolver pero que solamente a través de investigar el ¿por qué? de las causas podemos llegar a una verdadera solución de los problemas.

Para investigar debemos realizar observaciones y apuntes del problema, recolectar toda la información respecto a lo que pretendemos investigar y lanzar objetivos – hipótesis que deben ser confrontadas mediante un diseño experimental que involucre testigos y controles. El investigador debe tener un conocimiento claro de las variables dependientes e independientes y los mecanismos y conocimientos científicos de cómo manejarlas e introducirlas en su diseño experimental. La metodología en la investigación pretendida debe fundamentarse en el conocimiento sólido de todos los materiales, equipos y metodología que conduzcan a un feliz término la investigación, plasmándose los resultados en tablas, histogramas y figuras que conlleven a una explicación clara de los resultados. La revisión bibliográfica de los textos, libros y artículos afines a la investigación constituyen la columna vertebral en la explicación de los resultados y que dan origen a la TEORÍA, esto constituye la etapa más difícil en la investigación y requiere de un alto sacrificio y malicia que permita una gran presentación y explicación de los resultados, es la discusión de lo investigado.

Nomenclatura y unidades biológicas

Villee (2002), estableció: el estudiante de biología tiene ante sí una extensa lista de términos de las clases de plantas y animales, sus estructuras y mecanismos funcionales, sus componentes clínicos y sus relaciones recíprocas. Para lograr la mayor precisión posible y tener un sistema aceptado internacionalmente, es costumbre usar términos latinos o griegos, cuando es posible o crear nuevas voces usando raíces griegas o latinas, dándoles forma, cuando describen una estructura o proceso de reciente descubrimiento.

Cuando nos referimos a una célula, sus dimensiones y las cantidades de material presente en ella, se utilizan unidades derivadas del sistema internacional de unidades y otras con las que se puedan hacer las equivalencias.

Para el caso de las mediciones de longitud, las unidades y sus equivalencias son:

$$\begin{aligned} \mu\text{m} &= \text{micrómetro (0,001mm)} &= 10^{-6} \text{ m} \\ \text{nm} &= \text{Nanómetro (10}^{-6} \text{ mm)} &= 10^{-9} \text{ m} \\ \text{Å} &= \text{Unidad Angstrom (10}^{-7} \text{ mm)} &= 10^{-8} \text{ cm} = 10^{-10} \text{ m} \end{aligned}$$

Las unidades de masa incluyen:

$$\begin{aligned} \text{mg} &= \text{miligramos (10}^{-3} \text{ g)} \\ \mu\text{g} &= \text{microgramos (10}^{-6} \text{ g)} \end{aligned}$$

ng = Nanogramo (10^{-9} g)

pg = Picogramo (10^{-12} g) y

Da = Daltons, unidad de masa molecular, es la masa de un átomo de hidrógeno. Así, por ejemplo.

Una molécula de $H_2O = 18$ Da.

Una molécula de hemoglobina (proteína de tamaño medio) = 64.500 Da.

Es importante anotar que los tamaños de células, microorganismos (entre los que se encuentran los virus) y moléculas, se sitúan a escala logarítmica, cuando se enmarcan en escalas unitarias.

APLICACIONES DE LA BIOLOGÍA

El cúmulo de conocimientos de la Biología, se emplean en: medicina, salud pública, agricultura y conservación, estudios sociales y contribuciones a la formulación de una filosofía de la vida. Además, el estudio de la biología tiene valor estético (Villem, 2002). También es importante resaltar la importancia de utilizar los conocimientos biológicos para diferentes tipos de ingeniería y otras profesiones como: Ingeniería Forestal, Ingeniería Sanitaria, Ingeniería Industrial e Ingeniería Ambiental, Química y Farmacia, Saneamiento Básico, entre otras.

El estudiante tal vez nunca podrá memorizar todos los nombres y características de la gran diversidad vegetal y animal, sin embargo, el conocimiento de una gran variedad, tanto de animales como plantas, sin lugar a dudas les hará más placentero los viajes por distintas zonas del país e incluso en su visita a jardines botánicos, zoológicos, parques naturales, zocriaderos, acuarios y museos. Ahora bien, resulta utópico describir formas de vida pasando por alto o no considerando los lugares en donde se desarrollan, debido a que los seres vivos de una región tienen estrechas relaciones entre sí y con el ambiente en donde se desarrollan. Este tipo de estudio es fundamental para la sociología. Sin embargo, en un estudio rápido de Biología General, todo nuestro esfuerzo y dedicación está centrado básicamente en el hombre, aun cuando muchos animales le superen en número y otras características innatas (Villem, 2002), pues a resumidas cuentas es el hombre el ser máspreciado de la creación y sobre él recae toda una gama de procesos en procura de la conservación y mejora del ambiente natural y el ambiente artificial.

CIENCIA, TECNOLOGÍA Y SOCIEDAD

La comunidad científica es parte de la sociedad en su conjunto, y la relación de la ciencia con la sociedad se vuelve cada vez más clara a medida que agregamos tecnología al paisaje. Aunque la ciencia y la tecnología a veces emplean

patrones de investigación similares, sus objetivos básicos difieren. El objetivo de la ciencia es comprender los fenómenos naturales, mientras que la tecnología generalmente aplica el conocimiento científico para ciertos propósitos específicos. En general, los biólogos y otros científicos hablan de “descubrimientos”, y los ingenieros y otros técnicos hablan más a menudo de “invenciones”. Los beneficiarios de estos inventos incluyen científicos, que implementaron nuevas tecnologías para trabajar en su investigación. Por lo tanto, la ciencia y la tecnología son interdependientes. Además, los temas éticos apalancados por temas como conocimiento y la utilización de los resultados obtenidos mediante tecnología de DNA, tienen que ver tanto con los valores políticos, económicos y culturales como con la ciencia y la tecnología. Todos los ciudadanos, no solo los científicos profesionales, tienen la responsabilidad de estar informados sobre cómo funciona la ciencia y los posibles beneficios y riesgos de la tecnología. La relación entre ciencia, tecnología y sociedad aumenta la importancia y el valor de cualquier curso de biología (Reece *et al.*, 2015).

TALLER SOBRE ASPECTOS HISTÓRICOS Y GENERALIDADES

¿Quién acuñó el término “Biología”?

¿Ha sido útil la evolución del microscopio y de las técnicas microscópicas en el desarrollo de la Biología como ciencia?

¿Cuáles son los avances más significativos de la Biología Molecular en lo que va corrido del siglo XXI?

¿Cuál es la importancia de la Biología para los ingenieros ambientales?

CAPÍTULO 2

Origen de la vida e introducción a la taxonomía y sistemática biológica

Respetuosos de la opinión de cada lector, somos enfáticos en afirmar que el universo, incluida la tierra y todos los seres que hacemos parte de ellas fuimos creados por Dios.

El origen de la vida

El objeto de la biología es la vida. Pero ¿Qué es la vida? ¿Qué podemos decir en realidad cuando decimos que un objeto está vivo o no? ¿Cómo podemos distinguir entre lo inanimado y lo muerto? ¿Cómo reconocemos la materia viva en otros planetas? ¿Cuándo podemos decir que una persona está muerta y puede servir como donador de un órgano para trasplante? Es necesario fundamentarse para tener una noción de lo que es la vida.

Nuevamente los biólogos recalcan que no es una tarea fácil y que ninguna definición de vida satisface por igual a todo el mundo; sin embargo, nada perdemos con intentarlo. Revisemos ahora algunas apreciaciones preliminares.

La definición debe abarcar no solamente los caracteres que manifiestan los organismos, sino también los mecanismos que los originan, siendo esto último lo más importante de la biología.

“La vida es un don de Dios”. Como tal, definirla en términos tangibles es imposible, casi como explicar ¿por qué el todo es mayor que la suma de las partes? Hay varias definiciones de vida, y algunos científicos eminentes incluso piensan que no se puede definir claramente. Entre estos últimos está el renombrado zoólogo alemán naturalizado alemán Ernst Mayr (n. 1904), quien dijo lo siguiente en 1982: “Se han hecho repetidos intentos para definir la «vida». Estos esfuerzos son algo inútiles. Ahora está completamente claro que no hay una sustancia, objeto o fuerza especial que pueda identificarse con la vida”. Mayr admite la posibilidad de definir lo que él llama el «proceso de la vida». Él dice: “El proceso de la vida, sin embargo, se puede definir. No hay duda de que los organismos vivos tienen ciertos atributos que no se encuentran en los objetos inanimados” (Amabis y Martho, 2010).

Nason y Dehaan (2008) plantearon:

(...) una forma viviente es, en esencia, un sistema complejo, altamente organizado, independiente, con estructura fisicoquímica definida, capaz de utilizar la materia y energía del entorno a través de cadenas integradas y establecidas de reacciones fisicoquímicas, para poder así crecer y reproducirse.

Se podría armar un desfile de definiciones acerca de la vida, pero no es lo que se persigue en el presente texto, sin llegar a satisfacer plenamente a cada lector. Por lo tanto, A continuación, se indican algunas características de los seres vivos:

Nutrición: es la toma de materiales para energía, crecimiento y desarrollo. Las plantas requieren luz, dióxido de carbono, agua e iones. Los animales necesitan compuestos e iones orgánicos y generalmente necesitan agua (Mackean y Hayward, 2014).

Autorregulación: esto no es otra cosa que la capacidad que tienen los organismos vivos de regular las reacciones propias del metabolismo, bien sea empleando enzimas (catalizadores biológicos) u otros mecanismos.

Excreción: capacidad que poseen los organismos de eliminar los productos de desecho del metabolismo (reacciones químicas en las células, incluida la respiración), materiales tóxicos y sustancias que exceden los niveles requeridos (Mackean y Hayward, 2014).

Homeostasis: proceso mediante el cual los organismos mantienen sus condiciones internas dentro de rangos tolerables al detectar y responder adecuadamente a cambios o estímulos específicos dentro y fuera de sí mismo, siendo por lo tanto una de las características definitorias de la vida (Starr *et al.*, 2019).

Crecimiento: es un aumento permanente en el tamaño y la masa seca por un aumento en el número de células o el tamaño de las mismas o en ambos. Incluso las bacterias y las criaturas unicelulares muestran un aumento de tamaño. Los organismos multicelulares aumentan el número de células en sus cuerpos, se vuelven más complicados y cambian de forma y aumentan de tamaño (Mackean y Hayward, 2014).

Reproducción y Herencia. Es decir, se procrean, generaciones tras generaciones, con una fidelidad sorprendente y casi perfecta. La reproducción puede ser asexual, sin recombinación del ácido desoxirribonucleico (DNA), o sexual, con recombinación de DNA.

Respiración: este proceso describe las reacciones químicas en las células que descomponen las moléculas de nutrientes y liberan energía para el metabolismo. La mayoría de los organismos necesitan oxígeno para esto (Mackean y Hayward, 2014).

Irritabilidad o sensibilidad: es la forma particular como todos los organismos responden a los estímulos, aunque no siempre a los mismos estímulos de la misma manera (Mason *et al.*, 2011).

Adaptación: Esta característica permite a los seres vivos resistir los cambios que se dan en el medio. Es por esto que cada especie termina adaptándose al medio que le convenga o bien modificándose para resistir las presiones a las que se encuentra expuesto. Los factores que condicionan la distribución de las especies son una lista infinita, entre los que se pueden mencionar: luz, temperatura, pH, alimento, agua entre otros (Villegas, 2002).

Movimiento: es una acción de un organismo o parte de un organismo que causa un cambio de posición o lugar. La mayoría de las criaturas y animales unicelulares se mueven como un todo. Los hongos y las plantas pueden hacer movimientos con partes de sus cuerpos (Mackean y Hayward, 2014).

TEORÍAS E HIPÓTESIS ACERCA DEL ORIGEN DE LA VIDA

La discusión actual de los científicos no es acerca de si la vida fue creada o se autocreó, sino que a partir de postulados materialistas se busca plantear y/o explicar los mecanismos que dieron lugar al origen de la vida, lejos de ventilar la idea de que fue creada. Sin embargo, en este texto citaremos lo que narra la Biblia acerca del origen de la vida y seguidamente haremos revisión de algunas posiciones científicas y no científicas relacionadas con el tema en mención.

Creacionismo

La Biblia dice, palabras más o palabras menos, en el libro de Génesis:

“En el principio” Dios, quien no tiene principio, creó los cielos y la tierra. Estaba en el corazón de nuestro Dios maravilloso hacer una creación con vida que caminara, hablara, cantara, moviera y volara. Cada criatura con su piel, plumas, colores, ruidos y habilidades, sería una expresión de Dios mismo. Al principio la tierra estaba desordenada y sólo había oscuridad y agua. El Espíritu de Dios se movía en el aire sobre la superficie de las aguas y Dios dijo “sea la luz”. A continuación, se cita lo que Dios creó en cada uno de los seis (6) días de la creación.

Día 1: Aparición de la luz (día y noche).

Día 2: Cielo, atmósfera, mares.

Día 3: Surgimiento de los continentes y aparición de la vegetación

Día 4: Aparición de los cuerpos celestiales que alumbran la tierra.

Día 5: Peces y otras formas de vida en el mar y se llenaron los cielos de aves de toda clase.

Día 6: Toda clase de animales salvajes, animales domésticos y animales pequeños; cada uno con la capacidad de producir crías de la misma especie. Este mismo día creó Dios a los seres humanos.

Cada día fue una expresión gloriosa de la mente y el corazón de nuestro Dios. Muchos escolares bíblicos están de acuerdo que cada día fue un día y no una época geológica como algunos han supuesto. Muchos han tratado de armonizar la teoría de la evolución y el registro de su creación milagrosa. Sin embargo, la Biblia nos enseña que “Por la fe entendemos que todo el universo fue formado por orden de Dios, de modo que lo que ahora vemos no vino de cosas visibles” (Hebreos 11:3). La vida no evolucionó de sí misma sino fue el resultado directo de la obra creativa de Dios.

Biogénesis versus abiogénesis

Hasta mediados del siglo XIX, los científicos creían que los seres vivos se generaban espontáneamente a partir de materia prima. Creían que los gusanos emergían espontáneamente de los cuerpos en descomposición; que las serpientes y cocodrilos se generaron a partir de lodos de río. Esta interpretación del origen de los seres vivos se conoció como la hipótesis de la generación espontánea o abiogénesis. Luego, los investigadores desafiaron la hipótesis de la generación espontánea presentando argumentos a favor de la otra hipótesis, la de la biogénesis, de acuerdo con la cual cada individuo de la biota se origina a partir de otro preexistente (Lopes, 2004).

La creencia en la abiogénesis, sin embargo, no resistió la expansión del conocimiento científico y las rigurosas pruebas llevadas a cabo por Redi, Spallanzani y Pasteur, entre otros. Estos investigadores proporcionaron evidencia irrefutable de que los seres vivos surgen solo al reproducir seres de su propia especie, una teoría conocida como biogénesis (Amabis y Martho, 2010).

En 1668, Francesco Redi (1626-1697) investigó el supuesto origen de los gusanos en los cuerpos en descomposición. Señaló que las moscas se sienten atraídas por los cuerpos en descomposición y ponen sus huevos sobre ellos. De estos óvulos salen las larvas, que se convierten en moscas adultas. Debido a que las larvas son parecidas a gusanos, los “gusanos” que ocurren en los cadáveres en descomposición no serían más que larvas de moscas. Redi concluyó, entonces, que estas larvas no surgen espontáneamente de la descomposición, sino que son el resultado de huevos para incubar puestos por moscas atraídas por el cuerpo en descomposición. Este y otros experimentos de Redi lograron reforzar la hipótesis de la biogénesis hasta el descubrimiento de los seres microscópicos, cuando algunos científicos consideraron nuevamente la

hipótesis de la abiogénesis para explicar el origen de estos seres. Según estos científicos, los microorganismos emergen espontáneamente en todas partes, independientemente de la presencia de otro ser vivo. Otro grupo de investigadores no aceptó estas explicaciones. Para ellos, los microorganismos solo surgieron de “semillas” en el aire, el agua o el suelo. Estas “semillas”, al encontrar sitios adecuados, proliferaron (interpretación consistente con la hipótesis de la biogénesis) (Lopes, 2004).

La hipótesis de la generación espontánea, entretanto, no estaba derrotada. En 1745, el investigador inglés John Needham (1713-1781) colocó caldos nutritivos en diversos frascos, los hirvió por 30 min e inmediatamente, sellados con tapones de corcho. Después de algunos días, los caldos estaban repletos de seres microscópicos. Asumiendo que la hervida eliminara todos los seres eventualmente existentes en el caldo original y que ningún ser vivo pudo penetrar a través de los corchos, Needham argumentó que solo había una explicación para la presencia de microorganismos en los frascos: habían surgido por generación espontánea. Seguidamente, el padre e investigador italiano Lazzaro Spallanzani (1729-1799), un ardiente defensor de la biogénesis, rechazó los experimentos de Needham, y selló cuatro de ellos con tapones de corcho, como hizo Needham, y fundió los cuellos de botella de los otros cuatro en el fuego, sellándolos con fuerza. Luego hirvió las escofinas durante mucho tiempo. Si bien los viales con tapón de corcho desarrollaron microorganismos, no aparecieron en viales sellados herméticamente, incluso después de muchos días. Spallanzani concluyó que el tiempo de ebullición y el sello utilizado por Needham no habían podido evitar la contaminación del caldo (Amabis y Martho, 2010).

Solo alrededor de 1860, con los experimentos llevados a cabo por Louis Pasteur (1822-1895), se demostró definitivamente que los microorganismos surgen de otros preexistentes (Lopes, 2004). En 1861, Pasteur publicó una refutación de la generación espontánea que fue una obra maestra de la ciencia y la lógica experimental. Primero, demostró que el aire está vivo con microorganismos. Esto se hizo filtrando el aire a través de un tapón de algodón, atrapando microorganismos y examinándolos con un microscopio. Muchos de estos organismos atrapados parecían idénticos a los que otros habían observado anteriormente en muchas infusiones. Las infusiones son líquidos que contienen nutrientes en los que los microorganismos pueden proliferar. Pasteur demostró que, si el tapón de algodón se dejaba caer en una infusión esterilizada, se nublaba porque los organismos se multiplicaban rápidamente. En particular, el experimento de Pasteur demostró que las infusiones estériles permanecerían estériles en matraces de cuello de cisne especialmente contruidos, incluso cuando se dejaran abiertos al aire. La gravedad hizo que los organismos en el aire se

establecieran en las curvas y los lados de estos matraces únicos. El fluido en el matraz permaneció estéril. Solo cuando los matraces se volcaron las bacterias pudieron entrar al caldo y crecer, como se evidencia formando una solución turbia. Estos experimentos simples y elegantes finalmente terminaron con los argumentos de que el aire no calentado o las infusiones en sí contenían una “fuerza vital” necesaria para la generación espontánea (Guillen y Sherwin III, 2008).

Existen varias hipótesis acerca del origen de la vida que no serán tratadas en este texto, como el origen extraterrestre (panspermia), el origen por evolución química, así como también la hipótesis de Oparin y Haldane, entre otras.

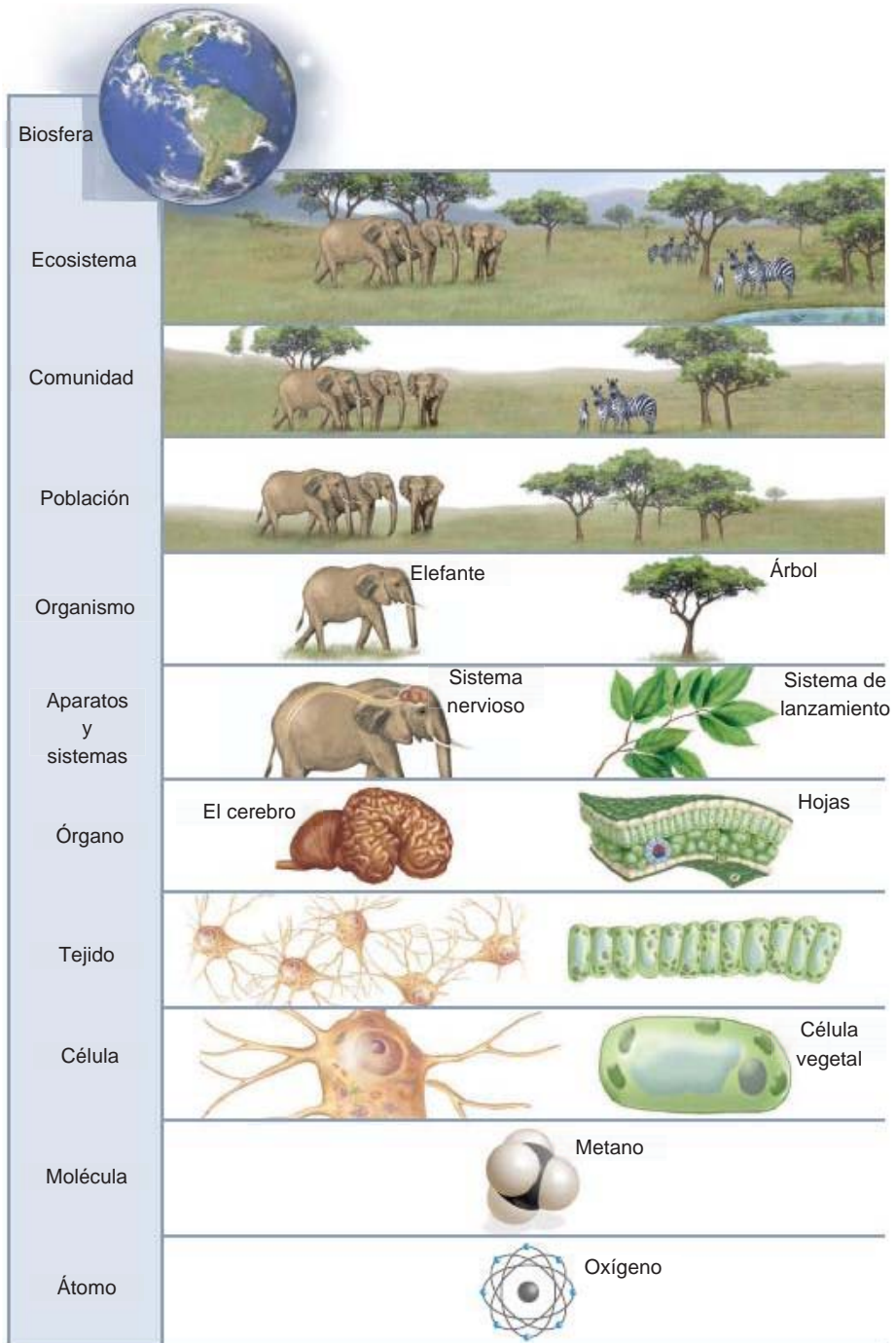
Introducción a la taxonomía y sistemática biológica

Vale la pena examinar la justificación y los motivos para abordar al campo de la sistemática. Por un lado, la sistemática es importante para proporcionar una base de información sobre la tremenda diversidad de la vida. Prácticamente todos los campos de la biología dependen de la correcta determinación taxonómica de un organismo de estudio dado, que se basa en una descripción formal, identificación, denominación y clasificación. La investigación sistemática es la base para adquirir, catalogar y recuperar información sobre la diversidad de la vida (Simpson, 2010). Por lo tanto, debido a la gran diversidad de organismos vivos sobre la tierra surgió la necesidad de colocar las diversas formas de vida dentro de categorías, es decir, clasificarlas para este modo colocar orden al caos generado por esta gran cantidad de formas existentes.

NIVELES DE ORGANIZACIÓN BIOLÓGICA

En su totalidad, los niveles de organización biológica (Figura 1) comienzan con los átomos, las unidades básicas de la materia. Los átomos se unen para formar moléculas pequeñas, que se unen para formar moléculas más grandes dentro de una célula, la unidad de vida más pequeña y básica para muchos científicos. Aunque una célula está viva, está hecha de moléculas no vivas. Algunas células, como *Paramecium* unicelular, viven de forma independiente. En algunos casos, los organismos unicelulares se agrupan para formar colonias, al igual que el alga *Volvox*. Muchos organismos vivos son multicelulares, lo que significa que contienen más de una célula. En organismos pluricelulares, células similares se combinan para formar un tejido, por ejemplo, los tejidos nerviosos y

Figura 1. Niveles de organización biológica



Fuente: Mader y Windelspecht, 2016.

musculares de los animales. Los tejidos forman órganos, como el cerebro o una hoja. Los órganos trabajan juntos para formar sistemas o aparatos de órganos; Por ejemplo, el cerebro trabaja con la médula espinal y una red de nervios para formar el sistema nervioso, formado en su totalidad por órganos constituidos por tejido nervioso, mientras que otros órganos, formados por diferentes tipos de tejido, se unen para formar el aparato digestivo, entre otros. Los aparatos y sistemas de órganos se unen para formar un organismo, como un elefante. Además, los niveles de organización biológica se extienden más allá del organismo individual. Todos los miembros de una especie (un grupo de organismos similares que se cruzan) en un área particular pertenecen a una población. Un bosque cercano puede tener una población de ardillas grises y una población de robles blancos, por ejemplo. Las poblaciones de varios animales y plantas en el bosque forman una comunidad. La comunidad de poblaciones interactúa con el entorno físico (agua, tierra, clima) para formar un ecosistema. Colectivamente, todos los ecosistemas de la Tierra forman la biosfera (Mader y Windelspecht, 2016).

DIVERSIDAD BIOLÓGICA Y CLASIFICACIÓN

La biodiversidad se puede definir como la diversidad de la vida en la Tierra, descrita en términos del número de especies diferentes (Mader y Windelspecht, 2018), y su rango de adaptaciones conductuales, ecológicas, fisiológicas y de otro tipo en un área (Mason *et al.*, 2011).

Sistemática

La sistemática es el campo de la biología que estudia la diversidad de los organismos y sus relaciones evolutivas. Además, es una ciencia que incluye y abarca la taxonomía tradicional y que tiene como objetivo principal la reconstrucción de la filogenia, abarcando la descripción, identificación, nomenclatura y clasificación (Simpson, 2010). Dicho de otra forma, la clasificación consiste en colocar dentro de categorías los objetos semejantes y esto, aunque en principio suena bastante sencillo, en la práctica es bastante difícil.

Taxonomía

La taxonomía es la ciencia que clasifica los seres vivos. Un grupo de organismos a un nivel particular en un sistema de clasificación se llama taxón (plural, taxones). Por acuerdo entre los taxonomistas de todo el mundo, no hay dos organismos que puedan tener el mismo nombre científico. El nombre científico de un organismo es el mismo en cualquier parte del mundo y evita la confusión causada por los nombres comunes (Masson *et al.*, 2011).

El objetivo de la taxonomía es describir la diversidad, proporcionar una visión de la historia evolutiva (filogenia), ayudar a determinar los organismos (diagnóstico) y permitir estimaciones taxonómicas. Esto último significa que, si conocemos las características de una planta, la cercana taxonómicamente debería tener características similares. Por ejemplo, las plantas de la familia de la col (Cruciferae) contienen aceite de mostaza (que es responsable del sabor del rábano picante de muchos de ellos). El análisis de DNA muestra que la papaya (*Carica* de la familia Moringaceae) está taxonómicamente cerca de Cruciferae. Podemos suponer que la papaya también tiene aceite de mostaza, ¡y esto es cierto! Las semillas de papaya tienen el destacado sabor a rábano picante (Shipunov, 2018).

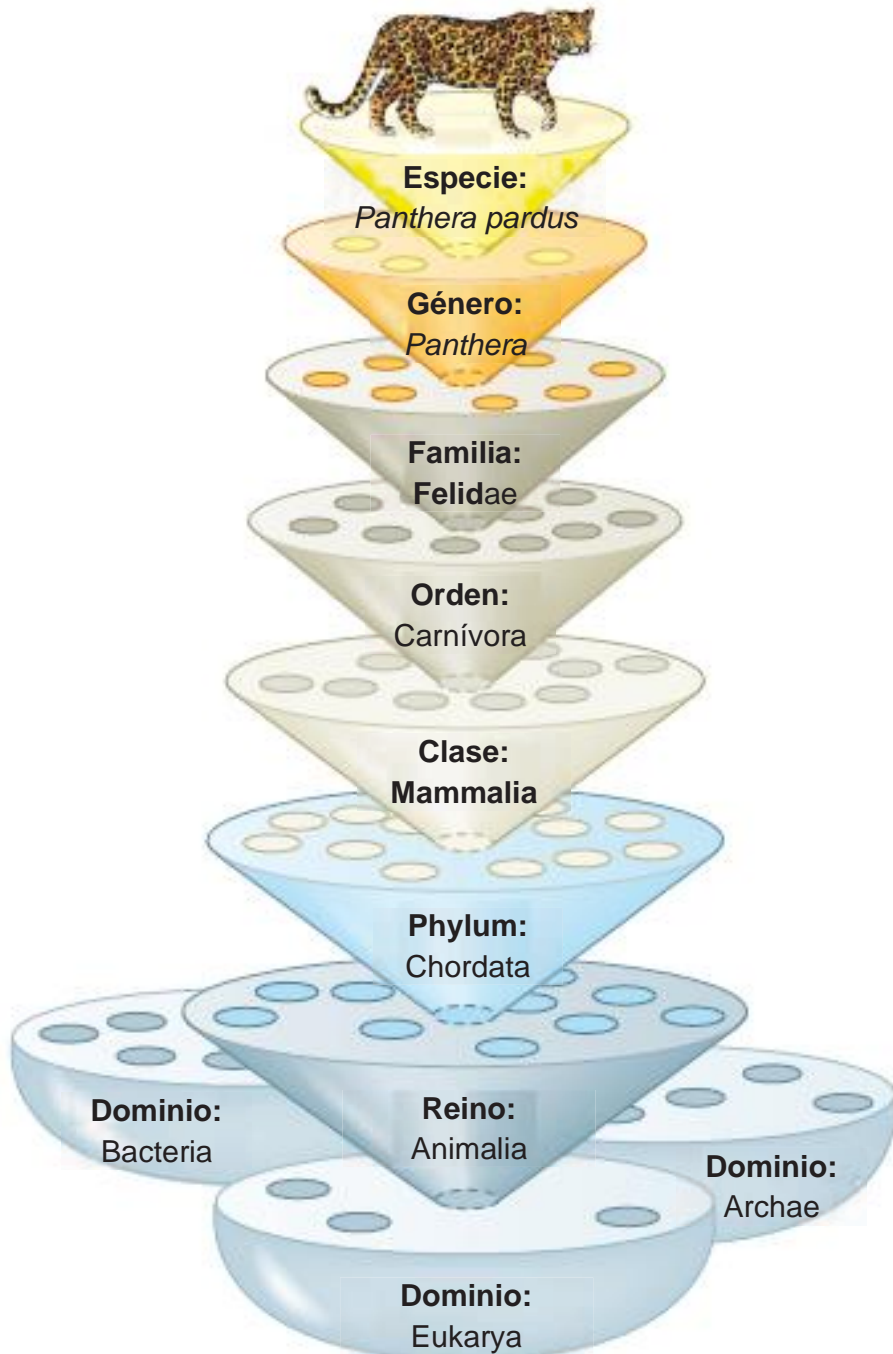
Además de nombrar especies, Linneo también las agrupó en una jerarquía de categorías progresivamente inclusivas (Reece *et al.*, 2015). Por lo tanto, a partir de Linneo, los taxonomistas agrupan a los organismos en dichas categorías. Las especies con características semejantes forman la categoría denominada género. Los géneros con caracteres similares se agruparon en un grupo llamado familia, y las familias similares se colocaron en el mismo orden. Los órdenes con propiedades comunes se colocaron en la misma clase, y las clases con características similares en el mismo phylum (plural, phyla). Finalmente, los phyla fueron asignados a uno de varios grandes grupos, los reinos. Estos reinos incluyen dos tipos de procariotas (Archaea y Bacteria), un grupo de eucariotas en gran medida unicelular (Protista) y tres grupos multicelulares (Hongos, Plantae y Animalia). Los protistas no son un grupo monofilético, y el término reino es un poco inapropiado para los protistas, sin embargo, se usa. Además, se utiliza con frecuencia un octavo nivel de clasificación, llamado dominio. Los biólogos reconocen tres dominios, que se discutirán más adelante (Masson *et al.*, 2011). Tenga en cuenta que, en el sistema denominado lineano, los taxones más grandes que el género no están en cursiva, aunque tienen la primera letra en mayúscula. La ficha taxonómica para *Panthera pardus*, usando solo las categorías primarias queda como se indica en la Figura 2.

La clasificación biológica resultante de un organismo en particular es algo así como una identificación de la dirección postal de una persona en un departamento en particular, un edificio con muchos departamentos, una calle con muchos edificios, una ciudad con muchas calles, etc. (Reece *et al.*, 2015).

Excepcionalmente se pueden considerar subcategorías y supercategorías, como, por ejemplo: subgénero, superorden.

El grupo natural más pequeño de organismos es la especie, de hecho, es la unidad básica de la clasificación sistemática de los organismos tanto macros-

Figura 2. Clasificación lineana de *Panthera pardus*



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

cópicos como microscópicos. Al igual que muchos otros autores, Mackean y Hayward (2014) indicaron que, una especie puede definirse como un grupo de organismos que pueden reproducirse para producir descendencia fértil. Los miembros de una especie a menudo también se parecen mucho entre sí, a menos que los humanos hayan intervenido en los programas de reproducción.

Tipos de clasificaciones

Uno de los métodos más antiguos de taxonomía está basado en expertos. Los expertos producen clasificaciones basadas en su conocimiento exclusivo sobre grupos. El primer experto taxonómico fue Carolus Linnaeus (siglo XVIII). Los expertos utilizan una variedad de métodos, que incluyen la genética, la cladística (ver más abajo), el enfoque evolutivo general, su capacidad para remodelar la información disponible y su intuición. Su objetivo es crear el “modelo mental” de diversidad y luego convertirlo en clasificación, utilizando grupos de vecinos como referencia (por ejemplo, para asignar rangos).

Taxonomía tradicional

Se basa en caracteres morfológicos, ocasionalmente conductuales. Estos tienen al menos tres desventajas básicas. En primer lugar, generalmente son adaptativos y no solo marcadores neutrales de ascendencia. Segundo, los caracteres anatómicos y de comportamiento están sujetos a alguna variación fenotípica no relacionada con las afinidades genéticas. Finalmente, si uno intenta superar la falta de fiabilidad de los caracteres individuales mediante el estudio de muchos caracteres, no está claro cómo se deben combinar en una sola medida de distancia genética (Simpson, 2010).

Taxonomía polifásica

Debido a que los resultados filogenéticos varían con los datos utilizados en el análisis, muchos taxonomistas creen que todos los datos válidos posibles deben emplearse para determinar la filogenia. En el enfoque llamado taxonomía polifásica, los esquemas taxonómicos se desarrollan utilizando una amplia gama de información fenotípica y genotípica que va desde propiedades moleculares hasta características ecológicas (Madigan *et al.*, 2017).

LA CONSTRUCCIÓN DE ÁRBOLES FILOGENÉTICOS

Un árbol filogenético es un patrón de descendencia generado por el análisis de similitudes y diferencias entre organismos. Las técnicas modernas de secuenciación de genes han producido árboles filogenéticos que muestran la historia evolutiva de genes individuales (Mason *et al.*, 2011). En otras palabras, es un

gráfico hecho de nodos y ramas, muy similar a un árbol en forma, que muestra las relaciones filogenéticas entre grupos de organismos y, a veces, también indica el desarrollo evolutivo de los grupos (Madigan *et al.*, 2017).

Clasificación tradicional

Los sistemas de clasificación tradicionales se basan en rasgos similares, pero debido a que incluyen una mezcla de rasgos derivados y ancestrales, no necesariamente tienen en cuenta las relaciones evolutivas. La sistemática y la clasificación tradicional no siempre son congruentes; Para entender por qué, debemos considerar cómo se pueden agrupar las especies en función de sus relaciones filogenéticas. Un grupo monofilético incluye el ancestro común más reciente del grupo y todos sus descendientes. Por definición, un clado es un grupo monofilético. Un grupo parafilético incluye el ancestro común más reciente del grupo, pero no todos sus descendientes, y un grupo polifilético no incluye el ancestro común más reciente de todos los miembros del grupo (Mason *et al.*, 2011). En contraste con los cladistas, los sistemáticos evolutivos reconocen la clase Reptilia como un grupo válido que contiene serpientes, lagartijas, cocodrilos, dinosaurios y tortugas, aun cuando esta clase sea parafilética; no incluye todos los subgrupos, como las aves, que evolucionaron a partir del reptil ancestral (Figura 3). Los sistemáticos evolutivos asignan las aves a una clase separada porque divergieron notablemente de los reptiles (Solomon *et al.*, 2015).

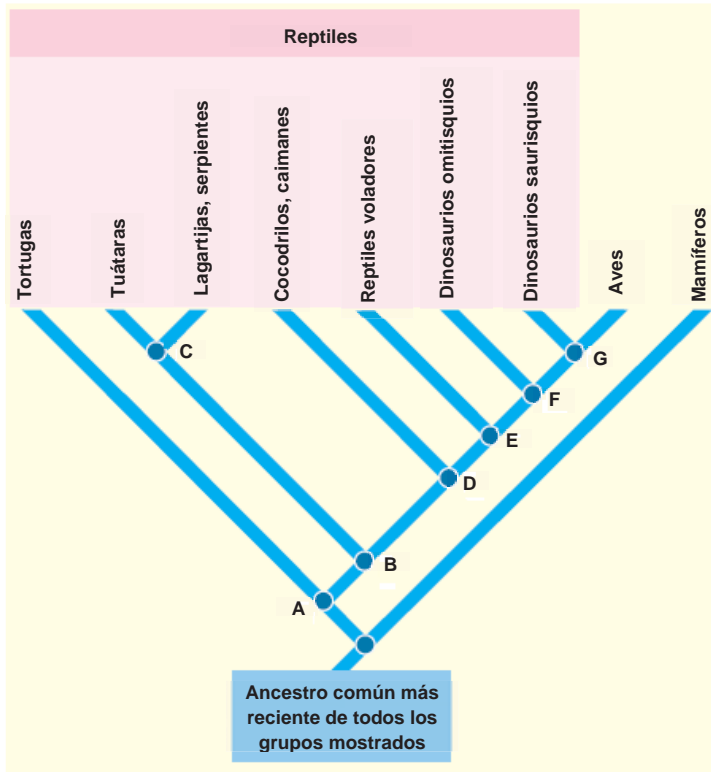
Cladística y cladogramas

La sistemática filogenética, o cladística, es esa rama de la sistemática que se ocupa de inferir filogenia, a través de una metodología para inferir el patrón de la historia evolutiva de un grupo de organismos (Simpson, 2010). Siendo, por lo tanto, una técnica taxonómica utilizada para crear jerarquías de organismos que representan una verdadera relación y descendencia filogenética (Mason *et al.*, 2011).

La cladística es la forma de clasificación más contemporánea, mucho más formalizada que la basada en expertos. El objetivo del análisis cladístico es la creación de un árbol filogenético (cladograma) que se convierte en la base de la clasificación (Shipunov, 2018).

Una manera simple y objetiva de construir un árbol filogenético es enfocarse en los caracteres clave que comparte un grupo de organismos porque los ha heredado, según los científicos, de un ancestro común. Un clado es un grupo de organismos relacionados por descendencia, y este enfoque para construir una filogenia se llama cladística. La cladística infiere filogenia (es decir, construye árboles genealógicos) de acuerdo con similitudes derivadas de un ancestro co-

Figura 3. Enfoque tradicional para la clasificación de reptiles y aves



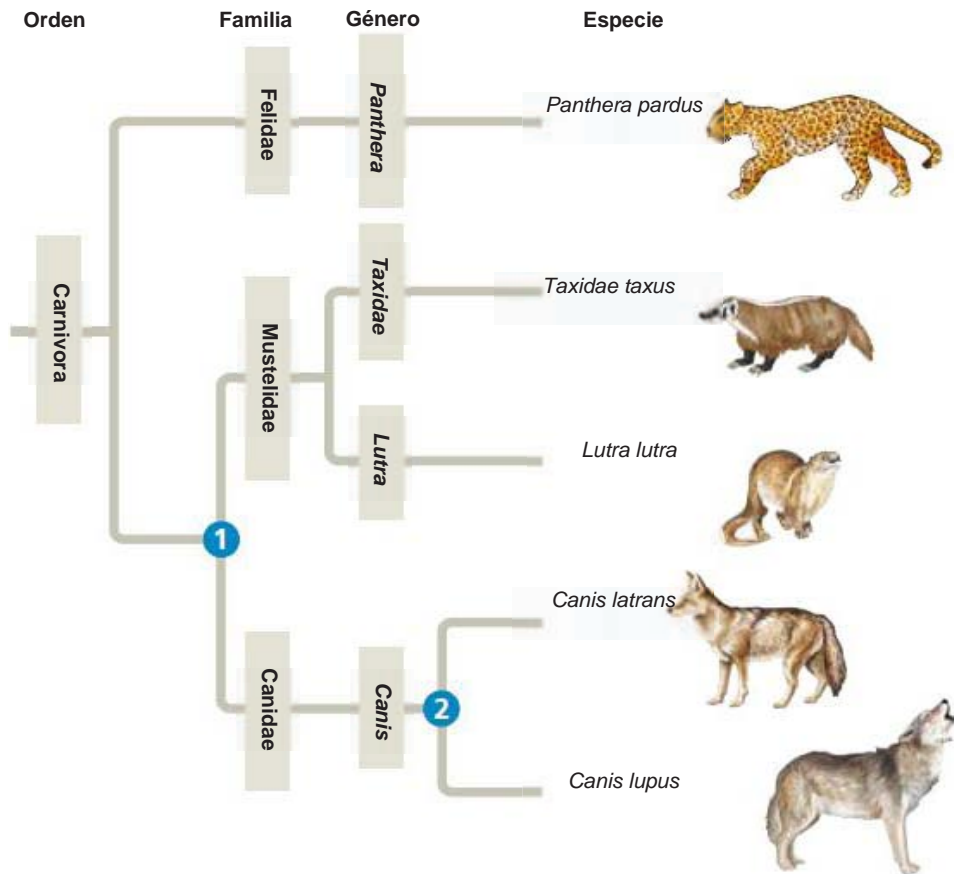
Fuente: Solomon *et al.*, 2015.

mún, los llamados caracteres derivados. Un personaje derivado que es único para un clado particular a veces se llama sinapomorfía. La clave del enfoque es poder identificar rasgos morfológicos, fisiológicos o de comportamiento que difieren entre los organismos estudiados y que pueden atribuirse a un ancestro común. Al examinar la distribución de estos rasgos entre los organismos, es posible construir un cladograma, un diagrama de ramificación que representa la filogenia.

En el llamado enfoque cladístico sistémico, la ascendencia común es el criterio principal utilizado para clasificar los organismos. Utilizando esta metodología, los biólogos buscan ubicar las especies en grupos llamados clados, cada uno de los cuales incluye una especie ancestral y todos sus descendientes. Los clados, así como las categorías taxonómicas del sistema lineal, están anidados dentro de clados más amplios. En la Figura 4, por ejemplo, el grupo de gatos (Felidae) representa un clado dentro de un clado más grande (Carnivora) que también

incluye el grupo de perros (Canidae). Sin embargo, un taxón es equivalente a un clado solo si es monofilético (de la “tribu única” griega), lo que significa que consiste en una especie ancestral y todos sus descendientes (Reece *et al.*, 2015).

Figura 4. Una conexión entre clasificación y filogenia



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

La clasificación jerárquica puede reflejar los patrones de ramificación de los árboles filogenéticos. El árbol de la Figura 4 traza posibles relaciones evolutivas entre algunos taxones dentro del orden Carnivora, a su vez una rama de la clase Mammalia. El punto de ramificación 1 representa el ancestro común más reciente de todos los miembros de las familias de hurón (Mustelidae) y perro (Canidae). El punto de ramificación 2 representa el ancestro común más reciente de coyotes y lobos grises (Reece *et al.*, 2015).

Fenética

Un sistema fenético agrupa organismos en función de la similitud mutua de sus características fenotípicas. Aunque los estudios fenéticos pueden revelar posibles relaciones evolutivas, no dependen del análisis filogenético. Comparan muchos rasgos sin suponer que alguna característica es más filogenéticamente importante que otras, es decir, los rasgos no ponderados se emplean para estimar la similitud general. Obviamente, la mejor clasificación fenética se construye comparando tantos atributos como sea posible. Los organismos que comparten muchas características forman un solo grupo o taxón (Madigan *et al.*, 2017).

Shipunov (2018) planteó que, clasificación fenética es aún más matemática que la Cladística y está basada en métodos multivariados de análisis de datos. Uno de sus métodos es el análisis de conglomerados que se describe a continuación.

1. Contrariamente a la cladística, la genética considera a los personajes como todos iguales y no emplea ningún supuesto evolutivo.
2. Necesitamos decidir qué taxones son requeridos, evaluar sus descripciones, extraer caracteres, todo esto es similar a la cladística.
3. La polarización de caracteres no es necesaria, los códigos de caracteres pueden especificarse de manera más o menos arbitraria, y no hay necesidad de grupos externos.
4. La tabla de caracteres podría ser la misma que en el ejemplo anterior.
5. Luego, necesitaremos crear la matriz cuadrada (o tabla) de similitud (Tabla 1):

Tabla 1. Matriz de similitud

	Alphaceae	Betaceae	Gammaceae
Alphaceae	1		
Betaceae	0,75	1	
Gammaceae	0,25		1

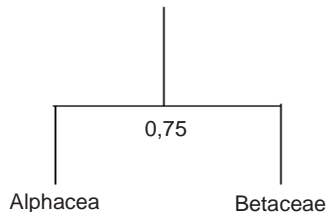
Fuente: Shipunov, 2018.

Cada celda de esta matriz contiene un valor de similitud K:

$$K = \frac{\text{número de caracteres coincidentes}}{\text{número de todos los caracteres}}$$

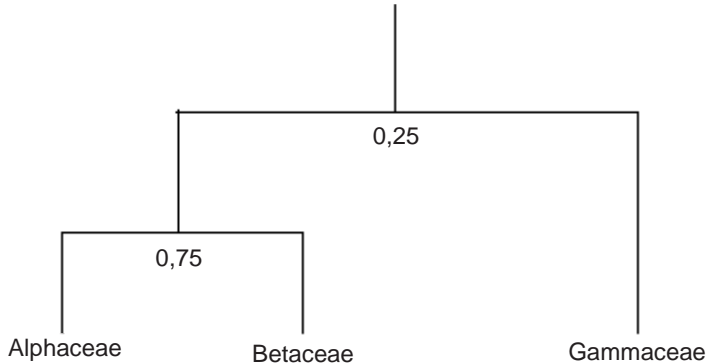
Tenga en cuenta que hay muchos más coeficientes de similitud relevantes, pero están fuera de nuestro alcance.

6. Luego necesitamos hacer el dendrograma, que es una estructura en forma de árbol. Tradicionalmente, el dendrograma se construye de abajo hacia arriba, de grupos más similares a menos similares. Por ejemplo, podemos comenzar conectando los taxones más cercanos, Alphaceae y Betaceae:



A veces, cuando tenemos múltiples taxones, terminamos con varios grupos independientes (grupos). En ese caso, se podrían conectar diferentes grupos sobre la base de la similitud promedio.

7. Luego necesitamos adjuntar otros taxones que estén más cerca del grupo anterior:



8. Betaceae y Alphaceae están más cerca, por lo que podemos unir las en un orden:

Orden Alphales

1. Familia Alphaceae
2. Familia Betaceae

Orden Gammales

1. Familia Gammaceae

Taxonomía Molecular

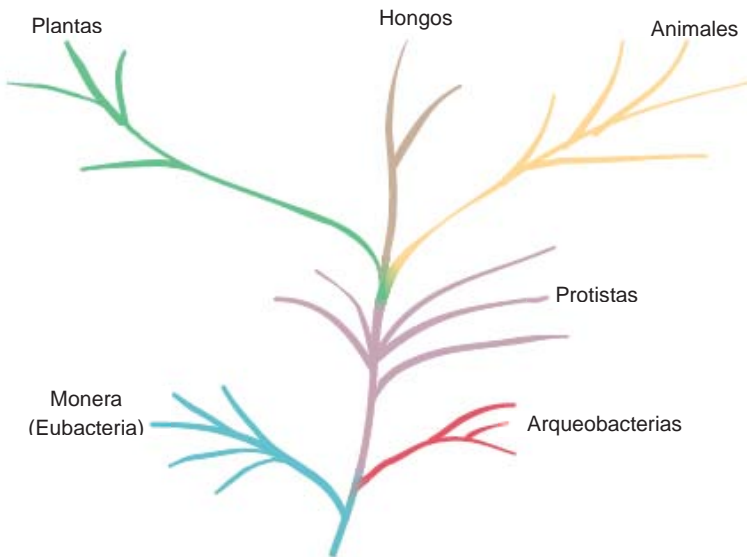
Las técnicas moleculares en el campo de la biología nos han ayudado a establecer una relación genética entre los miembros de diferentes categorías taxonómicas. La secuenciación del DNA y proteínas, los métodos inmunológicos, los métodos de hibridación de DNA-DNA o DNA-RNA son los más informativos en el estudio de diferentes especies. Los datos obtenidos de tales estudios se utilizan para construir árboles filogenéticos (Singh, 2012).

El progreso en la taxonomía molecular está impulsado por los avances tecnológicos. Actualmente, ese avance es la secuenciación del DNA de alto rendimiento, bajo costo y de próxima generación. Aunque los métodos para la secuenciación han estado disponibles desde la década de 1970, fue la introducción de sistemas automatizados de electroforesis capilar lo que hizo que la secuenciación didesoxi fuera asequible y accesible (Chan, 2005).

LOS REINOS DE LA VIDA

Se sigue utilizando, casi de forma generalizada, el sistema de clasificación Lineano y se agrupan a los seres vivos en los cinco reinos establecidos por Robert Whittaker en los años 1959 y 1969 (Móneras, Protistas, Hongos, Plantas y Animales), o seis si se incluyen las Arqueobacterias (Figura 5).

Figura 5. Sistemas de 6 reinos para filogenia eucariótica y procariótica



Fuente: Madigan *et al.*, 2017.

Monera

Son procariontes representados por las bacterias y las cianobacterias.

Protista

Eucariontes unicelulares, incluidos en este grupo los protozoarios, que son heterótrofos, y microalgas, que son autótrofas.

Fungi (hongos)

Hongos, unicelulares o multicelulares heterótrofos, que se alimentan por absorción de nutrientes del medio.

Plantae (plantas)

Multicelulares autótrofos que realizan fotosíntesis, incluyendo en este grupo a las algas multicelulares y las plantas terrestres.

Animalia (animales)

Multicelulares heterótrofos que se alimentan por ingestión, incluyendo a todos los animales y al hombre.

Arqueobacterias (o simplemente Arqueobacterias)

Grupo de bacterias que poseen las características estructurales generales de las células procariotas, pero también poseen algunas características moleculares propias de las células eucariotas (Bohinski, 1991).

Por fuera de la clasificación como seres vivos quedan organismos acelulares como los virus y viroides, entre otros, los cuales sin ser considerados vivos son agentes infecciosos que deben ser eliminados con ciertos medicamentos para que no sigan haciendo daño a la salud.

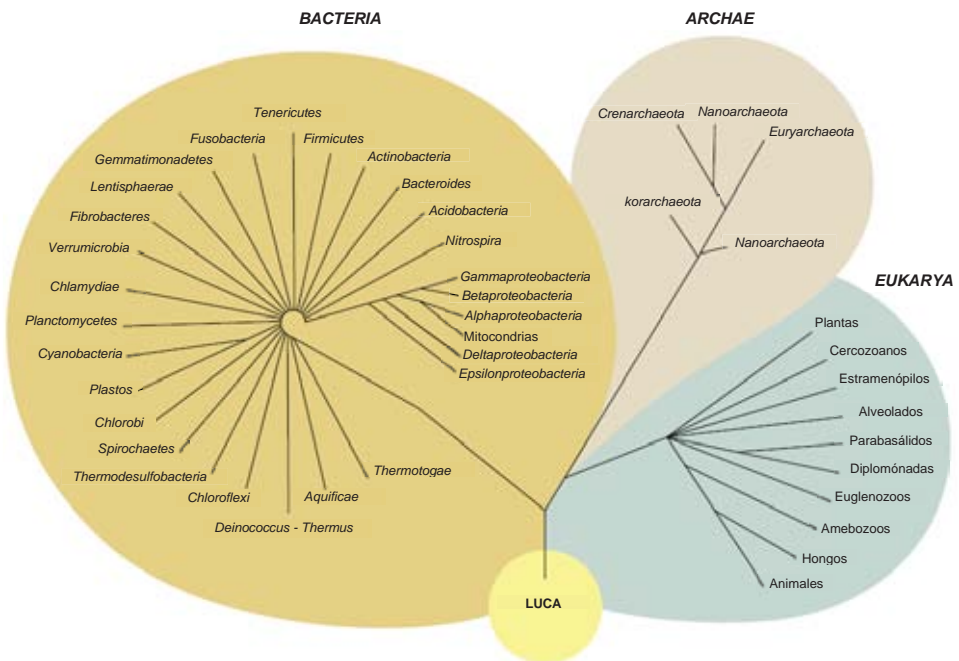
EL ÁRBOL UNIVERSAL DE LA VIDA

El árbol filogenético universal (Figura 6) contempla la idea de los científicos acerca de las posiciones evolutivas relativas a los principales grupos de seres vivos y resalta la clasificación de los seres vivos en tres Dominios: Bacteria, Archae y Eucarya y seis Reinos.

La forma en que se establecieron los tres dominios sigue siendo un asunto controvertido. Hay muchos ejemplos de genes compartidos por bacterias, arqueas y eucariotas, o por dos de los tres dominios. Una hipótesis es que muy pronto en la historia de la vida, antes de que los dominios principales hubieran divergido, la transferencia horizontal de genes era muy frecuente, y muchos de los genes que codificaban las funciones de manejo de la información

no habían aparecido todavía. La aparición de los genes que mejoraban la gestión de la información, como los que codifican las proteínas que participan en la transcripción y la traducción, habría supuesto un gran beneficio y se habrían transferido rápidamente entre las primeras formas de vida. Esta hipótesis también supone que con el tiempo se desarrollaron barreras a la transferencia horizontal de genes sin restricciones. Como resultado, la población previamente promiscua empezó poco a poco a organizarse en las líneas principales de origen evolutivo, Bacteria y Archaea. Hace unos 2.800 millones de años se habría producido otra bifurcación, cuando Archaea y Eukarya se separaron como dominios distintos. Como cada grupo siguió evolucionando, ciertos rasgos se fueron fijando en cada uno de ellos y se originaron las diferencias genéticas y las diferencias fisiológicas y estructurales que observamos hoy en día entre los tres dominios (Madigan *et al.*, 2017).

Figura 6. Árbol filogenético universal determinado por análisis comparativo de secuencias SSU rRNA



Fuente: Madigan *et al.*, 2017.

La raíz de este árbol universal representa un punto en el tiempo en el que toda la vida existente ahora en la Tierra compartía, según los científicos, un antepasado común, el último antepasado común universal, LUCA (Figura 5).

El análisis genómico ha demostrado que el concepto de tres dominios no solo está respaldado por las secuencias SSU rRNA, sino también por el análisis de la mayoría de los genes que codifican enzimas que intervienen en la transcripción, la traducción o la replicación del DNA (Madigan *et al.*, 2017).

Dominio Bacteria

Hasta el momento se han descubierto al menos 84 linajes (llamados filos) pertenecientes al dominio Bacteria; en el árbol universal de la Figura 5 solo se muestran algunos que son fundamentales. Muchos linajes de Bacteria se conocen únicamente a partir de las secuencias génicas SSU rRNA recuperadas de muestras ambientales (filotipos). Solo 32 de los filos comprenden especies descritas a partir de cepas cultivadas, y más del 90 % de las cepas cultivadas pertenecen a uno solo de cuatro filos, Actinobacteria, Firmicutes, Proteobacteria y Bacteroidetes (Madigan *et al.*, 2017).

Dominio Archae

Los miembros del dominio Archae son microorganismos que se parecen un poco a las bacterias en tamaño y forma bajo el microscopio óptico, pero en realidad son genéticamente y bioquímicamente muy diferentes. Parecen ser una forma de vida más simple y, de hecho, pueden ser la forma de vida más antigua de la Tierra. Originalmente, se pensaba que las arqueas habitaban en ambientes extremos, lo que los describió como extremófilos, pero más recientemente se ha demostrado que existen en una variedad de ambientes normales o no extremos. Curiosamente, algunos aspectos de la estructura y el metabolismo de las células arqueas son similares a los de las células bacterianas. Sin embargo, existen diferencias clave en la transcripción y traducción genética que en realidad son más similares a las de los eucariotas que a las bacterias (Pepper *et al.*, 2015).

Algunas de las diferencias estructurales clave entre las arqueas y las bacterias se identifican en la Tabla 2.

Debido a que muchas arqueas son difíciles de cultivar y muchas otras, incluso, no han podido ser cultivadas, es muy poco lo que se conoce acerca de ellas, lo cual significa que la información es limitada sobre la fisiología, la función y el impacto de las arqueas en los ciclos bioquímicos globales. A pesar de esto, su presencia generalizada y sus roles principales en ambientes extremos sugieren que es probable que también sean críticamente importantes para los ecosistemas no extremos (Pepper *et al.*, 2015). Además, lo que se conoce hasta ahora acerca de las arqueas permite agruparlas en tres categorías generales: meta-

Tabla 2. Comparación estructural de arqueas y bacterias

Estructura	Archae	Bacteria
Lípido	Fosfolípidos a base de glicerol, pero la estereoquímica del glicerol es opuesta a la de las bacterias y eucariotas	Fosfolípido a base de glicerol
Membranas	Compuesto de lípidos de glicerol-éter	Compuesto de lípidos de glicerol-éter
Pared celular	Carece de peptidoglucano, contiene proteínas de capa superficial o capa S	Peptidoglucano y capa S
Flagelo	Semejante a pili tipo IV	Semejante a pili tipo III
Cromosoma	Un cromosoma circular	Un cromosoma circular

Fuente: Pepper *et al.*, 2015.

nógenos, extremófilos y arqueas no extremas, basados principalmente en los entornos en los que viven o en sus rutas metabólicas especializadas. La palabra extrema se refiere a nuestro entorno actual. Cuando las arqueas aparecieron por primera vez en la escena, sus hábitats ahora extremos pueden haber sido típicos (Mason *et al.*, 2011).

Acerca de las 3 categorías mencionadas se puede resaltar lo indicado por Mader y Windelspecht (2016):

Metanógenos: obtienen energía mediante el uso de gas hidrógeno para reducir el dióxido de carbono a gas metano. Viven en pantanos e intestinos de mamíferos.

Extremófilos: son capaces de crecer en condiciones de mucho calor, frío y demasiado ácido en comparación a las condiciones a las que sobreviven la mayoría de las formas de vida.

Arqueas no extremas: crecen en una amplia variedad de entornos que se consideran dentro del rango normal para los organismos vivos.

Dominio Eukarya

Los integrantes de este dominio son conocidos como eucariotas. Los eucariotas son más complejos que los procariontes y contienen un núcleo verdadero y orgánulos celulares unidos a la membrana. Grupos importantes de microorganismos eucariotas ambientales incluyen hongos, protozoarios y algas, los microorganismos eucariotas que no sean algas y hongos se denominan colectivamente protistas. Dentro de Eukarya se encuentran, además, plantas, ani-

males y humanos (Mason *et al.*, 2011). Los árboles filogenéticos de Eukarya se construyeron a partir de análisis comparativos de secuencias del gen del rRNA 18S, que es el equivalente eucariota del gen del rRNA 16S en Bacteria y Archaea (Madigan *et al.*, 2017).

Algunos aspectos relacionados con cada uno de los dominios y reinos en los que comúnmente se clasifican los seres vivos se observan en la Tabla 3:

NOMENCLATURA

La existencia de múltiples nombres comunes para cada una de las especies fue, por decirlo de alguna manera, el detonante para que surgiera un sistema unificado de nomenclatura como el sistema binomial, válido a nivel internacional pues utiliza raíces latinas, griegas o de versiones latinizadas derivadas de diferentes aspectos considerados por quienes los descubren o reportan por primera vez.

Hasta mediados de la década de 1700, cada vez que los biólogos querían referirse a un tipo particular de organismo, al que llamaban especie, agregaban una serie de términos descriptivos al nombre del género; Este era un polinomio, o sistema de “muchos nombres”. Un sistema mucho más simple de nombrar organismos surgió del trabajo del biólogo sueco Carl von Linné (1707-1778). En la década de 1750, Linné usó los nombres polinomiales *Apis pubescens*, *torace subgrisio*, *abdominus fusus*, *pedibus posticis glabris utrinque margine ciliatis* para denotar la abeja europea. Pero como una especie de taquigrafía, también incluyó un nombre en dos partes para la abeja; lo designó *Apis mellifera*. Estos nombres de dos partes, o binomios, se han convertido en nuestra forma estándar de designar especies (Mason *et al.*, 2011).

Reglamentación de nombres científicos y comunes

1. Cada tipo en particular de animal, planta o microorganismo se reconoce como una especie.
2. Según el sistema binomial cada especie u organismo se registra con un nombre formado por dos palabras. La primera palabra del nombre es el género al que pertenece el organismo. Esta palabra siempre está en mayúscula. La segunda palabra se refiere a la especie particular y no está en mayúscula. Las dos palabras juntas se llaman el nombre de la especie (o nombre científico) y están escritas en cursiva, por ejemplo, *Homo sapiens*. Una vez que se ha utilizado un género en el cuerpo de un texto, a menudo se abrevia en usos posteriores. Por ejemplo, el dinosaurio *Tyrannosaurus rex* se convierte en *T. rex* (Mason *et al.*, 2011).

Tabla 3. Dominios y reinos

Dominio	Reino	Características	Papel ecológico y comentarios
Bacteria	Bacteria	Procariontes (carecen de núcleos distintivos y otros organelos membranosos), unicelulares, microscópicos, paredes celulares usualmente compuestas de peptidoglicano.	La mayoría son desintegradores, algunos parásitos (y patógenos), algunos autótrofos quimiosintéticos, algunos fotosintéticos, importantes en el reciclaje de nitrógeno y otros elementos, algunos se utilizan en procesos industriales.
Archae	Archae	Procariontes, unicelulares, microscópicos, peptidoglicano ausente en paredes celulares, difiere bioquímicamente de las bacterias.	Los metanógenos son anaerobios que habitan drenajes, pantanos y sistemas digestivos animales; halófilos extremos habitan ambientes salinos, termófilos extremos habitan ambientes calurosos, en ocasiones ácidos.
	Los protistas se clasificaron antes en el reino Protista; ahora se asignan a varios "supergrupos"	Eucariotas, principalmente unicelulares o multicelulares simples.	Los protozoarios son una parte importante del zooplancton. Las algas son productores importantes, especialmente en ecosistemas marinos y de agua dulce, importante fuente de oxígeno. Algunos protistas causan enfermedades, por ejemplo, malaria.
Eukarya	Plantae	Eucariotas, multicelulares, fotosintéticos, poseen órganos reproductores multicelulares, alternación de generaciones, paredes celulares de celulosa.	La biosfera terrestre depende de las plantas en su papel como productores primarios, importante fuente de oxígeno en la atmósfera de la Tierra.
	Fungi	Eucariotas, heterótrofos, absorben nutrientes, no realizan fotosíntesis, cuerpo compuesto de hifas con forma de hilo que forman masas enmarañadas que infiltran alimento o hábitat, paredes celulares de quitina.	Desintegradores, algunos parásitos (y patógenos), algunos forman importantes relaciones simbióticas con raíces de plantas (micorrizas) o algas (líquenes), algunos se utilizan como alimento, la levadura se usa en la elaboración de pan y bebidas alcohólicas; algunos se usan para fabricar químicos industriales o antibióticos, responsables de gran parte de la putrefacción y la pérdida de cultivos.
	Animalia	Eucariotas, heterótrofos multicelulares, muchos presentan diferenciación tisular y sistemas orgánicos complejos, la mayoría pueden moverse mediante contracción muscular, tejido nervioso coordina respuestas a los estímulos.	Consumidores; algunos especializados como herbívoros, carnívoros o comedores de detritos.

Fuente: Solomon et al. (2015).

Algunos nombres científicos están relacionados con alguna característica propias de los organismos en sí y otras veces hacen alusión a quien los descubrió:

Bacillus radicola (Bacilo que habita en la raíz)

Commelina elegans (lo elegante de su porte)

Haematoxylum brasiletto (de hematies, rojo de su corteza)

Pasteurella (por Pasteur su descubridor)

Rabdía armata (muy armado con sus espinas)

Salmonella pullorum (salmonela de los pollos)

3. En ocasiones es necesario subdividir una especie en variedades; como en el caso de que haya diferencias reconocidas dentro de la especie que no ameritan la clasificación de una nueva especie. Por Ejemplo:

Streptococcus latis var. *Maltigenes*

Erytrins rubrinerivia var. *Variegata*.

Además de sus nombres científicos, los animales, plantas y bacterias tienen sus nombres comunes.

Nombre científico	Nombre común	Nombre wayuu
<i>Melocactus communis</i> Britt & Rose.	Pichihüel	<i>Parülua, Pau'lua</i>
<i>Poponax tortuosa</i>	Cacho e cabra	<i>Murrai, Mo'uai</i>
<i>Prosopis juliflora</i>	Trupillo, Cují	<i>Ai'pia, Aipia</i>
<i>Craniolaria annua</i> L.	Yuca escorzonera	<i>Jourai, Juurai</i>
<i>Manihot carthaginensis</i> Jacq.	Yuca guajira	<i>Matupalaua</i>

Las jerarquías taxonómicas tienen limitaciones

Las especies nombradas se organizan en grupos más grandes según características compartidas. Se pueden construir hipótesis evolutivas sólidas cuando los organismos se agrupan en función de caracteres derivados, no de caracteres ancestrales. Los primeros taxonomistas no sabían que la distinción entre caracteres derivados y ancestrales podría marcar la diferencia; Como resultado, muchas jerarquías están siendo reexaminadas. A medida que continúa la revolución filogenética y sistemática, se revelan otras limitaciones de los niveles originales de organización taxonómica, llamada taxonomía linneana (Mason *et al.*, 2011).

Taller sobre el origen de la vida e introducción a la taxonomía y sistemática biológica

¿Qué es la vida?, explique con argumentos válidos.

El creacionismo es una teoría válida acerca del origen del universo y el origen de la vida. Narre los eventos ocurridos durante los 6 días de la creación.

La teoría celular es uno de los temas unificadores de la Biología. ¿Cuáles son los postulados de la teoría celular?

¿Quién es considerado el padre de la taxonomía?

¿Cuál es el campo de la Biología que estudia la clasificación de los seres vivos?

¿Cuál es la unidad fundamental de clasificación biológica?

¿Qué se entiende por nomenclatura binomial y cuáles son sus reglas básicas?

¿A qué se refieren los científicos y conocedores de la Biología con el término tautónimo?, cite ejemplos.

¿Cuál es la relación entre el concepto de aislamiento reproductivo y el concepto de especie?

¿Qué es un acervo genético?

¿Qué se entiende por deriva genética?

¿Cuál es la diferencia entre selección natural y cría selectiva?

¿Qué es la selección sexual?

¿Cuál es el mecanismo descrito por Darwin que elimina especies menos adaptadas a las condiciones ambientales?

¿Cuáles son los nueve filos donde se ubican casi todos los organismos del reino Animal?

Las aves y los reptiles comparten muchas características. Describe con precisión algunas de las diferencias entre aves y reptiles.

De acuerdo con los científicos una de las condiciones para la selección natural es la variación. ¿De dónde proviene esta variación dentro de las poblaciones?

¿A qué se refieren los científicos cuando hablan de microevolución?

¿Qué es la biogeografía?

¿Qué es el árbol de la vida?, Ilústrelo.

Los científicos, especialmente los taxónomos, utilizan con frecuencia los términos como: sinapomorfía, simplesiomorfía y la homoplasia.

¿A qué se refieren con cada uno de ellos?

CAPÍTULO 3

Citología: morfología celular, teoría celular y otros

La célula es un sistema de alta complejidad, pero que hoy se estudia con relativa facilidad gracias a los avances tecnológicos que se han alcanzado. Lo que Dios nos ha permitido conocer acerca de la célula es apenas el comienzo de una fascinante tarea que estamos dispuestos a abordar con la responsabilidad que se merece.

Citología

La Citología (*cito* = célula; *logos* = estudio) es el área de la biología que estudia a la célula. Esta área tuvo su inicio a partir del momento en que el ser humano empezó a construir aparatos con lentes que propician un aumento de la imagen de los objetos. Esos aparatos llamados microscopios, posibilitan el conocimiento y estudio de estructuras invisibles al ojo humano, aunque ya existen células visibles al ojo humano, como el caso del alga marina unicelular del género *Acetabularia*, en donde una sola célula forma el pedúnculo y el sombrero, midiendo aproximadamente 4 cm de alto (Lopes, 2004).

Los primeros microscopios se construyeron en el siglo XVI, pero solo en el siglo XVII se utilizaron con fines biológicos. En ese siglo, el holandés Anton van Leeuwenhoek (1632-1723) construyó un microscopio compuesto por una sola lupa que permitía imágenes ampliadas hasta trescientas veces. Analizó y describió varios microorganismos, como bacterias y protozoos. Debido a que está compuesto por una sola lente de aumento, este microscopio se llama microscopio simple, y para usar la luz para iluminar objetos observados también es llamado microscopio de luz (ML) o microscopio óptico (MO) (Lopes, 2004). Impulsados por estos descubrimientos, los científicos ingleses comisionaron al físico Robert Hooke (1635-1703) para construir un microscopio aún más poderoso que el de Leewenhoek. Hooke desarrolló un modelo de microscopio con dos lentes ajustadas a un tubo de metal, como el inventado por Janssen (Amabis y Martho, 2010). El microscopio utilizado por Hooke presentaba una lente llamada ocular (dirigida hacia el ojo humano) y otra llamada objetivo (dirigida hacia el objeto que va a ser analizado). Por presentar dos lentes, es llamado microscopio compuesto (Amabis y Martho, 2010; Lopes, 2004).

El 8 de abril de 1663, Robert Hooke presentó su microscopio a los científicos de Londres; El material elegido para la observación microscópica fue una planta. En una nueva reunión la semana siguiente, el físico inglés mostró a los científicos rodajas finas de corteza, un material que resultó ser cavidades microscópicas; comparó estas cavidades con las habitaciones (celdas) de un convento, las llamó células (en inglés *cells*). El término “célula” deriva del latín

cellula, diminutivo de cella, que significa compartimento (Amabis y Martho, 2010). 1665! Este es el punto de partida de nuestro viaje a través de la célula. Este año, el científico británico Robert Hooke publicó el libro titulado “Micrografía”. Es el primer registro de un trabajo científico que utiliza la microscopía como herramienta de estudio para la observación y descripción de un material biológico. Desde entonces, una serie de logros tecnológicos han permitido a los científicos acercarse al mundo microscópico, revelando gradualmente el maravilloso mundo celular e incluso subcelular (Marques, 2011).

El estudio detallado de las estructuras celulares solo fue posible con el advenimiento de los microscopios electrónicos (ME), que permiten observar las células con aumentos mucho mayores. Eso es posible porque los microscopios electrónicos utilizan haces de electrones para analizar el objeto a ser estudiado, en sustitución de los haces de luz. Los microscopios electrónicos pueden ser de varios tipos (Lopes, 2004).

Teoría celular

Debido a que las células son tan pequeñas, diámetro de 1 a 10 μm para las células procarióticas y diámetro de 10 a 100 μm para las células eucarióticas, no se descubrieron hasta que inventaron el microscopio en el siglo XVII. Robert Hooke fue el primero en observar células en 1665, nombrando las formas que vio en las células de corcho (en latín, “habitaciones pequeñas”). Esto lo conocemos como células. Otro microscopista, Anton van Leeuwenhoek, observó por primera vez células vivas, a las que llamó “animalculos”, o pequeños animales. Después de estos primeros esfuerzos, pasó un siglo y medio antes de que los biólogos reconocieran por completo la importancia de las células. En 1838, el botánico Matthias Schleiden afirmó que todas las plantas “son agregados de seres completamente individualizados, independientes y separados, es decir, las células mismas”. En 1839, Theodor Schwann informó que todos los tejidos animales también consisten en células individuales. Así nació la teoría celular, la base unificadora de la biología celular, y se propuso para explicar la observación de que, a pesar de las diferencias en cuanto a forma y función, todos los organismos están compuestos por células. Suena simple, pero es una declaración de gran alcance sobre la organización de la vida. Mason *et al.* (2011) indicaron que, en su forma moderna, la teoría celular incluye los siguientes tres principios:

1. Todos los individuos están formados por una o más células, y los procesos vitales del metabolismo y la herencia ocurren dentro de estas células.

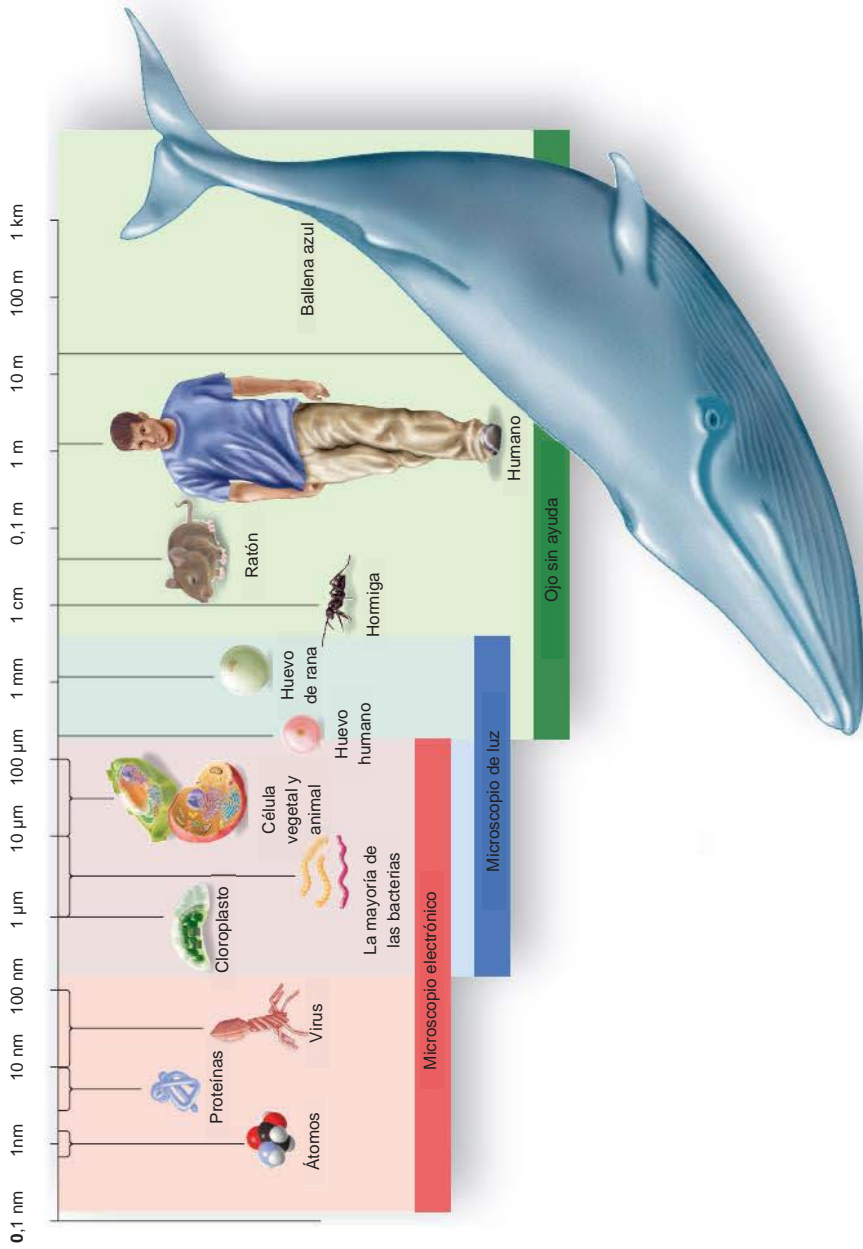
2. Las células son los seres vivos más pequeños, las unidades básicas de organización de todos los especímenes.
3. Las células surgen solo por división de una célula previamente existente. Aunque alguna vez se pensó que la vida probablemente evolucionó espontáneamente en el ambiente de la Tierra primitiva, los biólogos han concluido que actualmente no se originan células adicionales de forma espontánea. Los científicos en su gran mayoría piensan que más bien, la vida en la Tierra representa una línea continua de descenso desde esas primeras células.

Forma y tamaño celular

Una célula intercambia sustancias con su entorno a un ritmo que mantiene el ritmo de su metabolismo. Estos intercambios ocurren a través de la membrana plasmática, que puede manejar solo algunos intercambios a la vez. La tasa de intercambio a través de una membrana plasmática depende de su área de superficie: cuanto más grande es, más sustancias pueden atravesarla durante un intervalo dado. Por lo tanto, el tamaño de la célula está limitado por una relación física llamada relación superficie-volumen. Los límites de superficie a volumen también afectan la forma de los organismos coloniales y los cuerpos multicelulares. Por ejemplo, las células pequeñas se unen de extremo a extremo para formar algas similares a hebras, de modo que cada una puede interactuar directamente con el medio ambiente. Algunas células musculares en los muslos se extienden a lo largo de la parte superior de la pierna, pero cada una es delgada, por lo que intercambia sustancias de manera eficiente con fluidos en el tejido circundante (Starr *et al.*, 2016).

Aunque varían en tamaño, las células son generalmente bastante pequeñas. El huevo de una rana, de aproximadamente 1 milímetro (mm) de diámetro, es lo suficientemente grande para ser visto por los humanos sin la ayuda de ningún equipo adicional. Pero la mayoría de las células son mucho más pequeñas que 1 mm; algunos son tan pequeños como 1 micrómetro (μm), una milésima de milímetro. Las inclusiones celulares y las macromoléculas son más pequeñas que un micrómetro y se miden en términos de nanómetros (nm). Debido a su tamaño, las estructuras biológicas muy pequeñas solo se pueden ver con microscopios, que amplían una imagen visual. La Figura 7 muestra el rango visual del ojo, microscopio óptico y microscopio electrónico; recalcando, qué el microscopio electrónico nos permite ver muchos más detalles que el microscopio óptico (Mader y Windelspecht, 2016). En dicha figura se nos da

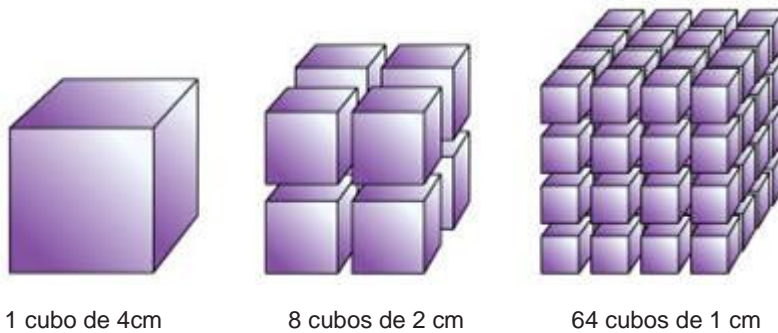
Figura 7. Tamaños relativos de algunos organismos vivos y sus componentes



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

además una idea de los tamaños relativos de organismos, células y sus componentes en unidades métricas, con cada unidad superior 10 veces mayor que la unidad inferior. Surge entonces una pregunta, ¿por qué las células son tan pequeñas? Las células necesitan poder intercambiar rápidamente materiales con el entorno externo. Por lo tanto, una célula necesita un área de superficie lo suficientemente grande como para permitir un movimiento eficiente de nutrientes dentro de la célula y materiales de desecho fuera de la célula. Usemos un cubo simple como ejemplo (Figura 8). Cortar un cubo más grande en cubos más pequeños cambia la relación superficie-área-volumen. Cuanto mayor sea la relación entre el área de superficie y el volumen interno, más rápido será el intercambio de materiales con el medio. Por lo tanto, las células pequeñas, no las células grandes, tienen más probabilidades de tener un área de superficie adecuada para el intercambio de desechos y nutrientes (Mader y Windelspecht, 2018).

Figura 8. Relación superficie – volumen



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Muchas células también poseen adaptaciones que aumentan la relación superficie-área-volumen. Por ejemplo, las células en su intestino delgado tienen pequeñas proyecciones en forma de dedos (microvellosidades), que aumentan el área de superficie disponible para absorber nutrientes. ¡Sin esta adaptación, su intestino delgado tendría que tener cientos de metros de largo! (Mader y Windelspecht, 2018).

Organización estructural de la célula

Todas las células comparten ciertas características básicas: están unidas por una barrera selectiva llamada membrana plasmática. Dentro de todas las células hay un semifluido, una sustancia similar a la gelatina llamada citosol, en la cual los componentes subcelulares están suspendidos. Todas las células contienen cromosomas, que transportan genes en forma de DNA. Y todas las células contienen ribosomas, pequeños complejos que sintetizan proteínas de acuerdo con las instrucciones de los genes (Reece *et al.*, 2015). Pero también exhiben ciertas diferencias que las ubican en grupos diferentes.

Un importante avance en la taxonomía microbiana surgió de los estudios de su arquitectura celular, cuando se descubrió que las células exhibían uno de los dos posibles “planos de planta” (Willey *et al.*, 2017) y otras que no se acomodan, por así decirlo, a ninguno de los anteriores:

CÉLULAS PROCARIOTAS

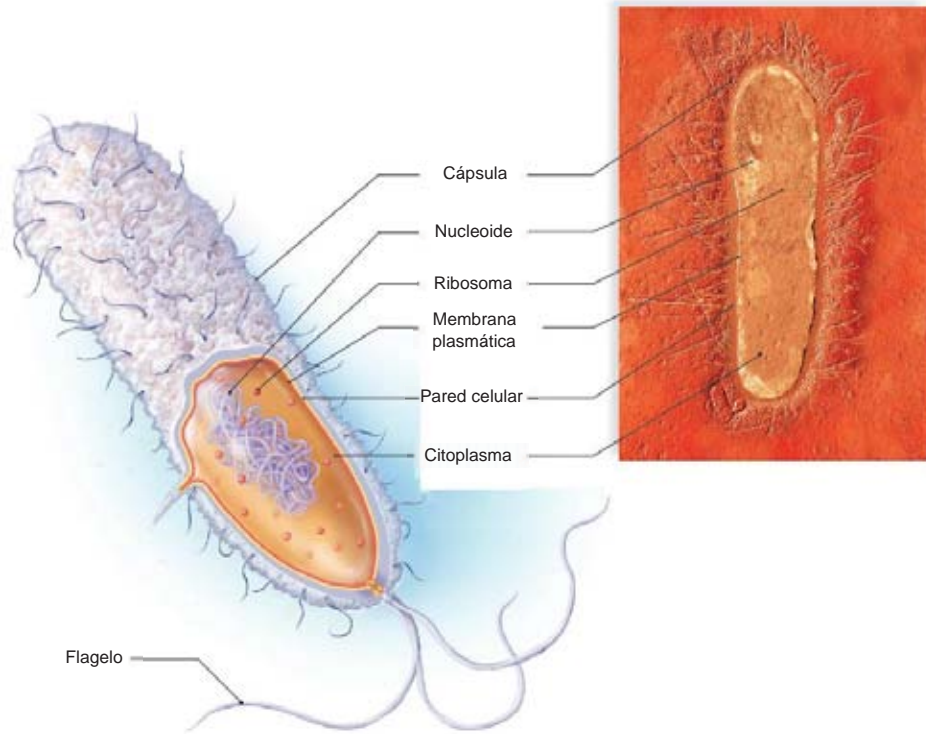
Las células procariotas (griego *pro*, antes, y *Karyon*, nuez o grano; organismos con un núcleo primordial) tienen un plano de planta abierto. Es decir, sus contenidos no están divididos en compartimentos (“habitaciones”) por membranas. La característica más obvia de estas células es que carecen del núcleo delimitado por la membrana (Willey *et al.*, 2017) (Figura 9). En este grupo estructuralmente más simple se incluyen las bacterias, que son muy versátiles metabólicamente y están involucradas en procesos de recuperación de ambientes contaminados como la biorremediación. Además, son utilizadas en procesos de tratamiento de aguas residuales, tanto en tecnología aerobias como anaerobias.

Las células procariotas son generalmente de un tamaño mucho más pequeño y de estructura más simple que las células eucariotas. Su pequeño tamaño y estructura simple les permite reproducirse de manera muy rápida y efectiva; existen en gran número en el aire, en cuerpos de agua, en el suelo e incluso en ti. Además, Los procariotas son un grupo de organismos extremadamente exitoso (Mader y Windelspecht, 2018).

CÉLULAS EUCARIOTAS

Las células eucariotas (griego *eu*, verdadero y *Karyon*, nuez o grano) no sólo tienen un núcleo sino también muchos otros orgánulos unidos a la membrana que separan algunos materiales y procesos celulares de otros (Willey *et al.*, 2017). Por lo tanto, es un grupo estructuralmente más complejo que incluye protistas, hongos, plantas y animales.

Figura 9. Estructuras características de la mayoría de las células procariotas.



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

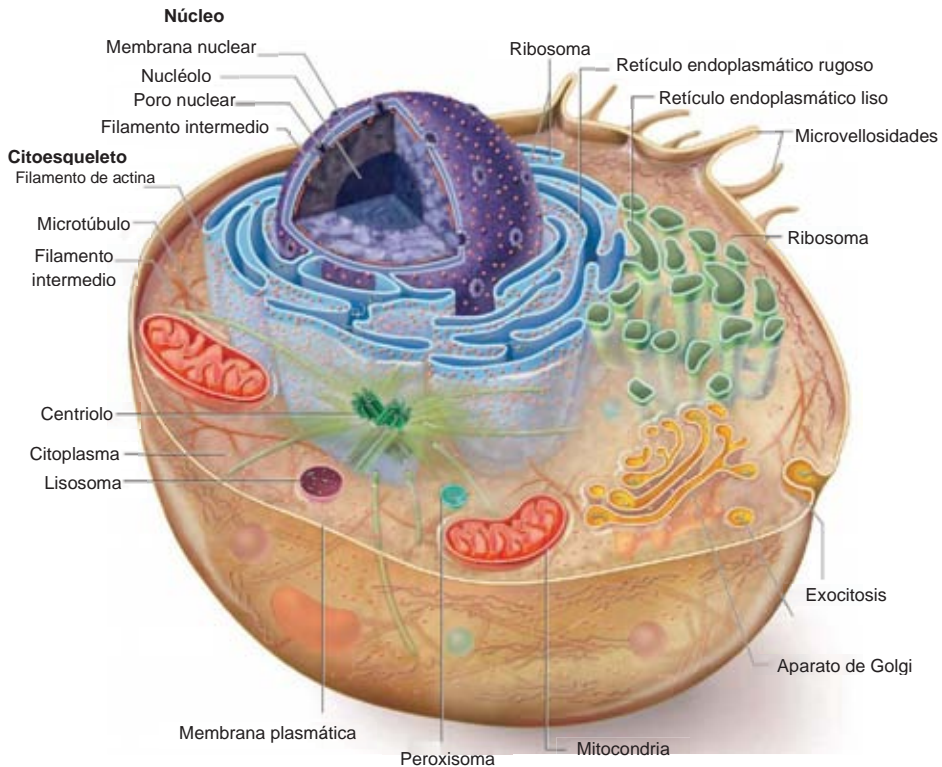
Los compartimentos de una célula eucariota, típicamente llamados orgánulos, llevan a cabo funciones especializadas que juntas permiten que la célula sea más eficiente y exitosa. Casi todos los orgánulos están rodeados por una membrana con proteínas incrustadas, muchas de las cuales son enzimas (moléculas que aceleran las reacciones químicas). Estas enzimas producen productos específicos para ese orgánulo, pero su acción beneficia a todo el sistema celular (Mader y Windelspecht, 2018).

En general, la célula puede verse como un sistema de orgánulos interconectados que trabajan juntos para metabolizar, regular y conducir procesos vitales. Por ejemplo, el núcleo es un compartimento que alberga el material genético dentro de los cromosomas eucariotas y contiene información hereditaria. El núcleo se comunica con los ribosomas en el citoplasma, y los orgánulos del

sistema endomembranoso, especialmente el retículo endoplásmico y el aparato de Golgi, se comunican entre sí Mader y Windelspecht, 2016.

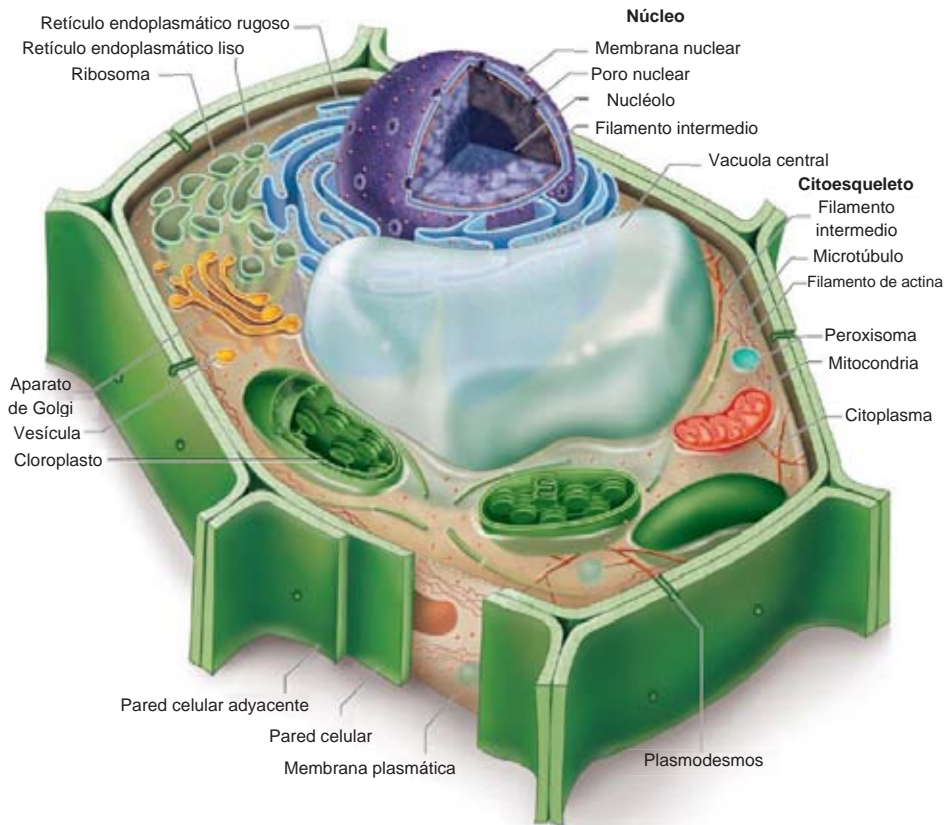
En las Figuras 10 y 11 se muestran, respectivamente, las vistas correspondientes al interior de las células animales y células vegetales típicas con sus organelos constituyentes.

Figura 10. Estructura de una célula animal



Fuente: Mason *et al.* (2011).

Figura 11. Estructura de una célula vegetal



Fuente: Mason *et al.* (2011).

En las Tablas 4 y 5 se resumen algunas diferencias importantes entre Procariotas y Eucariotas.

Tabla 4. Algunas diferencias importantes entre procariotas y eucariotas

Características	Procariotas (Por Ej: bacterias y cianobacterias)	Eucariotas (Por Ej: animales, plantas y hongos)
Tamaño de la célula	Las células son extremadamente pequeñas, típicamente 5 -10 μm .	Las células son grandes, típicamente 50-150 μm .
Material genético	Núcleo ausente; cadena circular de hélice de DNA en el citoplasma, no asociado con proteínas denominadas histonas, y llamada "nucleoide"	El núcleo tiene una membrana nuclear distintiva (con poros) y cromosomas de hélice de DNA lineal asociado a histonas.
Pared celular	Pared celular presente (no celulósica).	Pared celular presente en plantas y hongos.
Orgánulos	Pocos orgánulos; organelos membranosos ausentes o muy simples.	Muchos orgánulos delimitados por doble membrana (p. ej: mitocondrias, núcleo) o membrana única (por ej: aparato de Golgi, lisosoma, vacuola, retículo endoplásmico rugoso).
Síntesis de proteínas	Proteínas sintetizadas en pequeños ribosomas (70S), con proporción de proteínas/RNA de 35/65.	Proteínas sintetizadas en ribosomas grandes (80S), con proporción de proteínas/RNA de 55/45.
Orgánulos de motilidad	Algunas células tienen flagelos simples, 20 nm de diámetro.	Algunas células tienen cilios o flagelos con estructuras internas, 200 nm de diámetro.
Formación de tejidos	Ausente	Presente en muchos grupos.
División celular	Fisión binaria, gemación, otros medios; no hay mitosis.	Varias formas, asociadas a la mitosis.
Sistema sexual	Transferencia unidireccional de genes de donador a receptor	Fusión nuclear completa de genomas gaméticas iguales; asociada a la meiosis
Nutrición	Principalmente absorción, algunos son fotosintetizadores	Absorción, ingestión y fotosíntesis.

Fuente: Modificado de Mader y Windelspecht (2018) y Avers et al. (1991).

Tabla 5. Particularidades de los seis reinos y los tres dominios

Rein	Monera y Archae	Protista	Plantae	Fungi	Animalia
Tipo celular	Procariótico	Eucariótico	Eucariótico	Eucariótico	Eucariótico
Membrana celular	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente
Pared celular	No celulósica (polisacárido más aminoácidos)	Presente en algunas formas, varios tipos	Celulosa y otros polisacáridos	Quitina y otros polisacáridos no celulósicos	Ausente
Medios de recombinación genética, si están presentes	Conjugación, transducción, transformación	Fertilización y meiosis	Fertilización y meiosis	Fertilización y meiosis	Fertilización y meiosis
Envoltura nuclear	Ausente	Presente	Presente	Presente	Presente
Transcripción y Traducción	Ocurre en el mismo compartimento	Ocurren en diferentes compartimentos	Ocurren en diferentes compartimentos	Ocurren en diferentes compartimentos	Ocurren en diferentes compartimentos
Proteínas histonas asociadas con DNA	Ausente	Presente	Presente	Presente	Presente
Citoesqueleto	Ausente	Presente	Presente	Presente	Presente
Ribosomas	Presentes (pequeños)	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Retículo endoplásmico	Ausente	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Mitocondrias	Ausentes	Presentes (o ausentes)	Presentes	Presentes	Presentes
Cloroplastos	Ninguno (membranas fotosintéticas en algunos tipos)	Presente (algunas formas)	Presentes	Ausentes	Ausentes
Modo de nutrición	Autotrófico (quimiosintético), fotoautotrófico o heterotrófico	Fotosintéticos o heterotróficos, o combinación de ambos	Fotosintéticos, clorofilas a y b	Absorción	Ingestión
Complejos de Golgi	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Peroxisomas	Ausentes	Frecuentemente presentes	Habitualmente presentes	Presentes en alguna forma	Habitualmente presentes
Vacuolas	Ausentes	Presentes	Habitualmente una única vacuola grande en la célula madura	Presentes	Pequeño o ausente
Motilidad	Flagelos bacterianos, deslizantes o no móviles	9 + 2 cilios y flagelos; ameboides, fibrillas contráctiles	Ninguno en la mayoría de las formas; 9 + 2 cilios y flagelos en gametos de algunas formas	Tanto móviles como no móviles	9 + 2 cilios y flagelos, fibrillas contráctiles
Centriolos	Ausentes	Habitualmente presentes	Ausentes (en antófitos)	Ausentes	Presentes
Multicelularidad	Ausente	Ausente en la mayoría de las formas	Presente en todas las formas	Presente en la mayoría de las formas	Presente en todas las formas
Sistema nervioso	Ninguna	Mecanismos primitivos para realizar estímulos en algunas formas	Algunos tienen mecanismos primitivos para transmitir estímulos	Ninguna	Presente (excepto esponjas), a menudo complejo

Fuente: Mason et al., 2011 y Curtiset al., 2008.

ARQUEBACTERIAS

¿Una tercera forma de vida? Las células vegetales y animales son eucarióticas; las bacterias, procarióticas. Esta clasificación bipartita de las formas de vida se mantuvo durante mucho tiempo como uno de los principios de la biología. Sin embargo, investigaciones realizadas durante la década de 1970 revelan la existencia de varias clases de bacterias que poseen las características estructurales generales de procariotas, pero también algunas características moleculares incompatibles con el reino procariótico. Se tienen muchas pruebas contra la posibilidad de que estas bacterias sean meras formas primitivas de otras bacterias procarióticas. Lo que los biólogos proponen es que estas raras bacterias llamadas arquebacterias (pues se sabe que son organismos bacterianos muy antiguos), quizá representan un nuevo reino primario cuya posición es muy diferente en la supuesta historia evolutiva y el orden natural de la vida. Por tal motivo, la clasificación actualizada de los seres vivos es tripartita: las arquebacterias, las demás bacterias (llamadas bacterias verdaderas o eubacterias) y las eucariotas (Bohinski, 1991).

Las arqueas tienen muchas características en común con los eucariotas, otras en común con las bacterias y aún otros elementos que son únicamente arqueales. En general, los genes arqueales que codifican proteínas involucradas en la replicación, transcripción y traducción del DNA, a menudo llamados genes de información, comparten homología con las de los eucariotas, mientras que los genes implicados en el metabolismo son similares a los genes bacterianos. Algunas características arqueales únicas incluyen su estructura de tRNA y la producción de metano. Al igual que las bacterias, las arqueas son bastante diversas, tanto en morfología como en fisiología. Pueden ser esféricas, en forma de varilla, en espiral, lobulados, cuboidales, triangulares, en forma de placa, de forma irregular o pleomórficos. Algunas son células individuales, mientras que otras forman filamentos o agregados. Su diámetro varía de 0,3 a más de 15 μm , y algunos filamentos pueden crecer hasta 200 μm de longitud. Aunque tiñen Gram positivo o Gram negativo, tienen paredes celulares únicas, diferentes de las de las bacterias. La multiplicación suele ser por fisión binaria, pero puede ser por gemación, fragmentación u otros mecanismos. Las arqueas son igual de diversas fisiológicamente. Pueden ser aeróbicos, facultativamente anaeróbicos o estrictamente anaeróbicos. Desde el punto de vista nutricional, van desde quimiolitroautótrofos a organotróficos. Incluyen psicrofilos, mesófilos e hipertermófilos que pueden crecer por encima de 100 °C. De hecho, muchas, pero de ninguna manera todas, las arqueas habitan nichos que tienen pH muy altos o bajos, sales concentradas o son completamente anóxicos. Por ejemplo,

en algunos entornos hipersalinos, sus poblaciones se vuelven tan densas que la salmuera es roja con pigmentos arqueales. Por el contrario, las arqueas también representan alrededor del 20 % de la biomasa procariota del plancton marino y son miembros importantes de algunas comunidades del suelo, ambientes que no pueden considerarse extremos. Además, algunos son simbioses en el tracto digestivo de los animales, pero hasta la fecha, no se han confirmado arqueas patógenas. Por lo tanto, la noción de que las arqueas son exclusivamente extremófilas ya no es válida, ya que se sabe que las arqueas habitan suelos y aguas templadas y tropicales, así como el cuerpo humano (Willey *et al.*, 2017).

BIOPELÍCULAS: UNA ASOCIACIÓN MUY PARTICULAR Y DE MUCHA UTILIDAD

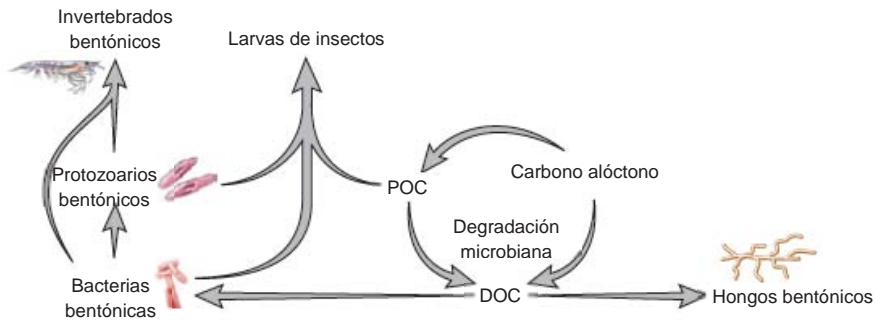
Las biopelículas consisten en microorganismos inmovilizados en una superficie de sustrato y típicamente incrustados en una matriz de polímero orgánico de origen microbiano. Se desarrollan en prácticamente todas las superficies sumergidas en entornos acuáticos naturales, incluidos biológicos (plantas y animales acuáticos) y abióticos (hormigón, metal, plástico, piedras) o en las interfaces agua-aire. Las biopelículas se forman particularmente rápidamente en sistemas acuáticos que fluyen donde se proporciona un suministro regular de nutrientes a los microorganismos. El extenso crecimiento microbiano, acompañado por la excreción de grandes cantidades de polímeros orgánicos extracelulares, conduce a la formación de capas viscosas (biopelículas) visibles en superficies sólidas. Cuando se forman en los cascos de barcos y barcos, causan corrosión, lo que limita la vida útil de los barcos y provoca pérdidas económicas (Willey *et al.*, 2017).

Las células bacterianas a menudo viven tan juntas que una comunidad entera comparte una capa de polisacáridos y proteínas secretadas. Un arreglo de vida comunal en el cual los organismos unicelulares ocupan una masa compartida de limo se llama biopelícula. Una biopelícula a menudo se une a una superficie sólida y puede incluir bacterias, algas, hongos, protistas y/o arqueas. La participación en una biopelícula permite que las células permanezcan en un lugar favorable en lugar de ser arrastradas por las corrientes de fluidos y cosechar los beneficios de vivir en comunidad. Por ejemplo, las secreciones rígidas o en forma de red de algunas especies sirven como andamios permanentes para otras; las especies que descomponen las sustancias químicas tóxicas permiten que las más sensibles prosperen en hábitats que no podrían soportar por sí mismas; y los productos de desecho de algunos sirven como materia prima para otros (Starr *et al.*, 2016), lo cual es posible porque las diferentes células

en una biopelícula pueden llevar a cabo diversas actividades especializadas, a diferencia de las células de una planta o un animal. Considere también que, metabólicamente, los procariontes son organismos muy sofisticados (Iwasa y Marshall, 2016).

La mayoría de los ríos y arroyos tienen comunidades bentónicas saludables de microorganismos unidos que forman biopelículas consumidas por invertebrados y otros organismos de pastoreo. En ríos y arroyos poco profundos, algunas biopelículas están dominadas por diatomeas y otros protistas fotosintéticos, que contribuyen a la producción primaria total del sistema. Las biopelículas que consisten principalmente en microorganismos heterotróficos son fuentes importantes de degradación y mineralización. El papel de los microorganismos bentónicos en ríos y arroyos puede caracterizarse generalmente por el circuito, no un ciclo, microbiano que se muestra en la Figura 12 (Willey *et al.*, 2017). En dicha figura, POC y DOC son siglas del inglés para representar al carbono orgánico particulado y al carbono orgánico disuelto, respectivamente.

Figura 12. Un circuito microbiano bentónico en sistemas lóticos



Fuente: Willey *et al.*, 2017

Algunos sistemas de tratamiento de aguas residuales mediante biopelículas fijadas son: el sistema de filtro biológico, el contactor biológico giratorio o bio-discos, los reactores de lecho fluidizado.

Componentes celulares

MEMBRANAS BIOLÓGICAS

Las membranas biológicas son organizaciones supramacromoleculares flexibles y fluidas que definen los límites externos de las células y controlan el tráfico molecular a través de estos límites. En las células eucariotas, dividen el espacio interno en compartimentos para separar procesos y componentes (organelos citoplasmáticos). Organizan secuencias de reacciones complejas y son fundamentales tanto para la conservación de la energía biológica como para la comunicación de célula a célula. Las actividades biológicas de las membranas se deben a sus notables propiedades físicas. Las membranas son flexibles, autosellables y selectivamente permeables a los solutos polares (Nelson y Cox, 2018).

Componentes moleculares de las membranas

Un enfoque para comprender la función de la membrana es estudiar su composición, para determinar, por ejemplo, qué componentes son comunes a todas las membranas y cuáles son exclusivos de las membranas con funciones específicas. Por lo tanto, antes de describir la estructura y la función de la membrana, es importante analizar sus componentes moleculares: proteínas y lípidos polares, que son responsables de casi toda la masa de membranas biológicas y carbohidratos, presentes como parte de las glucoproteínas y glucolípidos (Nelson y Cox, 2018).

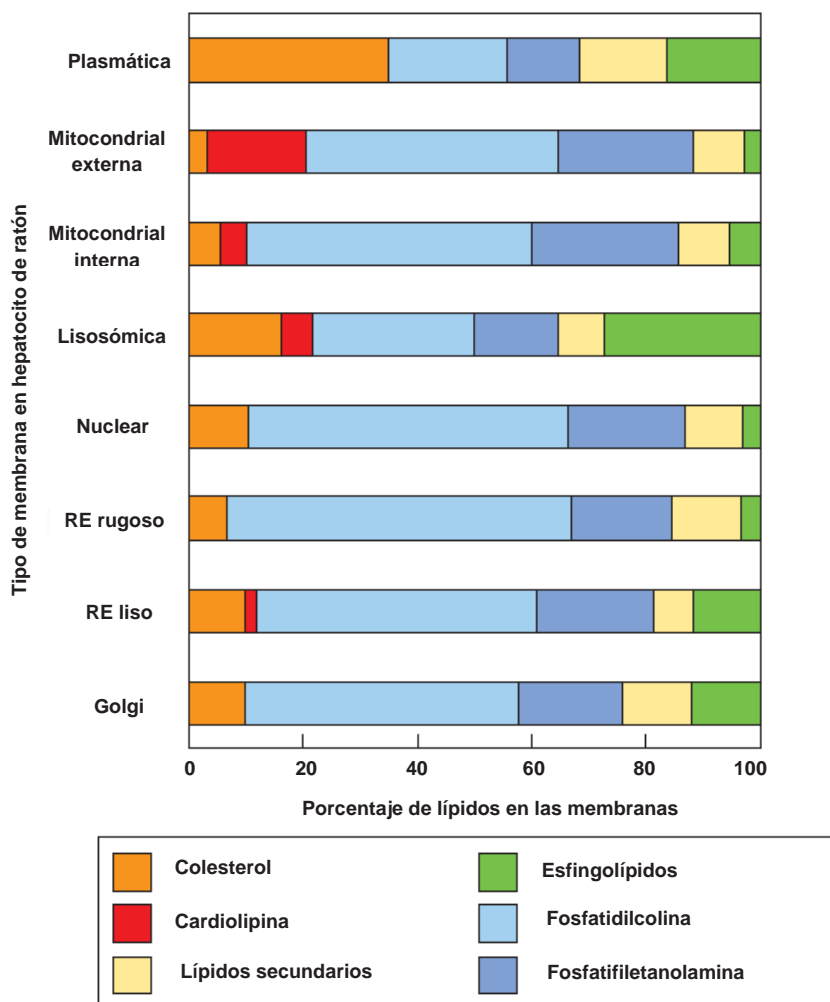
Lípidos de membrana

La característica central en la arquitectura de las membranas biológicas es una doble capa de lípidos que actúan como una barrera para el paso de moléculas e iones polares. Los lípidos de la membrana son anfipáticos: un extremo de la molécula es hidrófobo y el otro es hidrófilo. Sus interacciones hidrofóbicas entre sí y sus interacciones hidrofílicas con el agua dirigen su empaque en capas, llamadas bicapas de membrana. Los fosfolípidos y los esteroides son los principales elementos estructurales de las membranas biológicas (Nelson y Cox, 2018).

Las células tienen mecanismos para controlar los tipos y cantidades de lípidos de membrana que sintetizan, así como para dirigir lípidos específicos a orgánulos particulares. Todos los reinos, todas las especies, todos los tejidos o tipos celulares, y los orgánulos de cada tipo celular tienen un conjunto característico de lípidos de membrana. Las membranas plasmáticas, por ejemplo, están en-

riquecidas con colesterol y no contienen cardiolípidos detectables (Figura 13); Las membranas mitocondriales contienen muy poco colesterol y esfingolípidos, pero contienen fosfatidilglicerol y cardiolípidos, que se sintetizan en las mitocondrias. Excepto en algunos casos, aún no se conoce el significado funcional de estas combinaciones (Nelson y Cox, 2018).

Figura 13. Composición lipídica de membrana plasmática y membrana de organelos de hepatocito de ratón.

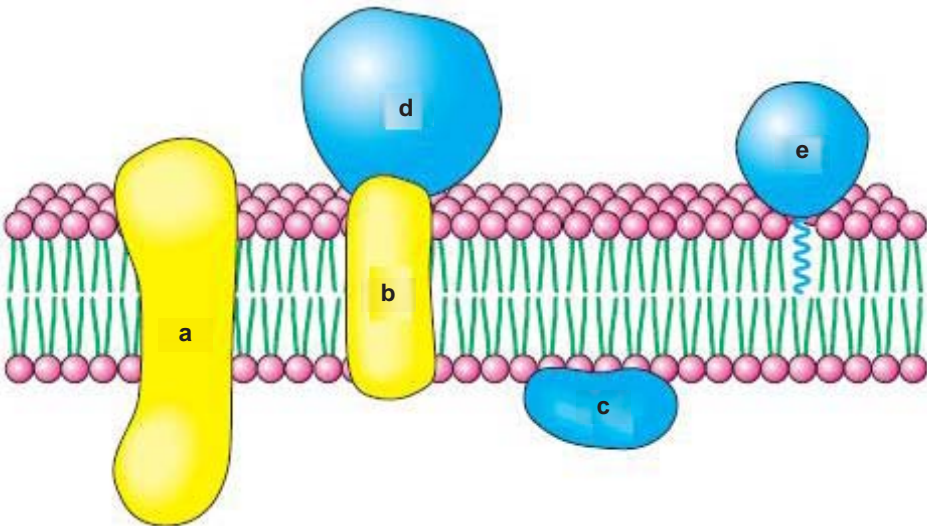


Fuente: Nelson y Cox, 2018.

Proteínas de membrana

Las proteínas de membrana se pueden clasificar como periféricas (extrínsecas) o integrales (intrínsecas) sobre la base de esta diferencia en la disociabilidad (Figura 14). Las proteínas integrales de membrana interactúan ampliamente con las cadenas hidrocarbonadas de los lípidos de membrana, y solo pueden ser liberadas por agentes que compiten por estas interacciones no polares. De hecho, la mayoría de las proteínas integrales de membrana abarcan la bicapa lipídica. En contraste, las proteínas periféricas de la membrana están unidas a ellas principalmente por interacciones electrostáticas y de enlaces de hidrógeno con los grupos principales de lípidos. Estas interacciones polares pueden interrumpirse agregando sales o cambiando el pH. Muchas proteínas periféricas de membrana están unidas a las superficies de proteínas integrales, ya sea el lado citoplasmático o extracelular de la membrana. Otros están anclados a la bicapa lipídica por una cadena hidrófoba unida covalentemente, como un ácido graso (Berg *et al.*, 2015).

Figura. 14. Clasificación de las proteínas de membrana: intrínsecas o integrales (a, b) y extrínsecas o periféricas (c, d), según su ubicación en el interior o en la superficie de aquellas



Fuente: Berg *et al.*, 2015.

Las proteínas de membrana catalizan reacciones químicas, median el flujo de nutrientes y desechos a través de la membrana y participan en la transmisión de información sobre el entorno extracelular a varios componentes intracelulares.

lares. Dichas proteínas llevan a cabo sus funciones en asociación con la bicapa lipídica. Por lo tanto, deben interactuar hasta cierto punto con el núcleo hidrofóbico y/o la superficie polar de la bicapa (Voet *et al.*, 2016).

Las proteínas de membrana cumplen una diversidad de funciones. Por lo tanto, se pueden encontrar proteínas de canales, de transporte, de reconocimiento, receptoras, enzimáticas y de unión.

Glúcidos de membrana

En prácticamente todas las células eucariotas, las cadenas específicas de oligosacáridos unidas a los componentes de la membrana plasmática forman una capa de carbohidratos (el glicocalix) de unos pocos nanómetros de espesor, que sirve como una rica superficie de información que la célula expone al exterior. En la mayoría de estos casos, el carbohidrato que transporta información se une covalentemente a una proteína o lípido, formando un glicoconjugado, una molécula biológicamente activa. Son glicoconjugados los proteoglicanos, las glicoproteínas, los glicoesfingolípidos y los Esfingolípidos, siendo los proteoglicanos los componentes principales de todas las matrices extracelulares (Nelson y Cox, 2018).

Las cadenas de carbohidratos (azúcar) en el exterior de una célula pueden ser muy diversas. Las cadenas pueden variar en la cantidad y secuencia de azúcares, y en si la cadena está ramificada. Cada célula dentro de un individuo tiene su propia “huella digital” debido a estas cadenas. Por esta razón, los glucolípidos y las glucoproteínas juegan un papel importante en la identificación celular. Como probablemente sepa, el receptor a menudo rechaza los tejidos trasplantados. El rechazo ocurre porque el sistema inmune es capaz de detectar que las células del tejido extraño no tienen las cadenas de carbohidratos detectados para ser reconocidas como propias. En humanos, las cadenas de carbohidratos también son la base de los grupos sanguíneos A, B y O. En las células animales, las cadenas de carbohidratos unidas a las proteínas le dan a la célula una “capa de azúcar”, más propiamente llamada glucocalix, el cual protege la célula y tiene otras funciones, incluida la unión de célula a célula, la recepción de moléculas de señalización y el reconocimiento de célula a célula (Mader y Windelspecht, 2016).

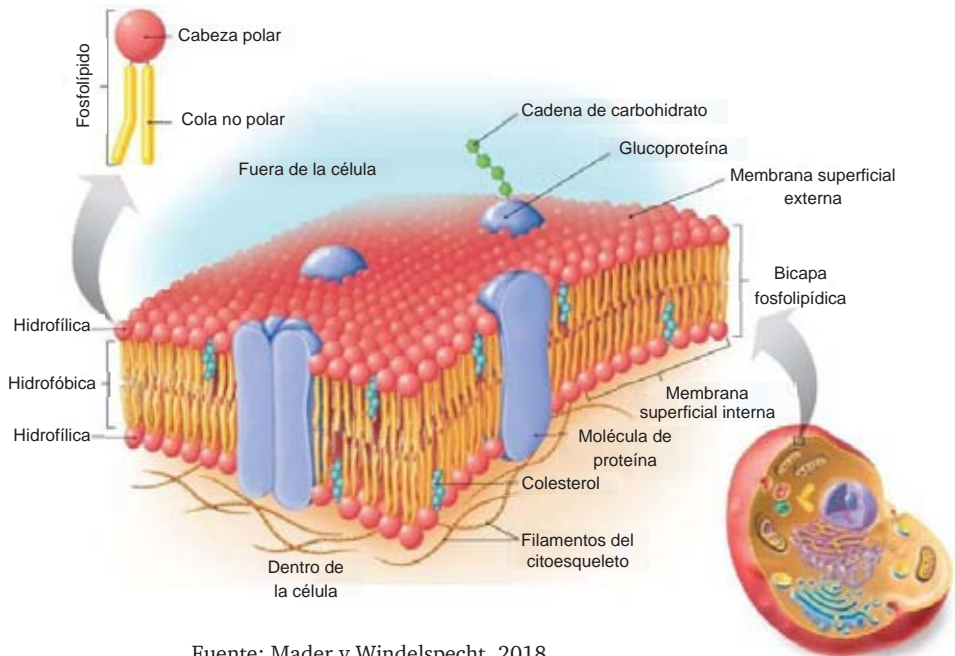
Modelo del mosaico fluido

Las membranas tienen un espesor de 5 a 8 nm (50 a 80 Å) cuando se incluyen proteínas sobresalientes en ambos lados y tienen una apariencia trilaminar cuando se ven en sección transversal bajo un microscopio electrónico. La evi-

dencia conjunta mediante microscopía electrónica y estudios de composición química, así como estudios físicos de la permeabilidad y el movimiento de proteínas individuales y moléculas de lípidos en las membranas, condujeron al desarrollo del modelo de mosaico de fluidos para la estructura de las membranas biológicas (Nelson y Cox., 2018). El modelo se denomina así porque las moléculas de proteína incrustadas en la membrana tienen un patrón (el mosaico) dentro de la bicapa de fosfolípidos fluidos (Figura 15) (Mader y Windelspecht, 2018). Las unidades individuales de lípidos y proteínas en la membrana forman un mosaico fluido con un patrón que, a diferencia de un mosaico de baldosas cerámicas de mortero, es libre de cambiar constantemente. El mosaico de la membrana es fluido porque la mayoría de las interacciones entre sus componentes no son covalentes, dejando a las proteínas y las moléculas de lípidos libres para moverse lateralmente en el plano de la membrana (Nelson y Cox., 2018).

La presencia de moléculas de colesterol evita que la membrana plasmática se vuelva demasiado fluida a temperaturas más altas y demasiado sólida a temperaturas más bajas. A temperaturas más altas, el colesterol endurece la membrana y la hace menos fluida de lo que sería de otra manera. A temperaturas más bajas, el colesterol ayuda a evitar que la membrana se congele al no permitir el contacto entre ciertas colas de fosfolípidos (Mader y Windelspecht, 2016).

Figura 15. Modelo de una membrana plasmática



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

El patrón actual de proteínas varía según el tipo de célula, pero también puede variar dentro de la membrana de una célula individual con el tiempo. Por ejemplo, la membrana plasmática de un glóbulo rojo contiene más de 50 tipos diferentes de proteínas, y pueden variar en su ubicación en la superficie, formando un patrón de mosaico. Se unen cadenas cortas de azúcares a la superficie externa de algunas de estas proteínas, formando glicoproteínas. La cadena de azúcar ayuda a una proteína a realizar su función particular. Por ejemplo, algunas glicoproteínas están involucradas en el establecimiento de la identidad de la célula. A menudo juegan un papel importante en la respuesta inmune contra los agentes causantes de enfermedades que ingresan al cuerpo (Mader y Windelspecht, 2018).

Uniones intercelulares e intercomunicación

Las células en un animal o planta se organizan en tejidos, órganos y sistemas de órganos. Las células vecinas a menudo se adhieren, interactúan y se comunican a través de sitios de contacto físico directo (Reece *et al.*, 2015). El tipo de unión entre dos células depende de si las células necesitan o no ser capaces de intercambiar materiales y de si necesitan o no estar unidas muy estrechamente (Mader y Windelspecht, 2018).

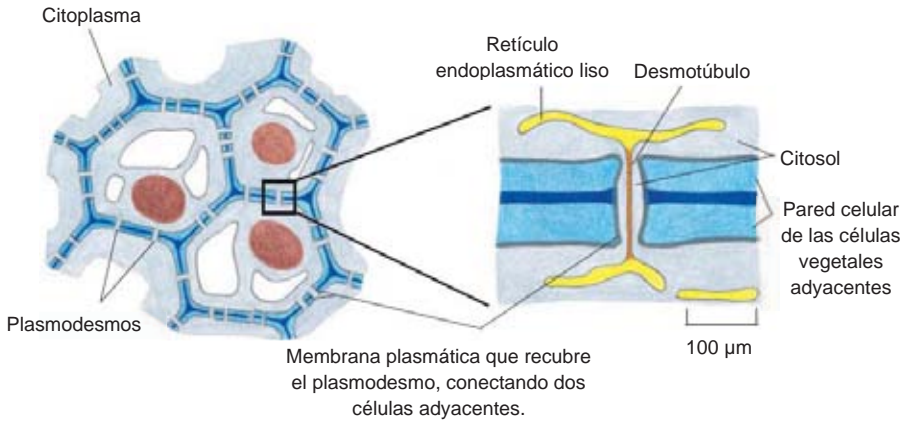
Plasmodesmos en células vegetales

El citoplasma de las células vegetales adyacentes está conectado por pequeños canales de comunicación llamados plasmodesmos, que se extienden a través de la pared celular (Figura 16). A diferencia de los canales de unión rajada, los plasmodesmos son canales citoplasmáticos recubiertos con membrana plasmática y, por lo tanto, en las plantas, en principio, el citoplasma es continuo de célula a célula. Los iones, las moléculas pequeñas e incluso las macromoléculas, como algunas proteínas y microRNAs, pueden pasar a través de plasmodesmos y controlar el tráfico del regulador transcripcional de una célula a otra es importante para el desarrollo de la planta (Alberts *et al.*, 2011).

Uniones adherentes, desmosomas y uniones comunicantes en células animales

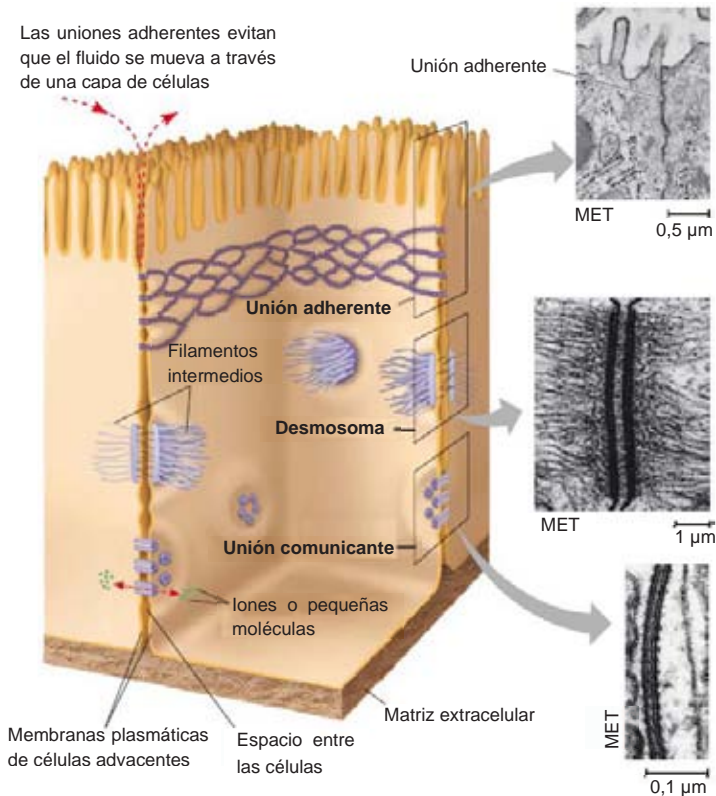
En los animales, hay tres tipos principales de uniones intercelulares: uniones adherentes, desmosomas y uniones comunicantes. (Las uniones comunicantes son casi como plasmodesmos de plantas, aunque los poros de las uniones comunicantes no están recubiertos de membrana). Los tres tipos de uniones celulares son especialmente comunes en el tejido epitelial, que recubre las superficies externa e interna del cuerpo. La Figura 17 utiliza células epiteliales del revestimiento intestinal para ilustrar estas uniones (Reece *et al.*, 2015).

Figura 16. Las células vegetales están conectadas a través de plasmodesmos



Fuente: Alberts *et al.*, 2011.

Figura 17. Uniones celulares en tejidos animales



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

Las uniones adherentes unen mecánicamente las células adyacentes. Un ejemplo de este tipo de unión desmosoma. En los desmosomas, las placas citoplasmáticas internas se unen firmemente al filamento intermedio del citoesqueleto dentro de cada célula y se unen entre las células mediante proteínas integrales de membrana llamadas cadherinas. El resultado es una hoja de células resistente pero flexible. En algunos órganos, como el corazón, el estómago y la vejiga, donde los tejidos se estiran, los desmosomas mantienen unidas las células. En un hemidesmosoma, los filamentos intermedios del citoesqueleto están unidos a la matriz extracelular a través de proteínas de integrina. Las uniones adherentes son el tipo más común de unión intercelular entre las células de la piel (Mader y Windelspecht, 2016).

Las uniones comunicantes proporcionan canales citoplasmáticos desde una célula a la célula adyacente. En este particular, son muy similares en función a los plasmodesmos en las plantas (Reece *et al.*, 2015). Las uniones comunicantes se componen de estructuras llamadas conexones, complejos de seis proteínas transmembrana idénticas. Las proteínas en un conexón se disponen en un círculo para crear un canal a través de la membrana plasmática que sobresale varios nanómetros de la superficie celular. Una unión comunicante se forma cuando los conexones de dos células se alinean perfectamente, creando un canal abierto que abarca las membranas plasmáticas de ambas células (Mason *et al.*, 2011). Las uniones comunicantes proporcionan pasajes lo suficientemente grandes a través del cual pueden pasar iones, azúcares, aminoácidos y otras moléculas pequeñas pasen de una célula a la siguiente (Reece *et al.*, 2015; Mason *et al.*, 2011). Sin embargo, los pasajes son lo suficientemente pequeños como para evitar el paso de moléculas más grandes, como las proteínas.

Los canales comunicantes son estructuras dinámicas que pueden abrirse o cerrarse en respuesta a una variedad de factores, incluidos iones Ca^{2+} e H^+ . Esta puerta cumple al menos una función importante. Cuando una célula está dañada, su membrana plasmática a menudo se vuelve permeable. Los iones en altas concentraciones fuera de la célula, como el Ca^{2+} , fluyen hacia la célula dañada y cierran sus canales de unión. Esto aísla a la célula y evita que el daño se propague a otras células (Mason *et al.*, 2011). Se requieren uniones comunicantes para la comunicación entre las células en varios tipos de tejidos, incluidos los músculos cardíacos y los embriones de animales (Reece *et al.*, 2015).

Un desmosoma, es una unión especializada célula-célula, generalmente formada entre dos células epiteliales, caracterizadas por placas proteicas densas, en el que se insertan filamentos intermedios de células adyacentes (Alberts *et al.*, 2011).

En un desmosoma, un grupo diferente de moléculas de cadherina conectan los filamentos de queratina, los filamentos intermedios que se encuentran específicamente en las células epiteliales. Los haces de filamentos de actina en forma de cuerda cruzan el citoplasma y se sueldan a los haces de filamentos de queratina de las células adyacentes a través de desmosomas. Esta disposición otorga una gran fuerza elástica a la capa epitelial y es particularmente abundante en el epitelio resistente y expuesto, como el de la epidermis (Alberts *et al.*, 2017).

LA PARED CELULAR

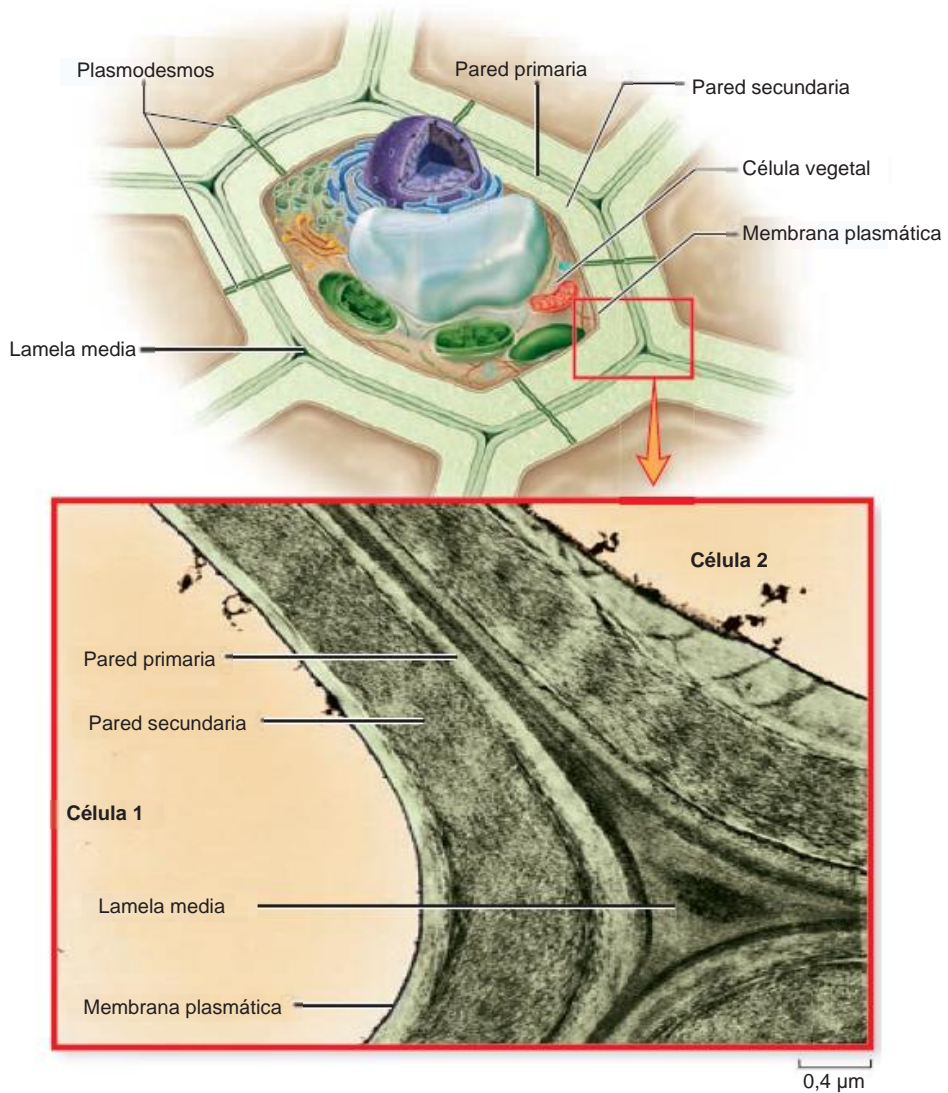
Capa externa protectora para la membrana celular, que proporciona soporte a la célula. en células vegetales, algunos protistas, hongos y la mayoría de las bacterias. Los polisacáridos como la celulosa (en plantas y algunos protistas), la quitina (en hongos) y los peptidoglicanos (en bacterias) son componentes estructurales importantes de las paredes celulares (Reece *et al.*, 2015)

Las paredes celulares se encuentran en muchas células eucariotas, incluidas las células vegetales, hongos, muchas bacterias y la mayoría de los protistas, pero no las células animales. La composición de la pared celular difiere entre plantas, hongos y los diferentes grupos que la poseen, pero en esta sección nos centraremos en la pared celular de la planta. Una pared celular primaria contiene fibrillas de celulosa y sustancias no celulósicas, y estas permiten que la pared se estire, por su flexibilidad, cuando la célula está creciendo. Las sustancias adhesivas abundan fuera de la pared celular en la lámina media, una capa que mantiene unidas dos células vegetales. Para mayor resistencia, algunas células vegetales tienen una pared celular secundaria que se forma dentro de la pared celular primaria (Figura 18). La pared secundaria tiene una mayor cantidad de fibrillas de celulosa, que se colocan en ángulo recto entre sí. La lignina, una sustancia que agrega fuerza, es un ingrediente común de las paredes celulares secundarias (Mader y Windelspecht, 2018).

NÚCLEO

Debido a su gran tamaño, el núcleo es una de las estructuras más notables en la célula eucariota. El núcleo contiene cromatina dentro de una matriz semifluida llamada nucleoplasma. La cromatina es una red de DNA, proteínas y una pequeña cantidad de RNA. Justo antes de la división celular, la cromatina se condensa y se enrolla en estructuras en forma de barra llamadas cromosomas. Es decir, el núcleo es un orgánulo rodeado por una membrana, dentro de una célula eucariota, que contiene cromosomas y controla la estructura y función de la célula (Mader y Windelspecht, 2018). La mayoría de las células contienen un solo núcleo, pero otras células pueden exhibir múltiples núcleos.

Figura 18. Paredes celulares en plantas



Fuente: Mason *et al.*, 2011.

Las células del músculo esquelético tienen múltiples núcleos, mientras que los glóbulos rojos maduros de los mamíferos no tienen núcleo o son no nucleados (Eroschenko, 2017).

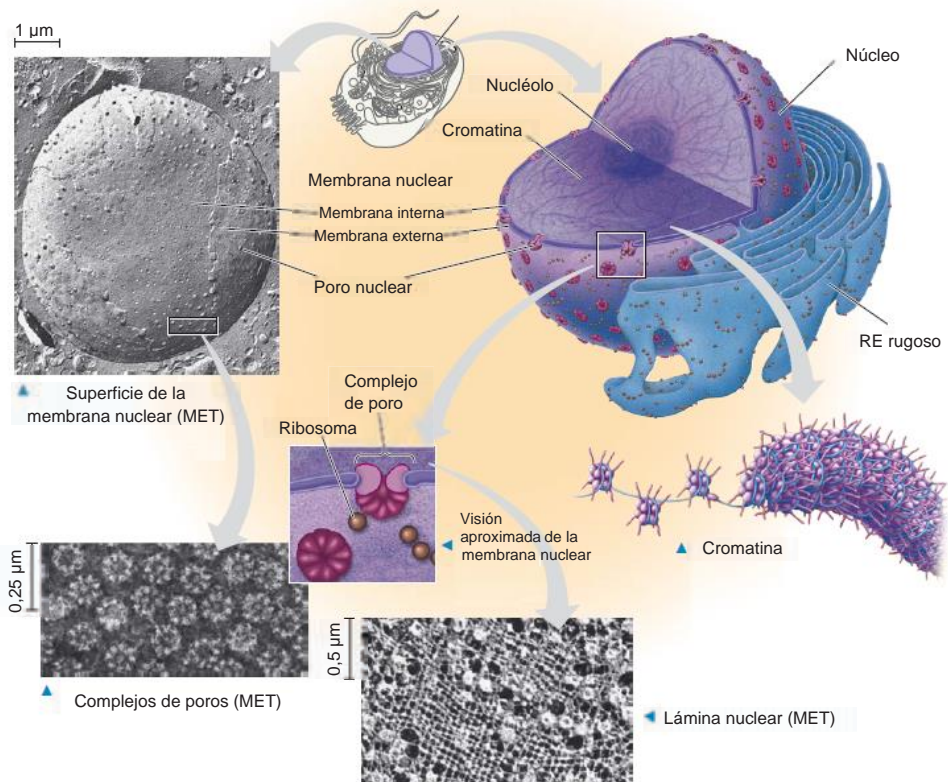
El núcleo tiene generalmente forma redondeada, pero también los hay ovoides, elípticos, ramificados e irregulares, dependiendo del tipo de célula (Amabis y Martho, 2010).

Partes del núcleo

El núcleo celular tiene cuatro componentes fundamentales: carioteca (o envoltura nuclear), cromatina, nucléolo y nucleoplasma (matriz nuclear o cariolina) (Amabis y Martho, 2010) (Figura 19).

La **envoltura nuclear**, es una membrana doble que rodea al núcleo y lo separa del citoplasma (Pollard *et al.*, 2016). Tanto la capa interna como la externa de la envoltura nuclear tienen una estructura similar a la bicapa lipídica de la membrana celular. La membrana nuclear externa está salpicada de ribosomas y es continua con el retículo endoplasmático rugoso del citoplasma. La membrana nuclear interna carece de ribosomas y está en contacto con la cromatina nuclear (Eroschenko, 2017). En toda la envoltura nuclear se encuentran poros nucleares que permiten que el núcleo se comunique con el citoplasma. Los

Figura 19. El núcleo y su organización.



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

poros nucleares son de tamaño suficiente (100 nm) para permitir el paso de subunidades ribosómicas y moléculas de RNA del núcleo hacia el citoplasma, así como el paso de proteínas desde el citoplasma hacia el núcleo (Mader y Windelspecht, 2018).

El nucleoplasma, o cariolinfa, es la solución acuosa que rodea la cromatina y los nucléolos. Contiene varios tipos de iones, moléculas de ATP, nucleótidos y varios tipos de enzimas (Amabis y Martho, 2010):

1. **Cromatina**, formado por DNA asociado con proteínas básicas llamadas histonas y una pequeña cantidad de RNA, que codifica todas las estructuras y funciones celulares.
2. **Uno o más nucléolos**, que ensambla ribosomas de más de 50 proteínas diferentes y 3 moléculas de RNA (Pollard *et al.*, 2016). El nucléolo no está rodeado por una membrana (Eroschenko, 2017).

Cromosomas

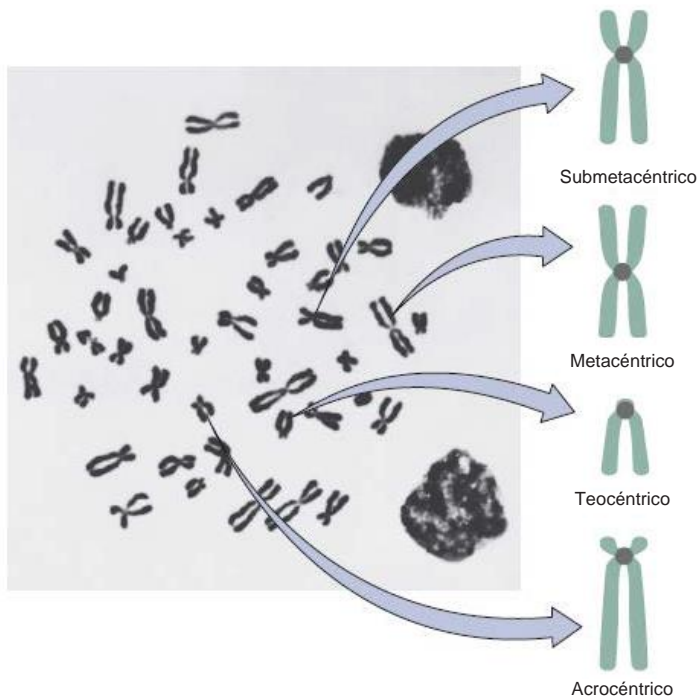
Los cromosomas son estructuras, que consisten en DNA asociado con proteínas, que transmite información genética de la generación anterior de células y organismos a la siguiente generación (Mader y Windelspecht, 2018); el RNA también puede estar asociado con los cromosomas. Las células procariotas generalmente contienen solo un cromosoma, aunque a veces también poseen muchas moléculas de DNA más pequeñas llamadas plásmidos. La mayoría de las células eucariotas contienen varios cromosomas diferentes, por ejemplo, los espermatozoides humanos tienen 23 (Snustad y Simmons, 2015).

Los cromosomas de las células eucariotas son más grandes y complejos que los que se encuentran en los procariotas, pero cada cromosoma no replicado consta de una sola molécula de DNA. Aunque lineales, las moléculas de DNA en los cromosomas eucariotas están altamente plegadas y condensadas; si se estiraran, algunos cromosomas humanos tendrían varios centímetros de largo, miles de veces más que el lapso de un núcleo típico. Para empaquetar una longitud tan tremenda de DNA en este pequeño volumen, cada molécula de DNA se enrolla alrededor de las proteínas de histona y se compacta, formando un cromosoma en forma de barra. La mayoría de las veces, los cromosomas son delgados y difíciles de observar, pero antes de la división celular, se condensan aún más en estructuras gruesas y fácilmente observables; Es en esta etapa que generalmente se estudian los cromosomas (Pierce, 2013).

Cada cromosoma funcional tiene un centrómero al que se unen las fibras del huso y dos telómeros que lo estabilizan. Los cromosomas se clasifican en cuatro

tipos básicos (Figura 20): 1) *Metacéntrico*: el centrómero se encuentra aproximadamente en el medio del cromosoma; por lo tanto, el cromosoma tiene dos brazos del mismo tamaño; 2) *Submetacéntrico*: el centrómero se desplaza hacia un extremo, creando un brazo largo y uno corto. (En los cromosomas humanos, el brazo largo se indica con la letra q, y el brazo corto con la letra p): 3) *Acrocéntrico*: el centrómero está cerca de un extremo y produce un brazo largo y un botón o satélite en el otro extremo. y 4) *Telocéntrico*: el centrómero está en o muy cerca del final del cromosoma (Pierce, 2016).

Figura 20. Tipos principales de cromosomas eucariotas dependiendo de la posición del centrómero



Fuente: Pierce, 2016.

Los cromosomas en las células diploides existen en pares, llamados cromosomas homólogos. Los miembros de cada par son idénticos en tamaño y ubicación del centrómero, una estructura a la que se unen las fibras del huso durante la división celular. Además, tienen importantes similitudes genéticas pues contienen sitios genéticos idénticos, esto es el lugar donde se ubica un gen para una determinada característica, a lo largo de sus longitudes; cada sitio se llama locus (pl. loci) (Klug *et al.*, 2012). Para el caso de muchas células eucariotas poseen dos copias de cada cromosoma. Esta condición, denominada

estado diploide, es característica de las células en el cuerpo de un eucariota, es decir, las células somáticas. Por el contrario, las células sexuales o los gametos generalmente poseen solo una copia de cada cromosoma, una condición denominada **estado haploide**. Los gametos se producen a partir de células diploides ubicadas en la línea germinal, que es el tejido reproductivo de un organismo. En algunas criaturas, como las plantas, la línea germinal produce esperma y óvulos. En otros organismos, como los humanos, produce un tipo de gameto u otro. Cuando un gameto macho y una hembra se unen durante la fertilización, el estado diploide se restablece y el cigoto resultante se convierte en un nuevo individuo. Durante el desarrollo animal, se reserva un pequeño número de células para formar la línea germinal. Todos los gametos que se producirán se derivan de estas pocas células. Las células restantes forman los tejidos somáticos del animal. En las plantas, el desarrollo es menos determinado. Los tejidos tomados de parte de una planta, por ejemplo, un tallo o una hoja, se pueden usar para producir una planta completa, incluidos los órganos reproductivos. Por lo tanto, en las plantas, la distinción entre los tejidos somáticos y los gérminales no es tan clara como en los animales (Snustad y Simmons, 2015).

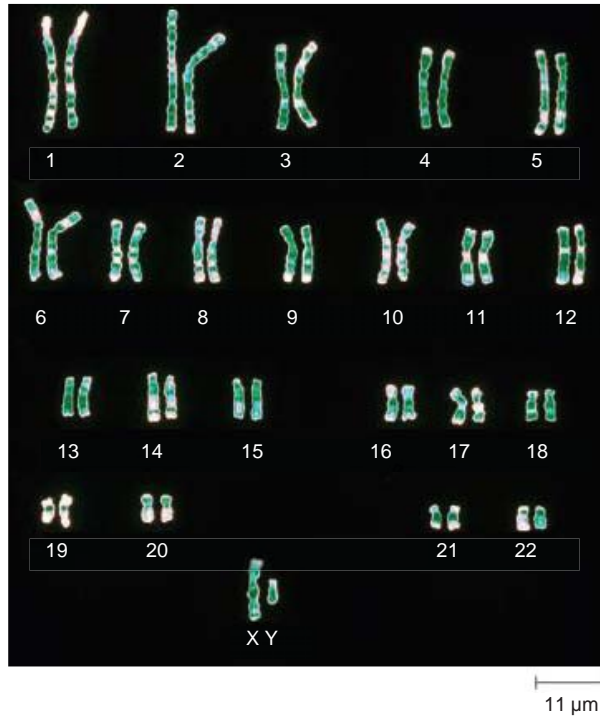
Los gametos humanos tienen 23 cromosomas (número de cromosoma haploide $n = 23$), mientras que la mayoría de las células somáticas tienen 46 cromosomas (número de cromosoma diploide $2n = 46$). De los 46 cromosomas, hay 44 autosomas y 2 cromosomas sexuales (Figura 21).

El conjunto completo de cromosomas que tiene una célula o un organismo es llamado cariotipo, y generalmente se presenta como una imagen de cromosomas metafásicos alineados en orden descendente de tamaño. Los cariotipos se preparan a partir de células que se dividen activamente, como los glóbulos blancos, las células de la médula ósea o las células vegetales meristemáticas. Después del tratamiento con un químico (como la colchicina) que les impide ingresar a la anafase, las células se conservan químicamente, se extienden en un portaobjetos de microscopio, se tiñen y se fotografían. La fotografía se amplía y los cromosomas individuales se aíslan y organizan en un cariotipo (Pierce, 2016).

EL CITOPLASMA

Es una mezcla gelatinosa de agua y solutos (azúcares, iones y proteínas) encerrados por la membrana plasmática de una célula y sostenidos por una red de microfilamentos denominada citoesqueleto. Una parte importante del metabolismo de una célula ocurre en el citoplasma, y los otros componentes internos de la célula, incluidos los orgánulos, están suspendidos en él (Figura 22). Los

Figura 21. Cariotipo Humano

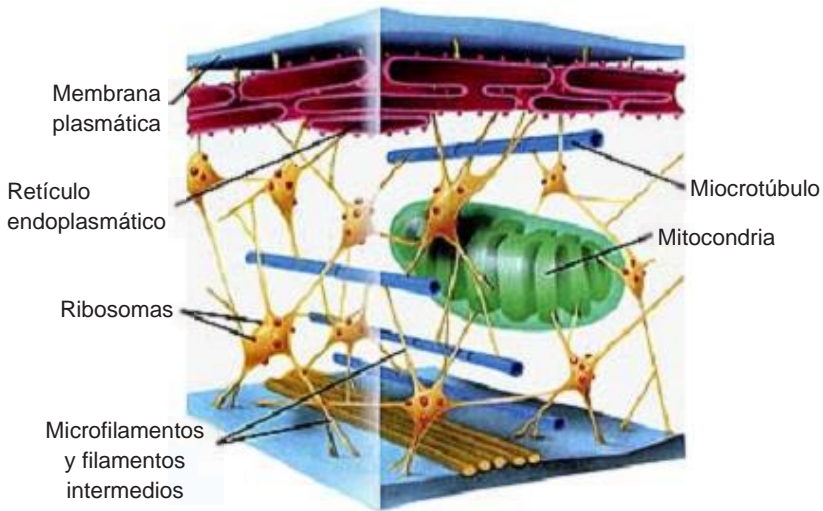


Fuente: Brooker, 2018.

orgánulos son estructuras que llevan a cabo funciones especiales dentro de una célula y el estar cerrados por membrana permiten que una célula comparta sustancias y actividades (Mader y Windelspecht, 2016).

El citoesqueleto es una red de filamentos y túbulos de proteínas interconectados que se extiende desde el núcleo hasta la membrana plasmática en las células eucariotas. Al igual que los huesos y los músculos dan una estructura animal y producen movimiento, los elementos del citoesqueleto mantienen la forma celular y, junto con las proteínas motoras, permiten que la célula y sus orgánulos se muevan. Pero a diferencia del esqueleto de un animal, el citoesqueleto es muy dinámico: sus elementos se pueden ensamblar y desmontar rápidamente según corresponda. El citoesqueleto incluye microtúbulos, filamentos intermedios y filamentos de actina (Mader y Windelspecht, 2016). Los elementos del citoesqueleto refuerzan, organizan y mueven las estructuras celulares y, a menudo, toda la célula. Algunos son permanentes; otros se forman solo en ciertos momentos (Starr *et al.*, 2016).

Figura 22. Esquema que representa la red de trabéculas que conforman el citosol. En él se encuentran ubicados los diferentes organelos celulares



Fuente: Ondarza (1996).

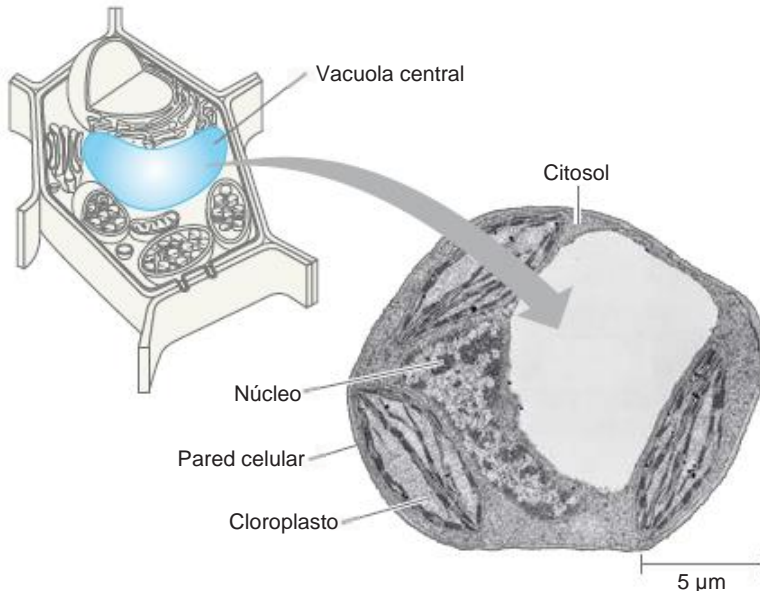
Organelos membranosos intracelulares: Organelos citoplasmáticos

Los organelos membranosos que se localizan en el citoplasma de las células eucarióticas son: retículo endoplásmico, complejo de Golgi, lisosomas, peroxisomas, mitocondrias y cloroplastos entre otros. Los cloroplastos hacen parte de los llamados plástidos y son organelos típicos de las células vegetales.

Vacuolas y vesículas

Las vacuolas, como las vesículas, son sacos membranosos, pero las vacuolas son más grandes que las vesículas y son más especializadas (Mader y Windelspecht, 2018). Específicamente, una vacuola es un espacio lleno de líquido dentro del citoplasma, rodeado por una sola membrana, conocida en las células vegetales como tonoplasto (Figura 23). Las células vegetales frecuentemente tienen una vacuola grande y permanente presente. Por el contrario, las células animales pueden tener pequeñas vacuolas, pero en su mayoría son temporales (Clegg, 2007).

Figura 23. La vacuola de la célula vegetal



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

Las vacuolas son grandes vesículas derivadas del retículo endoplasmático y del complejo de Golgi. Por lo tanto, las vacuolas son una parte integral del sistema de endomembranas de la célula. Como todas las membranas celulares, la membrana vacuola es selectiva para el transporte de solutos; Como resultado, la solución dentro de la vacuola difiere de la del citosol en su composición. Las vacuolas realizan diversas funciones en diferentes tipos de células (Reece *et al.*, 2015). Por ejemplo, las vacuolas contráctiles de los protistas acuáticos están involucradas en la eliminación del exceso de agua de la célula, manteniendo así una concentración adecuada de iones y moléculas dentro de ellos. Algunos protistas tienen grandes vacuolas digestivas para descomponer los nutrientes. Las vacuolas vegetales generalmente almacenan sustancias, como nutrientes o iones. Estas vacuolas contienen no solo agua, azúcares y sales, sino también otros compuestos. Las vacuolas también pueden ayudar a proteger la planta de los herbívoros almacenando compuestos que son venenosos o desagradables para los animales (Mader y Windelspecht, 2018). En plantas y hongos, ciertas vacuolas realizan hidrólisis enzimática, una función compartida por los lisosomas en las células animales (de hecho, algunos biólogos consideran que estas

vacuolas hidrolíticas son un tipo de lisosoma). En las plantas, las pequeñas vacuolas pueden contener reservas de compuestos orgánicos importantes, como las proteínas almacenadas en las células de almacenamiento de semillas. Algunas vacuolas de plantas contienen pigmentos, como los pigmentos de pétalos rojos y azules, que ayudan a atraer insectos polinizadores a las flores, y no se puede dejar de mencionar a las vacuolas alimenticias formadas por fagocitosis (Reece *et al.*, 2015).

El retículo endoplasmático

El retículo endoplasmático o endoplasmático (RE) consiste en un sistema interconectado de canales y sacos membranosos (vesículas aplanadas) que se extiende sobre la mayor parte de la célula. Es físicamente continuo con la membrana externa de la envoltura nuclear (Mader y Windelspecht, 2018) (Figura 24). Endoplasmático significa “dentro del citoplasma”, y el retículo en latín significa “una pequeña red”. Al igual que la membrana plasmática, el RE está compuesto por una bicapa de fosfolípidos incrustada con proteínas. Teje en hojas a través del interior de la célula, creando una serie de canales entre sus pliegues (Figura 24). De los muchos compartimentos en las células eucariotas, los dos más grandes son la región interna del RE, llamado espacio cisternal o lumen, y la región exterior a él, el citosol, que es el componente fluido del citoplasma que contiene disueltas moléculas orgánicas como proteínas e iones (Mason *et al.*, 2011).

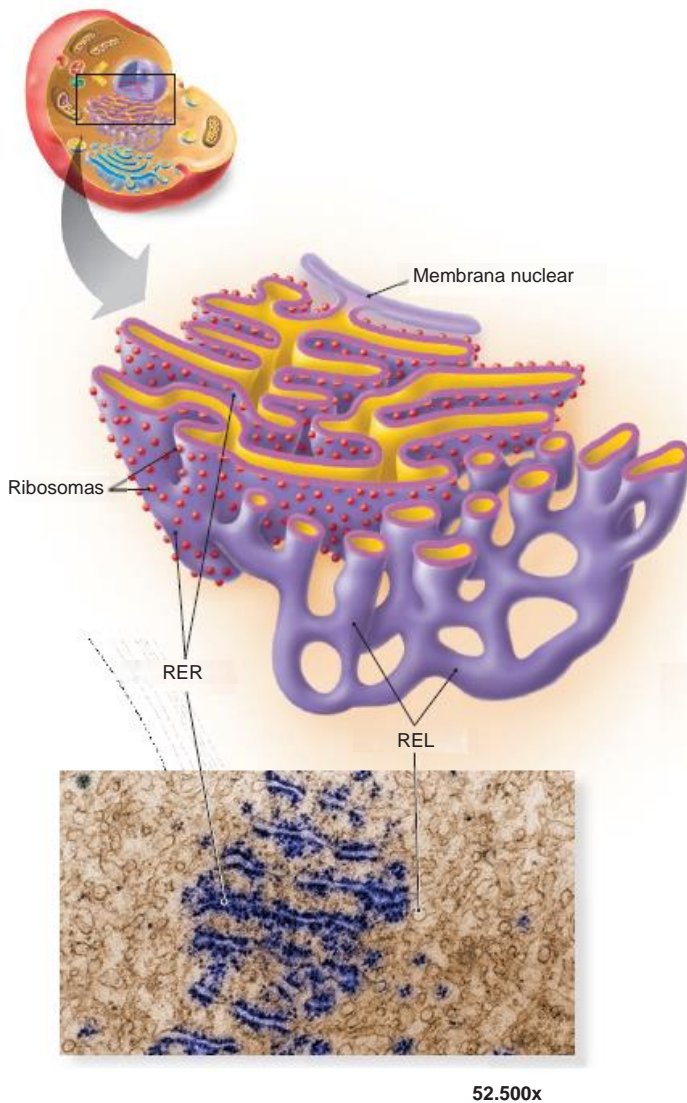
El RE es el sitio principal de síntesis de nuevas membranas en la célula y se divide en RE rugoso y RE liso.

El RE rugoso tiene ribosomas unidos al lado de la membrana que mira hacia el citoplasma (Figura 24), lo que le da la capacidad de sintetizar proteínas. Dentro del lumen, el RE rugoso permite que las proteínas se plieguen y adquieran su forma tridimensional final. Este mismo RE también contiene enzimas que pueden agregar cadenas de carbohidratos (azúcar) a las proteínas, formando glicoproteínas que son importantes en muchas funciones celulares. Además, forma vesículas de transporte, que llevan proteínas a otros sitios de la célula. A menudo, las vesículas de transporte se dirigen a la membrana plasmática o al aparato de Golgi (Mader y Windelspecht, 2018; Mader y Windelspecht, 2016)

El RE liso, que es continuo con el ER rugoso, no tiene ribosomas unidos (Figura 24). Realiza la síntesis de lípidos, como fosfolípidos y esteroides. Las funciones de RE liso dependen de la célula particular. En los testículos, produce testosterona y, en el hígado, ayuda a detoxificar las drogas y participa en el alma-

cenamiento de iones de Ca^{2+} . Independientemente de cualquier función especializada, el RE liso también forma vesículas de transporte que transportan moléculas a otros sitios de la célula, especialmente al aparato de Golgi (Mader y Windelspecht, 2018; Mader y Windelspecht, 2016).

Figura 24. Retículo endoplasmático



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Ribosomas

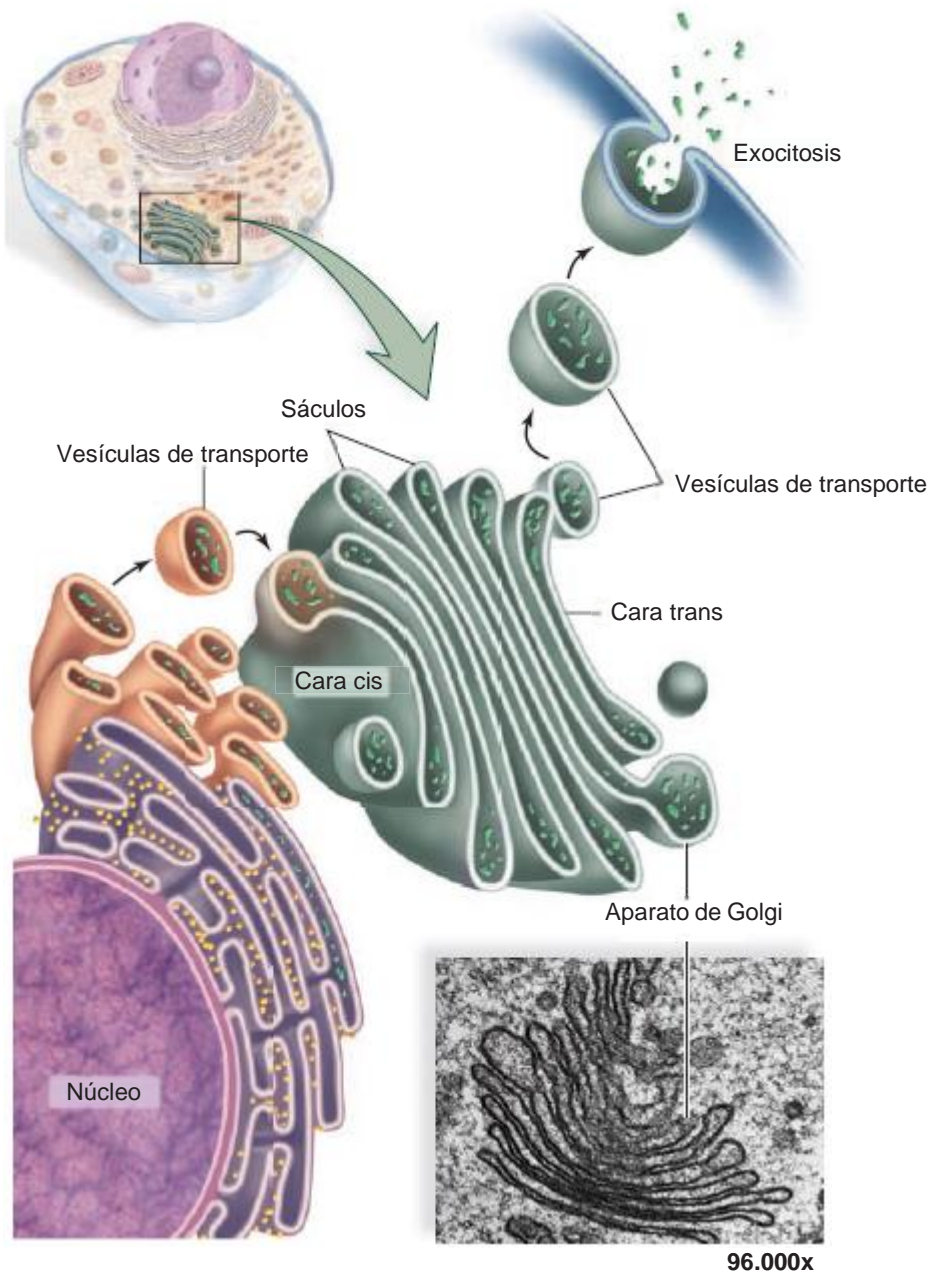
Los ribosomas nacen parte tanto de células procariotas como de eucariotas. En ambos tipos de células, los ribosomas están compuestos por dos subunidades, una subunidad mayor y una subunidad menor. Cada subunidad tiene su propia mezcla de proteínas y rRNA. El ribosoma actúa como un banco de trabajo, y es aquí donde la información contenida en el mRNA del núcleo se usa para sintetizar una cadena de polipéptidos. Las proteínas pueden contener una o más cadenas de polipéptidos. En las células eucariotas, algunos ribosomas se producen libremente dentro del citoplasma. Otros ribosomas están unidos al retículo endoplásmico (RE), un orgánulo del sistema endomembranoso. Después de que el ribosoma se une a un receptor en el RE, el polipéptido que se sintetiza ingresa al lumen (interior) del RE, donde puede modificarse aún más y luego asumir su forma final (Mader y Windelspecht, 2018).

Aparato de golgi o dictiosoma

El dictiosoma, también llamado complejo de Golgi, consiste en sacos membranosos aplanados o bien ligeramente curvados, cisternas, que se asemejan a una pila de pan de pita (pan árabe) (Figura 25). Una célula puede tener varias, incluso cientos, de estas pilas. La membrana de cada cisterna celular separa su espacio interno del citosol. Las vesículas concentradas cerca del aparato de Golgi participan en la transferencia de material entre las partes de Golgi y otras estructuras (Reece *et al.*, 2015).

El dictiosoma es un sitio importante de síntesis de carbohidratos, así como una estación de clasificación y despacho de productos del RE. La célula produce muchos polisacáridos en el aparato de Golgi, incluida la pectina y la hemicelulosa de la pared celular en las plantas y la mayoría de los glicosaminoglicanos de la matriz extracelular en los animales. El aparato de Golgi también se encuentra en la ruta de salida del RE, y una gran proporción de los carbohidratos que produce están unidos como cadenas laterales de oligosacáridos a las muchas proteínas y lípidos que el RE le envía. Un subconjunto de estos grupos de oligosacáridos sirve como etiquetas para dirigir proteínas específicas a vesículas que luego las transportan a los lisosomas. Pero la mayoría de las proteínas y los lípidos, una vez que han adquirido sus oligosacáridos apropiados en el aparato de Golgi, se reconocen de otras maneras para dirigirse a las vesículas de transporte que van a otros destinos (Alberts *et al.*, 2015).

Figura 25. Aparato de Golgi



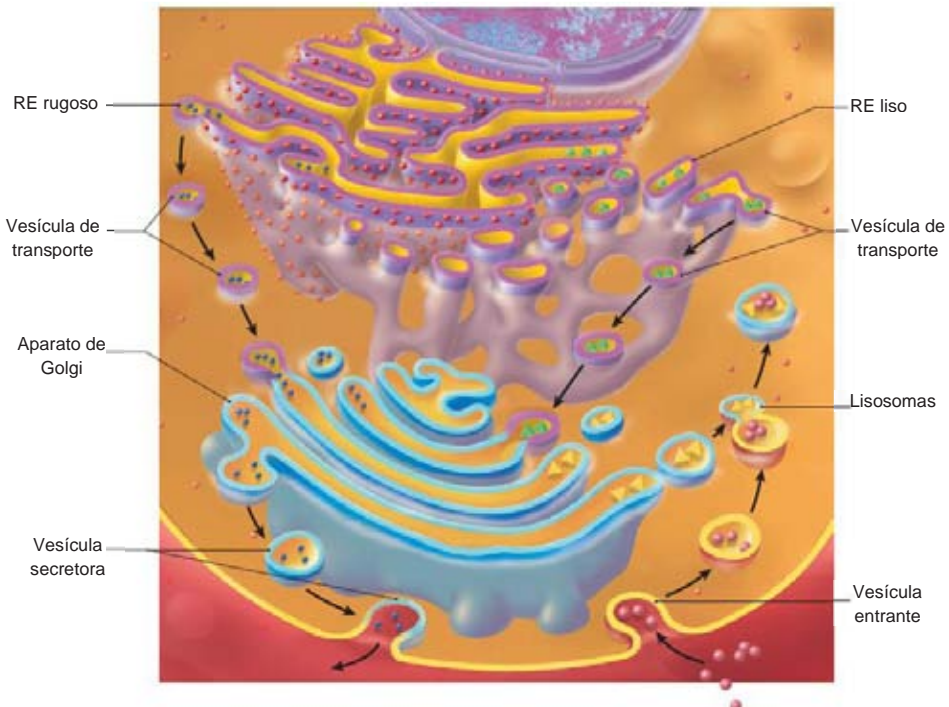
Mader y Windelspecht, 2016.

Lisosomas

El lisosoma es un saco membranoso de enzimas hidrolíticas que utilizan varias células eucariotas para digerir (hidrolizar) macromoléculas. Las enzimas lisosomales son óptimamente activas el medio ácido que se encuentra en los lisosomas. Si el lisosoma se descompone y se liberan los contenidos, las enzimas liberadas son poco activas porque el citosol tiene un pH neutro. Sin embargo, el flujo excesivo de grandes cantidades de lisosomas puede destruir una célula por autodigestión (Reece *et al.*, 2015).

Las vesículas digestivas unidas a la membrana, llamadas lisosomas, también son componentes del sistema endomembranoso (Figura 26). Surgen del aparato de Golgi. Contienen altos niveles de enzimas degradantes, que catalizan la pronta descomposición de macromoléculas y materiales invasores. A lo largo de la vida de las células eucariotas, las enzimas lisosómicas descomponen los viejos orgánulos y reciclan sus moléculas componentes. Esto deja espacio para los orgánulos recién formados. Por ejemplo, las mitocondrias se reemplazan en algunos tejidos cada 10 días. (Mason *et al.*, 2011).

Figura 26. Sistema de endomembranas



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Los lisosomas se activan fusionándose con una vacuola alimenticia producida por fagocitosis (un tipo específico de endocitosis) o fusionándose con un orgánulo viejo o desgastado. El evento de fusión activa las bombas de protones en la membrana lisosómica, lo que resulta en un pH interno más bajo. A medida que cae el pH interior, se activa el arsenal de enzimas digestivas contenidas en el lisosoma. Esto conduce a la degradación de macromoléculas en la vesícula alimenticia o la destrucción del viejo orgánulo (Mason *et al.*, 2011).

Los lisosomas realizan la digestión intracelular en diversas circunstancias. Las amebas y otros eucariotas unicelulares se alimentan al engullir organismos más pequeños u otras partículas de alimentos, un proceso llamado fagocitosis (del griego, fagéina, comida y kytos, receptáculo, que se refiere a la célula). La vacuola alimenticia así formada luego se fusiona en un lisosoma, cuyas enzimas digieren la comida. Los productos de digestión, que incluyen azúcares simples, aminoácidos y otros monómeros, pasan al citosol y se convierten en nutrientes celulares. Algunas células humanas también realizan fagocitosis. Estos incluyen los macrófagos, el tipo de glóbulo blanco que ayuda a defender el cuerpo al envolver y destruir bacterias y otros invasores (Reece *et al.*, 2015).

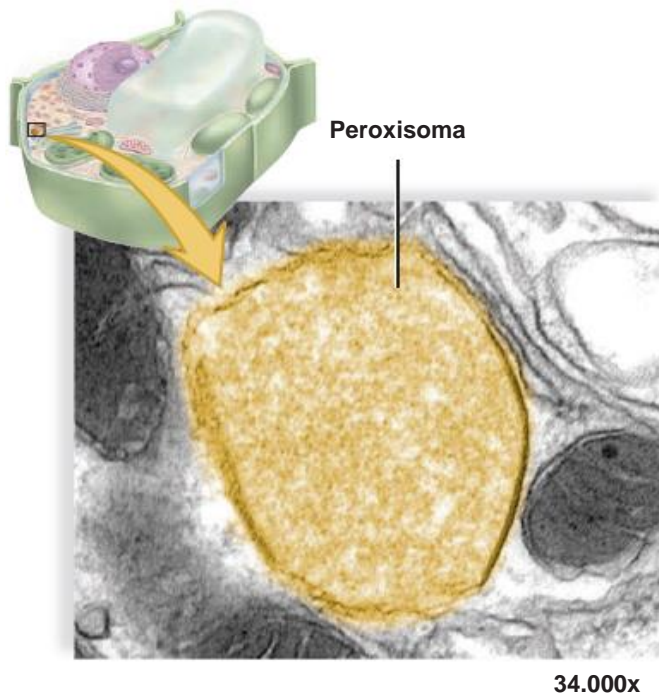
Peroxisomas

Los peroxisomas son vesículas unidas a la membrana que encierran enzimas que están involucradas en la descomposición de los ácidos grasos (Mader y Windelspecht, 2016), aminoácidos y las toxinas (Starr *et al.*, 2016). Además, participan la síntesis de plasmalógenos. La enzima luciferasa, que genera la luz emitida por las luciérnagas, también es una enzima peroxisomal (Iwasa y Marshal, 2016). A diferencia de las enzimas de los lisosomas, que son cargadas en la vesícula por el dictiosoma, las enzimas que se encuentran en los peroxisomas son sintetizadas por los ribosomas libres y transportadas a un peroxisoma desde el citoplasma. A medida que las enzimas dentro del peroxisoma oxidan los ácidos grasos, producen peróxido de hidrógeno (H_2O_2), una molécula tóxica. Sin embargo, los peroxisomas también contienen una enzima llamada catalasa que inmediatamente descompone el H_2O_2 en agua y oxígeno. Puede ver esta reacción cuando aplica peróxido de hidrógeno a una herida; las burbujas resultantes se producen cuando la catalasa descompone el H_2O_2 (Mader y Windelspecht, 2016). Al igual que las mitocondrias, las enzimas peroxisomales oxidan los ácidos grasos, pero la energía generada no se utiliza para sintetizar ATP. Los peroxisomas son particularmente abundantes en las plantas (Pollard *et al.*, 2016).

Las células vegetales también tienen peroxisomas (Figura 27). Al germinar semillas, oxidan los ácidos grasos en moléculas que pueden convertirse en

azúcares que necesita la planta en crecimiento. En las hojas, los peroxisomas pueden llevar a cabo una reacción opuesta a la fotosíntesis: la reacción consume oxígeno y libera dióxido de carbono (Mader y Windelspecht, 2016)

Figura 27. Un peroxisoma



Fuente: Mader y Windelspecht, 2016.

Mitocondrias

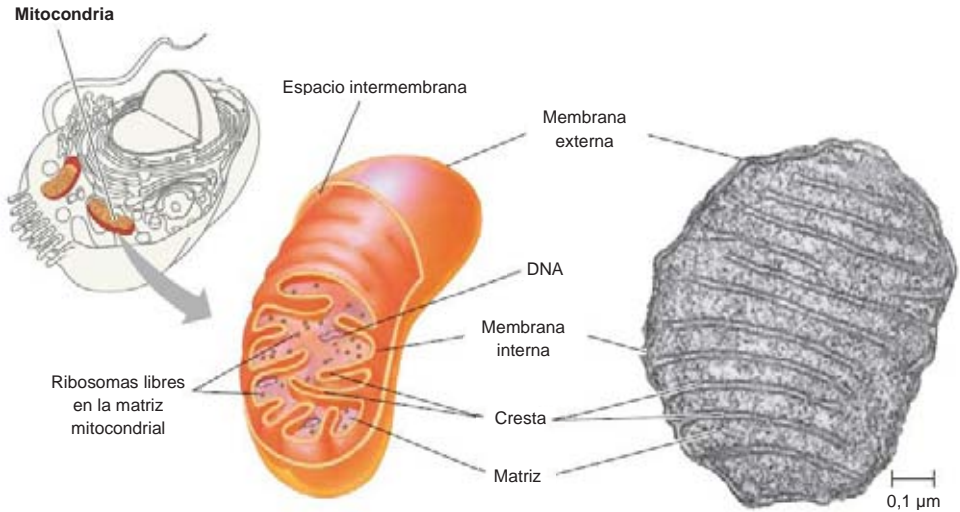
Las mitocondrias son orgánulos dentro de una célula que generan mediante respiración celular el ATP, moneda energética que proporciona la energía que la célula necesita. Estos orgánulos contienen material genético (DNA) que codifica 37 genes, 14 de los cuales están relacionados con proteínas específicas involucradas en la producción eficiente de ATP (Mader y Windelspecht, 2018). La respiración celular, un proceso metabólico que utiliza oxígeno para impulsar la generación de ATP al extraer energía de azúcares, grasas y otros combustibles (Reece *et al.*, 2015), razón por la cual se afirma que las mitocondrias son una central energética.

Las mitocondrias se encuentran en la mayoría de las células eucariotas, incluidas las células vegetales, los animales, los hongos y un gran número de los

eucariotas unicelulares. Algunas células tienen una sola mitocondria grande, pero a menudo una célula tiene cientos o incluso miles de mitocondrias; El número se correlaciona con el nivel celular de actividad metabólica. Por ejemplo, las células móviles y contráctiles tienen proporcionalmente más volumen de mitocondrias que las células menos activas (Reece *et al.*, 2015).

La estructura de una mitocondria se investiga mejor mediante microscopía electrónica de transmisión (TEMs, por sus siglas del inglés). La claridad resultante de los TEMs a menudo hace posible un dibujo lineal para mostrar la doble membrana de la mitocondria alrededor de la matriz, y la forma en que la membrana interna se adhiere para formar crestas (Figura 28). Por supuesto, la mitocondria es una estructura tridimensional (Clegg, 2007).

Figura 28. Diagrama y MET de mitocondrias.



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

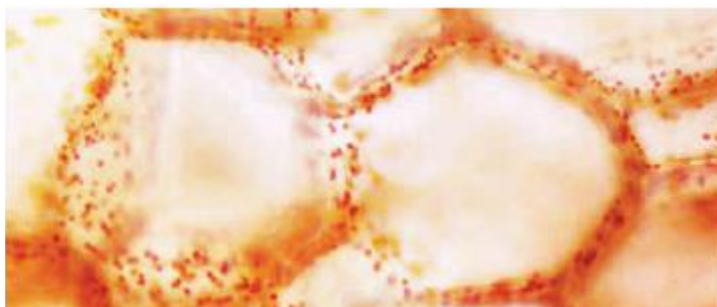
Plástidos

Los plástidos son orgánulos vegetales que están rodeados por una doble membrana y tienen funciones variadas (Mader y Windelspecht, 2018). Todos los plástidos existentes se dividen como se tratan a continuación:

Los Leucoplastos (del griego leukos, que significa blanco). Son plástidos sin pigmento e incluyen a los amiloplastos. Los leucoplastos están presentes en ciertas raíces y tallos tuberosos y su función es el almacenamiento del almidón (Amabis y Martho, 2010).

Los Cromoplastos (del griego *chromos*, que significa color). Los cromoplastos son plástidos que producen y almacenan pigmentos distintos de las clorofilas, como carotenoides rojos o naranjas (Starr *et al.*, 2016). Son responsables de los colores de ciertos frutos (Figura 29), de ciertas flores, de las hojas que se vuelven amarillentas o rojizas en el otoño y algunas raíces como las zanahorias. La función de los cromoplastos en las plantas aún no se conoce bien (Amabis y Martho, 2010).

Figura 29. Cromoplastos en células de un pimiento rojo

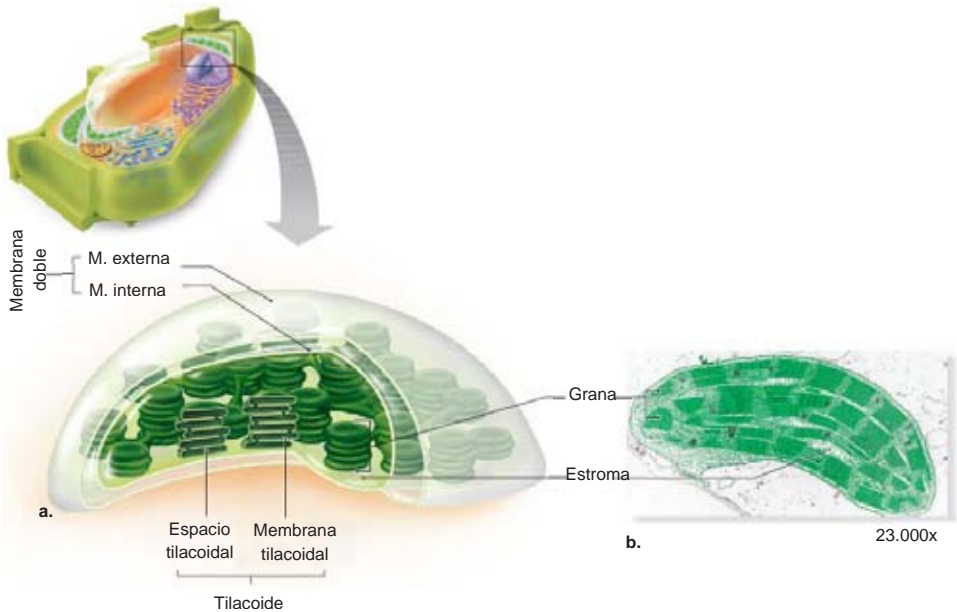


Fuente: Starr *et al.*, 2016.

Los cromoplastos están relacionados con los cloroplastos, y los dos tipos de plástidos son interconvertibles. Por ejemplo, a medida que las frutas como los tomates y pimientos maduran, los cloroplastos verdes en sus células se convierten en cromoplastos rojos, por lo que el color del fruto cambia (Starr *et al.*, 2016).

El cloroplasto, un orgánulo que se encuentra en las plantas y las algas, es el lugar donde el CO_2 , el H_2O y la energía del sol se utilizan para producir carbohidratos mediante el proceso de fotosíntesis. El cloroplasto es bastante grande, tiene el doble de ancho y hasta cinco veces la longitud de una mitocondria. Los cloroplastos están unidos por una doble membrana, que incluye una membrana externa y una membrana interna. El gran espacio interior, llamado estroma, contiene una mezcla concentrada de enzimas y sacos en forma de disco llamados tilacoides. Una pila de tilacoides se llama granum. Los lúmenes de los sacos tilacoides forman un gran compartimento interno llamado espacio tilacoidal (Figura 30). Los pigmentos que capturan la energía solar están localizados en la membrana tilacoidal, y las enzimas que sintetizan los carbohidratos están en el estroma. Los carbohidratos producidos por los cloroplastos sirven como moléculas de nutrientes orgánicos para las plantas y, en última instancia, para todos los organismos vivos del planeta (Mader y Windelspecht, 2018).

Figura 30. Representación de un cloroplasto. a. Dibujo generalizado de un cloroplasto; b. Micrografía electrónica de un cloroplasto



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

En la Tabla 6 se recopilan datos sobresalientes acerca de la estructura y función de los componentes de la célula eucariótica.

ESTRUCTURAS EXTRACELULARES Y MOVIMIENTO CELULAR

Esencialmente, todo el movimiento celular está ligado al movimiento de filamentos de actina, microtúbulos o ambos. Los filamentos intermedios actúan como tendones intracelulares, evitando el estiramiento excesivo de las células. Los filamentos de actina desempeñan un rol trascendental en la determinación de la forma de las células. Debido a que los filamentos de actina pueden formarse y disolverse tan fácilmente, permiten que algunas células cambien de forma rápidamente (Mason *et al.*, 2011).

Cilios y flagelos

Los cilios (L. *cilium*, “pestañas, cabello”) y flagelos (L. *flagello*, “látigo”) son proyecciones similares a pelos que pueden moverse (Mader y Windelspecht, 2016). Los cilios son cortos (2–10 μm) y los flagelos son más largos (general-

Tabla 6. Estructuras de la célula eucariótica y sus funciones

Componente	Estructura	Función
Membrana celular	Bicapa de fosfolípidos con proteínas incorporadas.	Encierra el citoplasma; regula las interacciones con el ambiente externo controlando el paso de sustancias hacia dentro y hacia afuera de la célula; reconocimiento de célula a célula; conexión y adhesión; comunicación celular
Pared celular	Capa externa de celulosa o quitina (no se encuentra en animales).	Protección, apoyo.
Citoesqueleto	Red de filamentos proteicos	Soporte estructural; movimiento celular; movimiento de vesículas dentro de las células
Ribosomas	Dos subunidades hechas de RNA ribosómico y proteínas; puede ser libre en el citosol o vinculado al RE.	Lugar donde se forman los polipéptidos y las proteínas.
Retículo endoplasmático	Redes extensas de túbulos y sacos unidos a membrana; la membrana separa al lumen del citosol; continuo a la envoltura nuclear.	RE liso: síntesis de lípidos, metabolismo de carbohidratos, almacenamiento de Ca^{2+} , detoxificación de drogas y venenos. RE rugoso: ayuda en la síntesis de proteínas secretoras y otras proteínas ribosómicas unidas; agrega carbohidratos a las glicoproteínas; produce nueva membrana.
Aparato de Golgi	Pilas de bolsas membranosas planas o un poco curvadas que tienen polaridad (caras cis y trans).	Centro de procesamiento, modificación y empaque de proteínas, carbohidratos y fosfolípidos; síntesis de varios polisacáridos; distribución de productos de Golgi, luego liberados en vesículas.
Lisosomas	Vesículas esféricas de membrana que contienen enzimas digestivos.	Bolsas de membrana, derivadas del aparato de Golgi, que contienen enzimas hidrolíticas (en células animales) que digieren el material absorbido por endocitosis, así como también organelos y restos celulares desgastados.


Tabla 6. Estructuras de la célula eucariótica y sus funciones
(Continuación)

Componente	Estructura	Función
Peroxisomas	Compartimento metabólico especializado unido por una sola membrana.	Contiene enzimas que transfieren átomos de hidrógeno de sustancias a oxígeno, produciendo peróxido de hidrógeno. (H ₂ O ₂) como subproducto; El H ₂ O ₂ luego se convierte en H ₂ O y O ₂ por otra enzima denominada catalasa.
Vacuolas	Gran vesícula unida a la membrana.	Digestión, almacenamiento, recolección de residuos, balance hídrico, crecimiento celular y protección.
Mitocondrias	Organelo con doble membrana unida; la membrana interna tiene pliegues (crestas).	Sitio de respiración celular y síntesis de ATP.
Cloroplastos	Por lo general, dos membranas alrededor del estroma líquido, que contienen tilacoides membranosos, que contiene clorofila, apilados en granas (en células eucariotas fotosintéticas, incluidas las plantas).	Sitio de fotosíntesis y formación de carbohidratos (no encontrado en animales).
Núcleo	Estructura (generalmente esférica) que contiene cromosomas y está rodeada por una membrana doble, perforada por los poros nucleares.	Alberga los cromosomas, que están compuestos de cromatina (DNA y proteínas); tiene las Instrucciones para la síntesis de proteínas y la reproducción celular contiene nucléolos donde se elaboran las subunidades ribosomas y poros regulan la entrada y salida de materiales.
Cromosomas	Largos hilos de DNA que forman un complejo con proteínas.	Contiene información hereditaria utilizada para dirigir la síntesis de proteínas.

Convención: Envoltura celular. 

Componentes citoplasmáticos sin membrana. 

Orgánulos citoplasmáticos de membrana no energéticos. 

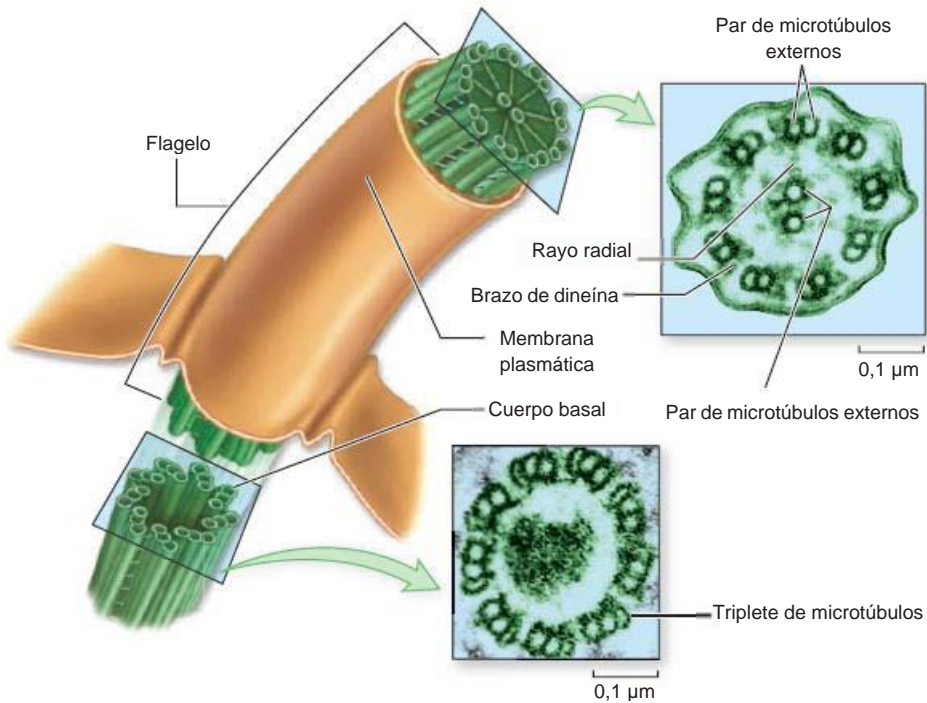
Orgánulos citoplasmáticos de membrana energéticos. 

Núcleo. 

Fuente: Mader y Windelspecht, 2018; Reece *et al.*, 2015 y Mason *et al.*, 2011.

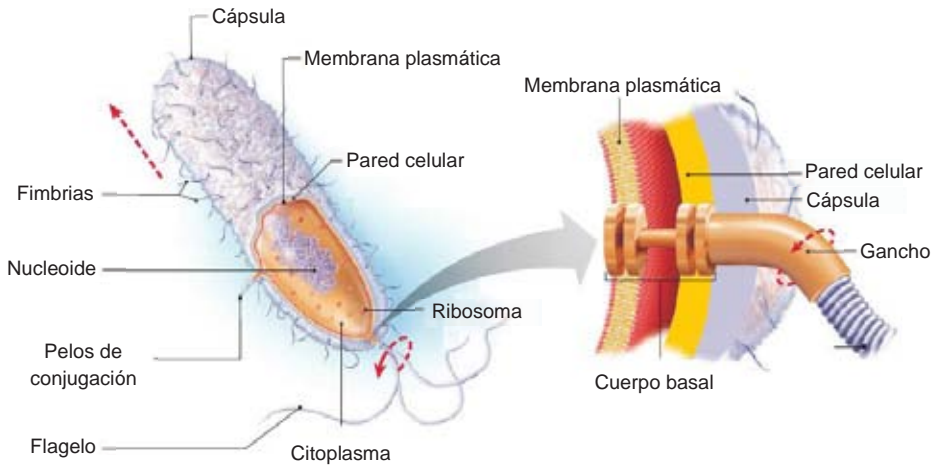
mente no más de $200\ \mu\text{m}$) (Mader y Windelspecht, 2018). Ambos son cilindros unidos a la membrana que encierran un área de matriz. En la matriz hay nueve dobletes de microtúbulos dispuestos en un círculo alrededor de dos microtúbulos centrales; esto se llama patrón $9 + 2$ de microtúbulos (Figura 31) (Mader y Windelspecht, 2016; Mason *et al.*, 2011). Para el caso de los flagelos procarióticos, estos tienen un flagelo que está estructurado de forma diferente, tiene un filamento compuesto por tres hebras de la proteína flagelina herida en una hélice. El filamento se inserta en un gancho que está anclado en la membrana plasmática por un cuerpo basal (Figura 32) (Mader y Windelspecht, 2018).

Figura 31. Cilios y flagelos eucariotas.
Aprecie la distribución $9+2$ de los microtúbulos



Fuente: Mason *et al.*, 2011.

Figura 32. Célula procariótica y estructura de su flagelo



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Cuando se examina cuidadosamente, cada flagelo demuestra ser una proyección externa del interior de la célula, que contiene citoplasma y está encerrado por la membrana plasmática. Los microtúbulos del flagelo se derivan de un cuerpo basal, situado justo debajo del punto donde el flagelo sobresale de la superficie de la célula (Mason *et al.*, 2011).

Los cilios y los flagelos eucariotas se mueven cuando los microtúbulos se doblan uno al otro usando moléculas motoras. Los flagelos se mueven de forma ondulada, como un látigo, mientras que los cilios se mueven rígidamente, como un remo. En las células libres, los cilios (o flagelos) mueven la célula a través del líquido. Por ejemplo, los paramecios son organismos unicelulares que se mueven por medio de cilios, mientras que los espermatozoides se mueven por medio de flagelos. Si la célula está unida a otras células, los cilios (o flagelos) son capaces de mover líquido sobre la célula. Las células que recubren nuestro tracto respiratorio superior tienen cilios que barren los restos atrapados dentro del moco hacia la garganta, donde pueden ser tragados o expulsados. Esta acción ayuda a mantener limpios los pulmones (Mader y Windelspecht, 2016). Un flagelo bacteriano no se mueve como un látigo, sino que, en cambio, la rotación completamente reversible de 360° de los flagelos hace que la bacteria gire a medida que avanza y retrocede (Mader y Windelspecht, 2018). Las bacterias pueden nadar a velocidades de hasta 70 longitudes de células por segundo girando sus flagelos como tornillos (Mader y Windelspecht, 2016).

En algunos microorganismos es notoria la actividad motil que realizan los cilios y los flagelos. Por ejemplo, en protozoarios como *Euplotes* sp., *Chilodonella* sp. y *Oxitricha* sp., entre otros, cumplen funciones de locomoción, mientras que los flagelos cumplen la misma función en microalgas como *Chlamydomonas* sp. y *Dunaliella* salina, entre otras.

En muchos organismos multicelulares, los cilios llevan a cabo tareas muy alejadas de su función original de impulsar las células a través del agua. En varios tipos de tejidos de vertebrados, por ejemplo, el batir filas de cilios mueve el agua sobre la superficie del tejido. Las células sensoriales del oído de los vertebrados también contienen cilios convencionales rodeados de estereocilios basados en actina; Las ondas sonoras doblan estas estructuras y proporcionan la entrada sensorial inicial para la audición. Por lo tanto, la estructura 9 + 2 de flagelos y cilios parece ser un componente fundamental de las células eucariotas (Mason *et al.*, 2011).

Un cilio también actúa como una “antena” que recibe señales a la célula. Los cilios que tienen esta función generalmente no son móviles y se encuentran una por célula (de hecho, en las células animales, casi todas las células parecen tener un cilio de este tipo, llamado cilio primario). Las proteínas de membrana en este tipo de cilios transmiten señales moleculares desde el centro hacia el interior de la célula, desencadenando vías de señalización que pueden conducir a los cambios en las actividades celulares. La señalización basada en cilios parece ser crucial para la función cerebral y el desarrollo embrionario (Reece *et al.*, 2015).

Microfilamentos (Filamentos de actina)

Los filamentos de actina son bastones sólidos constituidos por una doble cadena de subunidades de actina en espiral; razón por la cual también son llamados filamentos de actina, una proteína globular. Además de presentarse como filamentos lineales, los microfilamentos pueden formar redes estructurales cuando ciertas proteínas se unen a lo largo del costado de uno de estos filamentos y permiten que un nuevo filamento se extienda como una rama. Al igual que los microtúbulos, los microfilamentos parecen estar presentes en todas las células eucariotas (Reece *et al.*, 2015) y son esenciales para varios movimientos celulares, especialmente aquellos que involucran la superficie celular. Los filamentos de actina interactúan con una gran cantidad de proteínas de unión a actina, lo que les permite realizar una amplia gama de actividades en las células. Los movimientos dependientes de actina generalmente requieren la asociación de actina con una proteína motora llamada miosina (Alberts *et al.*, 2017).

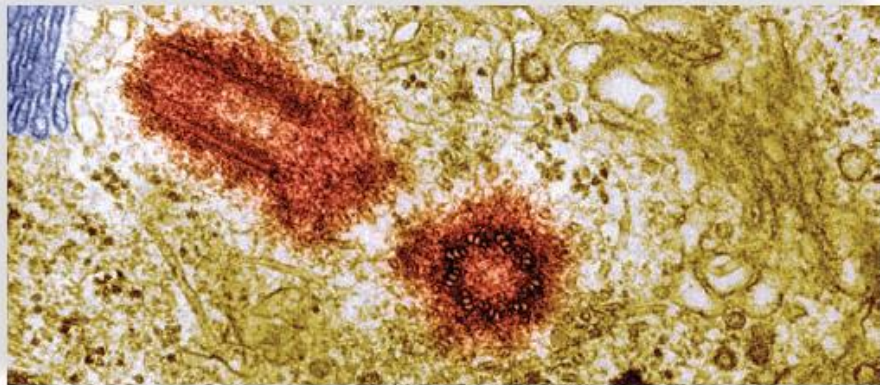
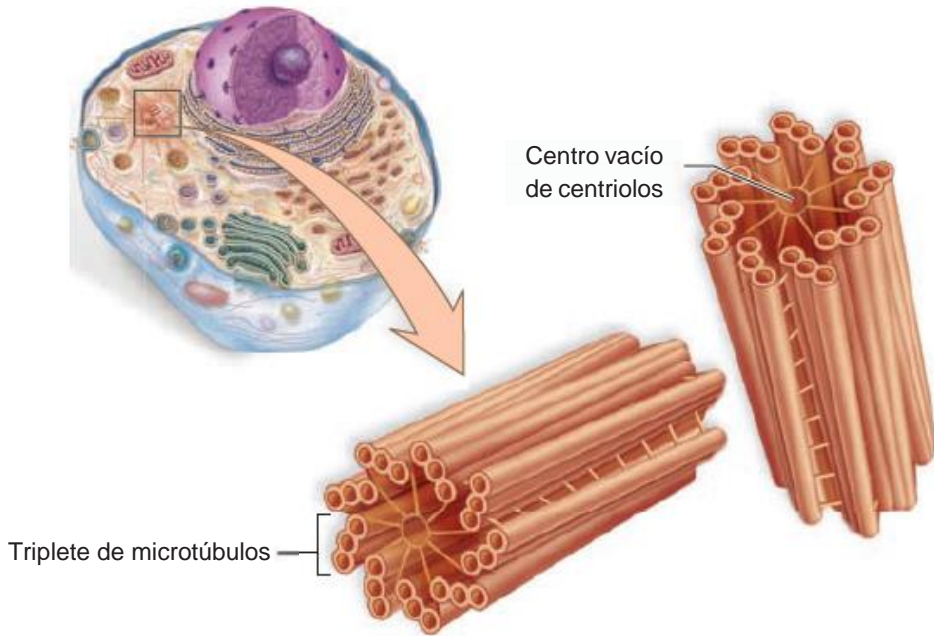
Los microfilamentos son bien conocidos por su papel en la motilidad celular. Miles de filamentos de actina y filamentos más gruesos hechos de una proteína llamada miosina interactúan para causar la contracción de las células musculares. En la eucariota unicelular *Amoeba* y algunos de nuestros glóbulos blancos, la contracción localizada causada por la actina y la miosina está involucrada en el movimiento (desplazamiento) ameboide de las células. La célula se mueve a lo largo de la superficie extendiendo extensiones celulares llamadas pseudopodos (del griego, *pseudes*, falso, y *pod*, pies) y moviéndose hacia ellas. En las células vegetales, las interacciones actina-miosina contribuyen al flujo citoplasmático, una corriente circular de citoplasma dentro de las células. Este movimiento, especialmente común en células vegetales grandes, acelera la distribución de materiales dentro de la célula (Reece *et al.*, 2015).

CENTRIOLOS Y CUERPOS BASALES

Los centriolos son orgánulos en forma de barril, compuestos por microtúbulos, que se localizan en células animales y en la mayoría de los protistas. Se presentan en pares, generalmente ubicados en ángulo recto entre sí cerca de las membranas nucleares (Mason *et al.*, 2011). Los centriolos son cilindros cortos con un patrón 9 + 0 de tripletes de microtúbulos: nueve conjuntos de tripletes están dispuestos en un anillo exterior, pero el centro del centriolo no contiene microtúbulos (Figura 33) (Mader y Windelspecht, 2016).

Los centriolos son multifuncionales, contribuyen al ensamblaje del huso mitótico en las células en división, pero migran a la membrana celular de las células interfásicas para moldear la nucleación del axonema (Alberts *et al.*, 2017). Es posible que los centriolos den lugar a cuerpos basales, que son estructuras que se localizan en la base de los cilios y los flagelos y se cree que dirigen y organizan los microtúbulos dentro estas estructuras. Los centriolos también participan en la organización de los microtúbulos durante la división celular. Sin embargo, algunos eucariotas, como las plantas y los hongos, carecen de centriolos (aunque tienen centrosomas), lo cual sugiere que los centriolos no son indispensables para el ensamblaje de los microtúbulos citoplasmáticos (Mader y Windelspecht, 2016).

Figura 33. Patrón de organización de los centriolos



Un centrosoma: un par de centriolos.

Fuente: Mader y Windelspecht, 2016.

Taller de citología: morfología celular, teoría celular y otros

¿Qué importancia tuvo el microscopio en el desarrollo de la teoría celular?

¿Existen seres vivos acelulares?, explique.

Describe tres diferencias importantes entre las partes de las células procariotas y eucariotas y explica cómo estas diferencias afectan los procesos celulares en cada tipo de célula.

¿Cuáles características tienen en común las células procariotas y eucariotas?

Escribe las diferencias entre células vegetales y animales.

¿Cuáles son las tres partes principales de una célula eucariota?

Dibuja y rotula una membrana celular de acuerdo con el modelo de mosaico fluido.

Describe cinco actividades diferentes que realizan las proteínas de membrana en organismos multicelulares.

Las células eucariotas tienen orgánulos unidos a la membrana que dan como resultado la compartimentación de la célula. ¿Por qué es esto útil para la célula?

Indique los nombres de las principales estructuras localizadas dentro del núcleo celular.

¿Cuáles son las funciones de las vacuolas?

¿Qué papel desempeña el aparato de Golgi en la exportación de proteínas?

¿Qué sucedería si el retículo endoplásmico rugoso (RER) de la célula de un organismo perdiera todos sus ribosomas?, argumente su respuesta.

Las mitocondrias son organelos importantes dentro de una célula. ¿Qué pasaría probablemente si las mitocondrias de una célula no funcionaran correctamente?, explique.

¿Cuál es la prueba que utilizan algunos científicos como respaldo de la hipótesis de la endosimbiosis?, ¿Qué piensa usted al respecto?

Según la teoría endosimbiótica, ¿qué reino representa a los organismos que pueden haber dado lugar a mitocondrias y cloroplastos?

¿Por qué se conoce a los lisosomas como «los limpiadores» de los desechos celulares?

¿Cuál es el nombre del pequeño saco de membrana que se puede formar a partir del retículo endoplásmico o del cuerpo de Golgi?, ¿Cuál es su función biológica?

¿Cómo actúan los orgánulos de las células eucariotas de manera similar a los órganos de un organismo multicelular?, elija al menos tres orgánulos para respaldar su respuesta.

Nombre varios organelos que participen en la fabricación de sustancias que necesita la célula.

¿Por qué crees que el funcionamiento de una célula eucariótica, con sus organelos, se puede comparar con el funcionamiento de una fábrica?, explique.

CAPÍTULO 4

Biofísica: transporte a través de membranas

El agua es primordial para la vida y todas las reacciones metabólicas están influenciadas por el ambiente acuoso en el que ocurren. El mantenimiento de un ambiente acuoso apropiado para las reacciones metabólicas es crítico a nivel molecular, celular y organismal. A nivel molecular, la configuración y función de las proteínas está fuertemente influenciada por la actividad del agua y las concentraciones y la naturaleza de los iones presentes. A nivel celular, la osmorregulación asegura el mantenimiento de un entorno adecuado en el citoplasma celular, así como la regulación del volumen celular. A nivel organismal, los órganos osmorreguladores prevén la absorción y retención de agua en ambientes secos y la eliminación del exceso de agua en condiciones externas diluidas. Cada uno de estos tres niveles requiere procesos regulatorios específicos ya veces distintos.

Bradley, 2009

Soluciones y potencial hídrico

Un soluto es cualquier sustancia que se disuelve en un solvente, por ejemplo, agua. El soluto y el solvente juntos forman una solución. El potencial hídrico, presión ejercida por el movimiento de las moléculas de agua, está representado por la letra griega psi (ψ) y se mide en unidades de presión, generalmente kiloPascuales (kPa). El potencial hídrico es la presión creada por las moléculas de agua. Bajo condiciones estándar de temperatura y presión (25 °C y 100 kPa), se dice que el agua pura tiene un potencial de agua de cero (Toole y Toole, 2015).

Resulta que:

1. La adición de un soluto al agua pura disminuirá su potencial hídrico
2. El potencial hídrico de una solución (agua + soluto) siempre debe ser inferior a cero, es decir, un valor negativo.
3. Cuanto más soluto se agrega (es decir, cuanto más concentrada es una solución), menor (más negativo) es su potencial hídrico.
4. El agua se moverá por ósmosis desde una región de potencial hídrico más alto (menos negativo) (por ejemplo, -20 kPa) a una de potencial hídrico más bajo (más negativo) (por ejemplo, -30 kPa).

Los mecanismos que participan en el desplazamiento tanto del agua como de los solutos son: el flujo global y la difusión (Curtis *et al.*, 2008).

FLUJO GLOBAL

Es el movimiento general, en grupo, de las moléculas de agua y solutos disueltos (Curtis *et al.*, 2008). Las moléculas se mueven todas juntas y en la misma dirección. Por ejemplo, el agua corre cuesta abajo por flujo global en respuesta a las diferencias en el potencial hídrico entre la cima y la base de una colina. La sangre se mueve a través del cuerpo por flujo global, como resultado del potencial hídrico (presión sanguínea) creado por el bombeo del corazón. La savia (solución acuosa de sacarosa y otros solutos) se mueve por flujo global desde las hojas de una planta a otras partes del cuerpo vegetal.

Los aspectos relacionados con la difusión se citarán posteriormente.

Mecanismos de transporte

Gracias a la regulación del transporte de membrana, el interior de una célula es químicamente diferente del exterior. Las concentraciones de algunas sustancias disueltas (solutos) son más altas dentro de la célula que afuera, y otras son más bajas. Del mismo modo, el interior de cada orgánulo en una célula eucariota puede ser químicamente bastante diferente de la solución en el resto de la célula. Es de uso común el término gradiente, para describir cualquier diferencia entre dos regiones vecinas. En un gradiente de concentración, un soluto está más concentrado en una región que en una región vecina. Si una sustancia se mueve desde un área donde está más concentrada a un área donde está menos concentrada, se dice que está “bajando” o “siguiendo” su gradiente de concentración. A medida que el soluto se mueve, el gradiente se disipa, es decir, desaparece. Cualquier gradiente de concentración eventualmente se disipará a menos que se gaste energía para mantenerlo (Hoefnagels, 2015).

Debido a la importancia del transporte a través de la membrana, la célula emplea diversos mecanismos para realizarlo. Estos mecanismos se incluyen dentro de las siguientes categorías: difusión simple, difusión facilitada y transporte activo (Figura 34).

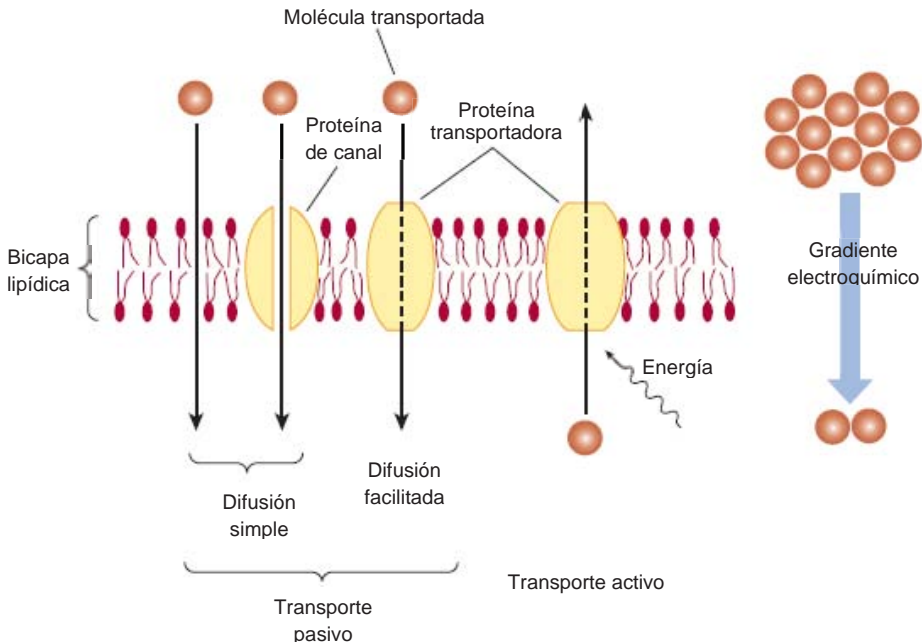
Además de las categorías citadas para los mecanismos de transporte, es posible encontrar clasificaciones jerárquicas que incluyen a dichas categorías ya sea conservando su nombre o bien dándole un equivalente, pudiéndose clasificar el transporte de metabolitos en 2 grupos: el transporte no mediado y el transporte mediado, los cuales son ampliados a continuación.

1. *Transporte no mediado*, que se realiza por difusión simple, lo cual indica que la molécula pasa de forma directa a través de la membrana, pues siempre es a favor de un gradiente de concentración. Esto restringe la máxima concentración posible en el interior de la célula (o en el exterior si se trata de un producto de desecho).
2. *Transporte mediado*, que es realizado por proteínas de transporte, las cuales median selectivamente el tránsito de moléculas a través de la membrana, que de otro modo es impermeable. Se han identificado más de 360 familias de transportadores, destacando el papel crítico de los procesos de transporte en las células (Allen, 2008).

Termodinámicamente, el transporte mediado se divide en:

- a. *Pasivo específico o difusión facilitada*, que ocurre porque las proteínas transportadoras transportan moléculas específicas a través de las mem-

Figura 34. Formas de transporte celular



Fuente: Rodwell *et al.*, 2016.

branas. Cada proteína transportadora tiene un sitio de unión que tiene la forma correcta para la molécula que puede transportar. Cuando la molécula correcta se une a la proteína transportadora, la proteína cambia de forma y mueve la molécula al otro lado de la membrana (Kratz, 2009).

b. Activo, es el movimiento de partículas a través de la membrana celular utilizando energía, típicamente en forma de ATP.

El transporte activo se divide en: 1) Primario, cuando el transporte depende de la hidrólisis de ATP; 2) Secundario, donde el desplazamiento de la especie en contra del gradiente electroquímico está articulada al transporte de otra especie a favor de dicho gradiente, de tal forma, que la cantidad absoluta de la energía libre es lo suficientemente alta para promover el transporte de ambas especies.

El transporte mediano también puede clasificarse según la estequiometría del proceso en: uniporte cuando se transporta una sola molécula; simporte cuando se transportan dos moléculas de forma simultánea en el mismo sentido, y antiporte cuando se transportan dos moléculas en sentido opuesto.

A continuación, trataremos detalladamente cada uno de los procesos relacionados en los tipos de transporte mencionados.

TRANSPORTE PASIVO INESPECÍFICO O DIFUSIÓN SIMPLE

La difusión simple puede ser definida como el movimiento de partículas desde la región de mayor concentración hacia la región que contiene menor concentración de partículas (Misra, 2017) (Figura 35). Si la difusión continúa lo suficiente, el gradiente desaparece. La difusión parece detenerse en ese punto, pero las moléculas no dejan de moverse. En cambio, continúan viajando aleatoriamente de un lado a otro a la misma velocidad, por lo que en el equilibrio la concentración permanece igual en toda la solución (Hoefnagels, 2015).

Figura 35. Difusión en una Copa

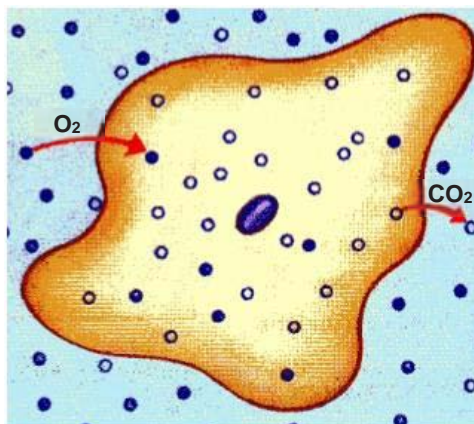


Fuente: Hoefnagels, 2015.

La difusión forma un sistema muy importante en el entorno biológico y, sin embargo, no requiere energía de la célula. También se puede definir como el movimiento de partículas involucradas desde la región de mayor potencial químico hacia su región inferior. En el sistema biológico, las plantas y los animales distribuyen agua, nutrientes y gases a través del fenómeno de difusión, y el mejor ejemplo es el movimiento de O_2 y CO_2 con los capilares sanguíneos (Misra, 2017) (Figura 36).

Ósmosis

La ósmosis o flujo osmótico, es un tipo de difusión, que está asociada con el movimiento de las moléculas de agua. El movimiento del agua se basa en su gradiente potencial, que actúa desde el gradiente de potencial más alto hacia el gradiente más bajo (Misra, 2017). El agua se mueve espontáneamente “cuesta abajo” cruzando una membrana semipermeable desde una solución de

Figura 36. Esquema del proceso de difusión de O_2 y CO_2 en la célula

Fuente: Lopes, 2004.

concentración de soluto más baja (concentración de agua relativamente alta) a una de concentración de soluto más alta (concentración de agua relativamente baja). En efecto, la ósmosis es equivalente a la “difusión” de agua a través de una membrana semipermeable (Lodish *et al.*, 2016).

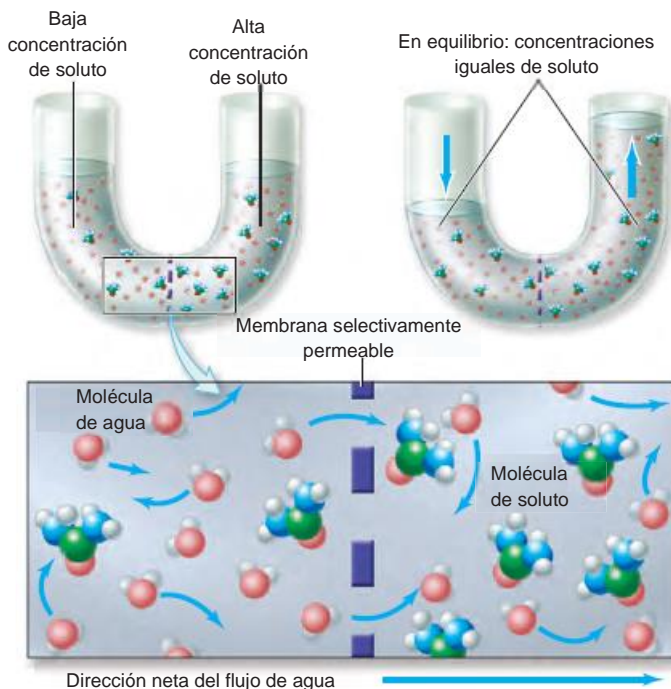
Kratz (2009) indicó que las concentraciones relativas de soluto a ambos lados de una membrana celular determinan el movimiento de las moléculas de agua por ósmosis y pueden afectar en gran medida el funcionamiento de la célula (Figura 37).

Al comparar dos soluciones en cuanto la concentración, se dice que la solución más concentrada en solutos es hipertónica (del griego hiper, superior) en relación con otra, llamada solución hipotónica (del griego hipo, inferior). Cuando dos soluciones tienen la misma concentración de solutos, se consideran isotónicas (del griego iso, igual, similar). En ósmosis, por lo tanto, la difusión del agua es más intensa desde la solución hipotónica a la hipertónica (Amabis y Martho, 2010).

Ósmosis y organismos vivos

El movimiento del agua dentro y fuera de las células es una característica importante de la vida de todos los organismos. Las aquaporinas son una familia de proteínas de membrana que permiten que el agua y algunas moléculas pequeñas sin carga, como el glicerol, crucen las membranas celulares de manera eficiente (Lodish *et al.*, 2016).

Figura 37. Representación de la ósmosis



Fuente: Hoefnagels, 2015.

Potencial osmótico

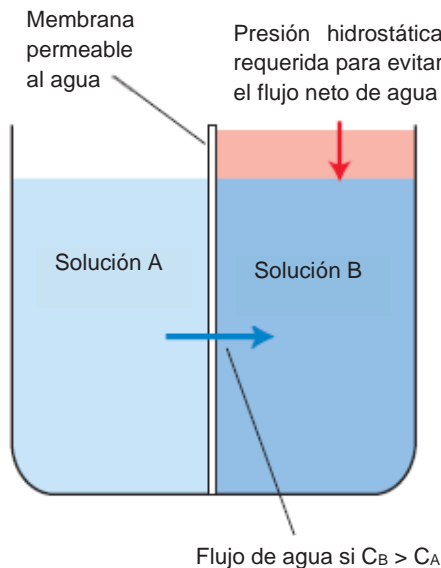
También llamado potencial de soluto (ψ_s). Es el componente del potencial de agua que es proporcional al número de moléculas de soluto disueltas en una solución y que mide el efecto de los solutos en la dirección del movimiento del agua; puede tener un valor nulo o negativo. El potencial de soluto (ψ_s) de una solución es directamente proporcional a su molaridad. En general, los solutos en las plantas son iones minerales y azúcares. Por definición, el ψ_s del agua pura es 0. Cuando se agregan solutos, se unen a las moléculas de agua. Como resultado, hay menos moléculas de agua libres, lo que reduce la capacidad del agua para moverse y trabajar. Por lo tanto, un aumento en la concentración de soluto tiene un efecto negativo en el potencial hídrico, por lo que el ψ_s de una solución siempre se expresa como un número negativo. Por ejemplo, una solución de azúcar 0,1 M tiene un ψ_s de $-0,23$ MPa. A medida que aumenta la concentración de solutos, ψ_s se volverá más negativo (Reece *et al.*, 2015).

Cuando una célula es colocada en una solución hipotónica (Es decir, el citoplasma de la célula es hipertónico en relación con el líquido extracelular), si la membrana es lo suficientemente fuerte, la célula alcanza un equilibrio, en el cual la presión osmótica, que tiende a conducir el agua hacia la célula, está exactamente contrarrestada por la presión hidrostática, que tiende a expulsar el agua de la célula. Sin embargo, una membrana plasmática por sí sola no puede soportar grandes presiones internas, y una célula aislada en tales condiciones explotaría como un globo sobreinflado (Mason *et al.*, 2011).

Presión osmótica

Es la presión hidrostática requerida para detener el flujo neto de agua a través de una membrana que separa las soluciones de diferentes composiciones (Figura 38). En este contexto, la “membrana” puede ser una capa de células o una membrana plasmática que permite el paso al agua, pero no el de los solutos. La presión osmótica es directamente proporcional a la diferencia en la concentración del número total de moléculas de soluto en cada lado de la membrana. Por ejemplo, una solución de NaCl 0,25 M es en realidad 0,25 M de iones Na^+ y 0,25 M de iones Cl^- y tiene la misma presión osmótica que una solución 0,5 M de glucosa o sacarosa (Lodish *et al.*, 2016).

Figura 38. Presión osmótica



Fuente: Lodish *et al.*, 2016.

Turgencia

En las células vegetales, la concentración de solutos (por ejemplo, azúcares y sales) frecuentemente es mayor en la vacuola que en el citosol, que a su vez tiene una concentración de soluto mayor que el espacio extracelular. La presión osmótica forjada por la entrada de agua en el citoplasma y luego en la vacuola, llamada presión de turgencia, empuja el citosol y la membrana celular hacia la pared celular resistente. Las células vegetales pueden aprovechar esta presión para ayudarlas a mantenerse erguidas y crecer. El alargamiento celular durante el crecimiento se produce mediante un aflojamiento localizado inducido por hormonas de una región definida de la pared celular seguido de una entrada de agua en la vacuola, aumentando su tamaño y, por lo tanto, el tamaño de la célula (Lodish *et al.*, 2016).

Cuando se coloca una célula vegetal en una solución hipotónica, la gran vacuola central obtiene agua y la membrana plasmática empuja contra la pared celular rígida a medida que la célula vegetal se vuelve turgente (Figura 39a). La célula vegetal no explota porque la pared celular no cede. La presión de turgencia en las células vegetales es extremadamente importante para mantener la posición erguida de una planta (Mader y Windelspecht, 2018). Por el contrario, si la célula es colocada en una solución hipertónica, el agua sale de la célula y la presión de la turgencia cae. La membrana celular se separa de la pared celular a medida que el volumen de la célula se reduce. Este proceso es llamado plasmólisis, y si la célula pierde demasiada agua, morirá. Incluso un pequeño cambio en el volumen celular provoca grandes cambios en la presión de turgencia. Cuando la presión de turgencia cae a cero, la mayoría de las plantas se marchitarán (Mason *et al.*, 2017) (Figura 39b).

Diálisis

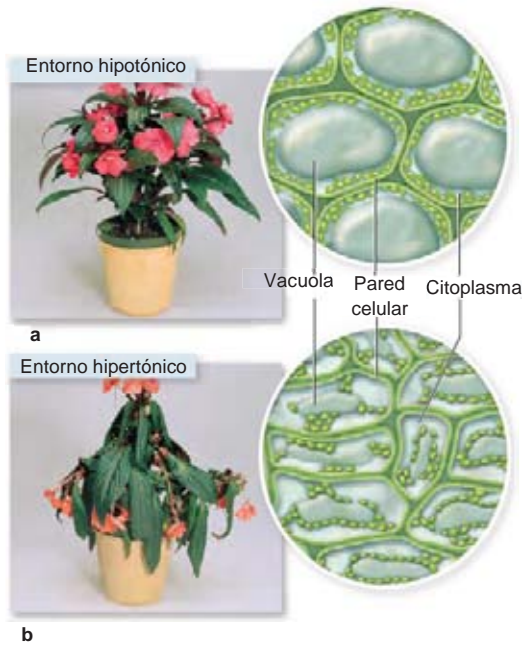
Es el movimiento del soluto, como las moléculas de proteínas, glucosa y sal, tiene lugar a través de la membrana semipermeable (Misra, 2017).

TRANSPORTE MEDIANTE PROTEÍNAS: ACARREO MEDIADO POR TRANSPORTADORES

Poros o Canales

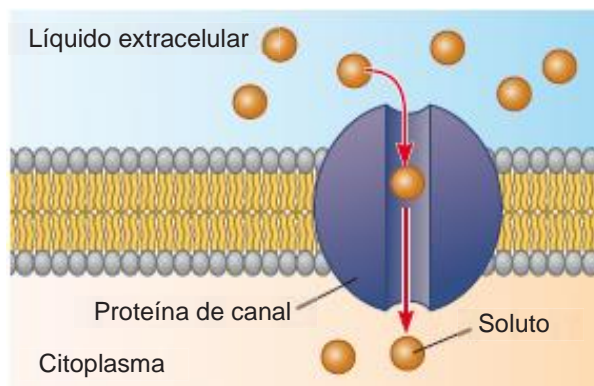
Las proteínas formadoras de poros que abarcan la membrana pueden proporcionar un canal para que las moléculas pasen por la membrana (Figura 40). El flujo de moléculas a través de estos poros a lo largo de un gradiente de concentración es llamado transporte pasivo (Klostermeier y Rudolph, 2017). Cuando

Figura 39. Osmosis y presión de turgencia de la planta



Fuente: Hoefnagels, 2015.

Figura 40. Representación de una proteína de canal



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

las proteínas del canal se insertan en una membrana, forman túneles llenos de agua a través de la membrana. Las pequeñas moléculas hidrofílicas pueden atravesar las membranas plasmáticas viajando a través de los túneles formados por las proteínas del canal. Algunas proteínas de canal permanecen abiertas todo el tiempo, mientras que otras, conocidas como canales cerrados, se abren y cierran en respuesta a las señales (Kratz, 2009). Es decir, el transporte pasivo generalmente está regulado, y la apertura del canal se desencadena por la unión del ligando (canal dependiente de ligando) o por un cambio en el potencial de membrana (canal dependiente de voltaje) (Klostermeier y Rudolph, 2017).

Transporte pasivo específico o difusión facilitada

La difusión facilitada es una forma de transporte pasivo en el que una proteína de membrana ayuda al movimiento de un soluto polar, un ion o una molécula, a lo largo de su gradiente de concentración. La difusión facilitada no requiere gasto de energía porque el soluto se mueve desde donde está más concentrado hasta donde está menos concentrado (Hoefnagels, 2015). Si bien el agua puede difundirse a través de una membrana debido a su tamaño, es una molécula polar, por lo que para mover el agua a través de las células de la membrana plasmática se utilizan proteínas de canal llamadas aquaporinas. Es por eso que el agua puede atravesar la membrana mucho más rápido de lo esperado. La glucosa y los aminoácidos son asistidos a través de la membrana plasmática por proteínas transportadoras que cambian de forma a medida que pasan. Las proteínas del canal y las proteínas transportadoras son muy específicas de la molécula a la que ayudan a través de la membrana (Mader y Windelspecht, 2018).

De acuerdo con Pollard (2016), los experimentos fisiológicos clásicos realizados mucho antes de que se determinaran las primeras estructuras de transportadores a principios de la década de 2000 condujeron al descubrimiento de los tipos de transportadores, caracterizaron sus mecanismos e incluso predijeron correctamente algunos de los detalles moleculares. Los transportadores se clasifican en tres grandes categorías dependiendo de cómo se acople el transporte a la fuente de energía:

- Los uniportadores transportan un solo sustrato a través de la membrana y hacia abajo de su gradiente electroquímico, de ahí el prefijo “uni”. Esta reacción también se llama difusión facilitada, facilitada en el sentido de que el portador proporciona una vía de baja resistencia a través de una bicapa lipídica poco permeable. Los no electrolitos, como la glucosa, usan uniportadores simplemente para moverse a través de las membranas por un gradiente químico. El movimiento de sustratos cargados está

influenciado por el potencial de membrana y los gradientes de pH en el caso de ácidos o bases débiles.

- Los antiportadores intercambian dos sustratos en direcciones opuestas a través de una membrana. El movimiento de un sustrato hacia abajo en su gradiente de concentración conduce al otro sustrato hacia arriba en su gradiente de concentración (Figura). Los antiportadores generalmente intercambian sustratos similares por similares: cationes por cationes, aniones por aniones, azúcares por azúcares, entre otros. Típicamente, los dos sustratos compiten por los antiportadores de unión, por lo que solo uno se une a la vez.
- Los Simportadores o cotransportadores permiten que dos o más sustratos se muevan juntos en la misma dirección a través de una membrana. Un gradiente de concentración de un sustrato, a menudo Na^+ , proporciona la energía para transportar el otro sustrato a través de la membrana (Figura 41). Esto también se conoce como cotransporte. Los dos sustratos se unen de forma cooperativa, y el cambio conformacional que reorienta los sitios de unión al sustrato es mucho más favorable para el portador libre y el portador con dos sustratos unidos que para el portador con un solo sustrato unido.

Transporte activo

Es un tipo de transporte en el que las moléculas o iones se mueven a través de la membrana plasmática en contra de su gradiente de concentración, lo que significa que se mueven de áreas de baja concentración a alta concentración. Las células utilizan el transporte activo para acumular moléculas o iones específicos en un lado de la membrana plasmática (Mader y Windelspecht, 2018). El transporte activo siempre implica el uso de energía para impulsar el transporte de una molécula o ion a través de la membrana. Hay dos razones por las cuales se puede necesitar energía para impulsar este transporte. La primera razón es que puede haber un cambio de energía de Gibbs desfavorable para llevar la molécula al interior hidrofóbico de la bicapa. Este es el caso de los iones y otras moléculas cargadas o grandes y altamente polares. El cambio de energía general de Gibbs para llevar el ion de un lado de la membrana al otro puede ser pequeño o incluso negativo (favorable), pero hay una barrera energética que superar para llevar el ion a la bicapa (Goldfarb, 2011).

Son de interés dos categorías de transporte activo, primario y secundario.

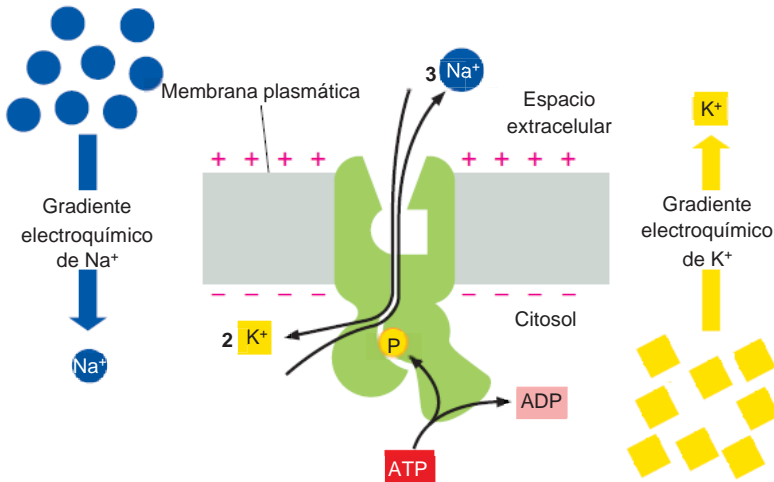
Transporte activo primario

En este tipo de transporte, tiene como característica principal el hecho de que la proteína de transporte combina la reacción de hidrólisis del ATP con el mo-

vimiento del ion o molécula a través de la membrana. El mecanismo del transporte activo implica un cambio conformacional en la proteína de transporte. El cambio conformacional es necesario para empujar la molécula (o ion) a través de la bicapa hidrófoba o mover la molécula (o ion) contra un gradiente de concentración. En el transporte activo primario, sin la hidrólisis de ATP, el cambio conformacional no es favorable. La entalpía de la hidrólisis de ATP impulsa el cambio de energía de Gibbs a favor del cambio conformacional que empuja la molécula a través de la membrana (Goldfarb, 2011).

La bomba de transporte activo primario conocida como bomba de Na^+/K^+ ATPasa, es el ejemplo más estudiado. Mediante ella, se mueven iones Na^+ y K^+ a través de la membrana plasmática, con gasto de energía que se deriva de la hidrólisis del ATP. Las Na^+/K^+ ATPasas involucran la transferencia de 3 iones Na^+ hacia afuera y 2 iones K^+ hacia adentro a través de la membrana plasmática (Figura 41), y esta transferencia de carga desequilibrada contribuye al mantenimiento y la separación de la carga a través de la membrana plasmática (Misra, 2017).

Figura 41. Bomba Na^+/K^+ ATPasa



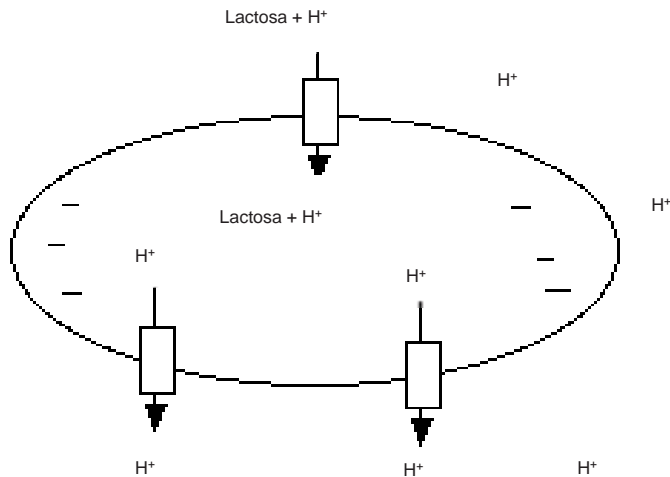
Fuente: Alberts *et al.*, 2017.

Transporte activo secundario

En esta categoría de transporte activo a través de las membranas celulares, la proteína transportadora se combina con el movimiento de iones a través del gradiente electroquímico. El movimiento de iones tiene lugar en su gradiente

electroquímico con el posterior movimiento ascendente de otros iones y moléculas contra el gradiente de concentración. Estos movimientos también se conocen como transporte acoplado a iones, ya que ambos iones están acoplados con la proteína de transferencia mientras se mueven en la dirección juntos o contra el gradiente de concentración del otro (Figura 42). En el caso del transporte activo, la energía impulsora para el transporte iónico es proporcionada por la hidrólisis de ATP. Sin embargo, en el transporte activo secundario, el gradiente de concentración genera esta energía impulsora a través de la membrana (Misra, 2017).

Figura 42. Gradiente de protones (H^+) entre ambos lados de la membrana

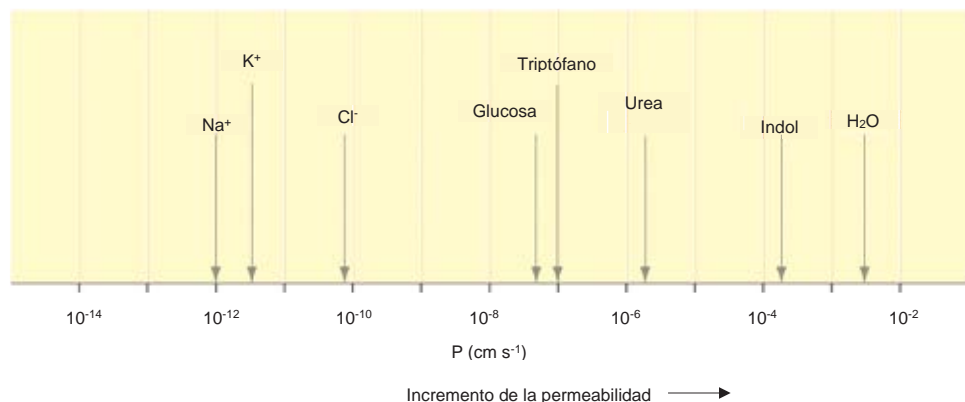


Potencial de membrana

La membrana celular es una bicapa lipídica y su composición de las membranas celulares varía entre los tipos celulares y las condiciones de crecimiento, pero en general el componente principal son los fosfolípidos. Los fosfolípidos son moléculas anfipáticas; es decir, tienen tanto un grupo de cabeza polar como una porción de ácido graso hidrófobo (Capítulo 3). Debido al núcleo hidrofóbico central de la bicapa, la membrana celular es en gran medida impermeable a los iones y moléculas polares. En contraste, el agua atraviesa las membranas mucho más fácilmente. La permeabilidad de las moléculas pequeñas varía en varios órdenes de magnitud y se correlaciona con la solubilidad de cada molécula en solventes no polares en relación con el agua (Figura 43).

La célula utiliza esta capacidad para controlar las concentraciones relativas de iones para construir gradientes de iones a través de la membrana celular para muchos procesos metabólicos (Allen, 2008).

Figura 43. Permeabilidad de una membrana para diferentes tipos de moléculas

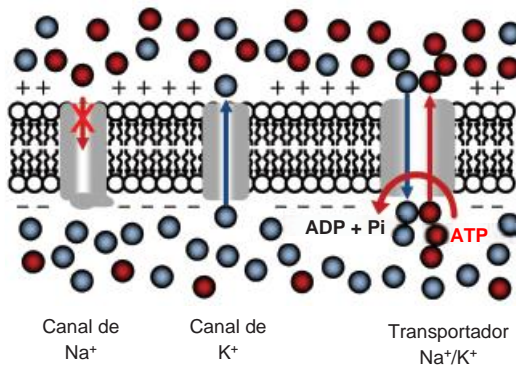


Fuente: Allen, 2008.

Una membrana celular típica mantiene un potencial transmembranal del orden de 100 mV. Sin embargo, el valor de los potenciales de membrana varía considerablemente entre varios tipos de membranas, por ejemplo, membranas celulares normales, membranas celulares cancerosas, membranas mitocondriales, entre otras. En las regiones celulares, interiores y exteriores, existen condiciones eléctricas representadas por potenciales eléctricos. Los potenciales eléctricos de ambas regiones dependen principalmente de los constituyentes que comprenden las regiones. Los fluidos en ambos lados de la membrana principalmente lipídica contienen altas concentraciones de varios iones, tanto cationes como aniones. Entre los cationes, sodio (Na⁺), potasio (K⁺) y calcio (Ca²⁺), mientras que el cloruro (Cl⁻) es el anión más importante. Aunque existen cationes y aniones en las regiones interior y exterior de una célula, las concentraciones de iones de sodio y cloruro en el exterior son más altas que en el interior. Del mismo modo, los iones de potasio existen con una concentración más alta en la región interior que la región exterior de una célula. La región interior se caracteriza importantemente por una presencia dominante de aniones de proteínas (Ashrafuzzaman y Tuszynski, 2012).

La célula controla el equilibrio de iones a través de ciertas proteínas presentes en la membrana, llamadas transportadores y canales. Por ejemplo, en prácticamente todas las células animales, el líquido que rodea las células tiene concentraciones de iones que son diferentes de las que se encuentran en la célula. Típicamente, las concentraciones fuera de la célula están a 140 mM para Na^+ y 5 mM para K^+ . Sin embargo, las concentraciones dentro de las células se mantienen a concentraciones de 10 mM para Na^+ y 100 mM para K^+ . Este equilibrio es mantenido por varias proteínas, como el transportador antiport de Na^+/K^+ , que bombea dos iones de potasio a la célula mientras transfiere tres iones de sodio fuera de la célula (Allen, 2008), a expensas de la hidrólisis de ATP (Figura 44).

Figura 44. Potencial de membrana de una neurona en reposo



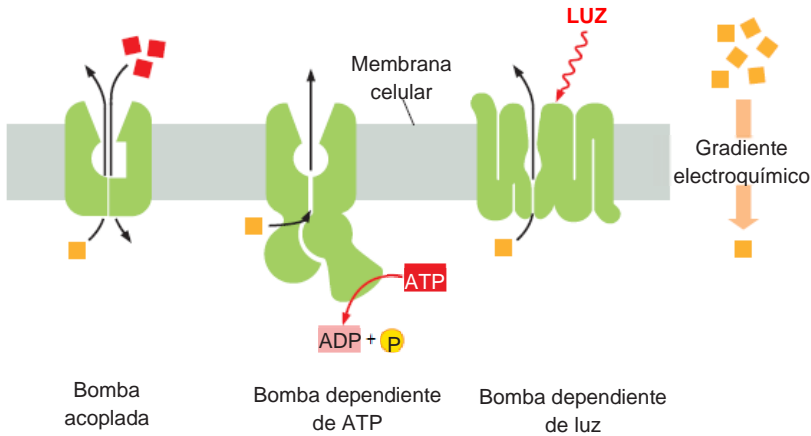
Fuente: Klostermeier y Rudolph, 2017.

TIPOS DE MOLÉCULAS DE TRANSPORTE

Se puede usar un gradiente de cualquier soluto a través de una membrana, como el gradiente electroquímico de Na^+ generado por la bomba de Na^+ , para mover el transporte activo de una segunda molécula. El movimiento del primer soluto a favor de su gradiente proporciona energía para impulsar el transporte del segundo soluto contra la corriente. Los transportadores activos que funcionan de esta manera se denominan bombas acopladas (Figura 45). Pueden acoplar el movimiento de un ion inorgánico al movimiento de otro, el movimiento de un ion inorgánico al de una molécula orgánica pequeña, o el movimiento de una molécula orgánica pequeña al movimiento de otra. Si la bomba mueve los dos solutos en la misma dirección a través de la membrana, es denominado simporte. Si los desplaza en direcciones opuestas, es llamado antiporte.

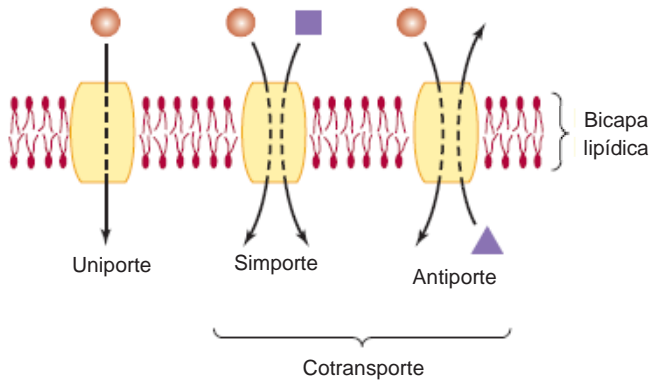
Un portador que transporta solo un tipo de soluto a través de la membrana (y, por lo tanto, no es un portador acoplado) se denomina uniporte (Figura 46) (Alberts *et al.*, 2017).

Figura 45. Formas en que las bombas realizan el transporte activo



Alberts *et al.*, 2017.

Figura 46. Tipos de sistemas de transporte



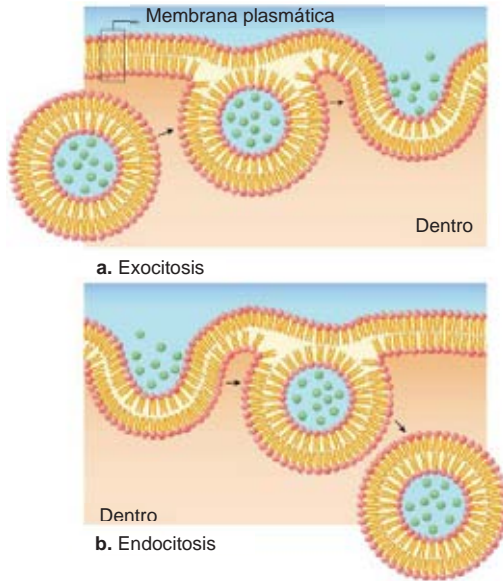
Fuente: Rodwell *et al.*, 2016.

TRANSPORTE GRUESO: TRANSPORTE MEDIADO POR VESÍCULAS

Además del transporte pasivo y el transporte activo, ciertas sustancias entran y salen de las células a través de la formación de bolsas en la membrana plasmática. Cuando esas bolsas se forman por invaginaciones de la membrana y abarcan materiales externos, hablamos de endocitosis (del griego endos, interior, y

kytos, celular). Cuando las bolsas presentes dentro de la célula se fusionan con la membrana y eliminan su contenido al ambiente externo, hablamos de exocitosis (exago, exterior y kitos, de la célula) (Amabis y Martho, 2010) (Figura 47).

Figura 47. Transporte a granel



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Los tres tipos de endocitosis son: la fagocitosis, la pinocitosis y la endocitosis mediada por receptor.

Fagocitosis (alimentación celular)

implica la ingestión de partículas grandes, como microorganismos y desechos celulares, a través de grandes vesículas llamadas fagosomas (generalmente > 250 nm de diámetro) (Alberts *et al.*, 2010).

Pinocitosis

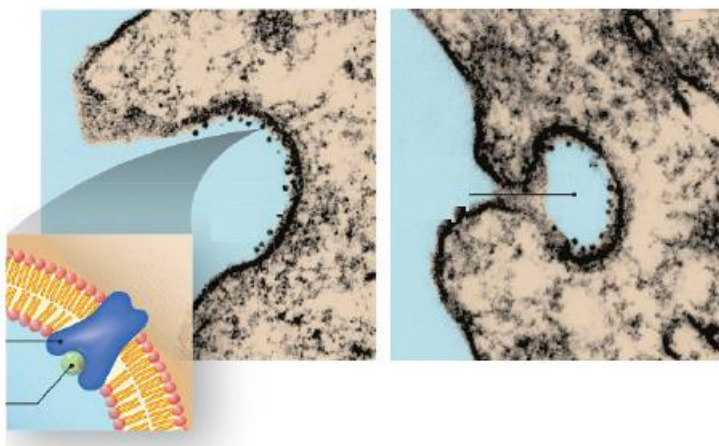
También denominada “beber celular”, es la ingestión de fluidos extracelulares a través de pequeñas vesículas (< 150 nm de diámetro) formadas a partir de la membrana plasmática (Pollard *et al.*, 2016).

Endocitosis mediada por receptor

Es una forma de pinocitosis bastante específica, ya que utiliza una proteína receptora para reconocer moléculas compatibles y llevarlas a la célula. Las mo-

léculas como las vitaminas, las hormonas peptídicas o las lipoproteínas pueden unirse a receptores específicos, que se encuentran en ubicaciones especiales en la membrana plasmática. Esta ubicación es llamada hoyo recubierto, porque hay una capa de proteína en el lado citoplasmático del hoyo (Figura 48). Una vez formada, la vesícula no está recubierta y puede fusionarse con un lisosoma. Cuando está vacío, una vesícula usada se fusiona con la membrana plasmática, y los receptores regresan a su ubicación anterior (Mader y Windelspecht, 2018).

Figura 48. Endocitosis mediada por receptor



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Algunos aspectos de la regulación osmótica en la escala zoológica

OSMORREGULACIÓN

El término se utiliza para designar los procesos, relacionados con la presión osmótica, mediante los cuales los organismos controlan las concentraciones de solutos y el equilibrio de la ganancia y pérdida de agua (Reece *et al.*, 2015).

AMBIENTES OSMÓTICOS Y ANIMALES

La diversidad de mecanismos existentes para el control de agua y solutos, refleja los desafíos osmorreguladores variados y a menudo severos que plantea el entorno de un animal. Las condiciones áridas del desierto, por ejemplo, pueden agotar rápidamente el agua del cuerpo de un animal. Aunque viven en un am-

biente completamente diferente, los animales marinos también enfrentan deshidratación potencial. El éxito de estos animales depende de conservar el agua y, en el caso de las aves marinas y los peces, eliminar el exceso de sales. Los animales de agua dulce enfrentan un desafío diferente: un ambiente que amenaza con diluir sus fluidos corporales. Estos animales sobreviven conservando solutos y absorbiendo las sales circundantes. Al proteger sus fluidos internos, los animales deben lidiar con el amoníaco, un metabolito tóxico producido por la degradación de las moléculas que contienen nitrógeno, especialmente proteínas y ácidos nucleicos. Varios mecanismos diferentes se han convertido en excreción, un proceso que libera al cuerpo de metabolitos de nitrógeno y otros productos metabólicos de desecho (Reece *et al.*, 2015).

Los problemas para mantener concentraciones constantes de agua y solutos varían con el medio y son completamente diferentes en el agua de mar, agua dulce y el medio terrestre. Por lo tanto, es conveniente considerar estos medios por separado. Los principales problemas fisiológicos en cada uno serán analizados, y se discutirá acerca de la forma como los diferentes animales resuelven sus problemas. Inicialmente, se abordarán los animales acuáticos y, posteriormente los terrestres (Schmidt-Nielsen, 2013).

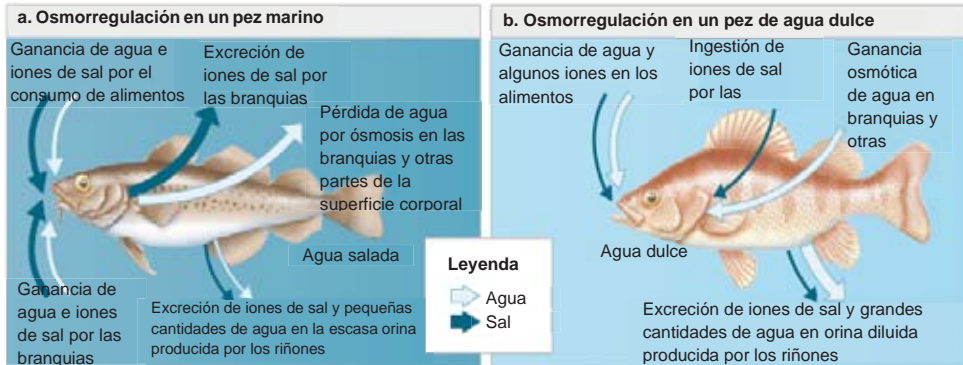
Regulación de la composición del líquido corporal en animales acuáticos

En animales acuáticos, especialmente animales marinos y estuarinos, las variaciones en la salinidad media pueden dar lugar a variaciones en las concentraciones iónicas y osmóticas de sangre y fluidos extracelulares. Los animales marinos hiposmóticos están sujetos al flujo de entrada de agua y al flujo de salida de iones, mientras que los animales de agua dulce, que son hiperosmóticos, están sujetos al flujo de entrada de agua y al flujo salida de iones, alterando la concentración osmótica (CO) de sangre y fluidos tisulares. Hay dos patrones básicos de respuesta animal a tales variaciones en la salinidad, a saber: la osmoconformación o regulación anisosmótica del fluido extracelular (RAFE), que mantiene el líquido extracelular constantemente independiente la salinidad del ambiente circundante, y la osmoregulación o regulación isosmótica del líquido intracelular (RILI), que mantiene el líquido intracelular isosmótico en relación con el líquido extracelular, que a su vez varía con las variaciones en el entorno externo. En el primer caso, el CO de la sangre, hemolinfa o líquidos extracelulares varía linealmente con el CO del medio. En el segundo caso, el CO permanece constante a pesar de las variaciones en la salinidad del medio. Entre estos dos casos extremos, osmoregulación y osmoconformación, ocurren respuestas intermedias (Salomão, 2006).

Animales marinos

La mayoría de los animales marinos son osmoconformadores. Su osmolaridad es la misma que el agua de mar. Por lo tanto, no enfrentan desafíos sustanciales en el equilibrio del agua. Sin embargo, como difieren considerablemente del agua de mar en concentraciones específicas de soluto, estos animales necesitan transportar activamente estos solutos para mantener la homeostasis. Por ejemplo, aunque las concentraciones de iones de magnesio (Mg^{2+}) en el agua de mar son 50 mM (milimolar o 10^{-3} mol/L), los mecanismos homeostáticos en la langosta (*Homarus americanus*) dan como resultado una concentración de Mg^{2+} inferior a 9 mM en su hemolinfa (líquido circulatorio). Muchos vertebrados y algunos invertebrados marinos son osmorreguladores. Para la mayoría de estos animales, el océano es un ambiente fuertemente deshidratante. Por ejemplo, los peces marinos como el bacalao en la Figura 49a pierden constantemente agua por ósmosis. Estos peces equilibran la pérdida de agua al beber grandes cantidades de agua de mar; A través de las branquias y los riñones, eliminan las sales ingeridas. Una estrategia osmorreguladora distinta se presenta en los tiburones y en la mayoría de los otros condriictios (animales cartilaginosos) (Reece *et al.*, 2015).

Figura 49. Osmorregulación en peces óseos marinos y de agua dulce: una comparación



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

Al igual que los “peces óseos” (como nos referiremos colectivamente en esta sección como peces con aletas radiadas y peces con aletas lobuladas), los tiburones tienen una concentración de sal interna mucho menor que el agua de mar. De esta manera, la sal tiende a difundirse del agua a sus cuerpos, especialmente a través de las branquias. Sin embargo, a diferencia de los peces

óseos, los tiburones marinos no son hipostómicos con respecto al agua de mar. La explicación es que los tejidos de tiburones contienen altas concentraciones de urea, un producto residual nitrogenado del metabolismo de proteínas y ácidos nucleicos. Los fluidos corporales de tiburón también contienen óxido de trimetilamina (OTMA), la molécula orgánica que protege a las proteínas del daño causado por la urea. Juntas, las sales, la urea, el OTMA y otros compuestos que se mantienen en los fluidos corporales de los tiburones producen una osmolaridad muy cercana a la del agua de mar. Por esta razón, los tiburones a menudo se consideran osmoconformadores. Sin embargo, dado que la concentración de solutos en sus fluidos corporales es en realidad un poco más de 1,000 mOsm/L, el agua ingresa lentamente al cuerpo del tiburón por ósmosis y alimentos (los tiburones no beben). Esta pequeña afluencia de agua es eliminada por la orina producida por los riñones del tiburón. La orina también elimina parte de la sal que se difunde en el cuerpo del tiburón; el resto se pierde en las heces o es secretado por una glándula especializada (Schmidt-Nielsen, 2013).

Animales de agua dulce

Los problemas de osmorregulación de los animales de agua dulce son opuestos a los de los animales marinos. Los fluidos corporales de los animales de agua dulce deben ser hiperosmóticos porque sus células no pueden tolerar concentraciones de sal tan bajas como las de los lagos o ríos. Al tener líquidos internos con una osmolaridad más alta que el entorno, los animales de agua dulce enfrentan el problema de la ganancia de agua por osmosis y la pérdida de sal de difusión. Muchos animales de agua dulce, incluidos los peces óseos como la perca en la Figura 49b, resuelven el problema del equilibrio del agua apenas bebiendo agua y excretando grandes cantidades de orina muy diluida. Al mismo tiempo, las sales perdidas por difusión y orina son reemplazadas por alimentos. Los peces de agua dulce también reponen sales por absorción por las branquias (Reece *et al.*, 2015).

Regulación de la composición del líquido corporal en los vertebrados anfibios

Con respecto a la regulación osmótica, los anfibios son bastante similares a los peces teleósteos. Prácticamente todos los anfibios son animales de agua dulce, y en los adultos la piel sirve como el principal órgano de osmoregulación. Cuando el animal está en el agua, hay una entrada osmótica de agua, que nuevamente se excreta como orina altamente diluida. Sin embargo, hay cierta pérdida de solutos a través de la orina y la piel. Esta pérdida se equili-

bra con la absorción activa de sal del medio altamente diluido. El mecanismo de transporte se encuentra en la piel adulta y la piel de rana se ha convertido en un modelo bien conocido para los estudios de transporte de iones activos (Schmidt-Nielsen, 2013).

Regulación de la composición del líquido corporal en los vertebrados terrestres

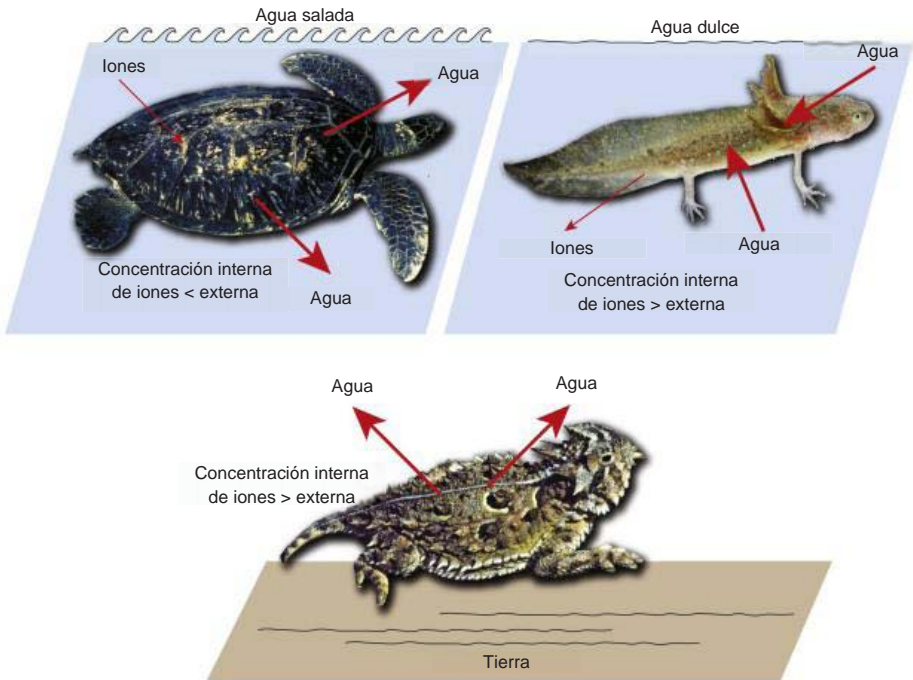
La amenaza de deshidratación es un problema regulatorio importante para las plantas y animales terrestres. Las adaptaciones que reducen la pérdida de agua son críticas para la supervivencia en ambientes terrestres. Debido a que la cutícula cerosa contribuye al éxito de las plantas terrestres, la cobertura corporal de la mayoría de los animales terrestres ayuda a prevenir la deshidratación. Algunos ejemplos son las capas de cera de los exoesqueletos de insectos, los caparazones de los caracoles terrestres y las capas de células cutáneas muertas y queratinizadas que cubren la mayoría de los vertebrados terrestres, incluidos los humanos. Muchos animales terrestres, especialmente los habitantes del desierto, son nocturnos, lo que reduce la pérdida de agua por evaporación debido a la temperatura más baja y la mayor humedad del aire nocturno. A pesar de estas y otras adaptaciones, la mayoría de los animales terrestres pierden agua a lo largo de muchas rutas: en orina y heces, en la piel y en las superficies de los órganos de intercambio de gases. Los animales terrestres mantienen su equilibrio hídrico al beber y comer alimentos húmedos, así como al producir agua metabólicamente a través de la respiración celular. Muchos animales del desierto están tan bien adaptados para minimizar la pérdida de agua que pueden sobrevivir largos períodos sin beber. Los camellos, por ejemplo, pueden perder el 25% de su agua corporal y sobrevivir (Reece *et al.*, 2015).

Órganos osmorreguladores

La osmorregulación, el control del equilibrio de agua y sal, presenta diferentes desafíos para los organismos que viven en agua dulce, agua salada y ambientes aéreos o terrestres (Figura 50). Muchas estructuras y órganos están involucrados en la osmorregulación, incluida la piel, las branquias, el tracto digestivo, los riñones y la vejiga (Vitt y Caldwell, 2013).

En agua dulce, un anfibio o reptil es hiperosmótico. La concentración iónica del cuerpo es mayor que la del medio ambiente, y si no se regula, el agua se mueve, las células se hinchan y posiblemente explotan, y los iones se diluyen demasiado. La hidratación excesiva se puede evitar de varias maneras. Se puede disminuir la permeabilidad de la piel o aumentar el gasto urinario, aunque se deben conservar

Figura 50. Desafíos osmóticos de anfibios y reptiles en agua salada, agua dulce y en tierra



Fuente: Vitt y Caldwell, 2013.

las sales. Las especies marinas o salobres enfrentan el desafío opuesto. Son hiposmóticos en relación con su entorno. La concentración iónica del cuerpo es menor que la del ambiente; por lo tanto, el agua sale si no está regulada, causando deshidratación y una concentración de sales en el fluido corporal. La deshidratación puede evitarse disminuyendo la permeabilidad de la piel y reduciendo la cantidad de agua en la orina, aunque los desechos nitrogenados aún deben eliminarse antes de alcanzar niveles tóxicos. Las especies terrestres también corren el riesgo de deshidratarse, pero por la evaporación en lugar de la pérdida osmótica de agua. Contrarrestan este problema fisiológicamente de manera similar a las especies marinas. La física básica de la pérdida y ganancia de agua es bastante simple, pero los mecanismos por los cuales los anfibios y los reptiles logran la osmorregulación son variados y a menudo complejos (Vitt y Caldwell, 2013).

Los órganos osmorreguladores son órganos especializados que participan en el mantenimiento de la homeostasis iónica y osmótica frente a la perturbación osmótica, así como en la excreción de productos de desecho endobióticos y

exobióticos (Dawson y Lui, 2009). Los órganos específicos que median estos procesos pueden variar entre diferentes grupos de animales; sin embargo, la base molecular y el mecanismo específico del transporte de solutos y agua a menudo muestran un patrón altamente convergente/homólogo en diferentes tipos de epitelios. En general, se han desarrollado dos tipos de sistemas mediante los cuales tiene lugar el proceso inicial de formación de orina i) el tipo de filtración-reabsorción y ii) el tipo de secreción-reabsorción (Halberg, 2012).

El riñón

En los vertebrados y algunos otros cordados, un órgano especializado llamado riñón actúa sobre la osmorregulación y la excreción. Al igual que los órganos excretores de la mayoría de los filum animales, los riñones consisten en túbulos. Los numerosos túbulos de estos órganos compactos están dispuestos de manera muy organizada y están estrechamente asociados con una red de capilares. El sistema excretor de vertebrados también incluye conductos y otras estructuras que transportan la orina desde los túbulos fuera de los riñones y finalmente desde el cuerpo. En general, los riñones vertebrados no están segmentados. Sin embargo, los peces brujas, que son vertebrados sin mandíbula, tienen riñones con túbulos excretores segmentados. En un riñón de mamífero, la producción de orina hiperosmótica solo es posible debido al gasto considerable de energía para el transporte activo de solutos contra gradientes de concentración. Los nefrones, especialmente las asas de Henle, pueden considerarse máquinas que consumen energía y producen un gradiente de osmolaridad adecuado para extraer agua del filtrado en el conducto colector. Los solutos principales que afectan la osmolaridad son NaCl, que se concentra en la médula renal por el asa de Henle, y la urea, que cruza el epitelio del conducto colector en la médula interna (Reece *et al.*, 2015).

En otros organismos

Protozoarios: osmorregulan mediante vacuolas contráctiles, que excretan activamente el agua de la célula para contrarrestar el fluido absorbido por la ósmosis de su entorno. La cantidad de vacuolas contráctiles depende de la especie y varía de una a muchas (Kumar, 2017).

Insectos y otros artrópodos terrestres: tienen órganos llamados túbulos de Malpighi que eliminan los residuos nitrogenados y también actúan sobre la osmorregulación.

Gusanos planos (phylum Platyhelminthes): los sistemas excretores consisten en unidades llamadas protonefridios. Estos sistemas también se encuentran en rotíferos, algunos anélidos y larvas de moluscos, entre otros.

Taller de biofísica: transporte a través de membranas

¿Cuáles son las principales funciones biológicas del agua?

¿Cómo se clasifican las soluciones según su tonicidad comparativa?

¿Qué indican los términos hipoosmótico, isoosmótico e hiperosmótico?

¿Qué ventajas tiene para las células poseer membranas de permeabilidad selectiva?, explique.

Indique las características que distinguen el transporte mediado del no mediado.

¿Por qué la difusión facilitada es más rápida que la difusión simple cuando la concentración de soluto es baja?

La membrana celular contiene canales y bombas que ayudan a transportar materiales a través de las membranas. ¿De qué están hechos?

Cuando las células animales o vegetales se colocan en agua, el agua ingresa a la célula.

a. ¿Cuál es el término utilizado para describir este movimiento dentro de una célula?

b. Las células animales que se colocan en el agua se hinchan y, en algunos casos, estallan. ¿Por qué las células vegetales no estallan en esta situación?

La concentración de iones de sodio, Na^+ , en el plasma sanguíneo humano es de aproximadamente 150 mmol/L. En el citosol de los glóbulos rojos, la concentración de estos iones es de aproximadamente 30 mmol/L. Explique cómo se mantiene esta diferencia de concentración.

Desde el punto de vista biológico y considerando la membrana celular, ¿Cómo se puede decir el proceso de filtración?

Haga un diagrama y nombre cuatro mecanismos que utilizan las células para transportar materiales a través de la membrana citoplasmática. Observe cuándo se necesitan energía y compuestos adicionales para que funcione cualquiera de estos mecanismos.

¿Qué son las acuaporinas?, ¿Cuál es su función?, ¿En qué consiste la crenación?

¿Qué le sucede a una célula vegetal cuando es colocada en un medio acuoso cuya concentración de azúcares es inferior en relación a la concentración de moléculas de azúcar dentro de la célula?

Una molécula de oxígeno entra en contacto con el exterior de la bicapa lipídica de una célula. ¿Qué proceso permitiría que la molécula se moviera hacia la célula?, explique.

Utilizando un cuadro comparativo establezca las diferencias entre difusión simple, difusión facilitada y transporte activo.

¿Cuál es la diferencia entre pinocitosis y la fagocitosis?, ¿Cuál es la importancia de ambos procesos para la célula?

¿Qué es la homeostasis? ¿Cuáles son los sensores, controladores y efectores de la homeostasis?

Defina: organismos osmorreguladores y organismos osmoconformadores, explique el mecanismo de la osmorregulación e indique la importancia de la osmorregulación para los organismos acuáticos.

¿Cómo participan las sales minerales, las biomoléculas y otras partículas en la regulación osmótica?

Indique el nombre de algunos transportadores de electrones de importancia biológica

¿En qué consiste la ósmosis inversa?, explique. ¿Para qué podría utilizarse este proceso en la zona costera del Departamento de La Guajira?

CAPÍTULO 5

Biomoléculas

Parece que algún día se podrá comprender la vida en términos de las moléculas que forman a los organismos. Además, al tratar de describir el desarrollo de la vida, rápidamente entramos a los terrenos de una tierra ruda y primitiva. De manera que, aunque todavía no podemos decir con exactitud lo que es la vida, estamos obligados a realizar un estudio más amplio acerca de las moléculas de la vida y su comportamiento.

Robert A. Wallace, 1999

Biomoléculas

Las biomoléculas son moléculas que participan en el mantenimiento y los procesos metabólicos de todos los organismos vivos (Bhutani, 2010).

CARBONO: EL MARCO DE LAS MOLÉCULAS BIOLÓGICAS

El marco de las moléculas biológicas consiste predominantemente en átomos de carbono unidos a otros átomos de: carbono, oxígeno, nitrógeno, azufre, fósforo o hidrógeno. Debido a que cada carbono puede formar hasta cuatro enlaces covalentes, las moléculas que contienen carbono pueden formar cadenas rectas, ramificadas y anillos, entre otras (Mason *et al.*, 2017). El hidrógeno puede formar uno de esos enlaces al contribuir con su único electrón a la formación de un par de electrones. El oxígeno, con dos electrones desapareados en su capa externa, puede participar en dos enlaces covalentes, y el nitrógeno, que tiene tres electrones no compartidos, puede formar tres de tales enlaces covalentes. Además, C, N y O pueden compartir dos pares de electrones para formar dobles enlaces entre sí dentro de biomoléculas, una propiedad que mejora su versatilidad química. El carbono y el nitrógeno pueden incluso compartir tres pares de electrones para formar enlaces triples (Garrett y Grisham, 2017).

CONSTRUCCIÓN DE ESTRUCTURAS MOLECULARES

Más del 99% del cuerpo humano está formado de 6 elementos, es decir, O, C, H, N, Ca y P. Además, está compuesto por aproximadamente 60% de agua, 15% de proteínas, 15% de lípidos, 2% de carbohidratos y 8% de minerales. Las estructuras moleculares en los organismos se construyen a partir de 30 pequeños precursores, a veces llamados alfabetos de la bioquímica. Estos son 20 aminoácidos, 2 purinas, 3 pirimidinas, azúcares (glucosa y ribosa), palmitato, glicerol y colina (Vasudevan *et al.*, 2013).

La arquitectura de las grandes moléculas biológicas juega un papel esencial en su función. Al igual que el agua, las moléculas orgánicas simples, las moléculas biológicas grandes exhiben propiedades únicas derivadas de la disposición ordenada de sus átomos (Reece *et al.*, 2015).

Las macromoléculas biológicas se agrupan tradicionalmente en carbohidratos, ácidos nucleicos, proteínas y lípidos. En muchos casos, estas macromoléculas son polímeros. Un polímero es una molécula larga construida al unir una gran cantidad de subunidades químicas pequeñas y similares llamadas monómeros. Son como vagones de ferrocarril unidos para formar un tren. La naturaleza de un polímero está determinada por los monómeros utilizados para construir el polímero. Por ejemplo, los carbohidratos complejos como la celulosa son polímeros compuestos de azúcares simples en forma de anillo. Los ácidos nucleicos (DNA y RNA) son polímeros de nucleótidos, y las proteínas son polímeros de aminoácidos (Mason *et al.*, 2017).

Carbohidratos

Químicamente, los carbohidratos (griego: *sakcharon*, azúcar) son aldehídos o cetonas procedentes de los alcoholes polihídricos superiores, o compuestos derivados de estos que se producen mediante la hidrólisis (Vasudevan *et al.*, 2013). Cuando se acuñó la palabra carbohidrato, originalmente se refería a compuestos de la fórmula general $C_n(H_2O)_n$. Sin embargo, solo los azúcares simples, o monosacáridos, se ajustan exactamente a esta fórmula. Los otros tipos de carbohidratos, oligosacáridos y polisacáridos, se basan en los monosacáridos y tienen fórmulas generales ligeramente diferentes (Campbell y Farrell, 2015).

Los hidratos de carbono son compuestos orgánicos constituidos por C, H y O en una proporción de aproximada de 1:2:1, respectivamente (Postlethwait y Hopson, 2006). Por contener estos 3 bioelementos primarios, se les conoce como compuestos ternarios. Además, pueden contener en su estructura molecular N, S o P.

IMPORTANCIA Y FUNCIÓN

Nuestro planeta no necesita importar material de ningún lado para mantener la vida. Los elementos y productos químicos presentes en la tierra se organizan y reorganizan con cada generación de seres vivos. En otras palabras, la materia orgánica se recicla continuamente. Sin embargo, la energía necesaria para formar toda esta materia orgánica debe importarse desde el espacio exterior, desde el sol. La energía solar es capturada por las algas y las plantas, que la utilizan para producir moléculas de glúcidos. Estas sustancias conservan, en forma de energía química, gran parte de la energía utilizada en su producción (Amabis y Martho, 2010).

Los glúcidos, como también se denominan a los carbohidratos, se encuentran entre las moléculas de almacenamiento de energía más importantes, y exis-

ten en varias formas diferentes (Mason *et al.*, 2017), siendo consideradas la principal e inmediata fuente de energía para los seres vivos y están presentes en muchos tipos de alimentos. Además de tener una función energética, los carbohidratos ejercen lo que los bioquímicos llaman función plástica o estructural, ya que participan en la arquitectura corporal de los seres vivos (Amabis y Martho, 2010), como por ejemplo en las plantas, los hongos y algunos artrópodos.

CLASIFICACIÓN

Los criterios de clasificación pueden ser múltiples; el mencionado a continuación (Figura 52) obedece a la capacidad de hidrólisis en sus unidades estructurales, en este caso los monosacáridos.

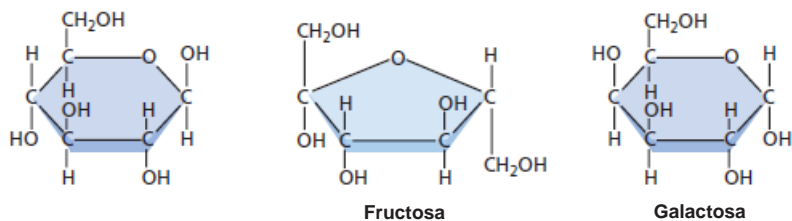
Monosacáridos

Los monosacáridos (del griego: *mono*, uno) son el grupo más simple de carbohidratos y a menudo se los denomina azúcares simples. Tienen la fórmula general $C_n(H_2O)_n$, y no pueden hidrolizarse más. Los monosacáridos se dividen en diferentes categorías, según el grupo funcional y la cantidad de átomos de carbono (Satyanarayana y Chakrapani, 2017). De acuerdo al grupo funcional se clasifican en aldosas y cetosas, mientras que de acuerdo al número de átomos de carbono se suelen clasificar en triosas (3C), tetrasas (4C), pentosas (5C), hexosas (6C), heptosas (7C), entre otras, resaltando a las triosas como los monosacáridos más simples. Sin embargo, en la literatura también se reporta la existencia de monosacáridos denominados diosas (2C) pero son estructuralmente inestables.

Los monosacáridos más comunes son glucosa, fructosa y galactosa (Figura 51), siendo la glucosa la fuente inmediata de energía que utilizan las células. La fructosa se encuentra en las frutas y es el más dulce de los monosacáridos. La galactosa se encuentra en la leche. Los 3 tienen la misma fórmula molecular, $C_6H_{12}O_6$, pero diferentes estructuras, siendo por tanto isómeros con propiedades ligeramente diferentes (Postlethwait y Hopson, 2006). Tanto la glucosa como la galactosa son aldosas, mientras que, la fructosa es una cetosa.

Muchos de los átomos de carbono a los cuales los grupos hidroxilo están conectados son centros quirales, lo que origina muchos estereoisómeros de azúcares encontrados en la naturaleza (Nelson y Cox, 2014).

Figura 51. Monosacáridos comunes

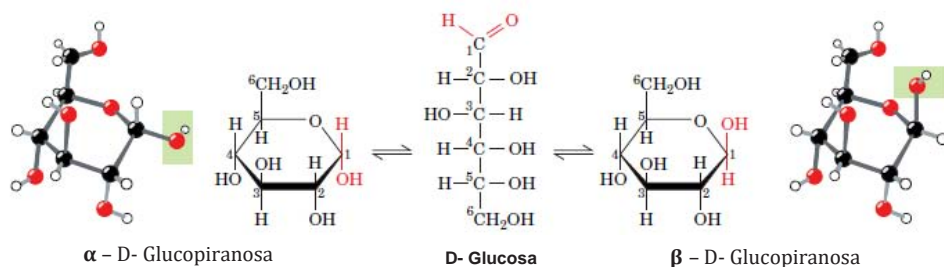


Fuente: Postlethwait y Hopson, 2006.

Formas anoméricas y conformaciones

Cuando un monosacárido se cicla, el carbono carbonílico, llamado carbono anomérico, se convierte en un centro quiral con dos configuraciones posibles. El par de estereoisómeros que difieren en la configuración en el carbono anomérico se denominan anómeros. En el anómero α , el grupo OH del carbono anomérico está en el lado opuesto del anillo de azúcar del grupo CH_2OH en el centro quiral que designa la configuración D o L (C_5 en hexosas). La otra forma se conoce como el anómero β (Figura 52) (Voet *et al.*, 2016).

Figura 52. Anómeros α y β



Fuente: Voet *et al.*, 2016.

Los azúcares pueden adoptar diferentes conformaciones. Una hexosa o pentosa dada puede asumir formas de piranosas o furanosas. En principio, las hexosas y azúcares más grandes pueden formar anillos de siete o más átomos, pero estos anillos rara vez se observan debido a la mayor estabilidad de los anillos de cin-

co y seis miembros. La tensión interna de los anillos de tres y cuatro miembros los hace menos estables que las formas lineales (Voet *et al.*, 2016).

Los Oligosacáridos (del griego “oligos”, pocos)

Son pequeñas cadenas formadas de 2 a 10 unidades monoméricas, unidas mediante enlaces glucosídicos.

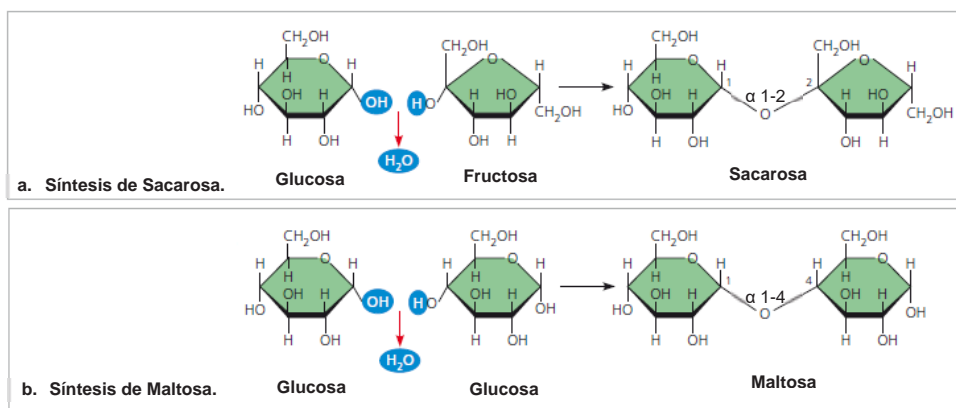
Existen 2 grupos de oligosacáridos importantes:

- Los disacáridos
- Las oligosacárinas

Disacáridos: están constituidos por dos unidades de monosacáridos unidas a través de un enlace glucosídico, que es un enlace covalente que se forma por una reacción de deshidratación. Algunos disacáridos importantes son: Sacarosa, Lactosa y Maltosa (Campbell y Farrell, 2015).

El disacárido más común es la sacarosa y está formado por una glucosa y una fructosa unidas mediante un enlace glucosídico (Figura 53a), mientras que la maltosa, también llamada azúcar de malta, es un disacárido constituido por la unión de dos moléculas de glucosa (Figura 53b) (Reece *et al.*, 2015).

Figura 53. Ejemplos de síntesis de disacáridos



Fuente: Reece *et al.*, 2015.

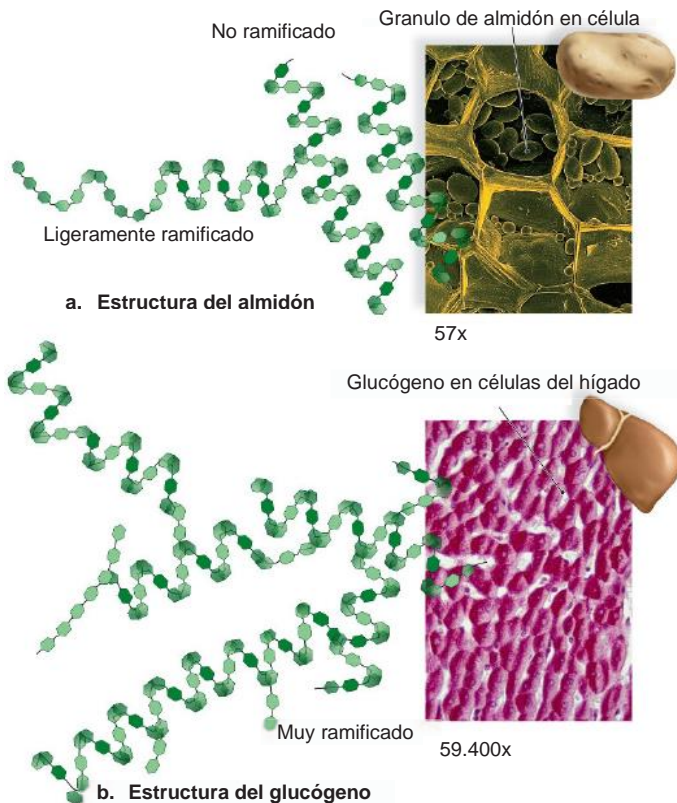
Oligosacárinas: Son un grupo especial de oligosacáridos que, debido a su organización particular, cumplen funciones hormonales en los vegetales. Entre las principales funciones regulatorias cabe citar el control de los principales procesos de la planta: crecimiento, desarrollo, reproducción y defensa contra

enfermedades, controlando además la supervivencia en el ambiente la formación y desarrollo de nuevas raíces (Bohiski, 1991).

Polisacáridos

Los polisacáridos son polímeros de más de 10 unidades monoméricas, generalmente glucosa (puede variar entre 11 y varios miles) unidos a través de enlaces α -glucosídicos. Algunos polisacáridos sirven como moléculas de almacenamiento de energía a corto plazo porque son mucho más grandes que los monosacáridos y son relativamente insolubles. Los polisacáridos no pueden pasar fácilmente a través de la membrana plasmática y se mantienen (almacenan) en el interior de la célula (Mader y Windelspecht, 2018). Algunos polisacáridos cumplen funciones de almacenamiento como el almidón y el glucógeno (Figura 54), mientras que otros cumplen funciones estructurales como es el caso de la celulosa en las plantas y la quitina en el exoesqueleto de algunos artrópodos.

Figura 54. Estructura del almidón y el glucógeno



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Los polisacáridos son sustancias muy complejas. Algunos son polímeros de un mismo monosacárido y son llamados **homopolisacáridos** (homoglicanos), por ejemplo, almidón, glucógeno, la celulosa, la quitina y los dextranos. Algunos contienen otros grupos distintos a los carbohidratos, como el ácido hexurónico, y se denominan **heteropolisacáridos** (heteroglicanos), por ejemplo, glicosaminoglicanos, el ácido hialurónico, los sulfatos de condroitina y queretano y la heparina (Chatterjea, 2010).

Lípidos

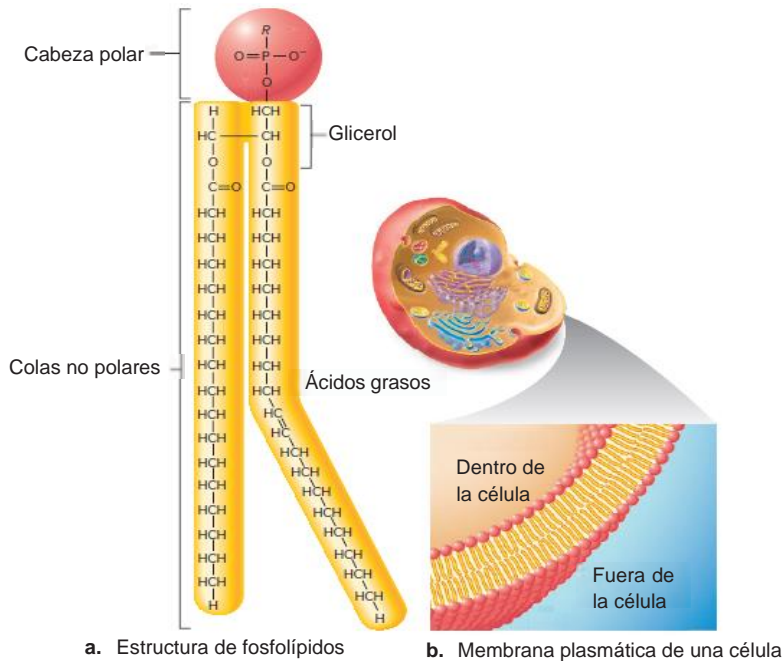
Son un conjunto de moléculas orgánicas no polares grandes cuya característica química principal es la insolubilidad en agua. Son ejemplos de lípidos: Las grasas, los aceites como los de aceitunas, maíz y coco, las ceras como la de las abejas y los oídos. ¡Incluso algunas vitaminas y el petróleo son lípidos! (Mason *et al.*, 2017). Adicionalmente, se resalta que son solubles en solventes orgánicos, como éter, benceno, tetracloruro de carbono, entre otros.

Los lípidos poseen una mayor proporción de átomos de C e H a átomos de O que los carbohidratos e incluyen triglicéridos, fosfolípidos, esteroides, ceras y pigmentos. Debido a que las moléculas lipídicas tienen mayor número de enlaces carbono-hidrógeno/g que otros compuestos orgánicos, almacenan más energía/g (Postlethwait y Hopson, 2006).

Se puede pensar que una molécula de fosfolípido tiene una “cabeza” polar en un extremo (el grupo fosfato) y dos “colas” largas y no polares en el otro (Figura 55a), es decir, son anfipáticas. Esta estructura es esencial para el funcionamiento de estas moléculas, aunque primero parezca paradójico. ¿Por qué una molécula necesitaría ser soluble en agua, pero también no soluble en agua? La formación de una membrana muestra las propiedades únicas de dicha estructura (Mason *et al.*, 2017). Debido a que los fosfolípidos tienen cabezas hidrofílicas y colas hidrofóbicas, tienden a organizarse de modo que las cabezas polares interactúen con el ambiente acuoso afuera y las colas no polares se amontonan hacia adentro lejos del agua. Entre dos compartimentos de agua, exterior e interior de una célula, los fosfolípidos se convierten en una bicapa (Mader y Windelspecht, 2018) (Figura 55b).

Los lípidos son la única clase de moléculas biológicas grandes que no son polímeros verdaderos y generalmente no son lo suficientemente grandes como para considerarse macromoléculas (Reece *et al.*, 2015).

Figura 55. Fosfolípidos de membrana



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

FUNCIONES DE LOS LÍPIDOS

Satyanarayana y Chakrapani (2017) indicaron que, los lípidos realizan varias funciones importantes:

- Son la reserva concentrada de combustible del cuerpo (triacilgliceroles).
- Los lípidos son los componentes de la estructura de la membrana y regulan la permeabilidad de la membrana (fosfolípidos y colesterol).
- Sirven como fuente de vitaminas liposolubles (A, D, E y K).
- Los lípidos son importantes como reguladores metabólicos celulares (hormonas esteroides y prostaglandinas).
- Los lípidos protegen los órganos internos, sirven como materiales aislantes y dan forma y apariencia suave al cuerpo.
- Transportadores de electrones, pigmentos fotosensibles (Nelson y Cox, 2014).

CLASIFICACIÓN DE LOS LÍPIDOS

Considerando el hecho de que posean o no ácidos grasos se suelen clasificar como lípidos saponificables y lípidos insaponificables, respectivamente.

1. *Lípidos saponificables*

Son los que se convierten en jabones mediante la saponificación.

A. **Lípidos Simples**

Son ésteres de ácidos grasos con alcoholes. Estos son principalmente de dos tipos:

Acilgliceroles

Son ésteres de ácidos grasos con glicerol, que son saponificables. A este grupo pertenecen las grasas y los aceites, cuya diferencia es solo física, siendo el aceite un líquido, mientras que la grasa es un sólido a temperatura ambiente (Satyanarayana y Chakrapani, 2017). De acuerdo al número de ácidos grasos constituyentes, se clasifican en:

Monoacilglicerol, con una molécula de ácido graso unida al glicerol.

Diacilgliceroles, contienen dos moléculas de ácidos grasos unidas al glicerol.

Triacilgliceroles, que poseen tres moléculas de ácidos grasos unidas al glicerol.

Céridos

Las ceras están formadas por una molécula de alcohol unida, mediante esterificación, a una o más moléculas de ácidos grasos (generalmente de cadena larga). Sin embargo, el alcohol presente no es glicerol, como en los glicéridos. Hay ceras que consisten en moléculas de alcohol de hasta 16 átomos de carbono en la cadena (Amabis y Martho, 2010).

El hecho de que las ceras sean altamente insolubles en agua las hace muy útiles para plantas y animales. Las hojas de muchas plantas tienen una superficie recubierta de cera, lo que las hace impermeables, evitando la pérdida de agua por la transpiración. Las ceras también pueden estar presentes en el revestimiento del cuerpo de los animales; pueden usarlos como material para la construcción de vivienda, como lo hacen las abejas.

B. **Lípidos Complejos (o compuestos)**

Son ésteres de ácidos grasos con alcoholes que contienen grupos adicionales como fosfato, base nitrogenada, carbohidrato, proteína, entre otros (Satyanarayana y Chakrapani, 2017). Se dividen en:

FOSFOLÍPIDOS

Contienen dos ácidos grasos unidos al esqueleto de glicerol, con el tercer espacio unido a una molécula fosforilada; contiene un extremo de “cabeza” hidrofílica polar (grupo fosfato) y un extremo de “cola” hidrofóbica no polar (ácidos grasos). Los fosfolípidos son componentes fundamentales de las membranas biológicas (Mason *et al.*, 2017).

GLUCOLÍPIDOS

En general, son lípidos que presentan carbohidratos unidos covalentemente (Reece *et al.*, 2015). Los glicolípidos hacen parte de las membranas biológicas.

LIPOPROTEÍNAS

Son complejos macromoleculares de lípidos con proteínas.

Además de los fosfolípidos, glucolípidos y lipoproteínas, también se incluyen dentro de la categoría de lípidos compuestos: glicerofofolípidos, esfíndofosfolípidos, sulfolípidos, aminolípidos y los lipopolisacáridos.

2. Lípidos insaponificables

Son los que no tienen la capacidad de formar jabones.

A. Derivados del isopreno

Terpenos: son lípidos de cadena larga que son componentes de muchos pigmentos biológicamente importantes, como la clorofila y el pigmento visual de la retina. El caucho también es un terpeno (Mason *et al.*, 2017).

B. Esteroides

Son lípidos que derivan del esterano y se caracterizan por un esqueleto carbónico compuesto por cuatro anillos fusionados. Los diferentes esteroides difieren en los grupos químicos unidos al conjunto de anillos (Reece *et al.*, 2015). Abarcan dos importantes grupos de compuestos: esteroleos y hormonas esteroideas. Por ejemplo, la testosterona y el estrógeno, funcionan como hormonas en animales multicelulares.

C. Prostaglandinas y Leucotrienos

Las prostaglandinas son un grupo de aproximadamente 20 lípidos que son ácidos grasos modificados, con dos “colas” no polares unidas a un anillo de 5 carbonos. Las prostaglandinas actúan como mensajeros químicos locales en muchos tejidos de vertebrados (Mason *et al.*, 2017).

A continuación, se detallan algunos aspectos de los ácidos grasos, los cuales son constituyentes importantes de algunos lípidos.

ÁCIDOS GRASOS

Son largas cadenas de grupos $-CH_2$ (cadenas de hidrocarburos) que terminan en un grupo carboxilo ($-COOH$). Dos ácidos grasos están unidos al esqueleto de glicerol en una molécula de fosfolípido (Mason *et al.*, 2017). La longitud de los ácidos varía de 4 a 36 carbonos (C_4 a C_{36}). En algunos ácidos grasos, esta cadena es totalmente saturada (no contiene enlaces dobles) y no ramificada; en otros, la cadena contiene una o más conexiones dobles. Algunos pocos contienen anillos de tres carbonos, grupos hidroxilo o ramificaciones de grupos metilos (Nelson y Cox, 2014). De particular importancia para la ingeniería ambiental se pueden mencionar los ácidos grasos volátiles (AGV) como el ácido acético, el propiónico y el butírico, los cuales son estudiados durante el tratamiento de las aguas residuales. Note que los 2 primeros están por debajo del número de carbonos indicado anteriormente como límite inferior.

Clasificación

Se conocen alrededor de 70 ácidos grasos que son clasificados en dos grupos:

Ácidos grasos saturados: solo poseen enlaces simples en su estructura uniendo los átomos de carbono, entonces la mayor cantidad posible de átomos de hidrógeno se unirá a la estructura carbónica. Esta estructura se describe como saturada por átomos de hidrógeno (Reece *et al.*, 2015). Son ejemplos de estos ácidos, el Láurico (12 C), el Palmítico (16 C) y el Araquídico (20 C).

Ácidos grasos insaturados: poseen uno o más enlaces dobles en su estructura, con un átomo de hidrógeno menos unido a cada enlace de carbono en el doble enlace, y sus moléculas presentan distorsiones o codos, con cambios de dirección en donde se encuentre un enlace doble. Casi todos los dobles enlaces de ácidos grasos naturales son dobles enlaces *cis*, que inducen la curvatura de la cadena de hidrocarburos cada vez que ocurren (Reece *et al.*, 2015). Son ejemplos el ácido araquidónico (20 C, cuatro dobles enlaces) y el oleico (18 C y un doble enlace).

Proteínas

Son biomoléculas de alto peso molecular formadas por una serie de α -aminoácidos unidos por un enlace peptídico. Por lo tanto, las proteínas son polímeros de las unidades monoméricas denominadas α -aminoácidos (Chatterjea, 2010).

Las proteínas son una clase diversa y abundante de biomoléculas, que constituyen más del 50% del peso seco de las células. Su diversidad, abundancia y versatilidad funcional reflejan el papel trascendental de las proteínas en casi todos los aspectos de la estructura y función celular (Garrett y Grisham, 2017).

Las proteínas contienen C, H, O y N como componentes primordiales, mientras que el azufre y el fósforo son componentes menores. El nitrógeno es característico de estas y el contenido medio de nitrógeno de las proteínas ordinarias es del 16 % p/p (Vasudevan *et al.*, 2013).

El análisis de una gran cantidad de proteínas obtenidas de prácticamente todas las fuentes imaginables ha demostrado que todas las proteínas están constituidas por los 20 aminoácidos “estándar”, los cuales se conocen como α -aminoácidos porque, con la excepción de la prolina, tienen un grupo amino primario y un grupo carboxilo unido al mismo átomo de carbono (la prolina tiene un grupo amino secundario) (Voet y Voet, 2013). No todas las proteínas contienen los 20 tipos de aminoácidos, pero la mayoría de las proteínas contienen la mayoría, si no todos, de los 20 tipos (Voet *et al.*, 2016). Además, la selenocisteína se ha identificado recientemente como el aminoácido 21 y se encuentra en ciertas proteínas (Satyanarayana y Chakrapani, 2017).

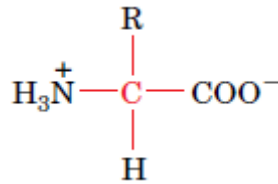
AMINOÁCIDOS

En su estructura general, los aminoácidos contienen un grupo amino y un grupo carboxilo, ambos unidos al carbono α (ubicado al lado del grupo carboxilo). El carbono α también se encuentra unido a un hidrógeno y al grupo de la cadena lateral (R). El grupo R determina la identidad del aminoácido particular (Campbell y Farrel, 2015).

Los grupos amino y carboxilo de los aminoácidos se ionizan fácilmente. A pH fisiológico ($\sim 7,4$), los grupos amino están protonados y los grupos carboxilo están en su forma de base conjugada (carboxilato). Por lo tanto, un aminoácido puede actuar como ácido y como base. Las moléculas como los aminoácidos, que llevan grupos cargados de polaridad opuesta, se conocen como iones dipolares o zwitteriones (Figura 56). Los aminoácidos, como otros compuestos iónicos, son más solubles en solventes polares que en solventes no polares (Voet *et al.*, 2016).

Los llamados aminoácidos proteínogénicos (Figura 57). Se pueden clasificar por sus características químicas (ácidos dicarboxílicos, aromáticos, estructuras cíclicas, sustancias que contienen azufre, etc.) o por la posibilidad de que los humanos los biosinteticen individualmente. Los aminoácidos esenciales son los

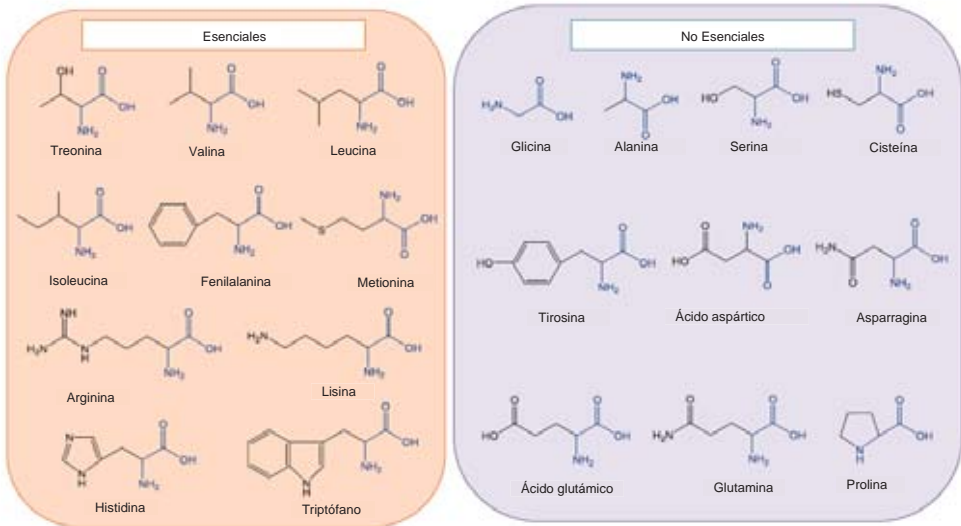
Figura 56. Un aminoácido dipolar o Zwitterion



Fuente: Voet *et al.*, 2016.

que los humanos no podemos sintetizar o los hacemos en pocas cantidades y por lo tanto, necesitan ser suministrados por los alimentos (Schwarzbauer y Jovančićević, 2016).

Figura 57. Aminoácidos proteinógenos separados en esenciales y no esenciales



Fuente: Schwarzbauer y Jovančićević, 2016.

En la Tabla 7 se indican los nombres y abreviaturas de los aminoácidos proteínicos.

Tabla 7. Nombres y abreviaturas de los aminoácidos comunes

Aminoácidos	Abreviatura de tres letras	Abreviatura de una letra
Alanina	Ala	A
Arginina	Arg	R
Asparragina	Asn	N
Ácido Aspártico	Asp	D
Cisteína	Cys o Cis	C
Ácido Glutámico	Glu	E
Glutamina	Gln	Q
Glicina	Gly	G
Histidina	Hys o His	H
Isoleucina	Ile	I
Leucina	Leu	L
Lisina	Lys o Lis	K
Metionina	Met	M
Fenilalanina	Phe o Fen	F
Prolina	Pro	P
Serina	Ser	S
Treonina	Thr o Tre	T
Triptófano	Trp	W
Tirosina	Tyr o Tir	Y
Valina	Val	V

Fuente: Campbell y Farrell, 2015.

Las proteínas se sintetizan por polimerización de aminoácidos, unidos mediante enlaces peptídicos. Se combinan dos aminoácidos para originar un dipéptido; tres aminoácidos forman un tripéptido; cuatro forman un tetrapéptido; unos pocos aminoácidos juntos formarán un oligopéptido; y la combinación de 10 a 50 aminoácidos se denomina polipéptido. Por convención, las cadenas largas de polipéptidos que contienen más de 50 aminoácidos se denominan proteínas (Vasudevan *et al.*, 2013). Sin embargo, en los últimos años, algunos autores han estado usando “polipéptidos” incluso si el número de aminoácidos es de unos pocos cientos. Prefieren usar proteínas para un conjunto de cadenas de polipéptidos con estructura cuaternaria (Satyanarayana y chakrapani, 2017).

ORGANIZACIÓN O ESTRUCTURA DE LAS PROTEÍNAS

Como todas las moléculas poliméricas, las proteínas pueden describirse en términos de niveles de organización; en este caso, sus estructuras son: primarias, secundarias, terciarias y cuaternarias (Voet *et al.*, 2016), pero también se habla de la estructura quaternaria.

Estructura primaria

Es el orden en que los aminoácidos están unidos covalentemente. El péptido Leu-Gly-Thr-Val-Arg-Asp-His (el aminoácido N-terminal aparece primero) tiene una estructura primaria diferente del péptido Val-His-Asp-Leu-Gly-Arg-Thr, a pesar de que ambos tienen el mismo número y tipos de aminoácidos (Campbell y Farrel, 2015). Tenga en cuenta que el orden de los aminoácidos se puede escribir en una línea y por convención, la secuencia se escribe de izquierda a derecha, comenzando con el aminoácido N-terminal y terminando con su aminoácido C-terminal (Swanson *et al.*, 2010). La estructura primaria es el primer paso unidimensional para especificar la estructura tridimensional de las proteínas.

Estructura secundaria

Se refiere a la disposición espacial de la proteína e incluye los patrones de plegamiento de polipéptidos regulares, tales como hélices, láminas y giros (Voet *et al.*, 2016). El término “estructura secundaria” denota la relación de configuración entre los residuos, que están separados por 3 a 4 aminoácidos en la secuencia lineal. Los niveles secundarios y terciarios de la estructura de la proteína se conservan mediante fuerzas o enlaces no covalentes como enlaces de hidrógeno, enlaces electrostáticos, interacciones hidrofóbicas y fuerzas de van der Waals (Vasudevan *et al.*, 2013). Cuando se forman varios enlaces de hidrógeno entre porciones de la cadena peptídica, pueden resultar dos tipos básicos de estructuras: α - hélices y láminas plegadas en β (Garrett y Grisham, 2017).

Estructura terciaria

Es la estructura proteica que describe su conformación tridimensional general. Se produce por interacciones entre residuos de aminoácidos dispares que pueden ubicarse a una distancia considerable entre sí en la secuencia primaria de la cadena polipeptídica (Swanson *et al.*, 2010).

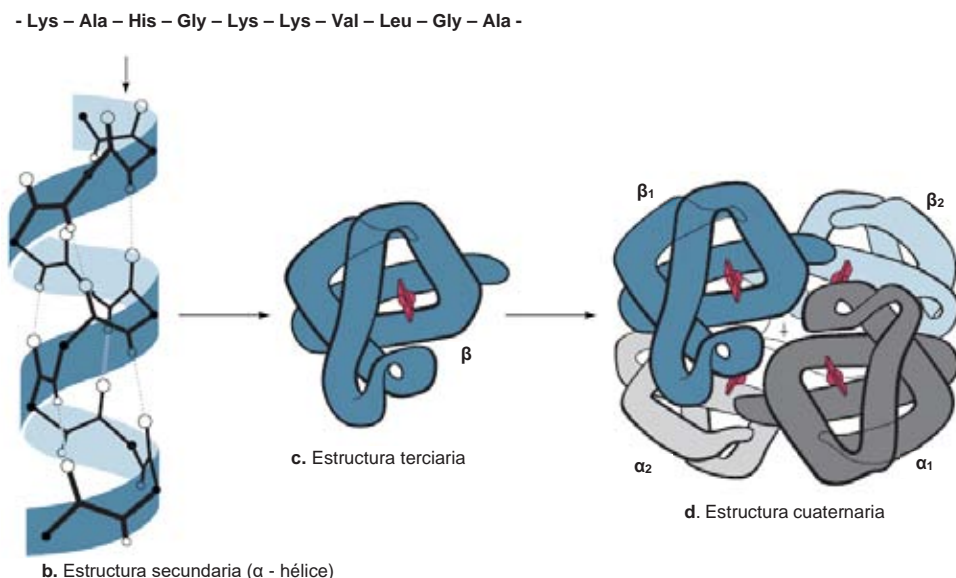
Estructura cuaternaria

Se refiere a la configuración espacial de las proteínas que están constituidas por más de una cadena de polipéptidos. Cada cadena se llama subunidad. El

número de cadenas puede variar de dos a más de una docena, y las cadenas pueden ser idénticas o diferentes. Ejemplos comunes son dímeros, trímeros y tetrameros, que consisten en dos, tres y cuatro cadenas de polipéptidos, respectivamente. El término genérico para dicha molécula, compuesta de un pequeño número de subunidades, es oligómero (Campbell y Farrel, 2015).

Los diferentes niveles estructurales tratados hasta aquí se pueden apreciar en la Figura 58.

Figura 58. Niveles de estructura proteica.



Fuente: Voet *et al.*, 2016.

Estructura quiniaria

Es un nivel de organización supramolecular. El término estructura quiniaria fue introducido por McConkey (1982) para definir un quinto nivel de organización estructural de proteínas: interacciones proteína-proteína que describió como “inherentemente transitorias”. Argumentó que la estructura quiniaria podría verse afectada por los métodos de aislamiento de la época y, en consecuencia, no había recibido el reconocimiento que merecía (Wirth y Gruebele, 2013).

PROPIEDADES DE PROTEÍNAS

1. *Especificidad*

Se refiere a la capacidad de una proteína para unirse a una molécula con preferencia a otras moléculas.

2. *Desnaturalización*

Es el proceso en el cual una proteína pierde su estructura original y experimenta cambios en sus propiedades. En otras palabras, es la pérdida de su actividad biológica, debido a la ruptura de enlaces químicos e interacciones débiles, volviéndose biológicamente inactiva. La desnaturalización ocurre bajo condiciones extremas de pH, salinidad y temperatura o acciones mecánicas como la agitación, entre otras causas. Si la proteína desnaturalizada permanece disuelta, se puede volver a desnaturalizar cuando las condiciones químicas y físicas del medio se restablecen a las condiciones normales (Reece *et al.*, 2015). En muchos casos, el proceso de desnaturalización es seguido por la coagulación, un proceso donde las moléculas de proteínas desnaturalizadas tienden a formar grandes agregados y a precipitarse de la solución (Jain *et al.*, 2005).

CLASIFICACIÓN DE LAS PROTEÍNAS

Las proteínas tienen una estructura notablemente similar en la medida en que contienen aminoácidos. Pero como hasta ahora se sabe poco sobre su estructura, no es posible una clasificación basada totalmente en este criterio (Jain *et al.*, 2005). Debido a lo expuesto, Teijon (2006) planteó que debido a que no existe una sola forma de clasificación, es posible hacerlo considerando diferentes principios: composición, propiedades físicas y solubilidad en soluciones salinas acuosas y orgánicas, su forma global, su estructura tridimensional o su función biológica. A continuación, se detallan algunos sistemas basados en uno u otro criterio.

Por su composición

- Simples
- Conjugadas

Simples u Holoproteínas

Son aquellas que por hidrólisis total dan sólo aminoácidos:

- Albúminas
- Globuinas
- Glutelinas
- Prolaminas

- Protaminas
- Histonas
- Escleproteínas: Colágeno
Elastina
Queratina

Conjugadas o Heteroproteínas

Son proteínas vinculadas con una porción no proteica, separable llamada grupo protético. El grupo protético puede ser un componente orgánico o inorgánico. En la descomposición con ácidos, estas liberan los aminoácidos constituyentes y el grupo protético. Su clasificación adicional se basa en la naturaleza del grupo protético presente (Jain *et al.*, 2005):

- *Nucleoproteínas*: contienen como grupo protético a los ácidos nucleicos.
- *Lipoproteínas*: su grupo protético lo constituyen fosfolípidos, colesterol, triglicérido.
- *Glucoproteínas*: el grupo protético característico son los carbohidratos. Por hidrólisis dan aminoazúcares. y monosacáridos y/o derivados de éstos.
- *Fosfoproteínas*: su grupo protético contiene fósforo, en forma de ácido ortofosfórico.
- *Cromoproteínas*: proteínas conjugadas con un grupo cromóforo (sustancia coloreada que contiene un metal).
- *Metaloproteínas*: tienen metales como constituyentes, dentro de la misma molécula proteica.
- *Hemoproteínas*: cuyo grupo protético es la ferroprotoporfirina
- *Flavoproteínas*: su grupo protético es flavin-nucleótido.

Por sus propiedades físicas y su solubilidad

- *Albúminas*: son aquellas proteínas que son solubles en agua y en soluciones salinas. La albúmina de huevo. Por ejemplo: la albúmina plasmática y la lactoalbúmina (Mallijarjuna, 2013).
- *Globulinas*: coagulan por el calor, precipitan con sulfato amónico por semisaturación. Son solubles en soluciones de ácidos y bases fuertes.
- *Glutelinas*: son proteínas solubles en ácidos y álcalis suaves. Por ejemplo, la glutenina y la orzenina (Mallijarjuna, 2013).
- *Prolaminas*: solubles en alcohol al 70 a 80%. Insolubles en agua, disolventes neutros y alcohol absoluto. No son coagulables por el calor. Son ricas en Prolina, de ahí su nombre.

- *Protaminas*: son proteínas solubles en agua y amoníaco. son ejemplos, las proteínas de pescado como la salmina y la esturina (Mallijarjuna, 2013).
- *Histonas*: solubles en agua y ácidos diluidos. Insolubles en amoniaco diluido. No coagulan por el calor. Son proteínas básicas.
- *Escleroproteínas*: son proteínas insolubles en agua, ácidos y álcalis. son ejemplos las proteínas animales: queratina, elastina y colágeno (Mallijarjuna, 2013).

Por su conformación

La conformación de una proteína es la forma tridimensional característica que posee en su estado nativo.

Fibrosas

Tienden a tener estructuras lineales regulares relativamente simples. A menudo cumplen funciones estructurales en las células. Típicamente, son insolubles en agua o en soluciones salinas diluidas (Garrett y Grisham, 2017). Resisten la digestión. Ejemplos: el colágeno, la elastina y las queratinas.

Globulares

Tienen forma más o menos esférica. La cadena polipeptídica se pliega de manera compacta orientando a las cadenas aminoacídicas laterales hidrofóbicas hacia el interior de la molécula y las cadenas laterales hidrofílicas quedan en el exterior expuestas al solvente, el agua. En consecuencia, estas proteínas suelen ser muy solubles en soluciones acuosas (Garrett y Grisham, 2017). Como clase, las proteínas globulares son más complejas en conformación que las proteínas fibrosas, tienen una variedad mucho mayor de funciones biológicas y son más dinámicas que estáticas en sus actividades (Jain *et al.*, 2005). Ejemplos: Albúminas, globulinas y protaminas.

Por sus grupos prostéticos

Atendiendo a su grupo prostético, las proteínas conjugadas son heteroproteínas, ya revisadas en los acápite anteriores.

Por su función biológica

Las proteínas son biomoléculas complejas desde los puntos de vista físico y funcional, que desempeñan variadas funciones de importancia trascendental (Rodwell *et al.*, 2016). Debido a lo expuesto, se pueden clasificar en:

- *Enzimas*: son catalizadores biológicos que facilitan reacciones químicas específicas. Casi todas son proteínas globulares tridimensionales que se

ajustan cómodamente alrededor de las moléculas sobre las que actúan. Esto facilita las reacciones químicas al estresar enlaces químicos particulares (Mason *et al.*, 2017). Ejemplos: Hexoquinasas y oxidorreductasas, entre otras.

- *Proteínas transportadoras*: controla el movimiento de las moléculas solubles en agua, a través de la membrana citoplasmática. Algunas proteínas de transporte llamadas proteínas de canal forman poros o canales en la membrana para que pasen las moléculas solubles en agua. Ejemplo: La hemoglobina, que puede transportar oxígeno (O₂) y dióxido de carbono (CO₂), adquiriendo las formas de oxihemoglobina y carboxihemoglobina cuando transporta O₂ y CO₂, respectivamente.
- *Proteínas protectoras*: algunas proteínas, llamadas anticuerpos, se combinan con agentes causantes de enfermedades para evitar que esos agentes destruyan las células y causen enfermedades y trastornos (Mader y Windelspecht, 2018).
- *Proteínas de reserva*: el calcio y el hierro se almacenan en el cuerpo mediante la unión de iones a las proteínas de almacenamiento (Mason *et al.*, 2017).
- *Proteínas contráctiles*: son proteínas que dotan a las células y organismos con la capacidad de contraerse, cambiar de forma o moverse. La actina y la miosina funcionan en el sistema contráctil del músculo esquelético y también en muchas células no musculares. La tubulina es la proteína a partir de la cual se construyen los microtúbulos (Jain *et al.*, 2005). La contracción muscular permite que los animales se muevan de un lugar a otro y que las sustancias se muevan a través del cuerpo. También regula la temperatura corporal (Mader y Windelspecht, 2018).
- *Proteínas regulatorias u hormonas*: proteínas que ayudan a regular la actividad celular o fisiológica (Jain *et al.*, 2005). Las pequeñas proteínas llamadas hormonas sirven como mensajeros intercelulares en los animales. También juegan muchos roles reguladores dentro de la célula, por ejemplo, activando y desactivando genes durante el desarrollo. Además, las proteínas reciben información, actuando como receptores de la superficie celular (Mason *et al.*, 2017).
- *Proteínas estructurales*: funcionan como elementos estructurales, son las Escleroproteínas estudiadas previamente. Los ejemplos incluyen la proteína en telarañas; queratina, la proteína que contribuye al cabello y las uñas; y colágeno, la proteína que brinda soporte a la piel, ligamentos y tendones (Mader y Windelspecht, 2018).

A continuación, se da a conocer una más amplia clasificación de proteínas propuesta por Ruiz (1999) que engloba todo lo anteriormente expuesto en relación con la composición química, propiedades fisicoquímicas y origen biológico (animal o vegetal) de las mismas.

Por sus aminoácidos

Homoproteínas

Proteínas simples constituidas sólo por aminoácidos.

Proteínas globulares. Solubles en agua o soluciones acuosas.

Incompletas. No contienen todos los aminoácidos proteínogénicos.

Vegetales: Prolaminas, glutelinas.

Vegetales y Animales: Protaminas, histonas.

Completas. Contienen todos los aminoácidos proteínogénicos (Europroteínas).

Albúminas.

Globulina.

Proteínas fibrosas (Escleroproteínas). Insoluble en agua y soluciones acuosas, son proteínas incompletas.

Grupos del colágeno.

Grupo de queratina.

Grupo de la fibroína.

Heteroproteínas

Proteínas conjugadas constituidas por aminoácidos y otros componentes no aminoacídicos.

Cromoproteínas: Contienen pigmentos coloreados

Fosfoproteínas: Contienen fosfatos.

Glucoproteína: Contienen glúcidos.

Lipoproteínas: Contienen lípidos.

Metaloproteínas: Contienen elementos metálicos.

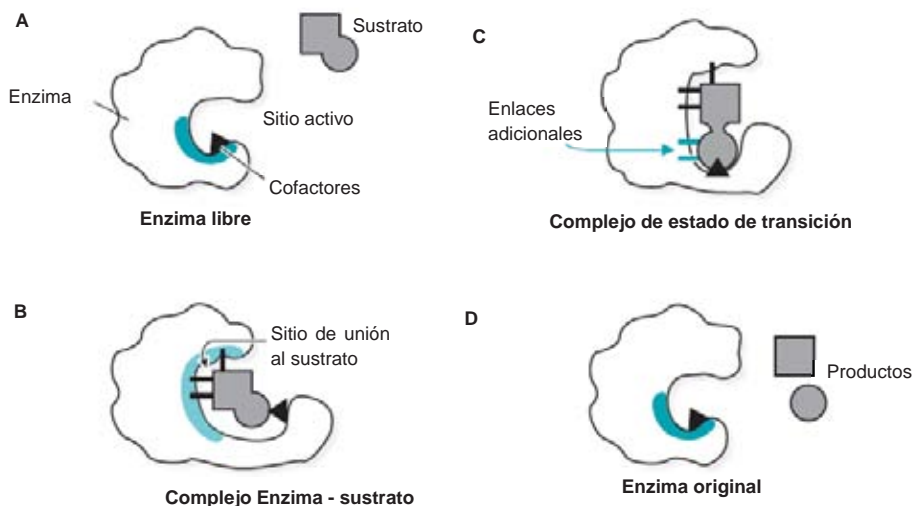
Nucleoproteínas: Contienen ácido nucleico.

Enzimas

Son biocatalizadores que incrementan la velocidad de las reacciones químicas que se requieren para mantener a un organismo. Las enzimas se unen a los sustratos, convirtiéndolos en productos y liberándolos. Aunque las enzimas pueden modificarse durante su participación en la reacción, al final vuelven a su forma original (Smith *et al.*, 2007). La mayoría de las enzimas son proteínas; aunque las moléculas de RNA también pueden tener actividad catalítica (Mason *et al.*, 2017) o más bien autocatalítica, pues cataliza su propia síntesis. Los RNA autocatalíticos se conocen como ribozimas.

En casi todos los casos, solo una pequeña parte de la enzima, llamada sitio activo, acomoda el sustrato (Mader y Windelspecht, 2018). Ese sitio es generalmente una bolsa o hendidura que está especializada en reconocer sustratos específicos y catalizar transformaciones químicas (Figura 59). Está formado en la estructura tridimensional por una colección de diferentes aminoácidos (residuos del sitio activo) que pueden o no ser adyacentes en la secuencia primaria (Gilbert, 2000).

Figura 59. Reacción en el sitio activo de la enzima



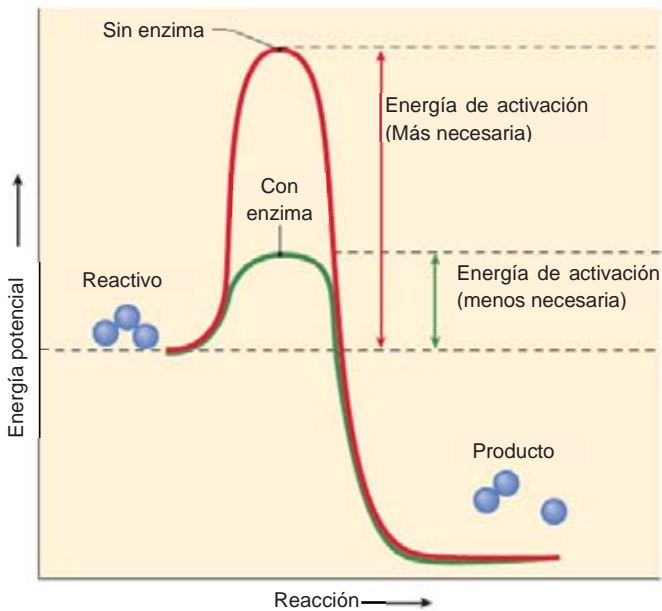
Fuente: Smith *et al.*, 2007.

El primer modelo que se postuló para explicar la interacción entre el sitio activo y el sustrato indica que, el sustrato encaja en la enzima aparentemente como una llave encaja en una cerradura; así, la mayoría de las enzimas pueden caber en un solo sustrato. Sin embargo, los investigadores descubrieron que el

sitio activo no es rígido y sufre un ligero cambio de forma para acomodar el (los) sustrato (s). Este mecanismo de acción enzimática se llama modelo de ajuste inducido porque la enzima es inducida (causada) a sufrir una ligera alteración para lograr un ajuste óptimo (Mader y Windelspecht, 2018).

Las enzimas tienen un poder catalítico inmenso y aceleran las reacciones al menos un millón de veces, al reducir la energía de activación. Antes de que pueda ocurrir una reacción química, se requiere que las moléculas reaccionantes ganen una cantidad mínima de energía, esto se llama energía de activación (E_a) (Chatterjea, 2010). La energía de activación actúa como un golpe de velocidad metabólica; limita la rapidez con la que puede proceder una reacción de los reactivos a los productos (Figura 60). Las enzimas no cambian la cantidad de energía en los productos o reactivos, simplemente aumentan la velocidad de la reacción (Mader y Windelspecht, 2018).

Figura 60. Curso de una reacción con o sin enzimas



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

El catalizador (o la enzima en el sistema biológico) disminuye la energía de activación y hace que la reacción proceda a una temperatura más baja. Las enzimas no alteran las constantes de equilibrio, solo mejoran la velocidad de la reacción (Satyanarayana y Chakrapani, 2017).

ASPECTOS GENERALES SOBRE LAS ENZIMAS

La historia de la bioquímica surgió de la investigación sobre las enzimas. La catálisis biológica fue reconocida y descrita a finales de los años 1700 en estudios de la digestión de carne por secreciones del estómago. La investigación continuó en el siglo siguiente examinando la conversión del almidón en azúcar por la saliva y varios extractos de plantas (Nelson y Cox, 2014). Berzelius en 1836 acuñó el término catálisis (griego: disolver) (Satyanarayana y Chakrapani, 2017). En torno a 1850, Louis Pasteur concluyó que la fermentación de azúcar en alcohol por levaduras es catalizada por “fermentos” (Nelson y Cox, 2014). En 1878, Kuhne usó la palabra enzima (griego: en levadura) para indicar la catálisis que tiene lugar en los sistemas biológicos. El aislamiento del sistema enzimático del extracto de levadura libre de células se logró en 1883 por Buchner. Llamó al principio activo como zimasa (luego se descubrió que contenía una mezcla de enzimas), que podría convertir el azúcar en alcohol. En 1926, James Sumner logró por primera vez el aislamiento y la cristalización de la enzima ureasa del *Canavalia ensiformis* y la identificó como una proteína (Satyanarayana y Chakrapani, 2017).

La mayoría de las enzimas requieren moléculas auxiliares no proteicas para su actividad catalítica. Dichas moléculas, llamados cofactores, pueden unirse permanentemente a la enzima o pueden unirse débil y reversiblemente al sustrato. Los cofactores de algunas enzimas son inorgánicos, como los iones metálicos de Zn^{2+} , Fe^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} y Cu^{2+} . Si el cofactor es una molécula orgánica, se denomina específicamente una coenzima. La mayoría de las vitaminas son nutricionalmente importantes porque actúan como coenzimas o como materia prima con la que se sintetizarán las coenzimas (Reece *et al.*, 2015). Algunas enzimas necesitan tanto de una coenzima como de uno o más iones metálicos para tener actividad. Una coenzima o un ion metálico que se une muy firmemente, o incluso covalentemente, a una enzima se denominan grupo prostético. Una enzima completa, catalíticamente activa junto con su coenzima y/o iones metálicos, recibe el nombre de holoenzima. El constituyente proteico de estas enzimas se denomina apoenzima o apoproteína (Nelson y Cox, 2014).

CARACTERÍSTICAS DE LAS ENZIMAS

Las enzimas poseen, entre otras, tres características sin paralelo:

1. Son catalizadores muy eficientes, pues aún en pequeñas cantidades aceleran las velocidades de reacción en muchos órdenes de magnitud y, al seleccionar las sustancias que experimentan la reacción, determinan la reacción específica que tiene lugar. Prácticamente cada reacción metabólica es catalizada por una enzima (Garrett y Grisham, 2017).

2. Las enzimas se distinguen por su especificidad. Esto quiere decir que, a diferencia de los catalizadores inorgánicos, las enzimas catalizan reacciones específicas. La especificidad de la enzima (la capacidad de la enzima de reaccionar con un solo sustrato) resulta de la disposición tridimensional de los residuos de aminoácidos específicos de la enzima que forman sitios de unión al sustrato y activan los sustratos durante el curso de la reacción (Smith *et al.*, 2007). Debido a que son altamente específicas, las enzimas determinan qué procesos químicos ocurrirán dentro de la célula en un momento dado (Reece *et al.*, 2015).
3. La actividad enzimática puede activarse o inhibirse a través de interacciones no covalente de la enzima con metabolitos diferentes al sustrato. Esta forma de control se denomina regulación alostérica porque el activador o inhibidor se une a la enzima en un sitio diferente (alo significa “otro”) al sitio activo (Garrett y Grisham, 2017).

NOMENCLATURA DE LAS ENZIMAS

Existen varias formas de nombrar a las enzimas:

Nombres triviales

En los primeros días, los descubridores dieron nombres a las enzimas de manera arbitraria. Por ejemplo, los nombres pepsina, tripsina y quimotripsina no transmiten información sobre la función de la enzima o la naturaleza del sustrato sobre el que actúan (Satyanarayana y Chakrapani, 2017). Posteriormente, las enzimas se nombraron agregando el sufijo “asa” al nombre del sustrato. Por ejemplo, las enzimas que actúan sobre los ácidos nucleicos se conocen como nucleasas, las enzimas que hidrolizan los dipéptidos se denominan dipeptidasas. Sin embargo, algunas excepciones, como la tripsina, la pepsina y la quimotripsina, todavía están en uso (Chatterjea, 2010).

Nomenclatura de la comisión enzimática

Se asigna un número de cuatro dígitos de la Comisión de Enzimas (E.C.) a cada enzima que representa la clase (primer dígito), la subclase (segundo dígito), la subclase (tercer dígito) y la enzima individual (cuarto dígito). Cada enzima recibe un nombre específico que indica el sustrato, la coenzima (si existe) y el tipo de reacción catalizada por la enzima. Aunque los nombres IUB para las enzimas son específicos e inequívocos, no se han aceptado para uso general, ya que son complejos y difíciles de recordar. Por lo tanto, los nombres triviales, junto con los números de EC como y cuando sea necesario, son de uso común y ampliamente aceptados (Satyanarayana y Chakrapani, 2017).

CLASIFICACIÓN DE LOS ENZIMAS

La Unión Internacional de Bioquímica (IUB, sigla derivada del inglés) nombró una Comisión de Enzimas en 1961, la cual realizó un estudio exhaustivo de las enzimas existentes e ideó algunos principios básicos para clasificarlas y nombrarlas. Desde 1964, el sistema IUB de clasificación de enzimas ha estado en vigor. Las enzimas son divididas en seis clases principales (en ese orden). Cada clase por sí sola representa el tipo general de reacción catalizada por las enzimas de esa clase (Chatterjea, 2010).

Seis clases consideradas por la IUB son:

1. *Oxidoreductasa*: enzimas involucradas en reacciones Redox (oxidación – reducción). Por ejemplo, lactato deshidrogenasa y glucosa-6-fosfato deshidrogenasa, entre otras.
2. *Transferasas*: enzimas que catalizan la transferencia de grupos funcionales. Por ejemplo, hexoquinasa y ornitina carbamoil transferasa, entre otras.
3. *Hidrolasas*: enzimas que provocan la hidrólisis de diversos compuestos. Por ejemplo, glucosa-6-fosfatasa y glucósidos hidrolasas, entre otras.
4. *Liasas*: enzimas que facilitan la eliminación de una molécula pequeña de un sustrato grande. Por ejemplo, fumarasa e histidina descarboxilasa, entre otras.
5. *Isomerasas*: enzimas implicadas en todas las reacciones de isomerización. Por ejemplo, epimerasa, racemasas y triosafosfato isomerasa, entre otras.
6. *Ligasas*: enzimas involucradas en reacciones de síntesis, con gasto de ATP. Por ejemplo, glutamina sintetasa y DNA ligasas, entre otras.

Muchas veces la palabra “OTHLIL”, que corresponde a la primera letra de cada clase, se usa para recordar las seis clases en el orden correcto (Satyanarayana y Chakrapani, 2017; Chatterjea, 2010). Cada clase a su vez se subdivide en muchas subclases que se dividen aún más.

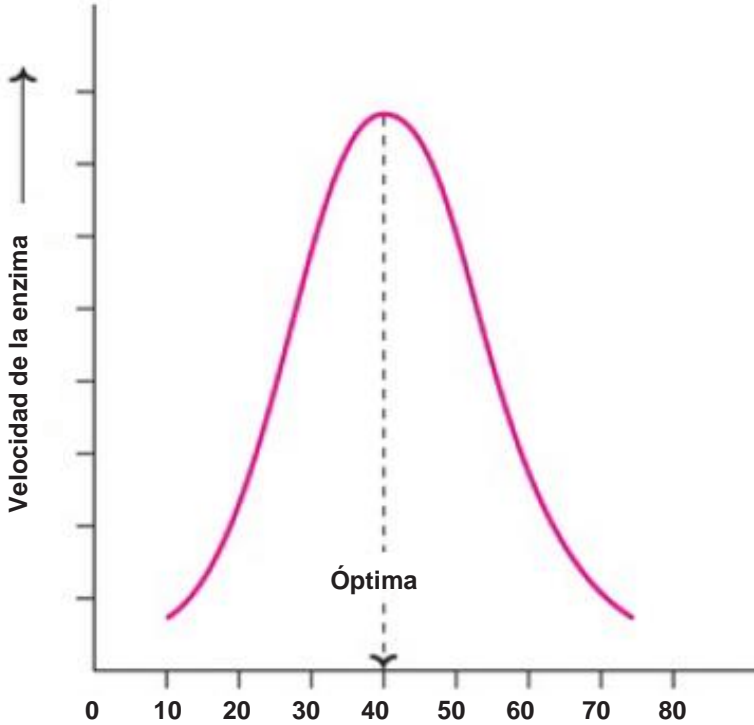
FACTORES QUE AFECTAN LA ACTIVIDAD ENZIMÁTICA

Temperatura

La temperatura es un factor fundamental en la actividad enzimática. Dentro de ciertos límites, la velocidad de una reacción enzimática aumenta al incrementar la temperatura. Sin embargo, a partir de una cierta temperatura, la velocidad de reacción enzimática disminuye notablemente (Amabis y Martho,

2010), observándose, por lo general, una curva en forma de campana (Figura 61) (Satyanarayana y Chakrapani, 2017).

Figura 61. Efecto de la temperatura sobre la velocidad enzimática



Fuente: Satyanarayana y Chakrapani, 2017.

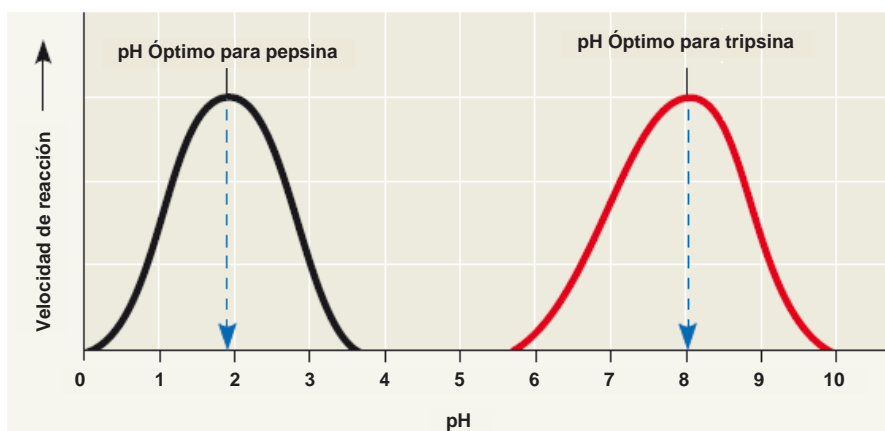
Cada enzima es más activa a una temperatura específica que se denomina temperatura óptima (Figura TT). La temperatura aumenta la energía total del sistema químico; aumentando, por tanto, la energía de activación. La relación exacta por la cual cambia la velocidad del aumento de temperatura de 10 °C es el Q_{10} o coeficiente de temperatura. La velocidad de las reacciones casi se duplica con un aumento de 10 °C ($Q_{10} = 2$) en muchas enzimas (Chatterjea, 2010).

La temperatura óptima para la mayoría de las enzimas se encuentra entre 35 °C - 40 °C. Sin embargo, algunas enzimas (por ejemplo, Taq DNA polimerasa) son incluso activas a 100 °C. Algunas enzimas vegetales como la ureasa tienen una actividad óptima alrededor de 60 °C. Esto puede deberse a la estructura muy estable y la conformación de estas enzimas (Satyanarayana y Chakrapani, 2017).

Potencial de hidrógeno (pH)

Cada enzima tiene un pH óptimo. Por lo tanto, por encima o por debajo de él, la velocidad se reducirá drásticamente. El gráfico muestra una curva en forma de campana (Figura 62). El pH óptimo puede variar según la temperatura, la concentración del sustrato, la presencia de iones, entre otras. Por lo general, las enzimas tienen un pH óptimo entre 6 y 8. Varias excepciones trascendentes son la pepsina (pH óptimo 1–2); fosfatasa alcalina (pH óptimo 9-10) y fosfatasa ácida (pH óptimo 4-5) (Vasudevan *et al.*, 2013).

Figura 62. pH óptimo para 2 enzimas



Fuente. Reece *et al.*, 2015.

Ácidos nucleicos

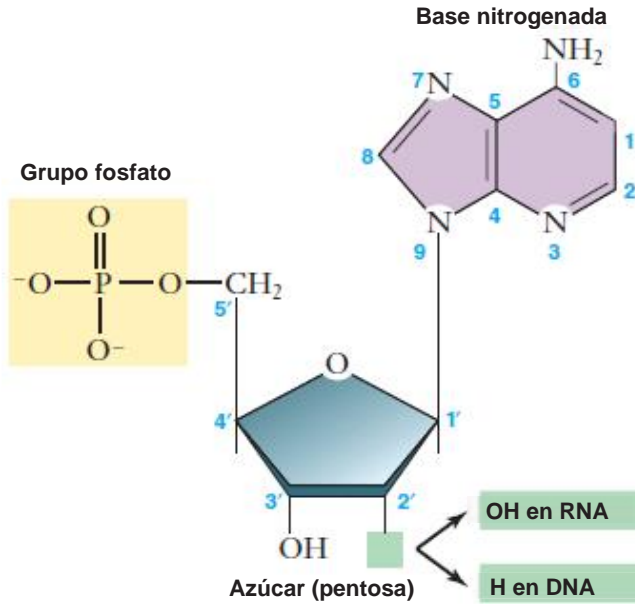
Los ácidos nucleicos se llaman así por su carácter ácido y por ser descubiertos originalmente en el núcleo de las células en el siglo XIX (Amabis y Martho, 2010). Son las macromoléculas presentes en las células vivas, ya sea en estado libre o unidas a proteínas como nucleoproteínas (Jain *et al.*, 2005). Son biomoléculas que existen como polímeros llamados polinucleótidos. Como su nombre lo indica, cada polinucleótido está compuesto de monómeros llamados nucleótidos (Reece *et al.*, 2015).

NUCLEÓTIDOS

Los nucleótidos son moléculas ubicuas con considerable diversidad estructural. Hay ocho variedades comunes de nucleótidos, cada una compuesta de una

base nitrogenada unida a un azúcar pentosa (estructura denominada nucleósido) al que también se une al menos un grupo fosfato, formando el llamado nucleótido (Voet *et al.*, 2016) (Figura 63).

Figura 63. Estructura de un nucleótido



Fuente: Mason *et al.*, 2017

Los nucleótidos están involucrados en casi todas las facetas de la vida celular. Son compuestos ricos en energía que impulsan procesos metabólicos (especialmente, biosintéticos) en todas las células. También participan en reacciones redox y sirven señales químicas, enlaces clave en los sistemas celulares que responden a las hormonas y otros estímulos extracelulares, y son componentes estructurales de varios cofactores enzimáticos e intermediarios metabólicos (Jain *et al.*, 2005).

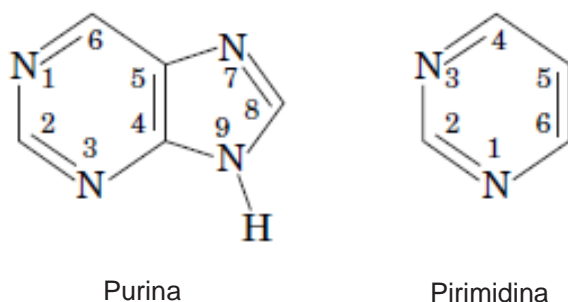
Los nucleótidos y los ácidos nucleicos también desempeñan funciones estructurales y catalíticas en las células. Ninguna otra clase de moléculas participan en funciones tan variadas o en muchas funciones que son esenciales para la vida (Voet *et al.*, 2016).

Además de ser una de las subunidades de los ácidos nucleicos, el nucleótido adenina tiene un derivado con una función metabólica que es muy importante

para la mayoría de las células. Cuando la adenosina (adenina más ribosa) se modifica mediante la adición de tres grupos fosfato, se convierte en adenosin trifosfato (ATP), que actúa como un portador de energía en las células (Mader y Windelspecht, 2018).

Las bases nitrogenadas son moléculas heterocíclicas, aromáticas y planas que son derivados estructurales de purina o pirimidina (Figura 64) (aunque no se sintetizan in vivo a partir de ninguno de estos compuestos orgánicos) (Voet *et al.*, 2016).

Figura 64. Estructuras básicas para las bases de los nucléotidos



Fuente: Voet *et al.*, 2016.

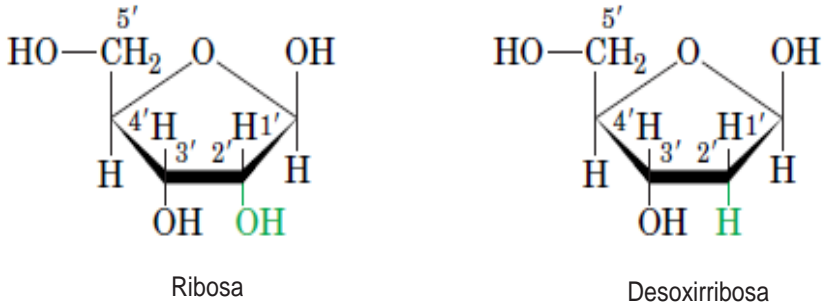
Dentro del grupo de las bases nitrogenadas, las purinas más comunes son adenina (A) y guanina (G), y las principales pirimidinas son citosina (C), uracilo (U) y timina (T).

Curiosamente, la G siempre está apareada con C, y la A siempre está apareada con T. Esto se denomina apareamiento de bases complementarias. Este apareamiento mantiene unidas las dos cadenas y es muy importante cuando el DNA hace una copia de sí mismo, proceso denominado replicación (Mader y Windelspecht, 2018), o cuando el DNA da origen al RNA mediante la transcripción.

Haciendo parte de los nucleótidos se encuentran también las pentosas: Ribosa y desoxirribosa (Figura 65), constituyentes de los ácidos ribonucleicos (RNA) y ácido desoxirribonucleico, respectivamente.

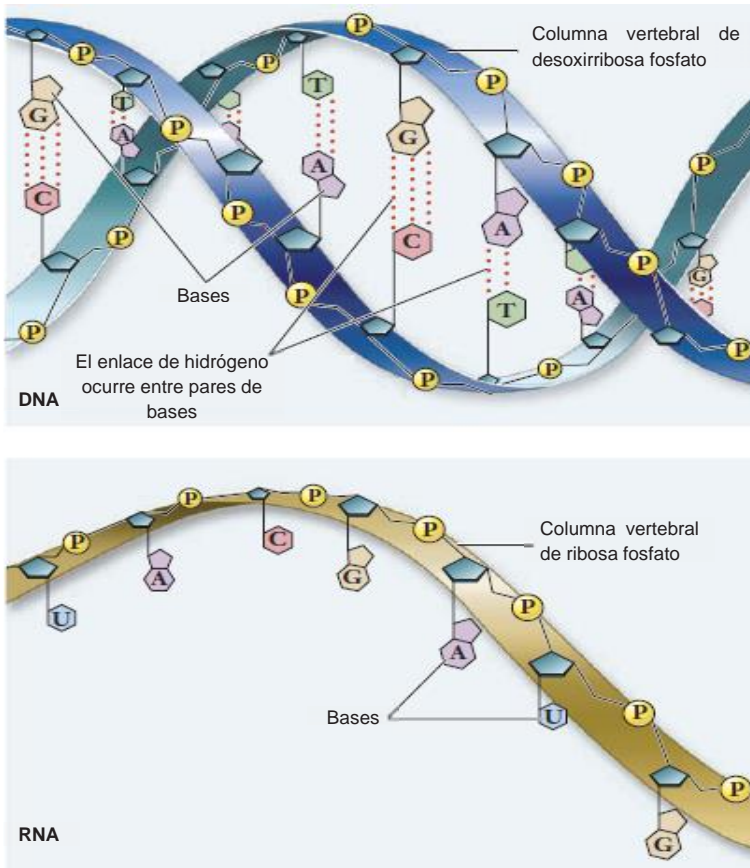
Los ácidos nucleicos están constituidos por largas cadenas de nucleótidos, unidos entre sí por el grupo fosfato (Figura 66).

Figura 65. Pentosas presentes en los nucleótidos



Fuente: Voet *et al.*, 2016.

Figura 66. Estructura del DNA y el RNA



Fuente: Mason *et al.*, 2017-

LOCALIZACIÓN

El DNA se encuentra casi que de forma exclusiva en el núcleo formando cromosomas o cromatina. Además, pequeñas cantidades se encuentran en cloroplastos y mitocondrias.

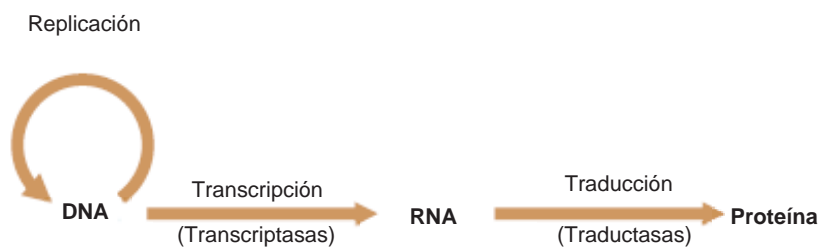
El RNA se encuentra en poca cantidad como constituyente de los cromosomas. En el citoplasma es un constituyente de gránulos llamados ribosomas.

FUNCIONES DE LOS ÁCIDOS NUCLEICOS

Los ácidos nucleicos transportan información dentro de las células, así como los discos contienen la información en una computadora o los mapas de carreteras muestran la información que necesitan los viajeros (Mason *et al.*, 2017). Siendo, por tanto, fundamentales en el almacenamiento y decodificación de información genética (Voet *et al.*, 2016), o, en otras palabras, son los depósitos moleculares de la información genética y se conocen conjuntamente como las “moléculas de la herencia”. La estructura de cada proteína, y en última instancia de cada componente celular, es producto de la información almacenada en la secuencia de nucleótidos de los ácidos nucleicos de una célula (Jain *et al.*, 2005).

El vínculo entre el DNA y las enzimas es el RNA. El DNA se replica, originando nuevas moléculas de DNA. El DNA de un gen se transcribe produciendo una molécula de RNA que es complementaria al DNA. La secuencia de RNA se traduce luego en una secuencia de aminoácidos para formar una proteína. Estas transferencias de información biológica se resumen en el llamado dogma central de la biología molecular (Figura 67) formulado por Crick en 1958 (Voet *et al.*, 2016).

Figura 67. Dogma central de la biología molecular

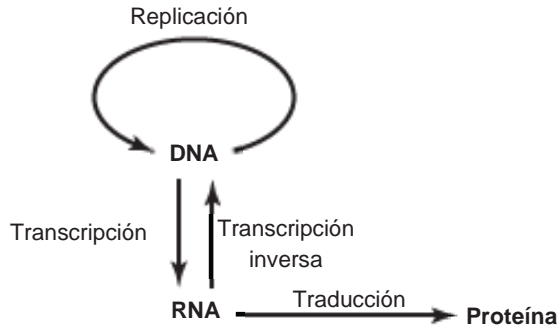


Fuente: Voet *et al.*, 2016.

Desde la formulación original del dogma central, se descubrió una clase de virus llamados retrovirus que pueden convertir su genoma de RNA en una copia de DNA, utilizando la enzima viral transcriptasa inversa. Esta conversión viola

la dirección del flujo de información del dogma central, y el descubrimiento forzó una actualización del posible flujo de información para incluir este flujo “inverso” del RNA al DNA (Mason *et al.*, 2017) (Figura 68).

Figura 68. Dogma central de la biología molecular



Fuente: Mason et al., 2017.

CLASIFICACIÓN

Las 2 variedades principales de ácidos nucleicos son el ácido desoxirribonucleico (DNA) y el ácido ribonucleico (RNA) (Figura 66).

En la Tabla 8 se resumen las clases y los orígenes de los ácidos nucleicos.

Tabla 8. Clasificación de los ácidos nucleicos de acuerdo a su origen

Ácido Nucleico	Origen
DNA	
DNA nuclear	Núcleos de los Eucariotas
DNA celular	Procariotas
DNA Plasmidal	Procariotas
DNA Mitocondrial	Mitocondria de los Eucariotas
DNA de los cloroplastos	Cloroplastos
DNA viral	Virus animales, vegetales y bacterianos
RNA	
RNA mensajero	Procariotas y Eucariotas
RNA ribosomal	Procariotas y Eucariotas
NA de transferencia	Procariotas y Eucariotas
RNA nuclear pequeño	Eucariotas
RNA viral	Virus animales vegetales y bacterianos
RNA subviral	Moléculas de RNA libres

Fuente: Bohinski, 1991.

Cada año se conocen nuevos descubrimientos en lo referente a la bioquímica de los ácidos nucleicos. El simple hecho de mantenerse al día en campo es toda una tarea.

Ácido desoxirribonucleico (DNA)

El DNA es un polímero de desoxirribonucleótidos y se encuentra en cromosomas, mitocondrias y cloroplastos. El DNA nuclear se encuentra unido a proteínas básicas llamadas histonas. El DNA está presente en cada célula nucleada y transporta la información genética. Está convenientemente aislado de virus, timo, bazo, leucocitos, entre otros (Chatterjea, 2010).

La historia del descubrimiento de la estructura del DNA es uno de los aspectos más trascendentales de la historia de la biología moderna (Tabla 9) (Solomon *et al.*, 2015).

Tabla 9. Línea del tiempo de descubrimientos históricos seleccionados del DNA

Fecha	Descubrimiento
1871	Friedrich Miescher informó el descubrimiento de una nueva sustancia, la nucleína, proveniente del núcleo celular. Ahora se sabe que la nucleína es una mezcla de DNA, RNA y proteínas.
1928	Frederick Griffith descubrió una sustancia en las bacterias muertas por calor que “transforma” a las bacterias vivas.
1944	Oswald Avery, Colin MacLeod y Maclyn McCarty identificaron químicamente el principio de transformación de Griffith, como DNA.
1949	Erwin Chargaff reportó algunas relaciones entre las bases del DNA que proporcionan una clave sobre su estructura.
1952	Alfred Hershey y Martha Chase demostraron que el DNA y no las proteínas, participan en la reproducción viral.
1952*	Rosalind Franklin produjo las imágenes de la difracción de rayos X del DNA.
1953	James Watson y Francis Crick propusieron un modelo de la estructura del DNA; esta contribución se considera el inicio de una revolución en la biología molecular que continúa hasta el presente.
1958	Matthew Meselson y Franklin Stahl demostraron que la replicación del DNA es semiconservativa.
1962	James Watson, Francis Crick y Maurice Wilkins fueron galardonados con el Premio Nobel de Medicina por sus descubrimientos sobre la estructura molecular de los ácidos nucleicos.*
1969	Alfred Hershey fue galardonado con el Premio Nobel de Medicina por el descubrimiento del mecanismo de replicación y la estructura genética de los virus.

*Rosalind Franklin no pudo compartir el premio porque había fallecido, víctima de un cáncer ovárico.

ESTRUCTURA DEL DNA

Una vez que los investigadores supieron que el DNA era el material genético, corrieron contra el tiempo y entre ellos para determinar su estructura. Creían que quien lo descubriera primero obtendría un Premio Nobel (Mader y Windelspecht, 2018). James Watson y Francis Crick en 1953 determinaron de la estructura del DNA, hecho que señala el comienzo de la biología molecular moderna. La estructura de DNA no solo proporcionó un modelo de la molécula central de la vida, sino que también sugirió el mecanismo molecular de la herencia (Voet *et al.*, 2016). La investigación realizada por Watson y Crick los hizo acreedores al premio Nobel.

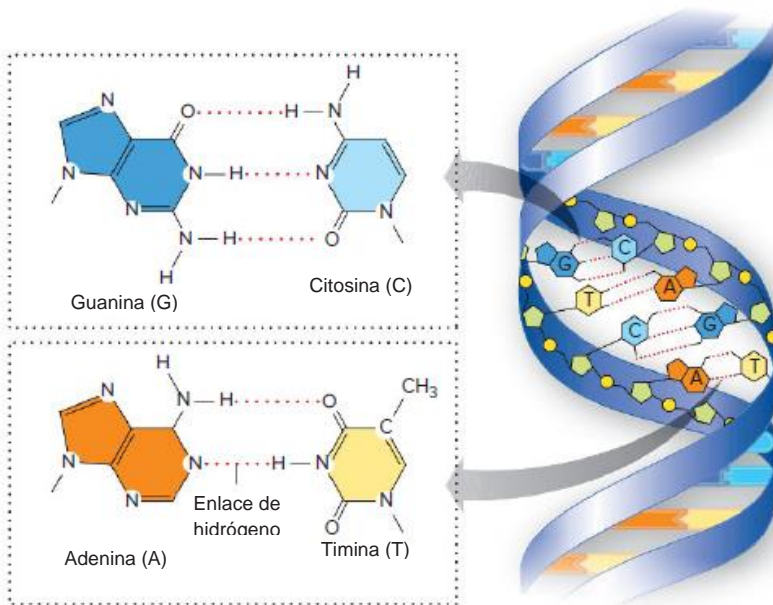
La forma en que James Watson y Francis Crick determinaron la estructura del DNA se parece a la resolución de un misterio, en el que cada pista se agregó a la imagen total hasta que finalmente se reveló el impresionante diseño del DNA, una doble hélice (Mader y Windelspecht, 2018). El logro de Watson y Crick, que se clasifica como uno de los principales logros intelectuales de la ciencia, se basó en parte en dos pruebas además de las reglas de Chargaff: las formas tautoméricas correctas de las bases e indicaciones de que el DNA es una molécula helicoidal (Voet *et al.*, 2016).

Watson y Crick propusieron que las dos cadenas se mantuvieran juntas mediante la formación de enlaces de hidrógeno entre bases en cadenas opuestas. Estos enlaces darían como resultados pares de bases específicos: la adenina puede formar dos enlaces de hidrógeno con timina para formar el par de bases A=T, y la guanina puede formar tres enlaces de hidrógeno con citosina para formar un Par de bases G=C (Mason *et al.*, 2017) (Figura 69).

Cuando Watson y Crick construyeron su modelo, ellos tuvieron que decidir inicialmente si las cadenas de DNA serían paralelas o antiparalelas, si sus conexiones fosfodiéster 3', 5' iban a seguir en el mismo sentido o en sentidos opuestos. Una orientación antiparalela produjo el modelo más convincente y trabajos posteriores con DNA-polimerasas produjeron evidencias experimentales de que las cadenas eran incluso antiparalelas, un hallazgo confirmado posteriormente por análisis de rayos X (Nelson y Cox, 2014).

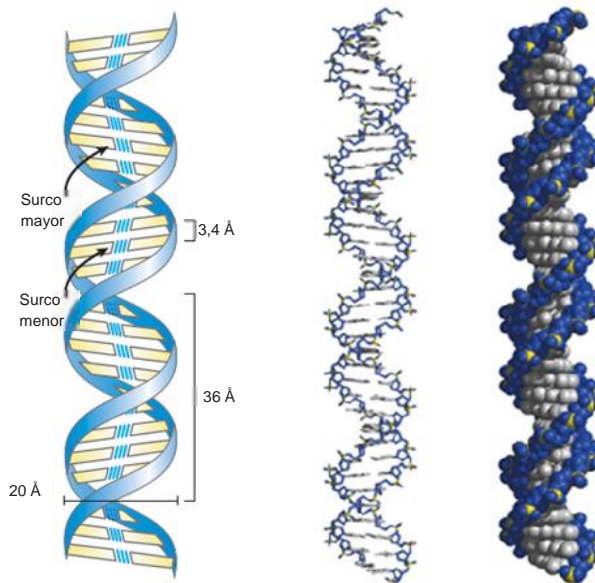
Para explicar la periodicidad en los patrones de difracción de rayos X de las fibras de DNA, Watson y Crick manipular modelos moleculares para llegar a la estructura en que la distancia entre las bases apiladas verticalmente en el interior de la doble hélice sería de 3,4 Å; una distancia de repetición secundaria de aproximadamente 34 Å fue asignada para la presencia de 10 pares de bases en cada vuelta completa de la doble hélice. En solución acuosa, la estructura es un poco diferente de las fibras, con 10,5 pb por vuelta helicoidal (Figura 70).

Figura 69. Emparejamiento de las bases definidas por Watson y Crick mediante enlaces de hidrógeno



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

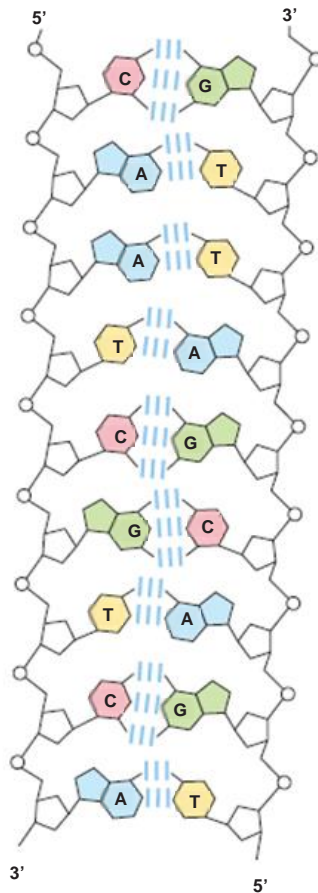
Figura 70. Modelo de Watson y Crick para la estructura del DNA



Fuente: Nelson y Cox, 2014.

Como muestra la Figura 71, las dos cadenas polinucleotídicas antiparalelas de la doble hélice del DNA no son idénticas ni en su secuencia de bases ni en su composición. Ellas son complementarias entre sí. Siempre que la adenina está presente en una cadena, la timina se encuentra en la otra; de la misma forma, siempre que la guanina está presente en una cadena, la citosina se encuentra en la otra.

Figura 71. Complementariedad de las cadenas en la doble hélice del DNA



Fuente: Nelson y Cox, 2014.

DESNATURALIZACIÓN DEL DNA

Dos cadenas de doble hélice de DNA pueden separarse o desenrollarse durante procesos como la replicación de DNA, la transcripción en RNA y la recombinación genética. El desenrollado completo del DNA puede tener lugar in vitro y se

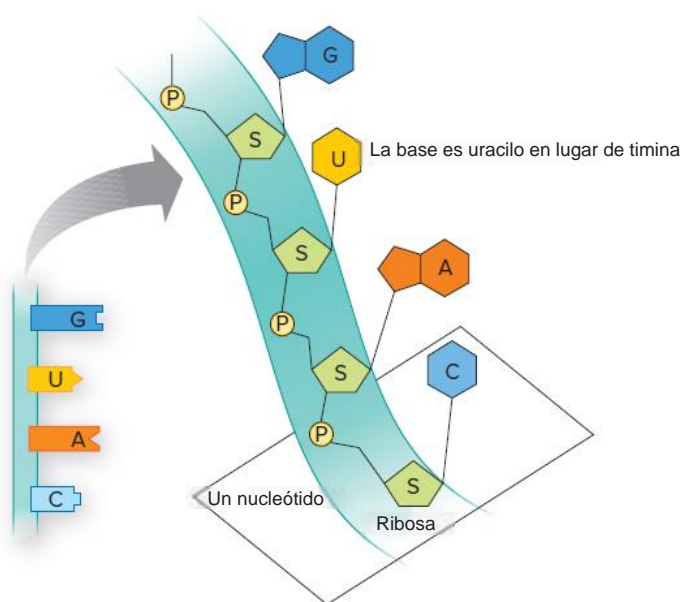
denomina desnaturalización del DNA o también se conoce como una transición de hélice a espiral. La desnaturalización ocurre cuando se rompen los enlaces de hidrógeno entre las bases y los pares de bases se separan cuando el DNA se trata por encima de cierta temperatura o se derrite (Chatterjea, 2010).

Ácido Ribonucleico (RNA)

El ácido ribonucleico es un polímero de ribonucleótidos de adenina, uracilo, guanina y citosina, unidos por enlaces fosfodiéster 3' - 5', estando ausente la timina. El ARN se encuentra en el nucléolo, los gránulos de Nissl, los ribosomas, las mitocondrias y el citoplasma. El azúcar pentosa de los nucleótidos del RNA es D-Ribosa (Chatterjea, 2010).

El RNA se origina por transcripción (copia) a partir del DNA, y generalmente es de cadena sencilla (Figura 72). El papel del RNA en las células es bastante variado: transporta información en forma de mRNA, es parte del ribosoma, en forma de RNA ribosómico (rRNA) y transporta aminoácidos en forma de RNA de transferencia (tRNA). Últimamente ha habido una revolución en la forma en que vemos el RNA, ya que se descubrió que funciona como una enzima (Ribozimas), y otras formas de RNA están implicadas en la regulación de la expresión génica (Mason *et al.*, 2017).

Figura 72. La estructura de nucleótidos del RNA



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

La función principal del conjunto formado por mRNA, rRNA y tRNA es la síntesis de proteínas. Además de las formas mencionadas del RNA, en las células humanas hay pequeños RNA nucleares o Sn- RNA que no participan directamente en la biosíntesis de proteínas. Pueden tener algún papel en el procesamiento del RNA y la arquitectura celular. Se encuentran en el nucleoplasma, el nucléolo, los gránulos pericromáticos y el citoplasma y varían en tamaño de 90 nucleótidos a 300 nucleótidos. En el núcleo también se encuentra un gran precursor del mRNA denominado RNA nuclear heterogéneo o hn-RNA (Chatterjea, 2010).

TIPOS DE RNA

RNA mensajero (mRNA)

El mRNA se produce en el núcleo de una célula eucariota, así como en la región nucleoide de una célula procariota (Mader y Windelspecht, 2018). Las moléculas de mRNA se forman con la ayuda de la cadena molde de DNA (3' - 5') durante el proceso llamado transcripción. El mRNA lleva una secuencia específica de nucleótidos en "tripletes" llamados codones, responsables de la síntesis de una molécula de proteína específica (Chatterjea, 2010).

Los genes de DNA que se transcriben en mRNA están altamente regulados en cada tipo de célula y explican las funciones específicas de cada tipo de células. Una vez formado, el mRNA transporta información genética desde el DNA en el núcleo hasta los ribosomas en el citoplasma, donde ocurre la síntesis de proteínas a través de un proceso llamado traducción (Mader y Windelspecht, 2018).

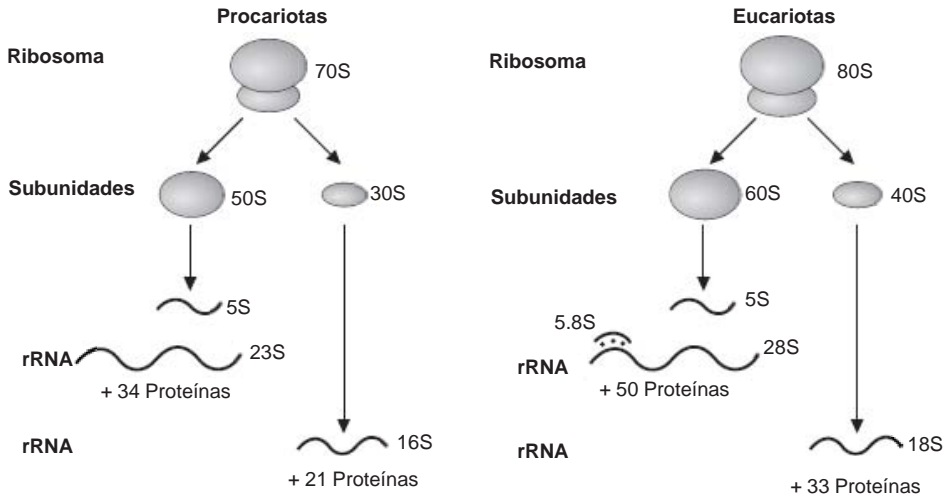
RNA ribosómicos (rRNA)

Las moléculas de rRNA difieren en sus coeficientes de sedimentación (S). Se asocian con proteínas para formar ribosomas (Figura 73).

RNA de transferencia (tRNA)

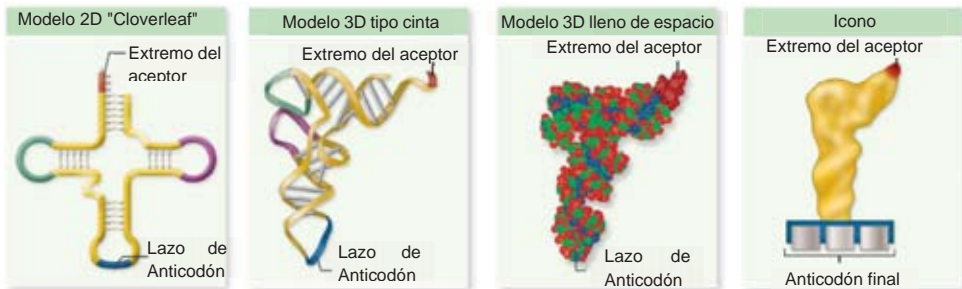
El tRNA es una molécula bifuncional que debe poder interactuar con el mRNA y con los aminoácidos. La estructura de los tRNA está altamente conservada en todos los sistemas vivos, y se puede formar en una estructura de tipo hoja de trébol basada en el apareamiento de bases intramoleculares que produce regiones bicatenarias. Esta estructura primaria se pliega en el espacio para formar una molécula en forma de L que tiene dos extremos funcionales: el tallo aceptor y el bucle anticodón (Figura 74) (Mason *et al.*, 2017).

Figura 73. La composición de los ribosomas



Fuente: Swanson *et al.*, 2010.

Figura 74. Estructura del tRNA



Fuente: Mason *et al.*, 2017.

De acuerdo con Mason *et al.* (2017), además de los RNA que han sido descritos, también se pueden encontrar otros tipos de RNA, entre los cuales se encuentran:

RNA nuclear pequeño (snRNA)

Los snRNA son parte de la maquinaria que participa en el procesamiento nuclear de eucariotas "pre-RNA".

RNA pequeños

Esta clase de RNA incluye tanto micro-RNA (miRNA) como pequeños RNA interferentes (siRNA). Estos están implicados en la regulación de la expresión génica.

Vitaminas

Son compuestos orgánicos (que no son carbohidratos, grasas y proteínas, incluidos los aminoácidos) que regulan diversas actividades metabólicas (Mader y Windelspecht, 2018). Actúan como coenzimas para mejorar la actividad enzimática. Debido a que las vitaminas generalmente no pueden ser sintetizadas por el cuerpo, una dieta debe incluir las cantidades diarias adecuadas de todas las vitaminas. Al igual que las enzimas, las coenzimas pueden reutilizarse muchas veces. Por lo tanto, solo se necesitan pequeñas cantidades de vitaminas en la dieta (Postlethwait y Hopson, 2006). Las vitaminas no tienen funciones energéticas ni estructurales. El requerimiento de cualquier vitamina dada depende del organismo y no todas ellas son requeridas por todos los organismos.

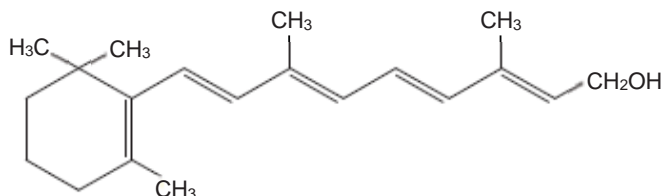
Las vitaminas son un grupo de compuestos químicamente dispares (Bender, 2003), con orígenes diferentes (Lopes, 2004), cuya única característica común es que son elementos esenciales de la dieta (Pratt y Cornelly, 2014; Bender, 2003) que se necesitan en diminutas cantidades para el funcionamiento estándar del cuerpo y el mantenimiento de la integridad metabólica (Bender, 2003). Las vitaminas solubles en agua se denominan hidrosolubles y en dicho grupo se encuentran todas las del grupo B y la vitamina C) y las vitaminas que son solubles en lípidos, liposolubles (A, D, E y K) (Lopes, 2004).

VITAMINAS LIPOSOLUBLES

Las vitaminas liposolubles, llamadas así porque son sustancias no polares y se disuelven en lípidos y otros solventes orgánicos, se almacenan en el tejido adiposo y no necesitan ser ingeridas diariamente (Amabis y Martho, 2010). Además de ser liposolubles, las vitaminas A, D, E y K tienen poco en común. La primera vitamina que se descubrió fue la vitamina A o retinol (Pratt y Cornelly, 2014).

Vitamina A

Se deriva mayoritariamente de pigmentos vegetales como el β -caroteno (un pigmento naranja que está presente en vegetales verdes, así como en zanahorias y tomates). El retinol (Figura 75) es oxidado a retinal, un aldehído, que funciona como un receptor de luz en el ojo. La luz hace que el retinal se isomerice, desencadenando un impulso a través del nervio óptico. Una deficiencia severa de vitamina A puede conducir a la ceguera (Pratt y Cornelly, 2014).

Figura 75. Retinol (Vitamina A)

Fuente: Pratt y Cornelly, 2014.

Vitamina D

La vitamina D se elabora en la piel a partir de un derivado del colesterol en respuesta a la luz ultravioleta. Es una vitamina esencial porque en las regiones templadas del mundo se necesita una fuente dietética para complementar la cantidad producida por la piel (Mason *et al.*, 2017), mientras que, en los trópicos, las personas generalmente reciben suficiente exposición a la luz solar para producirla en una cantidad adecuada.

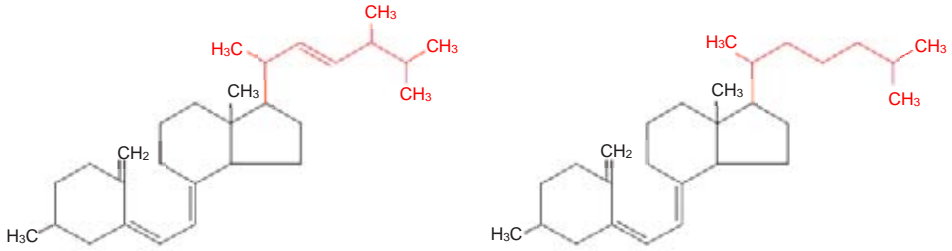
El derivado de esteroides vitamina D constituye, en realidad, dos compuestos similares: el calciferol (vitamina D₂) y el colecalciferol (vitamina D₃) producido endógenamente, las cuales son derivados de plantas y del colesterol respectivamente. Se requiere luz ultravioleta para la formación de ambas formas de vitamina D, lo que dio origen al dicho de que la luz solar produce vitamina D. Dos reacciones de hidroxilación llevadas a cabo por enzimas en el hígado y los riñones convierten la vitamina D en su forma activa, que estimula la absorción de calcio en el cuerpo (Pratt y Cornelly, 2014).

Las formas isoméricas de la vitamina D se ilustran en la Figura 76.

Vitamina E

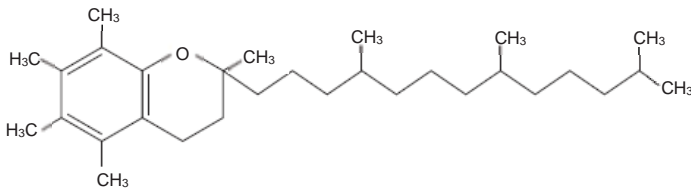
Algunos estudios han demostrado que la vitamina E (Figura 77) tiene funciones en la señalización celular, mediante la inhibición o inactivación de la proteína quinasa C, y en la modulación de la expresión génica, la inhibición de la multiplicación celular y la agregación plaquetaria. Estos efectos son específicos para el α -tocoferol y son independientes de las propiedades antioxidantes de la vitamina (Bender, 2003).

Figura 76. Formas isoméricas de la Vitamina D



Fuente: Pratt y Cornelly, 2014.

Figura 77. α -Tocoferol (Vitamina E)

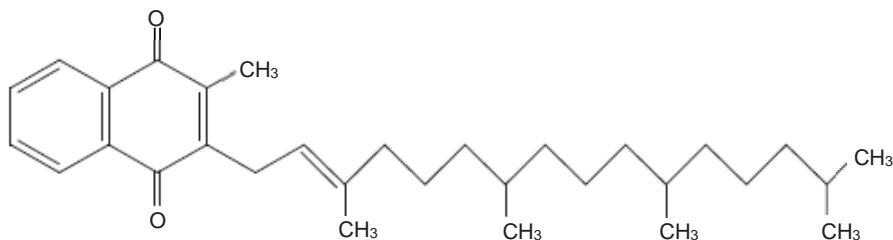


Fuente: Pratt y Cornelly, 2014.

Vitamina K

La vitamina K (Figura 78) lleva el nombre de la palabra danesa koagulation. Participa en la carboxilación enzimática de los residuos de Glu en algunas de las proteínas involucradas en la coagulación de la sangre. La deficiencia de vitamina K previene la carboxilación de Glu, que inhibe la función normal de las proteínas y provoca un sangrado excesivo. La vitamina K se puede obtener de las plantas verdes, como filoquinona. Sin embargo, aproximadamente la mitad de la absorción diaria de la vitamina es suministrada por bacterias intestinales (Pratt y Cornelly, 2014).

Figura 78. Estructura de la filoquinona (vitamina K).



Fuente: Pratt y Cornelly, 2014.

VITAMINAS HIDROSOLUBLES

Las vitaminas hidrosolubles, así llamadas por ser sustancias polares que se disuelven en agua, se almacenan en pequeñas cantidades en el cuerpo y deben tomarse diariamente de la dieta (Amabis y Martho, 2010).

Las vitaminas B

Vitamina B₁

La tiamina es la primera de las vitaminas que se ha demostrado que tiene una función metabólica definida claramente como una coenzima; de hecho, los estudios del grupo de Peters en las décadas de 1920 y 1930 sentaron las bases no solo de la bioquímica nutricional, sino también de la bioquímica metabólica y la neuroquímica modernas. Además de su papel de coenzima establecido, la tiamina regula la actividad de un transportador de cloruro en las células nerviosas (Bender, 2003).

Vitamina B₂

La riboflavina o vitamina B2 (C₁₇H₂₀N₄O₆) pertenece a una clase de pigmentos solubles en agua llamados liocromos (Jain *et al.*, 2005). Al igual que muchas de las vitaminas B, sus formas metabólicamente activas son como coenzima, cuya formación está regulada por el estado nutricional, las hormonas, las drogas y otros estímulos. Ahora hay nuevos enfoques para la suplementación con riboflavina para fines específicos (Zempleni *et al.*, 2007). La Flavina mononucleotido (FMN) y flavina adenina dinucleotido (FAD) son las dos formas coenzimáticas de riboflavina y a través de ellas participa en una variedad de reacciones de oxidación-reducción celular (Satyanarayana y Chakrapani, 2017). A pesar de su aceptación, cada uno es un nombre inapropiado, ya que FMN no es un nucleótido y FAD no es un dinucleótido. Más adecuadamente, estos

compuestos deberían llamarse riboflavina monofosfato y riboflavina adenina difosfato, respectivamente (Combs, 2012).

Vitamina B₃

En el cuerpo, la vitamina B₃ (también llamada ácido nicotínico o niacina) y su derivado nicotinamida se convierten en NAD y NADP. Estos químicos son coenzimas necesarias para cientos de reacciones en las cuales ocurren reacciones redox. Estas reacciones productoras de energía son esenciales para muchas funciones celulares en el cuerpo humano. Entre muchas otras cosas, el NAD también es crítico para muchos procesos en los que los componentes se agregan a las proteínas dentro de las células (Kroner, 2011).

Vitamina B₆

Las funciones biológicas de las tres formas naturales de vitamina B₆, piridoxal (Pal), Pn (Pn) y piridoxamina (Pm), dependen del metabolismo de cada forma común de la coenzima, fosfato de piridoxal (PalP). Esa coenzima juega papeles críticos en varios aspectos del metabolismo, dando a la vitamina importancia en áreas tan diversas como el crecimiento, el desarrollo cognitivo, la depresión, la función inmune, la fatiga y la actividad de las hormonas esteroides. La vitamina B₆ está bastante extendida en alimentos de origen vegetal y animal; por lo tanto, los problemas de deficiencia primaria no son frecuentes. Aun así, el estado de la vitamina B₆ puede ser antagonizado por el alcohol y otros factores que desplazan a la coenzima de sus diversas enzimas para aumentar la tasa de degradación metabólica (Combs, 2012).

Vitamina B₁₂

La también llamada cobalamina, es un factor esencial en la producción de glóbulos rojos. Las personas que no tienen suficiente B₁₂ en sus sistemas sufren de anemia. B₁₂ también es necesaria para la producción de otras células sanguíneas, así como para la función neurológica normal (Kroner, 2011).

Vitamina C (Ácido Ascórbico)

Es una molécula orgánica relativamente pequeña de fórmula C₆H₈O₆. La molécula se conoce como ácido ascórbico, pero no contiene un grupo carboxilo libre (-COOH) como los ácidos orgánicos verdaderos. Sin embargo, tiene sabor fuerte y forma sales (Clegg, 2007). El consumo de fruta fresca en la dieta puede suministrar suficiente vitamina C para apoyar la formación normal de colágeno (Lodish *et al.*, 2016). La familia del colágeno es la clase de proteínas más abundante y versátil en el cuerpo humano. Los colágenos forman una amplia

gama de estructuras diferentes con notables propiedades mecánicas (Pollard *et al.*, 2016).

Vitamina H

La biotina es una vitamina esencial de la dieta humana; es abundante en muchos alimentos y es sintetizado por bacterias intestinales. La deficiencia de biotina es rara, pero a veces puede ser causada por una dieta rica en huevos crudos. La clara del huevo contiene gran cantidad de la proteína avidina, que se une con mucha afinidad a la biotina e impide su absorción en el intestino (Nelson y Cox, 2014). Otras fuentes de vitamina H son los cereales, los vegetales, la leche y el hígado.

Taller sobre biomoléculas

¿Cuáles son los elementos químicos que forman la mayor parte de la materia biológica viva?

¿Qué son las sales minerales? ¿En los seres vivos dónde se pueden encontrar las sales minerales?

¿Cuáles son las principales funciones de las moléculas orgánicas para los seres vivos?

¿Cuál es el papel de un catalizador?, ¿Cómo afectan estos la cinética de una reacción?

¿Qué son las enzimas? ¿Cuál es la importancia de las enzimas para los seres vivos?

¿Cuáles son las principales funciones biológicas de los polisacáridos?

¿Cuántos son los aminoácidos conocidos que forman las proteínas en los seres vivos?, ¿Existen aminoácidos diferentes a los proteicos?

¿Cuál es la diferencia entre aminoácidos esenciales y naturales?, indique los nombres de los aminoácidos esenciales para los humanos?

¿Qué son los ácidos nucleicos? ¿Cuál es el origen histórico de este nombre?

Aparte de Watson y Crick, ¿Cuáles otros científicos contribuyeron a dilucidar la estructura de doble hélice del DNA?

¿Cuál es la relación numérica entre las bases de pirimidina y purina en la molécula de DNA? ¿Es esa relación válida en moléculas de RNA?

¿Dónde se encuentran el DNA y el RNA dentro de las células?, ¿Qué se entiende por RNA nuclear heterogéneo?

¿Cuál es la diferencia entre transcripción y traducción?, ¿Una molécula de mRNA codifica solo un tipo de proteína?

¿Por qué se dice que el código genético es o está degenerado?

Es bien conocido que una de las características de la molécula de DNA es su capacidad de replicación. Sin embargo, algunas veces se presentan fallas en dicho proceso. ¿Cuáles son las consecuencias de las fallas durante la replicación del DNA?

¿Qué es la ingeniería genética?, ¿Qué es el DNA recombinante? y ¿cómo puede ser utilizada la tecnología del DNA recombinante para la recuperación de ambientes contaminados?

¿Qué es un reloj molecular?

¿El petróleo es un lípido?, explique. ¿Qué se puede hacer para eliminar la contaminación ocasionada por derrames de crudo?

¿Qué son biopolímeros?, ¿Cuáles son las aplicaciones ambientales de los biopolímeros?, ¿Cuál es el papel de los biopolímeros en la obtención de materiales amigables con el ambiente?

Explique brevemente el uso de los polisacáridos como recursos verdes y sostenibles para el tratamiento de agua y aguas residuales

¿Qué son los bioplásticos?

CAPÍTULO 6

Bioenergética

En todas las células, azúcares simples, como glucosa, son convertidos por una serie de pasos intermedios en dióxido de carbono y agua. Durante estas conversiones una parte de la energía de la molécula de glucosa se pone a la disposición de las células para otros procesos.

Ville, 2002

Bionergética: transformaciones de la energía

La corriente interminable de energía que circula por el interior de una célula a otra, y de un organismo a otro organismo, es la esencia de la vida misma. El estudio de las transformaciones de la energía de los organismos vivientes se denomina bioenergética.

FLUJO DE ENERGÍA

La termodinámica es la rama de la química relacionada con los cambios de energía. Las células se rigen por las leyes de la física y la química, por lo que debemos entender estas leyes para comprender cómo funcionan las células (Mason *et al.*, 2017).

Las leyes de la termodinámica gobiernan las transformaciones de energía (Ville, 2002). La ley de conservación de la energía, también conocida como **la primera ley de la termodinámica** establece que, cuando la energía se convierte de una forma a otra en un cambio físico o químico, no se crea ni destruye energía (Miller y Spoolman, 2009). La energía total de cualquier sistema más sus alrededores, permanece por eso constante, a pesar de todos los cambios de forma. **La segunda ley** establece que, en el curso de las conversiones energéticas, el potencial termodinámico –o energía potencial termodinámica– de un sistema en el estado final siempre será menor que el potencial termodinámico del mismo sistema en el estado inicial (Ville, 2002). Otra manera de enunciar la segunda ley de la termodinámica se indicará más adelante.

La unidad de energía más utilizada en sistemas biológicos es la **caloría**, o sea la cantidad de calor necesaria para elevar un kilogramo de agua en un grado centígrado (hablando propiamente de 14,5 a 15,5 °C). Esta unidad, llamada más correctamente una caloría-kilo o kilocaloría, es la generalmente utilizada para calcular el contenido energético de los alimentos. Otras formas de energía –radiante, química, eléctrica, de movimiento o posición– pueden convertirse en calor y medirse por su efecto elevando la temperatura del agua. Casi todos los fenómenos físicos o químicos van acompañados de una producción de calor o absorción de calor. Cuando ocurre un proceso con liberación de calor, se

dice que es **exotérmico**. Cuando absorbe calor, se llama **endotérmico**. Aunque el calor es un medio sencillo y conocido por el cual la energía es transferida en muchas de las máquinas construidas por el hombre, no es un medio útil de transformación de la energía en sistemas biológicos por la sencilla razón de que los organismos vivos son básicamente **isotérmicos** (igual temperatura). No hay una diferencia importante de temperatura entre las diferentes partes de la célula o entre las diferentes células de un tejido. Expresado de otro modo, las células no actúan como máquinas térmicas. No poseen medios de hacer que el calor fluya de un cuerpo más caliente a otro más frío (Ville, 2002).

Para el caso de los seres vivos es más frecuente la utilización de los términos reacciones exergónicas y reacciones endergónicas.

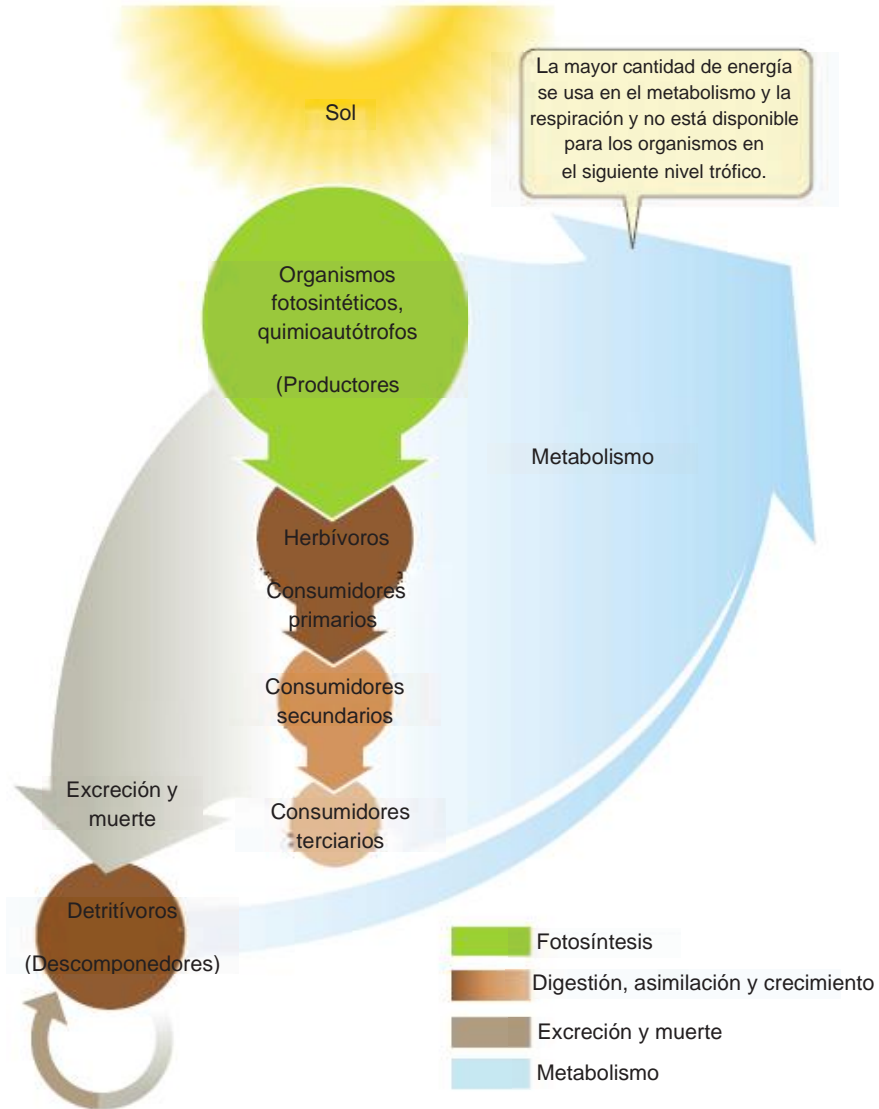
LA ENTROPÍA DEL UNIVERSO ES CRECIENTE

La **segunda ley de la termodinámica** establece que, durante cualquier transferencia de energía, parte de la energía se dispersa como energía inutilizable debido a la tendencia hacia un aumento del desorden (**entropía**). Por lo tanto, podemos esperar que la energía disponible disminuya con cada nivel trófico a medida que avanzamos desde el primer nivel trófico hacia arriba (Figura 79). Sobre la producción primaria *es casi que de conocimiento general* que los autótrofos pierden energía química a través de la respiración celular, disminuyendo la cantidad de energía disponible para los heterótrofos (Bowman *et al.*, 2017). La energía utilizable tiene baja entropía, está organizada, mientras que la energía desorganizada, como el calor, tiene alta entropía (Solomon *et al.*, 2015).

La fuerza que impulsa todos los procesos es la tendencia del sistema a alcanzar el estado de entropía máxima. El calor es cedido o absorbido del medio por el sistema para que dicho sistema más su ambiente circundante alcancen el estado de entropía máxima. Los cambios de calor y entropía se relacionan por una tercera dimensión de energía llamada energía libre. La energía libre puede considerarse como aquel componente de la energía total de un sistema que puede utilizarse para hacer trabajo en condiciones isotérmicas; es pues el parámetro termodinámico de mayor interés en biología. La entropía (S) y la energía libre (G) se relacionan inversamente; cuando aumenta la entropía en un proceso irreversible, se reduce la cantidad de energía libre. Los dos valores se relacionan según la ecuación $\Delta G = \Delta H - T\Delta S$, en la cual H es la entalpía o contenido calórico total del sistema y T es la temperatura absoluta. Todos los procesos físicos y químicos se realizan con una declinación de energía libre hasta que se alcanza un equilibrio en el que la energía libre del sistema se encuentra en un

mínimo y la entropía en un máximo. La energía libre es energía útil; la entropía es energía degradada e inútil (Ville, 2002).

Figura 79. Flujo de energía a través de un ecosistema

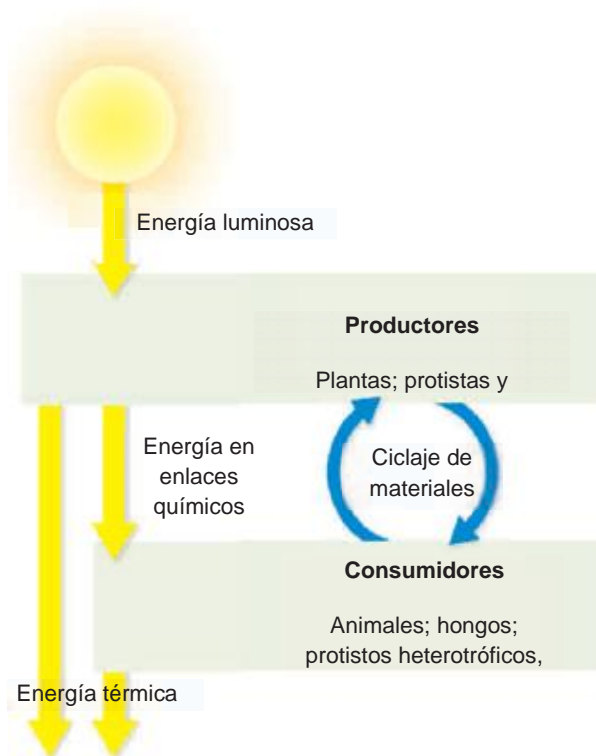


Fuente: Sadava *et al.*, 2011.

ECOSISTEMAS

Un ecosistema es una comunidad de diferentes especies que interactúan entre sí y con su entorno no vivo de suelo, agua, otras formas de materia y energía, principalmente del sol. Los ecosistemas pueden variar en tamaño desde un charco de agua hasta un océano, o desde un parche de bosque hasta un bosque. Los ecosistemas pueden ser naturales o artificiales (creados por el hombre). Ejemplos de ecosistemas artificiales son los campos de cultivo, las granjas arborícolas y los embalses (Miller y Spoolman, 2009). Un ecosistema es, pues, un conjunto de organismos y su entorno físico, todos interactuando a través de un flujo de energía unidireccional y un ciclo de nutrientes. Es un sistema abierto, porque requiere insumos continuos de energía y nutrientes para perdurar (Figura 80) (Starr *et al.*, 2015). El intercambio de nutrientes entre los organismos y su entorno es uno de los aspectos esenciales de la función del ecosistema (Molles y Sher, 2019).

Figura 80. Modelo para ecosistemas en tierra



Fuente: Starr *et al.*, 2015.

De acuerdo con la Figura 80, en el modelo para ecosistemas en tierra, el flujo de energía comienza con autótrofos que capturan energía del sol. La energía fluye en un sentido, dentro y fuera del ecosistema. Los nutrientes se reciclan entre productores y consumidores (Starr *et al.*, 2015).

Estructura de un ecosistema y el flujo de energía

Los ecosistemas y la variedad de especies que contienen son ejemplos funcionales de los cuatro principios científicos de sostenibilidad en acción. Dependen de la energía solar y proporcionan biodiversidad funcional en forma de flujo de energía y el ciclo químico de los nutrientes. Además, los ecosistemas mantienen la biodiversidad en todas sus formas, y el tamaño de la población está controlado por las interacciones entre diversas especies (Miller y Spoolman, 2009).

Niveles tróficos

Los ecólogos han simplificado la estructura trófica de los ecosistemas al organizar las especies en niveles tróficos en función de la fuente predominante de su nutrición. Un nivel trófico está determinado por el número de transferencias de energía de los productores primarios a ese nivel. A medida que la energía se transfiere de un nivel trófico a otro, la energía se pierde debido a la asimilación limitada, la respiración de los consumidores y la producción de calor (Molles, 2016)

La energía fluye unilateralmente: entra al ecosistema, pasa por sus diversos componentes vivos y regresa al entorno físico. La energía luminosa capturada por los productores se transforma en energía de enlace en las moléculas orgánicas, la cual es liberada por reacciones metabólicas donde se desprende como calor. Este es un proceso unilateral, porque la energía calorífica no puede reciclarse; los productores no pueden transformar el calor en energía de enlaces químicos. En contraste, muchos nutrientes se reciclan dentro del ecosistema. El ciclo se inicia cuando los productores captan hidrógeno, oxígeno y carbono de fuentes inorgánicas como el aire y el agua. Además, captan nitrógeno, fósforo y otros minerales disueltos necesarios para la biosíntesis. Los nutrientes pasan de productores a los consumidores que los ingieren. Cuando un organismo muere, la descomposición devuelve los nutrientes al medio y allí los productores los captan de nuevo (Starr *et al.*, 2015).

Productores

Un organismo que puede producir su propio alimento a partir de una fuente de energía externa sin tener que comer otros organismos o sus restos se llama productor (a estos organismos también se les llama productores primarios o autótrofos) (Bowman *et al.*, 2017).

La *producción primaria* es la producción de nueva materia orgánica, o biomasa, por autótrofos en un ecosistema durante un período de tiempo, por ejemplo, por hora o por año. Los ecologistas de los ecosistemas distinguen entre producción primaria bruta y neta (Molles, 2016).

Los ecologistas de los ecosistemas distinguen entre producción primaria bruta y neta. La *producción primaria bruta* es la producción primaria total de todos los productores primarios del ecosistema. La *producción primaria neta* es la producción primaria bruta menos la respiración de los productores primarios; Es la cantidad de energía en forma de biomasa disponible para los consumidores en un ecosistema (Molles y Sher, 2019). Los ecologistas han medido la producción primaria en una variedad de formas, pero principalmente como la tasa de absorción de carbono por parte de los productores primarios o por la cantidad de biomasa u oxígeno producido (Molles, 2016).

Como muestran los datos de la Tabla 10, la productividad primaria, varía enormemente de un tipo de ecosistema a otro.

Tabla 10. Productividad primaria promedio de ecosistemas seleccionados

Ecosistema	Producción primaria neta (g/m ² /año)	Biomasa (kg/m ²)
Océano abierto	125	0,003
Lechos de algas y arrecifes	2500	2
Estuarios	1500	1
Lagos y arroyos	250	0,02
Ciénagas y marismas	2000	15
Bosque tropical	2000	12
Bosque templado	1250	32
Taiga	800	20
Bosque y matorral	700	6
Pradera gramínea tropical	900	4
Pradera gramínea templada	600	1,6
Tundra y región alpina	140	0,6
Matorral desértico y semidesértico	90	0,7
Tierra agrícola	650	1

Fuente: Curtis y Schnek (2006).

La *producción secundaria* es la producción de biomasa por organismos consumidores heterotróficos que se alimentan de plantas, animales, microbios,

hongos o detritos durante un período de tiempo, por ejemplo, por hora o por año. La producción secundaria, que es análoga a la producción primaria neta, incluye el crecimiento del consumidor, la reproducción y, a nivel de la población, la mortalidad (Molles, 2016).

Consumidores

Los consumidores (incluidos los humanos) dependen directa o indirectamente de los productores para sus alimentos o nutrientes. Hay varios tipos de consumidores:

1. *Los consumidores primarios*, o herbívoros (comedores de plantas), son animales como conejos, saltamontes, ciervos y zooplancton que comen productores, principalmente alimentándose de plantas verdes (Miller y Spoolman, 2009).
2. *Consumidores secundarios*, que son carnívoros, o animales que comen animales (Bowman *et al.*, 2017).
3. *Los consumidores* de tercer y más alto nivel son carnívoros, como tigres, lobos, serpientes que comen ratones, halcones y orcas (orcas) que se alimentan de la carne de otros carnívoros (Miller y Spoolman, 2009).
4. *Los omnívoros*, como los cerdos, los zorros, las cucarachas y los humanos, juegan un doble papel alimentándose de plantas y animales (Miller y Spoolman, 2009).
5. *Los descomponedores*, principalmente ciertos tipos de bacterias y hongos, son consumidores que liberan nutrientes de los cuerpos muertos de plantas y animales y los devuelven al suelo, agua y aire para que los productores los reutilicen. Se alimentan secretando enzimas que aceleran la descomposición de los cuerpos de los organismos muertos en compuestos nutritivos como el agua, el dióxido de carbono, los minerales y los compuestos orgánicos más simples (Miller y Spoolman, 2009).
6. *Los detritívoros*, organismos que se alimentan de materia orgánica no viva, generalmente los restos de plantas (Molles, 2016).

Hábitat y nicho ecológico

Todas las especies de una comunidad comparten el mismo hábitat, la misma “dirección”, pero cada una de ellas tiene una “profesión” o papel distinto que desempeñar en los ecosistemas donde se encuentra. Los científicos describen el papel que juega una especie en su ecosistema como su **nicho ecológico**, o simplemente nicho (pronunciado “nitch”). Es la forma de vida de una especie en una comunidad e incluye todo lo que afecta su supervivencia y reproducción, como la cantidad de agua y luz solar que necesita, cuánto espacio requiere y las

temperaturas que puede tolerar. El nicho de una especie no debe confundirse con su hábitat, que es el lugar donde vive. Su nicho es su patrón de vida (Miller y Spoolman, 2009).

Interacciones entre las especies

Las especies de una comunidad interactúan de diferentes maneras (Tabla 11). El **comensalismo** es una interacción que beneficia a una especie, pero tiene poco efecto, si es que tiene alguno, sobre la otra (Miller y Spoolman, 2009). El **mutualismo** es una interacción mutuamente beneficiosa entre individuos de dos o más especies. Muchos ecologistas se refieren al mutualismo y al comensalismo colectivamente como **facilitación** (Bowman *et al.*, 2017). La **competencia interespecífica** ocurre cuando los miembros de dos o más especies interactúan para obtener acceso a los mismos recursos limitados, como alimentos, luz o espacio (Miller y Spoolman, 2009). La **depredación** y el **parasitismo** ayudan a una especie a costa de otra (Starr *et al.*, 2015). Los depredadores matan y consumen otros organismos. Los depredadores típicos son animales que se alimentan de otros animales: lobos que comen alces, serpientes que comen ratones, entre otros (Molles y Sher, 2019). Los parásitos se alimentan del cuerpo o de la energía utilizada por otro organismo (el hospedador); viviendo, generalmente, sobre o dentro de dicho organismo y por lo general no lo matan (Miller y Spoolman, 2009). Parasitismo, comensalismo y mutualismo son tipos de **simbiosis**, que significa “vivir juntos”. Las especies simbióticas o simbiotes, pasan la mayor parte de su ciclo de vida en asociación cercana uno con el otro. Un endosimbionte es una especie que vive dentro de su pareja. Independientemente de si una especie ayuda o lastima a otra, dos especies que interactúan de manera cercana por largos periodos pueden evolucionar (Starr *et al.*, 2015).

Tabla 11. Interacciones directas entre dos especies

Tipo de interacción	Efecto sobre la especie 1	Efecto sobre la especie 2
Comensalismo	Benéfico	Ninguno
Mutualismo	Benéfico	Benéfico
Competencia interespecífica	Nocivo	Nocivo
Depredación	Benéfico	Nocivo
Parasitismo	Benéfico	Nocivo

Fuente: Starr *et al.* (2015).

Particularmente importante fue el ***principio de exclusión competitiva de Gause***, que establece que dos especies con nichos idénticos no pueden coexistir indefinidamente. Gause experimentó con la competencia en el laboratorio y obtuvo resultados que indican que cuando dos especies compiten, una será un competidor más efectivo por recursos limitados, es decir, será más efectivo para convertir recursos en descendencia. Como consecuencia, el competidor más efectivo tendrá mayor aptitud (mayor éxito reproductivo) y eventualmente excluirá a todos los individuos de la segunda especie. El principio de exclusión competitiva establece el concepto de nicho en un contexto más amplio. Después de los experimentos y estudios de Gause, describir los nichos de las especies fue un trampolín para comprender las interacciones entre especies, una clave potencial para comprender la organización de la naturaleza (Molles y Sher, 2019).

Circulación de la energía

El paso de energía en una dirección a través de un ecosistema se denomina ***flujo de energía*** (Solomon *et al.*, 2015). La energía solar ingresa a los ecosistemas a través de plantas y otros organismos fotosintéticos. Estos productores primarios usan parte de la energía que asimilan para su propio metabolismo; el resto, la producción primaria neta, se almacena en sus cuerpos o se utiliza para su crecimiento y reproducción. Debido a que solo la energía de la producción primaria neta está potencialmente disponible para otros organismos que consumen a los productores, utilizamos la producción primaria neta como una medida aproximada del flujo de energía a través de los ecosistemas (Sadava *et al.*, 2011).

Eficiencia de la transferencia energética. Los diversos caminos interconectados de flujo de energía se representan mediante las mencionadas redes alimentarias. Los seres humanos tendemos naturalmente a pensar que las plantas de superficie como los árboles son las formas más grandes de almacenamiento de materia y energía, pero esto no es necesariamente cierto. En un bosque en particular, la materia orgánica que yace sobre el suelo y esta mezclada con la tierra contiene más del doble de energía que la materia presente en las hojas de árboles vivientes. Por tanto, podría haber mayor transferencia de energía a través de la red alimentaria detritívora que de la red alimentaria de pastos (Mader, 2008).

Cómo hacen ATP las células: glucólisis y respiración

En las páginas siguientes mostraremos con cierto detalle cómo una célula degrada los carbohidratos y captura y almacena una parte de su energía potencial en los enlaces fosfato terminales del ATP. La oxidación de la glucosa (o de otros carbohidratos) es complicada en los detalles de manera que iremos lentamente), pero es simple en su diseño general.

ATP. LA MONEDA ENERGÉTICA DE LA CÉLULA

El ATP es un nucleótido relativamente abundante, que sirve como bloque de construcción para el RNA y, en su forma desoxi, para el DNA. Sin embargo, el ATP también se conoce como la moneda energética de la célula, y podemos hablar del costo energético de un proceso metabólico en términos del ATP que una célula debe gastar. El ATP no es una especie de moneda mágica con una estructura química especial. Más bien, es un nucleótido ordinario cuyas reacciones juegan un papel vital en el metabolismo de todas las células (Pratt y Cornely, 2014).

OXIDACIÓN DE LA GLUCOSA

En los sistemas vivos, la oxidación de la glucosa se desarrolla en dos etapas principales. La primera se conoce como glucólisis. La segunda es la respiración que, a su vez, consiste en dos etapas: El ciclo de Krebs y el transporte de electrones terminal.

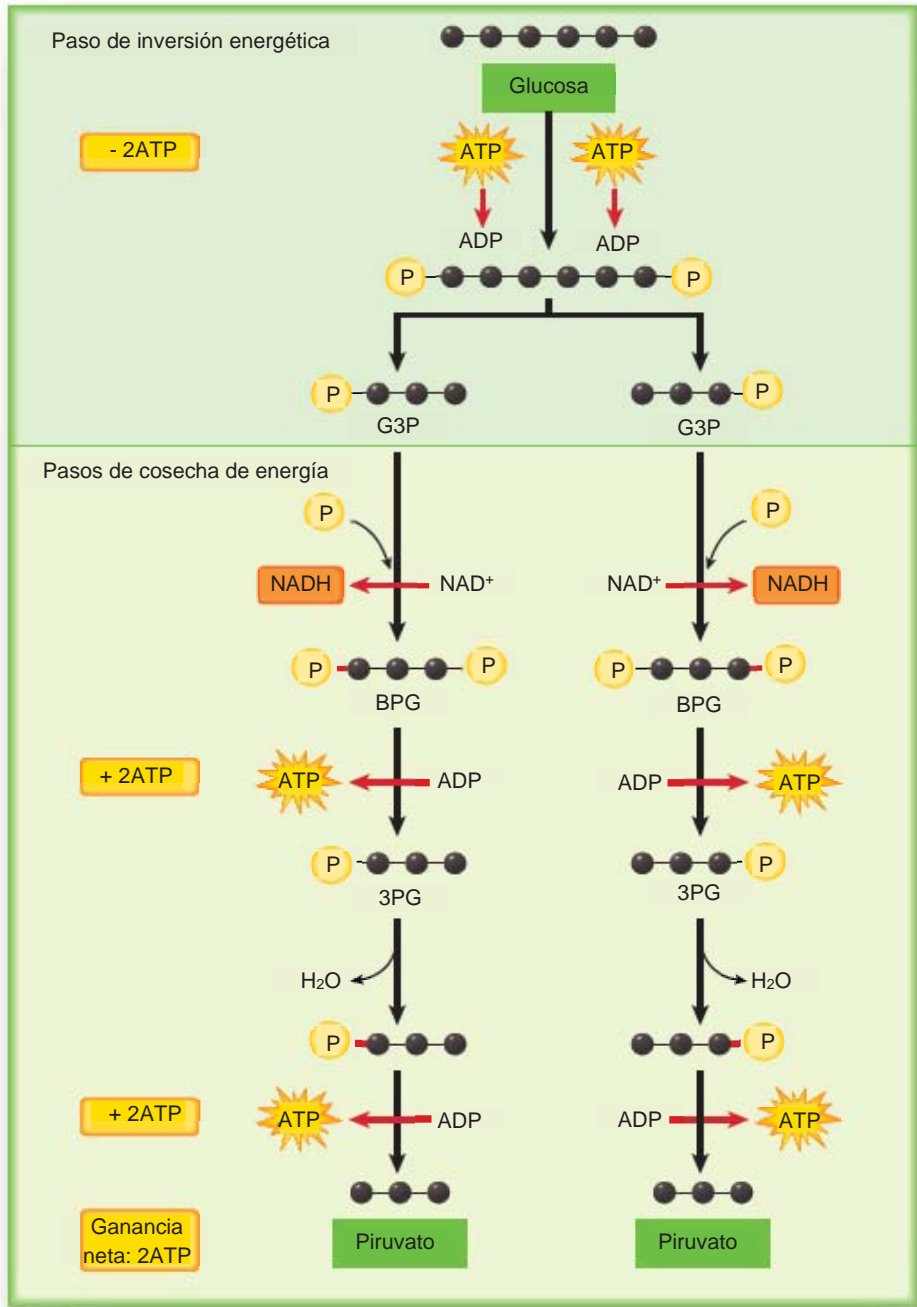
Glucólisis

La glucólisis, que ocurre en el citoplasma de la célula, es la descomposición de la glucosa en dos moléculas de piruvato. Se invierte energía para activar la glucosa, se obtienen 2 ATP y la oxidación da como resultado 2 moléculas de NADH, que se utilizará más adelante para la producción adicional de ATP (Figura 81) (Mader y Windelspecht, 2018).

Es importante resaltar que cada paso o reacción es catalizado por una enzima específica.

Durante los pasos de recolección de energía, los electrones e iones de hidrógeno se eliminan de los sustratos y son capturados por NAD⁺, produciendo dos NADH. A medida que avanzan las reacciones, los grupos fosfato energizados en los intermedios se utilizan para sintetizar cuatro ATP. Esto se logra mediante

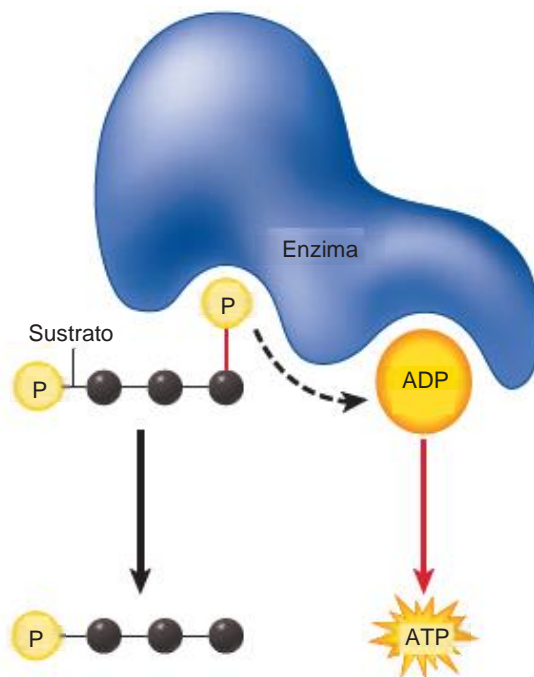
Figura 81. Las 2 fases de la glucólisis



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

un proceso llamado síntesis de ATP a nivel de sustrato (Figura 82), que básicamente implica una transferencia de un grupo fosfato de la molécula intermedia al ADP, formando así ATP (Mader y Windelspecht, 2018).

Figura 82. Síntesis de ATP a nivel de sustrato



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Vías anaerobias

Fermentación láctica: la mayoría de las células animales regeneran NAD^+ sin descarboxilación. Las células musculares, por ejemplo, usan la enzima lactato deshidrogenasa para transferir electrones desde NADH de vuelta al piruvato que se produce por glucólisis. Esta reacción convierte el piruvato en ácido láctico y regenera NAD^+ a partir de NADH . Por lo tanto, cierra el círculo metabólico, permitiendo que la glucólisis continúe mientras haya glucosa disponible. La sangre circulante elimina el exceso de lactato, la forma ionizada del ácido láctico, de los músculos, pero cuando la eliminación no puede mantener el ritmo de la producción, el ácido láctico acumulado interfiere con la función muscular y contribuye a la fatiga muscular (Mason *et al.*, 2017).

Fermentación alcohólica: en otros organismos (bacterias y hongos), el piruvato se reduce para producir alcohol. Como fue el caso con la fermentación de ácido láctico, los electrones necesarios para reducir el piruvato son suministrados por las moléculas de NADH. En el proceso, las moléculas NAD^+ se regeneran para su uso en la glucólisis. Sin embargo, a diferencia de la fermentación con ácido láctico, la fermentación con alcohol libera pequeñas cantidades de CO_2 (Mader y Windelspecht, 2018).

Respiración

En presencia de oxígeno, la siguiente etapa de la degradación de la glucosa implica la oxidación progresiva del ácido pirúvico a dióxido de carbono y agua, proceso conocido como respiración. La respiración celular tiene lugar en dos etapas: el ciclo de Krebs y el transporte terminal de electrones.

Un paso preliminar: la oxidación del piruvato

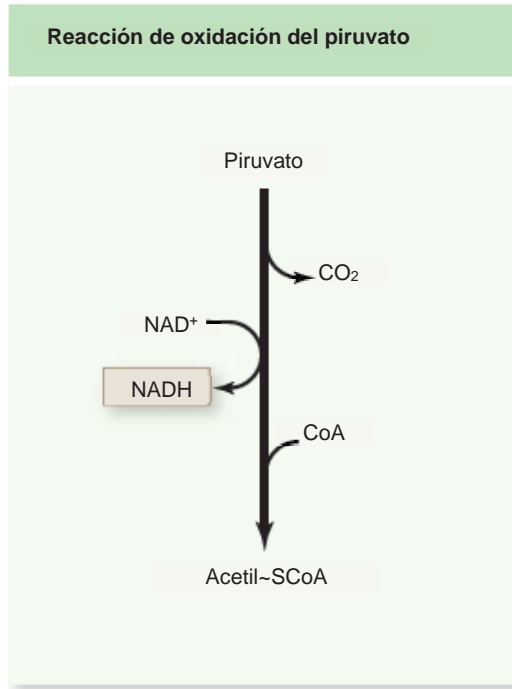
El piruvato se oxida en una reacción de “descarboxilación” que separa uno de los tres carbonos del piruvato en forma de CO_2 . El compuesto de 2 carbonos restante, llamado grupo acetilo, se une a la coenzima A, produciendo acetil~SCoA. Esta oxidación también es una deshidrogenación, por lo que un par de electrones y un protón asociado se transfieren a NAD^+ , reduciéndolo a NADH, con un segundo protón donado a la solución (Mason *et al.*, 2017). La formación acetil~SCoA es el eslabón entre la glucólisis y el ciclo de Krebs. A través de este proceso, la molécula de tres carbonos de ácido pirúvico, se oxida al grupo acetilo de dos carbonos que se combina con la coenzima A para formar acetil~SCoA (Figura 83). La oxidación de la molécula de ácido pirúvico está acoplada a la reducción de NAD^+ . El acetil~SCoA entra en el ciclo de Krebs.

Ciclo de krebs

El ciclo de Krebs (también llamado ciclo del ácido cítrico, ciclo del citrato o ciclo de los ácidos tricarbóxicos) es una ruta metabólica, es decir, una sucesión de reacciones químicas catalizadas por enzimas específicas, que forma parte de la respiración celular en todas las células aeróbicas.

El ciclo del ácido cítrico también tiene lugar en la matriz de las mitocondrias (Figura 84). A medida que se produce la oxidación, se producen NADH y FADH_2 y se libera más CO_2 . El ciclo del ácido cítrico produce 2 ATP, 6 NADH y 2 FADH_2 por molécula de glucosa (Mader y Windelspecht, 2018).

Figura 83. Paso previo al ciclo de Krebs

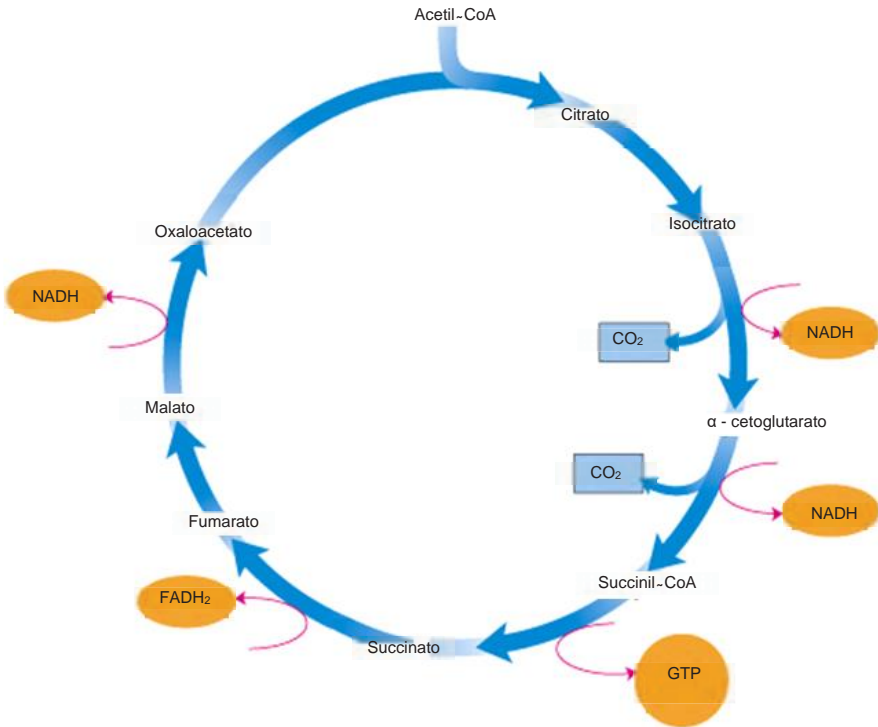


Fuente: Mason *et al.*, 2017.

El ciclo del citrato no es simplemente una extensión de la glucólisis. Más bien, inicia la producción de energía a partir de ácidos grasos y proteínas (aminoácidos), así como a partir de carbohidratos (glucosa), uniendo varias vías metabólicas. La oxidación de estos combustibles metabólicos para producir ATP depende de las reacciones de oxidación-reducción catalizadas por enzimas (reacciones redox) en el ciclo del citrato. Estas reacciones usan las formas oxidadas de las coenzimas nicotinamida adenina dinucleótido (NAD^+) y flavina adenina dinucleótido (FAD) como portadores de electrones, produciendo las formas reducidas NADH y FADH_2 (Miesfeld y McEvoy, 2017).

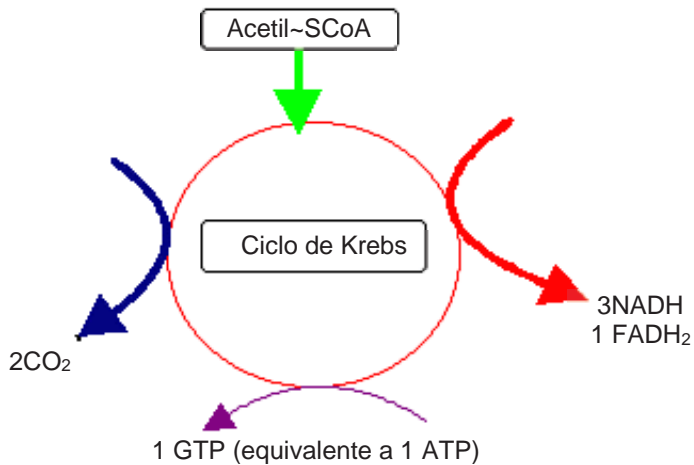
En la Figura 85 se puede ver un esquema sumario del ciclo de Krebs, indicando todo lo que se produce por cada molécula de acetil~SCoA que entra en dicho ciclo.

Figura 84. Conjunto de reacciones del ciclo de Krebs



Fuente: Nelson y Cox (2014).

Figura 85. Esquema resumen del ciclo de Krebs



Fuente: Merchán, 2020.

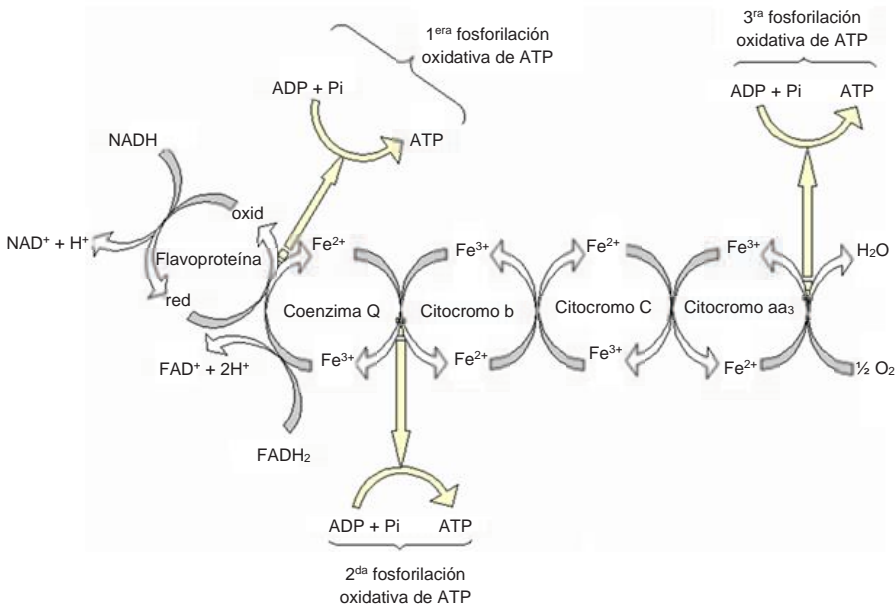
Cadena de transporte de electrones

Las moléculas de NADH y FADH₂ formadas durante la respiración aeróbica contienen un par de electrones que se obtuvieron cuando se redujeron NAD⁺ y FAD⁺. El NADH y el FADH₂ llevan sus electrones a la membrana mitocondrial interna, donde transfieren los electrones a una serie de proteínas asociadas a la membrana llamadas colectivamente la cadena de transporte de electrones (Mason *et al.*, 2017).

La cadena de transporte de electrones (Figura 86) es una serie de portadores de electrones en las crestas de las mitocondrias. NADH y FADH₂ ceden electrones a la cadena. La energía se libera y se captura a medida que los electrones se mueven de una energía más alta a un estado de energía más baja. Más tarde, esta energía se utilizará para la producción de ATP. El oxígeno (O₂) es el aceptor final de electrones. Luego se combina con iones de hidrógeno (H⁺) para producir agua (H₂O) (Mader y Windelspecht, 2018).

En la etapa final de la respiración, estos electrones del NADH y FADH₂, de un nivel de energía alto pasan gradualmente a un nivel energético inferior, a través de una secuencia de reacciones de oxidorreducción que constituyen la cadena transportadora de electrones o cadena respiratoria.

Figura 86. Representación esquemática de la cadena transportadora de electrones y fosforilación oxidativa



Fuente: Mestre@casa, 2020.

Rendimiento energético global

Estamos ahora en condiciones de ver cómo y en qué cantidad la energía potencial, originalmente presente en la molécula de glucosa, se recupera en forma de ATP. Tengamos en cuenta que el gradiente de protones en la mitocondria puede usarse para otros propósitos que no sean la síntesis de ATP, y, por consiguiente, las cifras que damos representan el máximo rendimiento energético teórico posible.

Como muestra una hoja de balance, en la Tabla 12, la producción total a partir de una molécula de glucosa es un máximo de 38 moléculas de ATP. Nótese que, a excepción de dos, las 38 moléculas de ATP provienen de reacciones que ocurren en la mitocondria y, a excepción de 4, todas resultan del pasaje de electrones transportados por el NADH o el FADH₂ a favor de la cadena de transporte de electrones.

Tabla 12. Resumen del máximo rendimiento energético a partir de la oxidación de una molécula de glucosa

En el citoplasma					
Glucólisis		2 ATP	→		2 ATP
En las mitocondrias					
De la glucólisis		2 NADH	→	6 ATP	→ 6 ATP*
De la respiración					
Acido pirúvico	Acetil -SCoA :	1 NADH	→	3 ATP	(X2) → 6 ATP
Ciclo de Krebs:				1 ATP	
		3 NADH	→	9 ATP	} (X2) → 24 ATP
		1 FADH	→	2 ATP	
TOTAL					38 ATP

*En algunas células el costo energético de transportar electrones desde el NADH formado en la glucólisis a través de la membrana interna de la mitocondria, baja la producción neta de estos 2 NADH a 4 ATP, así la producción máxima total en estas células es 36 ATP. Fuente: Curtis *et al.*, 2008.

Biosíntesis

Las células necesitan sustancias, así como energía. No todas las moléculas de alimentos orgánicos están destinadas a la oxidación como combustible para la producción de ATP. Además de las calorías, los alimentos también deben proporcionar esqueletos de carbono que las células necesitan para producir sus propias moléculas. Algunos monómeros orgánicos obtenidos de la digestión pueden usarse directamente. Por ejemplo, como se mencionó, los aminoácidos de la hidrólisis de proteínas en los alimentos se pueden incorporar a las proteínas del cuerpo. En general, el cuerpo necesita moléculas específicas que no

están presentes en los alimentos. Los compuestos intermedios de la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico se pueden desviar a rutas anabólicas como precursores a partir de los cuales las células pueden sintetizar las moléculas que necesitan. Por ejemplo, los humanos pueden producir aproximadamente la mitad de los 20 aminoácidos que forman las proteínas, al modificar los compuestos desviados del ciclo del ácido cítrico; el resto son “aminoácidos esenciales” que deben obtenerse de la dieta. Del mismo modo, la glucosa se puede producir a partir de piruvato, y los ácidos grasos se pueden sintetizar a partir de acetil~SCoA. Evidentemente, estas rutas biosintéticas o anabólicas no generan sino que consumen ATP (Reece *et al.*, 2015).

FOTOSÍNTESIS

La fotosíntesis es un proceso fisicoquímico mediante el cual la energía lumínica (energía solar) es capturada por el mundo vivo por medio de pigmentos y transformada en la energía química de un carbohidrato y el carbono se fija en compuestos orgánicos. Los organismos fotosintéticos, incluidas las plantas, las algas y las cianobacterias, producen una enorme cantidad de carbohidratos (Figura 87). Si los carbohidratos se convirtieran instantáneamente en carbono, y este se carga en vagones de ferrocarril estándar (cada vagón contendría aproximadamente 50 t), los fotosintetizadores de la biosfera llenarían más de 100 vagones por segundo con carbono (Mader y Windelspecht, 2018).

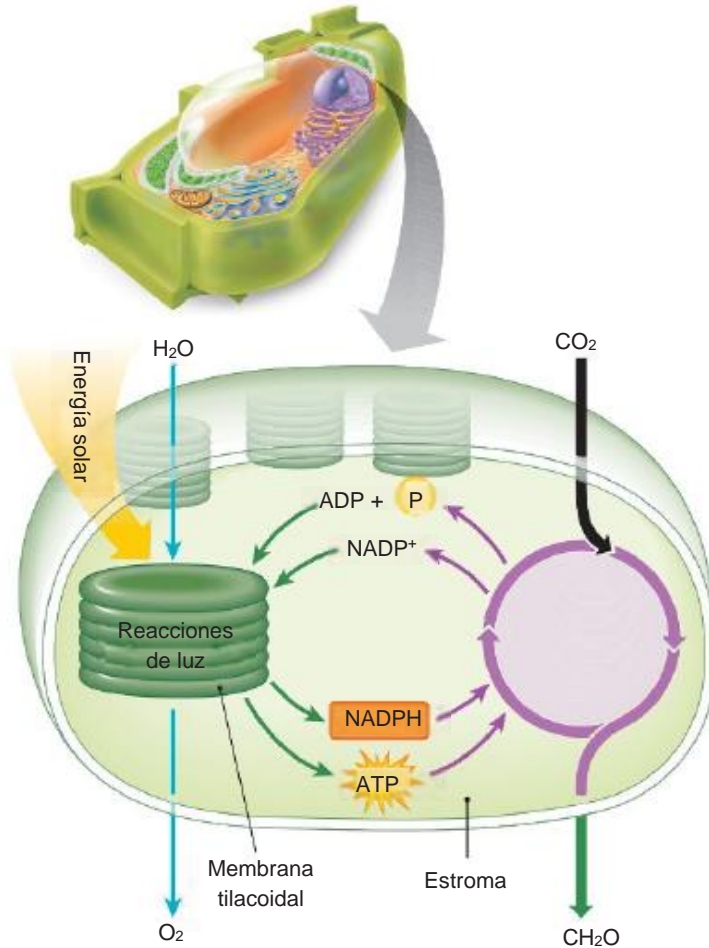
Se han propuesto un sinnúmero de ecuaciones para representar el proceso fotosintético, sin embargo, las más conocidas son:

Siendo la segunda la que más se utiliza como ecuación generalizada y en la cual H_2A representa al agua o cualquier otra sustancia cuyos electrones pueden ser eliminados.

En la fotosíntesis, la luz solar impulsa una serie compleja de reacciones químicas que combinan el agua captada por las raíces de las plantas y el dióxido de carbono del aire para producir azúcares como la glucosa. Este proceso convierte la energía solar en energía química en azúcares para el uso de las células vegetales, con la energía solar capturada, almacenada y liberada como energía química en las moléculas de ATP y ADP (Miller y Spoolman, 2009).

La fotosíntesis ocurre en una amplia variedad de organismos, y se presenta en diferentes formas. Estos incluyen una forma de fotosíntesis que no produce oxígeno (anoxigénica) y una forma que sí produce oxígeno. La fotosíntesis anoxigénica se encuentra en cuatro grupos bacterianos diferentes: bacterias moradas, bacterias verdes de azufre, bacterias verdes no azufradas y helio-

Figura 87. El proceso fotosintético



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

bacterias. La fotosíntesis oxigenada se encuentra en las cianobacterias, siete grupos de algas, y esencialmente en todas las plantas terrestres. Estos dos tipos de fotosíntesis comparten similitudes en los tipos de pigmentos que usan para atrapar la energía de la luz, pero difieren en la disposición y acción de estos pigmentos (Mason *et al.*, 2017).

Las plantas terrestres absorben CO_2 de la atmósfera y lo incorporan a sus tejidos cuando realizan la fotosíntesis. Las plantas y otros organismos terrestres

liberan CO_2 a la atmósfera; ellos producen el CO_2 durante la respiración aeróbica. El suelo contiene al menos 1600 Gt de carbono, más del doble que la atmósfera. El carbono del suelo consiste en humus y organismos vivos del suelo. Con el tiempo, las bacterias y hongos en el suelo descomponen el humus y liberan dióxido de carbono a la atmósfera. La velocidad de descomposición aumenta con la temperatura. En los trópicos, la descomposición avanza rápidamente, por lo que la mayoría el carbono se almacena en plantas vivas, en lugar de hacerlo en el suelo (Starr *et al.*, 2016).

Una ecuación general para la fotosíntesis nos dice el reactivo inicial y los productos finales de la ruta. Pero mucho pasa en el medio. La palabra fotosíntesis sugiere que el proceso requiere dos conjuntos de reacciones. Foto, que significa luz, se refiere a las reacciones que capturan la energía solar, y la síntesis se refiere a las reacciones que producen un carbohidrato. Los dos conjuntos de reacciones se denominan reacciones de luz y reacciones del ciclo de Calvin (más conocidas como reacciones en oscuridad) (Mader y Windelspecht, 2018).

Los cloroplastos y sus tilacoides

En los eucariontes fotosintéticos, las plantas y las algas, la fotosíntesis ocurre en los cloroplastos, los cuales como se indicó en el capítulo 3, al igual que las mitocondrias contienen DNA y la maquinaria para su replicación y expresión, así como ribosomas a partir de los cuales se sintetizan algunas de las proteínas propias de estos organelos.

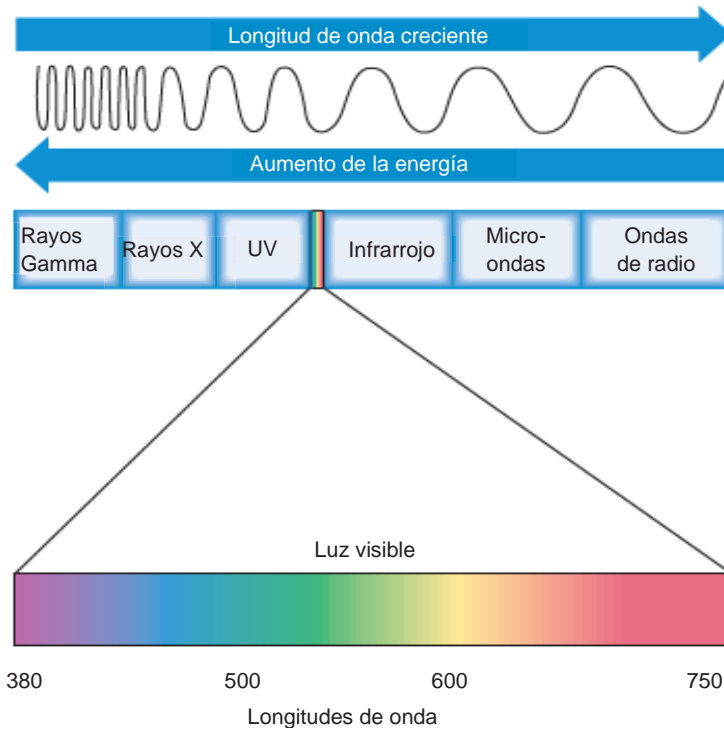
El tilacoide es la unidad estructural de la fotosíntesis debido a que, durante las reacciones a la luz de la fotosíntesis, los pigmentos dentro de las membranas tilacoides absorben la energía solar. Esta energía, también llamada energía radiante, se puede describir en términos de su longitud de onda y su contenido de energía en un espectro electromagnético. La Figura 88 enumera los tipos de energía solar, desde el tipo con la longitud de onda más corta, los rayos gamma, hasta el que tiene las ondas de radio más largas. Observe cómo la luz visible ocupa solo una pequeña porción de este espectro (Mader y Windelspecht, 2018).

Acerca del cloroplasto no se hablará en este aparte porque ya se hizo en el Capítulo 3.

Clorofila y pigmentos accesorios

La clorofila (Figura 89) absorbe la luz azul y roja, que están cerca de los dos extremos del espectro visible. Por lo tanto, si solo la clorofila fuera activa en la fotosíntesis, gran parte del espectro visible no se usaría. Este parece ser el caso en las plantas superiores. Pero las plantas inferiores (como las algas) y las

Figura 88. Espectro de luz visible

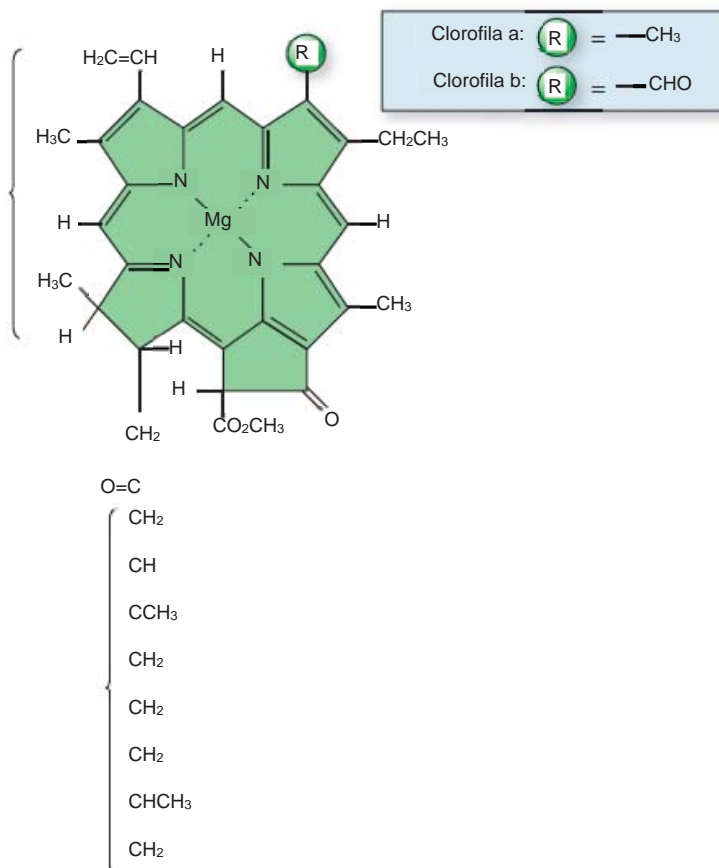


Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

cianobacterias poseen pigmentos accesorios, que absorben fotones intermedios en energía entre las longitudes de onda roja y azul y luego transfieren una porción de esa energía a las clorofilas (Sadava *et al.*, 2011).

La clorofila a es el pigmento fotosintético principal en plantas y cianobacterias y es el único pigmento que puede actuar directamente para convertir la energía de la luz en energía química. La clorofila b, que actúa como un pigmento accesorio, o un pigmento secundario que absorbe la luz, complementa y aumenta la absorción de luz de la clorofila a (Mason *et al.*, 2017). Otros pigmentos accesorios son los carotenoides, como el β -caroteno, que absorbe fotones en las longitudes de onda azul y verde azulada y aparecen de color amarillo intenso y las ficobilinas, como la ficocianina, que se encuentran en las algas rojas y en las cianobacterias, absorben varias longitudes de onda de color verde amarillo, amarillo y naranja (Sadava *et al.*, 2011). (Figura 90).

Figura 89. Fórmula estructural de las clorofilas a y b



Fuente: Mason *et al.*, 2017.

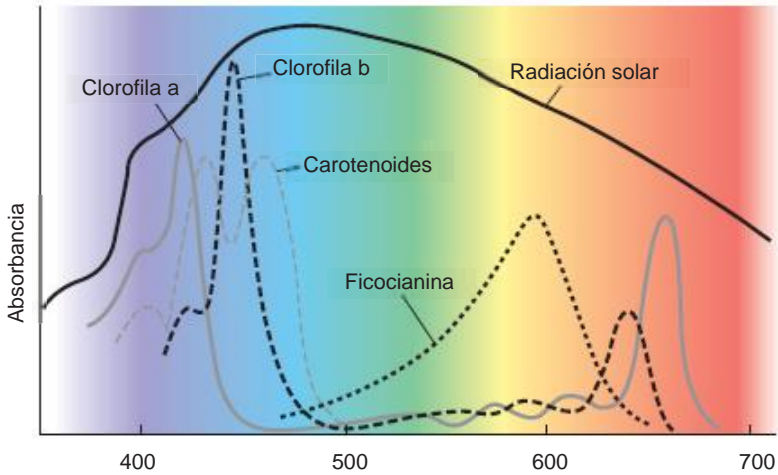
Fotofosforilación

Así como en la mitocondria se desarrolla el mecanismo quimiosmótico para la formación de ATP, un mecanismo similar, llamado fotofosforilación, opera en el cloroplasto, donde el transporte de electrones está acoplado al transporte de protones (H^+) a través de la membrana del tilacoide, lo que resulta en un gradiente de protones a través de la membrana (Sadava *et al.*, 2011).

Fotofosforilación no cíclica

Las plantas y otros organismos fotosintéticos usan los fotosistemas II (P_{680}) y I (P_{700}) en serie, primero uno y luego el otro, para producir ATP y NADPH. Este proceso de dos etapas es llamado fotofosforilación no cíclica porque el camino

Figura 90. Absorción de luz visible por algunos pigmentos fotosintéticos

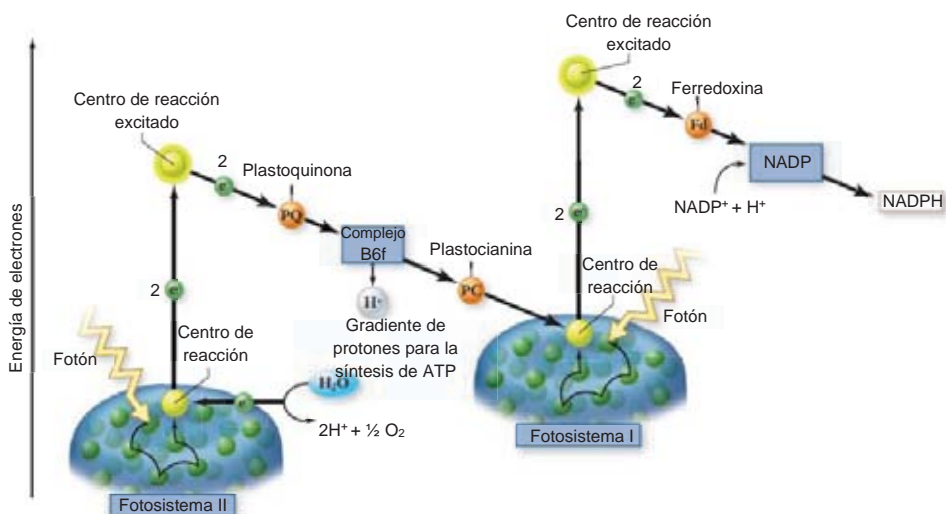


Fuente: Pratt y Cornely, 2014.

de los electrones no es un círculo: los electrones expulsados de los fotosistemas no regresan a ellos, sino que terminan en NADPH. Los fotosistemas se reponen con electrones obtenidos al dividir el agua (Mason *et al.*, 2017).

El esquema que se muestra en la Figura 91, llamado diagrama Z, ilustra los dos pasos de activación de electrones, uno catalizado por cada fotosistema. El eje horizontal muestra el progreso de las reacciones de luz y las posiciones relativas de los complejos, y el eje vertical muestra los niveles de energía relativa de los electrones. Los electrones se originan en el agua, que retiene sus electrones muy fuertemente (potencial redox = +820 mV), y terminan en NADPH, que retiene sus electrones mucho más libremente (potencial redox = -320 mV). El fotosistema II actúa primero. Los electrones de alta energía generados por el fotosistema II se usan para sintetizar ATP y luego se pasan al fotosistema I para impulsar la producción de NADPH. Por cada par de electrones obtenidos de una molécula de agua, se produce una molécula de NADPH y un poco más de una molécula de ATP (Mason *et al.*, 2017).

Figura 91. Diagrama de fotosistemas I y II



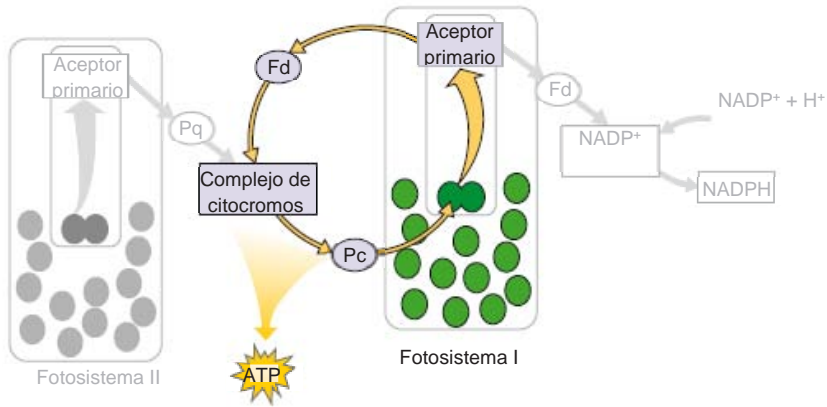
Fuente: Mason *et al.*, 2017.

Flujo cíclico de electrones (Fotofosforilación cíclica)

El transporte cíclico de electrones produce ATP, pero no NADPH, mientras que el transporte de no cíclico de electrones produce ATP y NADPH. Sin embargo, las reacciones de la fotosíntesis que son independientes de la luz requieren más ATP que NADPH + H⁺. Si solo funciona la vía no cíclica, existe la posibilidad de que no se forme suficiente ATP. El transporte cíclico de electrones compensa el desequilibrio. Esta vía, que produce solo ATP, se llama cíclica porque un electrón que pasa de una molécula de clorofila excitada al principio regresa a la misma molécula de clorofila al final de la cadena de reacciones (Sadava *et al.*, 2011) (Figura 92).

En ciertos casos, los electrones fotoexcitados pueden tomar una ruta alternativa llamada flujo de electrones cíclicos, que utiliza el fotosistema I, pero no el fotosistema II. En la Figura 92 vemos que el flujo cíclico es un cortocircuito: los electrones circulan desde la ferredoxina (Fd) al complejo del citocromo y, desde allí, a la clorofila P₇₀₀ del complejo del centro de reacción de PS I. No hay producción de NADPH, ni libera oxígeno. Por otro lado, el flujo cíclico genera ATP. En lugar de tener PS II y PS I, varios grupos de bacterias fotosintéticas actuales tienen solo un fotosistema relacionado con el fotosistema I o el fotosistema II. En estas especies, que incluyen bacterias de azufre púrpura, el flujo de electrones cíclicos es el único mecanismo para generar ATP en la fotosíntesis (Reece *et al.*, 2015).

Figura 92. Flujo cíclico de electrones

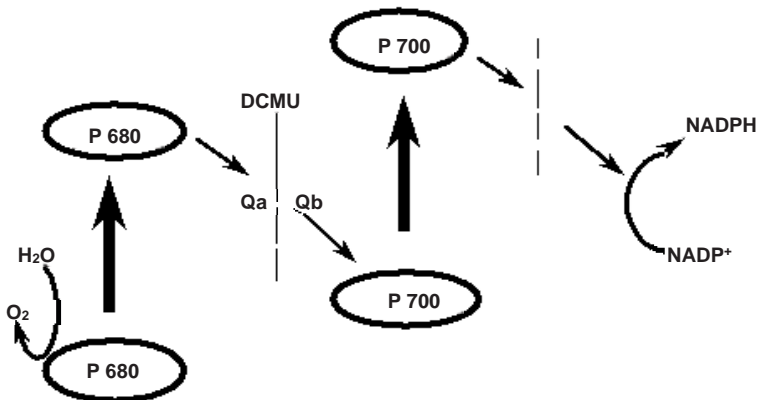


Fuente: Reece *et al.*, 2015.

Efecto de herbicidas en el transporte fotosintético de electrones

Ciertos herbicidas a base de triazinas, como la simazina y atrazina bloquean el transporte de electrones entre QA y QB. El maíz y el sorgo son tolerantes a las triazinas, pero no así a los derivados de la urea; ya que contienen enzimas que detoxifican dichos compuestos. Los herbicidas como el diquat y paraquat (gramoxone), previenen la reducción de NADP^+ al aceptar electrones de reductores intermedios en PSI. También genera especies de oxígeno reactivo que son tóxicas para las células, matando así a la planta (Miesfeld y McEvoy, 2017) debido a la pérdida de la actividad de los cloroplastos (Figura 93).

Figura 93. Acción de los herbicidas sobre el transporte fotosintético de electrones



Fuente: Hernández, 2014.

Reacciones de oscuridad (fase oscura)

El ATP y el NADPH generados por las reacciones de luz potencian las reacciones del ciclo de Calvin, donde se realiza la reducción del CO_2 . El ciclo de Calvin a menudo se conoce como las reacciones independientes de la luz (reacciones de oscuridad), ya que estas reacciones no requieren una entrada de energía solar, sino que dependen de las salidas de las reacciones de luz (Mader y Windelspecht, 2018). El ciclo de reacciones que permiten la fijación de carbono es llamado ciclo de Calvin (Figura 94), por su descubridor, Melvin Calvin (1911-1997). Debido a que el primer intermedio del ciclo, el fosfoglicerato, contiene tres átomos de carbono, este proceso también se llama fotosíntesis C_3 . Otras plantas agregan CO_2 al fosfoenolpiruvato (PEP) para formar una molécula de 4 carbonos. Esta reacción es catalizada por la enzima PEP carboxilasa. Esta enzima tiene dos ventajas sobre el rubisco: tiene una afinidad mucho mayor por el CO_2 que el rubisco y no tiene actividad oxidasa (Mason *et al.*, 2017).

La fijación de dióxido de carbono (CO_2) es el primer paso del ciclo de Calvin. Durante esta reacción, el CO_2 de la atmósfera se une a RuBP, una molécula de 5 carbonos. La enzima para esta reacción se llama RuBP carboxilasa (rubisco), y el resultado es una molécula de 6 carbonos que poco después se divide en dos moléculas de 3 carbonos (Mader y Windelspecht, 2018).

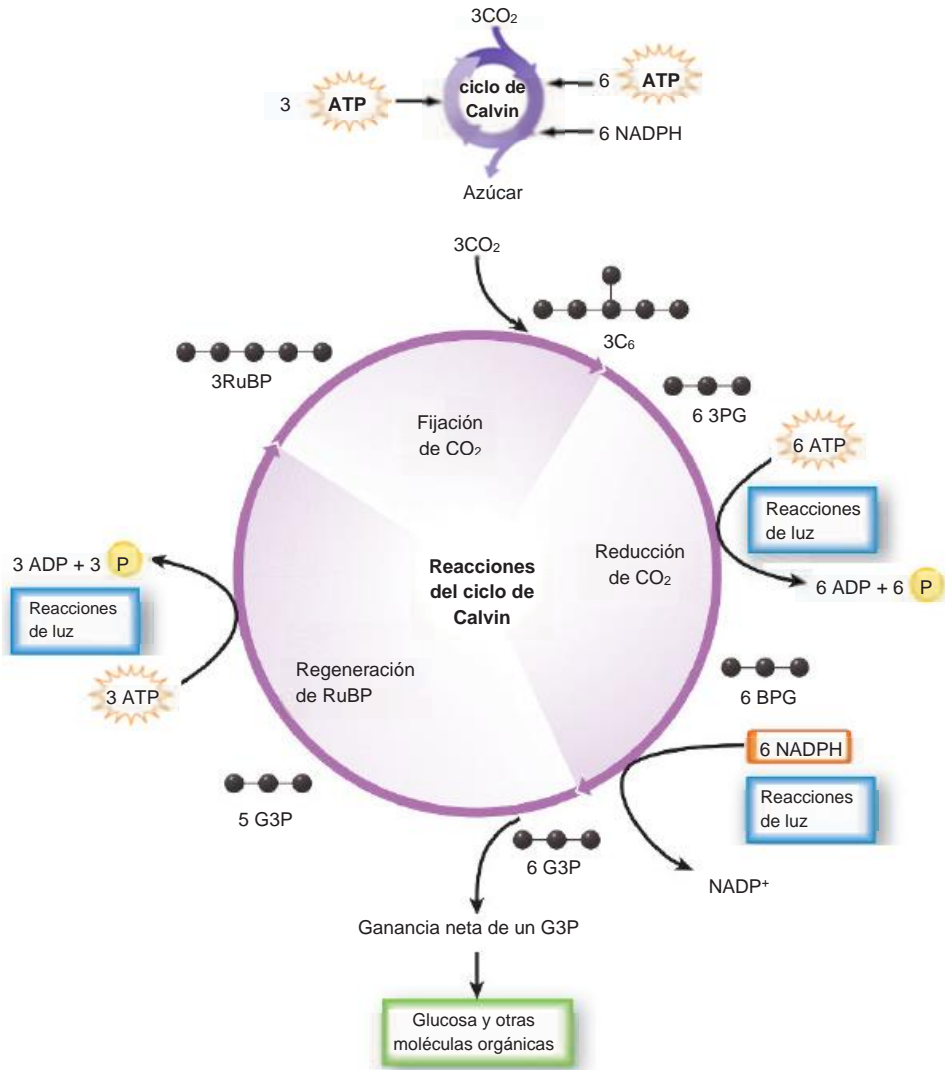
La reducción de CO_2 es la secuencia de reacciones que usa NADPH y parte del ATP de las reacciones de luz. NADPH y ATP suministran los electrones y la energía necesarios para la reducción de CO_2 , respectivamente. Se añaden electrones de NADPH, y a través de una serie de reacciones, el dióxido de carbono se reduce para formar G3P, un carbohidrato (Mader y Windelspecht, 2018).

Las reacciones del ciclo de Calvin son cíclicas, lo que significa que parte del producto vuelve al inicio de las reacciones. La etapa final del ciclo de Calvin usa ATP de las reacciones de luz para regenerar RuBP para que pueda participar nuevamente en la fijación de carbono (Mader y Windelspecht, 2018).

Plantas con ciclo dicarboxílico C-4

Algunas plantas han desarrollado una adaptación que les permite tener éxito en condiciones cálidas y secas. Estas plantas llevan a cabo la fotosíntesis C_4 en lugar de la fotosíntesis C_3 (Mader y Windelspecht, 2018). En las plantas C_4 , la captura de CO_2 ocurre en una célula y la descarboxilación ocurre en una célula adyacente. Esto representa una solución espacial al problema de la fotorrespiración. El segundo grupo, las plantas CAM, realizan ambas reacciones en la misma célula, pero capturan CO_2 usando PEP carboxilasa por la noche, luego descarboxilan durante el día. CAM significa metabolismo del ácido crasuláceo,

Figura 94. Ciclo de Calvin



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

después de la familia de plantas Crassulaceae, en la que se descubrió por primera vez. Este mecanismo representa una solución temporal al problema de la fotorrespiración (Mason *et al.*, 2017).

Las plantas C₄ compensan la ineficiencia de rubisco mediante el uso de un conjunto adicional de reacciones (se llaman plantas C₄ porque una molécula de cuatro carbonos, oxaloacetato, es el primer intermediario estable que se forma

en sus reacciones independientes de la luz). Ejemplos son el maíz, el pasto de césped y el bambú (Starr *et al.*, 2016).

Las plantas C_4 pueden evitar la absorción de O_2 por rubisco. Exploremos cómo las plantas C_4 hacen esto. La anatomía de una planta C_4 es diferente de la de una planta C_3 . En una hoja C_4 , los cloroplastos se encuentran en las células mesofílicas, pero también se encuentran en las células de la envoltura del haz, que rodean la vena de la hoja. Además, las células mesofílicas están dispuestas concéntricamente alrededor de las células de la envoltura del haz, protegiendo a las células de la envoltura del haz de O_2 en los espacios de la hoja (Mader y Windelspecht, 2018).

Fotorrespiración

La fotorrespiración es una forma ineficiente de producir azúcares porque requiere más ATP y NADPH que el ciclo de Calvin y produce CO_2 (Starr *et al.*, 2016). En el proceso, el O_2 se incorpora a RuBP, que sufre reacciones adicionales que en realidad liberan CO_2 . Por lo tanto, la fotorrespiración libera CO_2 , esencialmente deshaciendo la fijación de carbono (Mason *et al.*, 2017).

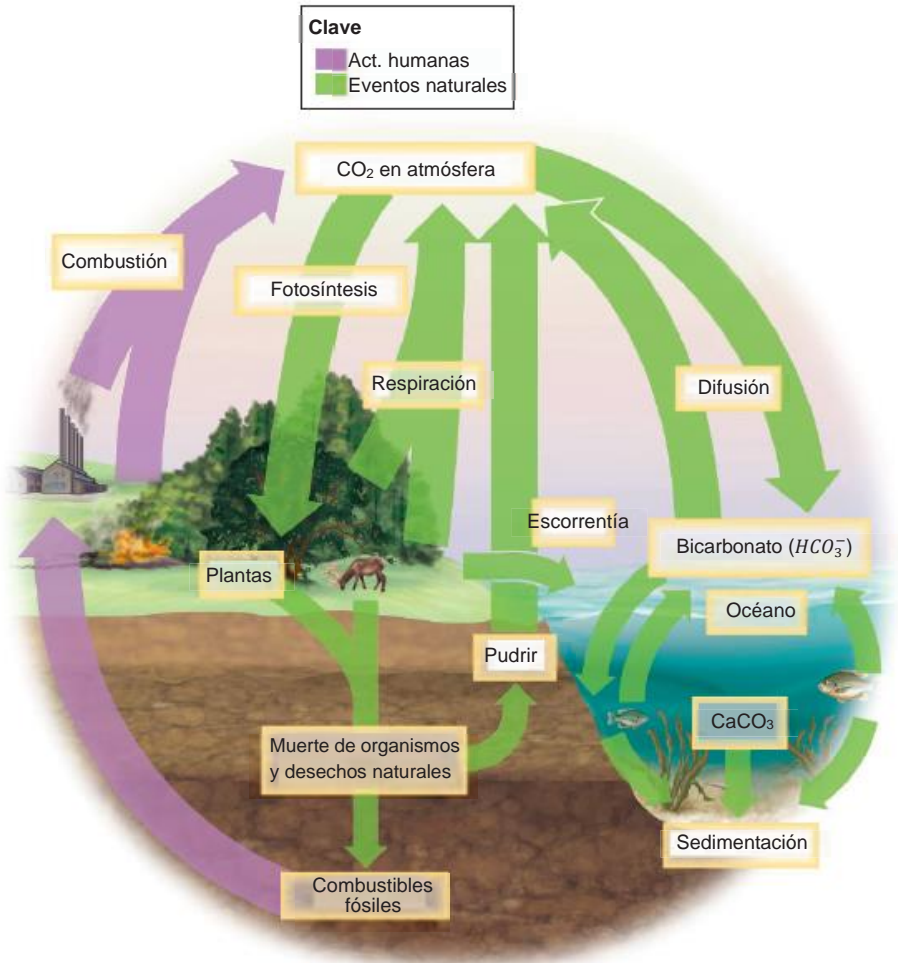
Ciclo del carbono

El carbono se mueve entre los organismos y la atmósfera como consecuencia de dos procesos biológicos recíprocos: la fotosíntesis y la respiración (Molles y Sher, 2019). Por lo tanto, el CO_2 en la atmósfera es el grupo de intercambio para el ciclo del carbono (Mader y Windelspecht, 2016) (Figura 95).

ACTIVIDADES HUMANAS Y EL CICLO DEL CARBONO

Se libera más CO_2 a la atmósfera del que se elimina, en gran parte debido a la quema de combustibles fósiles y la destrucción de los bosques. Cuando los humanos eliminan los bosques, reducimos un reservorio y los mismos organismos que absorben el exceso de dióxido de carbono. Hoy, la cantidad de CO_2 liberado a la atmósfera es aproximadamente el doble de la cantidad que pueden absorber los productores del planeta. Gran parte del exceso de CO_2 se disuelve en el océano. Varios otros gases se emiten a la atmósfera debido a actividades humanas. Estos incluyen el óxido nitroso (N_2O) de los fertilizantes y desechos animales y el metano (CH_4) de la descomposición bacteriana que ocurre en

Figura 95. Ciclo del carbono



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

ambientes anaeróbicos. (Mader y Windelspecht, 2016). La mayor cantidad de dióxido de carbono (y otros gases) en la atmósfera está causando el cambio climático. Estos gases permiten que pasen los rayos del sol, pero absorben e irradian el calor de regreso a la Tierra, un fenómeno llamado efecto invernadero (Mader y Windelspecht, 2018).

Fotosíntesis y productividad

La productividad puede definirse como la cantidad de biomasa que se forma en un periodo de tiempo determinado”.

Odum y Barrett (2005), escribieron que “La productividad primaria desde un sistema ecológico, comunidad o cualquiera de sus partes, se define como la rapidez con que la energía radiante se transforme en sustancias orgánicas por acción fotosintética o quimiosintética de organismos productores (principalmente las plantas verdes). Es importante reconocer los siguientes cuatro pasos sucesivos en el proceso de producción.

1. Productividad Primaria bruta (GPP, por sus siglas del inglés) es la cantidad de carbono fijada por los autótrofos en un ecosistema. El GPP en la mayoría de los ecosistemas terrestres es equivalente al total de todas las fotosíntesis de plantas (Bowman *et al.*, 2017).
2. La productividad primaria neta (NPP, por sus siglas del inglés) es la tasa a la que los productores usan la fotosíntesis para producir y almacenar energía química menos la tasa a la que usan parte de esta energía química almacenada a través de la respiración aeróbica. En otras palabras, $NPP = GPP - R$, donde R es la energía utilizada en la respiración. NPP mide qué tan rápido los productores pueden proporcionar la energía química almacenada en su tejido que está potencialmente disponible para otros organismos (consumidores) en un ecosistema (Miller y Spoolman, 2009).
3. Productividad neta de la Comunidad es la tasa de almacenamiento de la materia orgánica no utilizada por los heterótrofos (es decir producción primaria neta menos consumo heterótrofo) durante el periodo en cuestión, que por lo general es la época de crecimiento de cada año.
4. La producción secundaria es la producción de biomasa por organismos consumidores heterotróficos que se alimentan de plantas, animales, microbios, hongos o detritos durante un período de tiempo, por ejemplo, por hora o por año. La producción secundaria, que es análoga a la producción primaria neta, incluye el crecimiento del consumidor, la reproducción y, a nivel de la población, la mortalidad. Los ecologistas han medido la producción primaria en una variedad de formas, pero principalmente como la tasa de absorción de carbono por parte de los productores primarios o por la cantidad de biomasa u oxígeno producido (Molles, 2016).
5. Finalmente, las tasas de almacenamiento de energía a nivel de los consumidores se denominan productividades secundarias. Puesto que los

consumidores sólo usan materias alimenticias previamente elaboradas, con ciertas pérdidas respiratorias y las convierten en diferentes tejidos a través de un proceso global, la productividad secundaria no se divide en estimaciones “bruta” y “neta”. El flujo total de energía a nivel de los heterótrofos, que es análogo a la producción bruta de los autótrofos, debe denominarse “asimilación” en vez de “producción”.

En todas las definiciones indicadas los términos “productividad” y “tasa de producción” se consideran sinónimos. Incluso cuando el término “producción” designa una cantidad de materia orgánica acumulada, siempre se supone o sobreentiende el factor tiempo”.

La biomasa o materia orgánica viviente que hay en un momento dado no debe confundirse con la productividad.

DISTRIBUCIÓN DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA

Según Odum y Barrett (2005), en las aguas costeras que son más fértiles, la producción primaria se concentra en los 30 metros superiores o algo así; en las aguas del mar abierto, que son más transparentes, pero menos fértiles, la zona de producción primaria puede prolongarse hasta 100 m. o más de profundidad. Esta es la razón por la que las aguas costeras se ven oscuras y verdosas, mientras que las aguas oceánicas son azules. En todas las aguas, la fotosíntesis es máxima en las capas superficiales debido a que el fitoplancton circulante está adaptado para funcionar “en la sombra” y es inhibido por la luz solar directa.

En el bosque, donde las unidades fotosintéticas (hojas) están fijas permanentemente en el espacio, las superficiales están adaptadas a la luz solar directa, mientras que las inferiores están adaptadas a la sombra.

Clorofila y producción primaria

En 1949 Gessner observó que la clorofila, que en realidad se desarrolla “por metro cuadrado”, tiende a ser semejante en las diversas comunidades. Este descubrimiento indica que el contenido de pigmento verde en las comunidades enteras es más uniforme que en las plantas individuales o sus partes. El todo no sólo es diferente de las partes, sino que es imposible explicarlo con base en estas últimas. Las comunidades intactas están formadas por diversas plantas, jóvenes y viejas, de sol y de sombra, lo que les permite integrarse y ajustarse tan plenamente como los factores limitantes locales permitan, a la energía solar disponible, misma que, por supuesto, incide sobre el ecosistema “por metro cuadrado” (Odum y Barrett, 2005).

Las plantas adaptadas a la sombra, o sus partes, tienden a poseer una mayor concentración de clorofila que las plantas adaptadas a la luz o sus partes; esta propiedad les permite capturar y convertir muchos de los escasos fotones disponibles. En consecuencia, el uso de la luz es muy eficiente en los sistemas de sombra, aunque el rendimiento fotosintético y la tasa de asimilación son bajos. Los cultivos de algas que se mantienen bajo una luz débil en el laboratorio suelen adaptarse a la sombra. La gran eficiencia de esos sistemas ha sido erróneamente proyectada a las condiciones de luz plena por quienes pretenden alimentar a la humanidad con cultivos masivos de algas. Al aumentar la cantidad de luz para obtener buenos rendimientos la eficiencia se abate, como sucede con cualquier otro tipo de vegetales.

La mayor concentración de clorofila se encuentra en las comunidades estratificadas, como los bosques, y es generalmente más alta en tierra que en el agua. En un sistema cualquiera adaptado a la luz, la clorofila de la zona autótrofa se autoajusta a los nutrientes y otros limitantes. En consecuencia, si se conocen la tasa de asimilación y la luz disponible, la producción bruta puede calcularse extrayendo los pigmentos y cuantificando la concentración de clorofila con un espectrofotómetro. Por ejemplo, Ryther y Yentsch (1957) descubrieron que el fitoplancton marino, bajo luz máxima, tiene una tasa de asimilación razonable constante de 3,79 gramos de carbono asimilado/hora/gramo de clorofila (Odum y Barrett, 2005).

Las tasas de producción calculadas con base en la tasa de asimilación y las mediciones de clorofila y luz fueron muy semejantes a las obtenidas por otros métodos. A partir de entonces, el método de la clorofila se ha utilizado ampliamente para estimar la producción primaria del mar y otros grandes cuerpos de agua.

FOTOSÍNTESIS Y PRODUCTIVIDAD EN LAGOS

Los ecosistemas lacustres a menudo se clasifican según su estado nutricional. Las aguas pobres en nutrientes con baja productividad primaria se denominan oligotróficas, mientras que las aguas ricas en nutrientes con alta productividad primaria se denominan eutróficas. Las aguas mesotróficas tienen un estado intermedio de nutrientes entre las aguas oligotróficas y eutróficas (Bowman *et al.*, 2017).

Factores abióticos

Bajo este término se designa todos aquellos factores ambientales que influyen en la estabilidad y productividad de los ecosistemas acuáticos.

Penetración de la luz solar

La luz que llega a la superficie del agua penetra en ella diferencialmente de acuerdo con la longitud de onda absorbida. La luz visible se encuentra entre la longitud de onda de 380 nm y 700 nm, aproximadamente. Las longitudes de onda de mayor penetración en el agua son la azul y la verde (Roldán y Ramírez, 2008).

Una proporción sustancial de la producción primaria en los ecosistemas acuáticos se encuentra en la zona eufótica, definida como la región donde la intensidad de la luz es al menos 1 % de la superficie. Esta es una de las diferencias básicas entre los sistemas terrestres y acuáticos en términos de producción fotosintética de materia orgánica (Tundisi y Tundisi, 2012).

Gases disueltos en el agua

De los gases disueltos en el agua, el oxígeno y el dióxido de carbono son clave porque están involucrados en los procesos de producción de materia orgánica por parte de los productores primarios (fotosíntesis) y la respiración de todos los organismos. Las variaciones diurnas en los niveles de estos gases son causadas por cambios en los procesos de fotosíntesis, respiración y circulación de las masas de agua. La distribución vertical de iones disueltos, sustancias orgánicas y gases depende de los procesos de circulación horizontal y vertical, los mecanismos de estratificación y las interacciones de los afluentes con los ecosistemas acuáticos (Tundisi y Tundisi, 2012).

Sólidos disueltos en el agua

Bajo este nombre se agrupan todos los iones que se encuentran presentes en el agua como son cloruros, sulfatos, bicarbonatos, nitratos, fosfatos y Sílice dentro de los más representativos (Roldán y Ramírez, 2008).

Factores bióticos

Como se había mencionado antes y como ya es sabido por todos, la parte biótica de los ecosistemas está constituida por los organismos que viven en él. Es decir, productores o fotosintetizadores, los consumidores y los descomponedores o mineralizadores de la materia orgánica. La acción conjunta de estos tres grupos de organismos determina la productividad y el balance ecológico del ecosistema acuático (Roldán y Ramírez, 2008).

El término fitoplancton se usó por primera vez en 1867 para describir un grupo polifilético diverso de organismos fotosintéticos unicelulares y coloniales que se encuentran en los océanos y en una amplia gama de aguas continentales y

estuarios. Se estima que estos organismos son responsables de más del 45% de la producción primaria mundial (Tundisi y Tundisi, 2012). El zooplancton por su parte está constituido por animales microscópicos, como protozoos, rotíferos y microcrustáceos, los cuales por lo regular se alimentan de algas, iniciándose así la formación de cadenas alimentarias o redes tróficas, base de la productividad secundaria en los ecosistemas acuáticos (Roldán y Ramírez, 2008). La mayoría de los organismos de zooplancton miden de 0,3 a 0,5 mm de longitud. Representan un eslabón importante en la cadena alimentaria en todos los ecosistemas de agua dulce, estuarios, océanos y aguas costeras. La mayoría de estos organismos se alimentan de fitoplancton o bacterioplancton. Los rotíferos, los copépodos ciclopoideos y las lombrices pueden incluso aprovecharse de otros tipos de zooplancton (Tundisi y Tundisi, 2012).

Taller de bioenergética

¿Cuál es la diferencia entre las reacciones exergónicas y endergónicas?

La ATP sintasa, también llamada sintetasa, es una enzima que se encuentra en las mitocondrias. ¿Cuál es la función de la ATP sintasa?

Las células requieren más energía de los alimentos de la que realmente necesitan para realizar sus funciones. Solo alrededor del 60% de las calorías de un alimento son utilizadas por el cuerpo para realizar funciones celulares. ¿Qué representa el otro 40 % de las calorías?

¿Por qué la ganancia neta del metabolismo de una molécula proveniente de glucógeno es mayor que la obtenida del metabolismo de una molécula de glucosa libre?

¿Qué vía (o combinación de vías que operan al mismo tiempo) es/son capaces de convertir una molécula de glucosa en 6 moléculas de CO_2 ?

¿En cuál compartimento celular se encuentra la ribulosa 1,5-bisfosfato carboxilasa, que cataliza la fijación del CO_2 durante la fotosíntesis en plantas y muchas algas?

¿Cuál es la ecuación química de la fotosíntesis?, ¿Cuál es la principal fuente de energía para la fotosíntesis?, ¿Cuáles son las funciones de NADPH y ATP en la etapa química de la fotosíntesis?

Considerando la ecuación para la fotosíntesis, explique ¿por qué la concentración de oxígeno en el aire que rodea a las plantas puede usarse como una medida de la tasa de fotosíntesis?

¿Cuáles son los factores que influyen en la fotosíntesis también interfieren con la productividad primaria bruta?

¿Cuál es la ecuación general de la respiración aeróbica (también representa ADP y fosfato)?

¿Cuáles son los destinos de la materia orgánica fabricada por los productores?

¿Qué efecto tiene un día frío y soleado en la tasa de fotosíntesis?

El agua tiene una participación clave en las reacciones orgánicas. ¿Cuáles son ejemplos de dos tipos de reacciones orgánicas en las que el agua se incorpora o se libera respectivamente en los productos de estas reacciones?

¿Qué son ciclos biogeoquímicos?, ¿Cuál es la importancia ambiental del ciclo del carbono?

¿Cuál es la diferencia entre los conceptos de cadena alimentaria y red alimentaria?

¿Qué es un nivel trófico?

¿Qué es la entropía?, cite ejemplos.

¿Qué es la energía libre de Gibbs?

Describa con precisión las formas en que se mueven la energía y la materia dentro de un ecosistema.

¿Qué son combustibles fósiles?, ¿Cuál es el impacto ambiental generado por ellos?, ¿Las microalgas pueden ser utilizadas para producir biocombustibles?

¿Qué son los biocombustibles?, ¿Realmente el uso de biocombustibles contribuye a la disminución de los problemas de contaminación?

CAPÍTULO 7

Reproducción

Si existe una característica calificada como “esencia de la vida”, es la capacidad de reproducirse y de perpetuar la especie. La supervivencia de cada especie, vegetal o animal, requiere que cada uno de sus miembros se multiplique, que produzcan nuevos individuos para sustituir los muertos por acción de predadores, parásitos o edad avanzada. La reproducción a nivel molecular es una función de la capacidad única que tienen los ácidos nucleares de autoduplicarse, dependiente de la especificidad de los enlaces de hidrógeno, relativamente débiles, que existen en pares de nucleótidos. A nivel de todo organismo, la reproducción va desde la simple fisión de bacterias y otros organismos unicelulares (proceso en el cual no interviene el sexo), hasta los procesos extraordinariamente complejos estructurales, funcionales y de conducta que integran la reproducción en los animales superiores y los humanos.

Claude A. Villee, 2002

Reproducción

La reproducción es el proceso a través del cual los seres vivos dan origen a sus proles en aras de garantizar la continuidad de sus especies. De acuerdo con Kratz (2017), todos los seres vivos pueden reproducir sus células para su crecimiento, reparación y reproducción.

TIPOS DE REPRODUCCIÓN

Se distinguen 2 tipos de reproducción: Asexual y sexual.

Reproducción asexual

Es un tipo de reproducción en la que un solo progenitor origina la descendencia que es genéticamente idéntica a él (a menos que haya mutaciones). Muchos invertebrados, incluidos esponjas, cnidarios y algunos rotíferos, platelmintos y anélidos, pueden reproducirse asexualmente. Algunos vertebrados también se reproducen asexualmente en ciertas condiciones. La reproducción asexual es una adaptación de algunos animales sésiles que no pueden moverse para buscar parejas. Para los animales que se mueven, la reproducción asexual puede ser una ventaja cuando la densidad de la población es baja y no se dispone de parejas con facilidad. En la reproducción asexual, un solo progenitor puede dividirse, gemarse o fragmentarse para dar origen a dos o más descendientes. Las esponjas y los cnidarios (hidras) se cuentan entre los animales capaces de reproducirse por **gemación**. Un pequeño fragmento del cuerpo del progenitor se escinde del resto y a partir de él se origina un nuevo individuo. Algunas veces las yemas permanecen fijas y se vuelven miembros más o menos independientes de una colonia (Solomon *et al.*, 2015). Para Vilee (2002) la producción de gemelos idénticos por fisión de un solo huevo fecundado es una variante de reproducción asexual.

La **partenogénesis** (“desarrollo virgen”) es un tipo de reproducción asexual en la que un huevo no fertilizado se desarrolla en un animal adulto. El adulto suele ser un haploide. La partenogénesis es común entre insectos (especialmente abejas y avispa) y crustáceos; también ocurre entre algunos otros grupos de vertebrados e invertebrados, incluidas algunas especies de nematodos, gastrópodos, peces, anfibios y reptiles (Solomon *et al.*, 2015).

La reproducción asexual se presenta frecuentemente en bacterias, algas, hongos, musgos y traqueófitas, y en protozoarios, celenterados, briozoos y tunicados, pero puede producirse aún en mamíferos. Quizá la forma más simple de reproducción asexual es la división del cuerpo de la madre en dos partes hijas más o menos iguales, cada una de las cuales se convierte en un nuevo organismo completo e independiente. Esta forma de reproducción, denominada fisión (Villem, 2002).

Los procariotas se reproducen asexualmente por fisión binaria. El proceso se denomina fisión binaria porque la división (fisión) produce dos células hijas (binarias) que son idénticas a la célula original. En los procariotas, la reproducción consiste en duplicar el cromosoma único y distribuir una copia a cada una de las células hijas. A menos que se haya producido una mutación, las células hijas son genéticamente idénticas a la célula madre. Sin embargo, la variación genética es esencial para que una especie pueda evolucionar y adaptarse en un entorno cambiante. Los organismos que se reproducen asexualmente, como los procariotas, dependen principalmente de mutaciones para generar variación entre los descendientes. Esto es suficiente para su supervivencia, ya que producen gran cantidad de descendientes muy rápidamente. Antes de que tenga lugar la división, la célula se agranda y, después de que se produce la replicación del DNA, hay dos cromosomas. Estos cromosomas se unen a un sitio especial de membrana plasmática y se separan mediante un alargamiento de la célula que los separa. Durante este período, una nueva membrana plasmática y pared celular se desarrollan y crecen hacia adentro para dividir la célula. Cuando la célula tiene aproximadamente el doble de su longitud original, la nueva pared celular y la membrana plasmática de cada célula están completas (Mader y Windelspecht, 2016).

A las salamandras, lagartijas, estrella de mar y cangrejos puede crecerles una nueva cola, pata o ciertos otros órganos si pierden el original. Cuando esta capacidad para regenerar una parte se lleva a un extremo, se convierte en un método de reproducción. El cuerpo del progenitor puede dividirse en varias piezas y cada pieza regenera las partes faltantes y forma un animal completo, esta reproducción por *fragmentación* es frecuente en gusanos planos. La estrella de mar puede regenerar el animal completo con un solo brazo. No se puede matar una estrella de mar partiéndola por la mitad y arrojando al mar las mitades, así sólo se consigue doblar el número de estrellas de mar que hacen presas en los cultivos de otras (Villem, 2002).

Los líquenes se reproducen principalmente por medios asexuales, por lo general mediante fragmentación, un proceso en el que unidades especiales de

dispersión del líquen, llamadas soredios, se separan y, si aterrizan en una superficie adecuada, se establecen como nuevos líquenes. Se resalta, además, que, algunas especies de bacterias (actinomicetos o actinobacterias) se dividen mediante fragmentación. Dentro de la célula se desarrollan paredes que luego se separan en varias células nuevas (Solomon *et al.*, 2015).

Algunos animales y muchas plantas se reproducen asexualmente por medio de **esporas**, que son células especiales provistas de cubiertas resistentes, adaptadas para resistir condiciones desfavorables del ambiente, como calor, frío o desecación excesivos. Durante la fase de crecimiento de su ciclo vital los protozoos parásitos, Sporozoa, típicamente viven parásitos en las células del huésped y se reproducen por esporas. Los esporozoarios causan algunas enfermedades graves como el paludismo en el hombre y algunos animales, y coccidiosis en las aves (Villegas, 2002).

Reproducción sexual

La reproducción sexual es la creación de un nuevo individuo después de la unión de dos gametos (por ejemplo, “óvulo y espermatozoide). En los humanos y en la mayoría de los otros eucariotas, los dos gametos difieren en estructura (anisogamia) y son aportados por diferentes padres (Rittner y McCabe, 2004). Las mutaciones también ocurren entre los organismos que se reproducen sexualmente, la reorganización del material genético durante la reproducción sexual asegura que la descendencia tendrá una combinación diferente de genes que sus padres. Esta variación genética es esencial para que una especie pueda adaptarse en un entorno cambiante. La meiosis produce una variación genética de dos maneras clave: entrecruzamiento y distribución independiente de cromosomas homólogos (Mader y Windelspecht, 2016).

Muchos animales acuáticos practican la **fertilización externa**, en la cual los gametos se encuentran fuera del cuerpo. Los compañeros de apareamiento suelen liberar huevos y espermatozoides hacia el agua de manera simultánea. Los gametos solo viven un corto periodo y muchos se pierden en el agua, otros son devorados por depredadores. Sin embargo, se liberan tantos gametos que cantidades suficientes de espermatozoides y células huevo se encuentran para perpetuar la especie. En la **fertilización interna** los hechos son menos aleatorios. El macho suele entregar espermatozoides directamente en el cuerpo de la hembra. Los tejidos húmedos de ella proporcionan el medio acuoso requerido para el movimiento del espermatozoide y los gametos se funden dentro del cuerpo. La mayoría de los animales terrestres, tiburones y reptiles acuáticos, aves y mamíferos practican la fertilización interna. El **hermafroditismo** es una forma de repro-

ducción sexual en la cual un solo individuo produce tanto óvulos como espermatozoides. Algunos hermafroditas, como la tenia, son capaces de autofertilizarse. Más comúnmente, dos animales se aparean y fertilizan mutuamente los huevos del otro. La lombriz de tierra común también es hermafrodita. Dos animales copulan y ocurre fertilización cruzada. Cada lombriz de tierra insemina a la otra. En algunas especies hermafroditas, la autofertilización es evitada por el desarrollo de testículos y ovarios en momentos diferentes (Solomon *et al.*, 2015).

Reproducción a nivel celular

Todos los organismos multicelulares usan la división celular para el crecimiento y, en muchos casos, para el mantenimiento y reparación de células y tejidos. Los organismos unicelulares utilizan la división celular como método de reproducción.

EL CICLO CELULAR

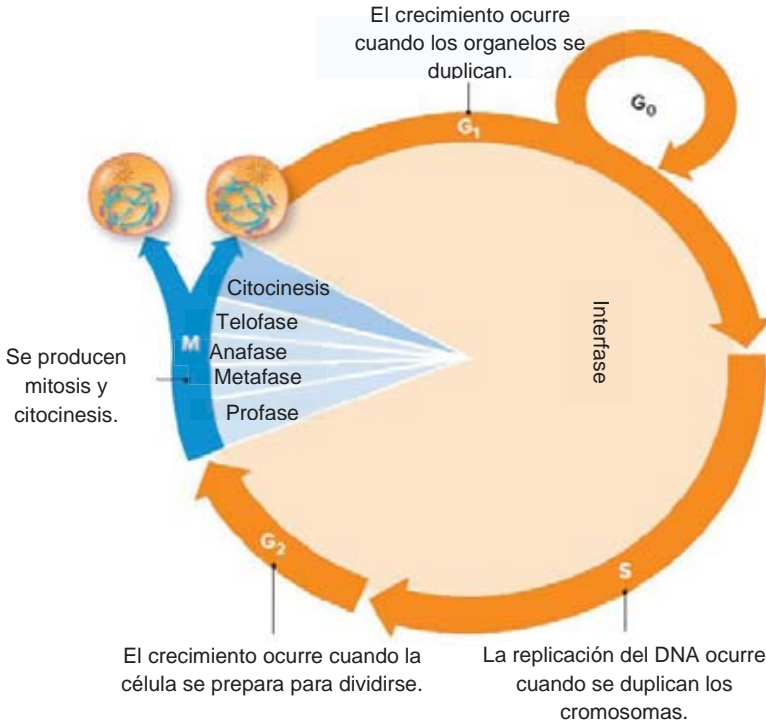
El ciclo celular es una secuencia ordenada de etapas que tienen lugar entre el momento en que surge una nueva célula desde la división de la célula madre hasta el punto en que da lugar a dos células hijas. Consiste en la interfase, el momento en que la célula realiza sus funciones habituales; un período de división nuclear llamado mitosis; y división del citoplasma, o citocinesis (Mader y Windelspecht, 2018) (Figura 96). La continuidad de la vida de una célula a otra tiene su base en la reproducción de las células a través del ciclo celular.

Cuando una célula se va a dividir, se hace más grande, el número de orgánulos se duplica y la cantidad de DNA se duplica a medida que se produce la replicación del mismo. Las dos partes del ciclo celular son la interfase, que incluye una serie de etapas, y la etapa mitótica (fase M), cuando ocurren la mitosis y la citocinesis (Mader y Windelspecht, 2016)

La duración del ciclo celular varía mucho de un tipo de célula a otro, pero en las células vegetales y animales que crecen activamente, es alrededor de 8 a 20 h (Solomon *et al.*, 2015).

En una célula cultivada de mamífero, con un tiempo de vida generacional de 16 horas, la etapa G_1 dura 5 h; la fase S, 7 h; la etapa G_2 , 3 h, y la fase M, 1 h, siendo los períodos S, G_2 y M relativamente constantes en la mayoría de los tipos celulares. El más variable es el período G_1 , el cual puede tener una duración de días, meses o años. Las células que no se dividen (como las nerviosas

Figura 96. Esquema básico del ciclo celular en eucariotas



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

o las del músculo esquelético), o que se dividen poco (como los linfocitos), se encuentran en período G₁, correctamente designado como periodo G₀ porque las células se han retirado del ciclo celular (De Robertis *et al.*, 2011).

Interfase

Como muestra la Figura 96, la mayor parte del ciclo celular se gasta en la interfase. Este es el momento en que una célula realiza sus funciones habituales, dependiendo de su ubicación en el cuerpo. La cantidad de tiempo que la célula tarda en interfase varía ampliamente. Las células embrionarias completan todo el ciclo celular en solo unas pocas horas. Para las células de mamíferos adultos, la interfase dura aproximadamente 20 h, que es el 90 % del ciclo celular. En el pasado, la interfase era conocida como la etapa de descanso. Sin embargo, hoy está claro que la interfase es una etapa muy activa y que se están haciendo preparativos para la mitosis. La interfase consta de tres etapas, denominadas

G_1 , S y G_2 (Mader y Windelspecht, 2016). La mayoría de las células que se han observado con un microscopio se encuentran en esta fase.

Etapa G_1

Los biólogos celulares nombraron la etapa antes de la replicación del DNA G_1 , y a la posterior a dicha replicación como G_2 . La G significaba “brecha”, pero ahora que sabemos cuán metabólicamente activa es la célula, es mejor pensar que G proviene de growth y representa el “crecimiento”. Durante G_1 , la célula se repone de la división anterior. La célula crece en tamaño, aumenta el número de orgánulos (como las mitocondrias y los ribosomas) y acumula los materiales requeridos para la síntesis de DNA. De lo contrario, las células realizan constantemente sus funciones diarias normales durante G_1 , incluida la comunicación con otras células, secretando sustancias y llevando a cabo la respiración celular (Mader y Windelspecht, 2016). En otras palabras, la etapa G_1 ocurre justo después de que las dos células hijas se hayan separado y las células solo tengan una copia de su DNA. Las células en esta etapa sintetizan proteínas y aumentan de tamaño, pudiendo permanecer en esta etapa durante mucho tiempo.

Algunas células, como las células nerviosas y musculares, generalmente no completan el ciclo celular y son detenidas permanentemente. Estas células salen de la interfase y entran en la etapa G_0 . En esta etapa, las células continúan realizando procesos normales, cotidianos, pero no se están haciendo preparativos para la división celular. Las células no pueden salir de la etapa G_0 sin las señales adecuadas de otras células y otras partes del cuerpo. Por lo tanto, la finalización del ciclo celular está muy estrechamente controlada (Mader y Windelspecht, 2016). Algunas células, como las células musculares, generalmente permanecen en la interfase, y la división celular se detiene permanentemente. Se dice que estas células entraron en una fase G_0 . Si se produce daño en el DNA, muchas células en la fase G_0 pueden volver a ingresar al ciclo celular y dividirse nuevamente para reparar el daño. Pero algunos tipos de células, como las células nerviosas, casi nunca se dividen de nuevo una vez que hayan ingresado a G_0 (Mader y Windelspecht, 2018).

Fase S

Durante la fase S el DNA se replica y se lleva a cabo la síntesis de las proteínas denominadas histonas (Mader y Windelspecht, 2018). Después de la replicación del DNA, cada cromosoma está compuesto por dos moléculas de doble hélice de DNA idénticas. Cada doble hélice se llama cromátida, y las dos cromátidas idénticas se denominan cromátidas hermanas. Estas permanecen

unidas por el centrómero hasta que se separan durante la mitosis (Mader y Windelspecht, 2016).

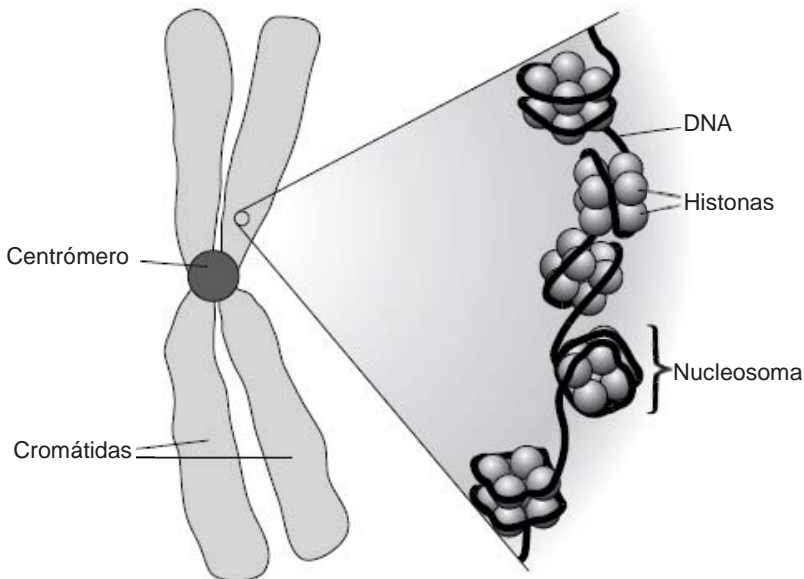
Etapa G₂

La fase G₂ se extiende desde la finalización de la replicación del DNA hasta el inicio de la mitosis. Durante esta etapa, la célula sintetiza las proteínas que se necesitarán para su proceso de división, como la proteína que se encuentra en los microtúbulos. Los microtúbulos son parte del citoesqueleto y juegan un papel importante en la división celular (Mader y Windelspecht, 2018).

Mitosis

El término mitosis se refiere a la división real y equitativa del núcleo de una célula en 2 núcleos (Cariocinesis). Este proceso va acompañado o seguido de otro denominado citocinesis, el cual se refiere a la división del citoplasma. A través de la mitosis y la citocinesis, respectivamente, se produce una progenie conformada por 2 células hijas genéticamente idénticas (2n), que conservan esta información en sus cromosomas (Figura 97). Estos procesos permiten que los organismos crezcan, reemplacen las células y se reproduzcan asexualmente (Goldberg, 2017).

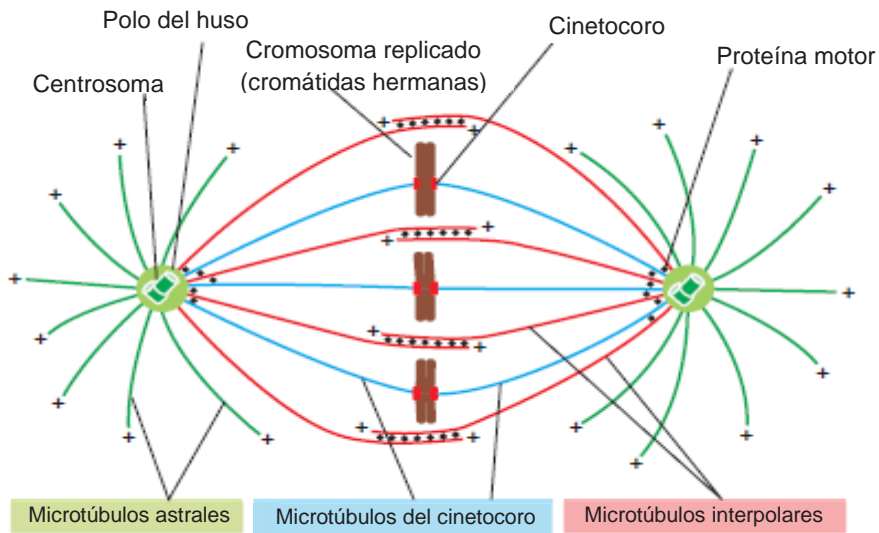
Figura 97. Estructura de los cromosomas



Fuente: Jones, 2016.

Durante la mitosis, los contenidos nucleares duplicados de la célula madre se distribuyen igualmente a las células hijas. Como resultado de la mitosis, los núcleos hijos son idénticos a la célula madre y entre sí: todos tienen el mismo número y tipo de cromosomas (Mader y Windelspecht, 2018). La distribución de cromosomas duplicados a las células hijas está organizada y ejecutada por microtúbulos, que son componentes del citoesqueleto. Estas fibras, compuestas de proteínas llamadas tubulinas, se unen a los cromosomas y los mueven dentro de la célula madre en división. Durante la mitosis, los microtúbulos se ensamblan en una matriz compleja llamada huso. La formación del huso (Figura 98) está asociada con los centros organizadores de microtúbulos (MTOC), que se encuentran en el citoplasma de las células eucariotas, generalmente cerca del núcleo. En las células animales, los MTOC se diferencian en pequeños orgánulos llamados centrosomas; Estos orgánulos no están presentes en las células vegetales. Cada centrosoma contiene dos centriolos en forma de barril, que están alineados en ángulo recto entre sí (Snustad y Simmons, 2015).

Figura 98. El huso mitótico metafásico en una célula animal



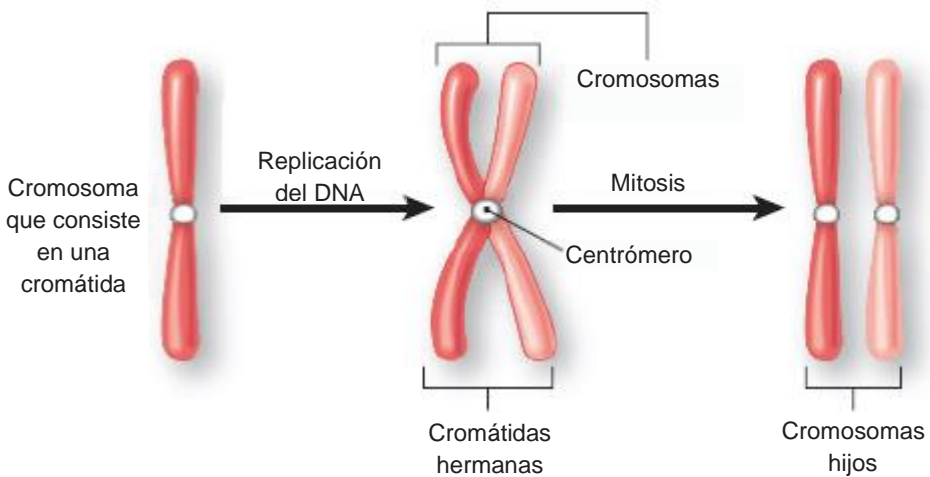
Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Recuerde que, durante la fase S, el DNA de cada cromosoma se replica para producir un cromosoma duplicado que contiene dos cromátidas hermanas idénticas, que permanecen unidas en el centrómero (Figura 99). Cada cromátida es una doble hélice de DNA que contiene la misma secuencia de pares de

bases que el cromosoma original. Durante la mitosis, las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan y ahora se llaman cromosomas hijos. Debido a que cada cromosoma original pasa por el mismo proceso de replicación del DNA seguido de la separación de las cromátidas hermanas, los núcleos hijos producidos por la mitosis son genéticamente idénticos entre sí y con el núcleo original. Por lo tanto, si el núcleo padre tiene cuatro cromosomas, cada núcleo hijo también tiene cuatro cromosomas exactamente del mismo tipo. Una forma de realizar un seguimiento del número de cromosomas en los dibujos es contar el número de centrómeros, porque cada cromosoma tiene un centrómero (Mader y Windelspecht, 2018).

La mayoría de las células eucariotas tienen un número par de cromosomas porque cada padre ha contribuido la mitad de los cromosomas al nuevo individuo.

Figura 99. Descripción general de la mitosis

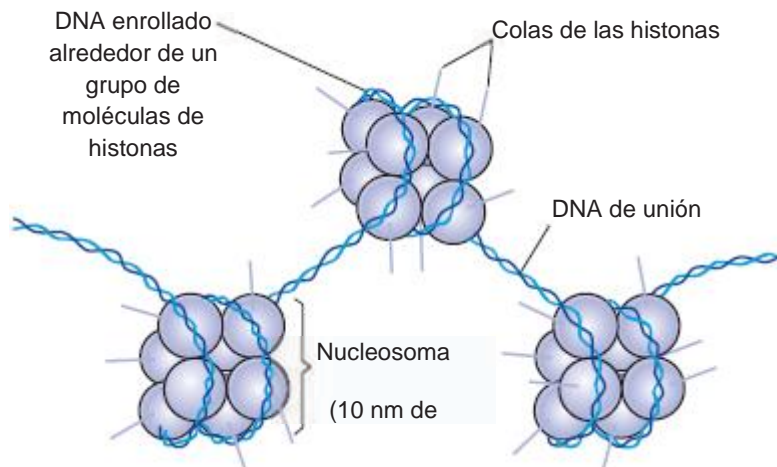


Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Empaquetamiento del DNA

El nucleosoma es la unidad principal de empaquetamiento y consiste en una porción de DNA envuelta alrededor de un grupo de moléculas de histona. Las moléculas de histona tienen colas, cadenas de aminoácidos que se extienden más allá de la porción principal de un nucleosoma (Figura 100). En heterocromatina, las colas de histonas tienden a tener grupos metilo ($-\text{CH}_3$); en eucromatina, las colas de histonas tienden a acetilarse y tienen grupos acetil unidos ($-\text{COCH}_3$).

Figura 100. Representación de un nucleosoma



Fuente: Solomon *et al.*, 2015.

Los extremos positivos de los microtúbulos se proyectan lejos del polo del huso, mientras que los extremos negativos están anclados en los polos del huso, que en este ejemplo están organizados por centrosomas. Los microtúbulos de cinetocoro conectan los polos del huso con los cinetocoros de las cromátidas hermanas, mientras que los microtúbulos interpolares de los dos polos se interdigitan en el plano ecuatorial. Los microtúbulos astrales irradian desde los polos hacia el citoplasma (Mader y Windelspecht, 2018).

Etapas o fases de la mitosis

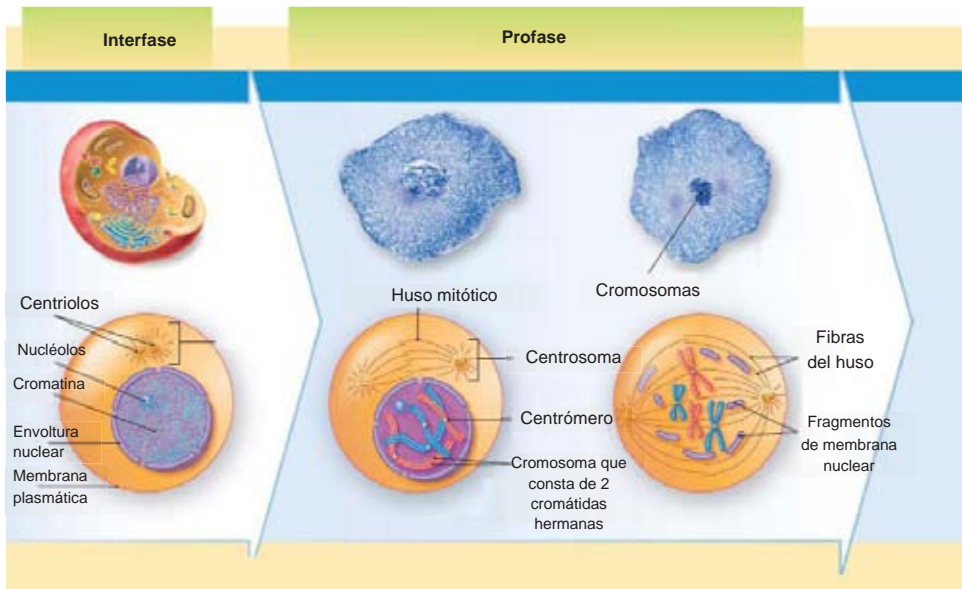
La mitosis es realmente un proceso dinámico y continuo y que dividirlo en fases resulta muy difícil. Sin embargo, para facilitar su estudio se suele dividir o separar en varias etapas que son: profase, metafase, anafase y telofase. Estas cuatro fases se pueden asimilar utilizando la nemotecnia ANATELOPROMETO, donde PROMETO se refiere a las 2 primeras fases y ANATELO corresponden a las dos últimas fases del proceso mitótico según la división en cuatro fases que se suele hacer y hacemos en el presente escrito. Los esquemas que se muestran inicialmente corresponden a la mitosis como ocurre en una célula animal y posteriormente se indicaran esquemas similares de mitosis para una célula vegetal.

Profase

Durante esta fase se produce un enrollamiento y condensación de la cromatina, lo cual hace que los cromosomas se hagan visibles como estructuras. Cada

cromosoma tiene dos divisiones longitudinales idénticas llamadas cromátidas idénticas o hermanas, que están unidas por un centrómero común. En esta fase también se lleva a cabo la migración de centriolos a extremos opuestos de la célula, la desaparición del nucléolo y el comienzo de la ruptura de la membrana nuclear. Al final de esta fase se forma el huso mitótico (Figura 101).

Figura 101. Célula en interfase y eventos de la profase



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Metafase

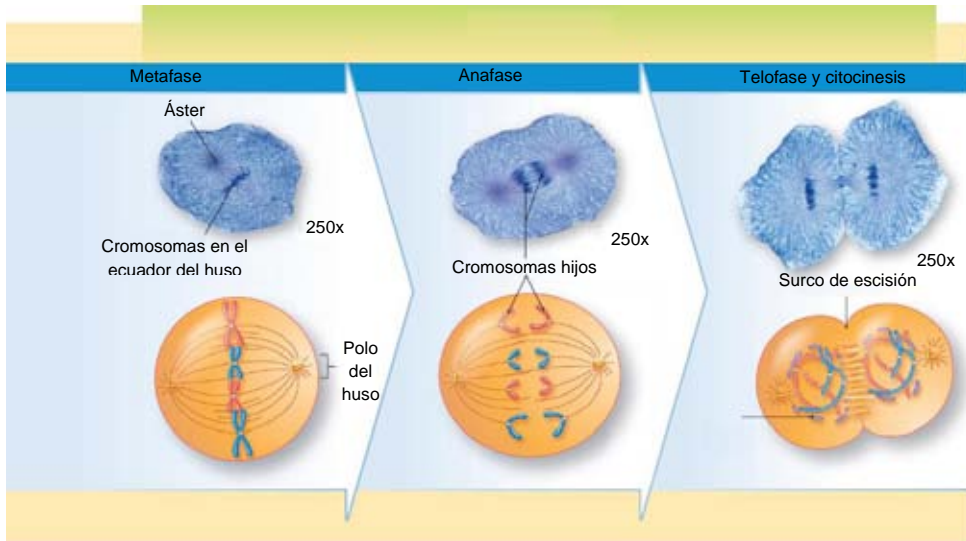
Durante la metafase, los cromosomas se alinean en el ecuador del huso a medio camino entre los polos del huso. Las fibras del huso a cada lado de un cromosoma se extienden a los polos opuestos del huso. Las fibras del huso no unidas alcanzan más allá del ecuador y se superponen (Mader y Windelspecht, 2018) (Figura 102).

La metafase relativamente es seguida por la anafase.

Anafase

Durante la anafase, las cromátidas hermanas de los cromosomas duplicados se separan y se convierten en cromosomas hijos (Figura 103). Esta separación se logra acortando los microtúbulos unidos a los cinetocoros y degradando los materiales que mantienen unidas las cromátidas hermanas. A medida que los

Figura 102. Eventos sucesivos de 3 fases de la mitosis y la citocinesis



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

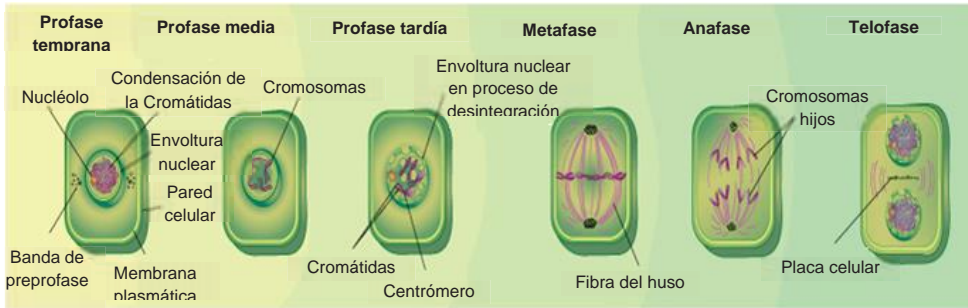
microtúbulos se acortan, o las fibras del huso no unidas se deslizan entre sí, los cromosomas son arrastrados a los polos opuestos de la célula. Una vez que se ha logrado esta separación, los cromosomas se descondensan en una red de fibras de cromatina y los orgánulos que se perdieron al inicio de la mitosis se vuelven a formar (Snustad y Simmons, 2015).

Telofase

A medida que los cromosomas se acercan a sus respectivos polos, tienden a acumularse en una masa, que marca el comienzo de la etapa final de la mitosis o telofase (Figura 102). Durante la telofase, las células hijas vuelven a la condición de interfase: el huso mitótico se desmonta, la envoltura nuclear se reforma y los cromosomas se dispersan cada vez más hasta que desaparecen de la vista bajo el microscopio (Iwasa y Marshal, 2016).

A continuación, se esquematiza el proceso de la mitosis, típico de una célula vegetal con cuatro cromosomas (Figura 103).

Figura 103. Mitosis típica de una célula vegetal con 4 cromosomas



Fuente: Curtis *et al.*, 2008.

Citocinesis en células animales y vegetales

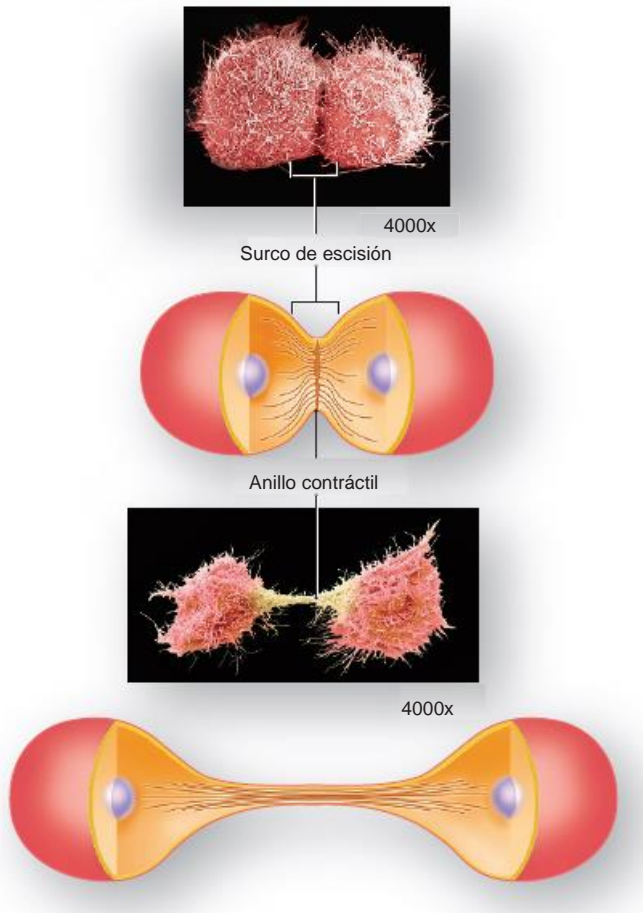
De manera simultánea a la telofase o posteriormente se lleva a cabo la citocinesis, La partición real del citoplasma en dos células hijas. En la mayoría de las células, la citocinesis sigue a la mitosis. Cuando ocurre la mitosis, pero no ocurre la citocinesis, el resultado es una célula multinucleada. Algunos organismos, como los hongos y los mohos de limo, y ciertas estructuras en las plantas (como el saco embrionario) son multinucleadas.

De acuerdo con Shipunov (2018), las células de las Plantas₂ usan vesículas para formar la placa celular, mientras que muchos protistas y animales forman una constricción que finalmente separa dos células. Además, normalmente, los cloroplastos y las mitocondrias se distribuyen por igual entre las células hijas junto con el otro contenido celular. Los cloroplastos y las mitocondrias también pueden dividirse independientemente en forma “bacteriana” (fisión binaria).

Citocinesis en células animales

En las células animales, un surco de escisión, que es una muesca de la membrana entre los dos núcleos hijos, comienza cuando la anafase se cierra. El surco de escisión se profundiza cuando una banda de filamentos de actina, llamada anillo contráctil, forma lentamente una constricción circular entre las dos células hijas. La acción del anillo contráctil se puede comparar a tirar de un cordón cada vez más apretado alrededor del centro de un globo. Se puede ver un puente estrecho entre las dos células durante la telofase, y luego el anillo contráctil continúa separando el citoplasma hasta que haya dos células hijas independientes (Mader y Windelspecht, 2018) (Figura 104).

Figura 104. Citocinesis en célula animales



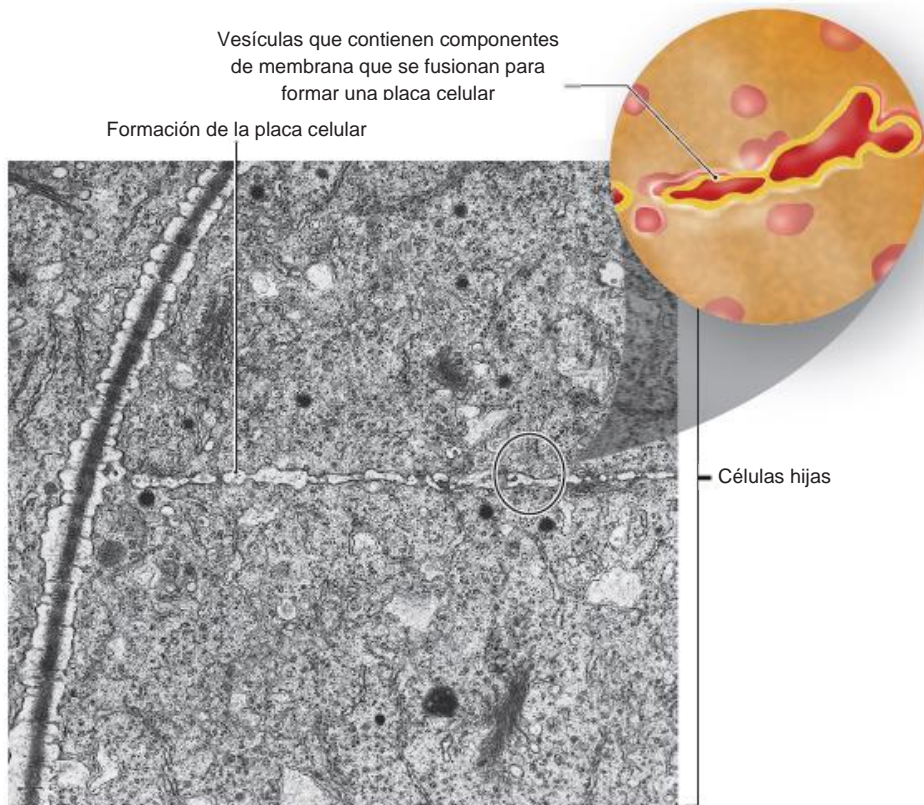
Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Citocinesis en células vegetales

Las células vegetales, que están encerradas por una pared celular relativamente inextensible, se someten a citocinesis por un mecanismo muy diferente. A diferencia de las células animales, que están restringidas por un surco que avanza hacia adentro desde la superficie celular exterior, las células vegetales deben construir nuevas membranas plasmáticas y una pared extracelular dentro de una célula viva. La formación de la pared comienza en el centro de la célula y crece hacia afuera para encontrarse con las paredes laterales existentes. La formación de una nueva pared celular comienza con la construcción de un precursor más simple, que se llama placa celular (Iwasa y Marshall, 2016).

En las micrografías electrónicas, es posible ver que el disco está compuesto de vesículas. El aparato de Golgi produce estas vesículas, que se mueven a lo largo de los microtúbulos hacia la región del disco. A medida que llegan más vesículas y se fusionan, se puede ver una placa celular (Figura 105). La placa celular es simplemente una membrana plasmática recién formada que se expande hacia afuera hasta que alcanza la vieja membrana plasmática y se fusiona con ella. La nueva membrana libera las moléculas que forman las nuevas paredes celulares de las plantas. Estas paredes celulares se fortalecen posteriormente mediante la adición de fibrillas de celulosa (Mader y Windelspecht, 2018)

Figura 105. Citocinesis en células vegetales



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

Significado biológico de la mitosis

Clegg (2007) resaltó que, las células hijas producidas por la mitosis tienen un conjunto de cromosomas idénticos entre sí y con la célula madre a partir de la cual se formaron. Además, indicó que, esto ocurre porque: se realiza una

copia exacta de cada cromosoma mediante una replicación precisa durante la interfase, cuando se forman dos cromátidas; las cromátidas permanecen unidas por sus centrómeros durante la metafase de la mitosis, cuando cada una se une a una fibra del huso en el ecuador del huso; los centrómeros se dividen durante la anafase y las cromátidas de cada par se separan a los polos opuestos del huso; así, una copia de cada cromosoma se mueve a cada polo del huso; los cromosomas en los polos forman los nuevos núcleos, dos en una célula en este punto; luego se forman dos células por división del citoplasma en el punto medio de la célula, cada una con una copia exacta del núcleo original.

En el crecimiento y desarrollo de un embrión, es importante que todas las células transporten la misma información genética que las células existentes a partir de las cuales se forman y que comparten con las células o tejidos circundantes. Del mismo modo, cuando se produce la reparación de células dañadas o desgastadas, son copias exactas de lo que reemplazan. De hecho, esto es esencial para el crecimiento, el desarrollo y la reparación, porque de lo contrario, diferentes partes de nuestro cuerpo podrían comenzar a trabajar en planos conflictivos. Los resultados serían un caos (Clegg, 2007).

La división celular mitótica también es la base de todas las formas de reproducción asexual, en las cuales los descendientes producidos son idénticos a los padres (Clegg, 2007).

Control del ciclo celular

Cuando se divide una célula, y cuando no se divide, está determinada por mecanismos de control de la expresión génica. Al igual que el acelerador de un automóvil, algunos de estos mecanismos hacen que el ciclo celular avance. Otros son como frenos, evitando que el ciclo continúe. En el cuerpo adulto, los frenos en el ciclo celular normalmente mantienen la gran mayoría de las células en G_1 . La mayoría de las células nerviosas, las células del músculo esquelético, las células del músculo cardíaco y las células de almacenamiento de grasa han estado en G_1 desde el nacimiento, por ejemplo (Starr *et al.*, 2016). Del mismo modo, el sistema de control del ciclo celular asegura que las fases G_1 , S, G_2 y M ocurran en orden y comiencen solo cuando la fase anterior se haya completado con éxito (Mader y Windelspecht, 2018). Cada célula contiene genes que ayudan a controlar cuándo se divide. Es importante que las células se dividan por mitosis solo cuando se requiere que lo hagan. Esto generalmente implica señales de células vecinas, a las cuales la célula responde dividiéndose o no dividiéndose. Si este control sale mal, entonces las células pueden no dividirse cuando deberían (para

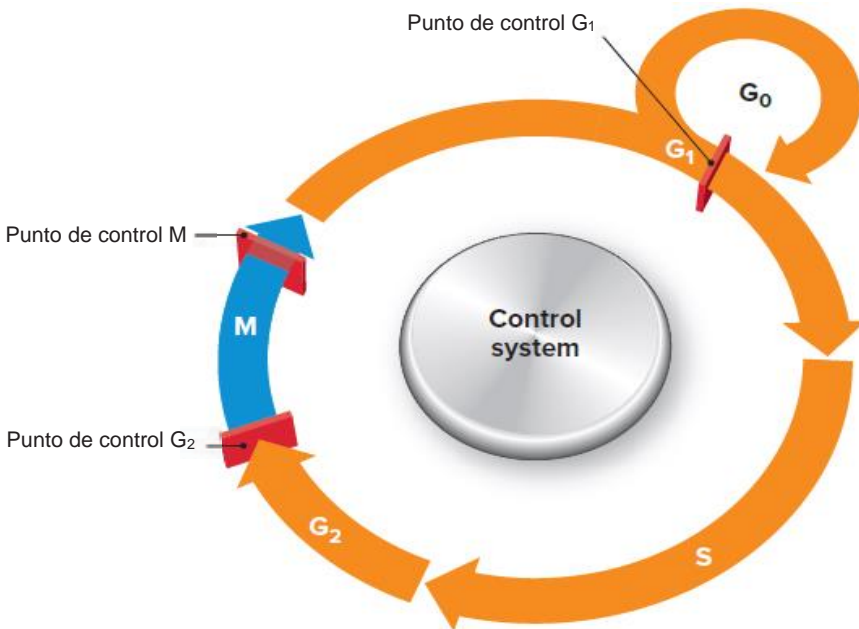
que no se produzca crecimiento o las heridas no sanen) o pueden dividirse cuando no deberían (para que se forme un tumor) (Jones, 2016).

Ciertas moléculas regulatorias que controlan el ciclo celular son comunes a todas las eucariotas. Genéticamente programadas en el núcleo de la célula, esas moléculas regulatorias son componentes del sistema de control del ciclo celular que se encuentra en organismos tan diversos como levaduras, almejas, ranas, humanos y plantas. Las moléculas regulatorias desencadenan una secuencia específica de eventos durante el ciclo celular (Solomon *et al.*, 2015).

Puntos de control del ciclo celular

Son los puntos específicos del ciclo celular en los que la célula “decide” si completa la división o se interrumpe ese proceso por algún tiempo (Figura 106). Los principales puntos de control del ciclo celular ocurren al final de la fase G_1 . En ese momento del ciclo no existen los factores de crecimiento necesarios, la célula entrará en G_0 en vez de entrar en S, y podrá permanecer largo tiempo en ese estadio, sin dividirse. La mayoría de nuestras células nerviosas permanecen en fase G_0 por toda la vida. Un tipo especial de célula de nuestra piel, o fibroblasto, permanece en G_0 hasta ser estimulada a reparar daños causados por

Figura 106. Puntos de control del ciclo celular



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

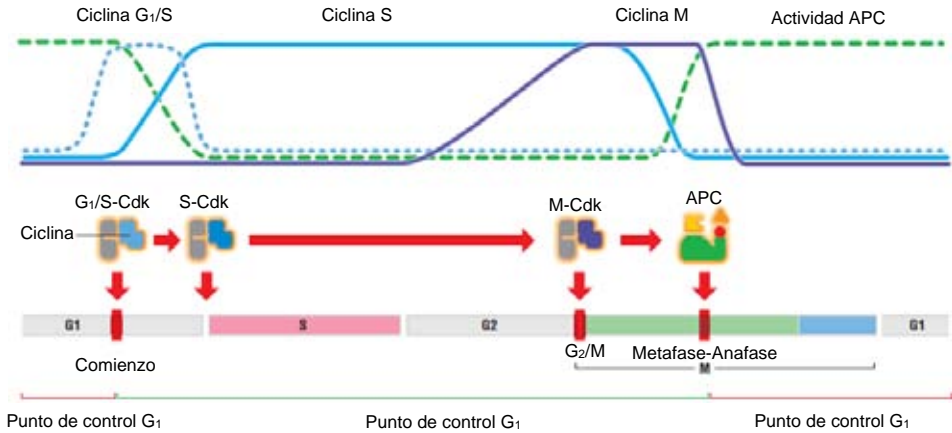
una lesión. Además del punto de inicio de la fase S, existen otros mecanismos de señalización que hacen que se produzcan eventos de ciclo en una secuencia definida y coordinada. Por ejemplo, es fundamental que la célula se comience a dividir después de completar la duplicación de los cromosomas. Si eso no ocurre, las células hijas recibirían copias incompletas de los cromosomas de la célula madre. Cuando una célula en fase S es sometida a agentes mutagénicos, como ciertos tipos de radiaciones o de sustancias, el DNA puede ser dañado. Esos daños pueden ser detectados en el punto de control de G_2 y, entonces, se retarda el inicio de la mitosis hasta que la célula haga las debidas reparaciones. Estas interrupciones son estratégicas, pues permiten que sean hechas las reparaciones al DNA antes de que la célula inicie su duplicación, evitando que las moléculas dañadas sean duplicadas y transmitidas a las células hijas. Si no es posible reparar las moléculas de DNA, es desencadenado un proceso que lleva a la célula damnificada a un suicidio o muerte programada, denominada apoptosis (Amabis y Martho, 2010). Otro punto de control del ciclo celular ocurre durante la etapa mitótica (punto de control M). El ciclo vacila entre la metafase y la anafase para asegurarse de que los cromosomas estén unidos correctamente al huso y se distribuyan con precisión a las células hijas. El ciclo celular no continúa hasta que todos los cromosomas estén listos para el proceso de división nuclear (Mader y Windelspecht, 2018).

Sustancias que controlan el ciclo celular

Los elementos centrales del sistema de regulación del ciclo celular son las quinasas dependientes de ciclina (Cdks). Cuando la célula avanza a través del ciclo, los cambios abruptos en las actividades enzimáticas de estas quinasas conducen a cambios en el estado de fosforilación y, por lo tanto, en el estado de activación de las proteínas que controlan los procesos del ciclo celular. Las concentraciones de proteínas Cdk son constantes a lo largo del ciclo celular; Las oscilaciones en su actividad dependen principalmente de las oscilaciones correspondientes en los niveles de las subunidades reguladoras conocidas como ciclinas, que se unen fuertemente a Cdks y estimulan su actividad catalítica. Se producen diferentes tipos de ciclina en diferentes etapas del ciclo celular, lo que resulta en la formación de una serie de complejos de ciclina-Cdk. Estos complejos gobiernan distintos eventos del ciclo celular y, por lo tanto, los llamaremos G_1 -, G_1/S -, S- y M-Cdks. Los últimos tres complejos son los que controlan el paso a través de los tres puntos principales de control (Morgan, 2007) (Figura 107).

La Figura 107 sirve solo como una guía general y no se aplica a todos los tipos de células. De acuerdo con esta figura, los niveles de los tres tipos principales de ciclina oscilan durante el ciclo celular (arriba), proporcionando la base para

Figura 107. Una vista simplificada del sistema de control del ciclo celular.



Fuente: Morgan, 2007.

las oscilaciones en los complejos de ciclina-Cdk que impulsan los eventos del ciclo celular (abajo). En general, los niveles de Cdk son constantes y en gran exceso sobre los niveles de ciclina; así, los complejos de ciclina-Cdk se forman en paralelo con los niveles de ciclina. Las actividades enzimáticas de los complejos ciclina-Cdk también tienden a aumentar y disminuir en paralelo con los niveles de ciclina, aunque en algunos casos las proteínas inhibidoras de Cdk o la fosforilación introducen un retraso entre la formación y la activación de los complejos ciclina-Cdk. La formación de complejos G₁/S-Cdk activos compromete a la célula a un nuevo ciclo de división en el punto de control de inicio a fines de G₁. G₁/S-Cdks luego activan los complejos S-Cdk que inician la replicación del DNA al comienzo de la fase S. La activación de M-Cdk ocurre después de completar la fase S, lo que resulta en la progresión a través del punto de control G₂/M y el ensamblaje del huso mitótico. La activación de APC desencadena la separación de cromátida hermana en la transición de metafase a anafase. La actividad de APC también causa la destrucción de las ciclinas S y M y, por lo tanto, la inactivación de Cdks, lo que promueve la finalización de la mitosis y la citocinesis. La actividad de APC se mantiene en G₁ hasta que la actividad de G₁/S-Cdk vuelve a aumentar y confirma la célula para el siguiente ciclo (Morgan, 2007).

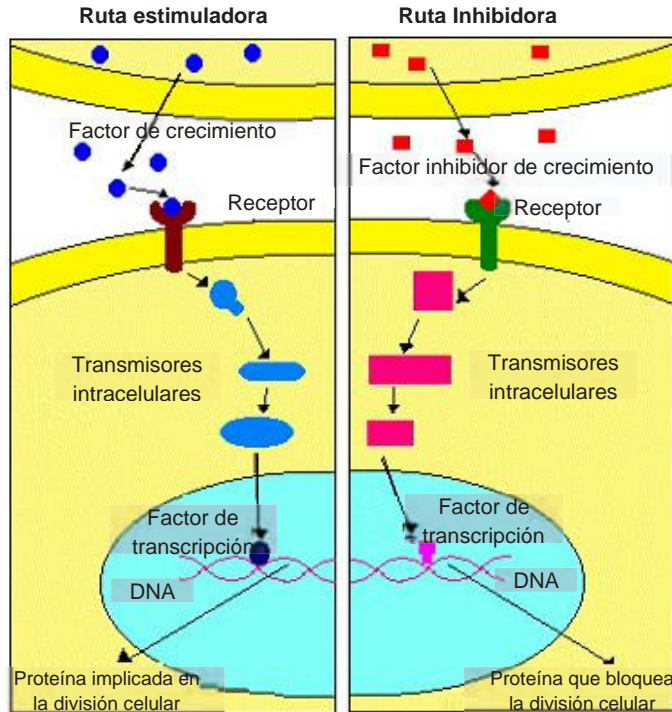
Estímulos externos

Davey y Lord (2003) indicaron que se han definido muchos mecanismos que activan o inhiben las Cdk y, por lo tanto, promueven o detienen la progresión a través del ciclo celular. Sin embargo, dado que las vías de transducción de

señales que emanan de los mitógenos extracelulares y los antimitógenos son complicadas, aún pueden quedar por descubrir nuevos mecanismos de regulación del ciclo celular.

Un mitógeno es un químico que estimula la división celular activando las vías normales que controlan la división. Las proteínas quinasas activadas por mitógenos (MAP, por sus siglas en inglés) se activan mediante un módulo de señalización llamado cascada de fosforilación o cascada de quinasas. Este módulo es una serie de proteínas quinasas que se fosforilan entre sí sucesivamente. El paso final en la cascada es la activación por fosforilación de la MAP quinasa misma (Masson *et al.*, 2011) (Figura 108).

Figura 108. Representación de las rutas estimuladora e inhibidora de la división celular



Fuente: De Armas (2006).

Telómeros

Son terminaciones cromosómicas protectoras que no contienen genes codificadores de proteínas y ayudan a retener información genética importante

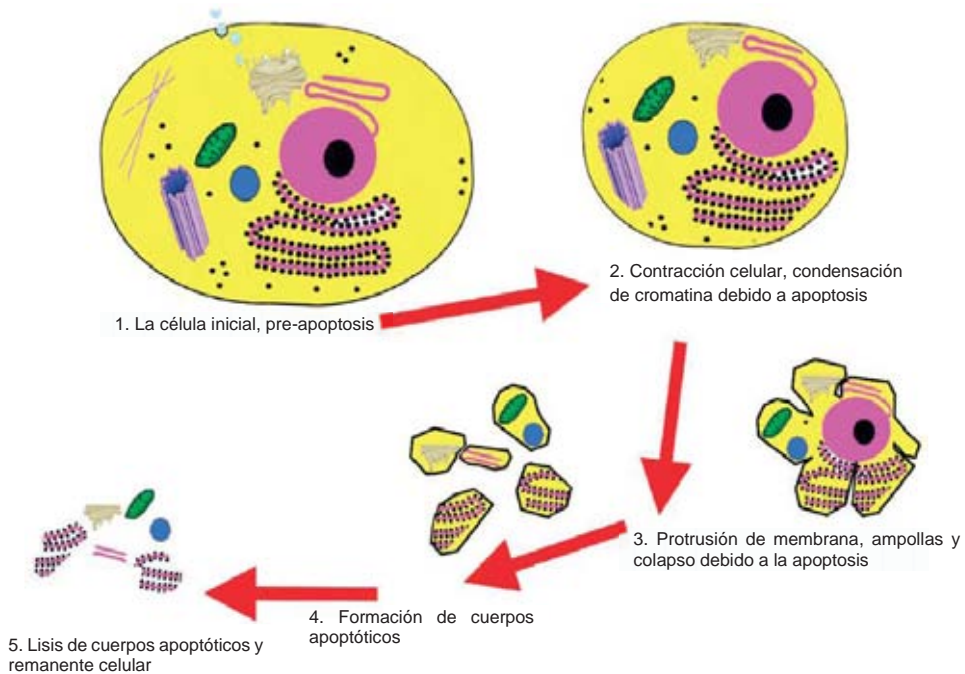
(Solomon *et al.*, 2015). Los extremos de los cromosomas eucariotas están compuestos de telómeros, que son secuencias cortas de DNA que se repiten una y otra vez. Los telómeros no son copiados por la DNA polimerasa; más bien, son agregados por una enzima llamada telomerasa, que agrega el número correcto de repeticiones después de que el cromosoma se replica. En las células madre, este proceso conserva los extremos de los cromosomas y evita la pérdida de DNA después de sucesivas rondas de replicación. La actividad de la telomerasa no regulada puede afectar negativamente la función celular, como se ve con la división celular no controlada en las células cancerosas (Mader y Windelspecht, 2016).

Apoptosis celular

La apoptosis, o muerte celular programada, es un proceso normal que es única para las células animales. La apoptosis se produce a través de una secuencia orquestada de acontecimientos que conduce a la muerte de una célula. La muerte por apoptosis es un proceso ordenado y ordenado (Figura 109) que se caracteriza por la disminución general del volumen de la célula y su núcleo, la pérdida de adhesión a las células vecinas, la formación de ampollas en la superficie celular, la disección de la cromatina en pequeños fragmentos y la rápida envoltura del “cadáver” por la fagocitosis. La apoptosis es a menudo contrasta con un tipo diferente de la muerte celular llamado necrosis, que sigue en general algún tipo de trauma físico o insulto bioquímico. Como apoptosis, necrosis también puede ocurrir como un proceso regulado y programado (llamado necroptosis), aunque mucho menos ordenada en la naturaleza. Necrosis se caracteriza por la inflamación tanto de la célula y sus orgánulos membranosos internos, la ruptura de la membrana, filtración de los contenidos celulares en el medio, y la inducción resultante de la inflamación. Debido a que es un proceso seguro y ordenado, la apoptosis podría compararse con la implosión controlada de un edificio con explosivos colocados cuidadosamente en comparación con sólo la voladura de la estructura sin preocuparse de lo que ocurre con los escombros que vuelan (Iwasa y Marshall, 2016).

La división celular y la apoptosis son dos procesos opuestos que mantienen el número de células en el cuerpo a un nivel apropiado. En otras palabras, la división celular aumenta y la apoptosis disminuye el número de células somáticas (células del cuerpo). Tanto el ciclo celular como la apoptosis son partes normales del crecimiento y el desarrollo. Un organismo comienza como una sola célula que sufre repetidamente el ciclo celular para producir muchas células, pero eventualmente algunas células deben morir para que el organismo tome forma. Por ejemplo, cuando un renacuajo se convierte en una rana, la

Figura 109. Célula experimentando apoptosis



Fuente: Cole y Kramer, 2016.

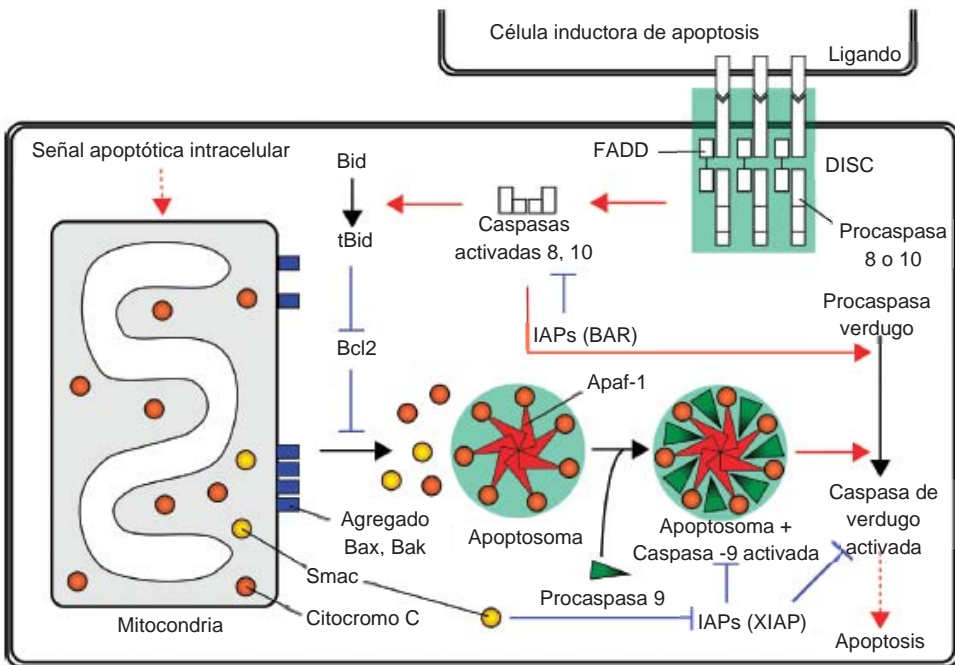
cola desaparece a medida que ocurre la apoptosis. En los humanos, los dedos de las manos y los pies de un embrión se palpan al principio, pero luego se liberan uno del otro como resultado de la apoptosis (Mader y Windelspecht, 2018).

La apoptosis ocurre todo el tiempo, particularmente si aparece una célula anormal que podría volverse cancerosa. La muerte por apoptosis evita que se desarrolle un tumor maligno.

La apoptosis depende de una cascada proteolítica intracelular mediada por caspasas, una familia de proteasas con una cisteína en su sitio activo, que escinden sus proteínas diana en ácidos aspárticos específicos. Las caspasas se sintetizan en la célula como precursores inactivos, o procaspasas, que luego se activan por escisión proteolítica. Las caspasas involucradas en la apoptosis se clasifican como caspasas iniciadoras (caspasas 2, 8, 9, 10) y caspasas ejecutoras (caspasas 3, 6, 7). Las caspasas de iniciador actúan al comienzo de la cascada proteolítica y activan las procaspasas de verdugo aguas abajo. Las

caspasas ejecutoras conducen la muerte celular, por ejemplo, activando otras procaspasas ejecutoras, la escisión de láminas nucleares que da como resultado la descomposición de la lámina nuclear, la escisión de los inhibidores de la endonucleasa de DNA que resulta en la fragmentación del DNA genómico y la escisión de componentes del citoesqueleto y la adhesión célula-célula. Las caspasas iniciadoras pueden activarse mediante señales intracelulares o extracelulares. La Figura 110 ofrece una visión general de la cascada de señalización apoptótica. La vía apoptótica extracelular o extrínseca está mediada por los llamados receptores de muerte y puede ser inducida, por ejemplo, por células inmunes que muestran un ligando apropiado capaz de unirse a su respectivo receptor de muerte. Los ligandos del receptor de muerte son miembros de la familia de proteínas del factor de necrosis tumoral (TNF), como TNF- α , TRAIL o el ligando Fas (FasL). Los receptores de muerte pertenecen a la familia de receptores de TNE, que incluye un receptor para TNF y el receptor Fas (FasR). La unión de un ligando a un receptor de muerte respectivo induce en la célula objetivo la formación de un complejo denominado DISC (complejo de señalización inductor de muerte). DISC consiste en el receptor

Figura 110. Procesos moleculares de la cascada de señalización apoptótica



Fuente: Klipp *et al.*, 2016.

de muerte activado, la proteína FADD (proteína de dominio de muerte asociada a Fas) y una de las procaspasas iniciadoras (caspasa-8 o caspasa-10). Este complejo desencadena la auto escisión de la procaspasa y, por lo tanto, la formación de la respectiva caspasa iniciadora activada, que a su vez activa caspasas de verdugo que finalmente conducen a la progresión de la apoptosis (Klipp *et al.*, 2016).

Por otro lado, la vía apoptótica intracelular o intrínseca puede iniciarse mediante señales intracelulares como el daño del DNA o la falta de oxígeno, nutrientes o señales de supervivencia extracelular. Las señales apoptóticas intracelulares pueden conducir a la agregación de las proteínas pro-apoptóticas Bax y Bak, que median la liberación de citocromo c y Smac desde el espacio intermembrana mitocondrial en el citosol. El citocromo c es una proteína soluble en agua que generalmente participa en la cadena de transporte de electrones mitocondrial. En el citoplasma, el citocromo c se une a una proteína adaptadora activadora de procaspasa llamada Apaf1 (factor de activación de la proteasa apoptótica-1) y conduce a la formación de un heptamer similar a una rueda llamado apoptosoma. El apoptosoma recluta al iniciador procaspasa-9, que luego se activa y posteriormente conduce a la activación aguas abajo de las procaspasas del verdugo (Klipp *et al.*, 2016).

A través de una diafonía entre la vía extrínseca y la intrínseca, se puede amplificar una señal apoptótica extracelular. Las caspasas iniciadoras activadas de la vía extrínseca escinden la proteína Bid. La proteína Bid truncada, tBid, actúa como una proteína pro-apoptótica que puede inhibir las proteínas antiapoptóticas, como Bcl2 o Bcl-XL. En condiciones no apoptóticas, estas proteínas antiapoptóticas se oponen a la agregación de Bax o Bak y, por lo tanto, suprimen la aparición de apoptosis. Sin embargo, la apoptosis no solo puede ser inhibida por proteínas antiapoptóticas que pertenecen a la familia de proteínas similares a Bcl2, sino también por proteínas que inhiben específicamente las caspasas activas. Estas proteínas se llaman inhibidores de la apoptosis (IAP). Uno de los IAP más potentes es el inhibidor ligado al X de la proteína de apoptosis (XIAP), que se sabe que inhibe la iniciadora caspasa caspasa-9 y el ejecutor caspasas 3 y 7. La función de XIAP a su vez puede inhibirse por interacción con Smac. Otra proteína que tiene un efecto importante en la regulación de la apoptosis es la proteína p53 (a veces también denominada Trp53 en ratones o TP53 en humanos). A menudo, a p53 también se le llama gen supresor de tumores, ya que puede causar la detención del ciclo celular o la apoptosis. Se ha demostrado que varios agentes que dañan el DNA, como los rayos X, la radiación ultravioleta o ciertos medicamentos, aumentan el nivel de proteína p53. p53 puede mantener el ciclo celular y

proporcionar a la célula tiempo para reparar el daño del DNA antes de que el ciclo celular continúe. Si el daño en el DNA no puede repararse, una cantidad cada vez mayor de p53 que actúa como factor de transcripción puede conducir a la expresión de reguladores proapoptóticos de la familia Bcl2, como Bax, e iniciarse por esta apoptosis intrínseca. Una vez que se inicia la apoptosis, las estructuras esenciales de la célula se destruyen. Esto implica que la apoptosis debería mostrar un comportamiento irreversible de todo o nada, ya que, por ejemplo, una destrucción parcial del DNA genómico introduciría un daño irreparable en la célula. La existencia de un comportamiento de todo o nada, es decir, de una biestabilidad, implica un comportamiento no lineal del sistema (Klipp *et al.*, 2016).

Procesos propios de la reproducción sexual

Un gran número de organismos eucariotas se reproducen sexualmente: los genomas de dos padres se mezclan para generar descendencia que es genéticamente distinta de cualquiera de los padres. Las células de dichos organismos son generalmente diploides: es decir, contienen dos copias u homólogos ligeramente diferentes de cada cromosoma, uno de cada padre. La reproducción sexual depende de un proceso especializado de división nuclear llamado **meiosis**, que produce células haploides que transportan solo una copia de cada cromosoma. En muchos organismos, las células haploides se diferencian en células reproductivas especializadas llamadas gametos: óvulos y espermatozoides en la mayoría de las especies. En estas especies, el ciclo reproductivo termina cuando un espermatozoide y un óvulo se unen, a través de la **fecundación**, para formar un cigoto diploide, que tiene el potencial de formar un nuevo individuo (Alberts *et al.*, 2015).

MEIOSIS Y REPRODUCCIÓN SEXUAL

La reproducción sexual siempre involucra dos procesos: la meiosis y la fecundación (Curtis *et al.*, 2008). En la meiosis, las células hijas contienen la mitad del número de cromosomas de la célula madre. Es decir, un cromosoma de cada tipo está presente en los núcleos formados; Esto se conoce como el estado haploide (n). La meiosis es la división nuclear que ocurre cuando ocurre la reproducción sexual, normalmente durante la formación de los gametos (Clegg, 2007), mientras que, la fecundación es el medio por el cual las dotaciones genéticas de ambos progenitores se reúnen y forman una prole con una nueva identidad genética. La meiosis consiste en 2 divisiones nucleares sucesivas que

dan por resultado final un total de 4 células hijas. El ciclo biológico típico de los humanos es idéntico al de los animales, y el número diploide de cromosomas propio de la especie se restablece al momento de la fecundación, donde cada progenitor aporta un número haploide de cromosomas (n). Prácticamente todo el ciclo vital de los humanos y los animales transcurre en el estado diploide (Curtis *et al.*, 2008).

La etapa del ciclo de vida en la que ocurre la meiosis varía en los diferentes organismos. En los animales, por ejemplo, la meiosis ocurre en las gónadas para la formación de los gametos y por eso es llamada **meiosis gamética**. En algunas especies de hongos, protozoarios y algas, la meiosis ocurre inmediatamente después de la formación del cigoto, siendo llamada meiosis cigótica. En ciertas algas y todas las plantas, los individuos diploides se someten a meiosis, lo que da lugar a esporas y, por lo tanto, es llamada meiosis esporica (Amabis y Martho, 2010).

De acuerdo con Mader y Windelspecht (2016), la meiosis es importante por las siguientes razones:

- Ayuda a mantener constante el número de cromosomas al producir células hijas haploides que se convierten en gametos. Cuando un espermatozoide haploide fertiliza un óvulo haploide, el nuevo individuo tiene el número diploide de cromosomas.
- Introduce variaciones genéticas porque (1) el *crossing-over* puede dar como resultado diferentes tipos de alelos en las cromátidas hermanas de un homólogo, y (2) cada combinación posible de cromosomas puede ocurrir en las células hijas.

Las fases de la meiosis

La meiosis involucra dos divisiones del núcleo, conocidas como meiosis I y meiosis II, las cuales se parecen superficialmente a la mitosis. Como en la mitosis, los cromosomas se replican para formar cromátidas durante la interfase, antes de que ocurra la meiosis. Luego, en la meiosis I temprana, los cromosomas homólogos se aparean. Al final de la meiosis I, los cromosomas homólogos se han separado nuevamente, pero las cromátidas en que consisten no se separan hasta la meiosis II. Por lo tanto, la meiosis consiste en dos divisiones nucleares pero solo una replicación de los cromosomas (Clegg, 2007). Las mismas cuatro etapas de la mitosis (profase, metafase, anafase y telefase) ocurren durante la meiosis I y la meiosis II. Sin embargo, las meiosis I y II difieren entre sí y de la mitosis en la forma en que los cromosomas se alinean durante la metafase (Mader y Windelspecht, 2018).

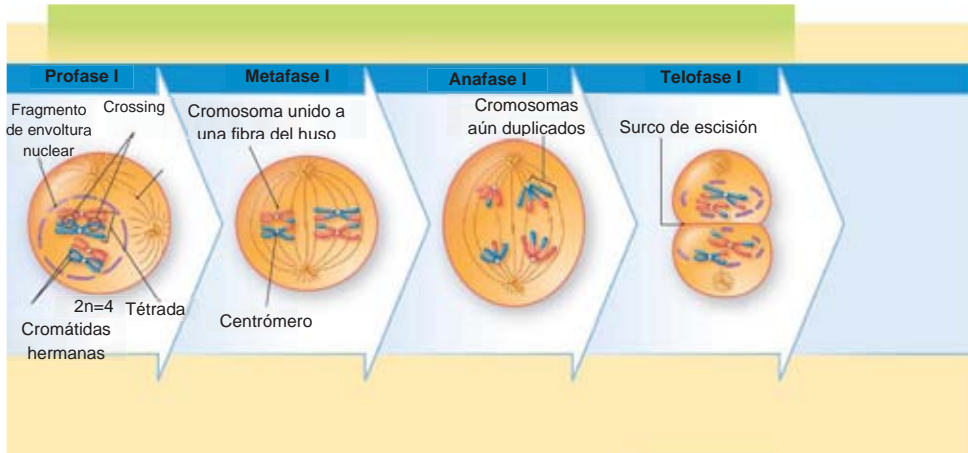
Meiosis I

La **profase I** es una fase larga, siendo por eso dividida en 5 subfases: Leptoteno, zigoteno, paquiteno, diploteno y diacinesis.

En el **leptoteno** inicia la condensación de los cromosomas, y estos se hacen visibles al microscopio óptico, como filamentos largos y delgados, gránulos punteados, denominados cromómeros, en los que el grado de condensación es mayor. Aunque ya está completamente duplicado y, por tanto, constituido por 2 cromátidas hermanas, cada cromosoma aparece al microscopio como un filamento simple. La razón de eso es que, además de aun ser muy delgadas debido a la poca condensación, las cromátidas hermanas están íntimamente. El **zigóteno** se caracteriza porque en él ocurre la sinapsis cromosómica. Los cromosomas homólogos se encuentran uno al lado del otro, emparejándose a lo largo de toda su longitud, como si fueran las dos partes de una cremallera que se están cerrando. Durante el **paquiteno**, las roturas ocurren en las cromátidas de cromosomas homólogos emparejados, seguidos pronto por las soldaduras de reparación. Sin embargo, la soldadura de fragmentos cromosómicos a menudo se produce en una posición desplazada: una cromátida se suelda al fragmento de su homóloga y viceversa. Este fenómeno conduce al intercambio de fragmentos entre cromosomas homólogos y es llamado permutación o entrecruzamiento. En la subfase denominada **diploteno**, los cromosomas homólogos se comienzan a separar, aparecen nítidamente constituidos por 2 cromátidas. Con la separación de los cromosomas homólogos, se puede percibir que sus cromátidas se cruzan en determinados puntos, originando los llamados quiasmas, los cuales son una evidencia visual del entrecruzamiento. En los puntos de permutación, las cromátidas permanecen cruzadas intercambiando material genético. Durante la **diacinesis**, los cromosomas homólogos continúan en su movimiento de separación iniciado en el diploteno. Ellos permanecen unidos apenas por los quiasmas que parecen deslizar para las extremidades de los bivalentes, fenómeno conocido como terminación de quiasmas. En la diacinesis, debido a la condensación, los cromosomas dejan de sintetizar RNA, y, con eso, los nucléolos desaparecen. Al final de la profase I la membrana nuclear se desintegra y los pares de homólogos, aún asociados con el quiasma, se derraman en el citoplasma (Amabis y Martho, 2010).

En la **metafase I**, los dos cromosomas homólogos de cada bivalente están conectados a las fibras del huso desde polos opuestos (Figura 111). En contraste, las cromátidas hermanas están conectadas a microtúbulos desde el mismo polo del huso, lo cual es posible gracias a la disposición de sus cinetocoros lado a lado. La orientación de los cromosomas maternos y paternos de cada bivalente en la

Figura 111. Meiosis I: separación de cromosomas homólogos



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

placa de metafase I es aleatoria; El miembro materno de un bivalente particular tiene la misma probabilidad de enfrentarse a cualquier polo. En consecuencia, cuando los cromosomas homólogos se separan durante la anafase I, cada polo recibe una variedad aleatoria de cromosomas maternos y paternos (Figura 111). Por lo tanto, la **anafase I** es el evento citológico que corresponde a la ley de distribución independiente de Mendel. Como resultado de dicha distribución, los organismos son capaces de generar una variedad casi ilimitada de gametos. La separación de cromosomas homólogos en la anafase I requiere la disolución de los quiasmas que mantienen unidos los bivalentes (Iwasa y Marshall, 2016).

En la **telofase I**, los homólogos separados forman un grupo en cada polo de la célula, y la envoltura nuclear se forma alrededor de cada núcleo de células hijas (Figura 111). Se puede presentar citocinesis. Las dos células resultantes tienen la mitad del número de cromosomas que la célula original: en este ejemplo, cada núcleo contiene dos cromosomas (frente a cuatro en la célula original). Cada cromosoma todavía está en el estado duplicado y consiste en dos cromátidas hermanas, pero las cromátidas hermanas no son idénticas porque se ha producido un entrecruzamiento (Masson *et al.*, 2011). La telofase I de la meiosis I produce cambios menos dramáticos que la telofase de la mitosis. Aunque los cromosomas a menudo sufren cierta dispersión, no alcanzan el estado extremadamente extendido del núcleo interfásico. La envoltura nuclear puede o no reformarse durante la telofase I. La etapa entre las dos divisiones meióticas se llama **interquinesis** y generalmente es de corta duración. En los animales, las células en esta etapa fugaz se denominan espermatocitos secundarios u ovocitos secundarios.

Estas células se caracterizan por ser haploides porque contienen solo un miembro de cada par de cromosomas homólogos (Iwasa y Marshall, 2016).

Meiosis II

Esencialmente, los eventos de meiosis II son los mismos que los de la mitosis, excepto que las células son haploides.

En la **profase II**, los cromosomas, ya formados por dos cromátidas, comienzan a condensarse, volviéndose cada vez más cortos y gruesos; Los nucléolos van desapareciendo. Al final de la Fase II, la membrana nuclear se fragmenta y los cromosomas se extienden por todo el citoplasma (Amabis y Martho, 2010).

Durante la **metafase II**, hay un aparato de huso está completo en cada célula. Los cromosomas que consisten en cromátidas hermanas unidas en el centrómero se alinean a lo largo de la placa de metafase en cada célula. Ahora, los microtúbulos de cinetocoro de los polos opuestos se unen a los cinetocoros de las cromátidas hermanas (Mason *et al.*, 2011).

La **anafase II** es la fase en la que se separan las cromátidas hermanas, constituyéndose cada una de ellas en cromosomas independientes, dirigiéndose a los polos opuestos de cada célula hija; se inicia la regeneración de la membrana nuclear y cada célula empieza a dividirse por la línea media.

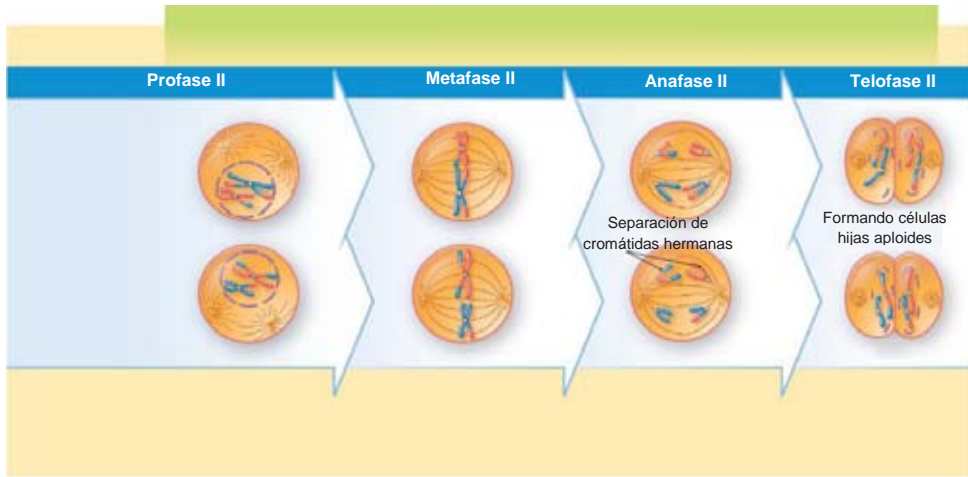
En la **telofase II** desaparece el huso, se divide cada célula en dos células hijas, se regenera el núcleo completamente en cada célula hija.

En la Figura 112 se detallan algunos aspectos importantes de segunda división meiótica.

Dotaciones cromosómicas: haploidía, diploidía y poliploidía

Muchas células eucariotas poseen dos copias de cada cromosoma. Esta condición, denominada estado diploide (diploidía), es característica de las células en el cuerpo de un eucariota, es decir, las células somáticas. Por el contrario, las células sexuales o los gametos generalmente poseen solo una copia de cada cromosoma, una condición denominada estado haploide (haploidía). Los gametos se producen a partir de células diploides ubicadas en la línea germinal, que es el tejido reproductivo de un organismo. En algunos organismos, como las plantas, la línea germinal produce espermatozoides y “óvulos”. En otras criaturas, como los humanos, produce un tipo de gameto u otro. Cuando un gameto macho y uno hembra se unen durante la fertilización, el

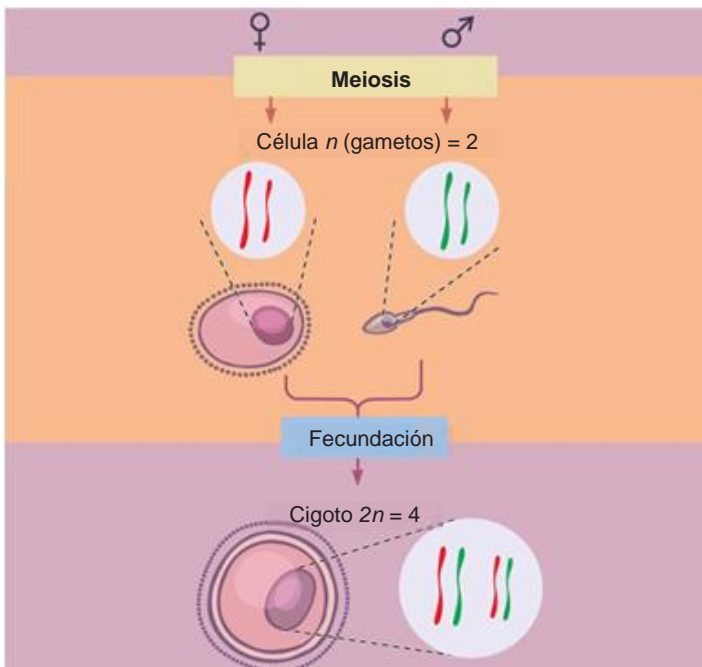
Figura 112. Meiosis II: separación de cromátidas hermanas.



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018.

estado diploide se restablece y el cigoto resultante se convierte en un nuevo organismo (Figura 113).

Figura 113. Separación y reunión de los cromosomas homólogos



Fuente: Curtis *et al.*, 2008.

Durante el desarrollo animal, se reserva un pequeño número de células para formar la línea germinal. Todos los gametos que se producirán se derivan de estas pocas células. Las células restantes forman los tejidos somáticos del animal. En las plantas, el desarrollo es menos determinado. Los tejidos tomados de parte de una planta, por ejemplo, un tallo o una hoja, se pueden usar para producir una planta completa, incluidos los órganos reproductivos. Por lo tanto, en las plantas, la distinción entre los tejidos somáticos y los germinales no es tan clara como en los animales (Snustad y Simmons, 2015).

Diferencias entre mitosis y meiosis

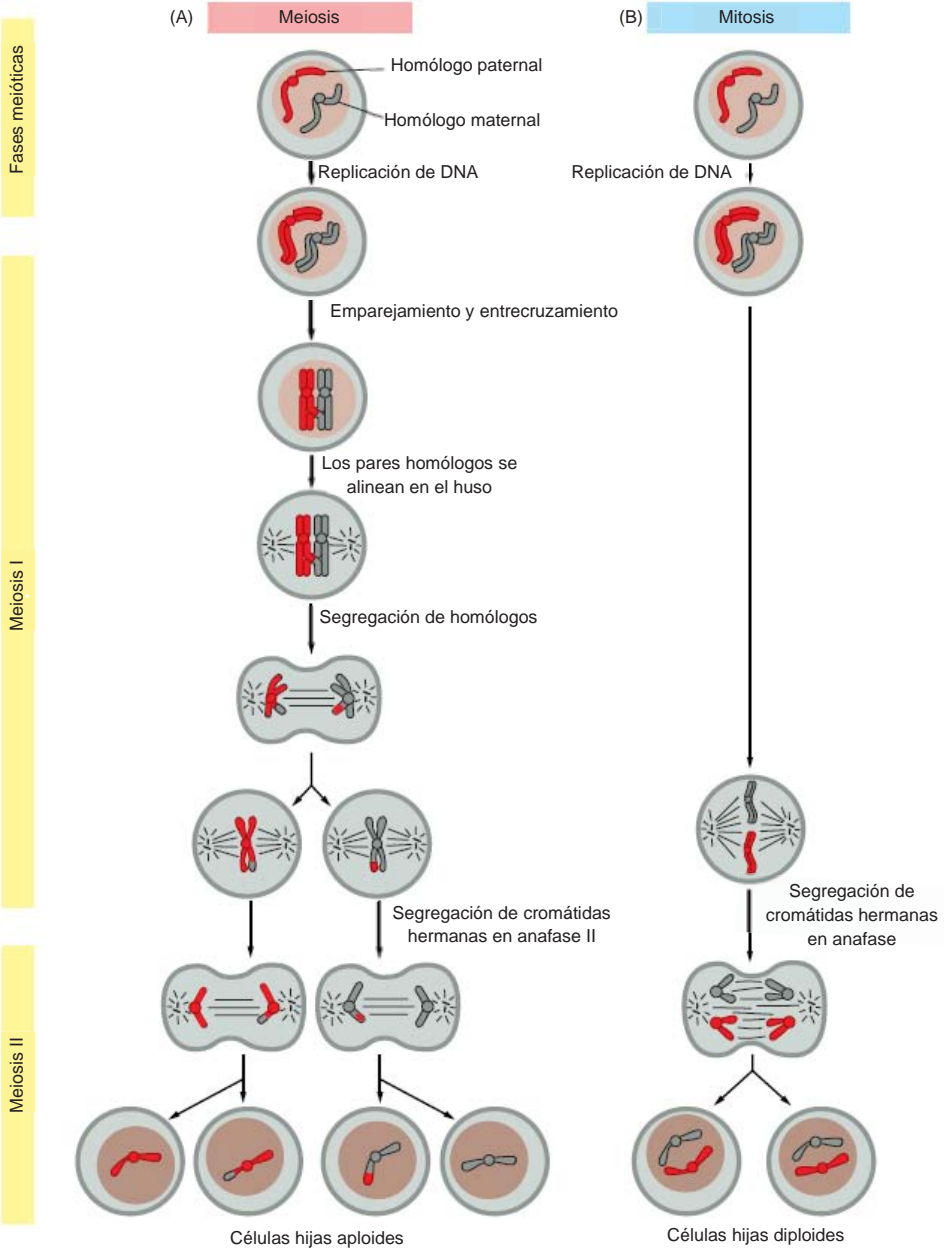
Los eventos que se llevan a cabo durante la meiosis son semejantes a los que suceden en la mitosis, pero al comparar detalladamente los dos procesos, exhiben un número considerable de diferencias que vale la pena resaltar (Tabla 13 y Figura 114).

Tabla 13. Comparación entre la meiosis y la mitosis

Mitosis	Meiosis
Una cariocinesis y una citocinesis	Dos cariocinesis y dos citocinesis
Dos células hijas iguales diploides (2n cromosomas)	Cuatro células hijas haploides (n cromosomas)
No hay recombinación genética	Recomb. Genética a en la profase I
Cromosomas Aislados formando la placa ecuatorial en la Metafase	Cromosomas formando bivalentes en metafase I
En la Anafase se da separación de las cromátidas	En la Anafase I se da la separación de los bivalentes
Se da en las células somáticas (células de los tejidos del cuerpo)	Sólo en las células sexuales (tejidos reproductores)
Cromosomas homólogos independientes	Los cromosomas homólogos se aparean formando bivalentes hasta Anafase I
Cromosomas iguales	Cromosomas con mezcla debido a la recombinación.
Las células hijas pueden reproducirse (seguir dividiéndose)	Las células hijas no se reproducen
La mitosis puede proceder independiente del ploidie de la célula, los cromosomas homólogos se comportan independientes	La meiosis puede proceder, solamente si el núcleo contiene un número par de cromosomas (diploide, tetraploide)
Después de la mitosis, las células hijas son genéticamente idénticas entre sí y con la célula madre.	Después de la meiosis, las células hijas son genéticamente diferentes entre sí y con la célula madre.

Fuente: Elaboración propia.

Figura 114. Comparación entre la mitosis y la meiosis para una célula con 2 cromosomas.

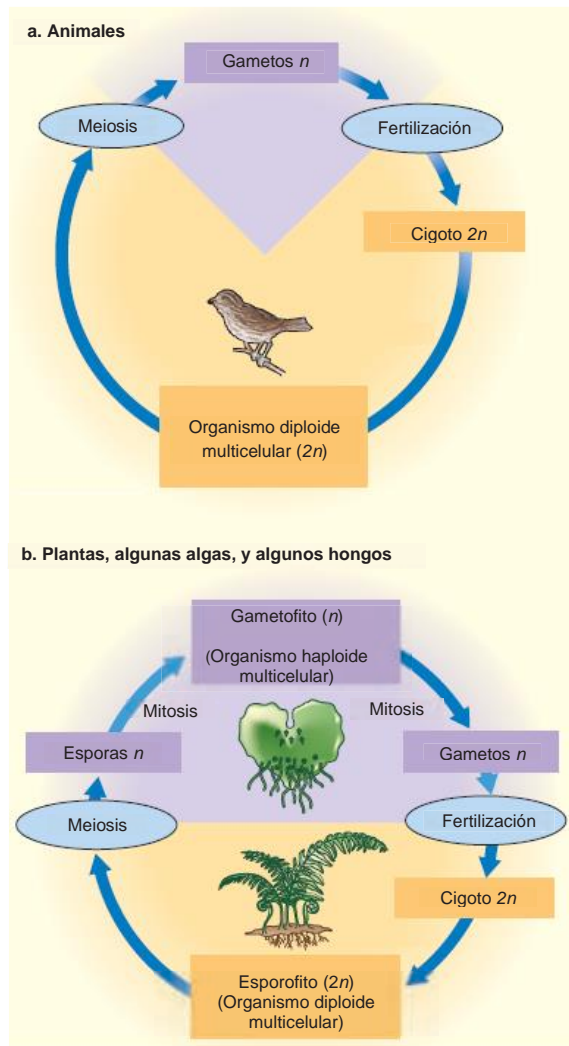


Fuente: Alberts *et al.*, 2015.

Meiosis y ciclos vitales

Los ciclos de vida de los organismos con reproducción sexual tienen etapas haploides y diploides. Durante la fertilización, o singamia, la fusión de dos gametos haploides da como resultado un cigoto diploide ($2n$), que contiene dos conjuntos de cromosomas. La meiosis y la fertilización constituyen un ciclo reproductivo en los organismos sexuales, ya que alternan entre los números de cromosomas diploides y haploides (Mason *et al.*, 2011) (Figura 115).

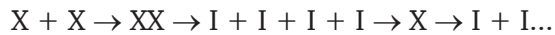
Figura 115. La fecundación y la meiosis en organismos con distintos ciclos de vida



Fuente: Solomon *et al.*, 2015.

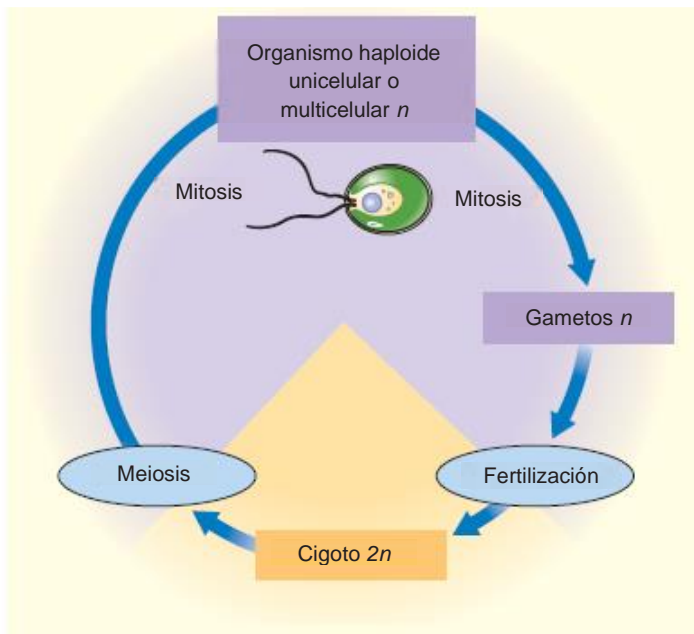
Ciclo de vida del eucariota unicelular

El ciclo de vida de un organismo unicelular comienza con la singamia: una célula se une con una célula que tiene un genotipo diferente. Para reconocerse entre sí, las células que se fusionarán (gametos) con frecuencia usan proteínas de superficie, como las células de nuestro sistema inmunitario. Si estas proteínas son iguales (mismo genotipo), los gametos no se fusionarán. Dos gametos fusionados forman un cigoto, nuevo organismo diploide (Figura 116). Muchos protistas unicelulares usan un cigoto como etapa de invernada. En primavera, el cigoto se divide con meiosis, y cuatro esporas haploides comienzan cuatro nuevos organismos que se reproducen todo el verano con mitosis (reproducción vegetativa, clonación):



A pesar de su simplicidad, este ciclo de vida tiene las tres formas posibles de reproducción: sexual (la ploidía se duplica: singamia), asexual (la ploidía reduce: meiosis del cigoto) y vegetativa (la ploidía no cambia: divisiones mitóticas) (Shipunov, 2018).

Figura 116. Ciclo vital de la microalga *Chlamydomonas*, la mayoría de los hongos y algunos protistas



Fuente: Solomon *et al.*, 2015.

Ciclo de vida de las plantas

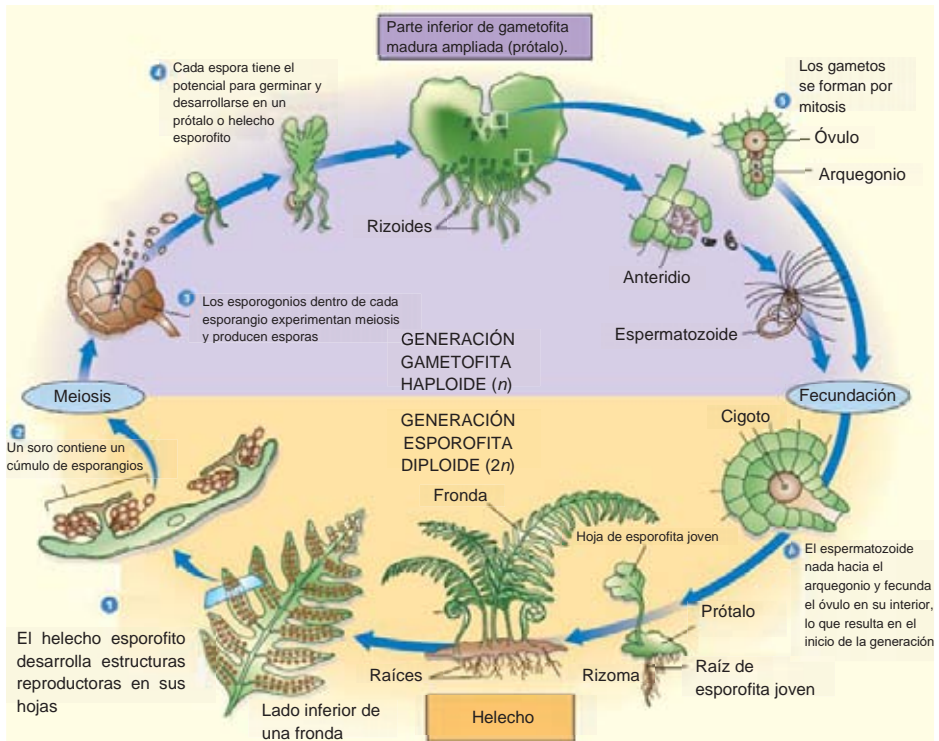
En las plantas, la haploidía típicamente alterna con la diploidía, lo cual se conoce como alternancia de generaciones, la cual ocurre en todas las plantas con reproducción sexual, aunque no siempre en la misma forma (Curtis *et al.*, 2008). El ciclo de vida del helecho alterna entre la esporofita diploide dominante, con su rizoma, raíces y frondas, y la gametofita haploide (prótalo) (Figura 117). La generación esporofita es dominante no solo porque es más grande que la gametofita, sino también porque persiste durante un periodo extenso (la mayoría de los helechos esporofitas son perennes), mientras que la gametofita muere poco después de reproducirse (Solomon *et al.*, 2015).

Ciclo de vida de los humanos

Los seres humanos tenemos el ciclo biológico típico de los animales en el cual, el cigoto diploide individual sufre mitosis para dar lugar a todas las células del cuerpo adulto. Las células que eventualmente sufrirán meiosis para producir gametos se apartan de las células somáticas al inicio del desarrollo. Estas células se denominan células de línea germinal. Tanto las células somáticas como las células germinales productoras de gametos son diploides, pero mientras que las células somáticas se someten a mitosis para formar células hijas diploides genéticamente idénticas, las células de la línea germinal productoras de gametos experimentan meiosis para producir gametos haploides (Mason *et al.*, 2011) (Figura 118).

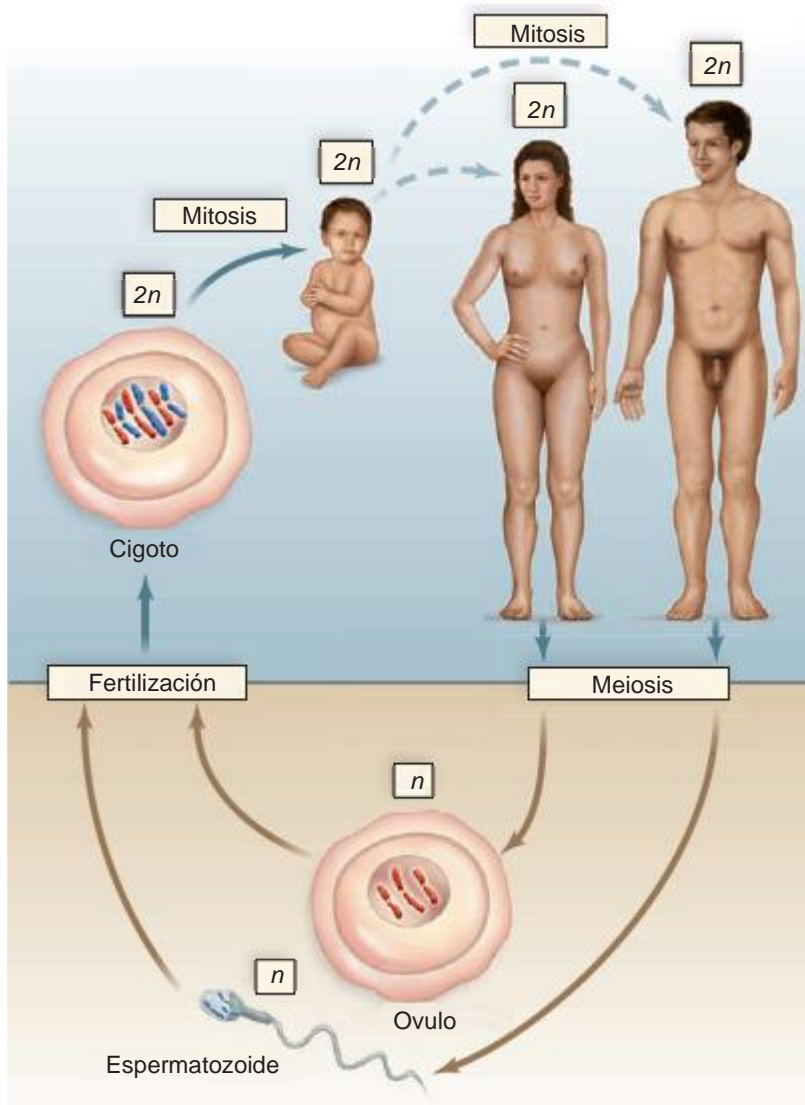
Los gametos (“óvulos” y espermatozoides) son producidos por meiosis. La fecundación o fertilización es la fusión de un par de gametos (n) para formar el cigoto ($2n$). En la especie humana, lo que denominamos óvulo es, en verdad, un oocito secundario revestido por una gruesa capa de glicoproteínas adheridas a la membrana plasmática ovular, denominada sobre vitelínico. Esta envoltura, a su vez, está cubierta por algunas capas de células foliculares ováricas, que nutren al ovocito durante su desarrollo en el folículo. Estas envolturas son una capa protectora efectiva para el gameto femenino, pero requieren que los espermatozoides estén provistos de un sistema de perforación capaz de superar los obstáculos de la fecundación (Amabis y Martho, 2010).

Figura 117. Ciclo vital de un helecho.



Fuente: Solomon *et al.*, 2015.

Figura 118. Ciclo vital de humanos.



Fuente: Mader y Windelspecht, 2018

Taller sobre reproducción

¿Cuál de las fases del ciclo celular es de mayor duración?, explique.

¿Cuál es la importancia de la mitosis?

¿En qué se diferencia la citocinesis en las células vegetales de la de las células animales?

Escriba brevemente el significado de la mitosis y la meiosis en organismos multicelulares.

¿Qué ventaja suele tener la reproducción asexual en comparación con la reproducción sexual?

¿Cuál es la importancia de la apoptosis celular?, ¿Participan los lisosomas en dicho proceso?

Comente sobre la afirmación: la meiosis permite la conservación de un número de cromosomas específico de cada especie, aunque el proceso en sí mismo da como resultado la reducción del número de cromosomas.

¿Qué es el crossing over? ¿En qué período de meiosis ocurre este evento?

Compare los procesos de surtido independiente y crossing over. ¿Qué proceso tiene la mayor influencia en la diversidad genética?

¿Qué es la gametogénesis?, establezca las diferencias que existen entre la espermatogénesis y la ovogénesis.

Una célula de piel humana tiene 46 cromosomas. ¿Cuántos cromosomas hay en un gameto humano?

Los mamíferos y los insectos utilizan señales químicas llamadas feromonas, ¿qué papel juegan estas para el apareamiento?

¿Cuáles son los tipos de fecundación que se producen en los artrópodos? ¿Cuál es el tipo predominante?

Los hongos, musgos y helechos se reproducen mediante un método común de reproducción asexual. Indica el método.

¿Cuál es la diferencia entre estratificación y escarificación, y cómo es cada una de ellas tácticamente significativa para la germinación?

Discuta acerca de las ventajas y desventajas de la reproducción de las plantas mediante semillas y esporas.

Describe los componentes físicos del gineceo y el androceo y explica cómo interactúan en la reproducción de las plantas.

¿Cómo se puede aislar reproductivamente una población?

CAPÍTULO 8

Apuntes de Genética

La vida no consiste simplemente en lo que la herencia y el medio nos hacen, sino en lo que hacemos con lo que nos hacen.

Harry Emerson Fosdick, 1971

Genética

Es la ciencia encargada del estudio de la herencia, incluyendo las fuentes de las variaciones y la forma como afectan a los organismos.

Resulta muy sencillo establecer diferencias entre diferentes seres humanos, tanto en sus características físicas como en su componente psicológico; como difiere un perro Gran danés de un Salchicha. Pero aún más, observamos como difieren 2 perros de la misma raza, quedando en evidencia el hecho de que no existen organismos exactos incluso dentro de una especie, raza o variedad. El estudio de las diferencias encontradas entre individuos es lo que ha posibilitado a los biólogos moleculares e investigadores en general mejorar especies bacterianas y de otros microorganismos que les permiten biorremediar ecosistemas afectados por diferentes contaminantes, de origen antrópico generalmente, y hacer estudios de las capacidades adquiridas por los diferentes microorganismos para adaptarse a las presiones ambientales que genera la contaminación de diferentes matrices como agua, suelo y aire.

Existen variaciones entre individuos de una misma especie, raza o variedad, que se deben a efectos hereditarios solamente y a estas se les denominan características cualitativas; mientras que las características que se deben a variaciones causadas por la acción tanto de la herencia como del ambiente se les denominan características cuantitativas. Por ejemplo, color de ojos o de cabellos en humanos, color del pelaje en mamíferos y plumaje en aves, la ausencia o presencia de cuernos en el ganado bovino, se clasifican como características cualitativas. Un ser humano tendrá los ojos marrones o verdes y así mismo, observamos si un toro es negro o pardo, si tiene o no tiene cuernos, sin importar el lugar donde vive y el clima que lo rodea, o el estado de salud del animal.

Aquellas características, como estatura, inteligencia y corpulencia en el humano, o productividad de leche en una vaca, se clasifican como características cuantitativas. Un ser humano puede tener una estatura mayor o menor dependiendo no sólo de la herencia, sino de factores como clima, alimentación, enfermedades en la infancia, etc., La herencia determina el límite superior de la expresión de una característica cuantitativa, pero el ambiente regula el grado de expresión de la misma.

Conceptos básicos de herencia mendeliana

- **Gen:** Porción de DNA que contiene la información para una característica determinada y regula su expresión, una característica es algo general mientras que un aspecto es algo particular.
- **Alelo:** Uno de los dos (o más) genes por un rasgo determinado que se encuentra en situación específica en cada cromosoma homólogo.
- **Locus:** Posición o sitio ocupado por un gen (alelo) sobre el cromosoma (plural: Loci)
- **Genotipo:** Término acuñado por Johanssen para referirse a la construcción genética de un organismo para determinar características.
- **Fenotipo:** Cualquiera de las características de un individuo que resultan de la expresión de la actividad génica. Este término se usa para referirse a las características observables (apariencia externa), analizables de un organismo. Ej. Tipo de sangre.

Genotipo + Ambiente → Fenotipo

- **Fenocopia:** Fenotipos que se obtienen bajo la influencia del medio que simula el efecto de uno o más genes. Ejemplo: Teñir cabellos, lento de contacto, alisar cabello.
- **Homocigoto u homocigótico:** Término utilizado para referirse a aquellos organismos que tienen dos genes dominantes (alelos idénticos) o bien dos genes recesivos, para un rasgo determinado, ocupando el mismo locus de cromosomas homólogos. Por ejemplo, una planta de guisantes que tenga el gen “A” en el mismo locus de cromosomas homólogos es homocigótica para el gen dominante y la simbolizamos “AA”, una planta que tenga el gen “a” en el mismo locus de cromosomas homólogos, será homocigótica para el gen recesivo y se simboliza “aa”.
- **Heterocigoto o heterocigótico:** Término utilizado para referirse a aquellos organismos que tienen dos alelos diferentes para un rasgo determinado.
- **Dominancia:** Supresión de un alelo en un organismo heterocigoto por el otro alelo (dominante) para el mismo rasgo.
- **Recesividad:** Susceptibilidad a la supresión por un alelo dominante.
- **Genes dominantes:** Son aquellos que se expresan en la primera generación filial (F1), obtenida de un cruce entre organismos que exhiben formas alternas para una misma característica

- **Genes recesivos:** Son aquellos que no se manifiestan en la primera generación, pero que si pueden manifestarse en la segunda generación.

Nota: Mendel denominó caracteres unitarios a los factores hereditarios que precisan la manifestación de características. El término GEN acuñado por Johansen años más tarde, sustituyó al de carácter unitario, usado por Mendel, y desde entonces se habla de genes dominantes y genes recesivos. Los dominantes se simbolizan con una letra mayúscula y los recesivos correspondientes se simbolizan con la minúscula de la misma letra.

Los genes recesivos se manifiestan en estado homocigótico, mientras que los genes dominantes se manifiestan en estado homocigótico o heterocigótico.

- **Cromosoma:** Estructura formada por filamentos de cromatina que se compactan extraordinariamente durante la división celular.
- **Componentes del cromosoma:** En cromosomas condensados es posible distinguir varios elementos:
 - **Cromatida:** Corresponde a una de las dos estructuras simétricas que contienen una sola molécula de DNA, siendo más apreciables cuando los cromosomas se encuentran en metafase.
 - **Centromero:** Sitio de adherencia de las cromátidas hermanas, y sitio de unión del cromosoma al uso mitótico. La región del centrómero a la cual se unen los microtúbulos de huso recibe el nombre de cinetocoro.
 - **Telomero:** Este término se refiere a los extremos de los cromosomas que contienen las partes finales de la larga molécula de DNA que forma cada cromátida.
- **Cariotipo:** Conjunto de cromosomas características de una especie determinada.
- **Híbrido:** Descendencia de padres que tienen diferentes características genéticas.
- **Genes ligados.** Genes presentes en el mismo cromosoma.
- **Pleiotropía:** Cuando un gen afecta la expresión de varias características se le denomina pleiotrópico y al tipo de acción génica se le denomina pleiotropia. Clínicamente se usa el término síndrome para explicar un conjunto de síntomas que componen un cuadro clínico causado por un gen pleiotrópico. En el ganado, el gen responsable del enanismo no es un gen dominante, sino que se trata del gen recesivo al que produce tamaño normal, siendo además pleiotrópico ya que además es el que causa la poca tole-

rancia al calor, debilidad del aparato respiratorio, andar desequilibrado, vientre distendido, e hipotiroidismo en animales afectados.

Se pueden mencionar algunos ejemplos de pleiotropía en el ser humano. Encontramos un gen recesivo que evita la formación de pigmentos en piel, pelo y ojos del ser humano, condición que se conoce como albinismo. Este gen es pleiotrópico ya que además de la ausencia de pigmentación de las partes indicadas en la oración anterior, al albino se le mueven los ojos de forma irregular, su visión es escasa y su piel es muy sensible a los rayos solares.

Penetrancia y expresividad

- **Penetrancia:** Es el término que se usa para describir la regularidad estadística con la que un gen produce la característica que éste determina. Se cree que existen ciertos rasgos o condiciones determinadas o uno recesivo que están sujetas a ciertas modificaciones ambientales y/o por genes modificantes distintos al gen responsable de la característica. Por lo tanto, existen ciertos genes que no siempre producen la característica esperada, lo que quiere decir que estos genes fallan en manifestarse. Aquellos genes que siempre se manifiestan a través de la característica que ellos regulan se consideran 100% penetrantes.
- **Expresividad:** Es el grado de manifestación de la característica regulada por un gen. McKusick aplica el término expresividad, en medicina clínica, al grado de severidad de una condición indeseable o patológica. Por ejemplo, un individuo puede ser homocigótico para el recesivo que supuestamente causa la diabetes mellitus, pero puede que jamás se le desarrolle esta enfermedad. Sin embargo, otra persona, también homocigótica para el gen, puede padecerla severamente, mientras otra que tenga la misma constitución genética de la de los dos casos anteriores puede que padezca de una menos severa. El gen recesivo supuestamente responsable de la diabetes mellitus se considera pues, un gen con una penetrancia bastante alta y diferentes grados de expresividad.

Tipos de cruzamiento

- **Retrocruce de prueba:** es el cruce entre un organismo que exhibe el fenotipo dominante, pero sospechoso de ser heterocigótico, con el organismo de sexo opuesto que exhibe el fenotipo recesivo. En cruces monohíbridos solo se usa para determinar el genotipo del primero; Para descubrir organismos heterocigóticos y, por ende, portadores de genes recesivos indeseables. En

cruces dihíbridos y polihíbridos se usa, además, con el fin de determinar ligamiento autosómico.

Cuando se retrocruza un organismo heterocigótico con uno homocigótico para el recesivo, las proporciones fenotípicas esperadas de 1:1. Esto quiere decir que se espera que la mitad de las crías a obtenerse del cruce, exhiban el fenotipo dominante y la otra mitad se espera que exhiban el fenotipo recesivo. Sabemos que, si un organismo homocigótico para el gen dominante se cruza con otro que exhiba fenotipo recesivo, las crías exhibirán todas el fenotipo dominante. Por lo tanto, si un organismo de fenotipo dominante, sospechoso de heterocigosis se retrocruza con organismos que exhiben el fenotipo recesivo y no sale ninguna cría con el fenotipo recesivo se puede considerar homocigótico al organismo y exonerarlo de la sospecha de heterocigótico. Por el contrario, si el cruzamiento con individuos recesivos produce algunas crías con el fenotipo recesivo, entonces queda demostrado que el organismo es heterocigótico y, por consiguiente, va a transmitir y a propagar el gen recesivo a sus futuras crías.

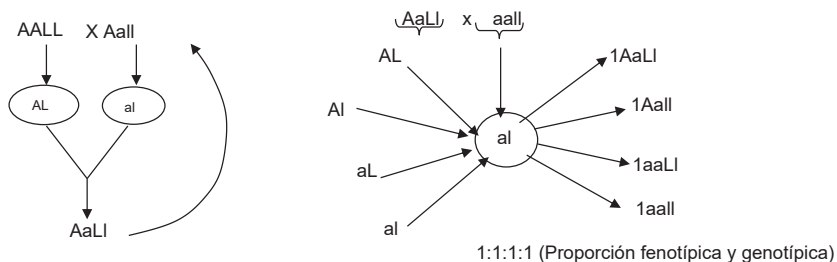
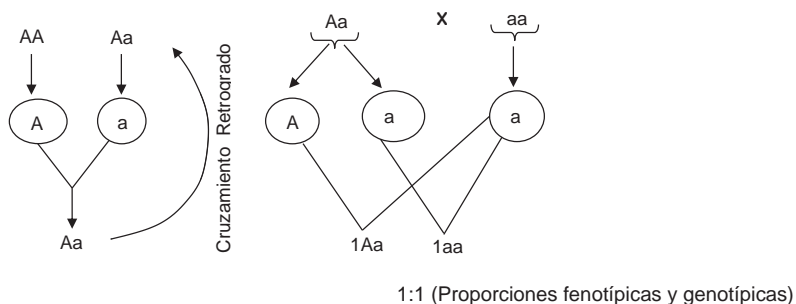
El uso intensivo de la inseminación artificial para animales de finca exige un mayor cuidado de selección de sementales que no trasmitan genes recesivos indeseables, antes de que se propaguen intensamente entre los hatos y manadas del país.

- **El retrocruce:** Es el cruzamiento de un individuo híbrido proveniente de la primera generación filial (F_1) con uno de los progenitores que lleva una característica ideal, lo cual también puede realizarse con individuos con un genotipo idéntico al de sus progenitores. Este cruzamiento se hace con el fin de mejorar y perfeccionar (seleccionar) las especies.

En el ganado, la condición acornea (sin cuernos) es dominante a la presencia de cuernos. La herencia de esta característica está regulada por un par de alelos; (C) acorneo, (c) con cuernos. La mayor parte de los ganaderos descornan su ganado artificialmente para evitarle golpes y heridas que puedan afectarle en su producción por un tiempo, o que puedan inutilizarle permanentemente. Por lo tanto, sementales acórenos homocigóticos, que, a la vez, tengan un potencial genético para alta producción, son altamente estimados por los ganaderos y usados intensamente en sus programas de selección. Por ejemplo, si empezamos el programa de selección con un toro homocigótico, acorneo (CC), se cruza con las vacas de cuerno del hato (cc), y luego retrocruzamos el producto F_1 con animales acorneos homocigóticos, obtenemos una F_2 , donde todas las crías son acorneas. Genotípicamente habrá una cría heterocigótica por cada homocigótica en la

F_2 . Eventualmente puede reducirse la frecuencia del gen recesivo responsable de la presencia de cuernos con el ganado haciendo retrocruces hacia el homocigótico acorneo.

- **Cruzamiento retrogrado:** Cruzamiento de un híbrido con uno de los progenitores, normalmente con el recesivo, con el fin de determinar la proporción genotípica y fenotípica, la cual es de 1:1 para monohíbridos y 1:1:1:1 para dihíbridos.



Primera Generación Parental (P_1): Individuos que exhiben formas alternas de una característica.

Primera Generación Filial (F_1): Primera generación de individuos, obtenida mediante el cruce entre miembros de la primera generación parental.

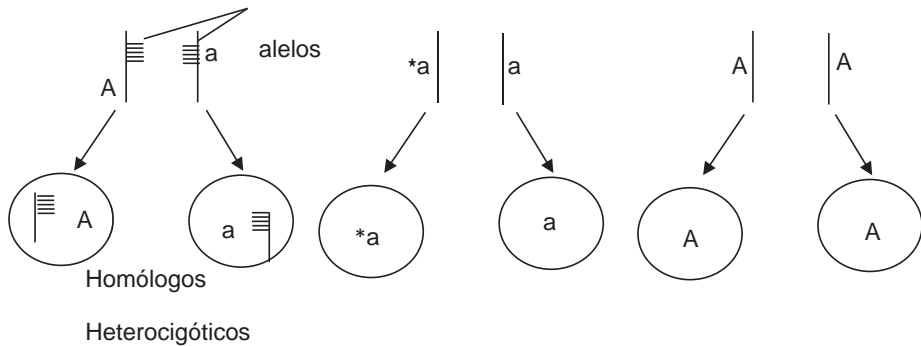
Segunda Generación Filial (F_2): Generación obtenida del cruce entre individuos de la F_1 .

Tercera Generación Filial (F_3): Generación obtenida del cruce entre individuos de la F_2 .

La Cuarta Generación Filial (F_4): Se obtiene del cruce entre individuos de la F_3 y así sucesivamente.

Leyes de Mendel

- *Primera Ley:* El concepto de dominancia y recesividad constituye la primera de las leyes de Mendel.
- *Segunda Ley: Ley de la Segregación.* Sostiene que aquellos genes que se encuentran en el mismo Locus de cromosomas homólogos se segregan durante la meiosis, como resultado de lo cual cada gen va a formar parte de un gameto diferente. Dicho de otra forma, los dos miembros de un par de genes de alelos se separan (segregan) durante la gametogénesis y pasan a gametos diferentes.



- *Tercera Ley: Ley del Sorteo Independiente de Genes o Trasmision Independiente.* Esta Ley sostiene que genes en diferentes posiciones (LOCI) de cromosomas homólogos o de cromosomas no homólogos se recombinan al azar independientemente durante el proceso de gametogénesis y cada gameto contiene una de las cuatro posibles combinaciones, en cruces dihíbridos; cuando los pares de genes están localizados en el mismo par de cromosomas homólogos, pero muy distanciados entre sí, esta ley también se puede cumplir. En cruces trihíbridos los gametos producidos portan una de ocho combinaciones de genes posibles.

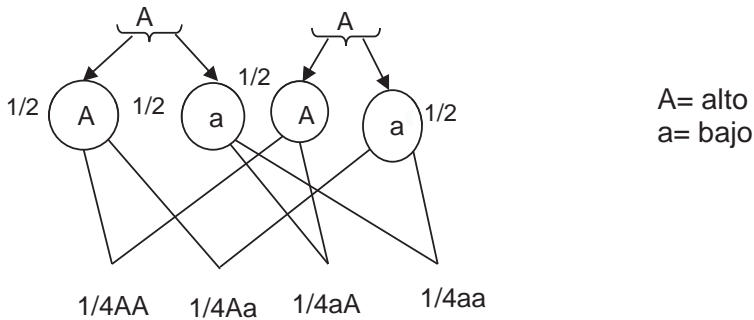
Las leyes de Probabilidad

Se define el término probabilidad como la frecuencia relativa promedio con que ocurre un suceso. Por frecuencia relativa se entiende la proporción de veces que ocurre dicho suceso de un total teórico de N.

La frecuencia relativa fluctúa entre 0 y 1; por consiguiente, la probabilidad de que se presente un suceso es "a" veces del total de N veces, la probabilidad de que ocurra ese suceso es igual a a/N ;

$P = a/N$). Si P es la probabilidad de que un evento tenga lugar en una ocasión y Q es la probabilidad de que es evento no ocurra en la misma ocasión, la suma de las probabilidades P y Q es igual a 1. La ecuación $P + Q = 1$ constituye la **primera ley de probabilidad**. Por lo tanto, la probabilidad de la no ocurrencia de un suceso puede escribirse: $Q = 1 - a/N$, que es lo mismo que $Q = 1 - P$.

La **Segunda Ley de Probabilidad** establece que la ocurrencia combinada de dos o más hechos independientes simultáneos es el resultado del producto de las probabilidades de cada uno de los hechos.



La **Tercera Ley de Probabilidad**: Establece que la probabilidad de que se presente un hecho compuesto por eventos alternativos es igual a la suma de las probabilidades de cada uno de dichos eventos.

Ejemplo: La probabilidad de que un individuo sea alto o sumo del ejemplo anterior se obtiene de la siguiente manera.

$$\begin{array}{ccccccc}
 AA & & Aa & & aA & & \\
 1/4 & + & 1/4 & + & 1/4 & = & 3/4 \text{ A -}
 \end{array}$$

Hibridación o hibridización

Es el proceso de cruzar individuos de una misma variedad, raza o especie que manifiesten formas alternas de una o más características. Desde los albores de la civilización, el hombre se ha valido de la hibridización para mejorar la calidad de sus plantas y sus animales, y por ende su productividad. Una serie de experimentos de hibridación de guisantes sirvió al monje Gregor Mendel para fijar las bases de la genética.

CRUCES MONOHÍBRIDOS

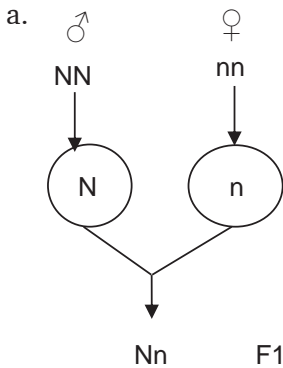
Un cruce monohíbrido se define como aquel en el cual se cruzan dos progenitores que exhiben formas alternas de una característica regulada por un par de genes alelos.

Ejercicio 1.

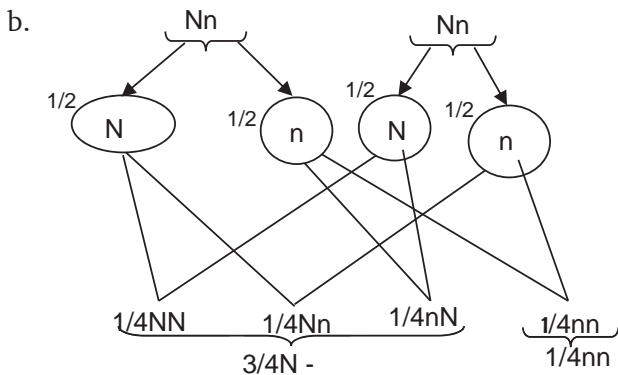
En animales mamíferos, el color negro del pelo es dominante en relación al color marrón. Si cruzamos un perro negro homocigótico con una perra marrón.

- ¿Cuál es el color de los perritos en la generación F_1 ?
- Si cruzamos una perra negra heterocigótica con un perro negro heterocigótico y tiene ocho cachorritos, ¿Cuántos de éstos serán negros? ¿Cuántos se espera que sean marrón?
- Si hacemos un cruzamiento retrogrado con un perrito de la F_1 y su madre marrón. ¿qué proporción habrá de crías negras y crías marrones?

N = Color negro
n = Color marrón



R/ Todos los perritos son negros.



Para saber cuántos perros son negros multiplicamos la probabilidad de que los perritos sean negros por el número de perritos que van a nacer:

$$8 \times \frac{3}{4}N = 6N$$

Lo cual quiere decir que se espera que 6 perritos sean negros.

La cantidad de perritos que se espera sean marrón se obtiene multiplicando la probabilidad de que los perritos sean marrón por el número de perritos que van a nacer o simplemente restándole a 8 el número de perros negros.

$$\frac{1}{4}n \times 8 = 2n$$

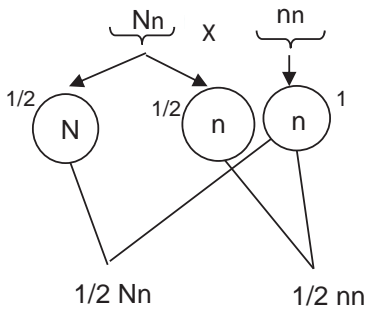
Lo que quiere decir que se espera que 2 perritos sean marrones, o bien.

total de perros = # de perros negros + # de perros marrones

de perros marrones = # total de perros - # de perros negros

de perros marrones = 8 - 6 \therefore # de perros marrones = 2

c.-



Encontramos 2 genotipos cuya proporción es:

$$Nn = 50 \%$$

$$nn = 50 \%$$

O también

Nn	nn
1	: 1

Pero como Nn produce perritos negros y nn perritos marrón, la proporción fenotípica será:

Perritos negros: 50 %

Perritos marrones: 50 %

O bien Negros / Marrón

$$1 : 1$$

CRUCES DIHÍBRIDOS

Se denomina cruce dihíbrido a aquel en el cual se cruzan dos progenitores que presentan formas alternas de dos características reguladas por igual cantidad de pares de genes alelos independientes.

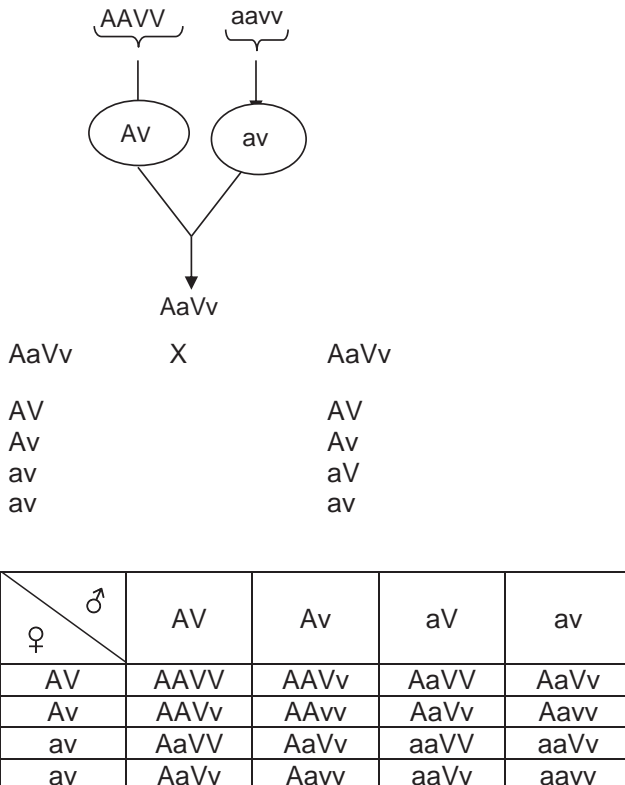
Ejercicio 2:

Mendel determinó que el tamaño normal en plantas de guisantes lo determina un gen dominante (A) y el tamaño enano lo regula su alelo recesivo (a). Asimismo, determinó que el color amarillo de los guisantes lo determina un gen dominante (V) y el color verde lo regula su alelo recesivo (v).

Si Mendel cruzó plantas homocigóticas para tamaño normal y guisantes amarillos (AAVV) con plantas homocigóticas para tamaño enano y guisantes verdes (aavv), determine la proporción fenotípica de la F₂. Además, calcule su proporción genotípica

Este ejercicio se realizará de 3 formas:

Primera forma: utilizando el cuadro de punnet o tabla gamética.



Proporción Fenotípica

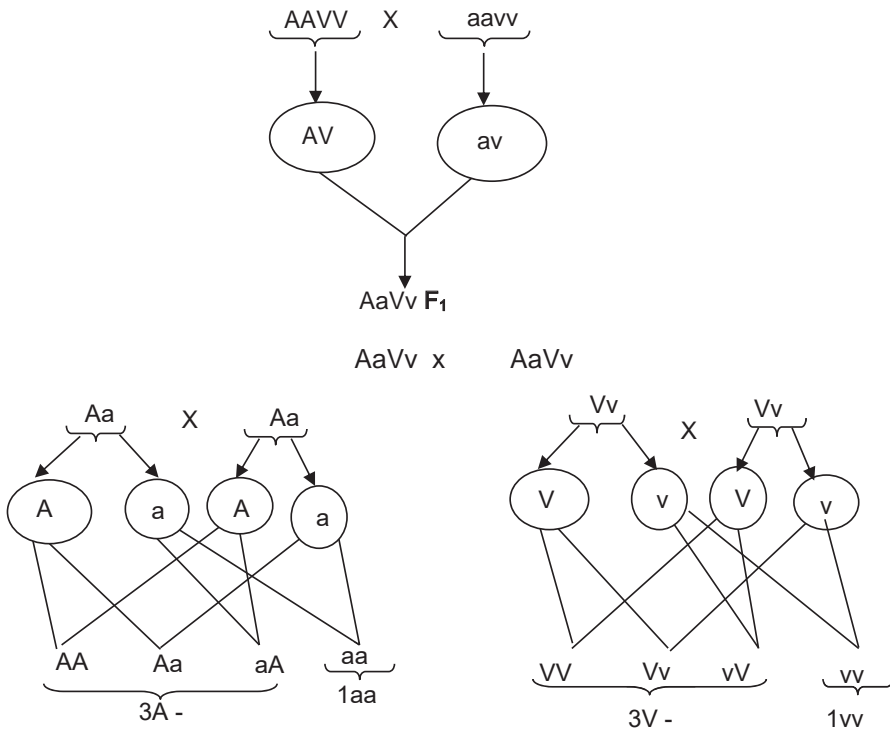
- Tamaño normal, guisantes amarillos : 9
- Tamaño normal, guisantes verdes : 3
- Tamaño enano, guisantes amarillos : 3
- Tamaño enano, guisantes verdes : 1

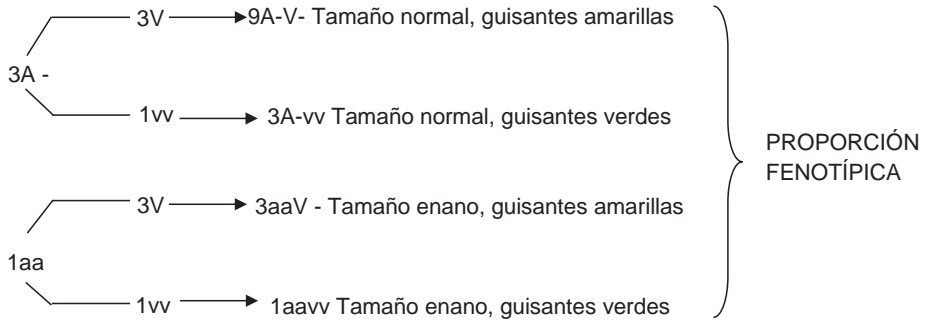
La proporción fenotípica la podemos escribir así: 9: 3: 3: 1

Proporción Genotípica

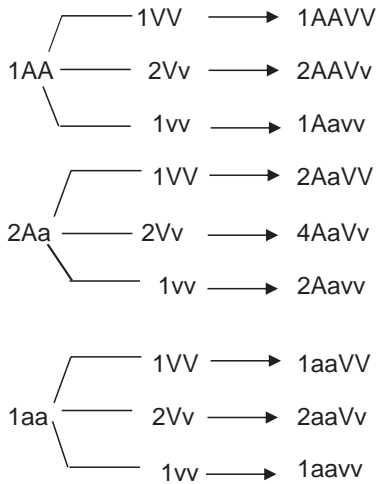
- 1AAVV 2AAVv
- 2AaVV 1AAvv
- 4AaVv 2Aavv
- 1aaVV 2aaVv
- 1aavv

Segunda forma

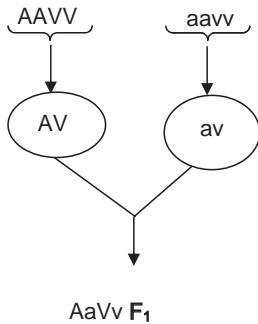


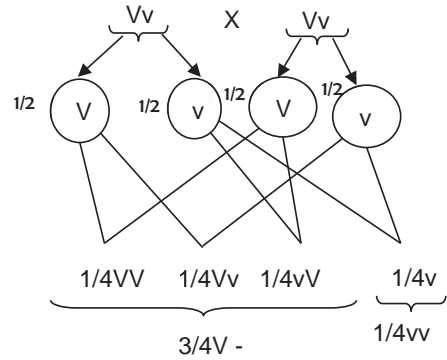
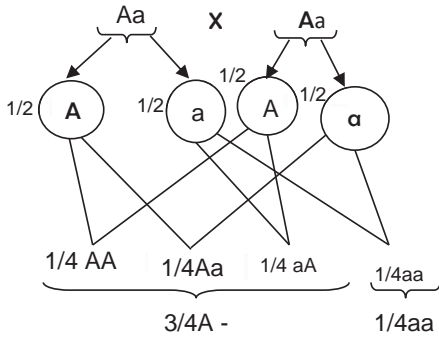


Ahora determinamos la proporción genotípica:



Tercera Forma:





$\left. \begin{array}{l} 3/4 A- \\ 1/4 aa \end{array} \right\} \begin{array}{l} 3/4 V- \longrightarrow 9/16 A - V - \text{ Tama\~{n}o normal, guisantes amarillas} \\ 1/4 vv \longrightarrow 3/16 A - vv \text{ Tama\~{n}o normal, guisantes verdes} \end{array}$

$\left. \begin{array}{l} 3/4 V- \\ 1/4 vv \end{array} \right\} \begin{array}{l} 3/4 V- \longrightarrow 3/16 aaV - \text{ Tama\~{n}o enano, guisantes amarillas} \\ 1/4 vv \longrightarrow 1/16 aavv \text{ Tama\~{n}o enano, guisantes verdes} \end{array}$

Se puede concluir, pues, que las proporciones fenotípicas de la F_2 en un cruce dihíbrido son 9:3:3:1.

Ahora determinamos la proporción fenotípica así:

$\frac{1}{4} AA \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} VV \longrightarrow \frac{1}{16} AAVV \\ \frac{1}{2} Vv \longrightarrow \frac{1}{8} AAVv \\ \frac{1}{4} vv \longrightarrow \frac{1}{16} AAvv \end{array} \right.$

$\frac{1}{2} Aa \left\{ \begin{array}{l} \frac{1}{4} VV \longrightarrow \frac{1}{8} AaVV \\ \frac{1}{4} Vv \longrightarrow \frac{1}{4} AaVv \\ \frac{1}{4} vv \longrightarrow \frac{1}{8} Aavv \end{array} \right.$

$$1/4 aa \begin{cases} 1/4 vv \longrightarrow 1/16 aavV \\ 1/2 Vv \longrightarrow 1/8 aaVv \\ 1/4 vv \longrightarrow 1/16 aavv \end{cases}$$

CRUCES TRIHÍBRIDOS

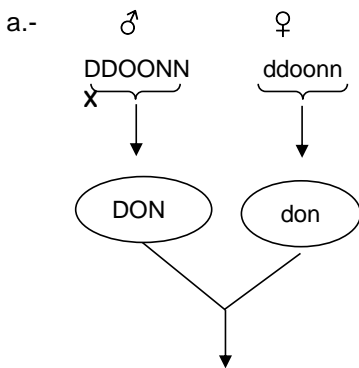
Los cruces trihíbridos son aquellos en los que la expresión de tres rasgos o tres características depende de la participan tres pares de genes alelos independientes.

Nota: Los cruces tetrahíbridos envuelven cuatro pares de alelos y así sucesivamente.

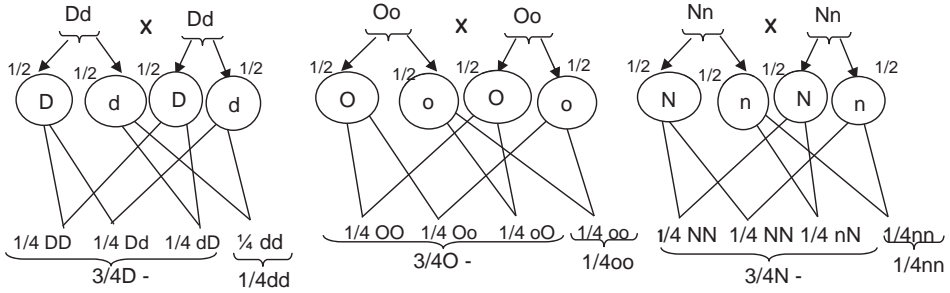
Ejercicio 3.

En los perros se presenta un tipo de sordera que es ocasionada por un gen recesivo, *d*, siendo su alelo dominante, *D*, encargado de la audición normal. Orejas dobladas hacia el frente (*O*) son dominantes frente a orejas rectas (*o*). Pelo negro (*N*) es dominante con relación al pelo marrón (*n*). Si cruzamos un perro homocigótico para los genes *D*, *O* y *N* con una perra homocigótica para los genes *d*, *o* y *n*:

- ¿Cuál será el fenotipo de los perritos de la F_1 ?
- ¿Cuáles serán las proporciones fenotípicas probables en la generación F_2 ?
- ¿Podrá usted predecir las proporciones fenotípicas en un cruzamiento retrogrado donde se cruce un perro negro triplemente heterocigótico con una perra triplemente homocigótica recesiva y se produzcan sesenta y cuatro cachorritos?



En la F_1 todos los perritos tienen audición normal, orejas dobladas hacia el frente y pelo negro.



$\left. \begin{array}{l} 3/4 D- \\ 1/4 oo \end{array} \right\} 3/4 O-$	$\left\{ \begin{array}{l} 3/4 N - \\ 1/4 nn \end{array} \right.$	$\rightarrow 27/64 D-O N -$	<i>Perritos con audición normal, orejas dobladas hacia el frente y pelo negro.</i>
		$\rightarrow 9/64 D-O-nn$	<i>Perritos con audición normal, orejas dobladas hacia el frente y pelo marrón.</i>
	$\left\{ \begin{array}{l} 3/4 N - \\ 1/4 nn \end{array} \right.$	$\rightarrow 9/64 D - ooN -$	<i>Perritos con audición normal, orejas rectas y pelo negro.</i>
		$\rightarrow 3/64 D-oo nn$	<i>Perritos con audición normal, orejas rectas y pelo marrón.</i>
$\left. \begin{array}{l} 3/4 O- \\ 1/4 oo \end{array} \right\} 1/4 dd$	$\left\{ \begin{array}{l} 3/4 N - \\ 1/4 nn \end{array} \right.$	$\rightarrow 3/64 ddO - N -$	<i>Perritos sordos, orejas dobladas hacia el frente y pelo negro.</i>
		$\rightarrow 3/64 ddO-nn$	<i>Perritos sordos, orejas dobladas hacia el frente y pelo marrón.</i>
	$\left\{ \begin{array}{l} 3/4 N - \\ 1/4 nn \end{array} \right.$	$\rightarrow 3/64 ddoo N -$	<i>Perritos sordos, orejas rectas y pelo negro.</i>
		$\rightarrow 1/64 D-oon$	<i>Perritos sordos, orejas rectas y pelo marrón.</i>

CONDICIONES GENERALES

En cruces polihíbridos se usa una serie de símbolos para estimar lo siguiente:

n = número de pares de alelos involucrados en el cruce.

$(2)^n$ = número de gametos diferentes producidos por cada uno de los híbridos obtenidos en la F_1 .

- (2)ⁿ = número de clases fenotípicas de individuos cuando hay dominancia completa.
- (3)ⁿ = número de genotipos probables.
- (4)ⁿ = número de combinaciones posibles de gametos obtenidos en la F₁.
- (4)ⁿ = número mínimo de individuos en la F₂ necesarios para lograr las proporciones fenotípicas correctas.

En un cruce dihíbrido solamente uno de cada dieciséis (1/16) es doblemente homocigótico para los fenotipos dominantes, y uno de cada dieciséis es doblemente homocigótico para los fenotipos recesivos. Asimismo, en cruces trihíbridos esperamos obtener uno de cada sesenta y cuatro individuos (1/64) triplemente homocigóticos dominantes y uno de cada sesenta y cuatro (1/64) triplemente homocigóticos recesivos.

Patrones modificados de herencia mendeliana: herencia no mendeliana

Mendel contó con la dicha de trabajar con características reguladas por genes que se comportan con el estándar clásico de dominancia y recesividad. Por lo tanto, nunca investigó que existen otros patrones de comportamiento genético, como el de codominancia, herencia intermedia, genes letales entre otros patrones. A continuación, se presentaron estos patrones de comportamiento genético en la regulación de características cualitativas.

DOMINANCIA INCOMPLETA O HERENCIA INTERMEDIA

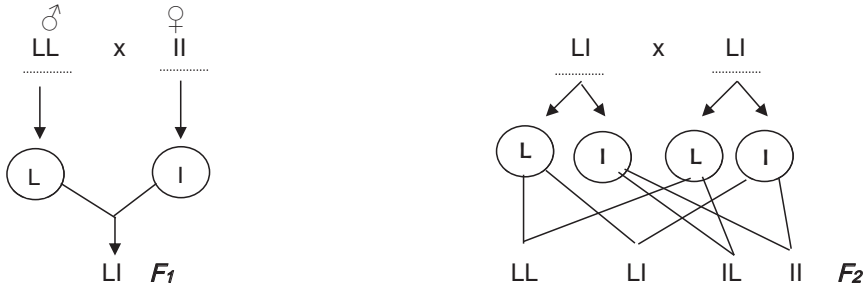
Estos términos se utilizan para describir el tipo de herencia en el cual ninguno de los alelos involucrados eclipsa completamente al otro, razón por la cual los híbridos exhiben un fenotipo intermedio al que originan los organismos homocigóticos recíprocos.

Dicho de otra forma, estos términos se utilizan para describir un fenómeno que se presenta cuando los dos genes del par de alelos no muestran dominancia de uno sobre otro en estado heterocigótico, presentando este un fenotipo intermedio entre los homocigóticos contrastantes.

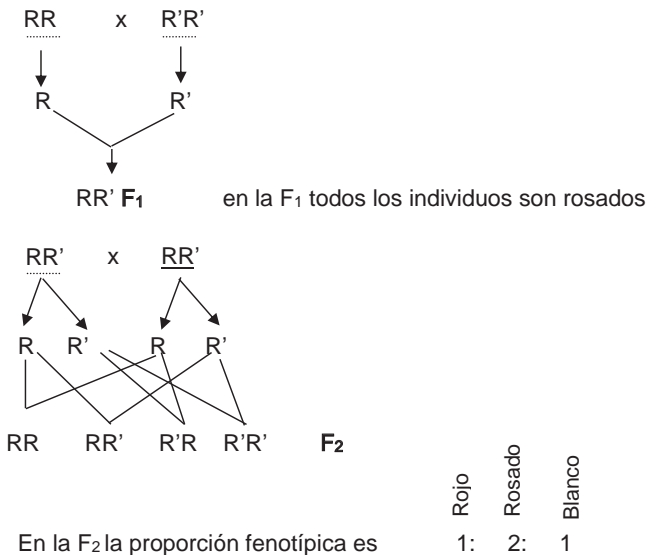
Por ejemplo, en humanos de la raza caucásica el pelo rizado (L) y el pelo lacio (l) son regulados por dos alelos con dominancia incompleta. El matrimonio entre un individuo homocigótico para, pelo rizado (LL) y una mujer homocigótica para pelo lacio (ll) producirá una prole donde todos tendrán el pelo

ondulado (Ll). Si se casan caucásicos de pelo ondulado (Ll), uno de cada cuatro hijos tendrá el pelo rizado (LL), dos de cada cuatro tendrán pelo ondulado (Ll) y uno de cada cuatro tendrá el pelo lacio (ll). Cuando existe dominancia incompleta entre dos alelos, las proporciones fenotípicas en la segunda generación filial (F₂) son 1:2:1 y el fenotipo tipifica al genotipo.

A continuación, se demuestra lo dicho anteriormente:



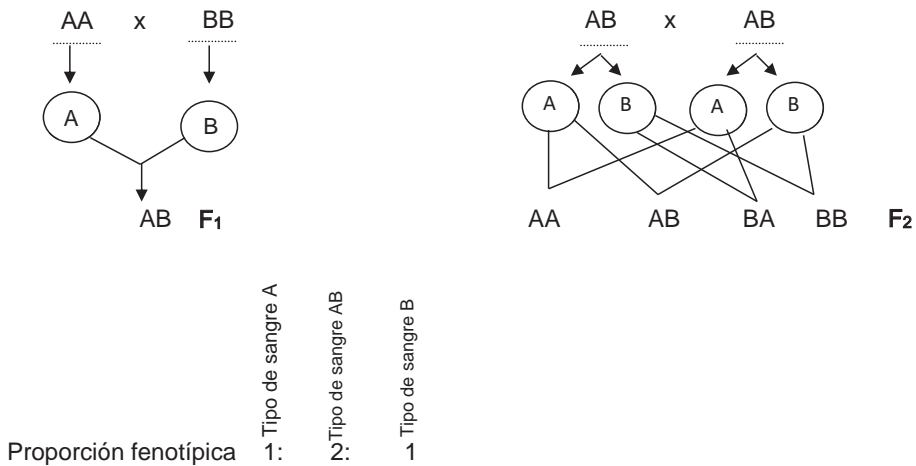
Bateson y Punnett mostraron en 1906, una cruce entre un boca de dragón homocigótico de flores rojas (RR) y una boca de dragón homocigótico de flores blancas (R'R') produce heterocigotos que son rosados, genotipo intermedio entre el de ambos homocigotos. Cuando el boca de dragón heterocigótico rosado (RR') se autofertiliza. Las flores rojas y blancas surgen nuevamente en la descendencia, mostrando que los alelos, según estableció Mendel, se conservan discretos e inalterados.



CODOMINANCIA

Tipo de herencia en la que los dos alelos se expresan completamente en el estado heterocigótico. Es decir, el par de genes alelos se manifiesta por completo en estado heterocigótico sin que sea intermedio entre los homocigóticos contrastantes. Un ejemplo familiar se encuentra en el tipo sanguíneo humano AB, en cuyo fenotipo se expresan las características distintivas de los glóbulos rojos de tipo A y de tipo B.

Si cruzamos un individuo homocigótico para el tipo de sangre A con una hembra homocigótica para el tipo de sangre B. En la primera generación filial se obtendrán individuos con tipo de sangre AB. Cuando se cruza un macho de sangre AB con una hembra AB se obtendrá una segunda generación filial con un 25 % de los individuos con sangre tipo A homocigótico, 50 % de individuos con sangre tipo AB y un 25 % de individuos con sangre tipo B homocigótico, es decir, una proporción fenotípica 1: 2: 1.



GENES LETALES O MORTALES

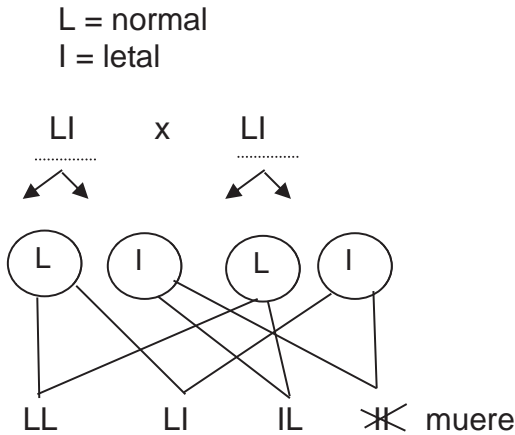
Son una clase de genes que producen la muerte del organismo durante el período prenatal o entre el nacimiento y el comienzo de la madurez sexual. Los genes letales se han encontrado en toda clase de plantas y animales, incluyendo a los humanos.

Cuando algunos individuos logran reproducirse y otros no, entonces el gen es semiletal o subletal. Si los genes letales responden favorablemente a un medio especial se denominan letales facultativos, mientras que si no responde favorablemente al medio se denomina gen letal obligado.

Los genes letales pueden manifestarse en los gametos o después de formado el cigoto. En el primer caso puede haber una esterilidad biológica y en el segundo caso de una esterilidad matrimonial.

Los genes letales pueden ser:

1. **Recesivos:** Cuando el gen letal es totalmente recesivo no produce ningún efecto en individuos heterocigóticos (este lleva un fenotipo normal), pero sí destruye al individuo en estado homocigótico.

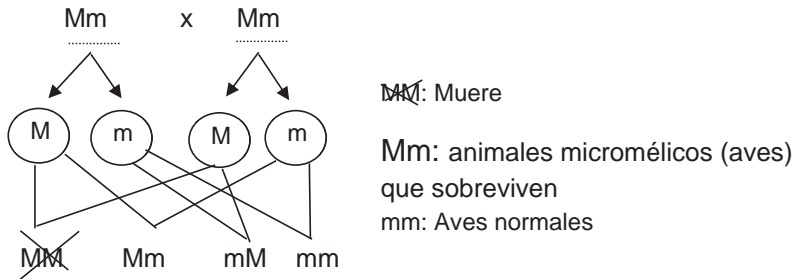


2. **De efecto fenotípico dominante.** Son genes que manifiestan su efecto letal en estado de homocigosis dominante. Los individuos heterocigóticos para el gen letal exhiben un fenotipo defectuoso o diferente al normal (anormal), en mayor o menor grado, debido a que el gen letal es dominante incompleto con el alelo que origina el fenotipo normal.

Existe un defecto llamado micromelia que se caracteriza por extremidades muy cortas. En aves de corral se ha descubierto un tipo de micromelia que afecta a las patas y las alas, por lo cual, las aves andan con dificultad, dando la impresión de que arrastran. El defecto es causado por un gen dominante incompleto en estado heterocigótico. El gen recesivo en estado homocigótico no interfiere con el desarrollo normal de patas y alas, por lo cual las aves homocigóticas para el recesivo son normales. Aves normales (mm) jamás producen proles micromélicas al cruzarse. Sin embargo, el cruce entre sí de aves micromélicas produce dos aves micromélicas por cada ave de patas y alas, normales (2:1). En un cruce de aves portadoras de micromelia con aves no portadoras (normales) los descendientes presentan una proporción 1:1. Es decir, por cada ave

con condición micromélica también se encuentra un ave normal. Debido a lo expuesto, se deduce que animales homocigóticos para la micromelia (MM) mueren en estado embrionario, y que el genotipo de los animales micromélicos que sobreviven es Mm.

M = micromelia
m = aves normales



3. **Dominantes.** Son los que causan la muerte en estado homocigótico y heterocigótico. Ejemplo: en humanos el gen de la Epiloia (alteraciones de la piel) EE o Ee (aparecen por mutación). Este letal dominante aparece por una mutación en el DNA, por radiaciones, sustancias químicas y otros. Estos genes desaparecen en la misma generación en que aparecen.

HERENCIA AUTOSÓMICA ASOCIADA AL SEXO: CARACTERÍSTICAS INFLUIDAS POR EL SEXO

Antes de hablar de estas características es necesario aclarar dos conceptos:

- *Alosomas:* Cromosomas que determinan el sexo.
- *Autosomas:* Son los demás cromosomas, diferentes a los alosomas, que componen el genomio del organismo.

La herencia autosómica es aquella donde la dominancia de un gen está subordinada al sexo del individuo. Los rasgos o atributos que son codificados por este tipo de herencia son denominadas características influidas por el sexo. Este tipo de herencia es poco frecuente en animales y en la literatura no se encuentra reportado caso alguno para las plantas.

El caso más emocionante de los casos renombrados en el hombre es el de la calvicie. El gen B en estado homocigótico produce calvicie, tanto en el hombre como en la mujer. En estado heterocigótico (Bb) el gen produce la calvicie en el hombre, pero no en la mujer. Sin embargo, la mujer heterocigótica (Bb)

transfiere a sus hijos varones el gen B y, por consiguiente, la calvicie. El recesivo homocigótico (bb) no origina calvicie ni en hombres ni en mujeres. Por lo cual, se puede concluir que, en aquellos rasgos influidos por el sexo, el gen se comporta como dominante en el hombre y como recesivo en la mujer. Los genotipos y fenotipos de la calvicie se indica a continuación:

Hombre	Genotipo	Mujer
Calvo	BB	Calva
Calvo	Bb	No calva
No calvo	bb	No calva

Otras características en el ser humano, influidas por el sexo, son: cierto tipo de ictiosis, un tipo de mechón de pelo blanco y la ausencia de dos de los incisivos superiores. Las condiciones influidas por el sexo en humanos son bastante raras.

Las siguientes reglas pueden aplicarse a la herencia influida por el sexo:

- Generalmente, la característica es más frecuente en el varón que en la hembra.
- La característica puede expresarse en hijos varones cuyos padres adolecen de ella.
- Si el padre tiene la característica se la transmitirá, probablemente, a la mitad de los hijos varones.
- Cuando una hembra posee la característica, todos los hijos varones la tendrán.

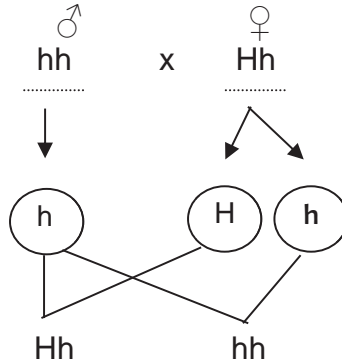
Con frecuencia las personas tienden a confundir la herencia ligada al sexo con la herencia influida por el sexo. Las diferencias entre estos dos tipos de herencia son las siguientes:

- Las características ligadas al sexo están reguladas por genes en el cromosoma X; las influidas por el sexo generalmente están reguladas por genes en los autosomas.
- Cuando hay ligamiento al sexo el padre no transmite la característica a sus hijos. A las hijas le transmite el gen y con este la característica, si es un ser dominante ligado al sexo. Si es recesivo el gen no se manifiesta ni en los hijos ni en hijas, aunque las hijas son portadoras y lo transmitirán a sus descendientes varones. En características influidas por el sexo, tanto el padre como los hijos varones, exhiben la característica, si el padre es homocigótico para el gen que la produce. Si el padre es heterocigótico, la mitad de los hijos varones poseerán la característica.

- Las características debidas a herencia ligada al sexo se manifiestan, tanto en hijos como en hijas, si tanto el padre como la madre exhiben la condición. Las características influidas por el sexo pueden estar ausentes en el padre y en la madre y, sin embargo, manifestarse en algunos de los hijos.

Veamos el siguiente ejemplo:

Carnero sin cuernos (hh) X oveja sin cuerno (Hh)



$\frac{1}{2}$ hijos hh = acorneos; $\frac{1}{2}$ hijos Hh = con cuernos;
todas las hijas Hh o hh = acorneas.

Si la característica hubiese sido determinada por genes ligados al sexo, la ausencia de cuernos en los padres se hubiese debido al gen h, en estado homocigótico en el padre y homocigótico (hh) en la madre. Por lo tanto, el cruce del carnero sin cuernos y la oveja sin cuernos hubiese sido hf X hh, y todas las crías hubiesen nacido acorneas independientemente del sexo.

Características limitadas a un sexo

Otras características asociadas con el sexo son las que se encuentran solo en uno de los sexos. Entre estas, se pueden mencionar la producción de leche por hembras mamíferas, la presencia de barba en el hombre y la postura de huevos por gallinas y otras aves. Otras características sexuales secundarias por genes que funcionan en uno de los sexos.

En términos generales, puede decirse que las características limitadas por el sexo están reguladas por las hormonas gonadales. Estas son la testosterona en el macho y la progesterona en la hembra.

Posiblemente los genes que regulan los niveles de estas hormonas también actúan para regular la manifestación de este tipo de herencia. Por otro lado,

existe evidencia para aceptar la hipótesis de que, a veces, la expresión de genes, involucrados en este tipo de herencia está regulada por los niveles de hormonas gonadales.

HERENCIA ALOSÓMICA ASOCIADA AL SEXO

En la gran mayoría de los especímenes, los alosomas se clasifican como X e Y. Aquellos organismos diploides que llevan dos cromosomas X en su doble genomio (XX) son hembras, como en el caso de Mammalia, Drosophila y Angiospermae, entre otros. Aquellos que tienen un cromosoma X y uno Y (XY) son machos. En los organismos mencionados la hembra es homogamética y el macho es heterogamético.

En las aves, los lepidópteros y ciertos peces, el macho es XX y la hembra es XY; por lo tanto, el gallo es homogamético y la gallina heterogamética. En varios ortópteros y hemípteros la hembra es XX pero el macho es XO pues carece de un cromosoma Y como complemento del cromosoma X. Como resultado de la meiosis, los huevos de estas especies siempre cargan un cromosoma X, la mitad de los espermatozoides cargan un cromosoma X, mientras que la otra mitad de los espermatozoides no cargan ningún alosoma. Por eso, estos organismos se designan XO.

Durante la hembriogenia de los mamíferos existe un período determinante, durante el cual el cromosoma Y parece ser determinante del sexo. Por ejemplo, si un embrión humano posee un cromosoma Y en su complemento cromosómico, este se desarrollará en un varón, no obstante, el número de alosomas del tipo X que le sirvan de complemento. El cromosoma Y influye sobre el desarrollo de las gónadas embrionarias en testículos, los cuales producen testosterona, que es la hormona que dirige la diferenciación de la genitalia hacia fenotipo masculino.

Si bien la presencia de un cromosoma Y es esencial para la diferenciación masculina de un embrión humano, la presencia de un cromosoma X es imprescindible para su desarrollo somático. Dicho de otra manera, el cromosoma X es imperioso para la vida misma. Nunca se ha encontrado un individuo que tenga sólo cromosomas del tipo Y en su complemento cromosómico. Se puede concluir que el cromosoma Y aunque es indispensable para la diferenciación masculina no es esencial para la vida; el cromosoma X si es indefectible para la vida, a la vez que es responsable del fenotipo femenino cuando el genomio del individuo carece de un alosoma Y complementario.

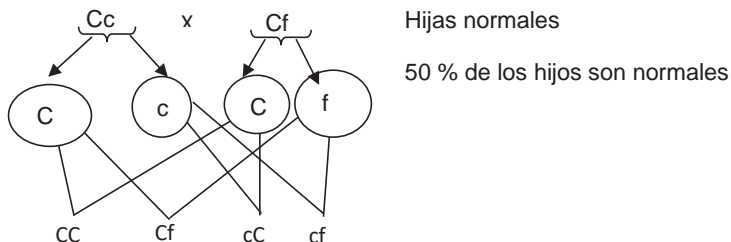
Herencia ligada al sexo en mamíferos

Teóricamente se afirma que gran parte del cromosoma Y no presenta genes alélicos a los de su porción homóloga en el cromosoma X. Los genes que solo están contenidos en esta parte del cromosoma X son denominados genes ligados al sexo. Esta variedad de genes pasa de padres a hijos y de madres a hijos e hijas. Por ejemplo, la acromatopsia o daltonismo en humanos, es una condición caracterizada por la imposibilidad de diferenciar entre los colores rojo y verde. La acromatopsia se debe a un gen recesivo ligado al sexo. Si un hombre acromatópsico (cf) se casa con una mujer normal homocigótica (CC), toda la prole poseerá visión normal para los colores, pero los hijos serán heterocigóticos (Cc) y, por consiguiente, portadores del gen (c) que causa acromatopsia. Los hijos normales serán hemicigóticos (Cf). Aprecie que se está usando el símbolo f para denotar al cromosoma Y “vacío” de genes. Si una hija del matrimonio mencionado anteriormente, cuyo genotipo es Cc, y, por ende, tiene visión normal, contrae nupcias con un varón de visión normal (Cf) todas las hijas de este matrimonio serán portadoras de visión normal, así como el 50 % de los hijos varones, pero el otro 50 % de los hijos varones serán acromatópsicos. Analicemos los próximos diagramas.

1. CC : Mujer normal
Cf : Hombre Acromatópsico

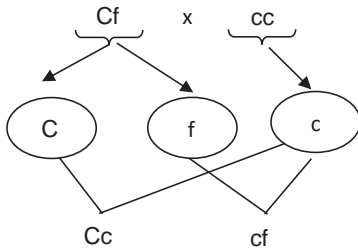


2. Cc: Mujer heterocigótica normal, que recibió el gen c de su padre.
Cf: Hombre normal.



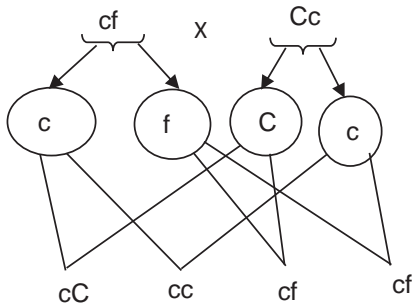
Como se aprecia, el gen se transfirió del padre a su hija. Sin embargo, ésta no manifestó la afección. Esta a su vez, lo transfirió a su hijo, a pesar de haberse casado con un hombre normal. Si se casa un hombre normal (Cf) con una mujer acromatópsica (cc), 100 % de las hijas serán normales (Cc) y el 100 % de los hijos serán acromatópsicos. Asimismo, si un hombre acromatópsico (cf) se casa con una mujer normal, pero heterocigótica (Cc), el 50 % de la prole saldrán normales y el 50 % acromatópsicos, independiente del sexo. Analice los siguientes diagramas:

3. Cf: Hombre normal
cc: Mujer acromatópsica



Hijas normales
Hijos acromatópsicos

4. cf: Hombre acromatópsico
Cc: Mujer normal heterocigótica



50 % de los hijos e hijas son normales,
50 % de los hijos e hijas son acromatópsicos.

Se resalta el hecho de que solo las mujeres normales, cuyos padres son acromatópsicos, tienen hijos acromatópsicos, pero no tienen hijas que padezcan de la condición. Todos los hijos de las mujeres acromatópsicas, aunque su padre no lo sea; sin embargo, las hijas poseerán visión normal, a menos que el padre también sufra el defecto. La acromatopsia en mujeres solo se presenta si el padre es acromatópsico y la madre, aunque normal, porta el recesivo oculto

en la heterocigosis; por todo lo indicado, la acromatopsia es más habitual en hombres que en mujeres. Más o menos el 8 % de los hombres experimentan la condición, mientras que sólo alrededor del 1 % de las mujeres la sufren en los Estados Unidos.

La hemofilia es otra de las anomalías que puede estar presente en los humanos y está determinada por un gen recesivo ligado al sexo. Las personas que sufren de la condición pueden sangrar hasta morir al menor rasguño sino se atiende urgentemente. Un gen recesivo, en hemicigosis en el hombre y homocigótico en la mujer, no puede dirigir la síntesis de la globulina antihemofílica, proteína que participa activamente en el proceso de coagulación en personas normales. La frecuencia de este gen es de un varón por cada 25.000, ya que muchos hemofílicos mueren antes de la adolescencia y solo una mujer de cada 12.500 es heterocigótica. Por lo tanto, con muy pocas excepciones se reúnen las condiciones para que se produzca un varón hemofílico. En mujeres el gen de la hemofilia es tan extraño que difícilmente se presenta la condición en una población panmítica. Sin embargo, existen familias donde varias de las hijas de un matrimonio entre un hemofílico y una prima heterocigótica son hemofílicas. Las probabilidades de supervivencia de una mujer hemofílica son escasas actualmente, a pesar de todos los adelantos de la ciencia médica, debido a diferentes acontecimientos normales típicos de su vida reproductiva. Debido a todo lo expuesto, la hemofilia es considerada como un padecimiento exclusivo de hombres.

Herencia ligada al sexo en aves

Anteriormente se dijo que, en aves y lepidópteros, el sexo homogamético es el macho y el heterogamético la hembra. Algunos autores en vez de designar a los alosomas de estas especies con X e Y, como en mammalia, prefieren usar la designación ZZ para el macho y ZO para la hembra. Con el propósito de evitar confusión se usará el símbolo XX para el gallo y XY para la gallina. Nos es más fácil recordar que en aves y lepidópteros los cromosomas del sexo se comportan distinto a como lo hacen en mammalia. A continuación, se indican las diferencias alosómicas entre estos dos vertebrados.

Macho		Hembra
XY	Mammalia	XX
XX	Aves	XY

En gallinas de la raza *Plymouth Rock* las barras en el plumaje se deben a un gen dominante ligado al sexo. Esto ha encontrado una aplicación práctica en la

determinación del sexo en pollitos bebé en aquellas empresas que se dedican a producirlos para los avicultores comerciales.

El gen B regula la presencia de barras en el plumaje, dando la impresión de que el animal tiene un traje de medio luto. Si se cruza un gallo con barras (BB) con una gallina sin barras (bf) todas las crías tendrán barras en el plumaje independientemente del sexo. Cuando se cruza un gallo con barras (Bf), todos los pollitos y la mitad de las pollitas tendrán barras en sus plumas. Si se cruza un gallo sin barras (bb) con una gallina con barras (Bf) todos los pollitos tendrán barras, mientras que los pollitos no las tendrán.

Otros genes ligados al sexo en aves que regulan color de plumaje y el crecimiento rápido o lento de éste se usan con frecuencia en las grandes empresas productoras de pollitos bebés para determinar rápidamente el sexo de éstos, eliminando la práctica de determinar el sexo mediante el examen anal del pollito.

El gen (O) produce plumas plateadas y su alelo recesivo (o) las plumas doradas. El gen (K) ocasiona el desarrollo lento del plumaje en los primeros días de vida del pollito y su alelo dominante regula el crecimiento normal.

Genes letales ligados al sexo

En diferentes especies de plantas y animales se ha podido determinar la presencia de genes letales recesivos ligados al sexo. Si estos genes son responsables de la muerte embrionaria temprana se observará una desproporción notable entre los sexos de la especie. En aquellas especies donde el sexo heterogamético es el macho, el gen letal ligado al sexo destruirá en la etapa embrionaria, aproximadamente, la mitad de los machos. Las proporciones sexuales se alteran para producir dos hembras por cada macho (2:1). En caballos se ha observado este fenómeno. En aquellos organismos donde la hembra es el sexo heterogamético, como las aves, la desproporción causada por un gen letal recesivo ligado al sexo es de dos machos por cada hembra (2:1).

Los genes y el ambiente

La expresión de un gen siempre es el resultado de su interacción con el ambiente. Por citar un ejemplo común, una plántula, puede tener la capacidad genética de ser de color verde, de florecer y fructificar, pero nunca se volverá verde si se mantienen en la oscuridad y puede no florecer ni fructificar si no se satisfacen ciertos requisitos ambientales que le son necesarios.

El botón dorado acuático, *Ranunculus peltatus*, es un ejemplo muy sorprendente. Crece con la mitad del cuerpo de la planta sumergido en el agua.

Aunque las hojas son genéticamente idénticas, las anchas hojas flotantes difieren notablemente, tanto en forma como en fisiología, de las hojas finamente divididas que se desarrollan bajo el agua.

La temperatura frecuentemente afecta la expresión génica. Las primulas que son de flores rojas a temperatura ambiente, tienen flores blancas cuando se elevan las temperaturas por encima de 30 °C (86 °F). De modo semejante, los conejos del Himalaya son blancos a temperaturas altas y negros a temperaturas bajas. Además, los gatos siameses criados a temperatura ambiente, son negros en sus zonas periféricas más frías tales como las orejas, la nariz y la punta de la cola. Estas son ejemplos extremos de una verdad universal: el fenotipo de todos los organismos, es el resultado de la interacción entre los genes y el ambiente.

MUTACIÓN

Una mutación es cualquier cambio súbito en el material genético de un organismo, que se manifiesta a través de alteraciones fenotípicas, y que se trasmite a futuros descendientes por conducto de plasma germinal.

Las mutaciones pueden ocurrir al nivel del gen o al nivel del cromosoma. El botánico holandés Hugo de Vries, en 1901, postuló el concepto moderno sobre mutación como resultado de sus observaciones con la primula (*Oenothera lamarckiana*). Demostró que esta planta ocasionalmente produce nuevos fenotipos y sugirió que los cambios de esta naturaleza fueron un factor más importante en la adaptación de las especies que los cambios pequeños y graduales considerados por Darwin. Hoy día se considera que las mutaciones génicas aparentemente han sido el factor contribuyente más importante del origen de nuevas especies. A pesar de que hay un número de factores que han contribuido a la formación de nuevas especies, las mutaciones génicas han suplido el material sobre el que estos factores han actuado. La acumulación de una serie de mutaciones independientes en una especie puede cambiarle tanto que justifique clasificarle como una nueva variedad, raza o especie en el transcurso de los años. Investigaciones posteriores han demostrado que lo que de Vries clasificó como mutaciones génicas son realmente mutaciones cromosómicas.

Mutaciones génicas espontáneas

Las mutaciones génicas espontáneas son aquellas que ocurren espontáneamente en un gen, inducidas por una variada lista de factores, internos y externos. Estas pueden clasificarse como dominantes o recesivas, autosómicas o

alósómicas, perjudiciales o ventajosas y letales. Tampoco se producen muchas mutaciones que sean beneficiosas para el organismo que la sufre en el medio ambiente en que éste se desenvuelve. Por lo contrario, la gran mayoría de las mutaciones génicas son recesivas y desventajosas bajo condiciones ordinarias de medio ambiente. Ocasionalmente coincide una mutación con un cambio de ambiente y la mutación puede resultar beneficiosa para la adaptación del organismo al nuevo ambiente. Si una mutación dominante se produce en las células germinales, sus efectos pueden observarse inmediatamente en la progenie del individuo. Por el contrario, las mutaciones recesivas pueden permanecer ocultas por varias generaciones a menos que se produzcan simultáneamente en el mismo locus de cromosomas homólogos del mismo organismo.

Los genes cambiados por mutación, al igual que los genes que no han experimentado mutación, dan origen a otros genes idénticos a ellos por mitosis y por meiosis. Una vez que un gen ha mutado se mantiene estable a través de un fenotipo determinado, por una eternidad.

Las retromutaciones son muy poco frecuentes y la luz de la realidad son poco o nada probables.

Las mutaciones espontáneas son bien raras. Por esta razón se depende del estudio de las poblaciones para poder determinar la frecuencia mutacional de un gen. La rareza de las mutaciones génicas se hace más evidente en los animales superiores y el hombre que en los organismos inferiores. Eso no quiere decir que ocurran más frecuentemente, pues en bacterias las mutaciones pueden ser tan infrecuentes como la de una bacteria en cada 10^6 y 10^7 bacterias. Las mutaciones con efectos letales ocurren con mayor frecuencia y las que tienen efectos dominantes pueden localizarse con más facilidad que las recesivas.

Mutaciones letales balanceadas

A veces, por mutación, surgen dos genes letales en diferentes loci de cromosomas homólogos. Si los loci están cerca el uno del otro se forzará una condición heterocigótica, ya que los homocigóticos para cada mutante mueren. Así es que sólo los heterocigóticos para cada letal pueden subsistir. Esta situación puede ser producida por una aberración cromosómica que actúa como supresora del intercambio entre cromosomas. Muller, trabajando con *Drosophila*, fue el primero en descubrir una mutación de esta índole.

Cáncer

Un cáncer surge por lo general de una célula que ha sufrido cambios drásticos y permanentes en su mecanismo genético, que se reproduce fuera del control

tisular del aparato mitótico. De su división y proliferación descontrolada surgen miles de células igualmente transformadas que pueden desprenderse del tejido original y trasplantarse a otro tejido, inmediato o distante en el mismo organismo, en donde también proliferan descontroladamente. Se supone que los cambios en el mecanismo genético ocurran al nivel de transcripción o traducción en una parte del genomio celular. Existen tres hipótesis en relación con el cáncer a saber:

La **primera hipótesis** sostiene que el cáncer se debe a una diferenciación irreversible similar a la que se produce en las neuronas o en las células musculares.

La **segunda hipótesis** sostiene que el cáncer se debe a una serie de mutaciones irreversibles que se van acumulando a través del tiempo y que, en un momento dado, tornan a la célula en donde esto ha estado ocurriendo, en una célula maligna. Esta hipótesis tiene su fundamento en la correlación positiva que existe entre la incidencia del cáncer y la edad avanzada.

La **tercera hipótesis** sostiene que ciertos virus causan cáncer. Existe evidencia experimental de que ciertos tipos de virus inducen el desarrollo de células cancerosas en tejidos cultivados in vitro. También se ha logrado producir cáncer en animales de laboratorio mediante el trasplante de tejidos cancerosos producidos in vitro mediante la acción de ciertos virus.

Las células de tipo canceroso tienen una mayor concertación de microvellos en su membrana plasmática y una concentración reducida del compuesto AMP cíclico, que supuestamente está relacionado con la actividad genética de células normales.

Taller de genética

HERENCIA MENDELIANA

¿Contra qué es más fácil hacer selección en una manada de animales, contra un gen dominante indeseable o contra un gen recesivo indeseable? Explique.

¿Cómo determina usted si un rasgo o una característica está determinada por un gen dominante o por un gen recesivo?

Mendel cruzó plantas que producen guisantes de grano redondo con plantas que producen guisantes de granos arrugados. Todas las plantas de guisantes en la F_1 produjeron guisantes redondos. Cuando cruzó plantas de guisantes redondos productos de la F_1 entre sí, las proporciones fenotípicas en la F_2 fueron como sigue: tres de cada cuatro plantas produjeron guisantes redondos y una de cada cuatro produjo guisantes arrugados.

Explique cuál de las características está regulada por el gen dominante, cuál de las características es regulada por el gen recesivo.

Si cruzara una planta producto de la F_1 con la planta materna que produjo guisantes arrugados ¿qué proporciones de guisantes redondos a guisantes arrugados esperaría obtener usted?

En tomates, el color rojo de la fruta (R) es dominante al color amarillo (r), borde dentado de la hoja (D) es dominante a borde liso (d). Si se cruza una planta que produce frutas rojas y las hojas tienen bordes lisos ($RRdd$) con otra que produce tomates amarillos y las hojas son de borde dentado ($rrdd$).

¿Cuál será el genotipo y el fenotipo de la F_1 ?

Si cruzamos plantas de la F_1 entre sí ¿cuáles serán los fenotipos productos de la F_2 y en que proporciones?

Cruzamos una planta que produce frutas rojas y tiene hojas dentadas de la que se desconoce el genotipo, con una planta que produce frutas amarillas y tiene hojas lisas. Todas las plantas obtenidas de este cruce producen frutas rojas y tienen hojas dentadas. ¿Podría usted indicar el genotipo de los progenitores, así como de la prole?

Existe un tipo de sordera en perros que se debe a un gen recesivo, d , siendo su alelo dominante, D , responsable de la audición normal. Orejas dobladas hacia el frente (O) son dominantes a orejas erectas (o), pelo negro (N) es dominante a pelo marrón (n). Si cruzamos un perro homocigótico para los genes D , O y N con dos perras homocigóticas para los genes d , o y n :

¿Cuál será el fenotipo de los perritos productos de la F_1 ?

¿Cuáles serán las proporciones fenotípicas en un retrocruce de prueba donde se cruce un perro negro triplemente homocigótico recesivo y se produzcan sesenta y cuatro cachorritos?

¿Cuáles serán las proporciones fenotípicas probables en la generación F_2 ?

En tomates, frutas rojas (R) es dominante a fruta amarilla (r), fruta biloculada (P) es dominante a la fruta poliloculada (p) y fruta de piel lisa (L) es dominante a fruta de piel aterciopelada (l).

¿Cuál será el fenotipo de una planta $RRPpLl$?

¿Cuál será el genotipo de una planta de frutas amarillas biloculadas y las hojas de borde liso?

Si se cruza una planta $RRppLL$ con otra $rrPPlL$ Cómo será el fenotipo de la F_1).

¿En qué proporciones se segregará la F_2 ?

¿Qué tipos de gametos producirá una planta $RRPpLl$? ¿Una planta $RrPpLl$?

La falta de cuernos en el ganado es una característica dominante y la presencia estos es recesiva. Se cruza un toro sin cuerno con tres vacas. La vaca A, con cuernos, pare un ternero sin cuernos; la vaca B, con cuernos, pare un hijo con cuerno; la vaca C, sin cuerno, pare un ternero con cuerno. ¿Cuáles son los genotipos de los cuatro progenitores?

En las ovejas, el color blanco de la lana es dominante, el negro es recesivo, ocasionalmente una oveja negra aparece en el rebaño (la lana negra no tiene valor) ¿Cómo puede eliminar el ganadero los genes de la lana negra, de su rebaño?

En la actualidad no hay tulipanes totalmente azules. El primero que se encuentre será muy valioso. ¿Cómo puede aumentar el cultivador de tulipanes las probabilidades de obtener un tulipán azul en su sembrado?

Un hombre de ojos café se cruza con una mujer de ojos azules. El primer niño es de ojos azules. ¿Cuál es el genotipo del hombre?

a. ¿Cuántas clases de gametos producirá un organismo $TtOoPp$? ¿Cuáles son estos gametos?

b. ¿Cuántas clases de gametos producirá un organismo $ttOOPPLlNn$? ¿Cuáles son estos gametos?

La perra cuca era de color marrón y lanuda. En su primer parto todos sus perritos fueron negros de pelo corto. ¿podría usted decir el genotipo y el fenotipo del consorte de cuca?

En calabazas, la forma discoide (D) es dominante a la forma esférica (d) y el color blanco de la cáscara (B) es dominante al color verde (b).

Si en una F_2 usted obtiene 320 calabazas, ¿Cuántas de ellas serán blancas discoides, blancas esféricas, verdes discoides y verdes esféricas?

Si usted cruza una planta BbDd con una doblemente recesiva bbdd, ¿Qué proporciones espera obtener de cada uno de los cuatro fenotipos posibles?

En humanos, el pelo negro (r) es dominante al pelo rubio (r), ojos negros (N) a ojos azules (n). Los hijos de Juan Vélez (de Jayuyá P.R.) y de Hildegarde Brandt (de Frankfurt, Alemania), a quienes ustedes nunca han visto, son sus discípulos en la escuela superior. Los cuatro muchachos tienen pelo rubio y ojos azules. ¿Podría usted asegurar cuál es el fenotipo de Juan Vélez y el de Hildegarde Brandt? - Se atreverá usted a asegurar cuál es el genotipo de los esposos Vélez - Brandt?

II. HERENCIA NO MENDELIANA

En el ganado de variedad Shorthorn es posible encontrar tres colores: rojo, blanco y roano. El color rojo es producido por el gen R en estado homocigótico, el color blanco por su alelo, el gen r en estado homocigótico. El cruce monohíbrido entre un toro Shorthorn rojo (RR) y un hato de vacas blancas (rr), de la misma raza, dará origen a crías de color roano (Rr) en la F_1 . El color roano se describe como un rojo cenizo debido a la mezcla de pelos rojos y blancos en todo el pelaje del animal. ¿Cómo podría el ganadero tratar de establecer un rebaño de ganado roano?

El cruce de ratones amarillos con ratones amarillos siempre produce ratones amarillos y no amarillos en proporción 2:1, Cuando se cruzan ratones amarillos con ratones no amarillos la progenie se segrega en proporción de 1:1.

¿Indique el tipo de acción génica que produce estas proporciones?

¿Sería posible establecer una línea pura de ratones amarillos?

¿A qué atribuye usted la proporción 2:1 cuando se cruzan ratones amarillos entre sí?

Catalina es una de las jóvenes “modernas” que practica el amor libre, Su tipo de sangre es A, Rh-, MN, tiene un bebé O, Rh-, M. Hay tres posibles padres: Juan cuya sangre es A, Rh-, Mn; Pedro, cuya sangre es B, Rh+, N; Luis, cuya sangre es O, Rh-, M. ¿Cuál de los tres puede ser el padre? ¿Por qué?

Eduardo tiene sangre del tipo A y Silvia tiene sangre del tipo B. Tienen cuatro hijos: uno es tipo A, otro es tipo B, otro es tipo AB y otro tipo O. ¿Es posible la afirmación anterior? De ser factible ¿Cuál es el genotipo de Eduardo, de Silvia y cada uno de sus hijos?

Los rábanos pueden ser redondos, ovalados o largos. Un cruce entre plantas que producen rábanos redondos, y plantas que producen rábanos largos nos produce una F₁ de rábanos ovalados. Si usted cruza plantas que producen rábanos ovalados y en la F₂ obtiene 306 rábanos redondos, 608 rábanos ovalados y 294 rábanos largos.

¿Cuál es el genotipo de las plantas paternas?

¿Qué tipo de acción génica es esta?

¿Podría usted establecer una variedad de plantas homocigóticas que produzcan solamente rábanos ovalados?

Si cruza plantas de rábanos redondos con plantas de rábanos ovalados ¿Qué proporciones fenotípicas espera obtener?

Si cruza plantas de rábanos largos con plantas de rábanos ovalados ¿Cómo serán los rábanos que se obtengan del cruce?

III. REPRODUCCION, DESARROLLO Y HORMONAS

¿Qué métodos experimentales podrían usarse para demostrar que la progesterona de una especie animal es secretada por la placenta?

¿Qué conclusiones pude sacar usted del hecho de que la gallina posee un solo ovario izquierdo?

Cuando un óvulo es fecundado después de haber sido liberado de su folículo, ¿Qué serie de hechos origina la menstruación de las hembras humanas?

¿De dónde proviene la mayor parte del alimento del embrión en casi todos los animales?

¿En dónde se efectúa la fecundación de las gallinas? ¿Cómo alcanza el óvulo los espermatozoides?

¿En qué circunstancias es indispensable la fecundación interna? ¿Por qué?

Con relación a la paternidad ¿en que difiere la partenogénesis de los métodos comunes de la reproducción sexual?

¿Qué se entiende por alternancia de generaciones?

En los animales ¿Cómo se diferencia a formación de las células espermáticas de los óvulos en la meiosis?

¿Cuál de las tres capas celulares desarrolla los órganos de la mayor parte del cuerpo animal?

¿Qué es un macho genético?

¿En qué se diferencia la reproducción de los ovíparos vertebrados de los vivíparos vertebrados?

¿Cuál es la función de los andrógenos?

¿Explique la reacción fertilizina - antifertilizina?

¿Qué ventajas representa para el hombre el poder propagar los vegetales a partir de los pedazos cortados de plantas adultas, en lugar de semillas? ¿Qué relación existe entre los injertos y la propagación por cortes de pedazos se plantas adultas?

¿Por qué las plantas con polen se consideran mejor adaptadas a la vida terrestre que otras plantas terrestres como los musgos y helechos?

¿Cuál es la diferencia básica entre los términos machos y hembras?

¿Cuál es el hecho básico en el proceso de la reproducción sexual?

Desde el punto de vista de organismo individual. ¿En qué difiere la reproducción de los demás procesos vitales?

¿En qué se diferencia la fisión de la regeneración?

¿Cuál es la ventaja del tipo común de reproducción en los peces?

CAPÍTULO 9

Introducción a la microbiología

Como es bien sabido, los microorganismos son los seres más numerosos que existen en la tierra; son organismos ancestrales que han colonizado exitosamente cada nicho ecológico posible. Los microorganismos se encuentran prácticamente en todas las regiones del planeta, desde los polos, en ambientes bajo el punto de congelación y muy secos, hasta los trópicos con temperaturas altas y con elevada precipitación pluvial. Su presencia y actividad es esencial para la salud y funcionamiento adecuado de todos los ecosistemas.

Olembo, 1991

Microbiología

La microbiología a menudo se ha definido como el estudio de organismos y agentes demasiado pequeños para ser vistos claramente a simple vista, es decir, el estudio de microorganismos. Debido a que los objetos de menos de un milímetro de diámetro no se pueden ver con claridad y deben examinarse con un microscopio, la microbiología se ocupa principalmente de organismos y agentes de este tamaño y más pequeños. Sus sujetos de estudio son virus, bacterias, muchas algas y hongos y protozoos. La microbiología es una ciencia excepcionalmente amplia que abarca especialidades tan diversas como la bioquímica, la biología celular, la genética, la taxonomía, la bacteriología de patógenos, la microbiología de los alimentos e industrial y la ecología (Prescott *et al.*, 2002). Por otro lado, ciertos animales, como los gusanos nematodos, pueden ser microscópicos, pero no se consideran el dominio del microbiólogo (Hogg, 2013).

La microbiología es una ciencia biológica, y como tal, gran parte de lo que aprenderá en este capítulo es similar a lo que aprendió en las clases de biología de la escuela secundaria y lo que ha aprendido aquí en la universidad, que se centran en organismos grandes. Pero los microorganismos tienen propiedades únicas, por lo que la microbiología tiene enfoques únicos para comprenderlos. Estos también serán introducidos. Pero antes de profundizar en este capítulo, verifique si tiene los antecedentes necesarios para aprovecharlo al máximo.

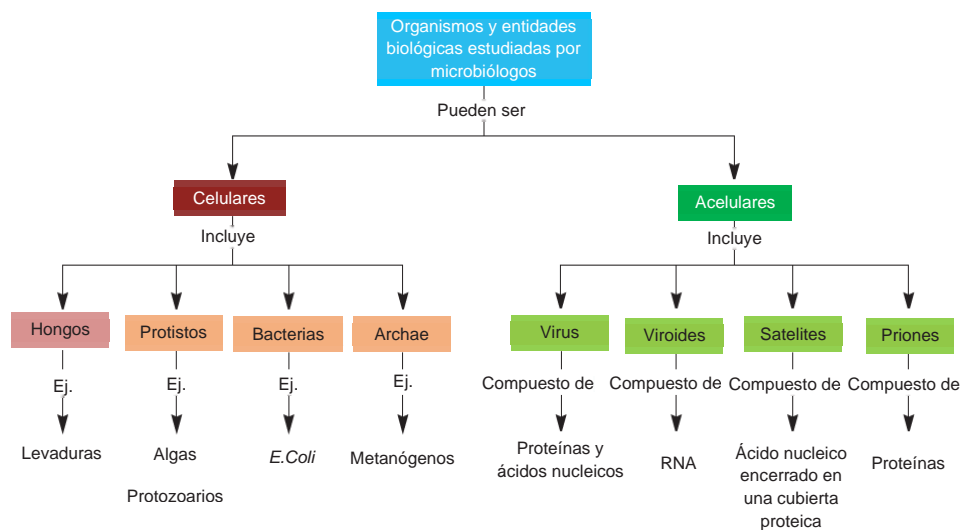
MICROORGANISMOS

Los microorganismos se definen como aquellos organismos demasiado pequeños para ser vistos claramente a simple vista (Figura 119). Generalmente tienen 1 mm o menos de diámetro. Aunque el tamaño pequeño es una característica importante de los microorganismos, por sí solo no es suficiente para definirlos. Algunos como los mohos de pan y los microorganismos filamentosos fotosintéticos, son realmente visibles sin microscopios (Willey *et al.*, 2017).

La sociedad se beneficia de los microorganismos de muchas maneras. Son necesarios para la producción de pan, queso, antibióticos, vacunas, vitaminas, enzimas y muchos otros productos importantes. De hecho, la biotecnología

moderna se fundamenta en una base microbiológica. Los microorganismos son componentes indispensables de nuestros ecosistemas. Permiten los ciclos de carbono, oxígeno, nitrógeno y azufre que tienen lugar en los sistemas terrestres y acuáticos. También son una fuente de nutrientes en la base de todas las cadenas y redes alimentarias ecológicas (Prescott *et al.*, 2002).

Figura 119. Mapa conceptual que muestra los tipos de entidades biológicas estudiadas por microbiólogos



Fuente: Willey *et al.*, 2017.

El descubrimiento de microorganismos

Incluso antes de que se vieran microorganismos, algunos investigadores sospecharon de su existencia y responsabilidad por las enfermedades. Entre otros, el filósofo romano Lucrecio (alrededor del 98–55 a. C.) y el médico Girolamo Fracastoro (1478–1553) sugirieron que las enfermedades eran causadas por criaturas invisibles. Las primeras observaciones microscópicas parecen haber sido realizadas entre 1625 y 1630 sobre abejas y gorgojos por el italiano Francesco Stelluti, utilizando un microscopio probablemente suministrado por Galileo. Sin embargo, la primera persona en observar y describir los microorganismos con precisión fue el microscopista aficionado Antony van Leeuwenhoek (1632–1723) de Delft, Holanda. Leeuwenhoek se ganaba la vida como camisero y mercero (un vendedor de ropa y accesorios para hombres), pero pasaba gran parte de su tiempo libre construyendo microscopios simples compuestos por lentes de vidrio convexas dobles sostenidas entre dos placas de plata. Sus mi-

croscopios podrían ampliarse entre 50 y 300 veces, y puede haber iluminado sus muestras líquidas colocándolas entre dos piezas de vidrio y arrojando luz sobre ellas en un ángulo de 45° con respecto al plano de la muestra. Esto habría proporcionado una forma de iluminación de campo oscuro (Capítulo 2) y hecho que las bacterias fueran claramente visibles. A partir de 1673, Leeuwenhoek envió cartas detalladas que describían sus descubrimientos a la Royal Society of London. De sus descripciones queda claro que vio tanto bacterias como protozoos (Willey *et al.*, 2017).

CAMPOS DE ESTUDIO

De acuerdo con lo expresado por Betsy y Keogh (2005), los microorganismos se organizan en seis campos de estudio: bacteriología, virología, micología, ficología, protozoología y parasitología.

Bacteriología

La bacteriología es el estudio de las bacterias. Las bacterias son organismos procariotas. Un organismo procariota es un organismo unicelular que no tiene un núcleo verdadero. Muchas bacterias absorben nutrientes de su entorno y algunas producen sus propios nutrientes mediante la fotosíntesis u otros procesos sintéticos. Algunas bacterias pueden moverse libremente en su entorno, mientras que otras son estacionarias. Las bacterias ocupan espacio en tierra y pueden vivir en un ambiente acuático y en materia en descomposición. Incluso pueden causar enfermedades. *Bacillus anthracis* es un buen ejemplo, pues es la bacteria que causa el ántrax.

Virología

La virología es el estudio de los virus. Un virus es una entidad submicroscópica, parasitaria, acelular, compuesta de un núcleo de ácido nucleico rodeado por una capa proteica. Acelular parasitario significa que un virus recibe alimento y refugio de otro organismo y no se divide en células. Un ejemplo de virus es el virus varicela zóster, que es el virus que causa la varicela en humanos.

Micología

La micología es el estudio de hongos. Un hongo es un organismo eucariota, a menudo microscópico, que absorbe nutrientes de su entorno externo. Los hongos no son fotosintéticos. Un microorganismo eucariota es un microorganismo cuyas células tienen núcleo, citoplasma y orgánulos. Estos incluyen levaduras y algunos mohos. La tiña del pie, mejor conocida como pie de atleta, es causada por un hongo.

Ficología

La ficología es el estudio de las algas. Las algas son organismos fotosintéticos eucariotas que transforman la luz solar en nutrientes mediante la fotosíntesis. Un microorganismo fotosintético eucariota es un microorganismo cuyas células tienen núcleo, envoltura nuclear, citoplasma y orgánulos y es capaz de llevar a cabo la fotosíntesis.

Protozoología

La protozoología es el estudio de los protozoos, microorganismos unicelulares de tipo animal que se pueden encontrar en ambientes acuáticos. Muchos obtienen su alimento al engullir o ingerir organismos más pequeños. Los protozoos se encuentran en ambientes acuáticos y terrestres. Un ejemplo es *Amoeba proteus*.

Parasitología

La parasitología es el estudio de los parásitos. Un parásito es un organismo que vive a expensas de otro organismo u hospedador. Los parásitos que causan enfermedades se llaman patógenos. Ejemplos de parásitos son bacterias, virus, protozoos y muchos animales como gusanos, gusanos planos y artrópodos (insectos).

EL HÁBITAT Y SUS HABITANTES MICROBIANOS

Cada una de las grandes divisiones de la ecosfera contiene numerosos hábitats. Un hábitat es el lugar físico en el que se encuentra un organismo. El término hábitat forma parte de un concepto mucho más amplio conocido como nicho ecológico, que incluye no solo el lugar donde vive un organismo, sino también las actividades que lleva a cabo. En cierto modo, el nicho describe el papel funcional de los organismos dentro del ecosistema. Las características físicas y química de un hábitat afectan al crecimiento, a las actividades, a las interacciones y a la supervivencia de los microorganismos, que se encuentran en él. Estas variables determinan los nichos que los microorganismos ocupan en aquel hábitat. En el caso de organismos superiores, como animales, que abarcan territorios amplios, la dimensión del hábitat corresponde a lo que sería el paisaje. Para los microorganismos, en cambio, la escala del hábitat es microscópica. Por ese motivo, en el caso de los microorganismos, además de las características generales del hábitat, es preciso considerar detalladamente otros aspectos del mismo (Atlas y Bartha, 2008).

Algunos microorganismos son autóctonos en un hábitat determinado; en él pueden sobrevivir, crecer y realizar sus actividades metabólicas, ocupando

los nichos ambientales disponibles para las poblaciones microbianas en un ecosistema dado. Cada microorganismo autóctono tiene que considerarse en cuanto a su capacidad para crecer, desarrollar un metabolismo activo y competir con éxito con otros miembros autóctonos de la comunidad microbiana. Los microorganismos autóctonos presentan generalmente características adaptativas que los hacen fisiológicamente compatibles con su ambiente físico y químico. Han de ser capaces de cumplir su función y de competir con éxito con otros seres vivos presentes en aquel hábitat. En contraposición a la naturaleza autóctona de algunos miembros de la comunidad, hay microorganismos alóctonos. Se trata de miembros temporales del hábitat, que no ocupan los nichos funcionales del ecosistema. Por regla general estos microorganismos han crecido en otro lugar y han sido transportados a un ecosistema que les resulta extraño. Los microorganismos alóctonos muestran una gran variabilidad en el tiempo de supervivencia en el ecosistema extraño; algunos desaparecen rápidamente, por ejemplo, *Escherichia coli*, que normalmente sobrevive menos de 24 h después de su entrada en los hábitats marinos (Mitchell 1968). Por el contrario, hay microorganismos que presentan adaptaciones, por ejemplo, la capacidad de formar esporas, que les permiten sobrevivir en hábitat ajenos durante largos períodos. Algunos aspectos relevantes, característicos de microorganismos autóctonos son: la capacidad de adaptarse fisiológicamente a las condiciones físicas y químicas del ambiente y aumentar así la supervivencia; y la capacidad de escapar a las presiones de competencia y depredación (Atlas y Bartha, 2008).

A pesar de que las definiciones de autóctono y alóctono son mutuamente excluyentes, con frecuencia es difícil determinar si un microorganismo presente en un determinado ambiente corresponde a una u otra categoría. Los ecosistemas son dinámicos y están sometidos a cambios constantes. Los microorganismos autóctonos pueden alternar períodos de actividad con otros de reposo. Por esta razón, cuando un microorganismo parece incapaz de crecer y de llevar a cabo un metabolismo activo en un momento determinado, es preciso considerar si el ambiente presenta cambios cíclicos que puedan crear las condiciones adecuadas para ese microorganismo en otro momento. También es conveniente determinar si el microorganismo en cuestión está capacitado para sobrevivir hasta que las condiciones sean favorables. En algunos casos, microorganismos alóctonos que entran en un ecosistema son capaces de sobrevivir, crecer y desarrollar un metabolismo activo que les permite llenar nichos desocupados y quizás convertirse en microorganismos autóctonos. Este fenómeno es más frecuente en ecosistemas sometidos a cambios debido a estrés o a perturbaciones (Atlas y Bartha, 2008).

SIMBIOSIS ENTRE MICROORGANISMOS

Muchas especies microbianas, tanto procariotas como eucariotas, mantienen asociaciones estrechas y beneficiosas con otras especies microbianas. La observación directa al microscopio de muestras naturales revela que muchos microorganismos no son entidades individuales, sino que se asocian con otros microorganismos sobre superficies o como agregados de células en suspensión. En la mayoría de los casos, las ventajas proporcionadas por una asociación son desconocidas. Debido a que los ecólogos microbianos reconocen que son las comunidades de poblaciones microbianas que interactúan, y no los organismos individuales, las que controlan procesos esenciales para el medio ambiente, cada vez hay más estudios que tratan de descubrir las ventajas de las simbiosis microbianas estrictas (Madigan *et al.*, 2015).

Líquenes

Los líquenes son simbiosis microbianas fácilmente visibles en forma de costras o foliaciones, que crecen a menudo sobre rocas desnudas, troncos de árboles, tejados de casas y suelos desnudos, superficies sobre las que otros organismos no suelen crecer. Un líquen es una asociación mutualista entre dos microorganismos, un hongo y, o bien un alga, o una cianobacteria. El alga, o la cianobacteria, es el socio fototrofo y produce materia orgánica, de la que se alimenta el hongo. El hongo, incapaz de llevar a cabo la fotosíntesis, proporciona un firme anclaje dentro del cual el socio fototrofo puede crecer, protegido de la erosión del viento o la lluvia. Las células del fotótrofo están embebidas en capas definidas o aglomeraciones entre las células del hongo. La morfología de un líquen está determinada fundamentalmente por el hongo, y un gran número de hongos son capaces de formar líquenes. La diversidad entre los fotótrofos es mucho menor y muchas clases de líquenes diferentes pueden tener el mismo socio fototrofo. Muchas cianobacterias asociadas en líquenes son especies fijadoras del nitrógeno, organismos como *Anabaena* o *Nostoc* (Madigan *et al.*, 2015).

El hongo se beneficia claramente de la asociación con el fotótrofo en la simbiosis del líquen, pero ¿cómo se beneficia el fotótrofo? Los ácidos liquénicos son compuestos orgánicos complejos secretados por los hongos, que favorecen la disolución y la quelación de los nutrientes inorgánicos, provenientes de la roca u otra superficie, que el fotótrofo necesita. Otra función del hongo es proteger al fotótrofo de la deshidratación; la mayoría de los hábitats en los que viven los líquenes son secos, y los hongos, por lo general, toleran mejor la falta de humedad que los fotótrofos. El hongo facilita realmente la captación de agua y retiene parte de ella para el fotótrofo (Madigan *et al.*, 2015).

Los líquenes crecen habitualmente muy despacio. Por ejemplo, un líquen de 2 cm de diámetro que crece sobre la superficie de una roca puede tener varios años de edad. El crecimiento de los líquenes varía desde 1 mm o menos por año hasta más de 3 cm por año, dependiendo de los organismos que componen la simbiosis, de la cantidad de agua de lluvia caída y de la insolación (Madigan *et al.*, 2015).

“*Chlorochromatium aggregatum*”

En los ambientes de agua dulce hay mutualismos microbianos llamados consorcios. Un consorcio muy común tiene lugar entre bacterias verdes del azufre, fotótrofas e inmóviles, que pueden tener color verde o pardo, y bacterias no fotótrofas y móviles. Estos consorcios se encuentran por todo el mundo, en lagos estratificados de aguas dulces y sulfurosas, y pueden suponer hasta el 90% de las bacterias verdes del azufre y aproximadamente el 70% de la biomasa bacteriana de estos lagos. La base del mutualismo de estos consorcios está en la producción fototrófica de materia orgánica por la bacteria verde del azufre y la movilidad del organismo asociado. A cada consorcio se le ha asignado un nombre con género y especie, pero puesto que estos nombres no designan verdaderas especies (debido a que no son organismos individuales), los nombres se escriben entrecomillados (Madigan *et al.*, 2015).

La morfología de un consorcio con una bacteria verde del azufre depende de las especies que lo componen. El consorcio consiste generalmente en 13-69 bacterias verdes del azufre, llamadas epibiontes, que rodean y se fijan a una bacteria central con forma de bacilo, flagelada e incolora. Se han clasificado varios consorcios fotótrofos móviles diferentes, basándose en el color, la morfología y la presencia o ausencia de vesículas de gas de los epibiontes. Por ejemplo, en “*Chlorochromatium aggregatum*” la bacteria central está rodeada por bacterias verdes con forma de bacilo. En “*Pelochromatium roseum*”, el epibionte es pardo. El consorcio “*Chlorochromatium glebulum*” tiene forma arqueada y contiene epibiontes verdes con vesículas de gas (Madigan *et al.*, 2015).

Las bacterias verdes del azufre son fotótrofos anaerobios estrictos que forman un filo propio (Chlorobi). Las especies verdes y pardas difieren en los tipos de bacterioclorofila y de carotenoides que contienen. Tanto las especies verdes como las pardas se encuentran en lagos estratificados en los que la luz penetra hasta las profundidades a las que el agua contiene sulfuro de hidrógeno (H₂S). En los lagos estratificados, los consorcios móviles se reubican rápidamente en los gradientes constantemente variables de luz, oxígeno y sulfuro, para permanecer donde las condiciones son favorables para la fotosíntesis. Las

muestras de agua extraídas de las profundidades en las que estas condiciones son favorables son ricas en estos consorcios morfológicamente llamativos. Los consorcios tienen aversión a la oscuridad (escotofobotaxis) y quimiotaxis positiva hacia el sulfuro. Algunas bacterias verdes del azufre que se encuentran en forma libre, como *Pelodictyon phaeoclathratiforme*, tienen vesículas de gas que regulan la flotabilidad y la posición vertical en la columna de agua. Sin embargo, el tiempo que necesitan para reubicarse es de uno o varios días, que no es lo suficientemente corto para adaptarse a los gradientes, que varían más rápidamente. Por el contrario, los consorcios móviles, se mueven arriba y abajo en la columna de agua con la rapidez necesaria para adaptarse a los gradientes de luz y sulfuros, que cambian diariamente (Madigan *et al.*, 2015).

LAS PLANTAS COMO HÁBITATS MICROBIANOS

Las plantas interactúan estrechamente con los microorganismos a través de sus raíces y de las superficies hojas, e incluso más íntimamente en el interior de sus tejidos vasculares y células. La mayoría de los mutualismos entre plantas y microorganismos incrementan la disponibilidad de nutrientes para las plantas o las defienden de los patógenos. Algunos ejemplos de interacciones son: un mutualismo (nódulos de las raíces), una simbiosis dañina para la planta (enfermedad de las agallas), y un mutualismo en el que las plantas extienden e interconectan sus sistemas radiculares mediante la asociación con un hongo (micorrizas) (Madigan *et al.*, 2015).

ECOSISTEMAS MICROBIANOS

Las poblaciones microbianas pueden interactuar entre sí de manera beneficiosa, neutra o perjudicial. Por ejemplo, los desechos metabólicos producidos por un grupo de organismos pueden ser nutrientes o venenos para otros. Las características de los hábitats difieren notablemente, y un hábitat que es favorable para el crecimiento de un organismo puede ser perjudicial para otro. Colectivamente, llamamos ecosistema a todos los organismos vivos de un ambiente, junto con los componentes físicos y químicos de dicho ambiente. Los principales ecosistemas microbianos son acuáticos (el mar, estanques, lagos, corrientes, hielo, fuentes termales), terrestres (suelos superficiales, subsuelo profundo), y organismos superiores (superficie o interior de plantas y animales) (Madigan *et al.*, 2015).

La actividad microbiana ejerce una gran influencia sobre los ecosistemas. Los microorganismos llevan a cabo procesos metabólicos que toman nutrientes del ecosistema y los utilizan para construir células nuevas. Al mismo tiempo, ex-

cretan productos de desecho al ambiente. Así, los ecosistemas microbianos se expanden y se contraen en función de los recursos y las condiciones disponibles y de las diferentes poblaciones de organismos que pueden soportar. Con el tiempo, las actividades metabólicas de los microorganismos pueden modificar gradualmente sus ecosistemas tanto química como físicamente. Por ejemplo, el oxígeno molecular (O_2) es un nutriente vital para algunos microorganismos, pero un veneno para otros (Madigan *et al.*, 2015).

LOS MICROORGANISMOS EN AMBIENTES NATURALES

Los microorganismos están presentes en cualquier lugar de la Tierra propicio para mantener la vida. Esto incluye hábitats con los que estamos familiarizados (el suelo, el agua, los animales y las plantas) así como prácticamente cualquier estructura fabricada por los seres humanos. Solo en el cuerpo humano, las células microbianas son diez veces más numerosas que nuestras células corporales. La esterilidad (ausencia de formas de vida) en cualquier muestra natural es extremadamente rara (Madigan *et al.*, 2015).

En algunos hábitats microbianos los organismos superiores no pueden sobrevivir porque el hábitat es demasiado caliente o demasiado frío, demasiado ácido o demasiado caustico, demasiado salado u osmóticamente estresante, o bien está sometido a una presión enorme. Aunque en principio podemos predecir que estos “ambientes extremos” plantean dificultades a cualquier forma de vida, estos hábitats rigurosos suelen estar repletos de microorganismos. Estos microorganismos reciben el nombre de extremófilos, y comprenden un grupo grande y notable principalmente de bacterias y arqueas, cuyas propiedades colectivas definen los límites fisicoquímicos de la vida. Los extremófilos abundan en ambientes tan rigurosos como las fuentes termales volcánicas; o en el hielo que cubre los lagos, glaciares o mares polares; en masas de agua extremadamente saladas; en suelos y aguas con pH bajísimos, incluso de 0, o altísimos, de hasta 12; y en las profundidades marinas o terrestres, donde las presiones pueden ser hasta mil veces más altas que la presión atmosférica. Sorprendentemente, estos procariotas no solo toleran sus extremos ambientales concretos, sino que en realidad los necesitan para crecer. Por eso se llaman extremófilos (el sufijo -filo quiere decir “amante de”) (Madigan *et al.*, 2015).

Para los extremófilos, las duras condiciones de sus hábitats son “normales”. Muchos otros microbios no son extremófilos; viven en condiciones más moderadas. Ya sea un extremófilo o no, todos los microorganismos deben responder a los cambios en su entorno. Sin embargo, si las condiciones exceden su capacidad de respuesta, no crecerán y eventualmente morirán. Por lo

tanto, todos los microorganismos tienen un rango característico para cada parámetro ambiental en el que se produce el crecimiento. El rango se define por valores altos y bajos más allá de los cuales el microorganismo no puede sobrevivir. Dentro del rango hay un valor óptimo en el cual el crecimiento es mejor (Willey *et al.*, 2017).

FISIOLOGÍA MICROBIANA

Requerimientos Químicos

Carbono

El carbono es el componente central de las macromoléculas biológicas que discutimos en el Capítulo 5. El carbono incorporado en las vías biosintéticas puede derivarse de fuentes orgánicas o inorgánicas; algunos organismos pueden derivarlo del CO₂, mientras que otros requieren su carbono en forma orgánica preparada. Los microorganismos pueden clasificarse según cómo obtienen su carbono y energía (Hogg, 2013):

Heterótrofos: El carbono es el componente más abundante de la célula microbiana, y la mayoría de los microorganismos lo obtienen en forma de moléculas orgánicas, derivadas directa o indirectamente de otros organismos. Este modo de nutrición es el que nos es familiar a los humanos (y a todos los animales); Todos los alimentos que comemos se derivan de moléculas orgánicas complejas de plantas o animales (y representantes seleccionados del mundo microbiano como los hongos). Los microorganismos que obtienen su carbono de esta manera se describen como heterótrofos e incluyen todos los hongos y protozoarios, así como la mayoría de los tipos de bacterias. Los microorganismos como grupo pueden incorporar en el material celular el carbono de una gama increíblemente amplia de compuestos orgánicos. De hecho, apenas existe un compuesto de este tipo en la naturaleza que no pueda ser metabolizado por algún microorganismo u otro, lo que explica en parte por qué la vida microbiana se encuentra prosperando en los hábitats más improbables. Muchos materiales sintéticos también pueden servir fuentes de carbono para algunos microorganismos, lo que puede tener una importancia económica y ambiental considerable (Hogg, 2013).

La gran mayoría de los heterótrofos obtienen energía y carbono de la misma fuente orgánica. Dichos organismos liberan energía mediante la oxidación química de las moléculas de nutrientes orgánicos y, por lo tanto, se denominan quimioheterótrofos. Algunos pocos heterótrofos que no siguen este modo de nutrición incluyen las bacterias verdes y purpuras sin azufre. Estos

son capaces de llevar a cabo una forma de fotosíntesis y se conocen como fotoheterótrofos.

Autótrofos: una cantidad significativa de bacterias y todas las algas no absorben sus moléculas orgánicas preformadas de carbono, sino que las derivan del dióxido de carbono. Estos organismos se llaman autótrofos, y nuevamente podemos establecer un paralelismo con organismos superiores, donde todos los miembros del reino vegetal obtienen su carbono de manera similar. Los autótrofos se dividen en dos categorías: quimioautótrofos y fotoautótrofos. Los quimioautótrofos obtienen su energía y su carbono de fuentes inorgánicas; lo hacen mediante la oxidación de moléculas inorgánicas como el azufre o el nitrito. Los fotoautótrofos tienen pigmentos fotosintéticos, lo que les permite convertir la energía lumínica en energía química (Hogg, 2013).

Hay una subdivisión final de categorías nutricionales en microorganismos, ya sea que los organismos sean quimiótrofos o fotótrofos, necesitan una molécula que actúe como fuente de electrones (poder reductor) para impulsar sus sistemas de generación de energía (Capítulo 6). Aquellos que pueden usar un donante de electrones inorgánicos como H_2O , H_2S o amoníaco se llaman litótrofos, mientras que aquellos que requieren una molécula orgánica para cumplir el papel son organótrofos. La mayoría (pero no todos) los microorganismos son autótrofos fotolitotróficos (algas, verdes azules) o heterótrofos quimioorganotróficos (la mayoría de las bacterias). Para la última categoría, un único compuesto orgánico a menudo puede actuar como proveedor de carbono, energía y poder reductor. La sustancia utilizada por los quimiótrofos como fuente de energía puede ser orgánica (quimioorganótrofos) o inorgánica (quimiolitótrofos) (Hogg, 2013).

Hidrógeno

El hidrógeno también es un componente clave de las macromoléculas y participa en los procesos de generación de energía en la mayoría de los microorganismos. En autótrofos, se requiere hidrógeno para reducir el dióxido de carbono en la síntesis de macromoléculas.

Nitrógeno

El nitrógeno es necesario para la síntesis de proteínas y ácidos nucleicos, así como para moléculas importantes como el ATP. Los microorganismos varían en sus demandas de nitrógeno de aquellos que son capaces de asimilar (“fijar”) el nitrógeno (N_2) de la atmósfera a aquellos que requieren que se proporcionen los 20 aminoácidos preformados. Entre estos dos extremos se encuentran especies que pueden asimilar nitrógeno de una fuente inorgánica como el nitrato, y aquellas que usan sales de amonio o urea como fuente de nitrógeno.

Oxígeno

El oxígeno está presente como un componente principal ($\approx 21\%$) de nuestra atmósfera, y la mayoría de las formas de vida dependen de él para su supervivencia y crecimiento. Dichos organismos se denominan aerobios. Sin embargo, Hogg (2013) indicó que, no todos los organismos son aerobios; Algunos anaerobios pueden sobrevivir en ausencia de oxígeno, y para algunos esto es realmente una necesidad. El oxígeno es de importancia central para la respiración de muchos microorganismos, pero en su forma molecular (O_2), puede ser tóxico para algunas formas. Estos obtienen del agua el oxígeno que necesitan para la síntesis de macromoléculas.

Basados en los requerimientos de oxígeno molecular los microorganismos se pueden dividir en 5 grupos:

Aerobios estrictos: son organismos que solo crecen en presencia de porque viven bajo tensiones normales de O_2 . De acuerdo con Hogg (2013), los organismos aeróbicos requieren oxígeno para actuar como un terminal receptor de electrones en sus cadenas respiratorias. Dichos organismos, cuando se cultivan en cultivo de laboratorio, por lo tanto, deben recibir oxígeno suficiente para satisfacer sus necesidades. Para una capa poco profunda de medio, como la de una placa de Petri, hay suficiente oxígeno disponible disuelto en la humedad de la superficie. Sin embargo, en un cultivo más profundo, como un matraz de caldo, los aerobios solo crecerán más allá de las capas superficiales si se proporciona oxígeno adicional (el oxígeno es poco soluble en agua). Esto generalmente se hace mediante agitación manual o preferentemente por agitación mecánica.

Anaerobios facultativos: pueden actuar como aerobios en presencia de oxígeno molecular, pero tienen la facilidad adicional de poder sobrevivir cuando las condiciones se vuelven anaeróbicas pero los requerimientos de nutrientes y de cultivo en sí, se mantienen.

Anaerobios estrictos: también denominados anaerobios obligados y crecen en ausencia de oxígeno molecular porque no lo toleran en absoluto. Estos se cultivan en cámaras especiales de anaerobiosis y se excluye el oxígeno molecular de todos los medios líquidos y sólidos.

Los hábitats microbianos anóxicos (sin O_2) son comunes en la naturaleza e incluyen los lodos y otros sedimentos, turberas, marjales, suelos anegados, intestinos de animales, lodos residuales, el subsuelo profundo de la Tierra y otros muchos ambientes. Hasta donde se sabe, la anaerobiosis estricta es característica de solo tres grupos de microorganismos: una gran variedad de bacterias y arqueas, unos pocos hongos y unos pocos protozoos. Algunos de los anaerobios estrictos mejor conocidos son *Clostridium*, un género de bacterias gramposi-

tivas que forman endósporas, y los metanógenos, un grupo de arqueas que producen metano. Entre los anaerobios estrictos varía mucho la sensibilidad al O_2 . Muchos clostridios, por ejemplo, si bien requieren condiciones anóxicas para crecer, pueden tolerar trazas de oxígeno o incluso la exposición total al aire. Otros, como los metanógenos, mueren rápidamente por exposición a O_2 (Madigan *et al.*, 2015).

Anaerobios aerotolerantes: son microorganismos que son básicamente anaerobios; aunque su crecimiento no es inhibido por el oxígeno atmosférico, pues no lo usan. La energía la obtienen por fermentación.

Microaerófilos: requieren oxígeno molecular, pero solo pueden tolerar bajas concentraciones de este (condiciones microóxicas: 2–10%) y se ven perjudicados por concentraciones más altas. Esto se debe a la poca capacidad que tienen estos microorganismos de respirar o bien a que contienen alguna molécula, como por ejemplo una enzima, que es sensible al oxígeno molecular. La energía la obtienen por respiración aeróbica, cuando no hay aceptores electrónicos terminales alternativos, o anaeróbica.

Azufre

El azufre es necesario para la síntesis de proteínas y vitaminas (por ejemplo, Tiamina y Biotina), y en algunos microorganismos está involucrado en la respiración celular y la fotosíntesis anoxigénica. Puede derivarse de aminoácidos que contienen azufre (metionina, cisteína), aunque su principal fuente son los compuestos inorgánicos como sulfatos (SO_4^{2-}) o sulfuros (S^{2-}). Madigan *et al.* (2017) indicaron que el azufre sufre una serie de transformaciones químicas en la naturaleza, llevadas a cabo exclusivamente por microorganismos y es utilizable por ellos bajo gran diversidad de formas químicas.

Fósforo

El fósforo se encuentra en la naturaleza como fosfato inorgánico u orgánico, y se incorpora de esta forma en ácidos nucleicos y fosfolípidos, así como en otras moléculas como el ATP. Madigan *et al.* (2015) indicaron que el fosforo es normalmente el factor nutritivo limitante para la fotosíntesis en los ambientes de agua dulce, que lo reciben de la meteorización de las rocas.

Cofactores

Un cofactor es un componente no proteico de una enzima (frecuentemente un ion metálico) esencial para su funcionamiento normal. Se requieren metales como Cu^{2+} , Fe^{2+} , Fe^{3+} y Mg^{2+} como cofactores en las reacciones enzimáticas. En algunos casos las vitaminas también funcionan como coenzimas, que son cofactores orgánicos termoestables.

Factores de crecimiento

Muchos microorganismos no pueden sintetizar ciertos compuestos orgánicos necesarios para el crecimiento y, por lo tanto, deben adquirirlos de su medio de crecimiento. Estos compuestos se denominan factores de crecimiento (Tabla 14), de los cuales se pueden identificar tres grupos principales: aminoácidos, purinas y pirimidinas (requerido para la síntesis de ácido nucleico) y vitaminas. Las vitaminas son compuestos orgánicos complejos que se requieren en cantidades muy pequeñas para el funcionamiento normal de la célula. A menudo son coenzimas o sus precursores. Los microorganismos varían mucho en sus requerimientos vitamínicos. Muchas bacterias son completamente autosuficientes, mientras que los protozoos, por ejemplo, generalmente necesitan una amplia gama de estos suplementos dietéticos. Un requerimiento de vitaminas puede ser absoluto o parcial; un organismo puede, por ejemplo, sintetizar suficiente vitamina para sobrevivir, pero crecer más vigorosamente si se le proporciona un suministro adicional (Hogg, 2013).

Tabla 14. Factores de crecimiento microbiano

Factor de crecimiento	Función
Aminoácidos	Componentes de proteínas
Ácido <i>p</i> -aminobenzoico	Precursor del ácido fólico y participa en la síntesis de ácidos nucleicos
Colesterol	Componente de membranas en micobacterias y eucariotas
Haem	Porción funcional de los citocromos en el transporte de electrones
Nicotinamida adenina dinucleótido (reducida) (NADH)	Transportador de electrones
Niacina (ácido nicotínico)	Precursor de NAD ⁺ y NADP ⁺
Ácido pantoténico	Componente de la coenzima A
Purinas y pirimidinas	Componente de los ácidos nucleicos
Piridoxina (vitamina B ₆)	Utilizado en síntesis de aminoácidos por transaminación
Riboflavina (vitamina B ₂)	Precursor de al flavina adenina dinucleótido (FAD)
Tiamina (vitamina B1)	Utilizado en algunas reacciones de descarboxilación

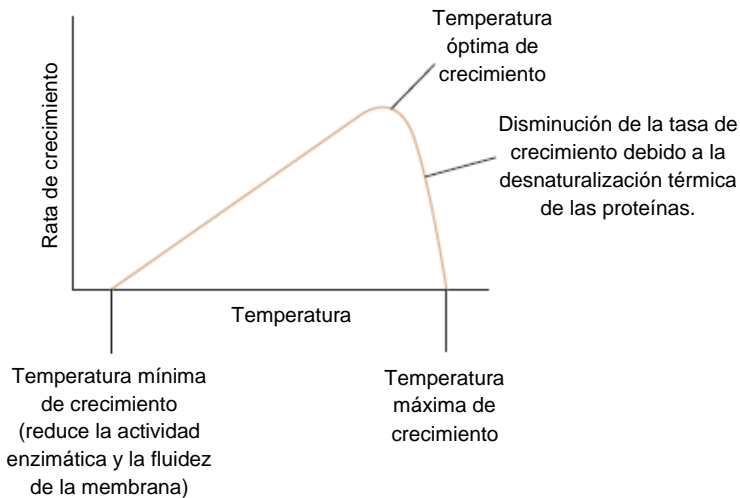
Fuente: Hogg, 2013.

Requerimientos físicos

Temperatura

Los microorganismos como grupo pueden crecer en un amplio rango de temperaturas, desde el punto de congelación hasta el punto de ebullición. Para cualquier organismo, las temperaturas de crecimiento mínima y máxima definen el rango sobre el cual es posible el crecimiento; esto es típicamente alrededor de 25 - 30 °C. El crecimiento es más lento a bajas temperaturas porque las enzimas funcionan de manera menos eficiente y también porque los lípidos tienden a endurecerse y hay una pérdida de fluidez de la membrana. Las tasas de crecimiento aumentan con la temperatura hasta que se alcanza la temperatura óptima, y luego la tasa cae nuevamente (Figura 120). Las temperaturas óptimas y limitantes para un organismo son un reflejo del rango de temperatura de sus sistemas enzimáticos, que a su vez está determinado por sus estructuras de proteínas tridimensionales. La temperatura óptima es generalmente más cercana a la temperatura de crecimiento máxima que la mínima. Una vez que se pasa el valor óptimo, la pérdida de actividad causada por la desnaturalización de las enzimas hace que la tasa de crecimiento disminuya bruscamente (Hogg, 2013).

Figura 120. Efecto de la temperatura sobre la tasa de crecimiento microbiano



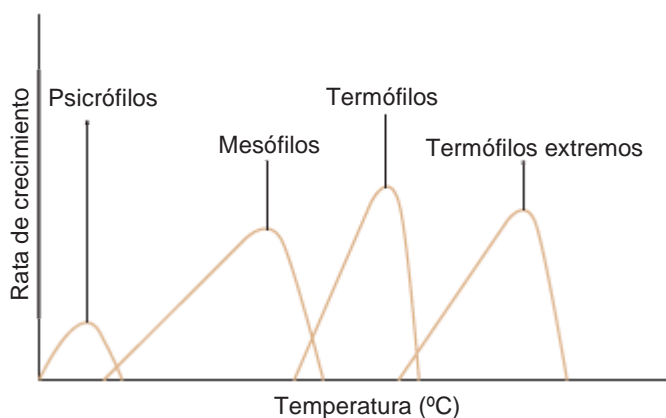
Fuente: Hogg, 2013.

Los microorganismos son particularmente susceptibles a las temperaturas externas porque no pueden regular su temperatura interna. Un factor importante que influye en el efecto de la temperatura sobre el crecimiento es la sensibili-

dad a la temperatura de las reacciones catalizadas por enzimas (Willey *et al.*, 2017).

La mayoría de los microorganismos logran un crecimiento óptimo a temperaturas “medias” en el intervalo de 20 - 45 °C; estos se llaman mesófilos (Figura 121). Compare estos con los termófilos, que se han adaptado no solo para sobrevivir, sino para prosperar a temperaturas mucho más altas. Típicamente, estos serían capaces de crecer dentro de un rango de aproximadamente 40-80 °C, con un óptimo de alrededor de 50-65 °C. Los termófilos extremos (hipertermófilos) tienen valores óptimos superiores a esto y pueden tolerar temperaturas superiores a 100 °C. En 2003, se informó que un miembro del grupo bacteriano primitivo llamado Archaea crecía a una temperatura de 121 °C, ¡un nuevo récord mundial! Los psicrófilos ocupan el otro extremo del rango de temperatura; pueden crecer a 0 °C, con un crecimiento óptimo a 15 °C o menos. Dichos organismos no pueden crecer a temperaturas superiores a 25 °C más o menos. Los psicrotrofos, por otro lado, aunque también pueden crecer a 0 °C, tienen temperaturas óptimas mucho más altas (20-30 °C). Los miembros de este grupo a menudo son económicamente significativos debido a su capacidad para crecer en alimentos refrigerados (Hogg, 2013).

Figura 121. Diferentes especies ocupan diferentes rangos de temperatura



Fuente: Hogg, 2013.

La velocidad de la reacción se duplica aproximadamente por cada aumento de temperatura de 10 °C, lo cual se conoce con el nombre de ley del Q_{10} . Cuando todas las enzimas en un microorganismo se consideran juntamente, a medida que aumenta la velocidad de cada reacción, el metabolismo en su conjunto se

vuelve más activo y el microorganismo crece más rápido. Sin embargo, luego de alcanzar la temperatura óptima el aumento de la temperatura no aumenta el crecimiento debido a que las temperaturas suficientemente altas son letales. Las altas temperaturas desnaturalizan las enzimas, así como también otras proteínas como las proteínas de transporte. La temperatura también tiene un efecto significativo sobre las membranas microbianas. A temperaturas muy bajas, las membranas se solidifican, mientras que, a altas temperaturas, la bicapa lipídica simplemente se derrite y se desintegra. Así, cuando los organismos están por encima o por debajo de su temperatura óptima, tanto la función como la estructura celular se ven afectadas.

pH

Cada especie tiene un rango de pH definido para su crecimiento y un pH óptimo para dicho fin. Los acidófilos tienen un crecimiento óptimo en un rango de pH entre 0 y 5,5; neutrófilos, pH entre 5,5 y 8,0; y alcalófilos, pH entre 8,0 y 11,5. En general, los diferentes grupos microbianos tienen preferencias características de pH. La mayoría de las bacterias y protistas conocidos son neutrófilos. La mayoría de los hongos prefieren entornos más ácidos, con un pH de 4 a 6; Los protistas fotosintéticos también parecen favorecer una ligera acidez. Muchas arqueas son acidófilos. Por ejemplo, el arqueón *Sulfolobus acidocaldarius* es un habitante común de aguas termales ácidas; crece bien a pH de 1 a 3 y a altas temperaturas. Por lo tanto, se describe con mayor precisión como un termófilo acidófilo. Las arqueas *Ferroplasma acidarmanus* y *Picrophilus oshimae* pueden crecer muy cerca del pH 0. Los alcalófilos se distribuyen entre los tres dominios de la vida. Incluyen bacterias pertenecientes a los géneros *Bacillus*, *Micrococcus*, *Pseudomonas* y *Streptomyces*; levaduras y hongos filamentosos; y numerosas arqueas. Debido a que el agua de mar tiene un pH de aproximadamente 8,3, los microorganismos marinos son alcalófilos (Willey *et al.*, 2017).

Aunque los microorganismos a menudo crecen en amplios rangos de pH y lejos de sus niveles óptimos, existen límites para su tolerancia. Cuando el pH externo es bajo, la concentración de H^+ es mucho mayor afuera que adentro, y H^+ se moverá hacia el citoplasma y bajará el pH citoplasmático. Las variaciones drásticas en el pH citoplasmático pueden dañar los microorganismos al alterar la membrana plasmática o inhibir la actividad de enzimas y proteínas de transporte de membrana. La mayoría de los microorganismos mueren si el pH interno cae muy por debajo de 5,0 a 5,5. Los cambios en el pH externo también pueden alterar la ionización de las moléculas de nutrientes y, por lo tanto, reducir su disponibilidad para el organismo. Los microorganismos responden a los cambios externos de pH utilizando mecanismos que mantienen un pH cito-

plasmático neutro. Se han identificado varias respuestas a pequeños cambios en el pH externo. Los neutrófilos parecen intercambiar potasio por protones utilizando un sistema de transporte antiporte. La amortiguación interna también contribuye a la homeostasis del pH. Sin embargo, si el pH externo se vuelve demasiado ácido, entran en juego otros mecanismos (Willey *et al.*, 2017).

Actividad de agua

La actividad del agua (*aw*) Una medida cuantitativa de la disponibilidad de agua en el hábitat; la *aw* de una solución es la centésima parte de su humedad relativa. Para sobrevivir en un hábitat con un valor de *aw* bajo, los microorganismos deben mantener una alta concentración de soluto interno para retener el agua. Algunos microorganismos pueden hacer esto y son osmotolerantes; crecen en amplios rangos de actividad de agua, pero de manera óptima a niveles más altos. Los organismos osmotolerantes se pueden encontrar en todos los dominios de la vida. Por ejemplo, *Staphylococcus aureus* es halotolerante, puede cultivarse en medios que contienen una concentración de cloruro de sodio de hasta aproximadamente 3 M y está bien adaptado para el crecimiento en la piel. La levadura *Saccharomyces rouxii* crece en soluciones de azúcar con valores *aw* tan bajos como aproximadamente 0,65. El protista fotosintético *Dunaliella viridis* tolera las concentraciones de cloruro de sodio de 1,7 M a una solución saturada. A diferencia de los microbios osmotolerantes, los xerófilos crecen mejor a baja *aw*. Sin embargo, la mayoría de los microorganismos solo crecen bien en actividades acuáticas alrededor de 0,98 (la *aw* aproximada para agua de mar) o más. Esta es la razón por la cual secar los alimentos o agregar grandes cantidades de sal y azúcar previene el deterioro de los alimentos (Willey *et al.*, 2017).

Potencial de oxido-reducción

El potencial redox, o más formalmente, el potencial de oxidación-reducción, es una medida de la tendencia de las moléculas en un sistema a aceptar o donar electrones. El potencial redox se puede discutir en relación con pares redox conjugados específicos. Sin embargo, aquí nos centramos en el potencial redox en el contexto de entornos microbianos, como el suelo, el lodo o los medios de crecimiento estériles. El potencial redox de estos entornos puede cuantificarse en voltios (V) o milivoltios (mV), pero para hacerlo, cada entorno debe compararse con un estándar. Debido a que no existe un “entorno estándar”, se utiliza un electrodo de hidrógeno ajustado a cero voltios. Por lo tanto, el potencial redox de un entorno está determinado por la diferencia de potencial eléctrico entre el entorno y un electrodo de hidrógeno estándar. El valor se denota como *Eh*. Los entornos compuestos principalmente de compuestos con altos

potenciales redox (más positivos) serán más propensos a aceptar electrones (es decir, reducirse) cuando se agrega un nuevo compuesto. El compuesto recién agregado que dona electrones luego se oxida (Willey *et al.*, 2017).

¿Por qué los microbiólogos se preocupan por los potenciales redox? El estado redox del medio ambiente desempeña un papel fundamental en la determinación de los tipos de microorganismos presentes porque determina qué compuestos oxidados están disponibles como receptores de electrones terminales para la respiración anaeróbica y qué moléculas reducidas están presentes para su uso como donantes de electrones en la quimiolitotrofia. En general, los aceptores de electrones utilizados en la respiración anaeróbica siguen un continuo definido por el rendimiento de energía libre de cada reacción. El ciclo redox de muchos otros elementos, como el arsénico, el vanadio, el uranio y el cromo, también se puede utilizar para apoyar el crecimiento microbiano (Willey *et al.*, 2017).

NUTRICIÓN DE LOS MICROORGANISMOS

Para obtener energía y construir nuevos componentes celulares, los organismos deben tener un suministro de materias primas o nutrientes. Los nutrientes son sustancias utilizadas en la biosíntesis y la producción de energía y, por lo tanto, son necesarios para el crecimiento microbiano (Prescott *et al.*, 2002).

Medios de cultivo

El medio de cultivo es una preparación sólida o líquida que se utiliza para cultivar, transportar y almacenar microorganismos. Para ser efectivo, el medio debe contener todos los nutrientes que el microorganismo requiere para crecer. Los medios especializados son esenciales en el aislamiento e identificación de microorganismos, las pruebas de sensibilidad a los antibióticos, el análisis de agua y alimentos, la microbiología industrial y otras actividades. Aunque todos los microorganismos necesitan fuentes de energía y macro y micronutrientes, la composición precisa de un medio satisfactorio depende de las especies que se cultivan debido a la gran variedad de requerimientos nutricionales. El conocimiento del hábitat normal de un microorganismo a menudo es útil para seleccionar un medio de cultivo apropiado porque sus requerimientos de nutrientes reflejan su entorno natural. Con frecuencia se usa un medio para seleccionar y cultivar microorganismos específicos o para ayudar a identificar una especie en particular. Los medios también pueden diseñarse específicamente para facilitar el crecimiento de un tipo de microorganismo presente en una muestra de la naturaleza (Willey *et al.*, 2017).

Los medios de cultivo deben esterilizarse antes de su uso, esto significa que no contiene organismos vivos, y la esterilización se consigue calentando el medio en una autoclave (121 °C, 15 min).

Tipos de medios de cultivo

Los medios de cultivo se pueden clasificar en función de varios parámetros: los componentes químicos de los que están hechos, su naturaleza física y su función (Tabla 15). Los tipos de medios definidos por estos parámetros se describen aquí.

Tabla 15. Clasificación de los medios de cultivo

Bases de clasificación	Tipo
Composición química	Definido (sintético), complejo
Naturaleza física	Líquido, semisólido, sólido
Función	De apoyo (de uso general), enriquecido, selectivo, diferencial

Fuente: Willey *et al.*, 2017.

Tipos químicos y físicos de medios de cultivo

Un medio en el que se conocen todos los componentes químicos es un medio definido o sintético. Puede estar en forma líquida (caldo) o solidificado por un agente como el agar. Los medios definidos a menudo se utilizan para cultivar fotoautótrofos, como las cianobacterias y los protistas fotosintéticos. Estos microorganismos usan CO₂ como fuente de carbono y la luz como fuente de energía. Por lo tanto, se pueden cultivar en medios que contengan carbonato o bicarbonato de sodio (fuentes de CO₂), nitrato o amoníaco como fuente de nitrógeno, sulfato, fosfato y otros minerales. Muchos quimioorganoheterótrofos también se pueden cultivar en medios definidos. Estos organismos usan moléculas orgánicas reducidas como fuentes de carbono y energía. Por lo tanto, un medio con glucosa como fuente de carbono y una sal de amonio como fuente de nitrógeno respaldará su crecimiento. No todos los medios definidos son simples, algunos están contruidos a partir de docenas de componentes. Los medios definidos se utilizan ampliamente en la investigación, ya que a menudo es deseable saber exactamente qué metaboliza el microorganismo (Willey *et al.*, 2017).

Los medios que contienen algunos ingredientes de composición química desconocida son medios complejos. Son muy útiles porque un solo medio complejo

puede cumplir con todos los requisitos nutricionales de muchos microorganismos diferentes. Además, a menudo se necesitan medios complejos porque se desconocen los requisitos nutricionales de un microorganismo particular y, por lo tanto, no se puede construir un medio definido. Los medios complejos también se utilizan para cultivar microbios fastidiosos, microbios con requisitos nutricionales o de cultivo complicados. La mayoría de los medios complejos contienen componentes indefinidos como peptonas, extracto de carne y extracto de levadura. Las peptonas son hidrolizados de proteínas preparados por digestión proteolítica parcial de carne, caseína, harina de soja, gelatina y otras fuentes de proteínas. Sirven como fuentes de carbono, energía y nitrógeno. El extracto de carne y el extracto de levadura son extractos acuosos de carne magra de res y levadura de cerveza, respectivamente. El extracto de carne contiene aminoácidos, péptidos, nucleótidos, ácidos orgánicos, vitaminas y minerales. El extracto de levadura es una fuente excelente de vitaminas B, así como de compuestos de nitrógeno y carbono. Tres medios complejos de uso común son el caldo nutriente, el caldo tripticasa de soja y el agar MacConkey (Willey *et al.*, 2017).

Tanto los medios líquidos como los solidificados se usan habitualmente en laboratorios. Sin embargo, los medios solidificados son particularmente importantes porque pueden usarse para aislar diferentes microorganismos entre sí para establecer cultivos puros. El agar es el agente solidificante más utilizado. Es un polímero sulfatado compuesto principalmente de D-galactosa, 3,6-anhidro-L-galactosa y ácido D-glucurónico. Por lo general, se extrae de algas rojas. El agar es muy adecuado como agente solidificante por varias razones. Una es que se funde a aproximadamente 90 °C, pero, una vez fundido, no se endurece hasta alcanzar aproximadamente 45 °C. Por lo tanto, después de fundirse en agua hirviendo, se puede enfriar a una temperatura tolerada tanto por las manos humanas como por los microorganismos. Además, los microorganismos que crecen en medio de agar pueden incubarse a una amplia gama de temperaturas. Finalmente, el agar es un excelente agente endurecedor porque la mayoría de los microorganismos no pueden degradarlo (Willey *et al.*, 2017).

Tipos de medios funcionales

Los medios como el caldo y el agar tripticasa de soja se denominan medios de uso general o de soporte porque sostienen el crecimiento de muchos microorganismos. Se pueden agregar sangre y otros nutrientes a los medios de apoyo para estimular el crecimiento de microbios fastidiosos. Estos medios fortificados (Por ejemplo., Agar sangre) se denominan medios enriquecidos (Willey *et al.*, 2017).

Los medios selectivos contienen compuestos que permiten el crecimiento de microorganismos particulares, al tiempo que inhiben el crecimiento de otros. Por ejemplo, las bacterias Gram-negativas crecerán en medios que contienen sales biliares o colorantes tales como fucsina básica y cristal violeta; sin embargo, se inhibe el crecimiento de bacterias Gram-positivas. El agar eosina azul de metileno y el agar MacConkey se usan ampliamente para la detección de *Escherichia coli* y bacterias relacionadas en los suministros de agua y en otros lugares. Estos medios suprimen el crecimiento de bacterias Gram-positivas (Willey *et al.*, 2017).

Los medios diferenciales son medios que distinguen entre diferentes grupos de microorganismos e incluso permiten la identificación tentativa de estos en función de sus características biológicas. En otras palabras, un medio diferencial permite que las colonias de un microorganismo particular se diferencien de otras que crecen en el mismo cultivo.

El agar sangre es tanto un medio diferencial como uno enriquecido. Distingue entre bacterias hemolíticas y no hemolíticas. Algunas bacterias hemolíticas producen zonas claras alrededor de sus colonias debido a la destrucción de los glóbulos rojos. El agar sangre es un medio de crecimiento enriquecido en que la sangre (generalmente sangre de oveja) proporciona proteínas, carbohidratos, lípidos, hierro y una serie de factores de crecimiento y vitaminas necesarios para el cultivo de organismos exigentes. El agar MacConkey es tanto diferencial como selectivo. Debido a que contiene lactosa y colorante rojo neutro, las bacterias que catabolizan la lactosa al fermentarla liberan productos de desecho ácidos que hacen que las colonias se vean de color rosado a rojo. Estos se distinguen fácilmente de las colonias de bacterias que no fermentan la lactosa (Willey *et al.*, 2017).

CRECIMIENTO MICROBIANO

Cuando consideramos el crecimiento aplicado a un organismo multicelular como un árbol, un pez o un ser humano, pensamos en términos de un aumento ordenado en el tamaño del individuo. Sin embargo, el crecimiento en microorganismos unicelulares como bacterias, levaduras y protozoarios se define más adecuadamente en términos de un aumento en el tamaño de una población dada (Hogg, 2013).

Los microorganismos eucariotas difieren dramáticamente de las bacterias y las arqueas en sus estrategias reproductivas. Muchos microorganismos eucariotas exhiben tanto reproducción asexual, que implica mitosis, como reproducción sexual, que involucra meiosis para producir gametos o células similares a gametos. Además, los microorganismos eucariotas a menudo alternan entre las

etapas haploides y diploides en sus ciclos de vida. Aquí nos centramos en los tipos de división celular observados en las células bacterianas y arqueas (arqueobacterias) (Willey *et al.*, 2017).

El crecimiento ocasiona un aumento del número de células cuando los microorganismos se multiplican por procesos como gemación o fisión binaria. No suele ser eficaz investigar el crecimiento y la multiplicación del microorganismo individual debido a su pequeño tamaño. En consecuencia, cuando se estudia el crecimiento, siguen normalmente los cambios observados en el número total de la población (Prescott *et al.*, 2002).

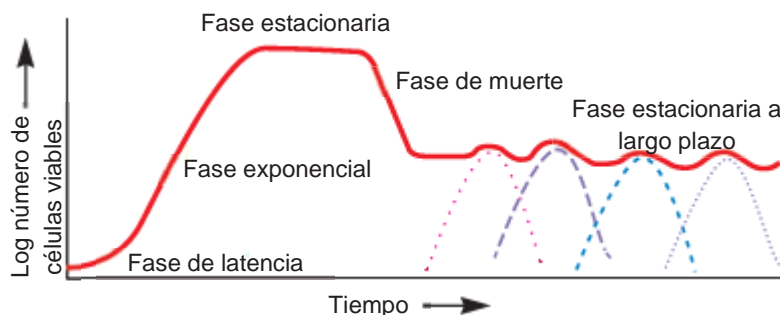
Para controlar el crecimiento de los microorganismos, es imprescindible comprender cómo se reproducen, determinar las condiciones ambientales que promueven u obstaculizan su crecimiento y medir el crecimiento de las poblaciones microbianas. Esto requiere que no solo estudiar el crecimiento de microorganismos en entornos naturales, sino también en el laboratorio.

Tiempo de generación

El tiempo de generación es la cantidad de tiempo necesaria para que una célula se divida. Esto varía entre los organismos y depende del entorno en el que se encuentran y la temperatura de su entorno. Algunas bacterias tienen un tiempo de generación de 24 h, aunque el tiempo de generación de la mayoría de las bacterias es de 1 a 3 h. Las células bacterianas crecen a una velocidad enorme. Por ejemplo, con la fisión binaria, las bacterias pueden duplicarse cada 20 min. En 30 generaciones de bacterias (10 h), el número podría llegar a mil millones. Es difícil graficar cambios poblacionales de esta magnitud usando números aritméticos, por lo que se usan escalas logarítmicas para graficar el crecimiento bacteriano (Betsy y Keogh, 2005).

Curva de crecimiento microbiano

El crecimiento de la población a menudo se estudia analizando el crecimiento de microbios en cultivo líquido (caldo). Cuando los microorganismos se cultivan en caldo, generalmente se cultivan en un *cultivo discontinuo*; es decir, se incuban en un recipiente de cultivo cerrado con una única cantidad de medio. No se proporciona medio fresco durante la incubación, por lo que las concentraciones de nutrientes disminuyen y las concentraciones de desechos aumentan con el tiempo. El crecimiento de la población de microbios que se reproducen por fisión binaria en un cultivo discontinuo puede representarse como el logaritmo del número de células viables frente al tiempo de incubación (Willey *et al.*, 2017). La curva de crecimiento resultante tiene cinco fases distintas (Figura 122), que examinamos a continuación.

Figura 122. Curva de crecimiento microbiano en un sistema cerrado.Fuente: Willey *et al.*, 2017.

Fase de latencia

En la fase de latencia hay poca o ninguna división celular. Esta fase puede durar de una hora a varios días. Aquí la población microbiana está involucrada en una intensa actividad metabólica que involucra la síntesis de DNA y enzimas (Betsy y Keogh, 2005). Esto puede ser necesario por una variedad de razones. Las células pueden estar viejas y sin ATP, cofactores esenciales y ribosomas; estos deben sintetizarse antes de que pueda comenzar el crecimiento. El medio puede ser diferente del que el microorganismo estaba creciendo anteriormente. En este caso, se necesitan nuevas enzimas para usar diferentes nutrientes, cuanto menos familiar sea el medio de cultivo mayor será el período de adaptación. Posiblemente los microorganismos han sido alterados y requieren tiempo para recuperarse. Eventualmente, sin embargo, las células comienzan a replicar su DNA, aumentan su masa y se dividen. Como resultado, el número de células en la población comienza a aumentar (Willey *et al.*, 2017).

Fase exponencial o logarítmica

Cuando las bacterias se han aclimatado a su nuevo entorno y sintetizan las enzimas necesarias para utilizar los sustratos disponibles, pueden comenzar la división regular por fisión binaria. Esto conduce al aumento exponencial debido a que las células son más activas metabólicamente. En condiciones óptimas, la población de células se duplicará en un período de tiempo constante y predecible, conocido como el tiempo de generación (duplicación) (Hogg, 2013).

Durante la fase exponencial (log), los microorganismos crecen y se dividen a la velocidad máxima posible dado su potencial genético, la naturaleza del medio y las condiciones ambientales. Su tasa de crecimiento es constante durante la fase exponencial; es decir, están completando el ciclo celular y duplicando su

número a intervalos regulares (Figura 122). La población es más uniforme en términos de propiedades químicas y fisiológicas durante esta fase; por lo tanto, los cultivos en fase exponencial se usan generalmente en estudios bioquímicos y fisiológicos. La tasa de crecimiento durante la fase logarítmica depende de varios factores, incluida la disponibilidad de nutrientes. Cuando el crecimiento microbiano está limitado por la baja concentración de un nutriente requerido, el crecimiento neto final o el rendimiento de las células aumenta con la cantidad inicial del nutriente limitante presente (Willey *et al.*, 2017).

Fase estacionaria

En un sistema cerrado como un cultivo discontinuo, el crecimiento de la población finalmente cesa y la curva de crecimiento se vuelve horizontal (Figura 122). Esta fase estacionaria es alcanzada por la mayoría de las bacterias a un nivel de población de alrededor de 10^9 células/mL. Los cultivos de protistas a menudo tienen concentraciones máximas de aproximadamente 10^6 células/mL. El tamaño final de la población depende de la disponibilidad de nutrientes y otros factores, así como del tipo de microorganismo. En la fase estacionaria, el número total de microorganismos viables permanece constante. Esto puede resultar de un equilibrio entre la división celular y la muerte celular, o la población simplemente puede dejar de dividirse, pero permanecer metabólicamente activa. Una razón por la cual los microorganismos entran en la fase estacionaria es la limitación de nutrientes; Si un nutriente esencial se agota severamente, el crecimiento de la población se ralentizará y finalmente se detendrá. Por lo tanto, la fase estacionaria es similar al crecimiento en entornos oligotróficos. Curiosamente, muchas de las estrategias de supervivencia utilizadas en entornos oligotróficos también son utilizadas por las poblaciones en la fase estacionaria del ciclo de crecimiento (Willey *et al.*, 2017).

Fase de muerte

Las células que crecen en cultivo discontinuo no pueden permanecer en la fase estacionaria indefinidamente. Finalmente entran en una fase conocida como la fase de la muerte (Figura 122). Durante esta fase, el número de células viables disminuye exponencialmente, y las células mueren a un ritmo constante. Se asume que los cambios ambientales perjudiciales como la privación de nutrientes y la acumulación de desechos tóxicos causan daños irreparables a las células. Es decir, incluso cuando las células bacterianas se transfirieran a un medio fresco, no se observa crecimiento celular. Debido a que la pérdida de viabilidad a menudo no estuvo acompañada por una pérdida en el número total de células, se supone que las células murieron, pero no se lisaron. Este punto de vista está siendo debatido actualmente. Hay dos hipótesis alternativas que invocan

un proceso activo durante la fase de muerte. Algunos microbiólogos piensan que algunas células no pueden crecer temporalmente, al menos en las condiciones de laboratorio utilizadas. Se cree que este fenómeno, en el que las células se denominan viables, pero no cultivables (VBNC), es el resultado de una respuesta genética desencadenada en células hambrientas de fase estacionaria. Una vez que las condiciones apropiadas están disponibles (por ejemplo, un cambio en la temperatura o el paso a través de un animal), los microbios VBNC reanudan el crecimiento. Los microorganismos VBNC podrían representar una amenaza para la salud pública, ya que muchos ensayos que evalúan la seguridad de los alimentos y el agua potable se basan en cultivos (Willey *et al.*, 2017).

La segunda hipótesis es la muerte celular programada. En contraste con la hipótesis de VBNC por la cual las células están genéticamente programadas para sobrevivir, la muerte celular programada predice que una fracción de la población microbiana está genéticamente programada para morir después de que cesa el crecimiento. En este caso, algunas células mueren y los nutrientes que pierden permiten el crecimiento eventual de aquellas células de la población que no iniciaron la muerte celular. Las células moribundas son, por lo tanto, “altruistas”: se sacrifican en beneficio de la población en general (Willey *et al.*, 2017).

Fase estacionaria a largo plazo

Los experimentos de crecimiento a largo plazo revelan que después de un período de muerte exponencial, algunos microbios tienen un período largo en el que el tamaño de la población permanece más o menos constante. Esta fase estacionaria a largo plazo (también llamada fase estacionaria extendida) puede durar meses o años (Figura 122). Durante este tiempo, la población bacteriana evoluciona continuamente, de modo que las células que se reproducen activamente son las que mejor pueden usar los nutrientes liberados por sus hermanos moribundos y mejor toleran las toxinas acumuladas. Este proceso dinámico está marcado por sucesivas ondas de variantes genéticamente distintas. Por lo tanto, la selección natural se puede presenciar dentro de un único recipiente de cultivo (Willey *et al.*, 2017).

Matemáticas del crecimiento

El conocimiento de las tasas de crecimiento microbiano durante la fase exponencial es indispensable, debido a que los estudios de tasa de crecimiento contribuyen a la investigación fisiológica y ecológica básica, y se aplican en la industria. Los aspectos cuantitativos del crecimiento de fase exponencial discutidos en este capítulo se aplican a los microorganismos que se dividen por fisión binaria.

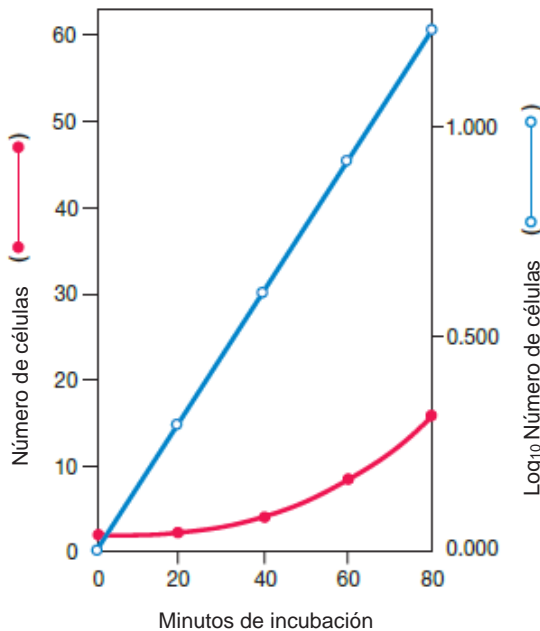
Durante la fase exponencial, cada microorganismo se divide a intervalos constantes. Por lo tanto, la población se duplica en número durante un período de tiempo específico llamado tiempo de generación (duplicación) (g). Esto se puede ilustrar con un ejemplo simple. Suponga que se inocula un tubo de cultivo con una célula que se divide cada 20 min (Tabla 16). La población será de 2 células después de 20 min, 4 células después de 40 min, y así sucesivamente. Debido a que la población se duplica cada generación, el aumento de la población siempre es 2^n donde n es el número de generaciones. El aumento de la población resultante es exponencial; es decir, logarítmico (Willey *et al.*, 2017) (Figura 123).

Tabla 16. Ejemplo de crecimiento exponencial.

Tiempo	Número De divisiones	2^n	Población ($N_0 \times 2^n$)	$\text{Log}_{10} N_t$
0	0	$2^0 = 1$	1	0,000
20	1	$2^1 = 2$	2	0,301
40	2	$2^2 = 4$	4	0,602
60	3	$2^3 = 8$	8	0,903
80	4	$2^4 = 16$	16	1,204

Fuente: Willey *et al.*, 2017.

Figura 123. Crecimiento microbiano exponencial.

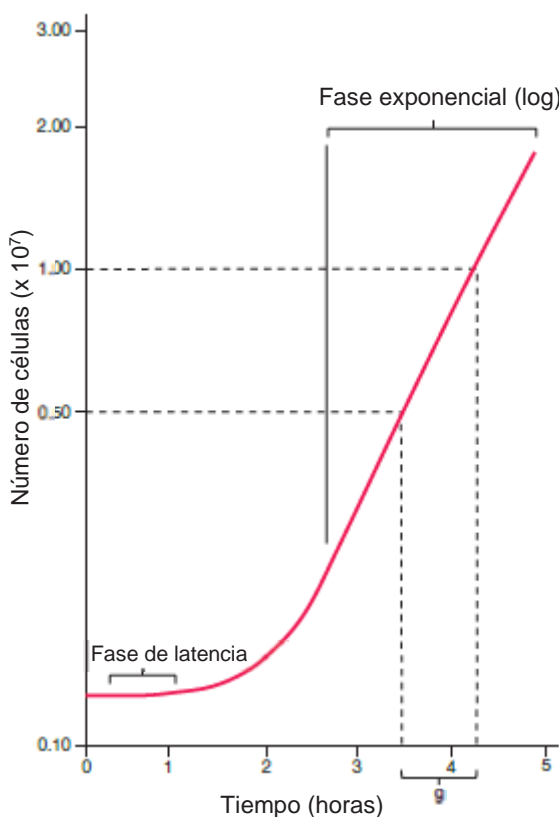


Fuente: Willey *et al.*, 2017.

En la Figura 123 se grafican cuatro generaciones de crecimiento directamente (\bullet — \bullet) y en forma logarítmica (\bullet — \bullet). La curva de crecimiento es exponencial, como lo muestra la linealidad del gráfico de registro.

Las matemáticas del crecimiento durante la fase exponencial se ilustran en la Figura 124, que muestra el cálculo de dos valores importantes. La constante de tasa de crecimiento (k) es el número de generaciones por unidad de tiempo y a menudo se expresa como generaciones por hora. Se puede usar para calcular el tiempo de generación. Como veremos a continuación, el tiempo de generación es simplemente el recíproco de la constante de tasa de crecimiento. El tiempo de generación también se puede determinar directamente a partir de un gráfico semilogarítmico de datos de curva de crecimiento (Figura 124). Una vez hecho esto, se puede usar para calcular la constante de la tasa de crecimiento.

Figura 124. Determinación del tiempo de generación.



Fuente: Willey *et al.*, 2017.

Los tiempos de generación varían notablemente con las especies microbianas y las condiciones ambientales. Varían desde menos de 10 min (0,17 h) hasta varios días. Los tiempos de generación en la naturaleza suelen ser mucho más largos que en los cultivos.

Cálculo de la tasa de crecimiento constante

Sea N_0 = el número de población inicial

N_t = la población en el tiempo t

n = el número de generaciones en el tiempo t

Para poblaciones que se reproducen por fisión binaria

$$N_t = N_0 \times 2^n$$

Resolviendo para n , el número de generaciones, donde todos los logaritmos están en la base 10,

$$\log N_t = \log N_0 + n * \log 2, y$$

$$n = \frac{\log N_t - \log N_0}{\log 2} = \frac{\log N_t - \log N_0}{0,301}$$

La constante de tasa de crecimiento (k) es el número de generaciones por unidad de tiempo (n/t). Así

$$k = \frac{n}{t} = \frac{\log N_t - \log N_0}{0,301t}$$

Cálculo del tiempo de generación (duplicación)

Si una población se duplica, entonces

$$N_t = 2N_0$$

Sustituyendo $2N_0$ en la ecuación constante de la tasa de crecimiento y resolviendo

$$N_t = 2N_0$$

$$k = \frac{\log(2N_0) - \log N_0}{0,301g} = \frac{\log 2 + \log N_0 - \log N_0}{0,301g}$$

$$k = \frac{1}{g}$$

El tiempo de generación es el recíproco de la tasa de crecimiento constante.

$$k = \frac{1}{g}$$

Microbiología ambiental

Definimos “*microbiología ambiental*” como el estudio de microorganismos dentro de todos los hábitats, y sus efectos beneficiosos y perjudiciales en la salud y el bienestar humanos. La microbiología ambiental está relacionada con, pero también es diferente de, la “ecología microbiana”, que se centra en las interacciones de los microorganismos dentro de un entorno como el aire, el agua o el suelo. La principal diferencia entre las dos disciplinas es que la microbiología ambiental es un campo aplicado en el que intentamos mejorar el ambiente y beneficiar a la sociedad. La microbiología ambiental también está relacionada con muchas otras disciplinas. La microbiología ambiental no es solo un campo dinámico de la ciencia; es transformador, cambia constantemente a medida que se descubren nuevos microorganismos y se entienden nuevos aspectos de las actividades microbianas. En última instancia, los microorganismos afectan la calidad de nuestro ambiente, que posteriormente impacta la salud humana pero también los usamos para mejorar el mundo en que vivimos (Pepper *et al.*, 2015).

Fundamentalmente, los microorganismos juegan un papel vital en el reciclaje global de la materia para obtener energía y crecer, liberando así carbono, nitrógeno, fósforo y azufre. El buffet microbiano comprende diversas formas de materiales como plantas y animales muertos, desechos de humanos y animales y restos de comida. Estas interacciones de microorganismos ayudan en el reciclaje de nutrientes y se denominan ciclos biogeoquímicos. Se ha descubierto que los microorganismos sobreviven en condiciones ambientales extremas que a veces son extremadamente difíciles para la supervivencia de otras formas de vida, incluidos los seres humanos. La versatilidad metabólica de estos microorganismos no solo ayuda a eliminar los desechos nocivos del medio ambiente, sino que también impulsa la recuperación de productos importantes durante las exploraciones geológicas (Saxena, 2015).

En realidad, la microbiología ambiental resulta un campo fascinante del que se pueden escribir un número considerable de páginas, pero, dado que el objetivo que se persigue en este capítulo es solo abordar el nivel introductorio

de la microbiología, a continuación, solo se abordarán algunos aspectos relacionados con la biorremediación y la utilización de los microorganismos como biosensores.

BIORREMEDIACIÓN

La biorremediación es el proceso del uso de organismos vivos como plantas (fitorremediación) y microorganismos como bacterias, algas y hongos (remediación microbiana) y sus enzimas para desintoxicar compuestos xenobióticos tóxicos, dentro de los que se incluyen organocloruros sintéticos, como plásticos y pesticidas, y químicos orgánicos naturales, como los hidrocarburos poliaromáticos (HAP) y algunas fracciones de petróleo crudo y carbón. La evolución de nuevas vías metabólicas a partir de los ciclos metabólicos naturales ha permitido que los microorganismos degraden casi todos los diferentes xenobióticos complejos y resistentes que se encuentran en la Tierra. Esta es una nueva alternativa imperativa, eficiente, ecológica y económica, en comparación con las tecnologías de tratamiento convencionales (Das, 2014).

En su sentido más amplio, la biorremediación incluye el tratamiento biológico de aguas residuales, desechos alimenticios y agrícolas, suelos y aguas subterráneas contaminadas, así como también de ecosistemas acuáticos contaminados.

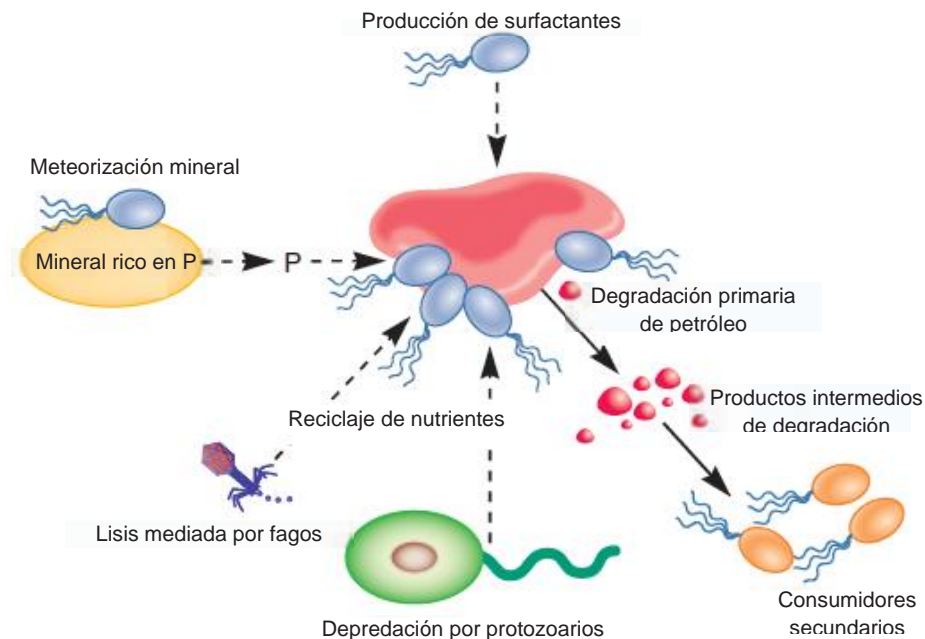
La biorremediación generalmente implica estimular las actividades degradativas de los microorganismos ya presentes en aguas o suelos contaminados. Estas comunidades microbianas existentes generalmente no pueden llevar a cabo procesos de biodegradación a la velocidad deseada debido a factores físicos o nutricionales limitantes. Por ejemplo, la biodegradación puede estar limitada por bajos niveles de oxígeno, nitrógeno, fósforo u otros nutrientes. En estos casos, es necesario determinar los factores limitantes y suministrar los materiales necesarios o modificar el entorno. A menudo, la adición de materia orgánica fácilmente metabolizable, como la glucosa, aumenta la biodegradación de los compuestos recalcitrantes que de otro modo no serían utilizados como fuentes de carbono y energía por los microorganismos. Este proceso es llamado cometabolismo (Willey *et al.*, 2017)

Cualquier microorganismo que se utilice para las prácticas de biorremediación debe poseer el genotipo resistente para el contaminante particular. Además de eso, los microorganismos poseen ciertas características únicas que los hacen más adecuados para dichas prácticas (Stelting *et al.*, 2012).

Las investigaciones más recientes también se centran en toda la comunidad microbiana involucrada en el proceso de biorremediación. El petróleo, que es

una mezcla compleja de moléculas orgánicas, es degradado por una variedad de bacterias (hasta ahora, las arqueas no parecen degradar el petróleo), pero su capacidad para hacerlo está influenciada por las tasas de depredación por virus y protistas, la tasa del reciclaje de nutrientes e incluso la liberación de biosurfactantes por otros microbios (Figura 125).

Figura 125. La degradación del petróleo requiere una comunidad microbiana.



Fuente: Willey *et al.*, 2017.

LOS MICROORGANISMOS COMO BIOSENSORES

Actualmente, los biosensores basados en células enteras se consideran más ventajosos en comparación con los biosensores basados en enzimas, ya que ofrecen un bajo costo y una estabilidad a largo plazo. Un biosensor es un dispositivo analítico que se compone de moléculas biológicas como elemento de reconocimiento con transductor físico y proporciona datos analíticos cuantitativos y semicuantitativos correspondientes a la concentración objetivo. Se han desarrollado numerosos biosensores con alta sensibilidad y precisión aprovechando la alta especificidad y la estrecha interacción entre las biomoléculas y los compuestos objetivo. En general, las enzimas se han explotado amplia-

mente en el desarrollo de biosensores, pero los procesos de aislamiento y purificación de las enzimas son muy costosos, lo que a su vez aumenta el costo del sensor. Las células enteras, por otro lado, parecen ser buenas alternativas a las enzimas, ya que son menos costosas y tienen más estabilidad. La base de un biosensor microbiano es el contacto cercano entre los microorganismos y el transductor, que, generalmente se basa en la inmovilización en el transductor. Por lo tanto, la tecnología de inmovilización es crucial y la selección del método de inmovilización apropiado es muy importante para el desarrollo de un biosensor. Tanto los métodos físicos como químicos de inmovilización son explotados para el desarrollo de un biosensor microbiano. Basado en transductores, los biosensores microbianos pueden clasificarse como electroquímicos, ópticos y otros (Saxena, 2015).

Taller sobre introducción a la microbiología

¿Cuál(es) propiedad(es) podría(n) usarse para distinguir entre un organismo del dominio Bacteria y un organismo en el dominio Eukarya?

¿Cuál es la diferencia fundamental entre protozoarios y microalgas?

La bacteria Staphylococcus sp. es un microorganismo anaerobio facultativo. ¿Qué pasará si intenta cultivar, en laboratorio, células de Staphylococcus sp. en un medio rico en nutrientes en presencia de oxígeno atmosférico?

¿Los protozoos poseen un núcleo celular?, explique.

¿Qué son microorganismos extremófilos?, ¿Qué son las arqueobacterias halófilas, termoacidófilas y metanógenas?

¿En qué entornos viven las bacterias?, ¿Cuáles son las principales funciones ecológicas de las bacterias?

¿Qué son los plásmidos? ¿Cuál es la importancia de los plásmidos para la tecnología del DNA recombinante?

¿Qué son los retrovirus? ¿Cómo se reproducen y cuál es el papel de la enzima transcriptasa inversa?

¿Cuál es la importancia ambiental de la transmisión horizontal y vertical de genes?

¿Se pueden utilizar microorganismos genéticamente modificados para la biorremediación de áreas contaminadas?, argumente su respuesta?

¿Qué es el fenómeno conocido como “marea roja”? ¿Qué daños ambientales puede causar?

¿Cuál es la importancia ecológica de los hongos?

¿Qué son las micorrizas? ¿Cómo se beneficia cada participante en esta interacción ecológica?

¿Pueden algunos microorganismos ser utilizados como bioindicadores de contaminación ambiental?, explique.

¿Existen microorganismos que puedan ser utilizados para la recuperación de ambientes contaminados?, explique.

¿Cuál es la importancia ambiental de la biorremediación?

¿Pueden utilizarse microorganismos para el tratamiento de las aguas residuales?, explique.

¿Qué es la DBO?, ¿Cuál es la importancia de su determinación?

¿Qué es la mixotrofia?, ¿Cuál es la función de los microorganismos mixotróficos en las tramas tróficas microbianas de los lagos?

¿Qué es la corrosión microbiana?, ¿Existen formas de prevenirla?, explique.

¿Por qué la bacteria Escherichia coli es uno de los microorganismos más utilizados en investigaciones científicas?

CAPÍTULO 10

Nociones de botánica

Parecemos comprender en forma innata que estamos firmemente relacionados con el mundo de las plantas. Nos atraen y de alguna manera nos sentimos mejor cuando estamos con ellas. Caminamos entre ellas cuando salimos y las traemos con nosotros cuando podemos. Recuerdo aún a un neoyorquino conflictivo que había cubierto su patio de asfalto y después lo pintó de verde. Los habitantes de departamentos en ciudades de concreto con frecuencia otorgan con cuidado a sus amadas plantas de la ventana un homenaje sorprendente a nuestra relación con ese mundo silencioso.

Olembó, 1991

Botánica

Etimología. Dos palabras griegas están involucradas:

Botane, que significa hierba forrajera o hierba útil.

Phuton, que significa planta en general.

La botánica es el estudio científico de plantas y organismos similares a las plantas. Nos ayuda a entender por qué las plantas son tan vitales para el mundo. Las plantas comienzan la mayoría de las cadenas alimentarias y energéticas, nos proporcionan oxígeno, alimentos y medicamentos. Las plantas se pueden dividir en dos grupos: plantas₁ y plantas₂. Las plantas₁ contienen todos los organismos fotosintéticos que usan luz, H₂O y CO₂ para producir compuestos orgánicos y O₂. Las plantas₁ se definen ecológicamente (en función de su papel en la naturaleza). ¡Algunas plantas₁ pueden ser bacterias o incluso animales! Un ejemplo de esto es una babosa verde, *Elysia chlorotica* (Figura 126).

Figura 126. Babosa verde *Elysia chlorotica* captura cloroplastos del alga *Vaucheria litorea*

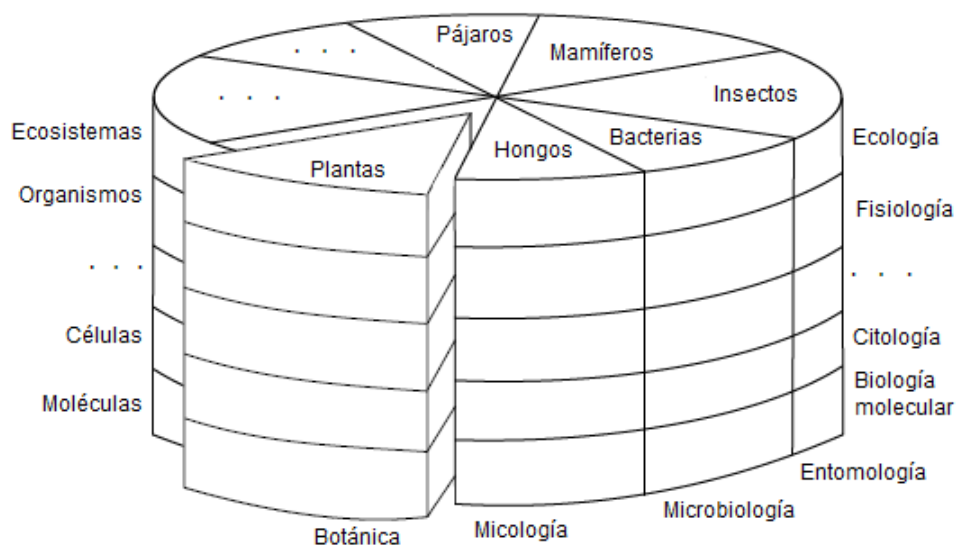


Fuente: Shipunov, 2018.

Las babosas verdes recogen cloroplastos de las algas y las usan durante toda su vida como productores de alimentos. Por lo tanto, las babosas verdes son animales y plantas₁. Las plantas₂ son todos organismos del reino Vegetabilia. Normalmente, las plantas₂ son organismos verdes con tallo y hojas. Podemos definirlos también como eucariotas multitejidos, terrestres y principalmente fotosintéticos. Esta definición es taxonómica (basada en la evolución) (Shipunov, 2018).

Las plantas se pueden entender en varios niveles de organización: (de arriba a abajo) (a) ecosistemas o taxones, (b) poblaciones, (c) organismos, (d) órganos, (e) tejidos, (f) células, (g) orgánulos y (h) moléculas (Figura 127).

Figura 127. Torta de biología en capas:
niveles de organización (izquierda), grupos taxonómicos (arriba),
ciencias de “corte” (abajo) y ciencias de “capa” (derecha)



Fuente: Shipunov, 2018.

La botánica se considera una “ciencia de corte” porque cubre múltiples niveles de organización.

Hernández (2014) indicó que, su experiencia de muchos años como docente de fisiología vegetal, le ha llevado a enfatizar más los aspectos bioquímicos (relacionados con la biología molecular) que son básicos para la comprensión del funcionamiento de las plantas.

A veces se piensa que el estudio de la biología comprende principalmente a la zoología, dejando a la botánica como un complemento, pero eso no es cierto ni mucho menos correcto. La botánica tiene igual importancia que la zoología, la microbiología o la biología celular puesto que éstas conforman un estudio integral de la vida y el conocimiento de las dos ciencias es igualmente importante para conocer “la vida” y comprender las relaciones ecológicas tan estrechas que existen entre ellas (Fontúrbel *et al.*, 2007).

Un estudio profundo del antiguo Reino “vegetal” ha llevado a la separación del mismo en cuatro nuevos reinos, puesto que las características de algunos organismos no permitían seguir agrupándolos como plantas, en sentido estricto. Estos nuevos reinos son: el Reino Protista, el Reino Monera, el Reino Fungi y el Reino Plantae (Kimball, 2008).

REINO VEGETAL (PLANTAE)

Es abrumadora diversidad de organismos vivos, ya que hay más de 2,000,000 de especies (y 300,000 de ellas pertenecen a plantas₂). Múltiples nombres del grupo de plantas₂, que son usados con frecuencia se resumen en la Figura 128.

Figura 128. Clasificación de Plants₂: resumen.



Fuente: Shipunov, 2018.

Clasificación del reino vegetal

Aristóteles aplicaba el método lógico para clasificar a los seres vivos, incluidas las plantas. Pero los escritos de Aristóteles sobre las plantas nunca se hallaron, por lo que la historia de la botánica comienza con uno de sus seguidores, Teofrasto (371 – 287 a. C). Teofrasto básicamente clasificaba a las plantas, según su tamaño, en árboles, arbustos y hierbas. Más tarde, el médico griego Pedanio Dioscórides (circa, 40 – 90 d. C) adquirió grandes conocimientos sobre las plantas medicinales en sus viajes y criticó los ordenamientos alfabéticos que habían realizado sus predecesores alegando que no aportaban demasiada información.

Fue recién en el siglo XIII que comenzaron a abundar las clasificaciones basadas en las características propias de las plantas, como el tallo y más particularmente las flores y los frutos y a crearse nuevas escuelas de botánica en las facultades de medicina europea (Curtis *et al.*, 2008).

Cuando las plantas desarrollaron tejidos y órganos básicos y, por lo tanto, maduraron lo suficiente como para sobrevivir en la tierra, comenzaron a aumentar su diversidad. Todas las plantas estudiadas en este y en los siguientes capítulos pertenecen a plantas₂, o reino Vegetal que se divide en tres filos: Briofita (musgos y parientes), Pteridofita (helechos y aliados) y Spermatofita (plantas de semillas). Las diferencias más notables entre estos phyla radican en la organización de sus ciclos de vida (Shipunov, 2018).

En la Tabla 17 se presenta una agrupación global de las 2 formas de clasificación.

Tabla 17. Clasificación de Plantas₂: esquema detallado

Briofitas		Plantas con semillas (espermatofitas)		
hepáticas (<i>Hepaticae</i>)		Gimnospermas	Plantas con flores (<i>Angiospermas</i>):	
musgos (<i>Bryophyta</i>)			Lirios, monocotiledóneas (<i>Liliidae</i>)	
Hornworts (<i>Anthocerotophyta</i>)				
Pteridofitas		Coníferas (<i>Pinopsida</i>)	Magnoliides (<i>Magnoliidae</i>)	
Licofitas: musgos de club, Musgos espigas, quillworts (<i>Licopodiopsida</i>)	Monilofita (<i>Pteridofita</i>)	Gnetopsida	Rosidos (<i>Rosidae</i>)	
	Colas de caballo (<i>Equisetopsida</i>)			
	Helecho batidor (<i>Psilotopsida</i>)	Cixadas (<i>Cicadopsida</i>)	Dicotiledóneas	
	Helechos de lengua (<i>Ophioglossoides</i>)			
	Helechos gigantes (<i>Marattiopsida</i>)	Ginkgo (<i>Ginkgoopsida</i>)		Asteridos (<i>Asteridae</i>)
	Helechos verdaderos (<i>Pteridopsida</i>)			

Fuente: Shipunov, 2018.

Clases taxonómicas

Las **briófitas** son plantas pequeñas que se distribuyen por toda la tierra, en lugares húmedos en bosques tropicales y templados o a lo largo de suelos húmedos y líneas de flotación. No están estrechamente relacionados con ningún grupo de plantas vivas ni parecen haber sido precursores de ningún grupo de plantas (Lousã *et al.*, 2007).

Las plantas Briofitas tienen predominio de gametofitos, mientras que Pteridofita y Espermatofita tienen predominio de esporofitos (y la principal diferencia entre Pteridofita y Espermatofita es que Epermatofita tiene semillas). Briofita tiene aproximadamente 20,000 especies. No tienen raíces, pero tienen células muertas largas capaces de absorber agua a través del transporte apoplástico, estas células se llaman células rizoides. Su esporofito se reduce a esporogón, que es simplemente un esporangio con seta (tallo), y generalmente es parasitario. El gametofito de las briófitas comienza su desarrollo a partir de un protonema, hilo de células. Las Briofitas son poiquilohídricas; pasan por deshidratación o una concentración extremadamente baja de agua sin ningún daño fisiológico grave a la planta (Shipunov, 2018).

El musgo de las turberas del género *Sphagnum* cubre el 1% de la superficie de todo el mundo y se utiliza como sustrato para el cultivo de plantas en macetas, porque pueden retener una cantidad de agua de 20 a 30 veces su peso. Son relativamente pequeñas, por lo habitual de menos de 20 cm de altura y forman “almohadillas” o tienen un aspecto plumoso con gametofitos ramificados y esporofitos que nacen lateralmente. Por lo general se fijan al sustrato por medio de rizoides, células individuales alargadas o filamentos celulares, ya que no tienen raíces verdaderas. En las pequeñas hojas de gametofito ocurre la fotosíntesis. Estas estructuras carecen de los tejidos especializados que tienen las hojas “verdaderas” y presentan solo el grosor de una o unas pocas capas de células. Los esporofitos crecen de forma erguida por divisiones que se producen en el extremo apical. Como los líquenes, las briofitas son indicadores de la contaminación del aire (Curtis *et al.*, 2008).

Se pueden encontrar musgos en todos los continentes, desde la tundra ártica hasta los trópicos, desde el desierto hasta la alta montaña. Son particularmente abundantes y diversos en las selvas templadas y las selvas tropicales. Pocos son acuáticos. A menudo colonizan troncos y ramas. Muchos viven en lugares pobres en nutrientes (rocas, troncos, techos, etc.) donde las plantas no pueden crecer porque no solo son insensibles al frío, sino que sobreviven a una sequía severa. Junto con los líquenes, se encuentran entre las plantas que primero colonizan estos sitios, extrayendo nutrientes del agua de lluvia, que durante la

escorrentía de las rocas arrastra pequeñas cantidades de sales. Contribuyen a la biodiversidad vegetal. Acumula carbono (C). Son sensibles a la contaminación del aire y están ausentes en áreas muy contaminadas. Hay musgos endémicos (áreas geográficas limitadas). Presentan interacción con invertebrados. (Lousã *et al.*, 2007).

Los musgos se conocen como el “callejón evolutivo sin salida” porque su gametofito poiquilohídrico requiere agua para la fertilización y no tiene un sistema de raíces; Esto restringe el tamaño y requiere un crecimiento denso. Sin embargo, si los órganos sexuales están cerca de la superficie del suelo, entonces el esporogón parásito no crecería lo suficientemente alto y, en consecuencia, no podría distribuir eficazmente las esporas con el viento (Shipunov, 2018).

Las **Pteridofitas**, helechos y aliados, tienen aproximadamente 12.000 especies y seis clases: *Lycopodiopsida*, *Equisetopsida*, *Psilotopsida*, *Ophioglossopsida*, *Marattiopsida* y *Pteridopsida*. Tienen un ciclo de vida espórico con predominio de esporofitos, mientras que sus gametofitos a menudo se reducen a prótalos, una pequeña planta parecida a un cuerno de abeja. Otra variante frecuente es el gametofito micoparasitario subterráneo. Las pteridofitas (con una excepción) tienen raíces verdaderas. La mayoría de ellos tienen tejidos vasculares y son homoiohídricos. Es por eso que las plantas de semillas junto con los helechos tienen un nombre de plantas vasculares. Los esporofitos de Pteridofita siempre comienzan su vida a partir de un embrión ubicado en el gametofito. Si bien las pteridofitas tienen xilema y floema verdaderos, no han desarrollado un engrosamiento secundario (Shipunov, 2018).

Las **Espermatofitas**, plantas con semillas, consisten en aproximadamente 1,000 especies de no angiospermas (gimnospermas) y aproximadamente 250.000 especies de angiospermas. Tienen un ciclo de vida espórico con predominio de esporofitos y semillas. El gametofito se reduce a células dentro del óvulo o grano de polen. Los machos tienen un número mínimo de células de tres y las hembras de cuatro. Las antedirías están ausentes y en las plantas con flores (Angiospermae) y Gnetopsida también se reduce la arquegonia. El esporofito siempre comenzará como un embrión ubicado dentro del tejido nutricional, el endospermo₁, que es el gametofito femenino o en el endospermo₂. Los espermatofitos tienen yemas axilares (yemas en las axilas de las hojas). Al igual que los helechos, son megafilicos y homoiohídricos, y tienen un engrosamiento secundario. Grupos más altos de plantas con semillas perdieron espermatozoides flagelados y desarrollaron tubos de polen. Las clases de espermatofita son *Ginkgoopsida*, *Cycadopsida*, *Pinopsida*, *Gnetopsida* y *Angiospermae* (Shipunov, 2018).

Subclases taxonómicas

Debido a que la clase angiospermas comprende una muy rica diversidad de plantas, los botánicos la dividen en dos subclases: monocotiledóneas y dicotiledóneas.

Como ocurre en la actualidad con muchos otros grupos, las denominaciones de mono y dicotiledóneas están en discusión. El término dicotiledóneas de la clasificación tradicional está cayendo lentamente en desuso. Esto se debe entre otras razones, a que muchas especies consideradas monocotiledóneas presentan también características de dicotiledóneas y viceversa ya que algunos grupos presentan más de dos cotiledones. A pesar de esto, se ha decidido mantener las denominaciones monocotiledóneas y dicotiledóneas hasta que se establezca un consenso más general en los ambientes académicos acerca de cómo denominar a estos grupos de plantas. En la actualidad, las angiospermas incluyen no solo a las plantas con flores conspicuas, sino también a los grandes árboles de madera dura, a todos los frutales, las hortalizas, las hierbas, y a los granos y los forrajes, componentes básicos de la dieta humana y base de la economía agrícola mundial (Curtis *et al.*, 2008).

TEJIDOS VEGETALES

Las células de las plantas no son todas iguales y por el contrario presentan muy variadas características y por ello se las puede agrupar en tipos de células. Estos tipos de células no suelen encontrarse aisladas, sino más bien agrupadas para así cumplir una función específica dentro del organismo. Estas agrupaciones de células con semejantes características y con un propósito común dentro del organismo se denominan tejidos (Fontúrbel *et al.*, 2007).

Los tejidos vegetales pueden ser muy diferentes de grupo en grupo de plantas, pero para no entrar en excesiva complejidad solo se verán, a continuación, los principales tejidos de las plantas “superiores”, es decir, de las plantas vasculares (Fontúrbel *et al.*, 2007).

- Tejido meristemático
- Tejidos epidérmicos
- Tejidos fundamentales
- Tejidos conductores
- Otros tejidos.

Tejido meristemático

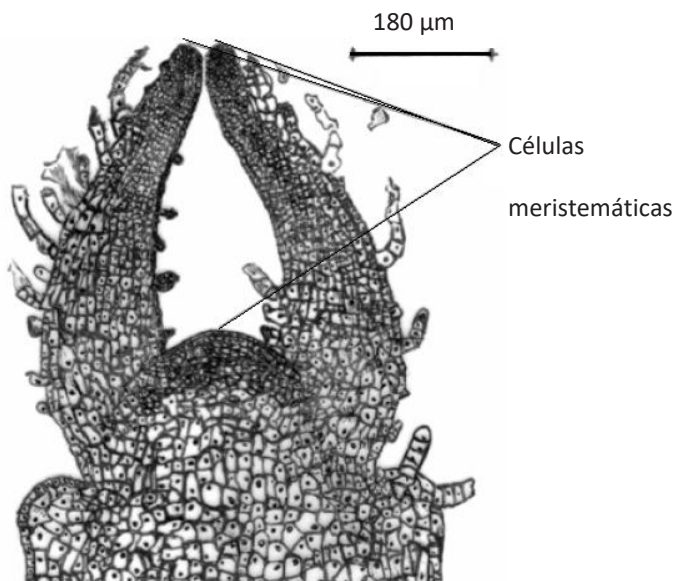
Los tejidos meristemáticos están formados por células pequeñas de pared delgada con núcleos grandes, sin vacuolas o, en todo caso pocas. Su principal

función consiste en crecer, dividirse y diferenciarse en todos los demás tipos de tejido (Villegas, 2002).

El crecimiento de las plantas requiere centros de desarrollo que son meristemos. Los meristemos apicales son centros de desarrollo de plantas ubicados en los extremos de las raíces (RAM) y tallos (SAM). Producen meristemos intermedios (como el procambium) que forman todos los tejidos primarios. El meristemo lateral o cambium se origina en el procambium, que a su vez se origina en meristemos apicales. Suele surgir entre dos tejidos vasculares y sus funciones principales son el engrosamiento y la producción de tejidos vasculares secundarios. Otros meristemos incluyen: intercalares que alargan los tallos del “medio”, marginales que son responsables del desarrollo de la hoja y reparan los meristemos que surgen alrededor de las heridas, también controlan la reproducción vegetativa (Shipunov, 2018).

Los meristemas que se encuentran en las partes terminales de las raíces, tallos y en las axilas formando las yemas axilares, se denominan en su conjunto meristemas apicales (Figura 129). La división de las células de los meristemas apicales determina un crecimiento de la planta en longitud. Este crecimiento es a lo que se denomina crecimiento primario (Fontúrbel *et al.*, 2007).

**Figura 129. Corte longitudinal de un meristemo apical.
Las zonas más oscuras son las de mayor actividad mitótica**



Fuente: Fontúrbel *et al.*, 2007.

Tejidos epidérmicos

La epidermis es un tejido complejo compuesto por células epidérmicas y estomas. Sus funciones principales son transpiración, intercambio de gases y defensa. La epidermis incluye células epidérmicas típicas, estomas rodeadas de células protectoras (también opcionalmente con células subsidiarias) y tricomas. Casi todas las células epidérmicas están cubiertas con una cutícula impermeable, rica en lignina y ceras (Shipunov, 2018). Esta cutícula es llamada cutina, y para el caso de las hojas evita la pérdida de agua a través de su superficie.

Tejidos fundamentales

Los tejidos fundamentales forman la gran masa del cuerpo de la planta, incluidas las partes blandas de la hoja, el meollo y corteza de tallos y raíces, además de las partes blandas de flores y frutos; sus principales funciones son la producción y almacenamiento de alimentos. El tejido fundamental más sencillo, el parénquima, está formado de células de pared delgada y una capa fina de citoplasma en torno a una vacuola central. El clorénquima es un parénquima modificado que contiene los cloroplastos donde tiene lugar la fotosíntesis. Las células del clorénquima, poco apretadas, forman casi todo el interior de las hojas y algunos tallos. Se caracterizan por paredes celulares delgadas, vacuolas grandes y presencia de cloroplastos. En algunos tejidos fundamentales los bordes de las células están engrosados para servir de sostén a la planta. Este tejido llamado colénquima se extiende inmediatamente debajo de la epidermis de los tallos y el pecíolo de las hojas. Todavía en otro tipo, el esclerénquima, toda la pared celular aumenta de espesor considerablemente. Estas células que suministran sostén y resistencia mecánica, se encuentran en muchos tallos y raíces. A veces adoptan la forma de fibras delgadas y largas. Las células de esclerénquima fusiforme, llamadas fibras del liber, se encuentran en el floema de muchos tallos. En las cáscaras duras de las nueces hay células redondas de esclerénquimas, las cuales son llamadas células pétreas (Viljee, 2002).

El sistema fundamental está formado por tres tipos de tejidos: parénquima, colénquima y esclerénquima.

Parénquima

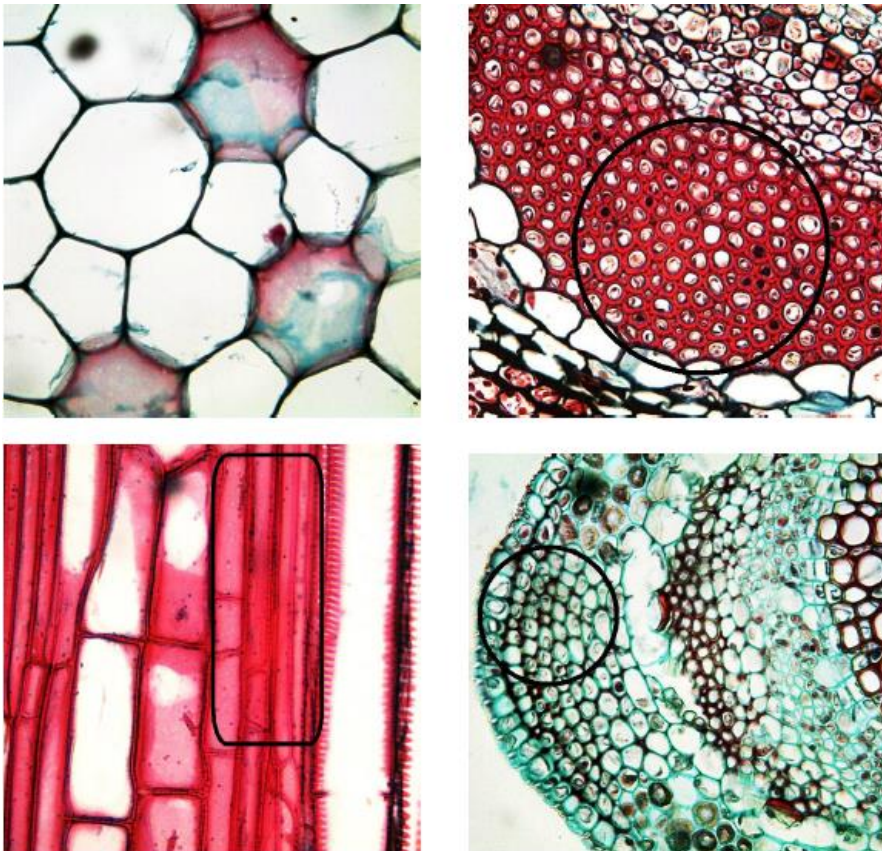
El parénquima (Figura 130) son células esféricas alargadas con una delgada pared celular primaria. Es un componente principal de los órganos de las plantas jóvenes. Las funciones básicas del parénquima son la fotosíntesis y el almacenamiento. Las células del parénquima están muy extendidas en el cuerpo de la planta. Llenan la hoja, frecuente en la corteza del tallo y la médula y es un componente de los tejidos vasculares complejos. A diferencia del parénquima

(que es un tejido simple), la epidermis es un tejido complejo compuesto de células epidérmicas y estomáticas. Sus funciones principales son transpiración, intercambio de gases y defensa (Shipunov, 2018).

Colénquima

El colénquima (Figura 130) es un tejido de soporte vivo que tiene células alargadas y una pared celular primaria gruesa. Su función principal es el soporte mecánico de tallos y hojas jóvenes a través de turgencia (Shipunov, 2018).

Figura 130. De izquierda a derecha, de arriba a abajo: parénquima, esclerenquima (secciones transversales y longitudinales) y colénquima. Primeras tres fotos del tallo de Helianthus, cuarto del tallo de Medicago. Aumento x 400



Fuente: Shipunov, 2018.

Esclerenquima

El esclerenquima (Figura 130) es un tejido de soporte muerto que consiste en fibras largas o células cortas parecidas a cristales. Cada célula tiene una pared secundaria gruesa que es rica en lignina. Su función principal es el soporte de los órganos de plantas más antiguas y también el endurecimiento de diferentes partes de las plantas (por ejemplo, hacer que la fruta no sea comestible antes de la madurez para que nadie la tome antes de que las semillas estén listas para distribuirse). Sin esclerenchyma, si una planta no está regada, las hojas se caerán porque las vacuolas disminuirán de tamaño, lo que disminuye la turgencia. Las fibras dentro del floema a veces se consideran como un esclerenquima separado (Shipunov, 2018).

Los términos “parénquima” y “esclerenquima” se usan frecuentemente de dos maneras: primero, para nombrar tejidos (o incluso clases de tejidos) que se producen en múltiples lugares del cuerpo de la planta, y segundo, para nombrar los tipos de células que son componentes de tejidos. Por lo tanto, es posible decir “parénquima del tallo”, “parénquima de la médula del tallo”, “parénquima del xilema” e incluso “el mesófilo foliar es un parénquima” (Shipunov, 2018).

Tejidos conductores

Acercas de los tejidos conductores o tejidos vasculares, se puede afirmar que tanto el xilema como el floema están formados por células parenquimáticas, que almacenan alimento y agua, y también por células de conducción y fibras de sostén.

El xilema, transporta agua y sales minerales del suelo a las partes del área, donde la producción de alimentos ocurre a través de la fotosíntesis, mientras que el floema conduce los productos de la fotosíntesis a las otras partes de la planta. El xilema también trajo otro beneficio a estas plantas: sus células, llamadas traqueidas, son alargadas, de paredes gruesas y rígidas por una sustancia llamada lignina, lo que permite una conducción de agua más eficiente y proporciona elevación interna, lo que hace que las plantas crecen considerablemente en altura. El aumento de tamaño ayudó a la búsqueda y la competencia por la luz solar y la dispersión de esporas. Por lo tanto, la aparición de tejidos conductores y la lignificación del xilema, junto con varias adaptaciones para la existencia en el entorno terrestre, permitieron el éxito en la conquista y el dominio de este entorno (Ferreira *et al.*, 2015).

El otro tejido, el floema, que, es el encargado del transporte de sustancias a través de largas distancias, entre distintas zonas de la planta. Los elementos conductores del floema son las células cribosas asociadas con células acompañantes (Curtis *et al.*, 2008). El floema generalmente ocurre adyacente o justo

al lado del xilema, con el xilema mirando hacia la parte interna de la planta y el floema mirando hacia la parte externa de la planta. Las funciones principales del floema son el transporte de azúcares y el soporte mecánico. Los cuatro tipos de células del floema son: células del tubo de tamiz, células compañeras, fibras (las únicas células muertas en el floema) y parénquima. Las células del tubo de tamiz de las plantas con flores tienen citoplasma que fluye a través de perforaciones (placas de tamiz) entre las células, pero no contienen núcleos. Las células compañeras harán proteínas para ellos. Sin embargo, en las gimnospermas y en las plantas más “primitivas” no hay células compañeras en absoluto, por lo que las células del tubo de tamiz contienen núcleos. Esto es comparable a los glóbulos rojos en los vertebrados: mientras que los mamíferos los tienen anucleados, los eritrocitos de otros vertebrados contienen núcleo. El floema secundario generalmente tiene más fibras que el floema primario (Shipunov, 2018).

La Tabla 18 resume las diferencias entre xilema y floema.

Tabla 18. Diferencias entre xilema y floema

	Xilema	Floema
Contiene principalmente	Células muertas.	Células vivas
Transporta	Agua	Azúcar
Dirección	Arriba	Abajo
Biomasa	Grande	Pequeña

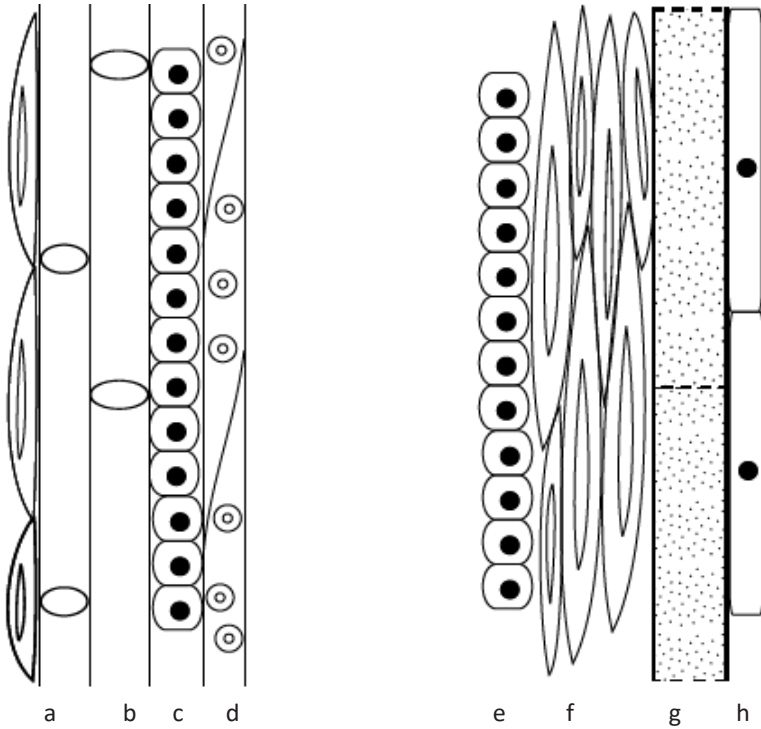
Fuente: Shipunov, 2018.

Las células de los vasos conductores se ilustran en la Figura 131.

Otros tejidos

Los tejidos secretores se extienden por todo el cuerpo de la planta, concentrándose en hojas y tallos jóvenes. Estos tejidos pueden secretar látex, aceites volátiles, moco y otras sustancias químicas. Sus funciones pueden ser atracción o repulsión, comunicación o defensa, y muchas otras. Además de los tejidos, el cuerpo de la planta puede contener idioblastos, células que son bastante diferentes de las células circundantes. Los Idioblastos son utilizados para la acumulación de compuestos inusuales (y posiblemente peligrosos) como mirosinasa, glucosinolatos que dividen proteínas en azúcares e isotiocianato tóxico (aceite de mostaza). Usamos aceite de mostaza como especia, pero para la planta, funciona como un arma química binaria contra los herbívoros de insectos: cuando los idioblastos que contienen mirosinasa están dañados, el aceite de mostaza mata a los insectos dañinos. Entre las plantas, todo el orden Brassicales de rosidos es capaz

Figura 131. Células de xilema (izquierda, a – d) y floema (derecha, e – h): a fibras, b vasos con perforaciones abiertas, c parénquima, d traqueidas con hoyos, e parénquima, f fibras, g tubos de cribado, h células acompañantes



Fuente: Shipunov, 2018.

de producir mirosinasa, los ejemplos son diferentes coles (*Brassica* spp.), Papaya (*Carica*), rábano picante (*Moringa*) y muchos otros (Shipunov, 2018).

PARTES DE UNA PLANTA VASCULAR

Los vegetales superiores se suelen dividir en las siguientes partes: Hojas, tallos, raíces, flores y frutos.

La hoja

Una hoja es un órgano fotosintético lateral del brote con crecimiento restringido. Sus funciones son fotosíntesis, respiración, transpiración y síntesis de productos químicos secundarios. Las características de una hoja (es decir, los

caracteres que ayudan a distinguirla) incluyen tener un brote en la axila, no crecer por el ápice, no producen nuevas hojas o brotes y tienen una morfología jerárquica (Shipunov, 2018).

Morfología de la hoja

Morfología significa características estructurales externas bien visibles, mientras que la anatomía necesita herramientas como un microscopio y/o bisturí. Las hojas son muy importantes en la morfología de las plantas (Shipunov, 2018).

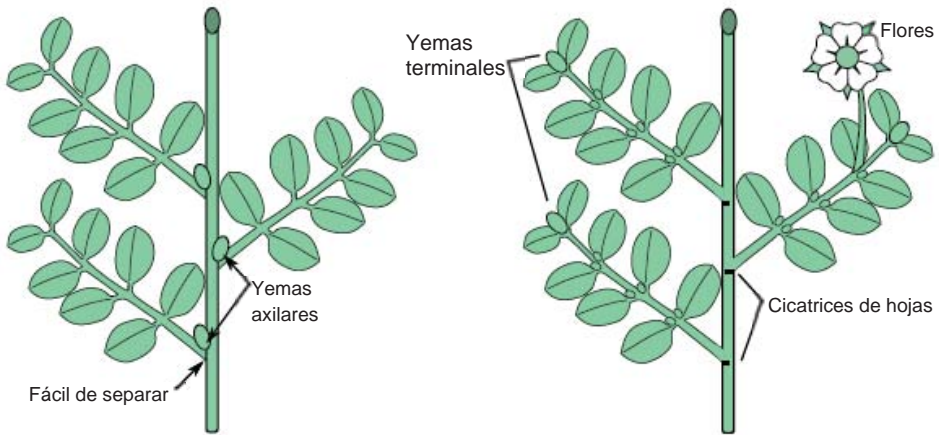
Por lo general las hojas son anchas y planas, para presentar la máxima superficie a la luz solar y para que sirva de intercambio de gases, O₂, CO₂ y vapor de agua (Villem, 2002).

La ancha porción plana de una hoja es la **lámina**; el pedúnculo que une la lámina al tallo es el **peciolo**. Algunas hojas también tienen **estípulas**, que son protuberancias parecidas a hojas usualmente presentes en pares en la base del peciolo. Algunas hojas no tienen peciolo (esto es: las láminas se adhieren directamente al tallo) o estípulas; se dice que las hojas sin peciolo son **sésiles** (Solomon *et al.*, 2015).

En total, las plantas son organismos fractales, como el triángulo de Sierpinski. Todos los fractales son autosimilares, y las plantas no son la excepción. La auto-similitud, o “efecto muñeca rusa” significa que casi todas las partes de la planta pueden ser parte del complejo más grande, este más grande, la parte de un sistema aún más grande, y así sucesivamente. Esto es lo que vemos en las hojas como niveles de jerarquía. Las hojas simples tienen solo un nivel de jerarquía, mientras que las hojas compuestas tienen dos o más niveles de jerarquía. Las hojas compuestas a veces se mezclan con ramas, pero hay muchas otras características que permiten distinguirlas (Shipunov, 2018) (Figura 132).

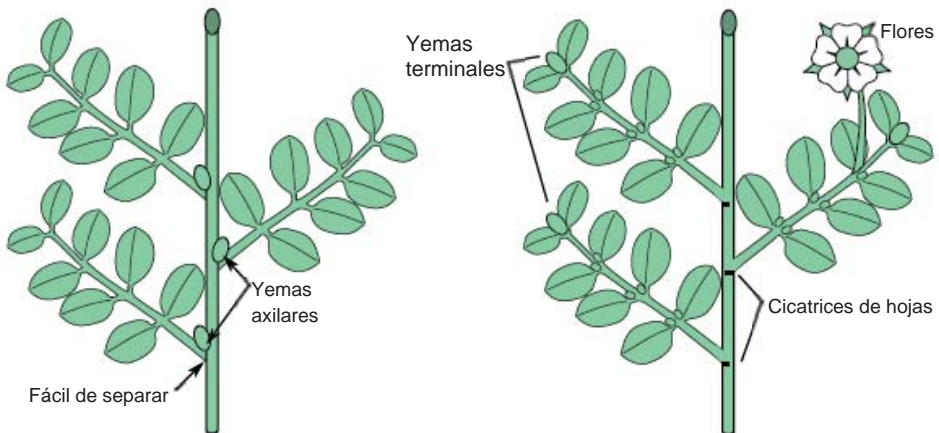
Para describir hojas, siempre se debe tener en cuenta el nivel de jerarquía como “en el primer nivel de jerarquía, la forma es ..., en el segundo nivel de jerarquía, la forma es ...” Como se mencionó anteriormente, jerarquía de hojas es similar a las muñecas rusas: cada muñeca más pequeña tiene una muñeca más grande (el siguiente nivel jerárquico) afuera. Por ejemplo, si la hoja es compuesta (consta de múltiples folíolos), la forma general de la misma podría ser, por ejemplo, redonda (circular), pero la forma de los folletos individuales de la misma hoja podría ser ovalada (Figura 133). Como resultado, la descripción dirá que en el primer nivel de jerarquía la hoja es ovada, y en el tercer nivel, circular (Shipunov, 2018).

Figura 132. Cómo distinguir las hojas compuestas (izquierda) de las ramas (derecha)



Fuente: Shipunov, 2018.

Figura 133. Hojas con uno, dos y tres niveles de jerarquía. Tenga en cuenta que la última hoja es ovada en el primer y segundo nivel, pero circular en el tercer nivel de jerarquía



Fuente: Shipunov, 2018.

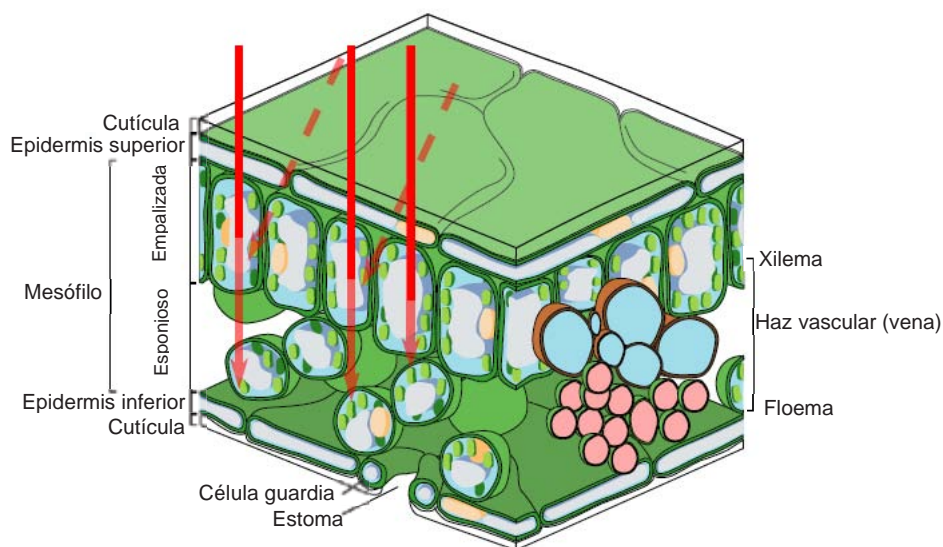
Las hojas de follaje son los más variables de los órganos vegetales, tanto que los biólogos vegetales crearon terminología específica para describir sus formas, márgenes (bordes), patrones de venas y la forma en que se adhieren a los tallos. Dado que cada hoja es característica de la especie en la que crece,

muchas plantas pueden identificarse por sus hojas solas. Las hojas pueden ser redondas, con forma de aguja, en forma de escama, cilíndricas, con forma de corazón o de abanico, o delgadas y estrechas. Varían en tamaño desde las que pertenecen a la palmera rafia (*Raphia ruffia*), cuyas hojas con frecuencia crecen a más de 20 m de largo, hasta las de las *Wolffia*, cuyas hojas son tan pequeñas que 16 de ellas puestas extremo con extremo solo medirían 2,5 cm (Solomon *et al.*, 2015).

Anatomía de la hoja

Anatómicamente, las hojas consisten en epidermis con estomas, mesófilos (tipo de parénquima) y haces vasculares o venas. El mesófilo, a su vez, tiene empalizada y variantes esponjosas. El mesófilo de la empalizada se encuentra en la capa superior y sirve para disminuir la intensidad de la luz solar para el mesófilo esponjoso, y también atrapa los rayos solares inclinados. El mesófilo de empalizada consiste en células largas, delgadas y bien dispuestas con cloroplastos principalmente a lo largo de los lados. Las células mesofílicas esponjosas están más o menos compactas, son redondeadas y tienen múltiples cloroplastos (Figura 134) (Shipunov, 2018).

Figura 134. Anatomía de la hoja



Fuente: Shipunov, 2018.

Formas ecológicas de plantas

Cuando las plantas se adaptan a las condiciones ambientales particulares, las hojas generalmente responden primero. Por el contrario, uno puede estimar la ecología de la planta simplemente mirando sus hojas. En cuanto al agua, hay cuatro tipos principales de plantas: xerófitas, mesófitas, higrófitas e hidrófitas. Las xerófitas se adaptan al agua escasa, podrían ser esclerófitas (generalmente con hojas espinosas y/o ricas en esclerénquima) y suculentas (con tallos u hojas que acumulan agua). Los mesófitos son plantas típicas que se adaptan al agua regular. Los higrófitos viven en ambientes constantemente húmedos, sus hojas se adaptan a la alta transpiración y, a veces, incluso a la guttación (excreción de gotas de agua). Los hidrófitos crecen en el agua, sus hojas se disecan con frecuencia para acceder a más gases disueltos en el agua, y sus pecíolos y tallos tienen canales de aire para suministrar gases a los órganos submarinos (Shipunov, 2018).

En cuanto a la luz, las plantas pueden ser esciófitas o heliófitas. Las esciófitas prefieren la sombra a la luz del sol, sus hojas contienen principalmente mesófilo esponjoso. Los heliófitos prefieren el sol pleno y, por lo tanto, tienen hojas llenas de mesófilo de empalizada. El grupo intermedio son las plantas de “sombra parcial”. Los halófitos, los halófitos de nitrato, los oxilofitos y los calcicoles son grupos ecológicos adaptados a la presencia excesiva de productos químicos particulares. Las plantas halófitas son frecuentes, se acumulan (y se parecen a las suculentas), excretan o evitan (que se parece a la esclerofita) cloruro de sodio (NaCl). Crecen en lugares salados: costas marinas, desiertos de sal y praderas solonetas. Las plantas halófitas de nitrato crecen en suelos ricos en NaNO_3 . Los oxilofitos crecen en suelos ácidos, mientras que los calcicoles crecen en suelos básicos de tiza ricos en CaCO_3 (Shipunov, 2018).

Las hojas también reflejarán adaptaciones al sustrato, formas ecológicas llamadas psamófilas (crecen en la arena), petrofitos (crecen en las rocas) y reofitos (crecen en manantiales rápidos). Las últimas plantas con frecuencia tienen serias simplificaciones en su plan corporal, sus hojas y tallos a menudo se reducen para formar un cuerpo similar al tálamo. Las plantas parásitas pueden clasificarse en micoparásitos, hemiparásitos y fitoparásitos. Las plantas micoparasitarias se alimentan de hongos del suelo, las plantas fitoparasitarias son parásitos de la raíz de la planta o parásitos del tallo de la planta que carecen de clorofila y fotosíntesis. Las plantas hemiparasitarias son aquellas que todavía tienen cloroplastos, pero que toman la mayor parte del agua e incluso los compuestos orgánicos de la planta hospedadora (como el muérdago, *Viscum*) (Shipunov, 2018).

El tallo

El tallo es un órgano axial de brote. Tiene funciones de soporte, transporte, fotosíntesis y almacenamiento. El tallo tiene estructura radial, no tiene pelos radiculares y otros crecen continuamente (Shipunov, 2018).

El tallo que en el árbol comprende el tronco, las raíces principales y las secundarias, es el eslabón de enlace entre las raíces, por donde el agua y los minerales penetran a la planta, y las hojas, que elaboran el alimento. Hay tres tejidos fundamentales en el tallo que va creciendo: el protonema, que forma la epidermis; el meristema fundamental, que forma el parénquima de la médula y la corteza, y el procambium, que se diferencia en el xilema y el floema y, en dicotiledóneas, en el cambium de los haces vasculares. En las dicotiledóneas los haces vasculares están dispuestos en círculo, pero en las monocotiledóneas de forma bastante uniforme por todo el tallo (Viljee, 2002).

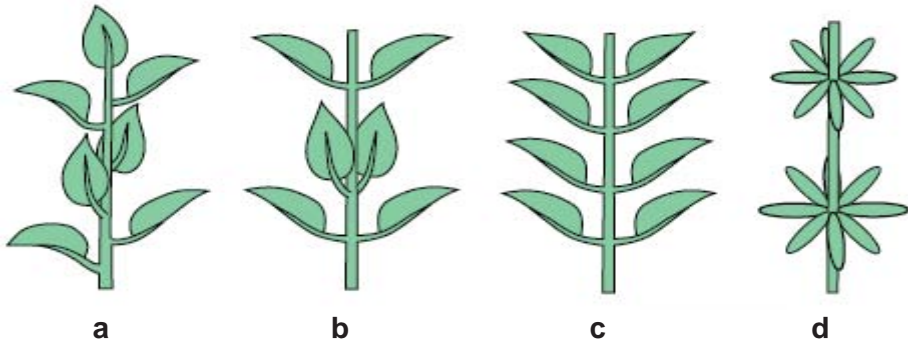
Los tallos vegetales pueden ser herbáceos o leñosos. Los tallos herbáceos, blandos, verdes y más bien delgados, caracterizan las plantas llamadas anuales. Estas nacen de la semilla, se desarrollan, florecen y producen nuevas semillas en un año, para morir antes del invierno siguiente. Otro tipo de plantas herbáceas son las bienales, cuyo ciclo de crecimiento comprende dos periodos. En el primero la planta crece y almacena alimento en la raíz. Luego, la parte superior del vegetal muere y en el segundo periodo, es reemplazada por otro tallo que produce semillas. Las zanahorias y remolachas son ejemplos de estos ciclos. Las plantas de tallo tierno y frágil cuyo sostén se debe principalmente a presión de turgencia, se llaman hierbas. Las plantas leñosas perennes son muy diferentes de las anuales y bienales herbáceas; viven más de dos años y tienen tallo grueso o tronco, cubierto de una capa de corcho. Un árbol es una planta perenne de tallo leñoso que crece bastante antes de ramificarse y por lo tanto tiene tallo principal o tronco. Un arbusto es una planta perenne leñosa con varios tallos de tamaño relativamente igual (Viljee, 2002).

Morfología del tallo

La morfología del tallo es simple. Sus componentes son nodos (lugares donde las hojas están/estaban unidas) y entrenudos, largos o cortos (en el último caso, la planta a veces parece no tener tallo, en forma de roseta). Los tallos son diferentes según el tipo de filotaxis (Figura 135). La filotaxis se refiere a la disposición de las hojas. Si hay una hoja por nodo, es una disposición en espiral (alterna). Dos hojas por nodo significa disposición opuesta. Las hojas opuestas pueden estar todas en el mismo plano o cada par puede girar a 90°. Si hay más de dos hojas por nodo, es una disposición en espiral, y cada espiral también

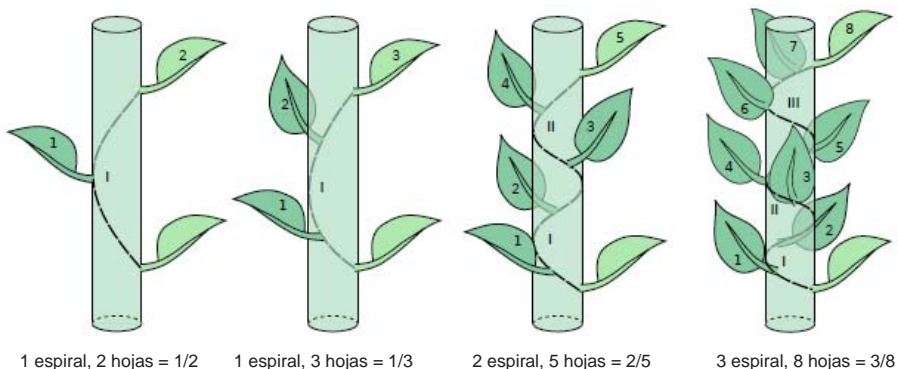
puede rotar. Cada tipo de filotaxis espiral tiene su propio ángulo de divergencia. Múltiples tipos de disposición de hojas en espiral siguen principalmente la secuencia de Fibonacci: $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$, $\frac{3}{8}$, $\frac{5}{13}$, $\frac{8}{21}$, ... Esta secuencia de números hecha con una regla simple: en cada fracción siguiente, el numerador y el denominador son sumas de dos numeradores y denominadores anteriores, respectivamente. La secuencia parece bastante teórica, pero sorprendentemente, es totalmente aplicable a la ciencia de las plantas, es decir, a diferentes tipos de filotaxis espiral (Figura 136) (Shipunov, 2018)

Figura 135. Tipos de filotaxis (disposición de las hojas): a espiral (alterna), b y c opuesta, d en espiral.



Fuente: Shipunov, 2018.

Figura 136. Cuatro primeros tipos de Fíbotacci de filotaxis en espiral: $\frac{1}{2}$, $\frac{1}{3}$, $\frac{2}{5}$ y $\frac{3}{8}$.



Fuente: Shipunov, 2018.

La raíz

La raíz es una última innovación en la anatomía de las plantas vegetativas. Muchas plantas “primitivas” (todos los musgos e incluso algunos helechos como *Psilotum*) están desprovistas de raíces; Algunas floraciones de plantas acuáticas como la lenteja de agua sin raíces (*Wolffia*) o la cola de mapache (*Ceratophyllum*) también han reducido sus raíces. Sin embargo, las grandes plantas homoiohídricas necesitan el suministro constante de agua y minerales, y este desafío evolutivo se respondió con la aparición del sistema de raíces. La raíz es un órgano axial de plantas con crecimiento geotrópico. Una de las funciones de la raíz es suministrar el anclaje del cuerpo de la planta en el suelo o en varias superficies. Otras funciones incluyen absorción y transporte de agua y minerales, almacenamiento de alimentos y comunicación con otras plantas (Shipunov, 2018).

Morfología de la raíz

Hay dos tipos de sistemas de raíces. El primero es un sistema de raíces fibrosas que tiene múltiples raíces grandes que se ramifican y forman una masa densa que no tiene una raíz primaria visible (“parecida a la hierba”). El otro es el sistema de raíz de derivación, que tiene una raíz principal que se ramifica en raíces laterales (“en forma de zanahoria”). Además de tener diferentes sistemas, existen diferentes tipos de raíces: la raíz primaria que se originó en la raíz de la plántula, las raíces secundarias (laterales) se originan en las raíces primarias y las raíces adventicias se originan en los tallos (a veces también en las hojas), el ejemplo son las raíces de apoyo de tornillo del pino (*Pandanus*) (Shipunov, 2018).

Las raíces emplean muchas modificaciones diferentes que ayudan a proteger, interactuar y almacenar. Por ejemplo, las raíces de las plantas parásitas se modifican en haustorios que se hunden en el tejido vascular de una planta hospedadora y viven del agua y los nutrientes de dicha planta.

Las raíces de los manglares (plantas que crecen en los pantanos costeros oceánicos) se modifican con frecuencia en raíces aéreas de apoyo (“patas”). Dado que estas plantas de pantano necesitan oxígeno para permitir la respiración celular en las partes subterráneas, existen neumatóforos, raíces especializadas que crecen hacia arriba y atrapan el aire pasivamente a través de múltiples poros. Las plantas que crecen en la arena (psamófilas) tienen otro problema: su sustrato desaparece constantemente. Para evitar esto, las plantas desarrollaron raíces contráctiles que pueden acortar y arrastrar el cuerpo de la planta más profundamente en la arena (Shipunov, 2018).

¡Algunas raíces de orquídeas son verdes y fotosintéticas! Sin embargo, como regla, la raíz es el órgano heterotrófico, porque las células de la raíz no tienen acceso a la luz.

Nódulos de raíz presentes en las raíces de las plantas fijadoras de nitrógeno, contienen bacterias capaces de desoxidar el nitrógeno atmosférico en amoníaco: $N_2 \rightarrow NH_3$. Los nódulos de la raíz también contienen proteínas similares a la hemoglobina que facilitan la fijación de nitrógeno al mantener baja la concentración de oxígeno. Las plantas fijadoras de nitrógeno son especialmente frecuentes entre los rosidos faboides: las legumbres (familia Leguminosae) y muchos otros géneros (como aliso, *Alnus* o *Shepherdia*, buffaloberry) tienen nódulos de raíz con bacterias. Algunas otras plantas (helecho mosquito, *Azolla* y planta de dinosaurio, *Gunnera*) emplean cianobacterias con el mismo propósito (Shipunov, 2018).

La micorriza es una modificación de la raíz que comienza cuando el hongo penetra en la raíz y lo hace más eficiente en la absorción de minerales y agua: los intercambiará por compuestos orgánicos. Además de los hongos micorrícicos, los hongos endofíticos habitan en otros órganos y tejidos vegetales (Shipunov, 2018).

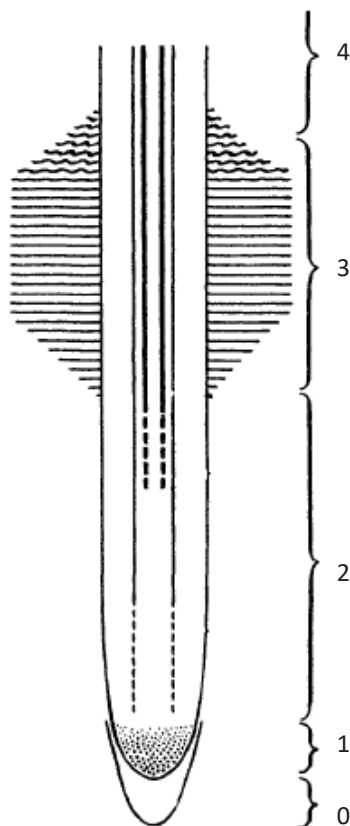
Anatomía de la raíz

En la sección longitudinal de la raíz joven en crecimiento, hay diferentes capas horizontales, zonas: zona de división que cubre la tapa de la raíz, zona de elongación, zona de absorción y zona de maduración (Figura 137). La tapa de la raíz protege el meristemo apical de la raíz (MAR), que es un grupo de pequeñas células de forma regular. Una pequeña parte central del MAR es el centro de reposo donde las células iniciales se dividen y producen todas las demás células de la raíz. La tapa de la raíz es responsable del crecimiento geotrópico, si la punta de la raíz entra en contacto con una barrera, la tapa de la raíz lo sentirá y crecerá en una dirección diferente para rodearla (Shipunov, 2018).

La zona de alargamiento es donde las células comienzan a alargarse, dándole longitud. La zona de absorción es donde se desarrolla el tejido de rizodermis (pelos radiculares) y donde el agua y los nutrientes son absorbidos y llevados a la planta. Dentro de la zona de maduración, los pelos radiculares se degradan, muchas células comienzan a adquirir paredes secundarias y se desarrollan raíces laterales (Shipunov, 2018) (Figura 137).

En la sección transversal de la raíz hecha dentro de la zona de absorción, el primer tejido es la rizodermis, que también se conoce como epidermis de la raíz,

Figura 137. Zonas de la raíz: 0 capa de raíz, 1 zona de división, 2 zona de alargamiento, 3 zona de absorción, 4 zona de maduración



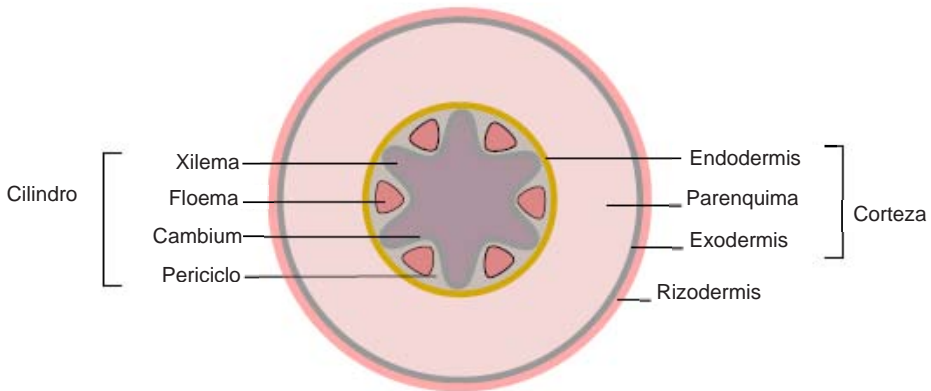
Fuente: Shipunov, 2018.

luego la corteza, que segrega las capas unicelulares de la exodermis externa y la endodermis interna y el cilindro vascular. Por lo general, las raíces no tienen médula. En algunos casos (por ejemplo, en orquídeas), la corteza puede dar un velamen de varias capas, otro tejido de absorción (Shipunov, 2018).

El cilindro vascular se encuentra en el centro de la raíz, contiene el periciclo que está hecho principalmente de parénquima y endodermis limítrofe. Las células del periciclo pueden usarse para el almacenamiento, contribuyen al cambium vascular e inician el desarrollo de las raíces laterales. En consecuencia, las raíces laterales se desarrollan de manera endógena y rompen tejidos ubicados en el exterior, como los extraterrestres en la famosa película. El floema de

la raíz está dispuesto en varias hebras, mientras que el xilema generalmente tiene una estructura radial, a veces en forma de estrella, con pocos rayos (Figura 138). En el último caso, las hebras de floema se encuentran entre los rayos de xilema (Shipunov, 2018).

Figura 138. Anatomía de la raíz: sección transversal a través de la zona de maduración



Fuente: Shipunov, 2018.

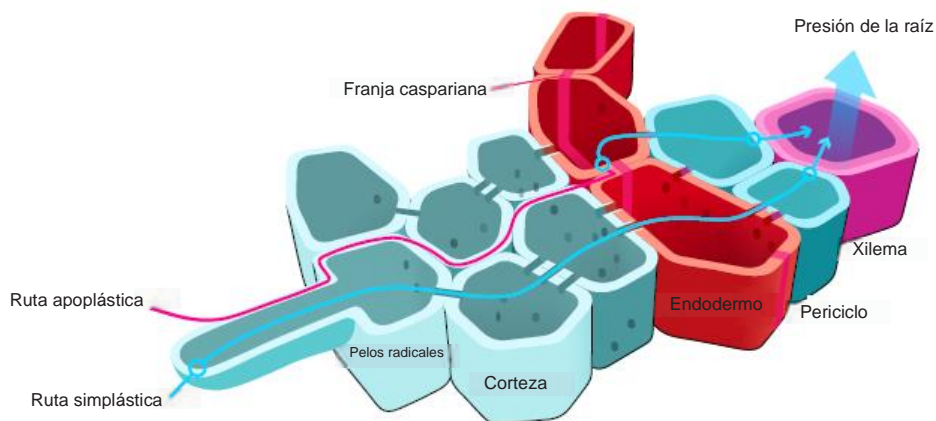
Los tejidos de la raíz se desarrollan de manera similar al tallo, el MAR dio lugar al meristemo del suelo, el procambio y el protodermo, que a su vez hacen que todos los tejidos primarios mencionados anteriormente. Más tarde, el periciclo se desarrolla en raíces laterales o el cambium vascular que a su vez produce el xilema secundario y el floema. La raíz secundaria es similar al tallo secundario (Shipunov, 2018).

Transporte de agua y azúcar en plantas

Las plantas necesitan agua para abastecer la fotosíntesis (el oxígeno proviene del agua), para enfriarse a través de la transpiración y para utilizar microelementos diluidos. El velamen muerto (similar al papel), los rizoides (como el pelo) y los rizodermis vivos (rizodermo) son responsables de la absorción de agua. En la rizodermis, los pelos radiculares aumentan la superficie donde la planta tiene que absorber los nutrientes y el agua. Para tomar agua, las células ciliadas aumentan la concentración de químicos orgánicos (el proceso que necesita ATP) y luego usan ósmosis. Hay dos formas en que puede realizarse el transporte de agua: apoplástica o simplástica. El transporte apoplástico mueve el agua a través de las paredes celulares de la corteza: desde la rizodermis hasta la endodermis. Las paredes celulares de la endodermis tienen tiras cas-

parianas (ricas en suberina y lignina hidrófobas) que evitan que el agua pase a través de la pared celular y fuerzan el transporte simplástico (Figura 139) a través de citoplasmas y plasmodesmos. El transporte simple allí se dirige solo al centro de la raíz y requiere gastar ATP (Shipunov, 2018).

Figura 139. Transporte simplástico y apoplástico en raíz

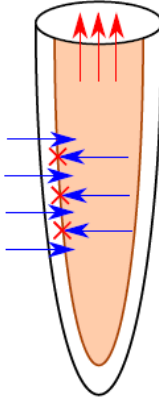


Fuente: Shipunov, 2018.

Al bombear agua dentro del cilindro vascular y no dejar que regrese, las células de la endodermis crean la presión de la raíz (Figura 140). Es fácil de observar en plantas herbáceas altas cortadas cerca del suelo: inmediatamente aparecerán gotas de agua en el corte. Dentro de los elementos traqueales del xilema, el agua se mueve con la presión de la raíz, la fuerza capilar y la presión de succión de la transpiración. Esto último significa que la columna de agua no quiere romperse y si el agua desaparece de la parte superior (estomas en las hojas), moverá el agua dentro de la planta. La dirección principal del movimiento del agua es desde las raíces hasta las hojas, es decir, hacia arriba (Shipunov, 2018).

Los productos de la fotosíntesis (azúcares) se mueven dentro de las células vivas del floema; estas células (tubos de tamiz) usan solo transporte simétrico para distribuir glucosa y otros compuestos orgánicos entre todos los órganos de las plantas. De hecho, el floema transporta estos componentes en todas las direcciones: a las flores (generalmente hacia arriba) y al mismo tiempo a las raíces (generalmente hacia abajo) (Shipunov, 2018).

Figura 140. El origen de la presión de la raíz: el agua entra en el cilindro vascular pero no puede regresar debido al endoderma (línea marrón). La única forma posible es subir



Fuente: Shipunov, 2018.

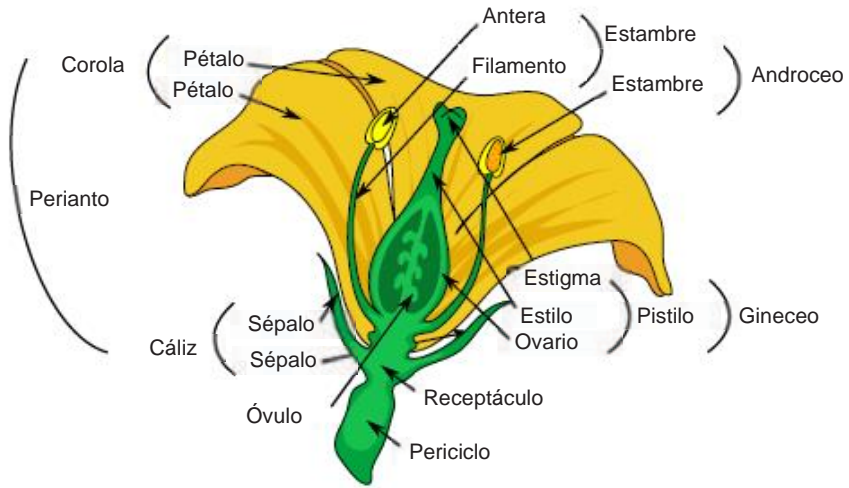
La flor

Generalmente se describe la flor como una estructura exclusiva de las angiospermas, pero hay que tener en mente que también las gimnospermas presentan flores muy primitivas, que se conocen como conos. Sin embargo, por motivos prácticos sólo se describirá en general la flor de las angiospermas (Fontúrbel *et al.*, 2007).

Una flor (Figura 141) es un brote generativo compacto que se compone de tres zonas: estéril (perianto), macho (androceo) y hembra (gineceo) (Figura 142). Perianth generalmente se divide en una parte verde (cáliz, consiste en sépalos) y una parte de color (corola, consiste en pétalos). A veces, el perianto consta de partes similares que no son sépalos ni pétalos: tépalos. Esto se puede ver en la flor del tulipán (*Tulipa*) donde los tépalos cambian su color de verde (como en el cáliz) a rojo, blanco o amarillo (como en la corola) (Shipunov, 2018).

La función fundamental de las flores es la de asegurar la reproducción sexual de la planta. No obstante, en muchas flores la autopolinización es frecuente con la consiguiente pérdida de las ventajas generadas por la reproducción sexual (Fontúrbel *et al.*, 2007).

Figura 141. Partes más importantes de la flor



Fuente: Shipunov, 2018.

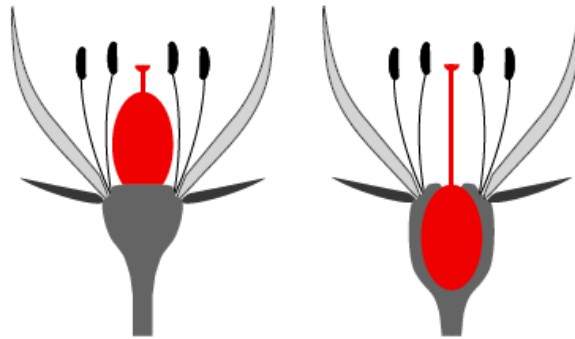
Figura 142. Zonas en flor de eléboro (Helleborus): perianto estéril, androceo masculino y en el centro, gineceo femenino (en el interior, tres óvulos son bien visibles)



Fuente: Shipunov, 2018.

Los caracteres generales que tiene una flor son el sexo, la merosidad, la simetría y la posición del gineceo. La merosidad es simplemente el número de partes en cada espiral de la estructura de una planta, ya sea el número de sépalos, pétalos en una corola o el número de estambres. La posición del gineceo se refiere a si el ovario es superior o inferior (Figura 143). El ovario inferior (pepino, Cucumis, Malus de manzana o Musa de plátano) se convertirá en una fruta donde el tallo y los restos de perianto están en los extremos opuestos, mientras que el ovario superior producirá fruta donde el tallo se coloca junto con el perianto (como en los tomates, la Solanácea) (Shipunov, 2018).

Figura 143. Posición del ovario: superior (izquierda, flor hipógnea) e inferior (derecha, flor epiginosa)



Fuente: Shipunov, 2018.

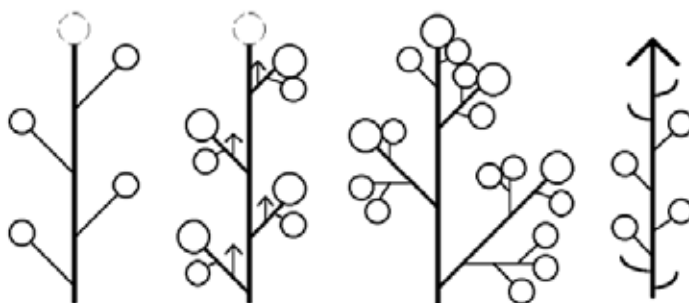
La variedad de flores es enorme. Una flor que contiene estambres y carpelos se conoce como flor perfecta. Las flores imperfectas, por el contrario, tienen sexos separados, es decir, son masculinas (estaminadas) o femeninas (carpeladas). Las especies en la que una misma planta lleva flores masculinas y femeninas se denominan monoicas (del griego mono, una; oikos, casa); las que llevan las flores masculinas y femeninas en plantas separadas son dioicas (que significa “dos casas”). El palto o aguacatero (*Persea americana*) es un ejemplo de planta dioica y, como saben los jardineros, para que una planta femenina o palta produzca frutos hay que plantar cerca de ella una planta masculina que nunca produce frutos (Curtis *et al.*, 2008).

La inflorescencia

La inflorescencia es un brote generativo aislado [brote que lleva unidades de flores (FU)]. Juntas, las inflorescencias crean un sistema de brotes generativo.

Su estructura diversa es de no menos importancia que la estructura del sistema de brotes vegetativos. La gran diversidad de inflorescencias se puede dividir en cuatro grupos, o “modelos” (Figura 144). La flor de la suela a veces se considera como un “Modelo 0”. Dos modelos están más extendidos. Las inflorescencias modelo I se basan en el racimo (brote generativo ramificado monopodialmente). Son simples o dobles y en su mayoría monopodiales (Figura 145). Las inflorescencias del modelo II (Figura 146) soportan o consisten en unidades cerradas (ramificadas de manera simbólica). La variante más completa pero más rara es el tirosus, mientras que las variantes reducidas (monochasia y diálisis) son más frecuentes (Shipunov, 2018).

Figura 144. Cuatro tipos de inflorescencias (de izquierda a derecha): Modelo I (basado en racimo), Modelo II (tirosoide), Modelo III (panícula) y Modelo IV (intercalado)



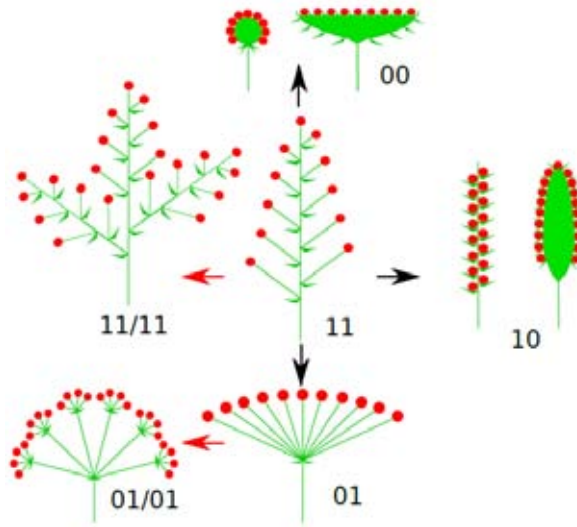
Fuente: Shipunov, 2018.

En la Figura 145 los dígitos representan el sistema de codificación simple: la primera posición es el eje principal, la segunda posición son los ejes secundarios (pedicelos florales), 1 significa desarrollado, 0 reducido. Las inflorescencias dobles tienen posiciones de cuatro dígitos, para el primer y segundo orden de ramificación. Algunos nombres: 11 racimos, 11/11 racimos dobles, 10 espigas y espádices, 01 umbela, 01/01 umbela compuesta, 00 cabeza.

Polinización

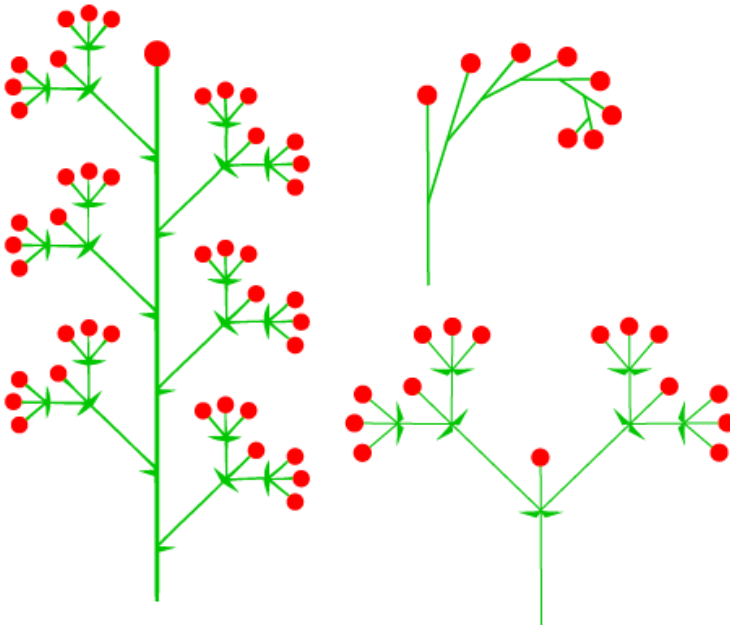
Antes de que pueda ocurrir la fecundación, los granos de polen deben viajar desde la antera (donde se forman) hasta el estigma. La transferencia de granos de polen desde la antera hasta el estigma se conoce como polinización (Solomon *et al.*, 2015).

Figura 145. Diferentes inflorescencias del Modelo y sus conexiones evolutivas.



Fuente: Shipunov, 2018.

Figura 146. Inflorescencias modelo II (de arriba a abajo):
tiros, diumium y monochasio (cincinnus)



Fuente: Shipunov, 2018.

La polinización puede ser de dos tipos: autopolinización y polinización cruzada. La polinización cruzada puede ocurrir de manera abiótica y biótica. Abiótico estaría representado por la gravedad, el viento o el agua; los agentes bióticos los realizarían agentes como insectos, pájaros, murciélagos o, en algunos casos, mamíferos arbóreos como zarigüeyas. Se considera que la polinización por el viento es inútil y poco inteligente debido al hecho de que la planta necesita producir mucho más polen sin ningún objetivo preciso. La adaptación al agente de polinización particular da como resultado diferentes síndromes de polinización. Por ejemplo, las flores en forma de copa generalmente se polinizan con animales masivos como escarabajos e incluso murciélagos. Las flores en forma de embudo, así como las flores labiadas (con labios), se adaptan a las moscas y las abejas. Las flores con espuelas largas atraen mariposas y pájaros (como los colibríes o los pájaros azucareros) (Shipunov, 2018).

Las flores polinizadas por animales tienen varias características para atraer a sus polinizadores, incluidos pétalos vistosos (un atractivo visual) y aroma (un atractivo olfatorio). Una recompensa para el polinizador animal es alimento. Los granos de polen son un alimento rico en proteínas para muchos animales. Conforme se mueven de flor a flor en busca de alimento, los polinizadores de manera inadvertida transportan granos de polen sobre partes de sus cuerpos, lo que ayuda a las plantas a reproducirse sexualmente (Solomon *et al.*, 2015).

La autopolinización a menudo existe como un “plan B”, en caso de que la polinización cruzada sea, por alguna razón, imposible. A veces, las flores autopolinizadas incluso no se abren; Estas flores se llaman cleistogamas (Shipunov, 2018).

Muchas especies tienen genes para la autoincompatibilidad, una condición genética en la que el polen no es efectivo para fecundar la misma flor u otras flores en la misma planta. En otras palabras, una planta individual puede identificar y rechazar su propio polen. Los genes para autoincompatibilidad por lo general inhiben el crecimiento del tubo polínico en el estigma y el estilo, lo que en consecuencia evita la entrega de espermatozoides a los óvulos. La autoincompatibilidad, que es más común en las especies silvestres que en las plantas cultivadas, asegura que la reproducción ocurra solo si el polen proviene de un individuo genéticamente diferente (Solomon *et al.*, 2015).

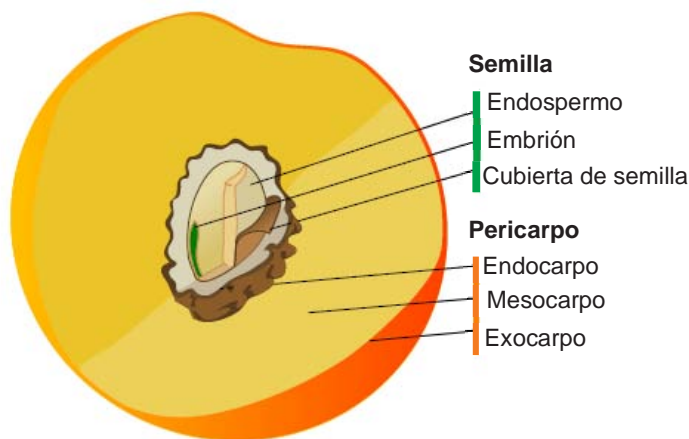
Si es necesario evitar la polinización, la apomixis lo evitará. La apomixis requiere órganos reproductivos, pero no hay fertilización. Un tipo de apomixis es apospory cuando se desarrolla un embrión a partir del tejido diploide materno, pero no pasa por la etapa de meiosis. En este proceso, la reproducción asexual se habrá vuelto vegetativa. Otro tipo de apomixis sería la apogamia (parteno-

génesis) cuando el embrión se desarrolla a partir de un gameto no fertilizado después de que se haya producido la diploidización. Aquí, la reproducción vegetativa evolucionó de la reproducción sexual (Shipunov, 2018).

El fruto

Un fruto se define como ovario maduro, flor o inflorescencia completa. Los orígenes de la cubierta de la fruta y el pericarpio (Figura 147), que se compone del exocarpo, el mesocarpo y el endocarpo, provienen principalmente de la pared del pistilo. Los frutos pueden ser simples, múltiples o compuestos. Los frutos simples provienen de un solo pistilo (como cereza, *Prunus*). Se forman múltiples frutos a partir de muchos pistilos de la misma flor (fresa, *Fragaria*). Un fruto compuesto (infructescense) sería una piña (*Ananas*) o higo (*Ficus*) que proviene de múltiples flores (inflorescencia). Los frutos pueden ser secos o carnosos. Un ejemplo de fruto seco es una nuez como el maní (*Arachis*) o la nuez (*Juglans*). Ejemplos de frutos carnosos incluyen manzanas (*Malus*) o naranjas (*Citrus*) (Shipunov, 2018).

Figura 147. Esquema de drupa (por ejemplo, durazno) con tres niveles de pericarpio. Note que el foso es esencialmente endocarpo + semilla



Fuente: Shipunov, 2018.

Un *fruto verdadero* es el que procede únicamente del ovario. Si deriva de sépalos, pétalos o receptáculos, además del ovario, se habla de fruto accesorio. Por ejemplo, la manzana es principalmente un receptáculo carnoso grande y solo su parte central procede del ovario (Villeg, 2002).

La principal función del fruto es la dispersión de la semilla o las semillas que contiene. Aunque muchos de los frutos se orientan hacia la dispersión por animales, siendo el fruto la recompensa para el animal, algunos frutos recurren a otras estrategias pudiendo ser fácilmente transportados por agua u otros medios (Fontúrbel *et al.*, 2007).

Los frutos también delegan la función de dispersión a sus diferentes partes. Los frutos dehiscentes (como canola, Brassica) se abren y delegan la dispersión a semillas individuales; los frutos indehiscentes (como la papaya, Carica) no se abrirán y serán unidades de dispersión (diásporas), mientras que los frutos de Esquizocarpos (como en spurge, Euphorbia o maple, Acer) están en el medio: no se abren, sino que se rompen en varias partes, y cada una contiene una semilla en su interior. Por ejemplo, la fruta de arce consta de dos “alas”, cada una de ellas contiene la parte de la fruta y una semilla. Además, los frutos simples pueden ser monoméricos (1 semilla) como la nuez o el aquenio (girasol, Helianthus), o tener múltiples semillas (como el folículo en tulipán, Tulipa) (Shipunov, 2018).

La semilla

La **semilla** consiste en el embrión que se desarrolla a partir de la ovocélula fecundada. La semilla presenta una cubierta que se forma a partir de los tegumentos del óvulo y protege al embrión. Ésta cubierta se denomina **cubierta seminal**. La semilla además contiene una reserva de alimento que consiste en el denominado **endosperma** o deriva del mismo. En muchos casos el o los **cotiledones**, dependiendo si son dicotiledónea o monocotiledónea, cumple la función de reserva alimenticia (Fontúrbel *et al.*, 2007).

Dispersión de semillas

Viento, animales, agua y dehiscencia explosiva dispersan las varias semillas y frutos de las plantas con flores. Los efectivos métodos de dispersión de semillas han posibilitado que ciertas plantas expandan su rango geográfico. En algunos casos la semilla es el agente real de dispersión, mientras que en otros el fruto realiza este papel. En las estepicursoras, como el cardo ruso, toda la planta es el agente de dispersión porque se suelta y el viento la arrastra

por el suelo, y dispersa sus semillas mientras rebota. Las estepicursoras son ligeras y en ocasiones el viento las arrastra durante muchos kilómetros. Los frutos carnosos comestibles también están adaptados para la dispersión por animales. Aves, murciélagos, primates, rumiantes que pacen y hormigas son agentes de dispersión comunes. Estos animales son atraídos hacia el fruto por su color, ubicación, olor y sabor. Conforme el animal come estos frutos, o des-

echa o traga las semillas. Muchas semillas tragadas tienen tegumentos gruesos y no se digieren; en vez de ello, pasan a través del tubo digestivo y se depositan en las heces del animal a cierta distancia de la planta progenitora. De hecho, algunas semillas no germinan a menos que hayan pasado a través del tubo digestivo de un animal; probablemente los jugos digestivos del animal colaboran en la germinación al ayudar a descomponer el tegumento. Algunos frutos comestibles aparentemente contienen químicos que funcionan como laxantes para acelerar el paso de las semillas a través del tubo digestivo de un animal; mientras menos tiempo pasen estas semillas en los intestinos, más probabilidad tiene de germinar (Solomon *et al.*, 2015).

Algunas semillas no las dispersan el viento, los animales o el agua. Tales semillas se encuentran en frutos que usan **dehiscencia explosiva**, en la que el fruto estalla de manera súbita, y frecuentemente con mucha violencia, y de este modo descarga sus semillas con fuerza. Dichos frutos explotan debido a la presión causada por las diferencias en turgencia (presión hidrostática) conforme las células del fruto se secan. Los frutos de las plantas como las “nometoques” y el mastuerzo de prado se abren de manera tan explosiva que las semillas se dispersan un metro o más (Solomon *et al.*, 2015).

Importancia económica de las semillas

El hombre utiliza la semilla más que cualquier otra parte de la planta, pues son fuente importante de alimentos, bebidas, textiles y aceites. Casi todos los carbohidratos que consume el hombre proceden de semillas, con excepciones como los tubérculos de la patata, la caña de azúcar y la remolacha. El trigo, centeno, maíz, arroz, cebada y avena son frutos de una semilla de la familia de las gramíneas; las habas, guisantes y cacahuets, son semillas de legumbres que contienen muchas proteínas además de carbohidratos. El café y el cacao son bebidas hechas de semillas, en tanto distintas especias y condimentos son semillas molidas. Las fibras de algodón son pelos epidérmicos de las cubiertas de las semillas de ese vegetal. Los aceites de semillas pueden ser importantes en la industria o como alimentos. Los de linaza y de tung se emplean para la fabricación de pinturas y barnices. Los aceites de cacahuets, algodón y soya se utilizan para preparar aceites comestibles y margarina. El de coco se emplea en la fabricación de jabones y champúes, además de margarina (Villeg, 2002).

Taller sobre nociones de botánica

¿Cuál es la diferencia entre briofitas y traqueofitas?, argumente.

¿Por qué se puede considerar a las briofitas como los “anfibios del mundo vegetal”?

¿Cuáles son los tejidos vegetales que constituyen las estructuras funcionales de las nervaduras de las hojas?

¿Cuáles son los tejidos vegetales que constituyen las estructuras funcionales de las nervaduras de las hojas?, ¿Cuál es la función de cada uno de ellos?

¿Qué son los haces vasculares? ¿Cómo diferencia la configuración de los haces vasculares dentro del tallo a las monocotiledóneas de las dicotiledóneas?

¿Cómo se forman los gametos masculinos de las gimnospermas?, ¿Cuál es la relación entre los granos de polen y el concepto de alternancia de generaciones?

¿Cuáles son las dos divisiones de las angiospermas?

¿Las plantas presentan solo reproducción sexual?, explique.

¿Por qué el ciclo de vida de las plantas se conoce como alternancia de generaciones?

¿Qué es xaxim?

¿Cuál es la diferencia entre la autopolinización y la polinización cruzada? ¿Cuál de estos dos modos de polinización contribuye más a la diversidad vegetal?

¿Cuáles son las principales funciones de los frutos?

¿Qué son las auxinas?, ¿Qué son las giberelinas?, ¿Qué función desempeñan?

¿Qué es el cambium vascular?, ¿Cuál es su función?

¿Qué es el casquete de la raíz?

¿Qué es la filotaxis?, ¿Por qué la mayoría de las plantas presentan filotaxis opuesta?

¿Qué es la transpiración vegetal? ¿Cuáles son los dos tipos principales de procesos de transpiración de las plantas? ¿Cuál de ellos es más significativo en volumen?

¿Por qué algunas plantas adaptadas a un ambiente seco abren sus estomas solo por la noche?

¿Qué son las espinas?, ¿Cuál es la función de ellas?

¿Por qué las plantas necesitan intercambiar gases con el medio?

¿Cuál es la importancia ambiental del bosque de manglar?

CAPITULO 11

Las plantas nativas del bosque seco

Bosque xerofítico, imperturbable, desafiante y exótico, entorno y despensa alimentaria de mis indios, donde los cantos de los chiritos, palguaratas y toches, reflejan su felicidad y los agradecimientos que los guajiros no le han podido dar. Los que hoy me hacen daño, talándome y desangrándome, comprenderán que, aun así, abriré mis ramas para darle sombra y mitigar el fuego ardiente que los abrasará en un futuro no muy lejano.

Rosado, 2017

El bosque seco de la guajira colombiana

El bosque seco del departamento de La Guajira lo conforman básicamente 3 municipios, entre ellos Uribia (7,904 km²), Maicao (1,789 km²) y Manaure (1,604 km²), en estas áreas se localizan una gran biodiversidad vegetal xerofítica que son utilizadas por los Wayuu como alternativa etnomedicinal y alimenticia, sobresaliendo por sus usos la familia Euphorbiaceae, Capparidaceae, Mimosaceae y Malvaceae. Sin embargo, la escasez de lluvia en los últimos años ha incidido en la muerte de muchas plantas nativas que son base de alimentación, entre ellas cerezo, aceituno, guasimo, trupillo etc. Lo planteado anteriormente nos invita a identificar botánicamente las principales especies del bosque seco, considerando que la Botánica es la rama de la biología que nos permite identificar exactamente las especies de nuestro entorno.

Para nadie es desconocido que las secas de nuestro departamento están sujetas a fuertes presiones debido al incremento poblacional y a cambios climáticos globales, reflejándose en suelos secantes carentes de materia orgánica y presencia de zonas salinas en su superficie que están conllevando a su desaparición. Otra de las causas principales de su degradación es la aplicación de tecnologías agrícolas desarrolladas para áreas con condiciones ecológicas totalmente distintas, es decir el bosque primario está siendo degradado para ser convertido en potreros para ganadería y cultivo intensivo. Son muy pocos los remanentes existentes de Bosque seco tropical en Colombia que presentan condiciones relictuales, es decir que en estructura y composición de especies sean semejantes a las condiciones originales de este hábitat. De acuerdo con Hernández (1995), en la región Caribe la mayor parte de las zonas donde anteriormente existía Bosque seco Tropical han sido transformadas y actualmente corresponde a etapas sucesionales secundarias que muestran características de vegetación subxerofítica. La desertificación avanza a ritmo acelerado por todo el Caribe colombiano

Los bosques secos de la parte sur del departamento de La Guajira son relativamente extensos y poco densos y están fuertemente intervenidos por el pastoreo de ganado caprino y vacuno y la extracción de leña. Los parches relictuales en mejor estado se encuentran en los Montes de Oca y en el sector de El Cerrejón

y cubren una extensión total de poco más de 20.000 ha que constituyen una franja de transición entre los arbustales espinosos y la vegetación xerofítica semidesértica hacia los bosques húmedos de los piedemontes de la Sierra de Perijá y la Sierra Nevada de Santa Marta. Predominan árboles y arbustos de Fabacea y Mimosacea, como el ébano, el dividivi y el trupillo y son frecuentes el indio desnudo, el jobo y el guayacán de bola (Banco de Occidente, 2006).

ZONAS DE VIDA DEL DEPARTAMENTO DE LA GUAJIRA

El Departamento de La Guajira cuenta en su jurisdicción con 12 zonas de vida, que van desde las nievas perpetuas en la Sierra nevada hasta el matorral espinoso subtropical. La identificación de dichas zonas se basa en la clasificación de Holdridge quien empleó los parámetros climáticos de biotemperaturas y precipitación para determinar unidades homogéneas con elementos naturales indicativos de la vegetación (Corpoguajira, 2011).

En concordancia con Corpoguajira (2016), a continuación, se identifican las diferentes zonas de vida existentes en el departamento de La Guajira y los porcentajes de coberturas de cada una de ellas: Bosque húmedo montano (bh-M) 3,4; Bosque húmedo montano bajo (bh-MB) 0,3; Bosque húmedo tropical (bh-T) 6,4; Bosque muy húmedo premontano (bmh-PM) 5,5; bosque muy húmedo premontano bajo (bmh-PMB) 5,0; bosque muy seco tropical (bms-T) 18,9; Bosque pluvial montano (bp-M) 2,5; Bosque seco tropical (bs-T) 23,4; Matorral desértico subtropical (md-ST) 8,2; Monte espinoso subtropical (me-ST) 24,4; Nival 0,5; Páramo 1,4.

En La Guajira se encuentra 15 floraciones vegetales correspondiente a dicha clasificación (Corpoguajira, 2016), correspondiendo al bosque seco las siguientes:

Matorral desértico subtropical (8,2 %)

El md-ST se presenta en el extremo noroeste, extendiéndose por el norte de la península en las regiones de Puerto López, Punta Espada, Nazareth, Puerto Estrella, Bahía Honda, Bahía Portete, Cabo de la Vela, Carrizal y Ahuyama. La zona tiene como límites climáticos una biotemperatura media superior a 24 °C, un promedio anual de lluvias comprendido entre 125 y 250 mm. Es la región más árida del país con sus tierras barridas por fuertes vientos que incrementan las condiciones de sequedad y provocan considerable erosión eólica. Debido a sus características bioclimáticas, esta zona de vida se constituye como la más árida de Colombia, puesto que la acción de los vientos Alisios aumenta las condiciones de sequedad y contribuye con la aceleración de procesos erosivos.

Adicionalmente, los volúmenes de evapotranspiración superan en gran medida los de agua precipitada, ocasionando que la disponibilidad hídrica sea casi nula durante la mayor parte del año (Corpoguajira, 2016).

La vegetación característica de esta zona no es muy abundante y se compone de hierbas, cactáceas, árboles, arbustos achaparrados y caducifolios, predominando especies como el Trupío (*Prosopis juliflora*), Dividivi (*Libidibia coriaria*), Tua tua (*Jatropha gossypifolia*), Cardon guajiro (*Stenocereus griseus*), Tuna guajira (*Opuntia caracasana*), Olivo santo (*Capparis odoratissima*), Corrioto (*Phitecellobium dulce*), Pichihuel (*Melocatus amoenus*), Cacho e cabra (*Poponax tortuosa*), Espinero colorao (*Mimosa leiocarpa*), entre otras (Corpoguajira, 2016).

Monte espinoso subtropical (24,4 %)

Ocupa lugares abiertos a la influencia de los vientos alisios. Esta formación vegetal se extiende desde los municipios de Riohacha, Manaure y Maicao en la media Guajira hasta en el sector central del municipio de Uribia en la parte alta de la península, abarcando todo lo que se conoce como el llano Guajiro. En estos sectores los déficits hídricos son notorios debido a los altos volúmenes de agua que se pierden por evapotranspiración y que superan los volúmenes de agua precipitada a lo largo del año; los promedios anuales de lluvias oscilan entre 250 y 500 mm. La evapotranspiración es bastante alta y la falta de agua para la vegetación es notoria por varios meses en el año (Corpoguajira, 2016).

Algunos de los sectores que hacen parte de esta zona de vida se encuentran situados dentro de la línea costera de La Guajira; estas zonas se caracterizan por la dominancia de la vegetación xerofítica, representada por especies suculentas, árboles y arbustos espinosos (Corpoguajira, 2016), tales como: Algodón chino (*Calotropis procera*), Mosquero (*Croton ferrugineo*), Dividivi (*Libidibia coriaria*), Batatilla de playa (*Ipomea pers caprae*), Trupío (*Prosopis juliflora*), Palo verde (*Cercidium praecox*), Tua tua (*Jatropha gossypifolia*), Olivo hembra (*Capparis odoratissima*), etc.

Bosque muy seco tropical (18,9 %)

El bosque muy seco tropical se extiende desde los 0 hasta los 300 msnm y se caracteriza por carecer de verdaderas masas boscosas, las cuales han sido reemplazadas por rastrojos, pastizales y cultivos generalmente anuales. Al interior de La Guajira, esta formación vegetal se distribuye desde la parte media, en los municipios de Riohacha y Maicao hasta la parte alta, pasando por el municipio de Hatonuevo hasta San Juan del Cesar (Corpoguajira, 2016).

Aquí predominan especies tales como Puy (*Tabebuia bilbergii*), Huevo de tigre (*Tabernaemontana amygdalifolia*), Vara de piedra (*Elaeagia pastoensis*), Roble (*Tabebuia chrysea*), Ceiba (*Hura crepitans*), Almácigo (*Bursera simaruba*), Quebracho (*Astronium graveolens*), Lechoncito (*Tabernaemontana cymosa*).

Bosque seco tropical (23,4 %)

Las formaciones tropicales áridas de la Alta y Media Guajira van pasando a condiciones más húmedas hacia el sur y es así como el bosque seco tropical (bs-T), aparece en el extremo sur del departamento de La Guajira (Corpoguajira, 2016). En los trópicos, las temperaturas promedio superiores a 24 °C se presentan en el piso térmico cálido, en altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 1.000 m de altitud, que es la zona donde se distribuyen los verdaderos bosques secos tropicales.

La vegetación que caracteriza esta formación, presenta ciertas particularidades estructurales como hojas compuestas, foliolos pequeños, presencia de espinas y perdida de follajes en algunas ocasiones, como mecanismo para evitar la pérdida de agua en las temporadas de sequía prolongadas (Corpoguajira, 2016).

De acuerdo con Corpoguajira (2016), un gran número de especies vegetales se encuentran en los parches de arbustos y matorrales ubicados en los municipios de Dibulla, Villanueva, el molino y San Juan del Cesar, cuyos doseles oscilan entre 15 y 25 m y se presentan hasta cuatro estratos vegetativos incluyendo el herbáceo, tales como Carreto (*Aspidosperma cuspa*), Almácigo (*Bursera simaruba*) Cedro (*Cedrela odorata*), Roble (*Tabebuia rosea*), Vara santa (*Triplaris americana*), entre otros.

Bosque seco subtropical (23,8 %)

Posee una precipitación media anual que oscila entre 500-1000msnm y biotemperatura media de mayor a 24 °C y se caracteriza como subhúmedo. Corpoguajira (2016) indicó que, esta formación vegetal se distribuye en la Media Guajira, abarcando parte de los municipios de Maicao, Riohacha, Manaure y Albania y un pequeño sector al norte del municipio de Uribia en la Alta Guajira. Según el IGAG (2009) dicha formación se caracteriza por presentar gran número de especies caducifolias que pierden su follaje durante la sequía y lo recuperan reverdeciendo en épocas de lluvias, tales como: Guamacho (*Pereskia guamacho*), ébano (*Caesalpinia ébano*), Ollita de mono (*Lecythis minor*), Cedro (*Cedrela odorata*), Guayacan (*Bulnesia arbórea*) entre otras.

ESPECIES REPRESENTATIVAS DEL BOSQUE SECO GUAJIRO

A continuación, se describen las especies más significativas en el bosque seco, bien sea porque juegan papel importante como oferta alimenticia de la flora nativa o porque tienen importancia desde el punto de vista alimenticio, medicinal o agroindustrial, sobre todo en la producción de leña para carbón. En virtud de que los expertos del tema no coinciden muchas veces en su ubicación en el estrato húmedo o seco, puesto que ellas poseen hábitat que varían mucho en su distribución altitudinal. Las especies más importantes son descritas a continuación e ilustradas de la Figura 148 a la Figura 256:

Mangle negro

Familia: Acanthaceae.

Nombre científico: *Avicennia germinans* L.

Descripción: Árbol o arbusto de 2 a 8 m de altura. Sus hojas son opuestas y de tamaño variable. Sus flores son muy pequeñas, de color verdoso, crema o blancas.

Figura 148. Mangle negro



Fuente: Elaboración propia.

Fique

Familia: Agavaceae.

Nombre científico: *Furcraea bedinghausii*. Koch.

Descripción: Planta carnosa de 1,5 m que forman una gran roseta de hojas gruesas y carnosas de color verde intenso, generalmente terminadas en una afilada aguja en el ápice.

Figura 149. Fique



Fuente: Elaboración propia.

Tripa e pollo

Familia: Aizoaceae.

Nombre científico: *Sesuvium portulacastrum* L.

Descripción: Hierba perenne que alcanza hasta 30 cm de altura, con tallos gruesos y suaves. Tiene las hojas carnosas y suaves, de color verde brillante. Las flores son de color rosa o púrpura.

Figura 150. Tripa e pollo



Fuente: Elaboración propia.

Bledo liso

Familia: Amaranthaceae.

Nombre científico: *Amaranthus dubios*. Mart.

Descripción: Hierba de 0,5-1,2 m de altura. Tallo carnoso, de color rojizo a morado, de liso a estriado y sin espinas. Hojas ovadas, alternas, simples con flores de amarillo-verdosas a crema.

Figura 151. Bledo liso



Fuente: Elaboración propia.

Coralillo

Familia: Amaranthaceae.

Nombre científico: *Alternanthera halimifolia*. Standl.

Descripción: Hierba postrada de 1-2 m de largo. Tallo erecto, delgado de color verde rojizo. Hojas de pecíolo corto, opuesta. Flores blanquecinas-cremosas. El fruto es un utrículo café claro.

Figura 152. Coralillo



Fuente: Elaboración propia.

Yerba salá

Familia: Amaranthaceae

Nombre científico: *Blutaparon vermiculare* (L.).

Descripción: Hierba carnosa con tallos postrados y ramificados. Hojas opuestas, enteras. Flores perfectas en densas cabezuelas de color blanco brillante.

Figura 153. Yerba salá



Fuente: Elaboración propia.

Jobo

Familia: Anacardiaceae.

Nombre científico: *Spondia mombi* L.

Descripción: Árbol decíduo de hasta 30 m de altura. Las hojas son alternas, pinnadas, con un foliolo terminal impar. El fruto es una drupa que tiene forma de huevo de color amarillo.

Figura 154. Jobo



Fuente: Elaboración propia.

Quebracho

Familia: Anacardiaceae.

Nombre científico: *Astronium graveolens*. Jacq.

Descripción: Árbol de 10-30 m de altura. Tallo con 3 o más aletones angostos; corteza en placas, la cual muestra las huellas de gusanos, caratoso. Flores blancas. Los frutos son cápsulas

Figura 155. Quebracho



Fuente: Elaboración propia.

Algodón chino

Familia: Apocynaceae

Nombre científico: *Calotropis procera* (Ait.). R. Br.

Descripción. Arbusto de 1-2 m. Tallo que expulsa látex blanco. Sus hojas casi sentadas, ovadas; flores de color blanco con una mancha violeta. El fruto es grande, verde y esponjoso.

Figura 156. Algodón chino



Fuente: Elaboración propia.

Bejuco del diablo

Familia: Apocynaceae.

Nombre científico: *Sarcostemma glaucum*. H.B.K.

Descripción: Bejuco laticífero, trepador o rastrero. Hojas opuestas, elípticas, subcarnosas de base obtusa. Flores en número de 20, blancas-cremas, olorosas. Fruto verde, amarillo después.

Figura 157. Bejuco del diablo



Fuente: Elaboración propia.

Cedrón

Familia: Apocynaceae

Nombre científico: *Thevetia peruviana*. (Pers.) Schum.

Descripción: Arbusto de 3-5 m de altura. Hojas lanceoladas, coriáceas; flores olorosas, amarillas o anaranjadas. Fruto negruzco en la madurez con semillas de color gris claro.

Figura 158. Cedrón



Fuente: Elaboración propia.

Piñique piñique

Familia: Apocynaceae.

Nombre científico: *Rauwolfia ligustrina*. Roem & Schult.

Descripción: Arbusto de 1-2 m de altura con tallo gris que emana un látex blanco. Flores con pétalos blancos. El fruto es una baya globosa roja al principio y morada en la madurez.

Figura 159. Piñique piñique



Fuente: Elaboración propia.

Veinte de julio

Familia: Apocynaceae.

Nombre científico: *Cryptostegia grandiflora*. (Roxb.) R. Br.

Descripción: Arbusto trepador leñoso, hasta de 30 m de altura. El tallo, las hojas y los frutos inmaduros producen látex cuando se quiebran o cortan. Flores de color blanco a lila.

Figura 160. Veinte de julio



Fuente: Elaboración propia.

Palma palmiche

Familia: Arecaceae

Nombre científico: *Copernicia tectorum*. (H. B. K.) Mart.

Descripción: Es una palma de 5 a 10 m, que permanece cubierto por las bases persistentes de las hojas viejas, las cuales finalmente se caen, dejándolo liso. Los frutos tienen la forma de una aceituna de color negro brillante en la madurez.

Figura 161. Palma palmiche



Fuente: Elaboración propia.

Palma jobito e lata

Familia: Arecaceae.

Nombre científico: *Bactris minor*. Jacq.

Descripción: Palma espinosa. Hojas simples, alternas. Frutos maduros, oblatos, prominentemente rostrados, rojizo-púrpuras o púrpura-negros.

Figura 162. Palma Jobito e lata



Fuente: Elaboración propia.

Yerbita e' pozo

Familia: Asteraceae.

Nombre científico: *Egletes prostrata* .(Sw.) Kuntze.

Descripción: Yerba postrada con hojas pubescentes trifoliadas de color verde glauco. Flores de radios blancos y discos amarillos.

Figura 163. Yerbita e' pozo



Fuente: Elaboración propia.

Platanito sala'o

Familia: Bataceae.

Nombre científico: *Batis maritima* L.

Descripción: Arbusto que alcanza hasta 1 m de altura. Sus hojas son opuestas, carnosas, oblongas, conteniendo su jugo alta salinidad. El fruto es un aquenio ovoide y carnoso.

Figura 164. Platanito sala'o



Fuente: Elaboración propia.

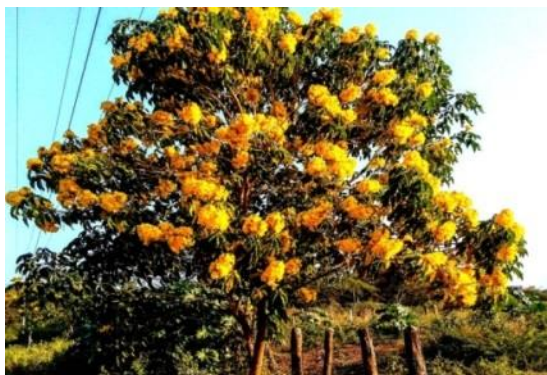
Cañaguatè

Familia: Bignoniaceae.

Nombre científico: *Tabebuia chrysantha*. (Jacq.) Nichols.

Descripción: Àrbol que alcanza hasta 30m de altura. Hojas alternas compuestas. Flores campanuladas amarillas, frutos capsulares cilíndricos.

Figura 165. Cañaguatè



Fuente: Elaboración propia.

Puy

Familia: Bignoniaceae.

Nombre científico: *Handroanthus billbergii*. Bureau & K.M. Schumann.

Descripción: Àrbol de 10-15 m, armado con espinas largas. Las hojas poseen cinco folíolos ovales puntiagudos. Flores en forma de trompeta amarillas con cuellos dorados, a menudo marcados con violeta o rosa. Frutos indehiscentes rojos que luego se tornan negros.

Figura 166. Puy



Fuente: Elaboración propia.

Roble morado

Familia: Bignoniaceae.

Nombre científico: *Tabebuia rosea*. (Bertol) DC

Descripción: Arbol de 15 a 20 m. Hojas palmadas, compuestas. Flores tubular-infundibuliformes, rosado, a veces blanco. El fruto es una cápsula linear, cilíndrica, cáliz persistente.

Figura 167. Roble morado



Fuente: Elaboración propia.

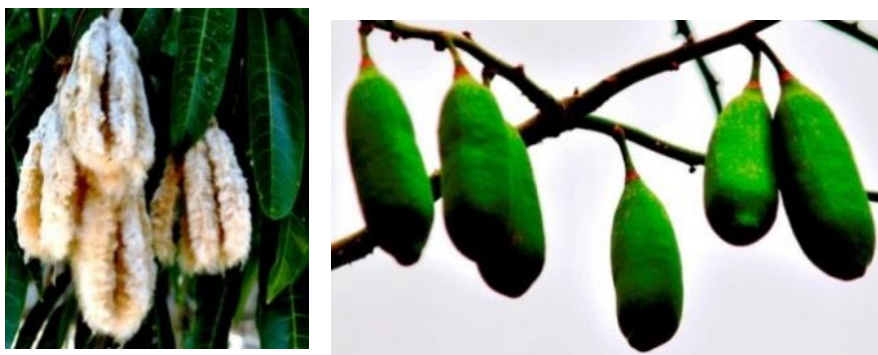
Ceibote

Familia: Bombacaceae

Nombre científico: *Ceiba pentandra* (L.). Gaertn.

Descripción: Árbol que alcanza 60 a 70 m de altura. Las hojas poseen 5 a 9 folíolos. Los frutos son cápsulas dehiscentes con una fibra amarillenta de aspecto algodonoso.

Figura 168. Ceibote



Fuente: Elaboración propia.

Jobito

Familia: Boraginaceae

Nombre científico: *Cordia alba* (Jacq.). Roem. & Schult.

Descripción: Árbol de 7 m de altura, flores olorosas con corola de color crema. El fruto es una drupa dulce y pegajosa que al madurarse se torna blanquecina y se utiliza como pegante.

Figura 169. Jobito



Fuente: Elaboración propia.

Maíz tostao wayuu

Familia: Boraginaceae.

Nombre científico: *Cordia curassavica*. (Jacq.) Roem. & Schult.

Descripción: Arbusto muy ramificado que crece hasta 3 m de altura y un fuerte olor aromático. Sus hojas son lanceoladas a ovadas. Las flores son blancas. Los frutos son rojos carnosos.

Figura 170. Maíz tostao wayuu



Fuente: Elaboración propia.

Verbena blanca

Familia: Boraginaceae.

Nombre científico: *Heliotropium indicum* L.

Descripción: Hierba de 0,5-1 m de altura, ramas alternas y angulosas. Las flores son pequeñas, blancas con tintes violetas. Fruto globoso-escutiforme, cárpelos con una sola semilla.

Figura 171. Verbena blanca



Fuente: Elaboración propia.

Mayita chivichivi

Familia: Bromeliaceae.

Nombre científico: *Bromelia pinguin* L.

Descripción: Hierba con tallo rastrero con numerosas hojas amontonadas, de porte rígido, y con los márgenes armados con robustos agujones. Su fruto baya de forma amarilla puntiaguda.

Figura 172. Mayita chivichivi



Fuente: Elaboración propia.

Cardón galluzo

Familia: Cactaceae.

Nombre científico: *Cereus fricii*. Backeb.

Descripción: Árbol de 8-10 m. Es leñoso con columna que asemeja a un candelabro. Presenta de 8-9 costillas con areolas con muchas espinas. Tiene las flores de color crema; El fruto al inicio es verde luego se vuelve amarillento.

Figura 173. Cardón galluzo



Fuente: Elaboración propia.

Cardón iguaraya

Familia: Cactaceae.

Nombre científico: *Stenocereus griseus* (Haw). Britt & Rose.

Descripción: Planta xerofítica cuya altura oscila entre 6-8 m. Las flores son sé-siles, solitarias y carnosas, con pétalos interiores blancos. El fruto es una baya, globosa, espinosa y roja.

Figura 174. Cardón iguaraya



Fuente: Elaboración propia.

Guamacho

Familia: Cactaceae.

Nombre científico: *Pereskia guamacho*. F.A.C.Weber.

Descripción: Árbol de hasta 8 m de altura, hojas simples, alternas, suculentas. Las flores amarillas. Sus frutos son globosos, verde-amarillentos al madurar y contienen numerosas semillas negras.

Figura 175. Guamacho



Fuente: Elaboración propia.

Pichihüel

Familia: Cactaceae.

Nombre científico: *Melocactus communis*. (Aiton) Link & Otto.

Descripción: Plantas suculentas que poseen 12 costillas de color verde con areolas en las que se insertan espinas fuertes en número de 5-6, cabeza lanuda blanca espinosa, de la cual brotan flores lilas que originan de 1-2 frutos rojos pálidos.

Figura 176. Pichihüel



Fuente: Elaboración propia.

Pitahaya

Familia: Cactaceae.

Nombre científico: *Acanthocereus tetragonus* (L.). Hummelinck.

Descripción: Cactus de ramas arqueadas, presenta 3 costillas longitudinales, con espinas en grupo de 5-6. Flores con interior blanco y que durante el día permanecen cerradas. El fruto es una baya oblonga roja con numerosas semillas negras.

Figura 177. Pitahaya



Fuente: Elaboración propia.

Tuna España

Familia: Cactaceae.

Nombre científico: *Opuntia schumannii*. F.A.C.Weber ex A.Berger.

Descripción: Planta de 1 a 2 m. Las pencas son ovadas a oblongos de color verde oscuro mate. Las areolas tienen de 2-10 espinas. Las flores son amarillentas de color rojo o naranja y más tarde son de color rojo oscuro. Las frutas son carnosas, de color morado oscuro.

Figura 178. Tuna España



Fuente: Elaboración propia.

Tuna Guajira

Familia: Cactaceae.

Nombre científico: *Opuntia caracasana*. Salm-Dyck.

Descripción: Planta espinosa de 0,8-1 m de altura con numerosos artejos aplanados, con areolas espinosas. Las flores son sésiles, amarillas y brotan de los bordes. El fruto es rojo.

Figura 179. Tuna Guajira



Fuente: Elaboración propia.

Acacia roja

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Delonix regia*. (Bojer) Raf.

Descripción: Árbol caducifolio de 6-8 m de altura. Hojas bipinnadas, con 10-15 pares de pinna. Las flores, que son de color rojo. Legumbre muy coriácea, plana.

Figura 180. Acacia roja



Fuente: Elaboración propia.

Bajagua

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Senna alata* (L.). Roxb

Descripción: Arbusto de 1 m de altura. Hojas con folíolos cortantes, pediculados, compuestos, elípticos. Flores amarillas. Los frutos son vainas rectas de color pardo con semillas aplanadas.

Figura 181. Bajagua



Fuente: Elaboración propia.

Bejuco cadena

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Bauhinia glabra*. Jacq.

Descripción: Liana o bejuco muy largo y grueso, aplanado con surcos en sus 2 caras y púas en sus bordes, constituye largas cadenas formando ondas. Hojas alternas, pecioladas. Flores olorosas, de color rosa pálido muy caedizas. Fruto dehiscente con 2 valvas.

Figura 182. Bejuco cadena



Fuente: Elaboración propia.

Brasil

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Haematoxylon brasiletto*. Karst.

Descripción: Árbol que alcanza de 2-5 m de altura, presenta espinas. Hojas obovadas con 3 pares de folíolos glabros. Flores pequeñas, amarillas, racemosas. Frutos en legumbres planas y delgadas.

Figura 183. Brasil



Fuente: Elaboración propia.

Campano

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Samanea saman*. (Jacq.) Benth.

Descripción: Árbol de hasta 20 m de altura. Hojas bipinnadas. Flores dimorfas rosadas y blancas. Legumbre indehisciente, negruzca, recta o ligeramente curvada.

Figura 184. Campano



Fuente: Elaboración propia.

Cafetillo

Familia: Caesalpiniaceae

Nombre científico: *Senna occidentalis* L.

Descripción: Planta erecta de 1 m de altura o menos. Las hojas tienen apariencia de plumas. Sus flores son amarillas y los racimos están poco floreados. Los frutos son alargados y comprimidos, con muchas semillas de color café.

Figura 185. Cafetillo



Fuente: Elaboración propia.

Caranganito

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Senna emarginata* L.

Descripción: Árbol de 4-9 m de altura. Hojas alternas, pecioladas con 2-6 pares de folíolos. Flores amarillas con pétalos unguiculados. El fruto es una legumbre de color verde.

Figura 186. Caranganito



Fuente: Elaboración propia.

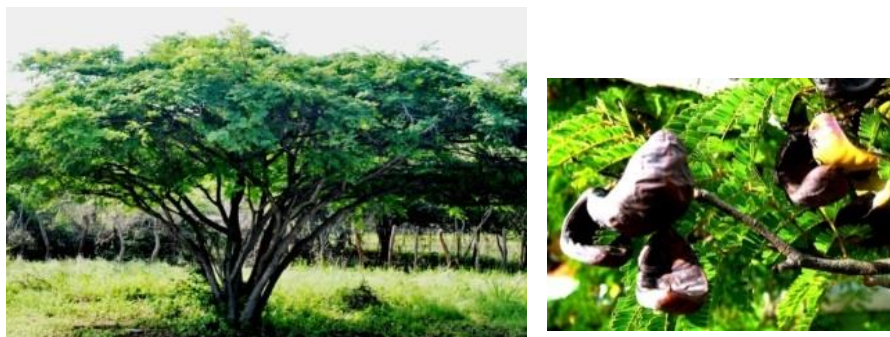
Divi divi

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Libidibia coriaria*. (Jacq.) Schltd.

Descripción: Árbol entre 5-8 m, frondoso. Las hojas son bipinnadas y opuestas. Flores de color crema. El fruto es una legumbre retorcida de color marrón, que al madurarse se vuelve negra.

Figura 187. Divi divi



Fuente: Elaboración propia.

Ebano

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Caesalpinia ebano*. H. Karst.

Descripción: Árbol de hasta 18 m de altura, copa aparaolada y de follaje translúcido, con hermosa corteza moteada. Las hojas doblemente compuestas, flores compuestas, amarillas con pintas rojizas y frutos en legumbres, cortas y leños.

Figura 188. Ebano



Fuente: Elaboración propia.

Matarratón

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Gliricidia sepium*. (Jacq.) Stend.

Descripción: Pequeño árbol, caducifolio, hojas pinnadas, con 10-15 pares de folíolos ovados. Flores amarillas, en racimos axilares. Fruto Legumbre linear-cilíndrico.

Figura 189. Matarratón



Fuente: Elaboración propia.

Sauce guajiro

Familia: Caesalpiniaceae.

Nombre científico: *Parkinsonia aculeata* L.

Descripción: Árbol espinoso cuya altura oscila entre 6-7 m, de corteza lisa y verde especialmente en las ramas. Flores con 5 pétalos amarillos. El fruto es una legumbre indehiscente, toruloso.

Figura 190. Sauce guajiro



Fuente: Elaboración propia.

Arara

Familia: Capparidaceae.

Nombre científico: *Cynophalla flexuosa* (L.). Presl.

Descripción: Arbusto o árbol con hojas elípticas, oblongas, o lanceoladas a lineales. Flores blancas. Fruto lineal de dehiscencia longitudinal tardía.

Figura 191. Arara



Fuente: Elaboración propia.

Barba e' sapo

Familia: Capparidaceae.

Nombre científico: *Cleome spinosa*. Jacq.

Descripción: Arbusto de olor desagradable de 1,5 m de altura, espinoso. Las hojas son alternas, compuestas foliadas. Flores blancas. Fruto pedunculado, cilíndrico, de color verde.

Figura 192. Barba e' sapo



Fuente: Elaboración propia.

Olivo hembra

Familia: Capparidaceae.

Nombre científico: *Capparis odoratissima*. (Jacq.) L.

Descripción: Árbol que mide de 6-8 m de altura. Hojas verdosas brillantes. Flores pequeñas olorosas de 4 pétalos blancos. El fruto es cilíndrico, dehiscente; color crema, con pulpa roja.

Figura 193. Olivo hembra



Fuente: Elaboración propia.

Olivo macho

Familia: Capparidaceae.

Nombre científico: *Capparis linearis*. Jacq.

Descripción: Árbol con una altura aproximada de 7-8 m. Las hojas son espadiformes, Su fruto es cilíndrico, toruloso, dehiscente, color crema.

Figura 194. Olivo macho



Fuente: Elaboración propia.

Pan cayeta

Familia: Capparidaceae.

Nombre científico: *Morisonia americana* L.

Descripción: Arbustos de 3–6 m de alto, amarillo-verdosos o plateados. Hojas simples, alternas, oblongas u ovado-oblongas. Flores blancas. Frutos bayas solitaria.

Figura 195. Pan cayeta



Fuente: Elaboración propia.

Toco

Familia: Capparidaceae.

Nombre científico: *Crataeva tapia* L.

Descripción: Árbol cuya altura oscila entre 8-10 m. Las hojas son alternas, pecioladas, trifoliadas, ápice acuminado. Flores blancas con numerosos estambres. El fruto es globoso.

Figura 196. Toco



Fuente: Elaboración propia.

Toco negro

Familia: Capparidaceae

Nombre científico: *Capparis pachaca*. Cronquist.

Descripción: Árbol leñoso de 5-7 m de altura, bastante frondoso y siempre verde. Las flores son blancas y el fruto es globoso, verde y contiene de 4-5 semillas.

Figura 197. Toco negro



Fuente: Elaboración propia.

Mangle blanco

Familia: Combretaceae.

Nombre científico: *Laguncularia racemosa* (L.). C.F. Gaerth.

Descripción: Arbusto o árbol de hasta 20 m de alto. Sus hojas son opuestas, elípticas y redondeadas. Sus flores o inflorescencia son de color crema.

Figura 198. Mangle blanco



Fuente: Elaboración propia.

Mangle botoncillo

Familia: Combretaceae.

Nombre científico: *Conocarpus erectus* L.

Descripción: Arbusto entre 1 y 4 m de altura. Las hojas son alternas, simples y oblongas; son de color verde oscuro. Las flores amarillas- verdosas. Sus frutos son nueces aladas.

Figura 199. Mangle botoncillo



Fuente: Elaboración propia.

Barquito morao

Familia: Commelinaceae.

Nombre científico: *Commelina diffusa*. Burm.

Descripción: Hierba semipostrada o casi erecta, muy ramificada y de 0,2-0,5m de largo. Inflorescencia con pocas flores, 3 pétalos azules o blancos vistosos. Las flores están sostenidas por una espata navicular.

Figura 200. Barquito morao



Fuente: Elaboración propia.

Bejuco e' sapo

Familia: Convolvulaceae.

Nombre científico: *Ipomea carnea*. Jacq.

Descripción: Planta a bejucosa que produce un látex blanco. Hojas alternas, ova-
das. Flor acampanulada tubulosa color lila, fruto dehiscente lanosos, y café.

Figura 201. Bejuco e' sapo



Fuente: Elaboración propia.

Balsamira

Familia: Cucurbitaceae.

Nombre científico: *Momordica charantia* L.

Descripción: Planta herbácea postrada que se vuelve trepadora. Flores axilares
amarillas. Su fruto es una baya amarilla con semillas con pulpa roja.

Figura 202. Balsamira



Fuente: Elaboración propia.

Pepinillo

Familia: Cucurbitaceae.

Nombre científico: *Cucumis anguria* L.

Descripción: Trepadora anual donde sus frutas van de ovoide a oblongo. Las superficies de los frutos tienen pelos largos que cubren una superficie que tiene verrugas o espinas.

Figura 203. Pepinillo



Fuente: Elaboración propia.

Pepinillo del diablo

Familia: Cucurbitaceae.

Nombre científico: *Ecballium elaterium* (L.) Rich.

Descripción: Planta herbácea perenne con tallos rastreros, hojas acorazonadas en forma triangular, Flores amarillentas. Fruto ovoide amarillento, muy característico con muchas cerdas.

Figura 204. Pepinillo del diablo



Fuente: Elaboración propia.

Coca montuna

Familia: Erythroxilaceae.

Nombre científico: *Erythroxylon areolatum* L.

Descripción: Árbol de unos 6 m de alto. Sus hojas son alternas, enteras, obovadas o elípticas, Las flores son numerosas de color crema. Frutos rojos erguidos.

Figura 205. Coca montuna



Fuente: Elaboración propia.

Amargosito

Familia: Euphorbiaceae.

Nombre científico: *Croton ovalifolius* Vahl.

Descripción: Arbusto de 1 a 1,5 m. hojas pubescentes de color verde claro, alternas, ovalada. Las hojas poseen sabor amargo. Flores pequeñas con 5 pétalos blancos. Frutos en cápsulas

Figura 206. Amargosito



Fuente: Elaboración propia.

Higuereto

Familia: Euphorbiaceae.

Nombre científico: *Ricinus communis* L.

Descripción: Árbol de 5 m de altura. Hojas verdes y rojizas Flores blancas. Frutos en cápsula redonda provista de agujones, con 3 semillas.

Figura 207. Higuereto



Fuente: Elaboración propia.

Manzanillo de playa

Familia: Euphorbiaceae.

Nombre científico: *Hippomane mancinella* L.

Descripción: Árbol de 5-15 m de altura. Hojas simples y alternas, ovado-elípticas con bordes dentados. Flores pequeñas y verdosas. Frutos en drupas globosas, verdes, tornándose amarillentos.

Figura 208. Manzanillo de playa



Fuente: Elaboración propia.

Pringamoza

Familia: Euphorbiaceae.

Nombre científico: *Jatropha urens* L.

Descripción: Arbusto de 1-2 m, con pelos urticantes en toda su extensión. Sus flores son numerosas con pétalos y estambres blancos. El fruto es una cápsula dehiscente.

Figura 209. Pringamoza



Fuente: Elaboración propia.

Salvia Guajira

Familia: Euphorbiaceae.

Nombre científico: *Croton punctatus*. Jacq.

Descripción: Arbusto de aproximadamente 2 m de altura. Inflorescencia en racimos terminales en grupo compacto, flores con 5 pétalos blancos y frutos con cápsulas.

Figura 210. Salvia Guajira



Fuente: Elaboración propia.

Túa túa

Familia: Euphorbiaceae.

Nombre científico: *Jatropha gossypifolia* L.

Descripción: Arbusto cuya altura oscila entre 1-2 m. El tallo es de color verde y emana un látex de color amarillento. Sus flores son de color morado claro; el fruto es una drupa verdusca.

Figura 211. Túa túa



Fuente: Elaboración propia.

Yuca brava

Familia: Euphorbiaceae.

Nombre científico: *Manihot carthaginensis*. Jacq.

Descripción: Arbusto de 2-3 m de altura, hojas con 3 lóbulos. Flores con 5 pétalos de color crema. Frutos en forma de tubérculos.

Figura 212. Yuca brava



Fuente: Elaboración propia.

Chicharrón

Familia: Fabaceae

Nombre científico: *Diphysa carthagenensis*. Jacq.

Descripción: Árbol de 5–6 m de alto, corteza fisurada, glabra. Hojas con ápice obtuso; raquis puberulento, aguijonoso. Flores amarillas. Frutos legumbres estipitadas.

Figura 213. Chicharrón



Fuente: Elaboración propia.

Coa

Familia: Fabaceae.

Nombre científico: *Geoffroea spinosa*. Jacq.

Descripción: Árbol espinoso porte mediano de 10–14 m de altura, follaje caduco, inerme, copa densa y desarrollada. Flores amarillentas y frutos drupa de color amarillento cuando maduros.

Figura 214. Coa.



Fuente: Elaboración propia.

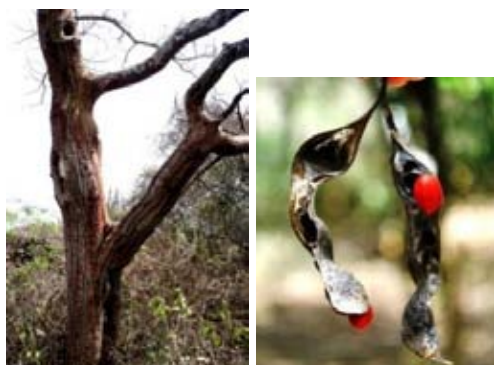
Pionío

Familia: Fabaceae.

Nombre científico: *Erytrina velutina*. Willd.

Descripción: Árbol de 8-12 m de altura con tronco espinoso. Folíolos rómbico-ovados con flores de color rojizo-anaranjadas. Fruto en legumbre tomentosa. Semillas rojizas.

Figura 215. Pionío



Fuente: Elaboración propia.

Volador

Familia: Hernandiaceae

Nombre científico: *Gyrocarpus americanus*. Jacq.

Descripción: Árbol caducifolio con 12-30 m de altura. Hojas: simples, alternas. Flores verdosas en panículas terminales, ramificadas. Fruto sámara con base redonda a elíptica.

Figura 216. Volador



Fuente: Elaboración propia.

Consuelda

Familia: Loranthaceae.

Nombre científico: *Phoradendron mucronatum*. (D.C.) Krug & Urban.

Descripción: Arbusto parásito de 4-5 m de altura, con haustorios que penetran en las plantas que parasita Flores amarillas claras y el fruto es una baya pequeña de color naranja.

Figura 217. Consuelda



Fuente: Elaboración propia.

Cerezo

Familia: Malpighiaceae

Nombre científico: *Malpighia emarginata*. DC.

Descripción: Es un arbusto que mide entre 3 y 6 m de altura. Las hojas son simples, enteras y opuestas. Las flores son de color rojo, rosado. Frutos drupas de color rojo y una semilla.

Figura 218. Cerezo



Fuente: Elaboración propia.

Algodoncillo

Familia: Malvaceae.

Nombre científico: *Bastardia viscosa* (L.). H.B.K.

Descripción: Arbusto con altura que oscila entre 0,3-0,8 m. Hojas ovadas, alternas, tomentosas. Flores de 5 pétalos amarillos. Fruto dehiscente de 5 carpelos, cada uno con 1 semilla.

Figura 219. Algodoncillo



Fuente: Elaboración propia.

Guácimo

Familia: Malvaceae

Nombre científico: *Guazuma ulmifolia* Lam.

Descripción: Árbol de unos 15 m de alto. Copa de forma arqueada. Hojas oblongas u ovadas. Flores amarillas agrupadas, abundantes y olorosas. El fruto es una cápsula negra rugosa.

Figura 220. Guácimo



Fuente: Elaboración propia.

Babosa

Familia: Malvaceae.

Nombre científico: *Sida ciliaris* L.

Descripción: Planta arbustiva de 0,2-0,3 m de altura. Hojas alternas pecioladas; Flores anaranjadas en Fruto de varios carpelos con un ápice 2 prolongaciones setosas y punzantes.

Figura 221. Babosa



Fuente: Elaboración propia.

Clemón

Familia: Malvaceae

Nombre científico: *Thespesia populnea* (L.). Sol.

Descripción: Árbol de unos 7 m de altura. Las flores son solitarias, sésiles con corola amarilla al principio y morada con los días. El fruto es pardo, subgloboso, dehiscente.

Figura 222. Clemón



Fuente: Elaboración propia.

Malva

Familia: Malvaceae

Nombre científico: *Malachra alceifolia*. Jacq.

Descripción: Arbusto de 1 m de alto con pelos punzantes. Las hojas son alternas, anchamente ovadas. Flores amarillas. El fruto está rodeado por brácteas y encierra una sola semilla.

Figura 223. Malva



Fuente: Elaboración propia.

Yuca escorzonera

Familia: Martyniaceae.

Nombre científico: *Craniolaria annua* L.

Descripción: Planta semileñosa, anual, cuya altura está entre 0,6-0,8 m. Raíces muy gruesas y tuberosas. Inflorescencia con 3-7 flores de pétalos blanco amarillentos, dilatada en la parte superior con 5 lóbulos circulares. Fruto grisáceo con numerosas semillas

Figura 224. Yuca escorzonera



Fuente: Elaboración propia.

Cacho e' cabra

Familia: Mimosaceae

Nombre científico: *Vachella tortuosa* (Linnaeus). Seigler & Ebinger.

Descripción: Árbol achaparrado, espinoso, cuya altura no sobrepasa los 7 m; las flores son amarillas, olorosas. El fruto es una legumbre algo encorvada con aspecto de cacho de cabra.

Figura 225. Cacho e' cabra



Fuente: Elaboración propia.

Corioto

Familia: Mimosaceae

Nombre científico: *Pithecellobium dulce*. (Roxb.) Benth

Descripción: Los árboles de 5-8 m de altura. Hojas compuestas bipinadas con cuatro hojillas oblongas. Las flores son de color. Los frutos son vainas delgadas, enroscadas, rojizas o rosadas.

Figura 226. Corioto.



Fuente: Elaboración propia.

Espinito amarillo

Familia: Mimosaceae.

Nombre científico: *Choroleucon mangense*. Britton & Rose.

Descripción: Árbol o arbusto de 3 a 10 m de alto. Hojas bipinnadas y alternas. Flores blancas. Frutos en legumbres arqueadas y aplanadas, verdes, tornándose amarillos o negros al madurar.

Figura 227. Espinito amarillo



Fuente: Elaboración propia.

Palo verde

Familia: Mimosaceae

Nombre científico: *Parkinsonia praecox*. (Ruiz & Pav.) Hawkins

Descripción: Árbol de hasta 7 m de altura. Sus hojas compuestas son bipinnadas,. Sus flores son de color amarillo con algo de naranja. Sus frutos son legumbres membranosas, elípticas

Figura 228. Palo verde



Fuente: Elaboración propia.

Trupillo

Familia: Mimosaceae.

Nombre científico: *Prosopis juliflora* (Sw.). DC.

Descripción: Árbol espinoso de 6 a 15 m. Hojas bipinadas. Los frutos son drupas indehiscentes de color verde, amarillos al madurar. Las flores son de color blanco-verduzcas, amarillas con la edad.

Figura 229. Trupillo



Fuente: Elaboración propia.

Moringa

Familia: Moringaceae

Nombre científico: *Moringa oleífera*. Lam.

Descripción: Es un árbol perenne caducifolio, hojas color verde claro, compuestas, tripinnadas, con muchos folíolos pequeños. Las flores son fragantes, de color blanco o blanco crema, Produce vainas colgantes color marrón, triangulares.

Figura 230. Moringa



Fuente: Elaboración propia.

Yerba blanca

Familia: Nyctaginaceae

Nombre científico: *Boerhavia erecta*. Mill.

Descripción: Hierba anual, erecta 1,2 m de alto. Hojas opuestas, ovadas, pecioladas. Las flores son de color, blanco, rosada o roja. El fruto es un aquenio liso, fruto simple, seco.

Figura 231. Yerba blanca



Fuente: Elaboración propia.

Concha de caimán

Familia: Opiliaceae

Nombre científico: *Agonandra brasiliensis*. Miers ex Benth. & Hook.f.

Descripción: Arbusto o árbol de 2-20 m de alto. Corteza en placas parecidas a un lomo de caimán. Hojas verdes, alternas. Fruto baya, globoso con una sola semilla.

Figura 232. Concha de caimán



Fuente: Elaboración propia.

Cascabel

Familia: Papilionaceae

Nombre científico: *Crotalaria retusa* L.

Descripción: Hierba de 0,4-1 m de altura. Hojas alternas, compuestas, trifoliadas, pecioladas. Inflorescencia en racimos terminales, de color amarillo con rosado y una mancha roja en el cáliz. Fruto en legumbre obovoide, dehiscente.

Figura 233. Cascabel



Fuente: Elaboración propia.

Cinco llagas

Familia: Passifloraceae

Nombre científico: *Passiflora foetida* L.

Descripción: Bejuco rastrero o trepador. Flores con 5 pétalos blancos o cremas. Fruto globoso, verde con abundantes semillas, arilo dulce comestible de color blanco.

Figura 234. Cinco llagas



Fuente: Elaboración propia.

Anamú

Familia: Phytolacaceae

Nombre científico: *Petiveria alliacea* L.

Descripción: Hierba de 0,7-1 m de altura. Hojas alternas, elípticas, lanceoladas. Flores pequeñas de color blanco-verdosas, apétalas. Fruto en aquenio, con espinas apicales.

Figura 235. Anamú



Fuente: Elaboración propia.

Carga muchacho

Familia: Polygonaceae

Nombre científico: *Ruprechtia ramiflora*. (Jacq.) Mey.

Descripción: Planta leñosa cuya altura oscila entre 5-7 m. Lashoja son largas, chartácea. Inflorescencia vistosa, con numerosas brácteas de color blanco-lila que cambian a café casi al caerse.

Figura 236. Carga muchacho



Fuente: Elaboración propia.

Uvita playera

Familia: Polygonaceae

Nombre científico: *Coccoloba uvifera* L.

Descripción: Árbol cuya altura oscila entre 6-8 m. Hojas simples, alternas suborbiculares y carnosas s. El fruto es una drupa de color verde que al madurarse se vuelve morado.

Figura 237. Uvita playera



Fuente: Elaboración propia.

Uvita de culebra

Familia: Polygonaceae

Nombre científico: *Lycium tweedianum* var. *tweedianum*. Griseb.

Descripción: Arbusto glabras a 1,3 m de altura, presenta sus hojas alternas o simples; ramas espinosas de largo, delgados. Bayas ovoides, subglobosas de color rojo - negruzcas.

Figura 238. Uvita de culebra



Fuente: Elaboración propia.

Verdolaga amarilla

Familia: Portulacaceae

Nombre científico: *Portulaca oleracea* L.

Descripción: Planta herbácea, anual postrada de 0,1-0,5 m de largo, con tallos rojizos. Hojas alternas o casi opuestas, apicioladas, succulentas. Flores amarillas. El fruto es un pixidio.

Figura 239. Verdolaga amarilla



Fuente: Elaboración propia.

Mangle rojo

Familia: Rhizophoraceae

Nombre científico: *Rizophora mangle* L.

Descripción: Los árboles son de 4 a 10 m de altura. Las hojas simples, opuestas, pecioladas. La flor de color blancos amarillento. Los frutos baya de color pardo, coriácea, dura.

Figura 240. Mangle rojo



Fuente: Elaboración propia.

Cruceto blanco

Familia: Rubiaceae

Nombre científico: *Randia armata*. (Sw.) DC.

Descripción: Arbustos hasta 4 m de alto. Hojas elípticas a oblanceoladas. Flores terminales en espolones. Frutos globosos lisos, glabros, verde pálido a blanquecinos o amarillentos.

Figura 241. Cruceto blanco



Fuente: Elaboración propia.

Culo e' gato

Familia: Rubiaceae

Nombre científico: *Spermacoce laevis*. Lam.

Descripción: Hierba de 0,2-0,5 m de altura. Hojas opuestas de oblongas a ova- do- lanceoladas de ápice agudo a acuminado. Flores pequeñas, blancas o ama- rillas. Los frutos capsulares.

Figura 242. Culo e' gato



Fuente: Elaboración propia.

Topo toropo

Familia: Sapindaceae

Nombre científico: *Cardiospermum corindum* L.

Descripción: Planta herbácea, trepadora, ramificada, de 0,5-1 m de altura. Las flores son amarillas. Fruto capsular hinchado.

Figura 243. Topo toropo



Fuente: Elaboración propia.

Revienta puerco

Familia: Simarubáceas

Nombre científico: *Castela erecta*. (Torr & Gray) Cronquist.

Descripción: Es arbusto de 2 m de altura. Las hojas alternas, son diminutas de color verde claro. Sus flores son muy pequeñas con pétalos de color rojo. Sus frutos son bayas de igual color.

Figura 244. Revienta puerco



Fuente: Elaboración propia.

Bola e' gato

Familia: Solanaceae

Nombre científico: *Solanum hirtum*. Vahl.

Descripción: Arbusto de 1-2 m de altura, muy espinoso. Hojas alternas, pecioladas, membranosas, chartáceas. Flores blancas. Fruto globoso con pelos rígidos.

Figura 245 Bola e' gato



Fuente: Elaboración propia.

Chamico

Familia: Solanaceae

Nombre científico: *Datura stramonium* L.

Descripción: Es una hierba con olor fétido. Las hojas poseen borde recortado en divisiones grandes y redondeadas. Sus flores de color blanco, violácea o rosa-azulosa. Los frutos son cápsulas con numerosas espinas fuertes.

Figura 246. Chamico



Fuente: Elaboración propia.

Yerba mora

Familia: Solanaceae

Nombre científico: *Solanum nigrum* L.

Descripción: Hierba hasta de 0,5 m. Hojas alternas, pecioladas, ovadas. Flores blancas. El fruto es una baya globosa, verde cuando inmaduro tornándose negro, brillante y liso al madurar.

Figura 247. Yerba mora



Fuente: Elaboración propia.

Acaba rico

Familia: Sterculiaceae

Nombre científico: *Melochia parvifolia*. Kunth

Descripción: Hierba o arbusto de 0,60 - 2 m de altura. Hojas simples, alternas, oblongo-lanceoladas. Flores actinomorfas, de color blanca, hermafroditas hipóginas.

Figura 248. Acaba rico



Fuente: Elaboración propia.

Escobilla morada

Familia: Sterculiaceae

Nombre científico: *Melochia tomentosa* L.

Descripción: Planta herbácea a semiarbusciva, perenne, cuya altura oscila entre 1-2 m. Flores con 5 pétalos color púrpura. Fruto piramidal con 1-2 semillas triangulares.

Figura 249. Escobilla morada



Fuente: Elaboración propia.

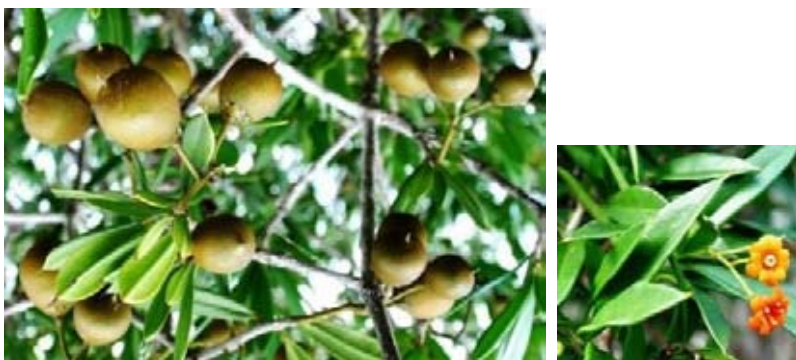
Manca mulo

Familia: Theophrastaceae

Nombre científico: *Jacquinia pungens*. Gray.

Descripción: Árbol cuya altura oscila entre 3-4 m. Hojas algo chartáceas, de color verde oscuro, y una espina punzante en el ápice. Fruto bayo, globoso, verde y luego amarillento al madurar.

Figura 250. Manca mulo



Fuente: Elaboración propia.

Enea

Familia: Typhaceae

Nombre científico: *Typha domigensis*. Pers. Steudel.

Descripción: Planta, herbácea acuática, enraizada. Sus hojas igualan o exceden la altura de las espigas. La inflorescencia pardo claro, con una o más brácteas foliáceas. Fruto fusiforme.

Figura 251. Enea



Fuente: Elaboración propia.

Aceituno

Familia: Verbenaceae

Nombre científico: *Vitex cymosa*. (Spreng.).

Descripción: Árbol que alcanza entre 10-15 m de altura; hojas compuestas de 3-7 foliolos desiguales. Las flores color lila, agrupadas. El fruto es una drupa negra, redonda, de sabor agradable.

Figura 252. Aceituno



Fuente: Elaboración propia.

Quita dolor

Familia: Verbenaceae

Nombre científico: *Lippia alba*. (Mill.) Br.

Descripción: Subarbusto de 0,8 m, tallo leñoso, ramas largas. Hojas opuestas, finamente dentadas. Flores en cabezuelas lilas. El fruto es una drupa o cápsula seca.

Figura 253. Quita dolor



Fuente: Elaboración propia.

Abrojo

Familia: Zygophylaceae

Nombre científico: *Tribulus terrestris* L. Sp. Pl.

Descripción: Hierba postrada muy dura, hasta de 1 m de longitud. Hojas pinna-das ovadas. Flores amarillas. Fruto con 5 carpelos, cada uno tiene 2-3 espinas muy punzantes.

Figura 254. Abrojo



Fuente: Elaboración propia.

Guayacán de bola

Familia: Zygophyllaceae

Nombre científico: *Bulnesia arborea*. (Jacq.) Engl.

Descripción: Árbol perenne que en primavera se cubre de flores amarillas. Pétalos amarillos-anaranjados. El fruto es una cápsula de color verde con 5 alas membranosas y en su interior se encuentra una semilla verde.

Figura 255. Guayacán de bola



Fuente: Elaboración propia.

Guayacán extranjero

Familia: Zygophyllaceae

Nombre científico: *Guaiacum officinale* L.

Descripción: Un árbol de hoja perenne ornamental. Hojas pinnadas, oval obtusa. Flores de color azul, fruto cápsula obcordada; semilla solitaria, dura, oblonga.

Figura 256. Guayacán de bola



Fuente: Elaboración propia.

Taller sobre plantas nativas del bosque seco

¿Por qué los bosques tropicales también se conocen como bosques estratificados?

¿Cuáles son la vegetación típica y la fauna típica de los desiertos?

¿Qué adaptación permite que los cactus sobrevivan largos períodos sin lluvia?, explique.

¿Cuál es la importancia de la flora xerofítica para la seguridad alimentaria de la etnia Wayuu?

¿Cuál cree usted que debe ser la estrategia política para recuperar las plantas nativas del cual se deben surtir las comunidades de la etnia Wayuu?

CAPÍTULO 12

Aspectos limnológicos

*En cada promontorio, en cada playa curva, en cada grano de arena
hay una historia de la tierra.*

Rachel Carson, 1958

Aspectos limnológicos

INTRODUCCIÓN

Por la gran cantidad de recursos hídricos y biodiversidad que presenta el Departamento de la Guajira la Limnología juega un papel importante en los estudios que ameritan dichos ecosistemas y por el impacto que está ejerciendo la variabilidad climática sobre la flora y fauna. El hecho de existir una facultad de Ingeniería Ambiental y una amplia variedad de ecosistema que van desde los 40 °C en la parte más xerofítica del Municipio de Uribia, hasta temperatura por debajo de cero en la Sierra Nevada, hace de esta rama de la Ecología la herramienta más propicia para que los estudiantes puedan abordar investigaciones en el campo limnológico que conduzcan a obtener información sobre los diferentes ecosistemas y disponer de políticas ambientales que permita la recuperación de nuestros principales recursos hídricos impactados por la contaminación y efectos antrópicos. La fauna y flora se están extinguiendo rápidamente y las lagunas costeras que sustentan la economía de las comunidades wayuu están colmatándose y contaminándose por residuos orgánicos y estiércoles provenientes de animales y humanos, llevados a ellas a través de las escorrentías ocasionadas por las lluvias.

Esta Unidad o Capítulo del libro tiene como objetivo principal permitir que los estudiantes de la asignatura de Biología conozcan la importancia de la Limnología como herramienta para el estudio de los recursos hídricos, recuperación y preservación de nuestra flora y fauna y tiempo después en su periodo de formación soslayar estrategias que redunden en una salud ambiental de nuestro ecosistema. Para ello se hará énfasis en su definición. Ramas, importancia, potencial eco sistémico de nuestro departamento y estrategias limnológicas de fácil aplicación en nuestro medio.

DEFINICIÓN

La definición de Limnología proviene del gr Limmne y logos para referirse al estudio de las aguas (marismas, lagos, lagunas, entre otros.), incluyendo aguas continentales y marinas o saladas. Actualmente dista mucho de aquella

pregonada en el siglo XIX cuando Muller realizó los primeros estudios fitoplanctónico: Hoy existe un concepto más actualizado, aunque todavía existen enormes vacíos para agua subterráneas, hipersalinas y de alcantarillas. Hay casi tantas definiciones como autores han escrito de Limnología. Una definición sencilla de Limnología es definirla como la Ciencia que estudia los cuerpos de agua continentales y salinos, haciendo énfasis en los factores físicos, químicos, biológicos y climatológicos que determinan el comportamiento del agua lentic (lagos, lagunas), lotica (ríos) atmosférica (en forma de vapor) y freática (agua subterránea), para explicar su composición, estructura, energía y organismos vivos.

RAMAS DE LA LIMNOLOGÍA E IMPORTANCIA

La Limnología como una rama de la ecología es muy amplia y tiene muchos campos de estudio. Las ramas más importantes son:

- **Limnología de aguas lóaticas:** Se refiere al estudio de aguas corrientes, tal es el caso de los ríos, quebradas, arroyos, entre otros.
- **Limnología de aguas lénticas:** se refiere a las aguas estancadas: represas, jagüeyes, lagos, pantanos, marismas.
- **Limnología costeras:** es muy específica y se refiere al estudio de los cuerpos de agua salinas o salobres: laguna costera, estuarios.
- **Limnología de agua subterráneas:** Es la más desconocida por los estudios y hace énfasis en el estudio biogeoquímico de aguas subterránea de cualquier índole. En La Guajira sería muy importante por la abundancia de aguas subterráneas.

También es importante resaltar que Limnología involucra el flujo de energía y materia en las cadenas tróficas, estructura de los organismos que habitan en los diversos ecosistemas y las respuestas de los ecosistemas acuáticos a los factores fisicoquímicos (pH, temperatura oxígeno disuelto, conductividad, DBO, entre otros) que inciden sobre la biodiversidad, extensivos a los factores climatológicos (Vientos, radiación solar, lluvias, entre otros) y geológicos. Hay que resaltar que la Limnología también se encarga de estudiar las interrelaciones de las aguas continentales con la terrestre en las zonas de amortiguación y marisma. Ejemplo de este caso lo constituyen la zona de amortiguación del Riío y marisma espontanea en el Valle de los Cangrejos. Un ejemplo muy importante de una zona de amortiguación lo constituye el Rio Ranchería y su desborde en la zona de La Gloria, sosteniendo una gran biodiversidad de flora nativa.

Por los múltiples campos de estudio que abarca en la diversidad biológica referido a flora y fauna, calidad del agua y recursos hidrobiológicos, la Limnología reviste una singular importancia en los diferentes contextos puesto que ella permite conocer el potencial de recursos que sustenta la economía de las comunidades, generando información importante para la sostenibilidad de la flora y fauna, calidad y depuración de las aguas, aunque falta mucha información sobre el grado de eutrofización de las aguas y modelos que garanticen la recuperación y conservación de los mismos. En el caso específico del departamento de la Guajira son muchos los estudios que se han realizado en sus cuencas hidrográficas a partir de estudios fisicoquímicos y calidad de agua, flora y fauna, pero muy escasos en lo referente a tasa de sedimentación y procesos de eutrofización e impactos de agroquímicos sobre la biota acuática.

RECURSOS HIDROLÓGICOS DE LA GUAJIRA COMO FUENTE DE ESTUDIOS LIMNOLÓGICOS

El Departamento de La Guajira ubicado en la parte más septentrional de Suramérica, posee un área de 20.200 km equivalente a 2,180.000 ha. Limita por el norte con el Mar Caribe; por el Este Con el Mar Caribe y Venezuela; por el Sur con el departamento del Cesar y Venezuela y por el oeste con los departamentos del Magdalena, Cesar y el Mar Caribe. Se caracteriza porque en su territorio se encuentran pisos térmicos desde el nivel del mar hasta zonas de Paramo y área Nival en la Sierra Nevada, lo anterior ocasiona que en dicho departamentos se encuentren Sabanas semiáridas y esteparias, Región de Dunas, Monte bajo, Alta, Media y Baja Guajira con condiciones agroclimáticas y biodiversidades diferentes, en el departamento de La Guajira las principales corrientes superficiales están distribuidas en 3 vertientes: La de mara caribe, Río Magdalena y la del Golfo de Venezuela. A continuación, se presenta un breve resumen de cada una de ellas:

Vertientes del Mar Caribe

Son las que provienen de la serranía de Perijá, Sierra Nevada y de la Macuira. Está constituida por:

- **Río Ranchería:** Nace en la sierra Nevada a 3.875 msnm en la laguna Chirigua y tiene un recorrido de 223 km; atraviesa muchos municipios del Sur de La Guajira, Manaure y Maicao y desemboca en el Mar caribe en Riohacha. Es importante resaltar que antes de desembocar al mar Caribe recibe el nombre del Riíto en un transepto de 8 km que comienza en El Batallón Cartagena y termina en el mar, formando un sistema deltaico

que se proyecta hacia el este cubriendo el Valle de los cangrejos, El Pasito, cangrejito, La Raya y Mayapo. Actualmente está muy impactado por deposición de residuos sólidos, aguas servidas y tala de árboles. Presta un gran servicio eco sistémico por ser fuente de productos pesqueros, y abastecimiento de agua a muchas comunidades para consumo y la agricultura.

- **Río Palomino:** Se origina en la Sierra Nevada perteneciente al Magdalena y posee un recorrido de 70 km, área de captación de 680 km² y un caudal medio de 28 m³/s, sirve de límite de La Guajira con el Magdalena.
- **Río Ancho:** Tiene un recorrido de 50 km y un área de captación de 520 km² y un caudal medio de 25 m³/s.
- **Río Jerez:** Nace a 400 msnm en las estribaciones de la Sierra Nevada en el Cerro Angimaloa desembocando en el municipio de Dibulla, regando un área aproximada de 220 km².
- **Río Maluisa:** Nace al norte del municipio de Dibulla y recorre una distancia de 16 km antes de desembocar en el mar.
- **Río Tapias:** Nace en la cuchilla del Chorro en las estribaciones de la Sierra Nevada a una altura de 2.800 msnm. tiene una longitud de 98 km; surte de agua a Riohacha y el canal Robles en la zona de Matita.
- **Río Cañas:** Posee un recorrido de 25 km y un área de 150 km².
- **Río Cañaverales:** Nace en la serranía de Perijá y abastece los acueductos de El tablazo, Corraleja y Cañaverales.
- **Río San Salvador:** Nace en la Sierra Nevada a una altura de 2000 msnm en el Municipio de Dibulla, recorriendo una longitud de 21,3 km y recibiendo un aporte significativo de su afluente principal que es el río Negro. Desemboca en el mar Caribe.
- **Río Camarones:** Nace a 800 msnm en la Serranía Los Gorros. Tiene una longitud de 75 km y desemboca en el Corregimiento de Camarones.

Vertientes del Magdalena

- **Río Marquezote:** Nace en el cerro Pintao, Serranía de Perijá a una altura de 2.800 msnm.
- **Río Urumita:** Nace en la Serranía de Perijá en el cerro de la Laguna El Junco.
- **Río Villanueva:** Nace en el Cerro Pintao en la serranía de Perijá; posee una longitud e 35 km y abastece a esta población.

Vertientes del Golfo de Venezuela

- **Río Jordán o Carraipía:** Nace en los Montes de Oca. Surte de agua al acueducto de Maicao.
- **Arroyo Nazareth:** Nace en la serranía de La Macuira.

Lagunas

- **Laguna Salá:** Ubicada en Riohacha, salida a Maicao. Hace muchos años poseía aproximadamente 50 ha, en la actualidad esta reducida a metros por impactos antrópicos especialmente residuos orgánicos y vertimientos de aguas residuales.
- **Laguna de Tucacas:** Se encuentra ubicada en el Municipio de Uribia, corregimiento de Puerto López, actualmente en ruinas y rodeado de dunas.
- **Laguna Navío Quebrao:** Es una laguna costera localizada en el Corregimiento de Camarones Municipio de Riohacha. Posee aproximadamente 900 ha y sirve de sustento a las comunidades localizadas a su alrededor.
- **Laguna de Buenavista:** Se encuentra en el Municipio de Manaure y posee aproximadamente 500 ha, igual que la anterior posee un valioso recurso pesquero que sirve de sustento a las comunidades del entorno.
- **Laguna de Cuiza:** Localizada en el municipio de Uribia. Por su gran extensión sirve para autoconsumo y abrevadero.
- **Laguna de Boca Lagarto:** laguna costera localizada en el municipio de Dibulla. Formada por el arroyo Lagarto y posee una alta densidad de mangles.
- **Madre Vieja del Rio Cañas:** Ubicada en el corregimiento de Mingueo, Municipio de Dibulla; alberga una gran variedad de aves y sitio de reproducción de especies marina. Fuertemente impactada por aguas calientes de Termoguajira.

Otras fuentes

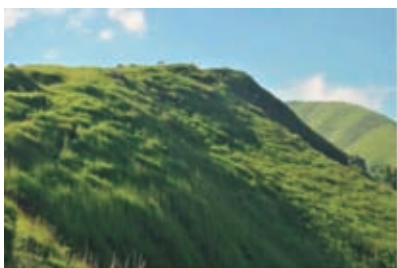
- **El manantial el Chorro:** Situado en el Corregimiento de Nazaret, Municipio de Uribia. Nace en La Macuira y posee un caudal de 12 L/s.
- **Arroyo Guajarimo:** Situado en el corregimiento de Shiapana, municipio de Uribia, nace en la estribación de La Macuira.
- **Jagüeyes:** Son depósitos originados por aguas de escorrentía dispersos por muchas zonas de la Alta Guajira y que sirven de consumo y abreva-

deros. Afrontan una gran contaminación por lavados de zonas superficiales contaminadas por estiércoles de animales domésticos y comunidades, siendo la fuente de muchas enfermedades gastrointestinales.

- **Acuíferos:** En la Baja Guajira su recarga proviene de cuencas superficiales como el río Ranchería y otros. En la Media y Alta Guajira su fondo es bastante extenso y puede oscilar entre 50 y 250 m, siendo en la mayoría de agua salobre, estando limitada la consecución de aguas para consumo humano, impactando notablemente en las comunidades wayuu. Es importante la presencia de molinos de viento que extraen agua de pozos desde la época del General Gustavo Rojas Pinilla y los construidos actualmente por el Gobierno Nacional.

En la Figura 257 se ilustran diversas fuentes de recursos hidrológicos presentes en el departamento de La Guajira.

Figura 257. Fotografías de algunas fuentes hidrológicas



Cerro Pinta



Laguna de Camarones



Río Tapias



Río Ancho

Fuente: Elaboración propia.

Figura 257. Fotografías de algunas fuentes hidrológicas (continuación)



Río Ranchería



Laguna Buenavista o la Raya



Laguna Salá



La Macuira



Jagüey Alta Guajira



Arroyo seco en Nazaret



Pozo Subterráneo



Molino de viento

Fuente: Elaboración propia.

VARIABLES FISICOQUÍMICAS Y BIOLÓGICAS QUE SON OBJETO DE INVESTIGACIONES LIMNOLÓGICAS

El departamento de La Guajira cuenta con una gran cantidad de Recursos hidrológicos los cuales se constituyen en un potencial para realizar desde la academia, específicamente desde los programas de Ing. Ambiental, Biología y Sociales, investigaciones tendiente a conocer su estado con el fin de proponer a los entes gubernamentales del Departamento políticas de recuperación, aprovechamiento y preservación contribuyendo así a mejorar los aspectos sociales, económicos y ambientales que contribuirían a mejorar la vida de las comunidades, sobre todo del sector Rural.

Existen muchas falencias a nivel de la Academia, específicamente a nivel de los investigadores del programa de Ingeniería ambiental sobre la prioridad y diversidad a lo cual enfocamos las investigaciones limnológicas, por ejemplo: la mayoría de las investigaciones sobre calidad de agua se realizan en el río Ranchería y se ocupan sobre variables fisicoquímicas; otros optan por realizar constantes estudios sobre residuos orgánicos, desconociendo que existen muchos recursos hidrobiológicos a nivel de las diferentes zonas en la que no se han realizado ningún estudio a pesar de la importancia que pueda tener para una comunidad específica, sobre todo cuando se desea resolver problemas económicos, productivo o sociales. Otra falencia es la carencia de equipos de tecnología avanzada que permita obtener información científica profunda sobre el estado y más aún, sobre tópicos que desconocemos, como son: la tasa de colmatación de muchas lagunas de importancia ecológica en el Departamento, calidad de aguas profundas y pozos artesanales y estado de contaminación de muchas lagunas y jagüeyes que sirven como abrevaderos y autoabastecimiento de las comunidades Wayuu.

A continuación, se muestran algunos de los tópicos más importante que se abordan a través de la Limnología:

Variables fisicoquímicas

Es el campo de más objeto de estudio a nivel de pregrado en la Universidad de La Guajira y su objetivo principal es determinar la calidad del agua por los efectos que puede tener en su consumo por las comunidades, impacto sobre la biota acuática principalmente T, OD y pH y Conductividad y productividad de la mismas. En este campo sobresalen: Transparencia, turbidez, color, olor, salinidad, luz y temperatura, Oxígeno, dióxido de carbono, dureza, pH, alcalinidad, conductividad, Demanda Bioquímica de Oxígeno (DBO), Demanda Química de Oxígeno (DQO).

Nutrientes

Los nutrientes determinan el grado de eutrofización de las lagunas. Son compuestos necesarios para los procesos bioquímicos de los organismos acuáticos, son derivados químicos inorgánicos del nitrógeno y del fósforo y están asociados a muchos grados de oxidación, tales como el amoníaco y nitritos con cierto grado de toxicidad que afectan a la biota acuática. Otro tópico importante son los efectos antrópicos como vertimientos excesivos de procesos industriales y agrícolas y minería produciéndose alteraciones en la concentración de oxígeno disuelto y proliferación de especies vegetales indeseable y lo más grave es la producción de gases indeseables por sus olores y por atentar contra la biota acuática. Entre los nutrientes más importantes merecen mencionarse: Nitrógeno, Nitritos, Amoníaco, Nitratos, Fosfatos y Fósforo.

Sólidos

El término sólidos es usado comúnmente para referirse a aquellas sustancias presentes en las aguas naturales y que aún después de la evaporación permanecen en estado sólido. Está formado por aniones y cationes, tales como el calcio, magnesio cloruros, sulfatos, potasio etc.

Los sólidos en su mayoría son aportados por los ríos y su concentración se aumentan notablemente por deforestación de los entornos de las cuencas, minería y actividades extractivas, descargas de lavado de arena. Los sólidos sedimentables poseen efectos significativos sobre las especies detritívoras como los camarones y Mugílidos abundantes en las lagunas costeras, además influye sobre las zonas de desove, procesos de eutrofización con Bloom de algas abatimiento de OD, ocasionando mortalidad de especies presentes en las lagunas. Es muy significativo el impacto de los sólidos suspendidos sobre la penetración de la luz reduciendo las actividades fotosintéticas y la producción de oxígeno. También pueden formar depósitos en el lecho de los ríos y lagos que a su vez dan lugar a condiciones sépticas y ofensivas, indicando la presencia insatisfactoria de descargas efluentes de aguas residuales. Su presencia también afecta la conductividad de las aguas impidiendo su consumo y cuando se incrementa demasiado afecta el mecanismo osmótico ocasionando mortalidad en la biota acuática, caso específico de la Cachirra en la Laguna de Camarones. Los principales sólidos son: Sólidos totales, disueltos totales, suspendidos totales y sedimentables.

CONTAMINACIÓN DEL AGUA

La mayoría de las cuencas hidrográficas del departamento están contaminadas por actividades agrícolas (uso de agroquímicos), contaminación por residuos

sólidos (Heces de animales y humanos, plásticos etc.) de los entornos de las cuencas, Minería, metales pesados (principalmente el río Ranchería), actividades extractivas y descargas de lavado de arena, aguas residuales y desechos de industrias o fábricas etc. Los siguientes tópicos ameritan estudios limnológicos, entre ellas: Estados de contaminación. Agentes contaminantes y Procesos contaminantes

Tanto en la realización de estudios limnológicos como de contaminación de agua se utilizan diversos equipos, dentro de los cuales encontramos los ilustrados en la Figura 258.

Figura 258. Fotografías de Equipos utilizados en Estudios Limnológicos



Multiparámetro



Microscopios



Cuenta colonias



Red de plancton



Disco de Secchi



Autoclave



Draga Ekman



Salinómetro

Fuente: Elaboración propia

Estado de las cuencas hidrográficas

Esta temática es de la más importante por los múltiples factores de gran impacto que están contaminando sus aguas, afectando la biota acuática y la salud de las comunidades que la utilizan para el consumo. En este sentido es importante señalar el efecto contaminante por materia fecal contaminante que ejerce el entorno de los jagüeyes sobre las comunidades wayuu, ocasionando enfermedades gastrointestinales y dérmicas. Los residuos sólidos, materia fecal, deforestación por tala de bosques, actividades extractivas en los taludes de ríos, contaminación por agroquímicos y obstrutores de corrientes de los ríos, son considerados los principales agentes que están atentando contra las cuencas hidrográficas y con efectos indirectos en la contaminación y colmatación de las lagunas costeras y zona adyacentes en el Departamento de La Guajira.

Índices Ecológicos

Tienen diferentes componentes que definen su aplicación haciendo uso de matrices con puntajes numéricos. Lo más utilizados en el campo limnológico a nivel de lagunas y cuencas hidrográficas en el departamento de la Guajira son: BMWP (Hace uso de macroinvertebrados acuáticos), Shannon, Margalef, Hill y Pielou (utilizan población total y frecuencia numérica; muy frecuente en poblaciones vegetales y fitoplanctónicas para determinar porcentaje de biodiversidad e importancia de plantas), así como calidad del agua; ICAs (hace uso de variables fisicoquímicas y coliformes, y matrices numéricas cualitativa y cuantitativa para determinar la calidad del agua; QBR (Índice de calidad del Bosque de Ribera), es muy sencillo y aplicación rápida, integrando aspectos biológicos (cobertura de especies vegetales) y morfológicos del lecho de un río y de su zona de amortiguación, permitiendo evaluar la calidad ambiental de las riberas.

Taller sobre aspectos limnológicos

¿Por qué es importante monitorear el OD en una laguna?

¿Qué factores antrópicos contaminantes ha observado en una cuenca de su región?

En 3 renglones indique la importancia de los estudios limnológicos

¿Por qué te gustaría estudiar aspectos limnológicos?

Investiga la definición de Ecología y Limnología y establece 3 diferencias y semejanzas entre ellas.

Bibliografía

- Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M. Roberts, K. and Walter, P. (2017). *Fundamentos da Biología Celular*, 4ª edição. Porto Alegre. Artmed Editora. 866 p.
- Alberts. B., Johnson. A., Lewis. J., Raff. M., Roberts. K. and Walter. P. (2015). *Molecular Biology of the Cell*, 6th edition. New York. Garland Science. 1465 p.
- Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K. and Walter, P. (2011). *Fundamentos da Biología Celular*, 3ª edição. Porto Alegre. Artmed Editora. 864 p.
- Alberts, B., Bray, D., Hopkin, K., Johnson, A. D., Lewis, J., Raff, M. and Walter, P. (2010). *Essential cell biology*, Third edition. New York. Garland Science. 868 p.
- Allen, J.P. (2008). *Biophysical chemistry*, first edition. Singapore. Blackwell Publishing. 511 p.
- Amabis, J.M.; Martho, G.R. (2010). *Biología dos organismos*. 3ª edição, v. 2. São Paulo, Ed Moderna. 496 p.
- Amabis, J.M.; Martho, G.R. (2010). *Biología das células*. 3ª edição, v. 1. São Paulo, Ed Moderna. 511 p.
- Ashrafuzzaman, M. and Tuszynski, J.A. (2012). *Membrane biophysics*. New York. Springer Science & Business Media. 189 p.
- Atlas, R.M. and Bartha, R. (2008). *Ecología Microbiana y Microbiología Ambiental*. Madrid. Pearson Adisson Wesley. 677 p.
- Avers, C.J., Rodríguez, I.D.L. and Zapata. A.J.P. (1991). *Biología celular*. México. Grupo Editorial Iberoamericana. 749 p.
- Baker. J. y Allen. G. (2015). *Biología e investigación científica*. Fondo Educativo Interamericano S.A. 665 p.
- Banco de Occidente. (2006). *Bosque seco tropical, Colombia*. ISBN Obra Completa: 958-95504-2-8, ISBN Volumen: 958-96749-7-6.
- Bender. D.A. (2003). *Nutritional biochemistry of the vitamins*, second edition. New York. Cambridge university press. 524 p.

- Berg, J.M., Tymoczko, J.L., Gatto, G. and Stryer, L. (2015). *Biochemistry, eight edition*. New York. W. H. Freeman and Company. 1227 p.
- Betsy, T. and Keogh, J.E. (2005). *Microbiology demystified*. USA. McGraw-Hill. 309 p.
- Bohinski, R.C. *Bioquímica*. 5ª edición. México, 1991. México D.F. Adison-Wesley Iberoamericana. 620 p.
- Bowman, W.D., Hacker, S.D. and Cain. M.L. (2017). *Ecology*, Fourth Edition. Sunderland, Massachusetts, USA. Sinauer Associates, Inc. Publishers. 746 p.
- Bhutani, S.P. *Chemistry of Biomolecules*. New York, 2010. CRC Press, Taylor & Francis Group. 300 p.
- Brooker, R.J. (2018). *Genetics: analysis & principles*, Sixth Edition. New York. McGraw-Hill education. 872 p.
- Campbell, M.K. and Farrell, S.O. (2015). *Biochemistry*, 8th edition. USA. Cengage Learning. 872 p.
- Cardellá, L. and Hernández, R. (2014). *Bioquímica Médica*. Tomo II. La Habana. Editorial Ciencias Médicas. 232 p.
- Çengel, Y.A., Boles, M.A. (2012). *Termodinâmica*, séptima edición. México D.F. McGraw-Hill /interamericana editores, S.A. de C.V. 1041 p.
- Chan, E.Y. (2005). *Advances in sequencing technology. Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, 573(1-2), 13-40.
- Chatterjea, M.N. (2010). *Viva in biochemistry*. New Delhi. Jaypee Brothers Medical Publishers (P) Ltd. 489 p.
- Cienfuegos Rivas, E.G., López Santillan, J.A., Castro Nava, S. (2011). *Genética General*. 1ra edición. España. Editorial Plaza y Valdés, S.A. de C.V. 199 p.
- Clegg, C.J. (2007). *Biology for the IB Diploma*. Londres. Hodder Education 760 p.
- Cole, L. and Kramer. P.R. (2016). "Apoptosis, Growth, and Aging. Human Physiology", *Biochemistry and Basic Medicine*, 63–66. doi:10.1016/b978-0-12-803699-0.00023-2
- Combs Jr, G.F (2012). *The vitamins*, Fourth edition. USA. Academic press. 599 p.
- Corpogujira (2016). *Plan de acción 2016-2019 prosperidad, paz y sostenibilidad*. 156 p.
- Corpogujira (2011). *Atlas Ambiental del Departamento de La Guajira*. 194 p.
- Curtis. H., Barnes. N.S., Schnek. A. y Massarini. (2008). A. *Biología*. 7^{ma} edición. Buenos Aires. Editorial Médica Panamericana. 1160 p.
- Curtis. H. and Schnek. A. *Invitación a la Biología*. Buenos Aires. Editorial Médica Panamericana. 2006. 768 p.
- Das, S. (Ed.). (2014). *Microbial biodegradation and bioremediation*. Rourkela Odisha, India. Elsevier. 643 p.

- Davey, J. and Lord, M. (Eds.). (2003). *Essential Cell Biology Vol 2: Cell Function A Practical Approach*. New York. Oxford University Press. 251 p.
- De Armas. R. (2006). Módulo #1, *Biología animal*. Universidad de Panamá, facultad de ciencias agropecuarias. 84 p.
- De Robertis. E., Hib. J. y Ponzio. R. (2011). *Biología celular y molecular de De Robertis*. Argentina. Editorial El Ateneo. 468 p.
- Eroschenko, V.P. (2017). *Atlas of histology with functional correlations*, Thirteenth Edition. Philadelphia. Lippincott Williams & Wilkins. 1103 p.
- Ferreira, V., Tavares, D., Pitol, A. y Dias, L. *Botânica 2, Biologia das plantas vasculares*. Universidade Federal do Espírito Santo, Secretaria de Ensino a Distância. Vitória. 224 p.
- Fontúrbel, F.E., Achá, D. y Mondaca, A.D. (2007). *Manual de Introducción a la Botánica*. La Paz, Bolivia. Publicaciones Integrales. 277 p.
- Fowler, S., Roush, R., Wise, J. and Stronck, D. (2017). *Concepts of Biology*. OpenStax College. Houston, Texas. Rice University. 621 p.
- Fried, G. and Hademenos, G.J. (2013). *Schaum's Easy Outline of Biology*, Fourth Edition. USA. McGraw-Hill Education. 447 p.
- Garrett, R. and Grisham, Ch. (2017). *Biochemistry, sixth edition*. Boston, USA. Cengage Learning. 1330 p.
- Gilbert, H.F. (2000). *Basic concepts in biochemistry: a student's survival guide*. USA. McGraw-Hill Health Professions Division. 312 p.
- Gillen, A.L. and Sherwin III, F.J. (2008). *Louis Pasteur's views on creation, evolution, and the genesis of germs*. Answers Research Journal. 1, 43-52.
- Goldberg, D.T. (2017). *Barron's AP Biology*. New York. Simon and Schuster. 560 p.
- Goldfarb, D. (2011). *Biophysics demystified*. New York. McGraw-Hill. 400 p.
- Halberg, K.A. (2012). *Osmoregulation with Focus on Fluid and Solute Dynamics in Tardigradia* (Doctoral dissertation, Faculty of Science, University of Copenhagen). 105 p.
- Herbas, E. *Fundamentos de Biología. (2010). Introducción al estudio de la biología celular*. Bolivia. Escuela Militar de Ingeniería. 217 p.
- Hernández, M. y Hernández, A. (2016). *Biología 3^{er} año*. Carrizal, Venezuela, 2016. 316 p.
- Hernández, R. (2014). *Libro Botánica On line*. Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. Disponible en: <http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/fotosintesis/>
- Hoefnagels, Marielle. (2015). *Biology: concepts and investigations*, Third edition. University of Oklahoma. New York. McGraw-Hill Higher Education. 913 p.

- Hogg, Stuart. (2013). *Essential microbiology*, second edition. New Delhi, India. John Wiley & Sons, Ltd. 527 p.
- Iwasa, J. and Marshall, W.F. (2016). *Karp's Cell and Molecular Biology: Concepts and Experiments*, eighth edition. USA. John Wiley & Sons. 829 p.
- Jain, J.L, Jain, S. and Jain, N. (2005). *Fundamentals of biochemistry*. Ram Nagar, New Delhi. S. Chand & company Ltd. 1254 p.
- Jones, M. (2016). *Biology*, second edition. España. Cambridge International AS and A Level. Hodder Education. 209 p.
- Karp, G. (2013). *Cell and molecular biology: concepts and experiments*, 7th Edition. USA. John Wiley & Sons. 874 p.
- Kimball, J.W. (2008). *Kimball's Biology pages*. Editorial Addison-Wesley Publishing Company. Inc. 703 p.
- Klipp, E., Liebermeister. W., Wierling, C. and Kowald. A. (2016). *Systems biology: a textbook*. Federal Republic of Germany. John Wiley & Sons. 214 p.
- Klostermeier, D. and Rudolph, M.G. (2017). *Biophysical Chemistry*. USA. Taylor & Francis Group, LLC. 793 p.
- Klug, W.S., Cummings, M.R., Spencer, C A., Palladino. M.A. (2012). *Concepts of genetics*, 10th edition. San Francisco (California, USA). Pearson. 895 p.
- Kratz, R.F. (2017). *Biology for dummies*, 3rd edition. Indianapolis, Indiana. John Wiley & Sons. Inc. 416 p.
- Kratz, R.F. (2009). *Molecular and Cell Biology for Dummies*. Indianapolis, Indiana. Indianapolis, Indiana. Wiley Publishing, Inc. 389 p.
- Kremenchutzky, E. (2018). *Bases biológicas y antropológicas de la vida*. Fundación Barcelo. Facultad de medicina. 24 p.
- Kroner, Z. (2011). *Vitamins and minerals*. USA. ABC-CLIO, LLC. 398 p.
- Kumar, M. (ed). (2017). *Practical zoology*. Published by Uttarakhand Open University, Haldwani, Nainital- 263139. 453 p.
- Lieberman, M. and Swanson, T.A. (2014). *Biochemistry, molecular biology, and genetics*. Philadelphia, PA: Wolters Kluwer/Lippincott Williams & Wilkins. 459 p.
- Lodish, H., Berk. A., Kaiser. C.A., Krieger. M., Bretscher. A., Ploegh. H., Amon. A., Martin. K. (2016). *Molecular cell biology*, 8th Edición. New York. W.H. Freeman. 1278 p.
- Lopes, S. (2004). *BIO*, volume único. São Paulo. Editora Saraiva S.A. – Liveiros Editores. 606 p.
- Lousã, M., Monteiro, A., Espírito-Santo, D., Sousa, E. & Costa, J.C. (2007). *Módulo de botânica: manual de teóricas e práticas*. Instituto Superior de Agronomia, Universidade Técnica de Lisboa. 144 p.

- Mackean, D.G. and Hayward. D. (2014). *Cambridge IGCSE Biology*, Third edition. Italy. Hodder Education. 401 p.
- Mader, S.S. (2008). *Biología*, novena edición. México D.F McGraw-Hill/Interamericana. 1018 p.
- Mader, S.S. and Windelspecht. M. (2018). *Essentials of Biology*, 5th Edition. New York. McGraw-Hill Education. 718 p.
- Mader, S.S. and Windelspecht. M. (2016). *Biology*, 12th Edition. New York. McGraw-Hill Education. 1025 p.
- Madigan, M.T., Martinko. J.M., Bender. K.S., Buckley. D.H. and Stahl. (2015). *Brock Biología de los microorganismos*. Madrid, España. Pearson Educación, S.A. 1131 p.
- Madigan, M.T., Bender, K.S., Buckley, D.H., Sattley, W.M., Stahl, D.A. (2017). *Brock. Biology of Microorganisms*, 15th Edition. Pearson. 1056 pp.
- Mallikarjuna, N. (2013). *Biochemistry: Principles and Practicals*, 1st edition. SEEKAY Publications. 275 p.
- Marques, L.F (2011). Cap.1, "Métodos de estudo da célula". In: *Ciências Biológicas Cadernos CB Virtual 1*. Licenciatura em Ciências Biológicas à distância. João Pessoa: editora Universitária, 2011. 516 p.
- Martins-da-Silva, R.C.V., da Silva, A.S.L., Fernandes, M.M. and Margalho, L.F (2014). *Noções morfológicas e taxonômicas para identificação botânica*. Embrapa. Brasília, DF 115 p.
- Mason, K.A., Losos, J.B. and Singer, S.R. (2017). *Biology*, 11th edition. New York. McGraw Hill companies. 1410 p.
- Mason, K.A., Losos, J.B. and Singer, S.R. (2011). *Biology*, 9th edition. New York. McGraw Hill companies. 1406 p.
- Merchán Lorena. (2020, Abril 15). *Ciclo de Krebs*. <https://prezi.com/--bihac9xzc9/ciclo-de-krebs/>
- Mestre@casa. (2020, Abril 15). Introducción al metabolismo. Conceptos básicos. http://mestreacasa.gva.es/c/document_library/get_file?folderId=500015245817&name=DLFE-970452.pdf
- Miesfeld, R.L. and McEvoy. M.M. (2017). *Biochemistry*, first edition. Canada, W. W. Norton & Company, Inc. 1339 p.
- Miller, G.T. and Spoolman, S. (2009). *Essentials of ecology*, fifth edition. Belmont, CA (USA). Cengage Learning. 383 p.
- Misra, G. (Ed.). (2017). *Introduction to Biomolecular Structure and Biophysics: Basics of Biophysics*. India. Springer. 282 p.
- Mitchell, R. (1968). *Factors affecting the decline of non-marine microorganisms in seawater*. Water Research, 2, 535-543.

- Molles, M.C. and Sher. A.A. (2019). *Ecology: concepts and applications*, 8th edition. New York. McGraw-Hill Education. 593 p.
- Molles, M.C. (2016). *Ecology: concepts and applications*, 7th edition. New York. McGraw-Hill Education. 593 p.
- Morgan, D.O. (2007). *The cell cycle: principles of control*. London. UK. New Science Press Ltd. 315 p.
- Nason, A. y DeHaan, R.L. (2008). *Biología*. México. Editorial Limusa S.A. 840 p.
- Nelson, D.L. and Cox. M.M. (2014). *Princípios de bioquímica de Lehninger*, 6^a Edição. Porto Alegre, Brasil. Artmed Editora. 1250 p.
- Odum, E. and Barrett, G. (2005). *Fundamentals of Ecology*, Fifth edition. Cengage Learning. 624 p.
- Ontiveros, P. (2010). *Conceptos básicos de Bioquímica*. México. Universidad Autónoma del Carmen. Escuela preparatoria diurna, departamento de Química. 87 p.
- Ondarza, R.N. (1996). *Biología moderna: la célula, bioquímica, genética y biología molecular, biología general*. México. Editorial Trillas. 663 p.
- Paniagua, R., Nistal, M., Sesma, P., Álvarez-Uría, M., Fraile, B., Anadón, R. y Sáez, F. (2007). *Biología celular*. 3^a edición. España. McGraw-Hill Interamericana. 421 p.
- Pepper, I.L., Gerba, C.P. and Gentry, T.J. (2015). *Environmental microbiology*. Academic Press. 680 p.
- Pierce, B.A. (2016). *Genética: um enfoque conceitual*. Quinta edição. Rio de Janeiro. Editora Guanabara Koogan Ltda. 1206 p.
- Pierce, B.A. (2016). *Genetics A Conceptual Approach*, 5th Edition. England. W.H. Freeman and company. 863 p.
- Pollard, T.D., Earnshaw, W.C., Lippincott-Schwartz, J. and Johnson, G. (2016). *Cell Biology*, Third Edition. Philadelphia, USA. Elsevier Health Sciences. 900 p.
- Postlethwait, J.H. and Hopson, J.L. (2006). *Modern biology*. USA. Holt, Rinehart and Winston, a Harcourt Education Company. 1152 p.
- Pratt, C.W. and Cornely, K. (2014). *Essential biochemistry*. USA. John Wiley and Sons, Inc. 856 p.
- Prescott, L. M., Harley, J. P. and Klein, D. A. (2002). *Microbiology*, 5th edition. New York. McGraw-Hill Companies Inc. 1147 p.
- Reece, J.B., Wasserman, S.A., Urry, L.A., Cain, M.L., Minorsky, P.V. and Jackson, R.B. (2015). *Biología de Campbell*, 10^a edição. Porto Alegre, Brasil. Artmed Editora. 1488 p.
- Rittner, D. and McCabe, T.L. (2004). *Encyclopedia of biology*. USA. Infobase Publishing. 417 p.

- Rodwell, V.W., Bender, D.A., Botham, K.M., Kennelly, P.J. and Weil, P.A. (2016). *Bioquímica Ilustrada de Harper*. 30ª edição. Porto Alegre, Brasil. McGraw Hill. 832 p.
- Roldán, G. y Ramírez, J. (2008). *Fundamentos de limnología neotropical*. 2^{da} ed. Colección Ciencia y Tecnología. Medellín. Universidad de Antioquia. 440 p.
- Romero, D. *Cuadernillo de apoyo para la asignatura de: Biología. Tecnológico de estudios superiores del oriente del estado de México*. Academia de ingeniería ambiental. 2012. 102 p.
- Rosado, J., Díaz, L. y Moreno, M. *Palos, yerbas y bejucos de La Guajira. Bosque seco*. Riohacha. Universidad de La Guajira. 569 p.
- Ruiz, M. (1999). *Bioquímica Estructural*. Primera Edición. México. Editorial Alfa Omega. 327 p.
- Sadava, D.E., Hillis, D.M., Heller, H.C. and Berenbaum, M.R. (2011). *Life: The science of biology*, 9th edition. USA. Sinauer Associates, Inc., W H. Freeman and Company. 1392 p.
- Salomão, L.C. (2006). "Balanço osmótico em ambientes marinho, de água doce e xérico. Exercício teórico-prático". *Em III Curso de inverno tópicos em fisiologia comparative*. 10 a 28 jul. Departamento de fisiologia, instituto de biociências – usp. p 26-34.
- Satyanarayana, U. and Chakrapani, U. (2017). *Biochemistry*, 5th Edition. Elsevier India. 788 p.
- Saxena, S. (2015). *Applied microbiology*. New Delhi. Springer. 201 p.
- Schmidt-Nielsen, K. (2013). *Fisiologia Animal: Adaptação E Meio Ambiente*, 5ª Edição. São Paulo, Brasil. Grupo Gen-Livraria Santos Editora Ltda. 622 p.
- Schwarzbauer, J. and Jovančićević, B. (2016). *From Biomolecules to Chemofossils*. Belgrade, Serbia. Springer. 168 p.
- Shipunov, A. (2018). *Introduction to Botany*. North Dakota, USA. Minot State University 184 p.
- Simpson, M. G. (2010). *Plant systematics*, second edition. USA. ELSEVIER - Academic press. 603 P.
- Singh, A.K. (2012). *Molecular taxonomy: use of modern methods in the identification of a species*. Indian Journal L. Science. 2(1), 143-147.
- Smith, C.M., Marks, A.D. and Lieberman, M. (2007). *Bioquímica médica básica de Marks: uma abordagem clínica*, 2ª Edição. Porto Alegre, Brasil. Artmed editora S.A. 992 p.
- Snustad, D.P. and Simmons, M.J. (2015). *Principles of genetics*, sixth edition. USA. John Wiley & Sons. 786 p.

- Solomon, E., Martin, Ch., Martin, D. and Berg, L. (2015). *Biology*, 10th edition. México D.F. CENGAGE Learning. 1440 p.
- Starr, C., Taggart, R., Evers, C. and Starr, L. (2019). *Biology: The Unity and Diversity of Life*. 15th Edition. Boston, MA 02210 USA. 992 p.
- Starr, C., Taggart, R., Evers, C. and Starr, L. (2016). *Biology: The Unity and Diversity of Life*. 14th Edition. Boston, MA (USA). CENGAGE Learning. 995 p.
- Stelting, S., Burns, R.G., Sunna, A., Visnovsky, G. and Bunt, C.R. (2012). *Immobilization of Pseudomonas sp. strain ADP: a stable inoculant for the bioremediation of atrazine*. Applied Clay Science, 64, 90-93.
- Swanson, T.A., Kim, S.I. and Glucksman, M.J. (2010). *Biochemistry, molecular biology and genetics*, fifth edition. Baltimore, MD 21201, USA. Lippincott Williams & Wilkins. 398 p.
- Tapia, FL. (2007). *Citología del tracto genital femenino y de la glándula mamaria*. España. Editorial Vértice. 324 p.
- Toole, G. and Toole, S. (2015). *AQA Biology*, 2nd edition. Oxford OX1 2JD, United Kingdom. Oxford University Press. 690 p.
- Tundisi, J.G. and Tundisi, T.M. (2012). *Limnology*. Boca Raton, FL. CRC Press. 870 p.
- Vasudevan, D.M., Sreekumari, S. and Vaidyanathan, K. (2013). *Textbook of biochemistry for medical students*, 7th edition. New Delhi 110 002, India. Jaypee Brothers Medical Publishers (P) Ltd. 771 p.
- Villee, C. (2002). *Biología*. McGraw-Hill. México. 960 p.
- Voet, D., Voet, J.G. and Pratt, C.W. (2016). *Fundamentals of biochemistry: life at the molecular level*, 5th edition. USA. John Wiley & Sons. 1206 p.
- Voet, D. and Voet, J.G. (2013). *Bioquímica*, 4^a Edição. Porto Alegre, Brasil. Artmed editora Ltda. 1504 p.
- Wetzel, R.G. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems*, 3rd edition. San Diego, California (USA). Academic Press. 1006 p.
- Willey, J. M., Sherwood, L. and Woolverton, C.J. (2017). *Prescott's microbiology, tenth edition*. New York. McGraw-Hill Education. 1104 p.
- Wirth, A.J. and Gruebele, M. (2013). "Quinary protein structure and the consequences of crowding in living cells: Leaving the test-tube behind". *BioEssays*, 35(11), 984–993. doi:10.1002/bies.201300080.
- Zedón, L. (2007). *Proliferación celular*. 9 p.
- Zempleni, J., Rucker, R.B., McCormick, D.B. and Suttie, J.W. (2007). *Handbook of vitamins*. Boca Raton, FL. CRC Press. 608 p.

DIVI DIVI (ICHII)

Familia:	Caesalpinaceae
Nombre científico:	<i>Libidibia coriaria</i> (Jacq.) Schltd.
Nombre común:	Divi divi



Caesalpinia: nombre genérico que fue otorgado en honor del botánico italiano Andrea Cesalpino (1519-1603); **coriaria:** epíteto latino que significa “como de cuero”, refiriéndose a la textura del fruto. Viene de *Ichii*: sal, que significa árbol de sabor salobre. Cuentan los viejos que el *Ichii* era un *Wayuu* muy alto, de piel negra, que elaboraba sus trabajos utilizando el barro. Este hombre era muy trabajador y enamorado. Un día mientras trabajaba se presentó una *Majayut* o señorita. Quiso enamorarla pero ella lo esquivaba siempre. El siguió insistiendo pero ella siempre le respondía con negativas. En un descuido, le agarró la mano a la señorita y ésta molesta por su atrevimiento, le echó agua hirviendo en el cuerpo. Desde ese momento este *Wayuu* se convirtió en *Ichii* y por esta razón el Divi divi tiene la corteza agrietada, por las quemaduras que le ocasionó la señorita que nunca lo aceptó en sus pretensiones amorosas. Cuando el paisano ve un lugar donde hay bastante *Ichii* dice que es un buen lugar para criar chivos y para vivir.

Árbol originario de las Antillas, Centro América y sur de México, frondoso y con copa en forma de paraguas. Las hojas poseen numerosos folíolos, flores olorosas de color crema amarillento. El fruto es una legumbre retorcida de color marrón, que al madurarse se vuelve negra. Es una de las especies más representativas de la xerofitua guajira. Propia de suelos áridos. Estuvo presente en la mayoría de los sitios de muestreo. Posee numerosas aplicaciones medicinales: La cocción de la planta verde, se toma para tratar las hemorroides intestinales y la presencia de pus en las heces. El zumo o cocción de los frutos verdes, aplicado directamente se utiliza para curar llagas bucales y encías maltratadas (aftas), en lavados cura la diarrea y tomada a dosis pequeñas combate el dolor de estómago. El polvo del fruto seco se aplica para cicatrizar las heridas y quemaduras, también en lavados vaginales para curar las hemorragias externas en la mujer, la amibiasis y el hedor vaginal.

ISBN 978-958-5534-74-2

