BIOLOGÍA 3

SEXTA EDICIÓN

EVOLUCIÓN Y ECOLOGÍA

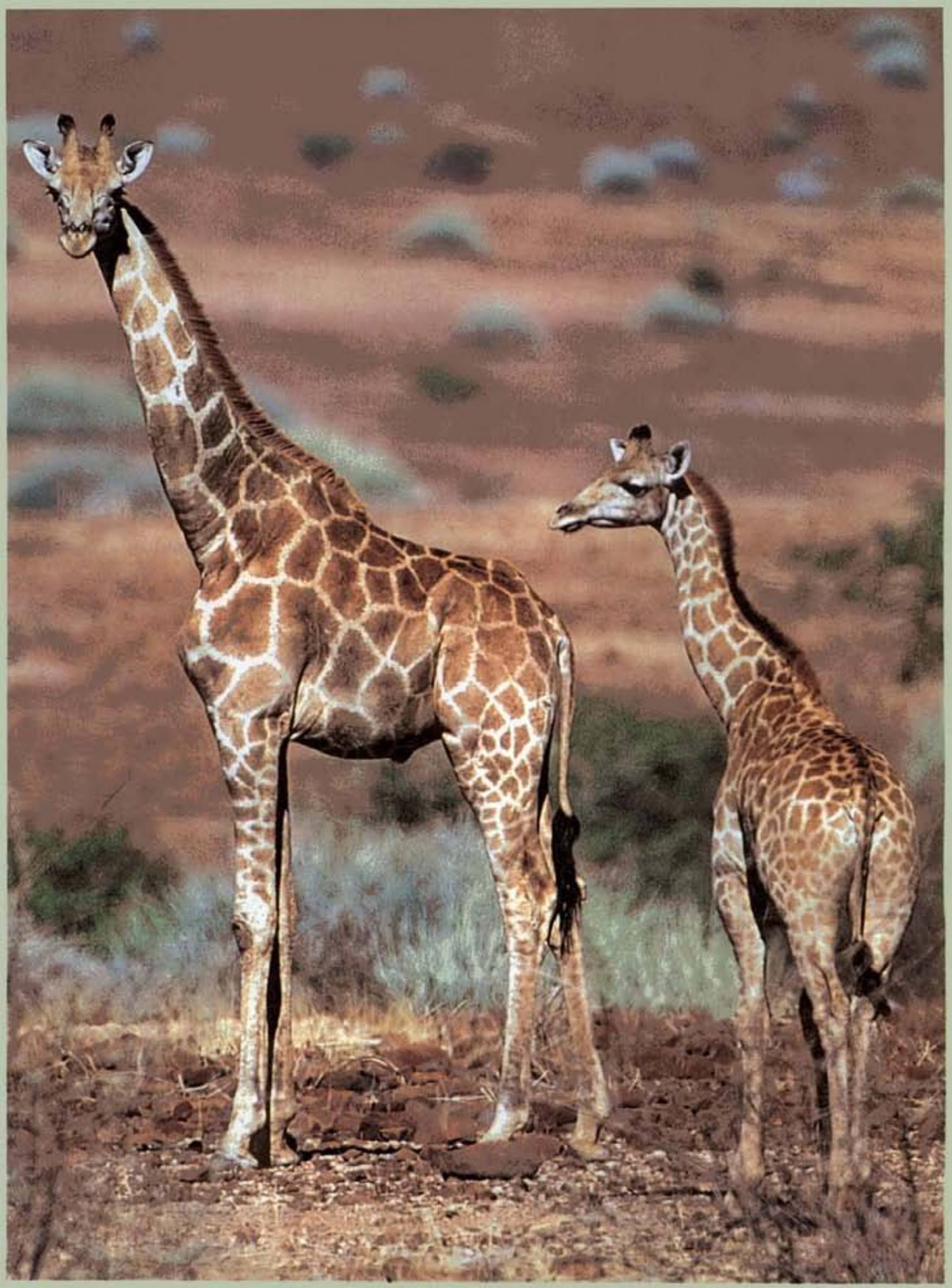
PEARSON Prentice Hall®

Audesirk • Audesirk • Byers

Biología 3

Evolución y ecología

www.medilibros.com



Biología 3

Evolución y ecología

Sexta edición

Teresa Audesirk
Gerald Audesirk
Universidad de Colorado, en Denver

Bruce E. Byers
Universidad de Massachusetts, Amherst

TRADUCCIÓN

Héctor Javier Escalona García
Traductor profesional en ciencias

Roberto Luis Escalona García
Traductor profesional en ciencias

REVISIÓN TÉCNICA

Biól. M.E.S. Adolfo Fausto González Castilla
Biól. Pura Concepción Galván Villanueva
Biól. M.E.C. Martha Elva Siller García
Biól. M.E.C. Jorge Luis Díaz Machuca
Ing. M.E.C. Carlos Lory Mendoza
Miembros del Comité Técnico Académico de Biología del Nivel Medio Superior
Coordinación de Preparatorias
Secretaría Académica de la Universidad Autónoma de Nuevo León

ASESORES EXTERNOS

Dra. Dora Elina Jorge Viera
Universidad de La Habana, Cuba

Biól. Mario César Gómez García
Ex miembro del Comité Técnico Académico de Biología del Nivel Medio Superior
Universidad Autónoma de Nuevo León

PEARSON Educación ®

MÉXICO • ARGENTINA • BRASIL • COLOMBIA • COSTA RICA • CHILE • ECUADOR
ESPAÑA • GUATEMALA • PANAMÁ • PERÚ • PUERTO RICO • URUGUAY • VENEZUELA

Datos de catalogación bibliográfica

AUDESIRK *et al.*
Biología 3. Evolución y ecología

PEARSON EDUCACIÓN, México, 2003

ISBN: 970-26-0374-9

Formato: 21 × 27 cm Páginas: 460

Authorized translation from the English Language edition, entitled *Biology: Life on Earth, Sixth Edition* by Teresa Audesirk, Gerald Audesirk y Bruce E. Byers, Published by Pearson Education Inc., publishing as PRENTICE HALL INC., Copyright ©2002. All rights reserved.
ISBN 0-13-089941-0

Versión en español de la obra titulada *Biology: Life on Earth, Sixth Edition*, de Teresa Audesirk, Gerald Audesirk y Bruce E. Byers, publicada originalmente en inglés por Pearson Education Inc., publicada como PRENTICE HALL INC., Copyright ©2002. Todos los derechos reservados.

Esta edición en español es la única autorizada.

Edición en español
Editora: Leticia Gaona Figueroa
e-mail: leticia.gaona@pearsoned.com
Editora de desarrollo: María Teresa Sanz Falcón
Supervisor de producción: Enrique Trejo Hernández

Edición en inglés
Executive editor: Teresa Ryu
Editor in Chief, Biology: Sheri L. Snavely
Senior Development Editors: Shana Ederer; Karen Karlin
Production Editor: Tim Flem/Publishing Ware
Art Director: Jonathan Boylan
Managing Editor, Audio/Video Assets: Grace Hazeldine
Project Manager: Travis Moses-Westphal
Executive Marketing Manager: Jennifer Welchans
Marketing Director: John Tweeddale
Vice President of Production & Manufacturing: David W. Riccardi
Executive Managing Editor: Kathleen Schiaparelli
Director of Creative Services: Paul Belfanti
Director of Design: Carole Anson
Page Composition: Publishware
Production Support: William Johnson; Elizabeth Gschwind
Manager of Formatting: Jim Sullivan
Manufacturing Manager: Trudy Pisciotti
Buyer: Michael Bell
Editor in Chief of Development: Carol Trueheart
Media Editors: Andrew T. Stull; Kathleen Flickinger
Project Manager: Companion Web site: Elizabeth Wright
Assistant Managing Editor, Science Media: Alison Lorber
Media Production Editor: Rich Barnes
Supplements Production Editor: Dinah Thong
Editorial Assistants: Colleen Lee; Lisa Tarabokjia
Marketing Assistant: Anke Braun
Cover Designer: Tom Nery; John Christiana
Interior Designer: Tom Nery
Illustrators: Imagineering; Rolando Corujo; Hudson River Studios; Howard S. Friedman; David Mascaro; Edmund Alexander; Roberto Osti
Photo Research: Linda Sykes
Photo Research Administrator: Beth Boyd

SEXTA EDICIÓN, 2003

D.R. © 2003 por Pearson Educación de México, S.A. de C.V.
Atlacomulco No. 500, 5 Piso
Col. Industrial Atoto
Naucalpan de Juárez, Edo. de México, C.P. 53519.
Cámara Nacional de la Industria Editorial Mexicana. Reg. Núm. 1031.

Prentice Hall es una marca registrada de Pearson Educación de México, S.A. de C.V.

Reservados todos los derechos. Ni la totalidad ni parte de esta publicación pueden reproducirse, registrarse o transmitirse, por un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, sea electrónico, mecánico, fotoquímico, magnético o electroóptico, por fotocopia, grabación o cualquier otro, sin permiso previo por escrito del editor.

El préstamo, alquiler o cualquier otra forma de cesión de uso de este ejemplar requerirá también la autorización del editor o de sus representantes.

ISBN 970-26-0374-9

Impreso en México. *Printed in Mexico.*
1 2 3 4 5 6 7 8 9 0 - 06 05 04 03

PEARSON Educación ®

Para Heather, Jack, Lori y a la memoria de Eve y Joe
T. A. y G. A.

Para Maija, Varis e Ivars
B. E. B.

Acerca de los autores

Terry y Gerry Audesirk crecieron en Nueva Jersey, donde se conocieron como estudiantes de licenciatura. Después de casarse en 1970, se mudaron a California, donde Terry obtuvo su doctorado en ecología marina en la University of Southern California y Gerry obtuvo su doctorado en neurobiología en el California Institute of Technology. Como estudiantes de posdoctorado en los laboratorios marinos de la University of Washington, colaboraron en trabajos sobre las bases neurales del comportamiento, empleando un molusco marino como sistema modelo.

Terry y Gerry son ahora profesores de biología en la University of Colorado at Denver, donde han enseñado introducción a la biología y neurobiología desde 1982. En su laboratorio de investigación, financiado por los National Institutes of Health, investigan cómo los niveles bajos de contaminantes ambientales dañan a las neuronas.

Terry y Gerry comparten un profundo aprecio por la Naturaleza y el aire libre. Les gusta excursionar en las Rocallosas, correr cerca de su casa en las estribaciones de las montañas al oeste de Denver y tratar de mantener un huerto a 2335 m de altitud en presencia de hambrientos alces y venados. Pertenecen desde hace tiempo a numerosas organizaciones de conservación. Su hija, Heather, les ha dado un nuevo enfoque a su vida.

Bruce E. Byers, originario del Oeste Medio y trasplantado a las colinas del occidente de Massachusetts, es profesor del departamento de biología de la University of Massachusetts, Amherst. Ha sido miembro del profesorado de UMass (donde también obtuvo su doctorado) desde 1993. Bruce imparte cursos de introducción a la biología para estudiantes de carreras tanto en biología como en otros campos; también imparte cursos de ornitología y comportamiento animal.

Su eterna fascinación por las aves llevó a Bruce a explorar científicamente su biología. Sus investigaciones actuales se concentran en la ecología del comportamiento de las aves, sobre todo en la función y evolución de las señales vocales que usan para comunicarse. La búsqueda de vocalizaciones a menudo obliga a Bruce a salir al campo, donde puede encontrársele antes del amanecer, grabadora en mano, esperando los primeros trinos del nuevo día.

Panel de educadores en biología
Biología 3: Evolución y ecología

Expresamos nuestra sincera gratitud a los colaboradores que trabajaron estrechamente con los autores para preservar la tradición de amenidad, exactitud y pertinencia de *Biología 3: Evolución y ecología.*

Rita Farrar
Louisiana State University

Áreas de investigación: Inmunoparasitología e inmunopatología

Disfruto al ver cómo los estudiantes de carreras "no científicas" pierden su temor a la ciencia y descubren que pueden entender y aprender biología. Es muy grato ver cómo descubren que en verdad forman parte de una frágil "red de vida" en este planeta y que, pese a no ser científicos, esa red necesita de su comprensión y cuidado diligente.

James A. Hewlett
Finger Lakes Community College

Áreas de investigación: Biotecnología y ecología molecular

Mi verdadero amor es enseñar biología a un grupo mixto de estudiantes de licenciatura de diversas carreras. La mención del DNA recombinante hace que los estudiantes clamen por protocolos detallados y, en el caso de los alumnos de humanidades, se interesen por los aspectos éticos y sociales de tales prácticas, que los estudiantes de arte se conviertan en ilustradores científicos como parte de un proyecto de clase, mientras que los de administración de empresas se entusiasmen por el matrimonio de la biología y la NASDAQ. Estas combinaciones hacen que yo disfrute mucho dando clases de licenciatura.

Edward Levri
Indiana University of Pennsylvania

Áreas de investigación: Ecología evolutiva, relaciones huésped-parásito y depredador-presa

Enseñar biología a estudiantes de otras especialidades es uno de los aspectos de mi carrera que más satisfacciones me da. Esos estudiantes aportan al curso muchas perspectivas distintas del mundo, las cuales hacen que cada clase sea única y que el proceso de descubrimiento sea más grato. Aprendo algo cada vez que imparto el curso. Siempre es algo especial encontrar algunos estudiantes que se dan cuenta por primera vez que sí les gusta la ciencia.

Kenneth A. Mason
University of Kansas

Áreas de investigación: Genética de la pigmentación en vertebrados inferiores

Me gusta enseñar biología a estudiantes de otras carreras porque siento que estoy haciendo algo de provecho para una comunidad más amplia que la científica. Si puedo poner mi granito de arena para promover el alfabetismo científico y hacer la biología más accesible para los no científicos, habré contribuido de manera genuina a la sociedad.

Timothy Metz
Campbell University

Áreas de investigación: Biotecnología vegetal

Disfruto el reto de ayudar a los estudiantes, sobre todo los que no han estudiado mucha ciencia, a apreciar la investigación científica y entender cómo los conocimientos biológicos son importantes para nuestra vida individual y corporativa. Es emocionante ver cómo los estudiantes adoptan el proceso de razonamiento crítico de la ciencia; saber que, al terminar el curso, estarán mejor equipados para evaluar los problemas, ideas y fuentes de información que enfrentarán durante toda su vida.

Rhoda E. Perozzi
Virginia Commonwealth University

Áreas de investigación: Ecología vegetal y educación en biología

Una antigua estudiante me dijo hace poco que mi clase de biología para estudiantes de otras carreras fue la única clase en que aprendió cosas que usa todos los días. El lograr que los estudiantes capten esta pertinencia de la biología para la vida cotidiana es lo que hace de la enseñanza un gozo.

Susan M. Wadkowski
Lakeland Community College

Áreas de investigación: Biología y ecología fisiológicas de las plantas

Me gusta impartir cursos de biología a estudiantes de otras carreras porque son un reto. Los estudiantes llegan al curso después de haber "reprobado biología en la preparatoria" o de haber "odiado la biología en preparatoria" o de haber "salido mal". Para cuando terminan mi curso, la mayoría se da cuenta de que la biología "no es tan mala", "es interesante" o incluso "es divertida". Me encanta comprobar que los estudiantes han aprendido, que yo he aprendido de ellos y que todos disfrutamos al aprender.

Robin Wright
University of Washington

Áreas de investigación: Biología y genética celulares

Me interesa enseñar a estudiantes de licenciatura porque aportan ideas y preguntas nuevas a problemas que a menudo doy por sentados. Estas nuevas perspectivas a menudo son valiosas porque revelan nociones preconcebidas en mis propios enfoques de investigación. Además, dado que la mayoría de nosotros NO SOMOS biólogos, al llevar el atractivo y la maravilla de la biología a un público más general se abre la posibilidad de producir un mayor impacto en la forma en que, como sociedad, vemos la ciencia y la investigación.

Resumen del contenido

UNIDAD UNO

EVOLUCIÓN 1

1 Principios de la evolución 2
2 Evolución de los organismos 20
3 El origen de las especies 40
4 Historia de la vida en la Tierra 50
5 Sistemática: Busqueda de orden en medio de la diversidad 84
6 El mundo oculto de los microbios 98
7 Los hongos 124
8 El reino vegetal 142
9 El reino animal 162

UNIDAD DOS

ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA DE LAS PLANTAS 199

10 Forma y función de las plantas 200
11 Reproducción y desarrollo de las plantas 230
12 Respuestas de las plantas al medio ambiente 252

UNIDAD TRES

ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA DE LOS ANIMALES 267

13 Comportamiento animal 268

UNIDAD CUATRO

ECOLOGÍA 295

14 Crecimiento y regulación de las poblaciones 296
15 Interacciones con la comunidad 318
16 ¿Cómo funcionan los ecosistemas? 338
17 Los diversos ecosistemas de la Tierra 360

Ensayos

Conservación de la Tierra

Especies en peligro de extinción: Pozas de genes (gene pools) a charcos 29
El caso de las setas que desaparecen 137
Ranas en peligro 190
Las plantas ayudan a regular la distribución del agua 220
Dodós, murciélagos y ecosistemas perturbados 240
¿Hemos sobrepasado la capacidad de sostenimiento de la Tierra? 313
Invasores exóticos 334
Las cadenas alimentarias amplifican las sustancias tóxica 345
El agujero de ozono: Hemos perforado nuestro escudo protector 362
Seres humanos y ecosistemas 388

De cerca*

Virus: Cómo se replica 102

Investigación científica

Charles Darwin: La naturaleza era su laboratorio 8
¿Cómo se averigua la antigüedad de un fósil? 63
La genética molecular pone al descubierto las relaciones evolutivas 90
¿Cómo se descubrieron las hormonas vegetales? 256
Ciclos de las poblaciones de presas y depredadores 302
Hormigas y acacias: Una pareja insólita 329

Conexiones evolutivas

Conoce a tus familiares: Selección de linaje y altruismo 34
Los científicos no ponen duda la evolución 52
¿Son reales los reptiles? 93
Nuestros antepasados unicelulares 120
El ingenio de los hongos: Cerdo, escopetas y lazos 136
¿Son los seres humanos un éxito biológico? 194
Adaptaciones especiales de raíces, tallos y hojas 223
Adaptaciones para la polinización y la diseminación de la semillas 242
Ráfaga de respuestas vegetales 262
¿Porqué juegan los animales? 290

*Hay más ensayos "A closer look" en nuestro sitio Web, http://www.prenhall.com/audesirk6:

Capítulo 2 Población de equilibrio de Hardy-Weinberg
Capítulo 14 Las matemáticas del crecimiento poblacional

Contenido

UNIDAD UNO

EVOLUCIÓN 1

Capítulo 1 Principios de la evolución 2

ESTUDIO DE CASO Exhumación de un eslabón perdido 3

1) ¿Cómo se desarrollaron las ideas sobre la evolución? 4

Las pruebas que respaldan la evolución salieron a la luz incluso antes de la época de Darwin 4

Darwin y Wallace propusieron que la evolución se lleva a cabo por selección natural 7

La teoría evolutiva surge de observaciones científicas y conclusiones basadas en ellas 8

2) ¿Cómo sabemos que ha habido evolución? 10

Los fósiles ofrecen evidencias del cambio evolutivo al paso del tiempo 11

La anatomía comparada ofrece evidencias estructurales de la evolución 11

Las etapas embrionarias de los animales prueban la existencia de antepasados comunes 13

Los análisis bioquímicos y genéticos modernos ponen de manifiesto el parentesco entre diversos organismos 13

3) ¿Qué pruebas se tienen de que las poblaciones evolucionan por selección natural? 13

La selección artificial demuestra que es posible modificar los organismos mediante una reproducción controlada 14

La evolución por selección natural ocurre hoy en día 14

4) Epílogo de Charles Darwin 16

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Exhumación de un eslabón perdido 16

Sección de repaso 16

Capítulo 2 Evolución de los organismos 20

ESTUDIO DE CASO Causa de muerte: Evolución 21

1) ¿Cuál es la relación entre las poblaciones, los genes y la evolución? 22

La interacción entre los genes y el medio determina las características de cada individuo 22

La poza génica es la suma de todos los genes de una población 22

La evolución es el cambio en la frecuencia de los genes dentro de una población 22

La población en equilibrio es una población hipotética en la que no hay evolución 23

2) ¿A qué se debe la evolución? 23

Las mutaciones son la fuente última de variabilidad genética 23

El flujo de genes entre poblaciones modifica las frecuencias de alelos 23

Las poblaciones pequeñas están sujetas a cambios fortuitos en las frecuencias de alelos 24

El apareamiento dentro de una población casi nunca es fortuito 27

No todos los genotipos son igualmente adaptables 28

3) ¿Cómo funciona la selección natural? 30

La selección natural actúa sobre el fenotipo, que es un reflejo del genotipo que le da origen 30

La selección natural influye en las poblaciones de tres modos principales 30

Diversos procesos dan lugar a la selección natural 32

CONEXIONES EVOLUTIVAS: Conoce a tus familiares: Selección de linaje y altruismo 34

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Causa de muerte: Evolución 36

Sección de repaso 36

Capítulo 3 El origen de las especies 40

ESTUDIO DE CASO Un mundo perdido 41

1) ¿Qué es una especie? 42

2) ¿Cómo se forman nuevas especies? 42

La especiación alopátrica se da en poblaciones separadas físicamente 43

La especiación simpátrica se da en poblaciones que habitan en la misma región 43

El cambio de una misma especie al paso del tiempo origina una "especiación" aparente en el registro fósil 47

Durante la radiación adaptativa, una especie da origen a muchas otras 47

3 ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre especies? 48

Los mecanismos aisladores anteriores al apareamiento impiden que especies diferentes se apareen 48

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento impiden la producción de descendencia vigorosa y fértil 50

4 ¿A qué se debe la extinción? 50

La distribución localizada y la especialización excesiva aumentan la vulnerabilidad de las especies ante los cambios ambientales 50

Las interacciones con otros organismos pueden llevar a una especie a su extinción 51

El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción 51

CONEXIONES EVOLUTIVAS: Los científicos no ponen en duda la evolución 52

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Un mundo perdido 52

Sección de repaso 52

Capítulo 4 Historia de la vida en la Tierra 56

ESTUDIO DE CASO ¿Vida en una luna helada? 57

1 ¿Cómo comenzó la vida? 58

La atmósfera y el clima primitivos gobernaron la evolución prebiótica 58

2 ¿Cómo eran los primeros organismos? 61

Los primeros organismos eran procariotas anaerobios 61

Algunos organismos adquirieron la capacidad de capturar energía solar 61

El metabolismo aeróbico surgió en respuesta a la crisis de oxígeno 63

Los eucariotas formaron organelos y un núcleo encerrados en membranas 63

3 ¿Cómo surgió la multicelularidad? 65

Las algas multicelulares formaron estructuras especializadas que les facilitaban la invasión de diversos hábitats 65

Los animales multicelulares adquirieron especializaciones que les permitieron atrapar presas, alimentarse y escapar con más eficiencia 65

4 La vida invade la tierra 67

Algunas plantas formaron estructuras especializadas que les permitieron adaptarse a la vida en tierra firme 67

Algunos animales formaron estructuras especializadas que les permitieron adaptarse a la vida en tierra firme 68

5 ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida? 70

La tendencia ascendente de la diversidad de las especies ha sido interrumpida por periódicas extinciones en masa 70

6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos? 72

Se ha vinculado la evolución de los primates con las manos prensiles, la visión binocular y un cerebro grande 72

Los homínidos evolucionaron a partir de primates driopitecinos 72

Los primeros homínidos podían mantenerse de pie y caminar erguidos 73

La evolución del comportamiento humano es objeto de mucha especulación 77

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO ¿Vida en una luna helada? 79

Sección de repaso 80

Capítulo 5 Sistemática: Búsqueda de orden en medio de la diversidad 84

ESTUDIO DE CASO Origen de un asesino 85

1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos? 85

La taxonomía nació como una jerarquía de categorías 86

Los sistematistas modernos utilizan numerosos criterios de clasificación 87

2 ¿Cuáles son los reinos de la vida? 88

El sistema de cinco reinos sustituyó a los antiguos esquemas de clasificación 88

El sistema de tres dominios refleja con más precisión la historia de la vida 89

La clasificación en términos de reinos aún no está totalmente establecida 89

3 ¿Por qué cambian las taxonomías? 92

La designación de las especies cambia cuando se descubre nueva información 92

La definición de especie biológica puede ser difícil o imposible de aplicar 92

El concepto de especie filogenética ofrece una definición alternativa 92

4 Exploración de la biodiversidad: ¿Cuántas especies existen? 92

CONEXIONES EVOLUTIVAS: ¿Son reales los reptiles? 93

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Origen de un asesino 94

Sección de repaso 95

Capítulo 6 El mundo oculto de los microbios 98

ESTUDIO DE CASO Agentes de muerte 99

1 ¿Qué son los virus, los viroides y los priones? 100

Un virus consiste en una molécula de DNA o RNA envuelta en una cubierta proteínica 100

Las infecciones virales causan enfermedades difíciles de tratar 100

Algunos agentes infecciosos son aún más simples que los virus 103

Nadie sabe con certeza cómo se originaron estas partículas infecciosas 104

2 ¿Cuáles son los organismos que constituyen los dominios procarióticos Bacteria y Archaea? 104

Las bacterias y los arqueos son fundamentalmente diferentes 105

Los procariotas son difíciles de clasificar 105

Los procariotas presentan gran variedad de formas y estructuras 105

Los procariotas se reproducen por fisión binaria 107

Los procariotas se especializan en hábitats específicos 108

Los procariotas presentan diversos metabolismos 108

Los procariotas desempeñan muchas funciones que son importantes para otras formas de vida 109

Algunas bacterias constituyen una amenaza para la salud humana 110

3 ¿Cuáles son los organismos que constituyen el reino Protista? 111

Los protistas son un grupo muy diverso que comprende formas semejantes a hongos, plantas y animales 112

Los mohos acuáticos y los mohos deslizantes son protistas parecidos a hongos 112

Las algas son protistas parecidos a plantas 114

Los protozoarios son protistas parecidos a animales 117

CONEXIONES EVOLUTIVAS: Nuestros antepasados unicelulares 120

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Agentes de muerte 121

Sección de repaso 121

Capítulo 7 Los hongos 124

ESTUDIO DE CASO Tres excursiones 125

1 ¿Cuáles son las adaptaciones principales de los hongos? 126

La mayor parte de los hongos tienen cuerpo filamentoso 126

Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos 126

La mayor parte de los hongos se reproducen tanto sexual como asexualmente 126

2 ¿Cómo se clasifican los hongos? 127

Los quitridiomicetos producen esporas natatorias 127

Los cigomicetos se reproducen formando cigosporas diploides 128

Los ascomicetos forman esporas en una funda semejante a un saco, llamada asca 128

Los basidiomicetos producen estructuras reproductoras con forma de clava llamada basidios 130

Los hongos imperfectos son especies en las que no se han observado estructuras sexuales 130

Algunos hongos forman relaciones simbióticas 131

3 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos? 133

Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas 134

Los hongos producen enfermedades humanas 134
Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía 135
Los hongos desempeñan su papel ecológico crucial 136
CONEXIONES EVOLUTIVAS: El ingenio de los hongos: Cerdos, escopetas y lazos 136
OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Tres excursiones 138
Sección de repaso 138

Capítulo 8 El reino vegetal 142

ESTUDIO DE CASO En busca de tesoros medicinales 143

1 ¿Cuáles son las características principales de las plantas? 144

Las plantas tienen una generación esporofítica y una generación gametofítica 144

2 ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas? 144

Las algas verdes dieron origen a las plantas terrestres 145

3 ¿Cómo invadieron las plantas la tierra y cómo proliferaron en ella? 145

El cuerpo de las plantas se hizo más complejo cuando éstas transitaron evolutivamente del agua a la tierra seca 146
La invasión de la tierra requería protección y un medio de dispersión de las células sexuales y de las plantas en desarrollo 147
Las hepáticas y los musgos están adaptados a los ambientes húmedos 147
Las plantas vasculares, o traqueofitas, tienen vasos conductores que también proporcionan sostén 148
Las plantas vasculares sin semilla comprenden los licopodios, las colas de caballo y los helechos 148
Las plantas con semilla dominan la tierra con ayuda de dos adaptaciones importantes: El polen y las semillas 148
OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO En busca de tesoros medicinales 158
Sección de repaso 158

Capítulo 9 El reino animal 162

ESTUDIO DE CASO Búsqueda de un monstruo marino 163

1 ¿Cuáles son las características que definen a los animales? 164

2 ¿Qué características anatómicas identifican los puntos de bifurcación en el *árbol evolutivo* de los animales? 164

La carencia de tejidos distingue a las esponjas de todos los demás animales 164
Los animales con tejidos presentan simetría ya sea radial o bilateral 164

En ciertos animales bilateralmente simétricos se formaron cavidades corporales 165
Los celomados incluyen dos líneas evolutivas distintas 166

3 ¿Cuáles son los principales fila animales? 166

Esponjas 167
Hidras, anémonas y medusas 169
Gusanos planos 171
Gusanos redondos 174
Gusanos segmentados 175
Insectos, arácnidos y crustáceos 175
Caracoles, almejas y calamares 179
Estrellas, erizos y pepinos de mar 182
Tunicados, anfioxos y vertebrados 184
CONEXIONES EVOLUTIVAS: ¿Son los seres humanos un éxito biológico? 194
OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Búsqueda de un monstruo marino 195
Sección de repaso 195

UNIDAD DOS
ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA DE LAS PLANTAS 199

Capítulo 10 Forma y función de las plantas 200

ESTUDIO DE CASO Una hermosa trampa mortal 201

1 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas y cómo crecen? 202

Las fanerógamas consisten en un sistema de raíces y un sistema de vástago 202

Durante el crecimiento de una planta, células meristemáticas producen células diferenciadas 202

2 ¿Qué tejidos y tipos de células tienen las plantas? 204

El sistema de tejido dérmico cubre el cuerpo de la planta 204

El sistema de tejido fundamental constituye casi todo el cuerpo de las plantas jóvenes 205

El sistema de tejido vascular consiste en xilema y floema 205

3 Raíces: Anclaje, absorción y almacenamiento 207

El crecimiento primario hace que las raíces se alarguen 207

La epidermis de la raíz es muy permeable al agua 208

La corteza constituye buena parte del interior de las raíces jóvenes 209

El cilindro vascular contiene tejidos conductores 209

4 Tallos: En busca de la luz 210

El tallo comprende cuatro tipos de tejidos 210

Las ramas del tallo se forman a partir de yemas laterales que constan de células meristemáticas 211

El crecimiento secundario produce tallos más gruesos y fuertes 211

5 Hojas: Los colectores solares de la Naturaleza 213

Las hojas tienen dos partes principales: El limbo, o lámina, y el peciolo 213

6 ¿Cómo obtienen nutrimentos las plantas? 215

Las raíces obtienen minerales en un proceso de cuatro pasos 215

Las relaciones simbióticas ayudan a las plantas a obtener nutrimentos 216

7 ¿Cómo obtienen agua las plantas y cómo transportan agua y minerales? 218

El movimiento del agua en el xilema se explica con la teoría de cohesión-tensión 218

El agua entra en las raíces principalmente debido a diferencias de presión creadas por la transpiración 219

8 ¿Cómo transportan azúcares las plantas? 221

La teoría de flujo-presión explica el movimiento de azúcares en el floema 222

CONEXIONES EVOLUTIVAS: Adaptaciones especiales de raíces, tallos y hojas 223

Algunas raíces especializadas almacenan alimento; otras fotosintetizan 223

Algunos tallos especializados producen plantas nuevas, almacenan agua o alimento, o producen espinas o zarcillos 223

Hojas especializadas conservan y almacenan agua, almacenan alimentos o incluso capturan insectos 224

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Una hermosa trampa mortal 226

Sección de repaso 226

Capítulo 11 Reproducción y desarrollo de las plantas 230

ESTUDIO DE CASO Paseo por una pradera 231

1 ¿En qué consiste el ciclo de vida de las plantas? 231

2 ¿Cómo evolucionaron las flores? 233

Las flores completas tienen cuatro partes principales 234

3 ¿Cómo se desarrollan los gametofitos en las fanerógamas? 234

El polen es el gametofito masculino 235

El saco embrionario es el gametofito femenino 236

4 ¿Cómo da pie la polinización a la fecundación? 237

5 ¿Cómo se desarrollan las semillas y frutos? 238

La semilla se desarrolla a partir del óvulo y el saco embrionario 238

El fruto se desarrolla a partir de la pared del ovario 240

El estado de latencia de las semillas ayuda a garantizar la germinación en el momento apropiado 240

6 ¿Cómo germinan y crecen las semillas? 241

La punta del vástago debe protegerse 241

Los cotiledones nutren a la semilla germinante 241

Control del desarrollo de la plántula 242

CONEXIONES EVOLUTIVAS: Adaptaciones para la polinización y la diseminación de las semillas 242

La coevolución aparea plantas y polinizadores 242

Los frutos ayudan a dispersar las semillas 246

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Paseo por una pradera 248

Sección de repaso 248

Capítulo 12 Respuestas de las plantas al medio ambiente 252

ESTUDIO DE CASO Un grito químico que pide ayuda 253

1 ¿Qué son las hormonas vegetales y cómo actúan? 253

2 ¿Cómo regulan las hormonas el ciclo de vida de las plantas? 254

El ácido abscísico mantiene el estado latente de las semillas; la giberelina estimula la germinación 254

La auxina controla la orientación de la plántula que brota 254

La forma genéticamente determinada de la planta adulta es resultado de interacciones hormonales 258

La duración del día controla la floración 259

Las hormonas coordinan el desarrollo de semillas y frutos 261

El envejecimiento (senectud) y el estado de latencia preparan a la planta para el invierno 262

CONEXIONES EVOLUTIVAS: Ráfaga de respuestas vegetales 262

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Un grito químico que pide ayuda 264

Sección de repaso 264

UNIDAD TRES

ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA DE LOS ANIMALES 267

Capítulo 13 Comportamiento animal 268

ESTUDIO DE CASO Sexo y simetría 269

1 ¿En qué difieren los comportamientos innatos y aprendidos? 270

Los comportamientos innatos no requieren experiencia previa 270

Los comportamientos aprendidos se modifican con la experiencia 270

No hay una distinción importante entre comportamientos innatos y aprendidos 272

2 ¿Cómo se comunican los animales? 275

La comunicación visual es la más eficaz a distancias cortas 275

La comunicación por sonido es eficaz a distancias más largas 276

Los mensajes químicos persisten más tiempo, pero es difícil variarlos 277

La comunicación por tacto ayuda a establecer lazos sociales 277

3 ¿Cómo compiten por recursos los animales? 278

Un comportamiento agresivo ayuda a obtener y conservar recursos 278

Las jerarquías de dominancia ayudan a controlar las interacciones agresivas 278

Los animales podrían defender territorios que contienen recursos 280

4 ¿Cómo encuentran pareja los animales? 281

Señales vocales y visuales codifican el sexo, la especie y la calidad individual 281

Las señales químicas juntan a las parejas 282

5 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales? 283

La vida en grupos tiene ventajas y desventajas 284

Las abejas forman complejas sociedades de insectos 285

Los bagres cabeza de toro forman una sociedad simple de vertebrados 286

Las ratas topo desnudas forman una sociedad compleja de vertebrados 287

6 ¿Puede la biología explicar el comportamiento humano? 287

El comportamiento de los recién nacidos tiene un componente innato importante 288

Los comportamientos comunes a culturas diversas podrían ser innatos 288

Las personas podrían responder a feromonas 289

Comparaciones de gemelos idénticos y fraternos revelan los componentes genéticos del comportamiento 289

CONEXIONES EVOLUTIVAS: ¿Por qué juegan los animales? 290

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Sexo y simetría 291

Sección de repaso 292

UNIDAD CUATRO

ECOLOGÍA 295

Capítulo 14 Crecimiento y regulación de las poblaciones 296

ESTUDIO DE CASO Bellotas, ratones, palomillas, ciervos y enfermedades 297

1 ¿Cómo crecen las poblaciones? 298

El potencial biótico genera un crecimiento exponencial 298

2 ¿Cómo se regula el crecimiento de las poblaciones? 300

El crecimiento exponencial no puede continuar por tiempo indefinido 300

La resistencia ambiental limita el crecimiento de las poblaciones 301

3 ¿Cómo se distribuyen las poblaciones en el espacio y en el tiempo? 306

Las poblaciones presentan diferentes distribuciones espaciales 306

Las poblaciones presentan tres modalidades básicas de supervivencia 307

4 ¿Cómo está cambiando la población humana? 308

La población humana crece exponencialmente 308

Los adelantos tecnológicos han incrementado la capacidad de sostenimiento de seres humanos en la Tierra 309

La estructura de edades de una población predice su crecimiento futuro 310

La población de Estados Unidos crece rápidamente 312

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Bellotas, ratones, palomillas, ciervos y enfermedades 314

Sección de repaso 314

Capítulo 15 Interacciones con la comunidad 318

ESTUDIO DE CASO La invasión del mejillón cebra 319

1 ¿Por qué son importantes las interacciones en la comunidad? 320

2 ¿Cuáles son los efectos de la competencia entre especies? 320

El nicho ecológico define el lugar y el papel de cada especie en su ecosistema 320

Las adaptaciones reducen la superposición de nichos ecológicos entre especies que coexisten 320

La competencia contribuye a regular el tamaño y la distribución de las poblaciones 322

3 ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre los depredadores y sus presas? 322

Las interacciones entre depredador y presa moldean las adaptaciones evolutivas 322

4 ¿Qué es la simbiosis? 327

El parasitismo daña, pero no mata de inmediato al huésped 328

En las interacciones mutualistas ambas especies obtienen beneficios 328

5 ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura de la comunidad? 328

6 Sucesión: ¿Cómo cambia una comunidad a través del tiempo? 330

Existen dos formas principales de sucesión: Primaria y secundaria 330

También hay sucesión en los estanques y lagos 333

La sucesión culmina en la comunidad clímax 333

Algunos ecosistemas se mantienen en un estado de subclímax 335

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO La invasión del mejillón cebra 335

Sección de repaso 335

Capítulo 16 ¿Cómo funcionan los ecosistemas? 338

ESTUDIO DE CASO A salvo de la extinción 339

1 ¿Cuáles son las vías de la energía y de los nutrimentos? 339

2 ¿Cómo fluye la energía a través de las comunidades? 340

La energía entra en las comunidades por la vía de la fotosíntesis 340

La energía pasa de un nivel trófico a otro 342

La transferencia de energía de un nivel trófico a otro es ineficiente 342

3 ¿Cómo se desplazan los nutrimentos dentro de los ecosistemas y entre ellos? 347

El ciclo del carbono pasa por la atmósfera, los océanos y las comunidades 347

La reserva principal de nitrógeno es la atmósfera 348

La reserva principal de fósforo es la roca 350

La mayor parte del agua no sufre cambios químicos durante el ciclo del agua 350

4 ¿A qué se deben la lluvia ácida y el calentamiento global? 351

La sobrecarga de los ciclos de nitrógeno y de azufre es la causa de la lluvia ácida 352

La interferencia en el ciclo del carbono contribuye al calentamiento global 353

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO A salvo de la extinción 356

Sección de repaso 356

Capítulo 17 Los diversos ecosistemas de la Tierra 360

ESTUDIO DE CASO Alas de esperanza 361

1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra? 361

El Sol es el motor del clima y del estado del tiempo 361

Muchos factores físicos también influyen en el clima 362

2 ¿Qué condiciones son necesarias para la vida? 366

3 ¿Cómo se distribuye la vida en la Tierra? 367

Los biomas terrestres sostienen comunidades vegetales características 367

La precipitación pluvial y la temperatura determinan la vegetación que un bioma es capaz de sostener 379

4 ¿Cómo se distribuye la vida en el agua? 380

Los lagos de agua dulce tienen regiones de vida definidas 380

Los lagos de agua dulce se clasifican según su contenido de nutrimentos 380

Los ecosistemas marinos cubren gran parte de la Tierra 382

Las aguas costeras sstienen la vida marina más abundante 382

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO Alas de esperanza 390

Sección de repaso 390

Apéndice I 395

Apéndice II 396

Glosario G-1

Créditos de fotografías F-1

Índice I-1

Prefacio

¿Los científicos clonarán a una persona en el futuro previsible? ¿Los cultivos producto de la ingeniería genética son seguros? ¿Estamos causando cambios en el clima? ¿Se sigue extendiendo el SIDA? ¿Falta poco para que los médicos trasplanten corazones de cerdo a personas? Nunca ha sido más urgente que los ciudadanos entiendan los conceptos y problemas básicos de la biología. Nos hemos reunido con educadores en biología de todo Estados Unidos para tratar desde el "panorama general" hasta detalles de la forma en que conviene presentar temas específicos. Estas personas combinan una aptitud excepcional para la enseñanza con conocimientos expertos en diversas áreas de la biología. Tal colaboración ha guiado esta nueva versión del texto y nuestro esfuerzo por crear un libro que responda a las necesidades de los estudiantes de hoy. Muchos de ustedes están impartiendo un curso que será la última exposición que sus estudiantes tengan a la biología antes de salir al mundo. Ustedes nos dijeron que deben salir de su curso facultados para analizar artículos científicos en la prensa popular con un ojo educado y crítico. Asimismo, el curso debe preparar a los estudiantes para hacer preguntas inteligentes y tomar decisiones informadas, como votantes y como consumidores. Ustedes quieren que sus estudiantes entiendan y aprecien el funcionamiento de su propio cuerpo. Deben saber algo de los otros organismos con los que compartimos el planeta, de las fuerzas evolutivas que moldearon a todos los seres vivos y cómo las complejas interacciones dentro de los ecosistemas nos sustentan a los seres humanos y al resto de la vida en la Tierra. Por último, nos dijeron que quieren un texto cuya aplicabilidad inculque en los estudiantes una fascinación ante la vida que los inspire a seguir aprendiendo. Esta nueva edición es nuestra respuesta. La sexta edición de *Biología 3: Evolución y ecología. . .*

...capta activamente la atención de los estudiantes

Cada capítulo inicia con un "Estudio de caso" llamativamente ilustrado. Nuestros estudios de casos se basan en noticias recientes, en situaciones en las que podrían encontrarse los estudiantes o en temas biológicos de interés sobresaliente. Por ejemplo, aprenderán acerca de la admirable industria de las mariposas que viven en las selvas tropicales (p. 361). Cada estudio de caso se aborda otra vez al final del capítulo para que los estudiantes puedan explorar el tema un poco más a fondo a la luz de lo que aprendieron y, muchas veces, para hallar respuestas a preguntas planteadas en el estudio inicial.

A lo largo de cada capítulo, nuestros títulos principales plantean preguntas importantes que animan a los estudiantes a buscar las respuestas mientras leen. Los subtítulos conceptuales, que son oraciones completas, sugieren respuestas a esas preguntas y también ayudan a los estudiantes a concentrarse en los puntos clave de cada subsección. Los estudiantes pueden consultar el sitio Web que aparece al final de cada capítulo.

Por último, y sobre todo en los puntos en que se ilustran procesos, hemos añadido notas a las figuras (véase, por ejemplo, la Fig. 10-22). Estas notas colocan descripciones de cada proceso en los puntos en que son más necesarias para hacer más clara la figura y para reducir la necesidad de leyendas largas de varias partes.

...demuestra que la biología está en todos lados

A lo largo del texto, relacionamos conceptos biológicos clave tanto con experiencias cotidianas como con importantes problemas que la sociedad enfrenta. Estas referencias se entretejen con el texto, se introducen en preguntas de razonamiento crítico al final del capítulo ("Aplicación de conceptos") y se destacan en ensayos colocados en recuadros. Estos ensayos cubren una amplia gama de temas de actualidad en biología, desde problemas ambientales ("Conservación de la Tierra") hasta cuestiones clínicas ("Conservación de la salud"), desde exploraciones a fondo de procesos específicos ("De cerca") hasta los procedimientos que los biólogos usan en su trabajo ("Investigación científica"). Por ejemplo:

Conservación de la Tierra: Estos ensayos ecológicos exploran problemas urgentes como la pérdida de biodiversidad, el agujero de ozono y las invasiones de especies exóticas.

Conservación de la salud: Estos ensayos clínicos investigan temas como las enfermedades de transmisión sexual, los peligros de los esteroides artificiales y los daños que fumar causa en los pulmones.

...es flexible y fácil de usar

Al principio de cada capítulo, las preguntas conceptuales y los subtítulos que las contestan se juntan en un resumen, "De un vistazo". Un sistema de numeración coherente identifica los principales títulos conceptuales, desde "De un vistazo", pasando por todo el cuerpo del capítulo en los títulos principales, hasta el "Resumen de conceptos clave". Una lista de "Términos clave" identifica todos los términos que aparecen en negritas en el capítulo y da la página en la que se presenta cada término; los términos clave se definen en el Glosario al final del libro.

Los capítulos de *Biología 3: Evolución y ecología* se escribieron de modo que el profesor tenga flexibilidad

en cuanto al orden en que los usa. Las referencias cruzadas entre los capítulos permiten a los estudiantes buscar información adicional sobre temas específicos en otras partes del libro.

...cuenta con tecnología de apoyo que ayuda al aprendizaje y está integrada al texto

El sitio Web acompañante, *Audesirk Live!*, se ha actualizado totalmente con nuevas preguntas, actividades y vínculos para que el estudiante tenga muchas oportunidades de estudio y los profesores cuenten con posibilidades adicionales de tareas. Nuestros sitios Web por capítulo se actualizan con frecuencia y permiten a los estudiantes explorar temas pertinentes a cada capítulo en la World Wide Web. En *Audesirk Live!*, los estudiantes descubrirán que la biología está en todos lados, al explorar nuestras secciones "Issues in Biology" y "Bizarre Facts".

Por último, hemos trasladado nuestras populares "Actividades en grupo" al sitio Web de cada capítulo. Estos ejercicios, utilizados con éxito por nuestro Panel de Educadores en Biología, animan a los estudiantes a resolver interesantes problemas en equipos pequeños y así convertirse en participantes activos del proceso de aprendizaje. Al colocar estas actividades en la Web, nuestro Webmaster puede actualizarlas conforme surgen nuevas ideas.

La filosofía fundamental de *Biología 3: Evolución y ecología*

Aunque nuestro texto sigue evolucionando en respuesta a las cambiantes necesidades de nuestro público, la enseñanza de la biología tiene aspectos fundamentales que no cambian. *Biología 3: Evolución y Ecología* sigue haciendo lo siguiente:

Se concentra en los conceptos

Nuestras preguntas y subtítulos conceptuales planteados como oraciones, los resúmenes "De un vistazo" al principio de cada capítulo y las secciones "Resumen de conceptos clave" al final mantienen a los estudiantes enfocados hacia los temas importantes de cada capítulo. Los pies de las figuras incluyen un título que presenta el tema de cada imagen y luego información más específica. Dado que es fácil que los estudiantes pierdan de vista los conceptos subyacentes entre tanto detalle técnico, proporcionamos un panorama general de los temas complejos en el texto mismo y luego ofrecemos pormenores de tales temas en los ensayos "De cerca":

De cerca: Estos ensayos se concentran en los detalles más difíciles de temas como la quimiósmosis, la respiración celular y la formación de orina en el nefrón.

Comunica el proceso científico

La biología no es únicamente un compendio de hechos e ideas; más bien, es el resultado de un proceso dinámico de indagación y de esfuerzo humano. En muchos casos, describimos cómo los científicos descubrieron hechos específicos. El proceso científico se destaca aún más en los ensayos "Investigación científica":

Investigación científica: En estos ensayos los estudiantes aprenderán cómo se determina la edad de los fósiles y cómo se obtienen los gammagramas PET.

Hace hincapié en temas unificadores

Theodosius Dobzhansky lo expresó de forma muy concisa: "Nada tiene sentido en biología, si no es a la luz de la evolución." En todo el texto, los estudiantes hallarán ejemplos de cómo la selección natural ha producido organismos que están adaptados a entornos específicos. Además, muchos capítulos terminan con una sección de "Conexiones evolutivas":

Conexiones evolutivas: Estas animadas exposiciones vinculan conceptos del capítulo con la perspectiva más amplia de la evolución.

Nuestra propia preocupación por el entorno puede encontrarse entretejida en todo el texto y destacada en los ensayos de Conservación de la Tierra. En los puntos apropiados, hemos tratado de presentar a los estudiantes la justificación biológica para tomar decisiones ecológicas prudentes en su vida cotidiana.

Busca la exactitud

Un texto es inútil si no comunica información exacta y correcta. Con este fin, utilizamos múltiples fuentes de alto nivel para obtener nuestros datos básicos. Cada unidad de cada nueva edición es escudriñada cuidadosamente por varias personas que son educadores talentosos y expertos en las áreas temáticas de la unidad. Ellos nos ayudan a presentar el material de forma tanto correcta como comprensible. Entre ediciones, nuestros usuarios actúan como revisores informales. Nunca echamos en saco roto sus preguntas, y ello mejora el libro. No obstante, la responsabilidad final recae, como siempre, en los autores. Nos hacemos responsables por la exactitud del material del texto, y tomamos en serio esa responsabilidad.

Una última palabra

Un curso de introducción a la biología podría representar la primera —y a veces la última— exposición a fondo de un estudiante a la fascinante complejidad de la vida.

Como maestros, reconocemos lo fácil que es que los estudiantes se sientan abrumados por el gran número de datos y términos desconocidos y pierdan de vista los conceptos subyacentes de la biología. Hemos revisado cuidadosamente *Biología 3: Evolución y ecología* a fin de reducir los detalles innecesarios y la terminología excesiva, y hacer hincapié en las formas en que una comprensión de la biología puede enriquecer e iluminar la vida cotidiana. Este texto puede ser útil al estudiante de muchas formas: desde un "manual de usuario" del cuerpo humano hasta un "instructivo de uso" del entorno. ¿Por qué estudiar biología? Quizá estemos predispuestos, pero, ¿qué puede ser más fascinante que aprender algo acerca de la Vida en la Tierra?

Agradecimientos

Para enfrentar el enorme reto de armar un texto de esta magnitud, Prentice Hall juntó un equipo de desarrollo hábil y experimentado. El texto se benefició considerablemente por las bien meditadas sugerencias de la editora de desarrollo Shana Ederer. Ella no sólo nos ayudó a que el texto fuera claro, coherente y "amable con el estudiante", también contribuyó de forma apreciable a la claridad de las ilustraciones modificadas. Karen Karlin nos ayudó a atar cabos sueltos con su singular y valiosa combinación de experiencia, dedicación y atención a los detalles. Tim Flem, nuestro editor de producción, coordinó las labores del investigador fotográfico, el copieditor, el estudio artístico y los autores. Con gran habilidad, ensambló los dibujos, fotografías y el manuscrito a la perfección, realizando de buena gana las mejoras de último minuto. Dar formato a este libro no es empresa fácil, pero Tim aplicó sus conocimientos prestando mucha atención a los detalles. La investigadora fotográfica Linda Sykes encontró excelentes fotografías. Roberta Dempsey se encargó de la copiedición con extraordinaria destreza. La lectora de pruebas Margaret Buresch leyó el manuscrito final con escrupuloso cuidado para garantizar su corrección.

También queremos agradecer al director artístico Jonathan Boylan y a la directora de diseño Carole Anson por guiar el diseño del texto y de la portada con elegancia y talento, y a la editora ejecutiva Grace Hazeldine por coordinar el inmenso programa de ilustración.

Travis Moses-Westphal, nuestro gerente de proyecto, desempeñó múltiples papeles desde el principio, con gran creatividad y entusiasmo. Él sostuvo hábilmente la visión del programa de medios y supervisó la integración perfecta del texto y de los medios. Los editores de medios Andy Stull y Kate Flickinger ayudaron a Travis a sacar adelante el programa de medios. La asistente editorial Colleen Lee siempre estaba disponible, con su inagotable humor, cuando la necesitábamos, y aportó habilidades excepcionales al tráfico del manuscrito.

Nuestros colegas de otras instituciones han sido de gran ayuda. Muchos, cuyos nombres aparecen en las páginas que siguen, nos han estimulado para repensar nuestra presentación con sus cuidadosos y bien meditados comentarios. Nuestro nuevo Panel de Educadores en Biología, que presentamos en la página VII, se reunió con nosotros personalmente e hizo una contribución especial a la sexta edición.

Jennifer Welchans, nuestra gerente ejecutiva de marketing, supervisa una numerosa y dedicada fuerza de ventas con energía, talento y entusiasmo. Jen propone conceptos de marketing inspirados, comparte anécdotas de éxito y se asegura de que los comentarios de los usuarios siempre lleguen a los autores. Agradecemos a Paul Corey, ahora presidente del división de Ingeniería, Ciencia y Matemáticas de Prentice Hall, su confianza y apoyo durante ésta y las últimas tres ediciones. Por último, lo más importante: nuestros editores. La editora en jefe, Sheri Snavely, nos ha apoyado ya a lo largo de cuatro ediciones. La editora ejecutiva Teresa Ryu ha asumido el liderazgo del equipo con talento y celo, combinados con una idea clara de la dirección que debe seguir el proyecto y cómo llegar a la meta sin matar a los autores. Su compromiso total con el proyecto, su capacidad de organización y su sensibilidad hacia todos los participantes han sido cruciales para su éxito.

Por tanto, reconocemos aquí, con profundo aprecio, a nuestro "coach" y a todos nuestros compañeros de equipo.

Terry y Gerry Audesirk
Bruce E. Byers

Panel de asesores y revisores multimedia

Aportadores de medios
Joseph Chinnici, *Virginia Commonwealth University*
Joseph Coelho, *Culver Stockton College*
Lydia Daniels, *University of Pittsburgh*
Lewis Deaton, *University of Southwestern Louisiana*
Gail Gasparich, *Towson State University*
William Hayes, *Delta State University*
James Hewlett, *Finger Lakes Community College*
David Huffman, *Southwest Texas State University*
J. Kelly Johnson, *University of Kansas*
Jeff Kenton, *Iowa State University*
Kate Lajtha, *Oregon State University*
Timothy Metz, *Campbell University*
Ina Pour-el, *DMACC–Boone Campus*
Paul Ramp, *Pellissippi State Technical College*
Chris Romero, *Front Range Community College*
Cal Young, *Fullerton College*

Revisores de medios
J. Gregory Burg, *University of Kansas*
Jerry Button, *Portland Community College*
Walter J. Conley, *State University of New York at Potsdam*
Jerry Cook, *Sam Houston State University*
David M. Demers, *University of Hartford*
Susannah Feldman, *Towson University*
Timothy L. Henry, *University of Texas Arlington*
James Hewlett, *Finger Lakes Community College*
Kelly Johnson, *University of Kansas*
Jeffrey Kiggins, *Blue Ridge Community College*
Harry Kurtz, *Sam Houston State University*
Kenneth A. Mason, *University of Kansas*
Timothy Metz, *Campbell University*
Marvin Price, *Cedar Valley College*
Chris Romero, *Front Range Community College*
Patricia Shields, *George Mason University*
Susan M. Wadkowski, *Lakeland Community College*
Stacy Wolfe, *Art Institutes International*
Robin Wright, *University of Washington*
Cal Young, *Fullerton College*

Revisores de la sexta edición

Sara Chambers, *Long Island University*
Karen Dalton, *Community College of Baltimore County–Catonsville Campus*
Lewis Deaton, *University of Southwestern Louisiana*
Rosemarie Elizondo, *Reedley College*
Charles Good, *Ohio State University*
Lonnie J. Guralnick, *Western Oregon University*
Georgia Ann Hammond, *Radford University*
James Hewlett, *Finger Lakes Community College*
Leland N. Holland, *Paso-Hernando Community College*
Rebecca M. Jessen, *Bowling Green State University*
Patricia Lee-Robinson, *Chaminade University of Honolulu*
Edward Levri, *Indiana University of Pennsylvania*
Ann S. Lumsden, *Florida State University*
Linda Martin-Morris, *University of Washington*
Kenneth A. Mason, *University of Kansas*
Joseph R. Mendelson III, *Utah State University*
Timothy Metz, *Campbell University*
John W. Moon, *Harding University*
Jane Noble-Harvey, *University of Delaware*
David J. O'Neill, *Community College of Baltimore County, Dundalk Campus*
Rhoda E. Perozzi, *Virginia Commonwealth University*
Elsa C. Price, *Wallace State Community College*
Christopher F. Sacchi, *Kutztown University*
Anu Singh-Cundy, *Western Washington University*
Dan Tallman, *Northern State University*
Susan M. Wadkowski, *Lakeland Community College*
Brenda L. Young, *Daemen College*
Cal Young, *Fullerton College*

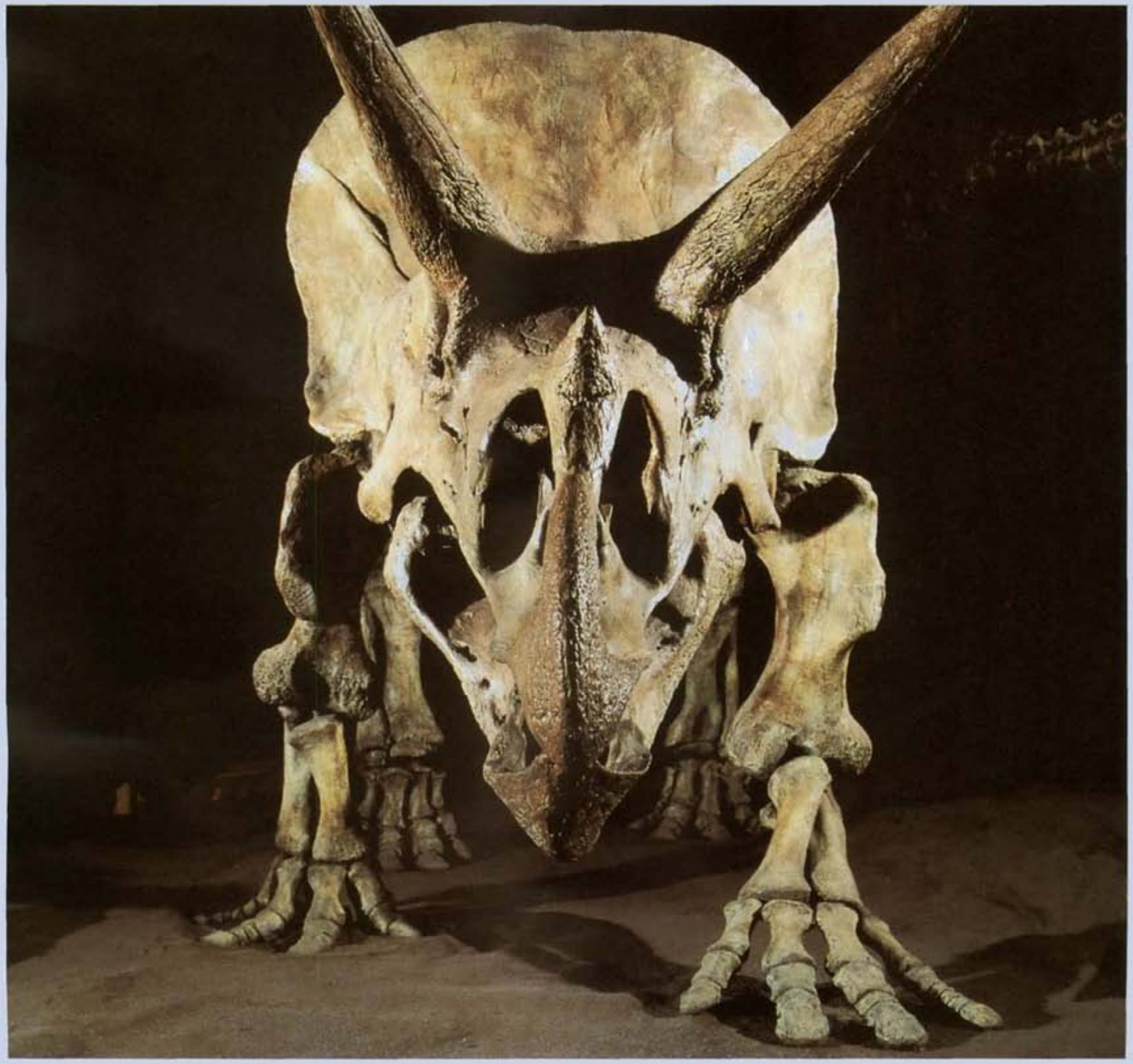
Revisores de ediciones anteriores

W. Sylvester Allred, *Northern Arizona University*
Judith Keller Amand, *Delaware County Community College*
William Anderson, *Abraham Baldwin Agriculture College*
Steve Arch, *Reed College*
Kerri Lynn Armstrong, *Community College of Philadelphia*
G. D. Aumann, *University of Houston*
Vernon Avila, *San Diego State University*
J. Wesley Bahorik, *Kutztown University of Pennsylvania*
Bill Barstow, *University of Georgia, Athens*
Colleen Belk, *University of Minnesota, Duluth*
Michael C. Bell, *Richland College*
Gerald Bergtrom, *University of Wisconsin*
Arlene Billock, *University of Southwestern Louisiana*
Brenda C. Blackwelder, *Central Piedmont Community College*
Raymond Bower, *University of Arkansas*
Marilyn Brady, *Centennial College of Applied Arts & Technology*
Virginia Buckner, *Johnson County Community College*
Arthur L. Buikema, Jr., *Virginia Polytechnic Institute*
William F. Burke, *University of Hawaii*
Robert Burkholter, *Louisiana State University*
Kathleen Burt-Utley, *University of New Orleans*
Linda Butler, *University of Texas, Austin*
W. Barkley Butler, *Indiana University of Pennsylvania*
Bruce E. Byers, *University of Massachusetts, Amherst*
Nora L. Chee, *Chaminade University*
Joseph P. Chinnici, *Virginia Commonwealth University*
Dan Chiras, *University of Colorado, Denver*
Bob Coburn, *Middlesex Community College*
Martin Cohen, *University of Hartford*
Mary U. Connell, *Appalachian State University*
Joyce Corban, *Wright State University*
Ethel Cornforth, *San Jacinto College, South*
David J. Cotter, *Georgia College*
Lee Couch, *Albuquerque Technical Vocational Institute*
Donald C. Cox, *Miami University of Ohio*
Patricia B. Cox, *University of Tennessee*
Peter Crowcroft, *University of Texas, Austin*
Carol Crowder, *North Harris Montgomery College*
Donald E. Culwell, *University of Central Arkansas*
Robert A. Cunningham, *Erie Community College, North*
David H. Davis, *Asheville-Buncombe Technical Community College*
Jerry Davis, *University of Wisconsin, LaCrosse*
Douglas M. Deardon, *University of Minnesota*
Lewis Deaton, *University of Southwestern Louisiana*
Fred Delcomyn, *University of Illinois, Urbana*
Lorren Denney, *Southwest Missouri State University*
Katherine J. Denniston, *Towson State University*
Charles F. Denny, *University of South Carolina, Sumter*
Jean DeSaix, *University of North Carolina, Chapel Hill*
Ed DeWalt, *Louisiana State University*
Daniel F. Doak, *University of California, Santa Cruz*
Matthew M. Douglas, *University of Kansas*
Ronald J. Downey, *Ohio University*
Ernest Dubrul, *University of Toledo*
Michael Dufresne, *University of Windsor*
Susan A. Dunford, *University of Cincinnati*
Mary Durant, *North Harris College*
Ronald Edwards, *University of Florida*
George Ellmore, *Tufts University*
Joanne T. Ellzey, *University of Texas, El Paso*
Wayne Elmore, *Marshall University*
Carl Estrella, *Merced College*
Nancy Eyster-Smith, *Bentley College*
Gerald Farr, *Southwest Texas State University*
Rita Farrar, *Louisiana State University*
Marianne Feaver, *North Carolina State University*
Linnea Fletcher, *Austin Community College, Northridge*
Charles V. Foltz, *Rhode Island College*
Douglas Fratianne, *Ohio State University*
Scott Freeman, *University of Washington*
Donald P. French, *Oklahoma State University*
Don Fritsch, *Virginia Commonwealth University*
Teresa Lane Fulcher, *Pellissippi State Technical Community College*
Michael Gaines, *University of Kansas*
Irja Galvan, *Western Oregon University*
Gail E. Gasparich, *Towson University*
Farooka Gauhari, *University of Nebraska, Omaha*
George W. Gilchrist, *University of Washington*
David Glenn-Lewin, *Iowa State University*
Elmer Gless, *Montana College of Mineral Sciences*
Charles W. Good, *Ohio State University, Lima*
Margaret Green, *Broward Community College*
Martin E. Hahn, *William Paterson College*
Madeline Hall, *Cleveland State University*
Blanche C. Haning, *North Carolina State University*
Helen B. Hanten, *University of Minnesota*
John P. Harley, *Eastern Kentucky University*
Stephen Hedman, *University of Minnesota*
Jean Helgeson, *Collins County Community College*
Alexander Henderson, *Millersville University*
Alison G. Hoffman, *University of Tennessee, Chattanooga*
Laura Mays Hoopes, *Occidental College*
Michael D. Hudgins, *Alabama State University*
Donald A. Ingold, *East Texas State University*
Jon W. Jacklet, *State University of New York, Albany*
Florence Juillerat, *Indiana University–Purdue University at Indianapolis*
Thomas W. Jurik, *Iowa State University*
Arnold Karpoff, *University of Louisville*
L. Kavaljian, *California State University*
Hendrick J. Ketellapper, *University of California, Davis*
Kate Lajtha, *Oregon State University*
William H. Leonard, *Clemson University*
Graeme Lindbeck, *University of Central Florida*
Jerri K. Lindsey, *Tarrant County Junior College, Northeast*
John Logue, *University of South Carolina, Sumter*
William Lowen, *Suffolk Community College*
Ann S. Lumsden, *Florida State University*
Steele R. Lunt, *University of Nebraska, Omaha*
Daniel D. Magoulick, *The University of Central Arkansas*
Paul Mangum, *Midland College*
Michael Martin, *University of Michigan*
Margaret May, *Virginia Commonwealth University*
D. J. McWhinnie, *De Paul University*

Gary L. Meeker, *California State University, Sacramento*
Thoyd Melton, *North Carolina State University*
Karen E. Messley, *Rovckvalley College*
Glendon R. Miller, *Wichita State University*
Neil Miller, *Memphis State University*
Jack E. Mobley, *University of Central Arkansas*
Richard Mortenson, *Albion College*
Gisele Muller-Parker, *Western Washington University*
Kathleen Murray, *University of Maine*
Robert Neill, *University of Texas*
Harry Nickla, *Creighton University*
Daniel Nickrent, *Southern Illinois University*
Jane Noble-Harvey, *University of Delaware*
James T. Oris, *Miami University, Ohio*
Marcy Osgood, *University of Michigan*
C. O. Patterson, *Texas A & M University*
Fred Peabody, *University of South Dakota*
Harry Peery, *Tompkins–Cortland Community College*
Rhoda E. Perozzi, *Virginia Commonwealth University*
Bill Pfitsch, *Hamilton College*
Ronald Pfohl, *Miami University, Ohio*
Bernard Possident, *Skidmore College*
James A. Raines, *North Harris College*
Mark Richter, *University of Kansas*
Robert Robbins, *Michigan State University*
Paul Rosenbloom, *Southwest Texas State University*
K. Ross, *University of Delaware*
Mary Lou Rottman, *University of Colorado, Denver*
Albert Ruesink, *Indiana University*
Alan Schoenherr, *Fullerton College*
Edna Seaman, *University of Massachusetts, Boston*
Linda Simpson, *University of North Carolina, Charlotte*
Russel V. Skavaril, *Ohio State University*
John Smarelli, *Loyola University*
Shari Snitovsky, *Skyline College*
Jim Sorenson, *Radford University*
Mary Spratt, *University of Missouri, Kansas City*
Benjamin Stark, *Illinois Institute of Technology*
William Stark, *Saint Louis University*
Kathleen M. Steinert, *Bellevue Community College*
Barbara Stotler, *Southern Illinois University*
Gerald Summers, *University of Missouri, Columbia*
Marshall Sundberg, *Louisiana State University*
Bill Surver, *Clemson University*
Eldon Sutton, *University of Texas, Austin*
Dan Tallman, *Northern State University*
David Thorndill, *Essex Community College*
William Thwaites, *San Diego State University*
Professor Tobiessen, *Union College*
Richard Tolman, *Brigham Young University*
Dennis Trelka, *Washington & Jefferson College*
Sharon Tucker, *University of Delaware*
Gail Turner, *Virginia Commonwealth University*
Glyn Turnipseed, *Arkansas Technical University*
Lloyd W. Turtinen, *University of Wisconsin, Eau Claire*
Robert Tyser, *University of Wisconsin, La Crosse*
Robin W. Tyser, *University of Wisconsin, LaCrosse*
Kristin Uthus, *Virginia Commonwealth University*
F. Daniel Vogt, *State University of New York, Plattsburgh*
Nancy Wade, *Old Dominion University*
Jyoti R. Wagle, *Houston Community College, Central*
Michael Weis, *University of Windsor*
DeLoris Wenzel, *University of Georgia*
Jerry Wermuth, *Purdue University, Calumet*
Jacob Wiebers, *Purdue University*
Carolyn Wilczynski, *Binghamton University*
P. Kelly Williams, *University of Dayton*
Roberta Williams, *University of Nevada, Las Vegas*
Sandra Winicur, *Indiana University, South Bend*
Bill Wischusen, *Louisiana State University*
Chris Wolfe, *North Virginia Community College*
Colleen Wong, *Wilbur Wright College*
Wade Worthen, *Furman University*
Robin Wright, *University of Washington*
Tim Young, *Mercer University*

UNIDAD UNO

Evolución



La fantasmal magnificencia de los huesos antiguos evoca imágenes de un mundo perdido. Los restos fósiles de criaturas extintas, como este esqueleto del dinosaurio Triceratops, *ofrecen pistas a los biólogos que intentan reconstruir la historia de la vida.*

"En el campo de la biología, nada tiene sentido si no es a la luz de la evolución."

Theodosius Dobzhansky

Los fósiles recién descubiertos de dinosaurios con plumas como el *Caudipteryx* (cuya reconstrucción por un artista se muestra aquí) ofrecen sólidos indicios de que las aves actuales descienden de antepasados de dinosaurios.

1 Principios de la evolución

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Exhumación de un eslabón perdido

1 ¿Cómo se desarrollaron las ideas sobre la evolución?

Las pruebas que respaldan la evolución salieron a la luz incluso antes de la época de Darwin

Darwin y Wallace propusieron que la evolución se lleva a cabo por selección natural

La teoría evolutiva surge de observaciones científicas y conclusiones basadas en ellas

2 ¿Cómo sabemos que ha habido evolución?

Los fósiles ofrecen pruebas del cambio evolutivo al paso del tiempo

La anatomía comparada ofrece pruebas estructurales de la evolución

Las etapas embrionarias de los animales prueban la existencia de antepasados comunes

Los análisis bioquímicos y genéticos modernos ponen de manifiesto el parentesco entre diversos organismos

3 ¿Qué pruebas se tienen de que las poblaciones evolucionan por selección natural?

La selección artificial demuestra que es posible modificar los organismos mediante una reproducción controlada

La evolución por selección natural ocurre hoy en día

4 Epílogo de Charles Darwin

Otro vistazo al estudio de caso: Exhumación de un eslabón perdido

ESTUDIO DE CASO

Exhumación de un eslabón perdido

Al acercarse el final del siglo XX, la pequeña población de Sihetun, al nordeste de China, se convirtió en el insólito escenario de algunos de los descubrimientos de fósiles más impresionantes de la historia. Trabajando en polvorientas canteras de los alrededores de la aldea, los buscadores de fósiles chinos extrajeron los restos primorosamente conservados de algunos tipos de dinosaurios fósiles nunca antes descubiertos. El descubrimiento de nuevos dinosaurios es siempre motivo de celebración entre los estudiantes de la biología evolutiva, pero los nuevos especímenes chinos lucían una característica distintiva que los elevó a la categoría de estrellas de primera magnitud: tenían plumas. Claramente visibles a lo largo de los bordes de estos esqueletos de dinosaurios fósiles se observaron huellas de algo que indudablemente habían sido plumas. Por primera vez, los científicos disponían de pruebas sólidas de la existencia de dinosaurios con plumas.

Cuando se publicaron descripciones de la creciente colección de fósiles nuevos en 1998 y 1999, la incredulidad dio paso al regocijo entre numerosos paleontólogos (los científicos que estudian los fósiles). Una oleada de nuevos artículos puso al público al tanto de los emocionantes acontecimientos. ¿Por qué tanto alboroto por unas plumas? Porque los nuevos descubrimientos parecen confirmar finalmente la controvertida teoría de que los dinosaurios, esos ejemplos de la extinción y antiguos soberanos de la Tierra, fueron los antepasados de las aves que hoy en día revolotean entre los árboles de nuestros jardines y acuden en bandadas a nuestros comederos. Los fósiles prueban que las aves modernas surgieron de una rama del árbol genealógico de los dinosaurios cuyos miembros tenían plumas. En otras palabras, las aves actuales surgieron por **evolución**, que es el proceso por el que las características de los individuos que componen una población cambian al paso del tiempo. ■

1 ¿Cómo se desarrollaron las ideas sobre la evolución?

Las pruebas que respaldan la evolución salieron a la luz incluso antes de la época de Darwin

La ciencia antes de Darwin, fuertemente influida por la teología, sostenía que todos los organismos fueron creados simultáneamente por Dios, y que cada forma de vida distinta permanecía fija, inmutable y sin cambio desde el momento de su creación. Esta explicación del origen de la diversidad de la vida fue expresada elegantemente por los antiguos filósofos griegos, en especial por Platón y Aristóteles. Platón (427-347 a.C.) propuso que todo objeto presente en la Tierra era simplemente un reflejo temporal de su "forma ideal" inspirada por la divinidad. Aristóteles (384-322 a.C.), discípulo de Platón, clasificó todos los organismos en una jerarquía lineal a la que llamó la "escala de la Naturaleza".

Estas ideas constituyeron el fundamento intelectual de la idea de que la forma de cada tipo de organismo está permanentemente fija. Esta opinión prevaleció sin ser cuestionada durante casi 2000 años. En el siglo XVII, sin embargo, empezaron a surgir evidencias que cambiaron esta visión estática de la Creación.

La exploración de nuevos territorios puso al descubierto una asombrosa diversidad de la vida

Cuando los primeros naturalistas europeos exploraron las tierras recién descubiertas de África, Asia y América, encontraron que el número de **especies**, esto es, de tipos de organismos diferentes, era mucho mayor de lo que nadie había sospechado. Los naturalistas observaron además que algunas de estas especies exóticas se asemejaban mucho unas a otras, pero también diferían en cuanto a ciertas características. Estas observaciones llevaron a algunos naturalistas a pensar que, después de todo, quizá las especies cambiaban. Tal vez algunas de las especies similares podrían haberse desarrollado a partir de un antepasado común.

Los fósiles de las rocas semejaban partes de organismos vivos

A medida que se exploraban nuevos territorios, las excavaciones que se hacían para construir caminos, minas y canales mostraron que muchas rocas se presentan en capas (Fig. 1-1). En algunos casos se encontraban rocas o fragmentos de forma extraña incrustados en una de estas capas. Estos **fósiles** ("extraídos de la tierra", en latín) semejaban partes de organismos vivos. En un principio se pensó que los fósiles eran rocas ordinarias a las que el viento, el agua o las personas habían labrado hasta darles formas de apariencia viviente. Conforme se descubrieron más y más fósiles, sin embargo, se hizo evidente que eran los restos de plantas o animales que habían muerto mucho tiempo atrás y se habían transformado en roca o de alguna manera habían sido preservados en ella (Fig. 1-2). La rápida acumulación de descubrimientos de fósiles también puso de manifiesto que hay fósiles de muy diversas formas. La imagen clásica de un fósil es de huesos u otras partes duras (como conchas o madera) que se transformaron en roca por efecto de eones (miles de millones de años) de procesos geológicos. Pero entre los fósiles también

Figura 1-1 El Gran Cañón del río Colorado
Capas superpuestas de roca sedimentaria forman las paredes del Gran Cañón. Los estratos (capas de roca) del cañón abarcan más de mil millones de años de historia evolutiva.

hay formas vaciadas, formas moldeadas y otras impresiones que los organismos dejaron en los sedimentos antiguos antes de descomponerse. Algunos de los fósiles más interesantes e informativos son rastros, madrigueras, huellas o excrementos que los organismos dejaban a su paso. De hecho, todo rastro tangible de un organismo que ha quedado preservado en roca o sedimentos es un fósil.

Estas ventanas que se abren al pasado son fascinantes por sí mismas, pero la distribución de los fósiles en la roca también puede ser reveladora. Después de estudiar los fósiles detenidamente, el topógrafo británico William Smith (1769-1839) comprendió que ciertos fósiles siempre se encontraban en las mismas capas de roca. Más aún, la organización de los fósiles y de las capas de roca era la misma en todos los casos: el fósil de tipo A siempre se encontraba en una capa de roca asentada sobre una capa más antigua que contenía el fósil de tipo B, la cual, a su vez, descansaba sobre una capa aún más antigua en la que se encontraba el fósil de tipo C, y así sucesivamente.

Asimismo, los restos fósiles mostraban una notable variación gradual en su forma. Casi todos los fósiles encontrados en las capas de roca más bajas (y, por tanto, más antiguas) eran muy diferentes de las formas modernas; la semejanza con las formas modernas aumentaba gradualmente hacia arriba, hacia las rocas más jóvenes, como si hubiese efectivamente una escala de la Naturaleza que se extendiese hacia atrás en el tiempo. Muchos de estos fósiles eran los restos de especies vegetales o animales que se habían *extinguido*, es decir, que ningún miembro de la especie vivía todavía en la Tierra (Fig. 1-3). Al considerar en conjunto estos hechos, los científicos llegaron a la inevitable conclusión de que en el pasado habían vivido diferentes tipos de organismos en diversas épocas.

Pero, ¿qué significaba esta recién descubierta riqueza de organismos, tanto vivos como extintos? ¿Se generaba cada organismo mediante un acto individual de Creación? En tal caso, ¿por qué? ¿Y por qué molestarse en crear tantos tipos y permitir que miles de ellos se extinguiesen? El naturalista francés Georges Louis LeClerc (1707-1788), conocido con el título de Conde de Buffon, sugirió que quizá la Creación ori-

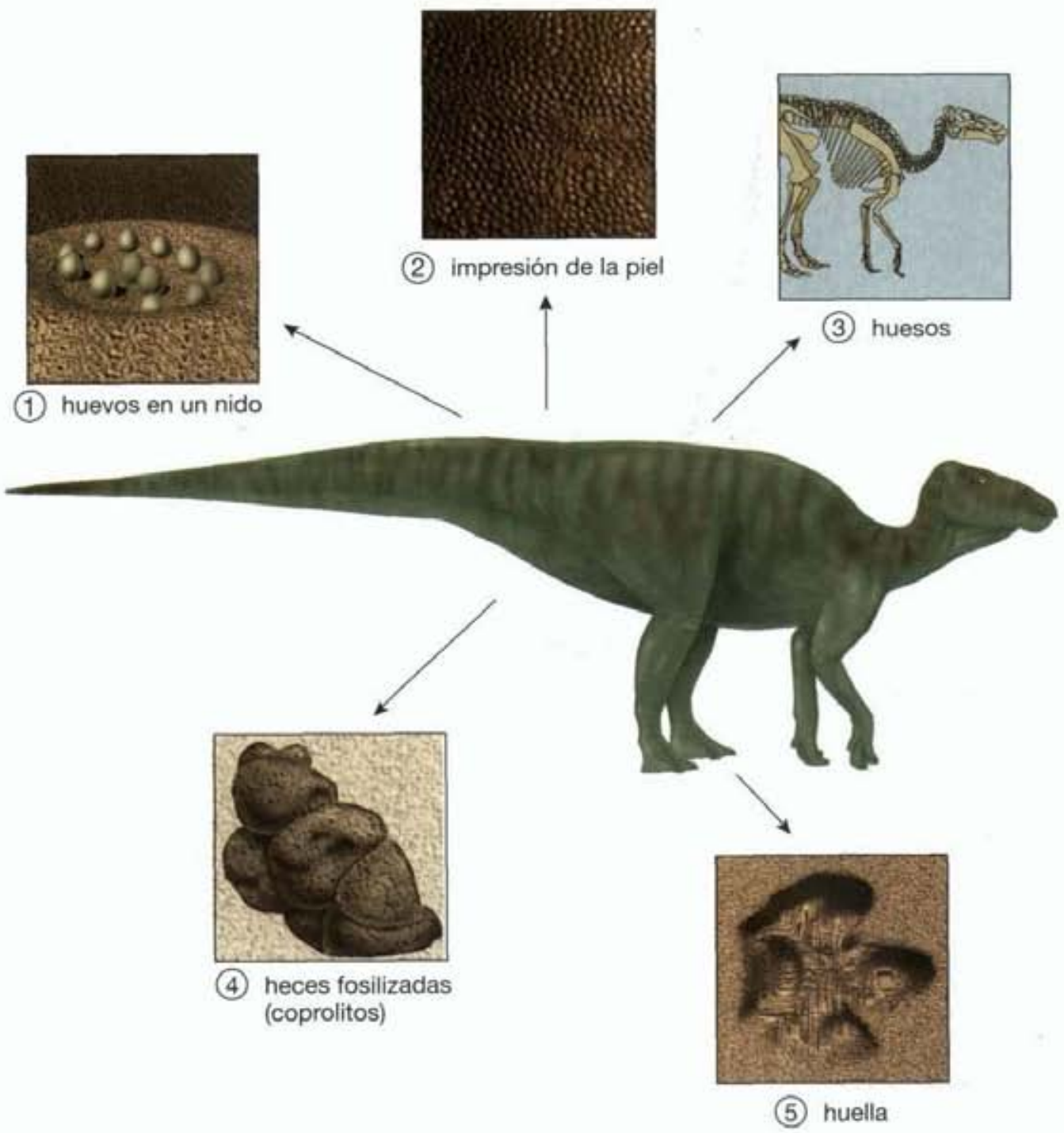


Figura 1-2 Tipos de fósiles
Muchos tipos de indicios se conservan en la roca en forma de fósiles, por ejemplo: (1) huevos, (2) impresiones de la piel, (3) huesos, (4) heces o (5) huellas.

ginal suministró un número relativamente reducido de especies fundadoras y que algunas de las especies modernas habían sido "concebidas por la Naturaleza y producidas por el Tiempo": es decir, habían evolucionado mediante procesos naturales. Esto no resultó convincente para la mayoría de las personas. En primer lugar, Buffon no podía proponer un mecanismo que permitiese a la Naturaleza "concebir" especies nuevas. En segundo lugar, nadie pensaba que la Tierra tuviese la antigüedad suficiente para dar cabida al tiempo necesario para la "producción" de especies nuevas.

La geología aportó pruebas de que la Tierra tiene una antigüedad muy grande

A principios del siglo XVIII, pocos científicos sospechaban que la Tierra pudiese tener una antigüedad de más de unos pocos miles de años. El conteo de las generaciones del Antiguo Testamento, por ejemplo, da una antigüedad máxima de 4000 a 6000 años. Con base en las descripciones de plantas y animales que hicieron escritores antiguos como Aristóteles, por ejemplo, era evidente que los lobos, ciervos, leones y otros organismos europeos no habían cambiado en más de 2000 años. ¿Cómo, entonces, podían haber surgido especies enteramente nuevas si la Tierra fue creada apenas un par de milenios antes de la época de Aristóteles?

Con el fin de explicar la multitud de especies, tanto extintas como modernas, preservando al mismo tiempo la idea de una Creación, Georges Cuvier (1769-1832) propuso la teoría del **catastrofismo**. Cuvier, un paleontólogo francés, formuló la hipótesis de que se había creado inicialmente una cantidad inmensa de especies. Catástrofes sucesivas (como el Diluvio Universal que se describe en la Biblia) produjeron las capas de roca y destruyeron numerosas especies, fosilizando al mismo tiempo algunos de sus restos. Las menguadas flora y fauna del mundo moderno, según su teoría, son las especies que sobrevivieron a las catástrofes. Empero, si las *especies* modernas son sobrevivientes de una Creación original, entonces muchos *individuos* de esas especies debieron haber muerto en las antiguas catástrofes. Ciertamente algunos de ellos se habrían fosilizado, y aun las rocas más bajas y más antiguas deberían contener fósiles de especies actuales. Desafortunadamente para la hipótesis de Cuvier, la inmensa mayoría de los fósiles son de especies extintas. A fin de explicar esta observación, el geólogo francés Louis Agassiz (1807-1873) propuso que hubo una nueva creación después de cada catástrofe y que las especies modernas son producto de la creación más reciente. ¡El registro fósil obligó a Agassiz a proponer la hipótesis de al menos 50 catástrofes y creaciones individuales!

Por otra parte, quizá la Tierra es lo suficientemente antigua para hacer posible la generación de especies nuevas. Los geólogos James Hutton (1726-1797) y Charles Lyell (1797-1875) contemplaron las fuerzas del viento, el agua, los terremotos y los volcanes y llegaron a la conclusión de que no había necesidad de recurrir a catástrofes para explicar los descubrimientos de la geología. ¿Acaso los ríos desbordados

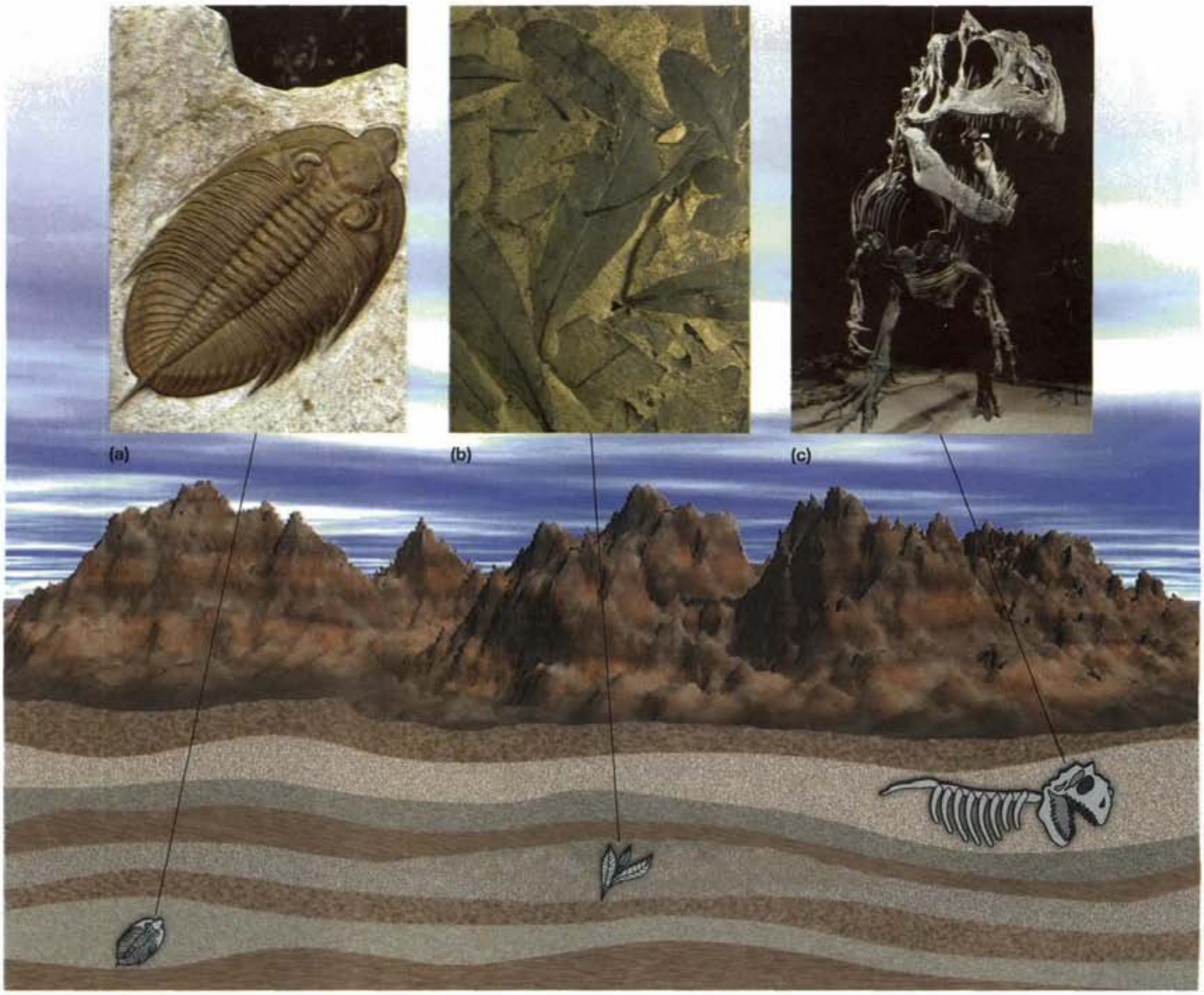


Figura 1-3 Fósiles de organismos extintos
Los fósiles constituyen un sólido apoyo para la idea de que los organismos actuales no fueron creados todos de una sola vez, sino que surgieron en el transcurso del tiempo por el proceso de evolución. Si todas las especies hubiesen sido creadas simultáneamente, no esperaríamos encontrar un registro fósil en el que ***(a)*** los trilobites aparecen antes que ***(b)*** los helechos de semilla, los que a su vez aparecen antes que ***(c)*** los dinosaurios, como el *Allosaurus*, por ejemplo. Los trilobites se extinguieron hace alrededor de 230 millones de años, los helechos de semilla, hace 150 millones de años, y los dinosaurios hace 65 millones de años.

no depositan capas de sedimentos? ¿No producen los flujos de lava capas de basalto? ¿Por qué, entonces, debemos suponer que las capas de roca prueban algo más que la existencia de procesos naturales ordinarios que se llevan a cabo repetidamente en el transcurso de largos periodos? Este concepto, conocido como **uniformitarismo**, tenía implicaciones profundas. Si hay procesos naturales lentos que son capaces por sí solos de producir capas de roca de cientos de metros de espesor, entonces la Tierra debe ser realmente muy antigua, con una edad de muchos millones de años. De hecho, Hutton y Lyell concluyeron que la Tierra era eterna. En palabras de Hutton: "Ni un solo vestigio de un comienzo, ninguna perspectiva de un final." (Los geólogos modernos estiman que la Tierra tiene una antigüedad de 4500 millones de años; véase en el capítulo 4 la sección "Investigación científica: ¿Cómo se averigua la antigüedad de un fósil?") De esta forma, Hutton y Lyell proporcionaron el tiempo necesario para la evolución. Pero aún no se tenía un mecanismo convincente.

Los primeros biólogos propusieron mecanismos de evolución

Uno de los primeros en proponer un mecanismo de evolución fue el biólogo francés Jean Baptiste Lamarck (1744-1829). A Lamarck le impresionó la progresión de las formas del registro fósil. Los fósiles más antiguos tienden a ser más simples, en tanto que los fósiles más jóvenes tienden a ser más complejos y más parecidos a los organismos actuales. En 1801 Lamarck propuso la hipótesis de que los organismos evolucionan mediante la **herencia de características adquiridas**, un proceso por el que los organismos vivos sufren

modificaciones en función del uso o desuso de algunas de sus partes y heredan estas modificaciones a sus descendientes. (Finalmente, la primera parte de esta hipótesis resultó ser correcta hasta cierto punto; no así la segunda.) ¿Por qué tendrían que modificarse los cuerpos? Lamarck propuso que todos los organismos poseen un impulso innato hacia la perfección, una necesidad de ascender en la escala de la Naturaleza. En su ejemplo más conocido, Lamarck planteó la hipótesis de que los antepasados de las jirafas estiraban el cuello para alimentarse de las hojas que crecían a gran altura en los árboles y, en consecuencia, su cuello se alargaba un poco. Sus descendientes habrían heredado este cuello más largo y se habrían estirado aún más para alcanzar hojas todavía más altas. Con el tiempo, este proceso pudo haber dado origen a las jirafas modernas, con un cuello en verdad muy largo.

Hoy en día, la teoría de Lamarck nos parece ingenua: el hecho de que un futuro padre levante pesas no significa que sus hijos serán como Arnold Schwarzenegger. Recuérdese, sin embargo, que en tiempos de Lamarck nadie tenía la menor idea de cómo funcionaba la herencia. Debían transcurrir aún 20 años más para que naciera Gregor Mendel y sus principios de la herencia no fueron incorporados a la corriente dominante de la biología hasta principios del siglo XX.

Aunque la teoría de Lamarck quedó relegada, para mediados del siglo XIX algunos biólogos comenzaban a convencerse de que la mejor manera de explicar el registro fósil y las similitudes entre las formas fósiles y las especies modernas era suponer que las especies actuales habían evolucionado de otras especies existentes en el pasado. Sin embargo, aún había que responder a la pregunta: *¿Pero, cómo?* En 1858 Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, trabajando cada uno por su cuenta, aportaron pruebas convincentes de que la fuerza motriz del cambio evolutivo era la selección natural.

Darwin y Wallace propusieron que la evolución se lleva a cabo por selección natural

Aunque sus antecedentes sociales y educativos eran muy distintos, Darwin y Wallace eran muy semejantes en ciertos aspectos. Ambos habían viajado extensamente por los trópicos y habían estudiado una asombrosa variedad de plantas y animales que habitan en esas regiones. Ambos encontraron que algunas especies diferían sólo en unos pocos aspectos relativamente sutiles, aunque importantes desde el punto de vista ecológico (Fig. 1-4). Ambos estaban familiarizados con el registro fósil, que mostraba tendencia hacia una mayor complejidad al paso del tiempo. Por último, ambos conocían los estudios de Hutton y Lyell, donde se propone que la Tierra es extremadamente antigua. Estos hechos sugirieron a Darwin y a Wallace que las especies cambian con el tiempo; es decir, las especies evolucionan. Ambos buscaban un mecanismo capaz de dirigir el cambio evolutivo a lo largo de muchas generaciones.

(a) pinzón de tierra grande, con pico idóneo para comer semillas grandes

(b) pinzón de tierra pequeño, con pico idóneo para comer semillas pequeñas

(c) pinzón gorjeador, con pico idóneo para comer insectos

(d) pinzón arbóreo vegetariano, con pico idóneo para comer hojas

Figura 1-4 Los pinzones de Darwin, residentes de las islas Galápagos
En las islas Galápagos habita un grupo de especies de pinzones estrechamente emparentadas, cada una de las cuales se especializa en alimentarse de un tipo distinto de comida. La selección natural ha favorecido a los individuos más aptos para explotar eficientemente cada fuente de alimento. El resultado es una extensa variedad de tamaños y formas de pico entre pájaros que, por lo demás, son semejantes.

Investigación científica
Charles Darwin: La Naturaleza era su laboratorio

El viaje que Darwin llevó a cabo en el Beagle sembró las semillas de su teoría de la evolución

Al igual que muchos estudiantes de hoy en día, Charles Darwin sobresalió sólo en las materias que despertaban su curiosidad. Aunque su padre era médico, Darwin no se interesaba por la medicina y era incapaz de soportar la vista de una intervención quirúrgica. Finalmente se graduó en teología en la Universidad de Cambridge, aunque el tema tenía un interés muy secundario para él. Lo que realmente le gustaba hacer era vagar por las colinas, observar las plantas y los animales, recolectar especímenes nuevos, inspeccionar sus estructuras y clasificarlos.

En 1831, cuando Darwin tenía sólo 22 años de edad (Fig. E1-1), el gobierno británico envió el barco de Su Majestad, el *Beagle* a una expedición de exploración que duró cinco años, primero a lo largo del litoral de América del Sur y luego alrededor del mundo. El *Beagle* debía llevar a bordo un naturalista encargado de observar y recolectar especímenes geológicos y biológicos a lo largo de la ruta. Gracias a la recomendación de un profesor, se ofreció a Darwin el puesto de naturalista a bordo del *Beagle*. El barco navegó hacia América del Sur e hizo muchas escalas a lo largo de la costa. Ahí, Darwin observó las plantas y animales de los trópicos y quedó asombrado por la diversidad de especies en comparación con las de Europa. Aunque abordó el *Beagle* convencido de la permanencia de las especies, sus experiencias le llevaron muy pronto a ponerla en duda. Darwin descubrió una serpiente con extremidades posteriores rudimentarias, a la cual calificó de "la vía que sirve a la Naturaleza para unir los lagartos con las serpientes". Otra serpiente hacía vibrar la cola como serpiente de cascabel, pero no tenía cascabel y, por tanto, no hacía ruido. Análogamente, Darwin advirtió que los pingüinos usaban las alas como remos en el agua y no para volar. Si un Creador había creado individualmente cada animal en su forma presente, en armonía con su ambiente actual, ¿qué propósito podrían tener estos arreglos provisionales?

Quizá la escala más importante del viaje fue el mes de estadía en las islas Galápagos, a cierta distancia de la costa noroccidental de América del Sur. Ahí, Darwin encontró tortugas enormes (Fig. E1-2a); de hecho, *galápago* es el nombre de una especie de tortuga. En las diversas islas habitaban tipos claramente diferentes de tortugas. En las islas donde no había tortugas crecían cactos de tuna con sus jugosas (aunque espinosas) pencas y frutos extendidos muy cerca del suelo. En las islas habitadas por tortugas, los cactos de tuna tenían troncos considerables que elevaban las pencas y frutos muy por encima del alcance de las voraces tortugas de duro hocico (Fig. E1-2b). Asimismo, Darwin encontró diversas variedades de cenzontles y pinzones; al igual que en el caso de las tortugas, en las diversas islas habitaban formas ligeramente distintas de estos animales. ¿Sería posible que las diferencias entre estos organismos hubiesen surgido después de quedar aislados unos de otros en islas individuales? La diversidad de tortugas y pájaros le "obsesionó" durante varios años.

Figura E1-1 Retrato de Darwin en su juventud

Darwin retornó a Inglaterra en 1836, después de cinco años de navegación en el *Beagle*, y fue considerado como uno de los naturalistas más destacados de su tiempo. Pero en su mente estaba siempre presente, atormentándolo, el problema del origen de las especies. Una parte de la solución le llegó desde una fuente insólita: los escritos de un economista y clérigo inglés, Thomas Maltus. En su *Ensayo sobre la población*, Malthus escribió: "Se puede dictaminar sin lugar a dudas, por tanto, que la población [humana], en ausencia de restricciones, continúa duplicándose cada 25 años, esto es, aumenta en proporción geométrica." Dar-

En 1858 Darwin y Wallace, cada uno por su parte, describieron un mecanismo de la evolución en artículos notablemente similares que presentaron ante la Linnaean Society de Londres. Al igual que el manuscrito de Gregor Mendel sobre los principios de la genética, sus artículos tuvieron poca repercusión. De hecho, el secretario de la sociedad escribió en su informe anual que nada interesante había ocurrido en ese año. Afortunadamente, al año siguiente Darwin publicó su monumental obra *El origen de las especies*, que atrajo mucha atención hacia la nueva teoría. (Véase la sección "Investigación científica, Charles Darwin: La Naturaleza era su laboratorio".)

La teoría evolutiva surge de observaciones científicas y conclusiones basadas en ellas

Darwin y Wallace concluyeron que la enorme variedad de excelentes diseños de la vida obedece a un proceso de descendencia con modificación, en el que los miembros de cada generación difieren levemente de los miembros de la generación anterior, y estos pequeños cambios se acumulan a lo largo de periodos extensos y dan origen a transformaciones considerables. El razonamiento que desemboca en esta trascendente conclusión resulta ser sorprendentemente sencillo y directo. Aquí resumimos su teoría en términos modernos:

(a)

(b)

Figura E1-2 Las tortugas actúan como agentes de selección
(a) Las tortugas galápagos se alimentan de cactos de tuna. ***(b)*** En las islas donde hay tortugas, un cacto joven adquiere pronto un tronco alto, que eleva sus suculentas pencas fuera del alcance de las tortugas.

win comprendió que un principio análogo es aplicable a las poblaciones de plantas y animales. De hecho, casi todos los organismos se reproducen con rapidez mucho mayor que los seres humanos (piénsese en el conejo, el diente de león y la mosca doméstica) y, por consiguiente, podrían crear poblaciones abrumadoras en corto tiempo. No obstante, el mundo no está lleno a reventar de conejos, dientes de león ni moscas: las poblaciones naturales no crecen "sin restricción", sino que tienden a conservar un tamaño aproximadamente constante. Es evidente que deben morir cantidades inmensas de individuos en cada generación, y que la mayoría de ellos no se reproducen.

Con fundamento en su experiencia como naturalista, Darwin comprendió que los miembros individuales de una especie suelen diferir unos de otros en cuanto a forma y función. Además, cuáles individuos mueren de cada generación no es un hecho arbitrario, sino que depende hasta cierto punto de las estructuras y destrezas de los organismos. De esta observación nació la teoría de la evolución por selección natural. En palabras de Alfred Wallace, colega de Darwin: "Quienes año con año sobreviven a esta terrible destrucción deben ser, en conjunto, aquellos que cuentan con alguna pequeña superioridad que les permite escapar a cada forma especial de muerte a la que la gran mayoría sucumbe." Vemos aquí el origen de la expresión "supervivencia del más apto". Esa "pequeña superioridad" que confiere mayor aptitud podría ser más resistencia al frío, una digestión más eficiente o cualquiera de cientos de otras ventajas, algunas de ellas muy sutiles. Ahora todo encajaba. Darwin escribió: "De inmediato comprendí que, en estas circunstancias, las variaciones favorables tenderían a conservarse, y las desfavorables, a destruirse." Si las variaciones favorables fuesen hereditarias, entonces la especie en su totalidad terminaría por estar compuesta de individuos con la característica favorable. Con la continua aparición de nuevas variaciones (debidas, como ahora sabemos, a mutaciones), las que, a su vez, están sujetas a nuevas selecciones, "el resultado... sería la formación de nuevas especies. Aquí, entonces, tenía yo finalmente una teoría con la que podía trabajar."

Cuando Darwin publicó finalmente *El origen de las especies* en 1859, las pruebas habían llegado a ser verdaderamente contundentes. Aunque sus implicaciones no fueron comprendidas plenamente durante varias décadas, la teoría de Darwin de la evolución por selección natural ha llegado a ser un concepto unificador en prácticamente la totalidad del ámbito de la biología.

Observación 1: Una **población** natural, que consiste en todos los individuos de una especie que ocupan una región específica, tiene el potencial de crecer rápidamente, porque los organismos producen muchos más descendientes que los necesarios para sólo reemplazar a los progenitores.

Observación 2: Con todo, el número de individuos de una población natural tiende a permanecer relativamente constante a lo largo del tiempo.

Conclusión 1: Por consiguiente, lo que seguramente ocurre es que es mayor el número de organismos que nacen que el de los que sobreviven y se reproducen. Si algunos individuos no sobreviven, también debe ser cierto que los organismos compiten para sobrevivir y reproducirse. En cada generación muchos individuos mueren jóvenes, no se reproducen, tienen pocas crías, o bien tienen crías menos aptas que no sobreviven ni se reproducen a su vez.

Observación 3: Los miembros individuales de una población difieren unos de otros en cuanto a su capacidad para obtener recursos, soportar ambientes extremos, escapar de los depredadores, etcétera.

Conclusión 2: Estas diferencias entre los individuos contribuyen a determinar qué individuos habrán de sobrevivir y reproducirse con más éxito, dejando, por tanto, el mayor número de crías. Este proceso, por el que los indi-

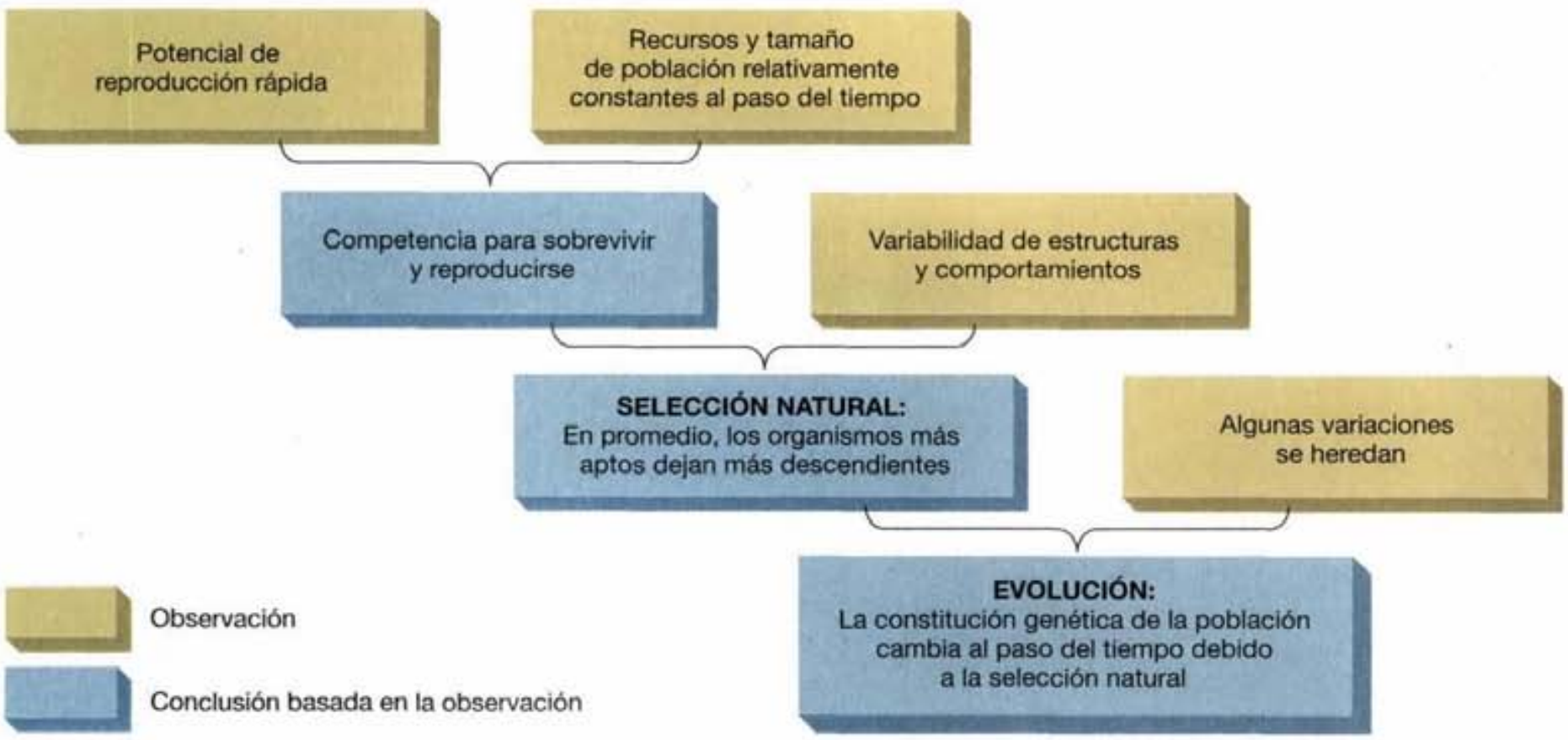


Figura 1-5 Diagrama de flujo del razonamiento evolucionista
Este diagrama se basa en las hipótesis de Darwin y Wallace e incorpora ideas de la genética moderna.

viduos cuyas características les permiten adaptarse mejor a su ambiente dejan un número mayor de descendientes, se conoce como **selección natural**.

Observación 4: Al menos en parte, la variación entre individuos en cuanto a características que influyen en la supervivencia o la reproducción se debe a diferencias genéticas transmisibles de los progenitores a los descendientes.

Conclusión 3: Puesto que los individuos mejor adaptados dejan más descendientes, las características (y los genes que les dan origen) de los individuos mejor adaptados se transmiten a una proporción mayor de los individuos de las generaciones subsiguientes. A lo largo de muchas generaciones, esta reproducción diferencial, esto es, desigual, entre individuos con diferente constitución genética, modifica la composición genética general de la población. Este proceso es la evolución por selección natural.

La figura 1-5 muestra en un diagrama estas observaciones y conclusiones.

Como sabemos, aún no se habían descubierto los principios de la genética cuando Darwin publicó *El origen de las especies*. Nuestra observación 4, por tanto, fue una suposición hecha por Darwin sin haberla puesto a prueba y una grave debilidad de su teoría. Aunque no consiguió explicar el funcionamiento de la herencia, la teoría de Darwin hizo una predicción importante que ahora sabemos que es correcta. Según Darwin, las variaciones que surgen en las poblaciones naturales lo hacen de forma puramente fortuita. A diferencia de Lamarck, Darwin no propuso ningún impulso interno hacia la perfección ni otros mecanismos que aseguren que las variaciones serán favorables. La genética molecular ha demostrado que Darwin tenía razón: las variaciones surgen como resultado de mutaciones fortuitas del DNA.

¿Cómo puede la selección natural entre variaciones fortuitas modificar el carácter de una especie? En *El origen de las especies*, Darwin propuso el siguiente ejemplo: "Tomemos el caso de un lobo, que se alimenta de diversos animales, atrapándo[los] mediante . . . velocidad . . . Los lobos más veloces y esbeltos tendrían las mejores posibilidades de sobrevivir, y de esta forma de conservarse o ser seleccionados . . . Ahora bien, si un leve cambio cualquiera de hábito o estructura beneficiase a un lobo individual, éste tendría la mayor probabilidad de sobrevivir y dejar descendientes. Algunas de sus crías heredarían probablemente los mismos hábitos o estructuras y, mediante la repetición de este proceso, se podría formar una nueva variedad." El mismo argumento sería aplicable a las presas del lobo, entre las cuales las más rápidas o más alertas tendrían mejores posibilidades de evitar ser atrapadas y transmitirían estas características a su progenie. Adviértase que la selección natural actúa sobre los individuos de una población. Al paso de las generaciones, la población cambia conforme aumenta el porcentaje de sus individuos que adquieren características que favorecen la adaptación. Un individuo no evoluciona, pero una población sí lo hace.

Aunque resulta más fácil entender cómo la selección natural da lugar a *cambios dentro de una misma especie*, en las circunstancias idóneas los mismos principios podrían dar origen a *especies enteramente nuevas*. En el capítulo 3 analizaremos las circunstancias que dan origen a especies nuevas; aquí sólo examinaremos brevemente algunas de las pruebas de la evolución.

2 ¿Cómo sabemos que ha habido evolución?

Prácticamente todos los biólogos consideran la evolución como un hecho. Aunque los científicos debaten aún la importancia relativa de los diferentes *mecanismos* del cambio evolutivo, son muy pocos los biólogos que ponen en tela de juicio que hay evolución. ¿Por qué? Porque hay una cantidad abrumadora de pruebas que no permite llegar a otra conclusión. Las líneas fundamentales de prueba incluyen fuentes

como los fósiles, la anatomía comparada (el estudio de estructuras anatómicas con fines comparativos entre especies), la embriología, la bioquímica y la genética.

Los fósiles ofrecen evidencias del cambio evolutivo al paso del tiempo

Puesto que los fósiles son restos de miembros de especies que son antepasados de especies modernas, cabe esperar el hallazgo de series progresivas de fósiles que parten de un organismo primitivo antiguo, pasan por varias etapas intermedias y culminan en las formas modernas. Probablemente la serie de este tipo mejor conocida es la de los caballos fósiles (Fig. 1-6), pero las jirafas, los elefantes y varios moluscos también muestran una evolución aproximadamente gradual de su forma corporal con el transcurso del tiempo. Estas series de fósiles sugieren que las nuevas especies evolucionaron a partir de especies preexistentes y tomaron su lugar. Ciertas series de caracoles de tierra fósiles presentan gradaciones tan sutiles de forma entre fósiles sucesivos que los paleontólogos tienen dificultad para decidir dónde termina una especie y dónde comienza la siguiente. El registro fósil también documenta transiciones evolutivas en mayor escala, como el vínculo entre los dinosaurios y las aves que se confirmó al encontrar fósiles de dinosaurios con plumas.

La anatomía comparada ofrece evidencias estructurales de la evolución

La apariencia física ha sido tomada desde hace mucho tiempo como indicador del parentesco entre los organismos. La estructura, inexorablemente ligada a la función, también aporta pruebas de la descendencia con modificación.

Las especies no emparentadas que habitan en ambientes semejantes han evolucionado hacia formas similares

La evolución por selección natural también predice que, ante demandas ambientales similares, especies no emparentadas pueden evolucionar independientemente hacia estructuras superficialmente semejantes, proceso que se conoce como **evolución convergente**. Estas partes corporales similares en lo externo se llaman estructuras análogas. Las alas de las moscas y las de las aves son **estructuras análogas** que han surgido por evolución convergente; las formas aerodinámicas y térmicamente aisladas mediante grasa de las focas (mamíferos) y los pingüinos (aves) son un ejemplo más (Fig. 1-7). Las es-

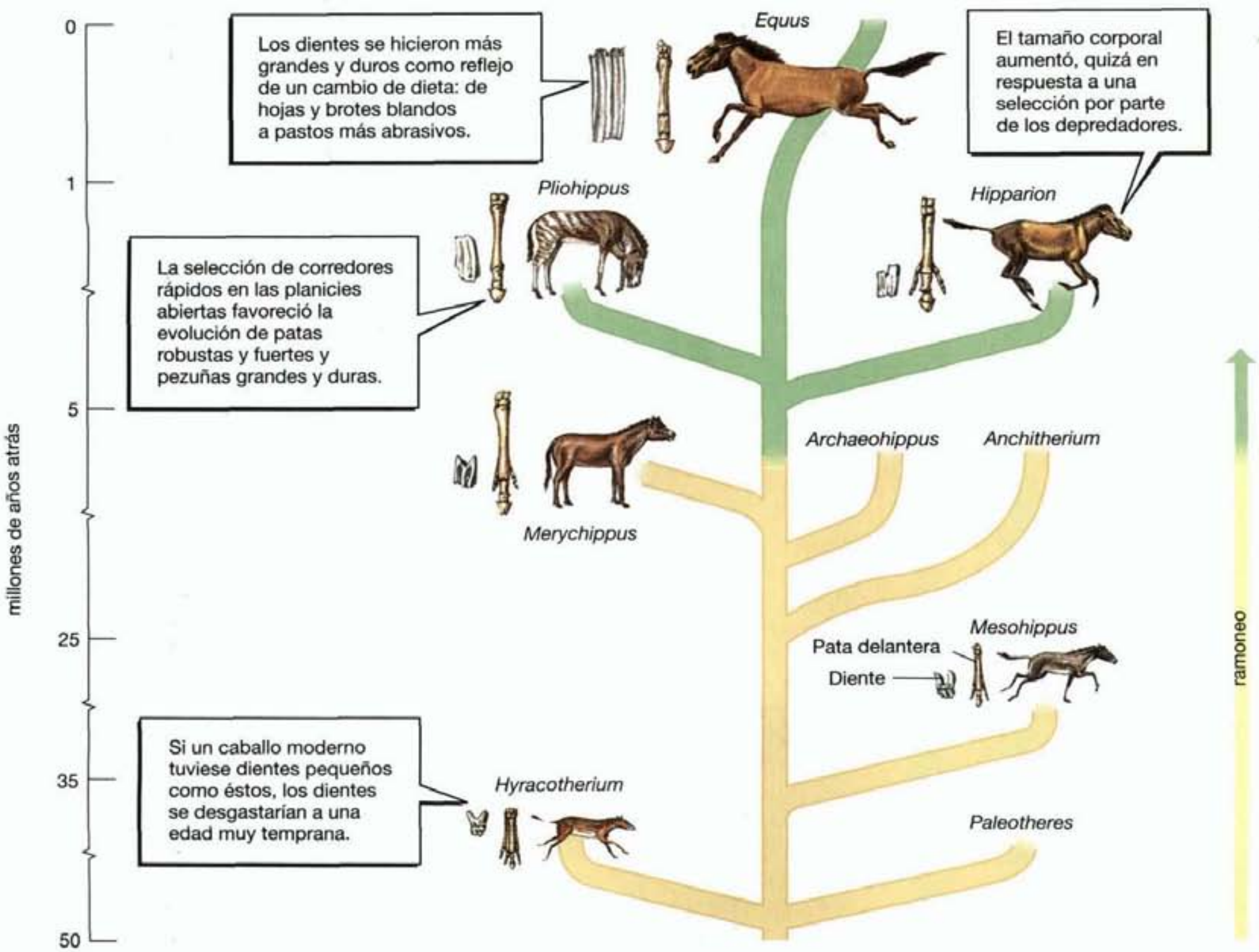


Figura 1-6 Evolución del caballo
A lo largo de los últimos 50 millones de años, los caballos evolucionaron, de pequeños ramoneadores de zonas boscosas, a grandes pastadores de las planicies. Tres aspectos que sufrieron grandes cambios son el tamaño, la anatomía de las patas y la anatomía de los dientes.

Figura 1-7 Estructuras análogas
La acción de presiones similares en animales no emparentados puede dar por resultado la evolución convergente de estructuras semejantes en lo externo. Las alas de ***(a)*** los insectos y de ***(b)*** las aves y las formas aerodinámicas y elegantes de las focas y los pingüinos ***(c)*** son ejemplos de estructuras análogas.

(a)

(b)

(c)

tructuras análogas pueden ser muy diferentes en cuanto a su anatomía interna, porque las partes no provienen de estructuras de antepasados comunes.

Las estructuras homólogas y vestigiales prueban el parentesco de organismos adaptados a ambientes distintos

Los organismos modernos se han adaptado a una extensa variedad de hábitats y modos de vivir. Las extremidades anteriores de las aves y los mamíferos, por ejemplo, se usan de diversas formas para volar, nadar, correr sobre varios tipos de terreno y asir objetos como ramas y herramientas, por ejemplo. Pese a esta enorme diversidad de funciones, la anatomía interna de todas las extremidades anteriores de aves y mamíferos es notablemente similar (Fig. 1-8). Resulta inconcebible pensar que una misma disposición de huesos se use para desempeñar funciones de índole tan diversa si cada animal hubiese sido creado por separado. En cambio, esta semejanza es exactamente lo que cabría esperar si las extremidades anteriores de aves y mamíferos proviniesen de un antepasado común. Mediante una selección natural, cada uno ha sido modificado para desempeñar una función específica. Las estructuras internamente similares como éstas reciben el nombre de **estructuras homólogas**, lo que significa que tienen el mismo origen evolutivo, pese a posibles diferencias en cuanto a su función actual. Desde hace mucho tiempo se utilizan estudios de anatomía comparada para establecer las relaciones entre los organismos, con fundamento en la idea de que, cuanto más similares son las estructuras internas de dos especies, tanto más estrecho debe ser el parentesco entre las especies; en otras palabras, tanto más reciente debe hallarse el punto donde divergieron de un antepasado común.

La evolución por selección natural también ayuda a explicar la curiosa existencia de **estructuras vestigiales** que, al parecer, carecen de propósito definido. Algunos ejemplos son los molares de los vampiros (que se sustentan de una dieta de sangre y, por tanto, no mastican sus alimentos) y los huesos pélvicos de las ballenas y de ciertas serpientes (Fig. 1-9). Estas dos estructuras vestigiales son evidentemente homólogas, respecto a estructuras que otros vertebrados (animales con columna vertebral) poseen y utilizan. La mejor explicación del hecho de que estas estructuras continúen existiendo en animales a los que no pueden ser útiles es el considerarlas como una especie de "equipaje evolutivo". Por ejemplo, los antiguos mamíferos de los que han evolucionado las ballenas tenían cuatro patas y un conjunto bien desarrollado de huesos pélvicos. Las ballenas no tienen patas traseras; no obstante, poseen pequeños huesos pélvicos y de pata por dentro de sus costados. Durante la evolución de las ballenas, la pérdida de las patas traseras proporcionó una ventaja selectiva, al hacer más aerodinámico el cuerpo para el desplazamiento a través del agua. El resultado es la ballena moderna, con huesos pélvicos pequeños, inútiles y sin uso.

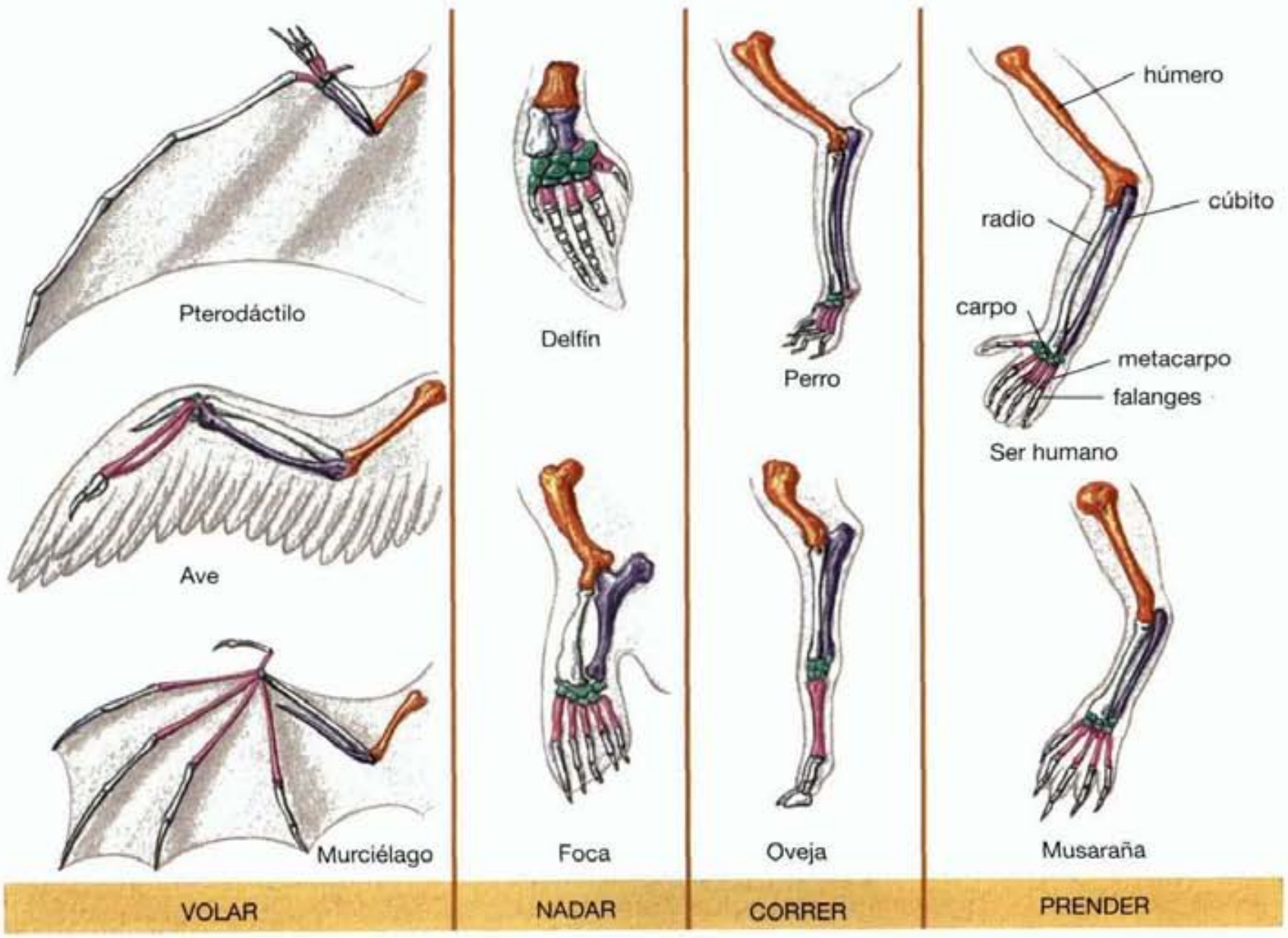


Figura 1-8 Estructuras homólogas
Pese a grandes diferencias en cuanto a función, las extremidades anteriores de todos estos animales contienen el mismo conjunto de huesos, heredados por evolución de un antepasado vertebrado común. Se muestran los huesos en diferentes colores para resaltar las correspondencias entre las diversas especies.

Las etapas embrionarias de los animales prueban la existencia de antepasados comunes

A principios del siglo XIX, el embriólogo alemán Karl von Baer observó que todos los embriones de vertebrados muestran un gran parecido entre sí en las primeras etapas de su desarrollo (Fig. 1-10). En estas etapas embrionarias iniciales, los peces, las tortugas, los pollos, los ratones y los seres humanos tienen cola y hendiduras branquiales. Al proseguir su desarrollo, sólo los peces llegan a tener branquias y sólo los peces, las tortugas y los ratones conservan colas apreciables. ¿Por qué presentan los diversos vertebrados etapas de desarrollo similares? La única explicación plausible es que sus antepasados vertebrados poseían genes que dirigían el desarrollo de branquias y colas. Todos sus descendientes poseen todavía esos genes. En los peces estos genes permanecen activos durante todo el desarrollo; el resultado de ello es que los adultos tienen cola y branquias. En los seres humanos y en los pollos estos genes están activos sólo durante las etapas iniciales del desarrollo y las estructuras se pierden o son poco aparentes en los adultos.

Los análisis bioquímicos y genéticos modernos ponen de manifiesto el parentesco entre diversos organismos

La bioquímica y la biología molecular ofrecen pruebas contundentes del parentesco evolutivo de todos los organismos vivos. En los niveles bioquímicos más fundamentales, todas las células vivas son muy semejantes. Por ejemplo, todas las células tienen DNA como portador de información genética; todas usan RNA, ribosomas y aproximadamente el mismo código genético para traducir esa información genética a proteínas; todas utilizan aproximadamente el mismo juego de 20 aminoácidos para construir proteínas; y todas usan ATP como portador intracelular de energía. Las especies comparten similitudes en cuanto a estructura de los cromosomas, secuencias de aminoácidos en las proteínas y composición del DNA; hoy en día se utilizan todos estos parámetros para investigar el parentesco entre los organismos. Véanse los métodos para medir el parentesco evolutivo en el capítulo 5.

3 ¿Qué pruebas se tienen de que las poblaciones evolucionan por selección natural?

Hemos visto que las evidencias de la evolución proceden de diversos tipos de fuentes. Pero, ¿cuáles son las evidencias de que la evolución se lleva a cabo mediante el mecanismo de selección natural?

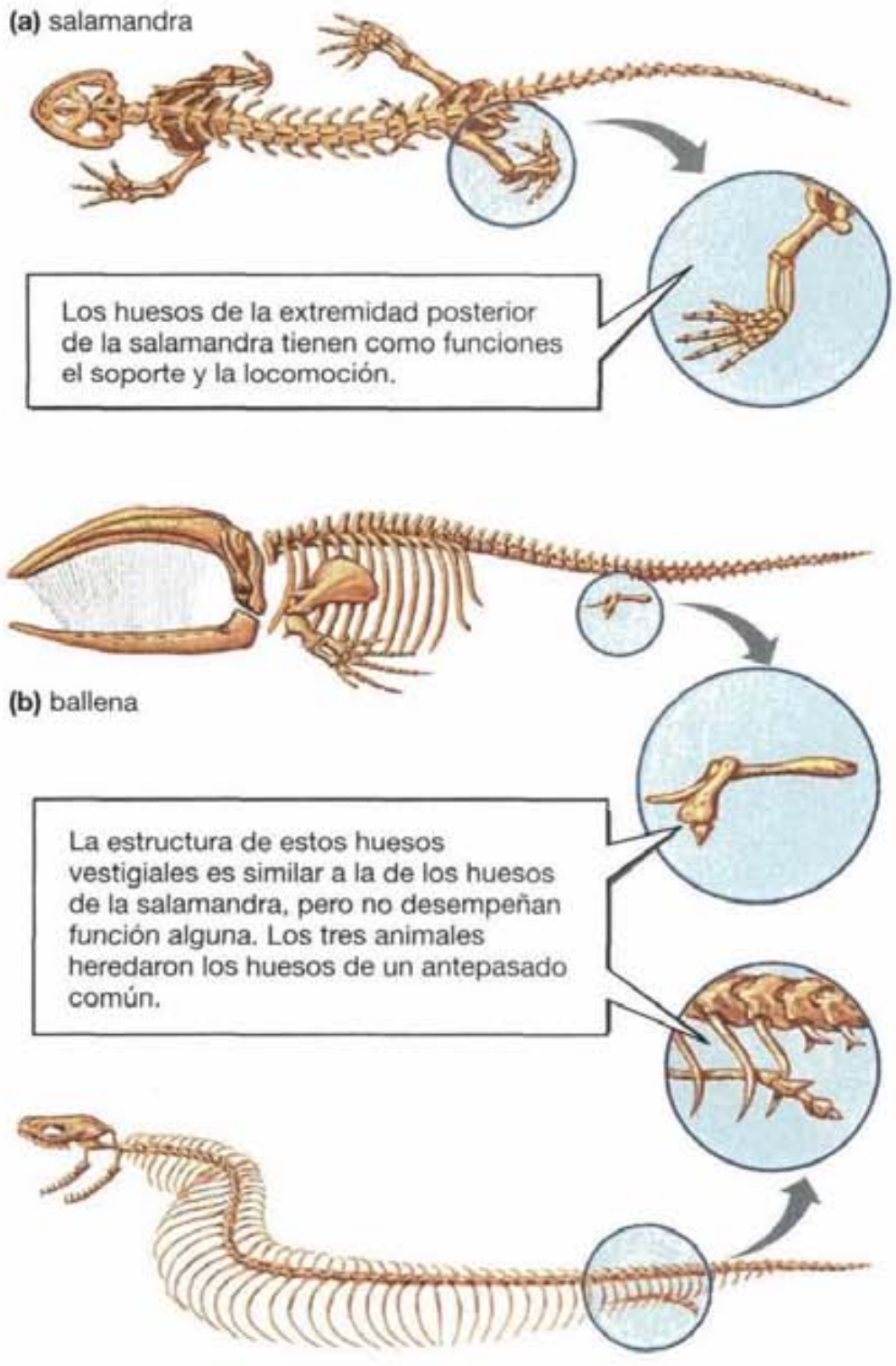


Figura 1-9 Estructuras vestigiales
Muchos organismos poseen estructuras vestigiales que no tienen función aparente. Lo más probable es que estas estructuras sean una herencia modificada de antepasados que sí las utilizaban.

La selección artificial demuestra que es posible modificar los organismos mediante una reproducción controlada

Una línea de prueba que respalda la evolución por selección natural, y que impresionó particularmente a Darwin, es la **selección artificial**: la reproducción de plantas y animales domésticos con el propósito de impartir características específicas deseables. Las diversas razas de perros ofrecen un ejemplo notable de selección artificial (Fig. 1-11). Los perros descienden de los lobos y aun hoy en día ambas especies se cruzan sin dificultad. Con raras excepciones, sin embargo, pocos perros actuales se asemejan a los lobos. Algunas razas son tan diferentes unas de otras que se las consideraría como especies individuales de encontrarlas en estado salvaje. Su entrecruzamiento difícilmente sería posible sin asistencia humana. Si los seres humanos pudieron criar perros tan radicalmente diferentes en algunos cientos o, cuando mucho, unos pocos miles de años, razonó Darwin, resultaba muy plausible que la selección natural pudiese crear el espectro de los organismos vivos en cientos de miles de años.

La evolución por selección natural ocurre hoy en día

La lógica de la selección natural no aporta razones que nos hagan pensar que el cambio evolutivo se limita al pasado. Al fin y al cabo, es indudable que la variación hereditaria y la competencia por el acceso a los recursos no son cosa del pasado. Si Darwin y Wallace tuvieron razón en cuanto a que esas condiciones llevan inevitablemente a la evolución por selección natural, entonces los observadores y experimentadores científicos tendrían que ser capaces de descubrir el cambio evolutivo en el momento en que ocurre. Y así ha sido. Por ejemplo, unos investigadores han confirmado que la coloración de los gupis (una especie de peces tropicales) cambia cuando se mudan a un ambiente diferente.

En la isla de Trinidad, los gupis viven en arroyos donde también habitan varias especies de peces depredadores más grandes, que suelen alimentarse de gupis. En las partes más altas de estos arroyos, sin embargo, el agua es insuficientemente profunda para los depredadores, y los gupis que se las arre-

Figura 1-10 Las etapas embrionarias ponen al descubierto relaciones evolutivas
Etapas embrionarias tempranas de *(a)* un lémur, *(b)* un cerdo y *(c)* un ser humano; se observan características anatómicas sorprendentemente similares.

Figura 1-11 La diversidad de los perros ilustra la selección artificial
Comparación de ***(a)*** el perro ancestral (lobo gris, *Canis lupus*) con ***(b)*** diversas razas de perros. La selección artificial practicada por los seres humanos ha dado origen a grandes divergencias en el tamaño y forma de los perros en sólo unos pocos miles de años.

glan para llegar a estas aguas menos profundas están a salvo de los depredadores. Cuando los científicos compararon un grupo de gupis machos que habían colonizado una zona situada corriente arriba, con los que permanecieron corriente abajo, encontraron que los gupis de más arriba habían adquirido una coloración mucho más brillante que los de más abajo. Esta diferencia se explica en parte por las preferencias sexuales de los gupis hembras. Las hembras prefieren aparearse con los machos de colores más brillantes; por tanto, los machos más brillantes gozan de una gran ventaja en materia de reproducción. En las zonas donde no hay depredadores, los gupis machos evolucionan sin trabas hacia los brillantes colores que prefieren las hembras. La coloración brillante, sin embargo, también hace a los gupis más llamativos para los depredadores y, por consiguiente, aumenta para ellos el riesgo de ser devorados. En consecuencia, donde es común la presencia de depredadores los machos más brillantes tienen menos probabilidad de sobrevivir y los machos más opacos están en ventaja. La diferencia de color entre las poblaciones de gupis de las partes altas y bajas de las corrientes es consecuencia directa de la selección natural.

La selección natural es también evidente en los lamentablemente numerosos casos de plagas de insectos que adquieren por evolución resistencia a los plaguicidas con los que intentamos combatirlos. Los propietarios de viviendas en Florida quedaron consternados al darse cuenta de que las cucarachas se mostraban indiferentes ante un cebo envenenado llamado Combat®, que antes era eficaz. Los investigadores descubrieron que el cebo había actuado como agente de selección natural. Las cucarachas a las que les gustaba el cebo morían en todos los casos; las que sobrevivían habían heredado una rara mutación que hacía que les disgustase la glucosa, un tipo de azúcar que está presente en el jarabe de maíz y se utiliza como cebo en el Combat. Para cuando los investigadores identificaron el problema a principios de los años noventa, la mutación que antes era rara se había difundido ampliamente entre la población urbana de cucarachas de Florida.

Además de observar la selección natural en condiciones también naturales, los científicos han ideado numerosos experimentos que confirman los efectos de la selección natural. Por ejemplo, un grupo de biólogos evolutivos dejaron en libertad pequeños grupos de lagartos *Anolis sagrei* en 14 pequeñas islas de las Bahamas en las que hasta entonces no habitaban lagartos. Los lagartos originales provenían de una población del Cayo Staniel, una isla con vegetación alta que incluía abundantes árboles. En cambio, las islas en las que se introdujeron los pequeños grupos de colonizadores tenían pocos árboles o ninguno, y estaban cubiertas principalmente de pequeños arbustos y otras plantas de escasa altura.

Los biólogos regresaron a esas islas 14 años después de haber dejado en libertad a los colonizadores y encontraron que los pequeños grupos originales de lagartos habían dado origen a florecientes poblaciones de cientos de individuos. En las 14 islas experimentales, los lagartos tenían patas más cortas y delgadas que los lagartos de la población original del Cayo Staniel. En poco más de una década, al parecer, las poblaciones de lagartos se habían adaptado en cierta medida a sus nuevos ambientes. ¿Por qué habían evolucionado las nuevas poblaciones de lagartos hacia patas más cortas y delgadas? Las patas largas confieren mayor rapidez para escapar de los depredadores; en cambio, las patas más cortas permiten mayor agilidad y maniobrabilidad sobre superficies angostas. Así pues, la selección natural favorece unas patas tan largas y gruesas como sea posible, siempre y cuando se conserve la maniobrabilidad suficiente. Cuando los lagartos se mudaron de un medio con árboles de ramas gruesas a uno en el que sólo había arbustos de ramas delgadas, los individuos con patas largas, antes favorables, se encontraron en desventaja. En el nuevo ambiente, los individuos de patas más cortas, más ágiles, podían escapar mejor de los depredadores y sobrevivir hasta producir un mayor número de crías. Por consiguiente, los miembros de las generaciones subsiguientes tuvieron patas más cortas en promedio.

Adviértanse dos puntos importantes en relación con estos ejemplos:

1. *Las variaciones en las que se apoya la selección natural son producto de mutaciones fortuitas.* La brillante coloración de los gupis de Trinidad, la aversión de las cucarachas de Florida hacia la glucosa y las patas más cortas de los lagartos de las Bahamas no fueron *provocadas* por la contaminación, el jarabe de maíz envenenado ni las ramas más delgadas. Las mutaciones que produjeron estas características ventajosas surgieron espontáneamente.
2. *La evolución por selección natural hace una selección de los organismos mejor adaptados a un medio determinado.* La selección natural *no* es un mecanismo para generar grados cada vez mayores de perfección. La selección natural no selecciona al "mejor" en un sentido absoluto, sino sólo en el contexto de un medio específico, que varía de lugar en lugar y puede cambiar al paso del tiempo. Una característica que resulta ventajosa en un cierto conjunto de condiciones puede llegar a ser desfavorable si las condiciones cambian. En presencia de jarabe de maíz envenenado, la aversión hacia la glucosa representa una ventaja para la cucaracha, pero en condiciones naturales el rechazo de la glucosa haría que el insecto pasara por alto buenas fuentes de alimento.

4 Epílogo de Charles Darwin

"Es interesante contemplar una ribera enmarañada, revestida de numerosas plantas de muchas clases, con aves que cantan en los arbustos, con diversos insectos que vuelan aquí y allá, y con gusanos que se arrastran en la tierra húmeda, y reflexionar en que estas formas de tan elaborada construcción... son todas ellas producto de leyes que actúan a nuestro alrededor. Estas leyes, tomadas en su sentido más alto, son el Crecimiento con Reproducción; Herencia [y] Variabilidad; una Tasa de Aumento tan alta que da origen a una Lucha por la Vida y, en consecuencia, a la Selección Natural, que implica Divergencia de Carácter y Extinción de las formas que han mejorado menos... Hay magnificencia en esta perspectiva de la vida, con sus varios poderes, insuflada originalmente en unas pocas formas o en una sola; y en que, en tanto este planeta ha seguido girando conforme a la inmutable ley de la gravedad, a partir de un inicio tan simple, han evolucionado, y continúan evolucionando, interminables formas a cual más hermosas y espléndidas."

Con estas frases concluye *El origen de las especies* de Darwin.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Exhumación de un eslabón perdido

El gran éxito del dinosaurio con plumas tuvo un importante tropiezo a principios del 2000, cuando un muy publicitado nuevo fósil de una especie de dinosaurio con plumas resultó ser falso. El fósil fraudulento había sido adquirido de un comerciante de Utah y, al parecer, alguien lo había falsificado pegando una cola de dinosaurio a un ave fósil. Los abochornados científicos que cayeron en el engaño, sin embargo, sostienen que este fraude no afecta en modo alguno la validez de los fósiles de dinosaurios con plumas descubiertos previamente.

Con todo y las falsificaciones de fósiles, incluso los dinosaurios con plumas que gozan de aceptación no han conseguido resolver en su totalidad la controversia respecto al origen evolutivo de las aves. Un pequeño grupo de paleontólogos escépticos cuestiona el supuesto hecho de que los nuevos fósiles aportan pruebas en verdad concluyentes de que los dinosaurios dieron origen a las aves. Para empezar, dicen los escépticos, los fósiles de los dinosaurios con plumas son mucho menos antiguos (alrededor de 30 millones de años) que los fósiles de *Archaeopteryx*, el ave más antigua que se conoce, de modo que estas especies de dinosaurios con plumas no pudieron haber sido los antepasados de las aves. Para los escépticos, esta anomalía sugiere que los fósiles no representan dinosaurios, sino más bien aves que habían perdido la capacidad de volar (al igual que en el caso de aves modernas como el avestruz y el pingüino).

La mayoría de los paleontólogos, no obstante, hacen a un lado la cuestión de la antigüedad de los nuevos fósiles. Para ellos, la antigüedad relativamente reciente de los fósiles no significa sino que algunas especies de dinosaurios con plumas persistieron después de haberse ramificado la línea que condujo a las aves (en gran medida como los simios y los humanos persisten ambos hoy en día, millones de años después de que se separaran el linaje humano y el de los simios). Para quienes proponen el vínculo entre aves y dinosaurios, los dinosaurios con plumas, cualquiera que sea su antigüedad, demuestran de forma concluyente que los dinosaurios anteriores a las aves adquirieron plumas por evolución y que estos dinosaurios con plumas fueron los precursores de las aves.

¿Qué clase de indicios aportaría la prueba más sólida de que las aves descienden de los dinosaurios?

Resumen de conceptos clave

1 ¿Cómo se desarrollaron las ideas sobre la evolución?

Históricamente, la explicación más común del origen de las especies ha sido la Creación divina de cada especie en su forma actual y se creía que las especies no habían cambiado significativamente desde su creación. Los indicios aportados por la diversidad de las cosas animadas, por los fósiles y por la geología pusieron en tela de juicio esta opinión, aunque no se propuso un mecanismo convincente de la evolución de las especies actuales a partir de otras más antiguas. A partir de mediados del siglo XIX, los científicos llegaron a la conclusión de que las especies tienen su origen en el cumplimiento de leyes naturales, como resultado de cambios en la constitución genética de las poblaciones de organismos. Este proceso recibe el nombre de *evolución*.

Charles Darwin y Alfred Russel Wallace propusieron de forma independiente la teoría de la evolución por selección natural. Su teoría se expresa de manera concisa en forma de tres conclusiones fundadas en cuatro observaciones. Éstas se resumen en términos biológicos modernos en la Figura 1-5.

2) ¿Cómo sabemos que ha habido evolución?

Son muchas las líneas de prueba que indican que ha habido evolución; algunas de ellas son las siguientes:

1. Los fósiles de especies antiguas tienden a ser más simples en cuanto a forma que las especies modernas. Se han descubierto series de fósiles que muestran una sucesión escalonada de cambios de forma. Estos dos hechos serían de esperar si las especies modernas evolucionaron a partir de especies más antiguas.
2. Las especies que se consideran emparentadas por evolución a partir de un antepasado común muestran muchas estructuras anatómicas similares. Ejemplo de ello son las extremidades de anfibios, reptiles, aves y mamíferos.
3. Las etapas del desarrollo embrionario muestran una gran similitud entre tipos diferentes de vertebrados.
4. Las diferencias en cuanto a estructura cromosómica, secuencias de aminoácidos en las proteínas y composición del DNA apoyan la noción de que las especies emparentadas descienden por evolución de antepasados comunes.

3) ¿Qué pruebas se tienen de que las poblaciones evolucionan por selección natural?

De modo análogo, muchas líneas de prueba indican que la selección natural es el principal mecanismo que origina los cambios de características de las especies al paso del tiempo; dos de esas líneas son las siguientes:

1. Se han producido cambios rápidos y hereditarios en plantas y animales domésticos reproduciendo selectivamente los organismos que poseen las características deseadas (selección artificial). Las inmensas variaciones que se han producido en las especies en unos pocos miles de años de selección artificial por los seres humanos hacen pensar que cambios de magnitud mucho mayor pudieron producirse por efecto de cientos de millones de años de selección natural.
2. La evolución se observa hoy en día. Las actividades tanto naturales como humanas modifican drásticamente el ambiente al cabo de lapsos breves. Se han observado cambios significativos en las características de las especies en respuesta a estos cambios ambientales.

Términos clave

catastrofismo *p. 5*
especie *p. 4*
estructura vestigial *p. 12*
estructuras análogas *p. 11*
estructuras homólogas *p. 12*
evolución *p. 3*
evolución convergente *p. 11*
fósil *p. 4*
herencia de características adquiridas *p. 6*
población *p. 9*
selección artificial *p. 14*
selección natural *p. 10*
uniformitarismo *p. 6*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *Un brazo humano es homólogo respecto de*
   a. una aleta de foca
   b. un tentáculo de pulpo
   c. un ala de ave
   d. un brazo de estrella de mar
   e. *a* y *c* son correctos

2. *Todos los organismos comparten el mismo código genético. Este código en común prueba que*
   a. hoy en día hay evolución
   b. ha habido una evolución convergente
   c. la evolución se lleva a cabo de forma gradual
   d. todos los organismos descienden de un antepasado común
   e. la vida comenzó hace mucho tiempo

3. *¿Cuál o cuáles de los objetos siguientes son fósiles?*
   a. granos de polen sepultados en el fondo de una turbera
   b. la forma vaciada y petrificada de un escondrijo de almeja
   c. la impresión dejada por una concha de almeja en el lodo, preservada en limolita
   d. una pata de insecto encerrada en resina vegetal
   e. todos los anteriores

4. *En África hay una especie de ave conocida como garralarga pecho amarillo, que es casi idéntica a la alondra de los prados de Norteamérica, pero no está estrechamente emparentada con ella. Esto es un ejemplo de*
   a. uniformitarismo
   b. selección artificial
   c. gradualismo
   d. estructuras vestigiales
   e. evolución convergente

5. *¿Cuál o cuáles de los ejemplos siguientes representan estructuras vestigiales?*
   a. el coxis humano
   b. los lóbulos de las orejas
   c. el sexto dedo presente en algunos seres humanos
   d. la rótula humana
   e. ninguno de los anteriores

6. *¿Cuál o cuáles de los hechos hipotéticos siguientes impedirían que se llevase a cabo la evolución por selección natural?*
   a. los seres humanos se extinguen a causa de una epidemia de enfermedades
   b. una guerra nuclear elimina la mayor parte de los organismos vivos y modifica drásticamente el ambiente
   c. el agotamiento del ozono provoca que la superficie del planeta reciba más radiación ultravioleta, la cual da origen a muchas mutaciones nuevas
   d. todos los individuos de una población son genéticamente idénticos, y no hay recombinación genética, ni reproducción sexual ni mutación
   e. todos los anteriores

? Preguntas de repaso

1. La selección actúa sobre los individuos, pero sólo las poblaciones evolucionan. Explique por qué es así.
2. Explique la diferencia entre catastrofismo y uniformitarismo. ¿Qué aportaron estas hipótesis al desarrollo de la teoría de la evolución?
3. Describa la teoría de Lamarck de la herencia de características adquiridas. ¿Por qué no es válida?
4. ¿Qué es la selección natural? Describa cómo la selección natural pudo haber originado una reproducción diferencial entre los antepasados de un pez depredador de nado veloz, como la barracuda, por ejemplo.
5. Describa cómo se lleva a cabo la evolución, en virtud de las interacciones entre el potencial reproductor de una especie, el tamaño normalmente constante de las poblaciones naturales, la variación entre los individuos de una especie, la selección natural y la herencia.
6. ¿Qué es la evolución convergente? Cite un ejemplo.
7. ¿Qué pruebas de que ha habido evolución aportan la bioquímica y la genética molecular?

Aplicación de conceptos

1. ¿Produce la evolución por selección natural "mejores" organismos en un sentido absoluto?
2. Tanto el estudio de los fósiles como la idea de una creación especial han tenido repercusiones en el pensamiento evolucionista. Comente por qué el uno es considerado un empeño científico y la otra uno no científico.
3. En términos de evolución, se puede definir el "éxito" de muy diversas maneras. ¿Cuáles son los organismos de mayor éxito que le vienen a la mente en términos de (a) persistencia al paso del tiempo, (b) el simple número de individuos actualmente vivos, (c) número de especies (de un linaje) y (d) ámbito geográfico?
4. ¿En qué sentido actúan hoy en día los seres humanos como "agentes" de selección sobre otras especies? Cite algunos organismos para los que son favorables los cambios ambientales provocados por los seres humanos.
5. El descubrimiento de la selección natural por Darwin y Wallace es una de las grandes revoluciones del pensamiento científico. Algunas revoluciones científicas se extienden fuera de su ámbito e influyen en el desarrollo de la filosofía y de la religión. ¿Es esto aplicable a la evolución? ¿Influye (o debería influir) la idea de la evolución por selección natural en la idea que los seres humanos tienen del lugar que ocupan en el mundo?
6. Para usted, ¿qué cuestión científica representa hoy día el "misterio de misterios"?

Para mayor información

Altman, S.A. "The Monkey and the Fig." *American Scientist,* mayo-junio de 1989. Divertido comentario informativo de muchos temas evolucionistas, planteado en forma de diálogo socrático.

Darwin, C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection.* Garden City, NY: Doubleday, 1960 (publicada originalmente en 1859). Impresionante conjunto de pruebas recopiladas para convencer a un mundo escéptico.

Dawkins, R. "God's Utility Function." *Scientific American*, noviembre de 1995. Punto de vista de un biólogo evolucionista sobre la naturaleza del cambio evolutivo y su relación con el significado de la vida. Dawkins es un elocuente partidario de la perspectiva del "gen egoísta" de la evolución, según la cual los genes usan los organismos como instrumentos en una competencia por alcanzar la supremacía en términos de autorreproducción.

Dennet, D. *Darwin's Dangerous Idea.* Nueva York: Simon & Schuster, 1995. Punto de vista de un filósofo respecto de las ideas darwinianas y su aplicación al mundo fuera del ámbito de la biología. Este libro, que invita a la reflexión, parece haber suscitado admiración y condena en proporciones aproximadamente iguales.

Eiseley, L.C. "Charles Darwin." *Scientific American*, febrero de 1956. Ensayo sobre la vida de Darwin por uno de sus biógrafos estadounidenses más destacados. Aunque no necesite una introducción a Darwin, lea esto de todos modos como introducción a Eiseley, autor de muchos y magníficos ensayos.

Gould, S.J. *Ever Since Darwin*, 1977; *The Panda's Thumb*, 1980; y The *Flamingo's Smile*, 1985. Nueva York: W. W. Norton. Serie de ingeniosos, imaginativos e informativos ensayos, tomados en su mayor parte de la revista *Natural History*. Muchos de ellos se ocupan de diversos aspectos de la evolución.

Grant, P.R. "Natural Selection and Darwin's Finches." *Scientific American*, octubre de 1991. Una sequía en las islas Galápagos aporta pruebas espectaculares de la selección natural como agente de cambio evolutivo.

Weiner, J. "Evolution Made Visible." *Science*, 6 de enero de 1995. Claro resumen de los indicios actuales de la evolución en acción.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. e 2. d 3. e 4. e 5. b 6. d

TUTOR MULTIMEDIA

Principios de la evolución

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Exhumación de un eslabón perdido

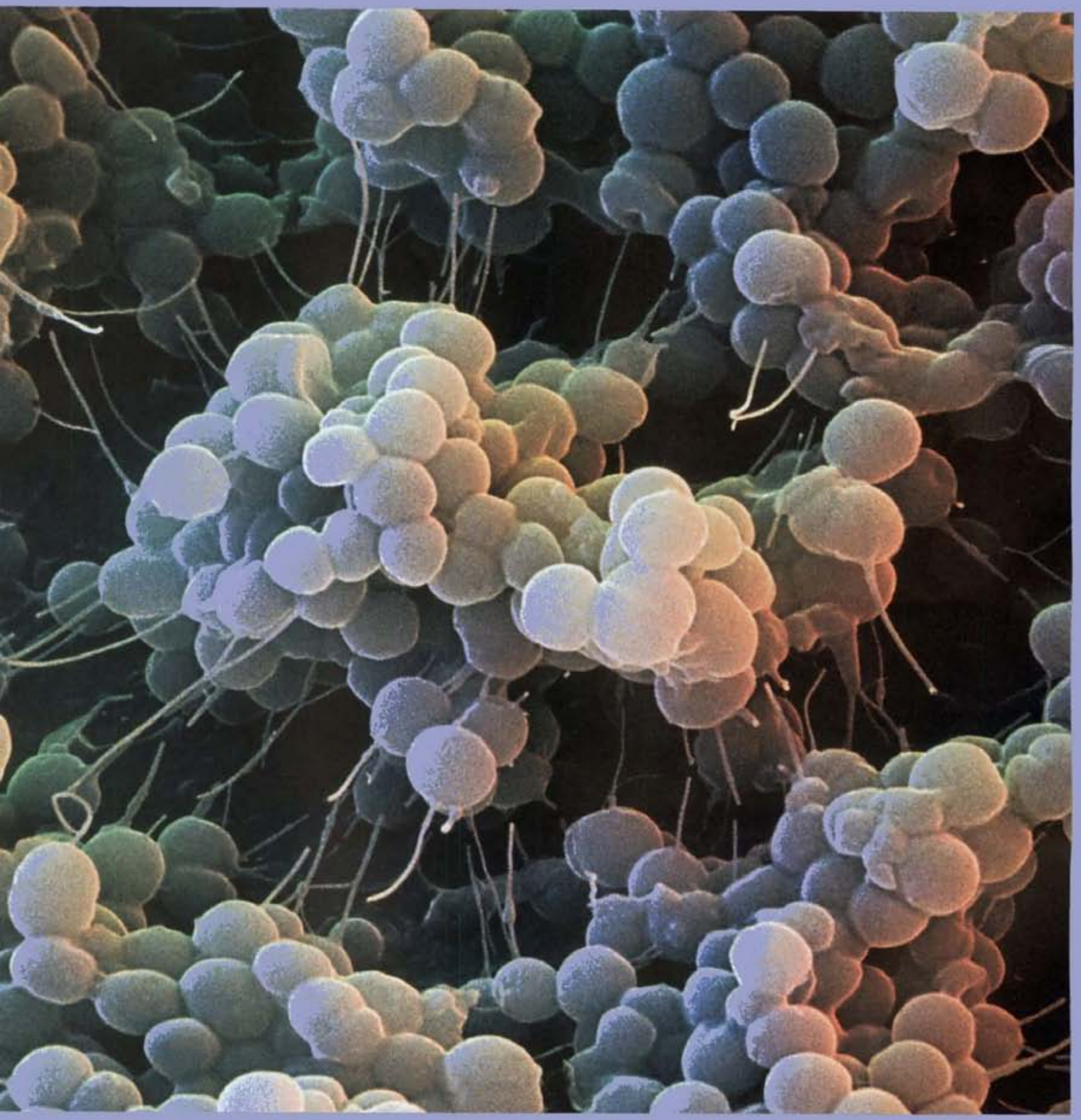
Tiempo estimado: 10 minutos

Para encontrar y analizar el registro fósil es necesario trabajar duramente. A veces los resultados no son los esperados. En este ejercicio se explora el registro fósil de las aves.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 14 y luego Web Investigation para comenzar.

"¿No fueron acaso los dientes del lobo
los que afinaron tanto los miembros del antílope?
¿Qué sino el miedo puso alas en las aves? ¿No fue acaso el hambre
lo que adornó con tales ojos la majestuosa cabeza del halcón?"

Robinson Jeffers en* The Bloody Sire *(1941)



El *Staphylococcus aureus* es una de las muchas especies bacterianas que han adquirido resistencia a los antibióticos. La evolución de estos supergérmenes amenaza con dar al traste con nuestros triunfos en la batalla contra las enfermedades infecciosas.

2 Evolución de los organismos

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Causa de muerte: Evolución

1 ¿Cuál es la relación entre las poblaciones, los genes y la evolución?

La interacción entre los genes y el medio determina las características de cada individuo

La poza génica es la suma de todos los genes de una población

La evolución es el cambio en la frecuencia de los genes dentro de una población

La población en equilibrio es una población hipotética en la que no hay evolución

2 ¿A qué se debe la evolución?

Las mutaciones son la fuente última de variabilidad genética

El flujo de genes entre poblaciones modifica las frecuencias de alelos

Las poblaciones pequeñas están sujetas a cambios fortuitos en las frecuencias de alelos

El apareamiento dentro de una población casi nunca es fortuito

No todos los genotipos son igualmente adaptables

3 ¿Cómo funciona la selección natural?

La selección natural actúa sobre el fenotipo, que es un reflejo del genotipo que le da origen

La selección natural influye en las poblaciones de tres modos principales

Diversos procesos dan lugar a la selección natural

Conexiones evolutivas: Conoce a tus familiares: Selección de linaje y altruismo

Otro vistazo al estudio de caso: Causa de muerte: Evolución

ESTUDIO DE CASO

Causa de muerte: Evolución

En una fría noche de invierno de 1999, un pequeño de 11 meses de edad fue llevado a la sala de urgencias de un hospital de Dakota del Norte. El bebé tenía neumonía y una infección en la sangre, y los médicos le aplicaron de inmediato un tratamiento con antibióticos. Pese a este rápido tratamiento, el bebé falleció al cabo de unas horas. La muerte de cualquier niño es una terrible tragedia, pero este incidente fue especialmente escalofriante porque representa la escalada de una tendencia aterradora: el surgimiento de "supergérmenes", esto es, de cepas de bacterias patógenas que no son destruidas por los medicamentos antibióticos. La pequeña víctima fue el cuarto niño de la región en morir de una infección por *Staphylococcus aureus* resistente a los antibióticos. Los cuatro fallecimientos representan una preocupante novedad en la historia del estafilococo resistente a los fármacos, porque estas infecciones letales no fueron adquiridas en un hospital (la fuente habitual de infecciones resistentes a los fármacos), sino en el hogar y en la comunidad de los pequeños. Está ocurriendo lo que desde hace mucho se temía: los estafilococos resistentes se están diseminando fuera de las puertas de los hospitales.

La propagación del estafilococo resistente a los fármacos es la manifestación más reciente de una tendencia que ha ido en aumento desde que se comenzaron a utilizar los antibióticos de forma generalizada en los años cuarenta. Los antibióticos están perdiendo su eficacia contra multitud de enfermedades de origen bacteriano, como la intoxicación por alimentos, la tuberculosis, la gonorrea, la meningitis y las infecciones de los tractos urinario y respiratorio. La rápida diseminación de la resistencia en las poblaciones bacterianas hace surgir el espectro de las enfermedades incurables, resistentes a todo tratamiento conocido.

Vista en retrospectiva, esta preocupante situación es un resultado nada sorprendente de nuestro implacable ataque contra las bacterias patógenas. La diseminación de una característica novedosa (como la resistencia a los antibióticos) en una población como respuesta a un cambio en las condiciones ambientales (como la introducción de los antibióticos) es precisamente la clase de resultado que un biólogo podría predecir, de acuerdo con lo que sabemos acerca de la mecánica del cambio evolutivo. ■

1 ¿Cuál es la relación entre las poblaciones, los genes y la evolución?

Los cambios que observamos en un organismo individual, a medida que éste crece y se desarrolla, no son de carácter evolutivo. Los cambios evolutivos son los que se producen de una generación a otra, esto es, los que hacen a los descendientes diferentes de sus antepasados. Asimismo, en realidad no podemos identificar los cambios evolutivos entre generaciones examinando a un solo individuo. Por ejemplo, si observásemos a un varón maduro con una estatura de un metro y cincuenta centímetros, ¿sería válido concluir que los seres humanos están evolucionando hacia una estatura más corta? Es evidente que no. Si quisiéramos estudiar el cambio evolutivo de la estatura humana, el primer paso tendría que consistir en medir muchos seres humanos de numerosas generaciones para averiguar si la estatura promedio ha cambiado al paso del tiempo. Está claro que la evolución no es una propiedad de los individuos, sino de las **poblaciones**, y éstas incluyen a todos los individuos de una especie que habitan en una región determinada.

El reconocimiento de que la evolución es un fenómeno que se da en las poblaciones fue uno de los discernimientos fundamentales de Darwin. Pero las poblaciones se componen de individuos, y son los actos y los destinos de los individuos lo que determinan qué características se transmiten a las poblaciones descendientes. Es así que la herencia proporciona el vínculo entre la vida de los organismos individuales y la evolución de las poblaciones. Por consiguiente, iniciaremos nuestro estudio de los procesos de la evolución repasando los principios de la genética según se aplican a los individuos, y luego haremos extensivos esos principios a la genética de las poblaciones.

La interacción entre los genes y el medio determina las características de cada individuo

Cada célula de cualquier organismo contiene un depósito de información genética codificado en el DNA de sus cromosomas. Recuérdese que un *gen* es un segmento de DNA situado en un lugar específico de un cromosoma. La secuencia de nucleótidos de un gen representa el código de la secuencia de aminoácidos de una proteína, que normalmente es una enzima que cataliza una reacción determinada de la célula. En la ubicación de un gen específico puede haber secuencias de nucleótidos ligeramente distintas llamadas *alelos*. Los alelos diferentes generan formas distintas de la misma enzima. De esta forma, diversos alelos del gen que influye en el color de los ojos de los seres humanos, por ejemplo, contribuye a producir ojos de color castaño, azul, verde, etcétera. En toda población de organismos hay habitualmente dos o más alelos de cada gen. Un individuo de una especie diploide o poliploide cuyos alelos de un gen determinado son todos del mismo tipo es *homocigótico*, y un individuo con alelos de tipos diferentes de ese gen es *heterocigótico*. Los alelos específicos presentes en los cromosomas de un organismo (su *genotipo*) interactúan con el medio para influir en el desarrollo de sus características físicas y conductuales (su *fenotipo*).

Ilustremos estos principios con un ejemplo. Una flor de chícharo es de color púrpura porque una reacción química que se lleva a cabo en sus pétalos convierte una molécula incolora en un pigmento púrpura. Cuando afirmamos que una planta de chícharo tiene el alelo de flor púrpura, queremos decir que un tramo específico del DNA de uno de sus cromosomas contiene una secuencia de nucleótidos que representa el código de la enzima que cataliza esta reacción. Un chícharo con el alelo de flor blanca tiene una secuencia diferente de nucleótidos en la posición correspondiente de uno de sus cromosomas. La enzima cuyo código es esa secuencia diferente no produce el pigmento púrpura. Si una planta de chícharo es homocigótica respecto al alelo blanco, sus flores no producen pigmento y, por tanto, son blancas.

La poza génica es la suma de todos los genes de una población

En muchos casos podemos alcanzar una comprensión más profunda de un concepto o fenómeno examinándolo desde más de una perspectiva. Al estudiar la evolución, contemplar el proceso desde el punto de vista de un gen ha probado ser una herramienta enormemente eficaz. En particular, los biólogos evolucionistas han hecho un uso excelente de las herramientas de una rama de la genética conocida como **genética poblacional**, que estudia la frecuencia, distribución y herencia de los alelos en las poblaciones. A fin de aprovechar esta poderosa ayuda para la comprensión de los mecanismos de la evolución, es necesario aprender a utilizar algunos de los conceptos fundamentales de la genética poblacional.

En la genética poblacional, la **poza génica**, o **de genes** (*gene pool*) se define como la suma de todos los genes de una población. En otras palabras, la poza génica se compone de todos los alelos de todos los genes de cada uno de los individuos de esa población. También se puede considerar que cada gen en particular tiene su propia poza génica, que se compone de todos los alelos de ese gen específico en una población. Si sumáramos los alelos de ese gen en la totalidad de los individuos de una población, podríamos determinar las proporciones relativas de los diferentes alelos, cifra que se conoce como **frecuencia de alelos**. Por ejemplo, una población de 100 plantas de chícharo contendría 200 copias del alelo que gobierna el color de la flor (porque la planta de chícharo es diploide). Si 50 de esos 200 alelos fueran del tipo cuyo código corresponde a las flores blancas, entonces diríamos que la frecuencia de ese alelo en la población es de 0.25 (o 25%), porque $50/200 = 0.25$.

La evolución es el cambio en la frecuencia de los genes dentro de una población

Un observador superficial podría optar por definir la evolución sobre la base de los cambios de apariencia externa o de comportamiento de los miembros de una población. El genetista de poblaciones, sin embargo, examina una población y ve una poza génica que simplemente resulta estar dividida en los paquetes que conocemos como organismos individuales. Por tanto, todo cambio fenotípico que observemos en los individuos que componen la población también puede ser visto como la expresión externa de cambios fundamentales en la poza génica. Por consiguiente, el genetista poblacional de-

fine la evolución como los cambios en las frecuencias de alelos que se producen en una poza génica al paso del tiempo. *La evolución no es más ni menos que un cambio en la constitución genética de las poblaciones, a lo largo de las generaciones.*

La población en equilibrio es una población hipotética en la que no hay evolución

Entenderemos con más facilidad las fuerzas que provocan la evolución de las poblaciones si consideramos en primer término las características de una población que *no* evoluciona. En 1908, el matemático inglés Godfrey H. Hardy y el físico alemán Wilhelm Weinberg idearon de forma independiente un sencillo modelo matemático que ahora se conoce como el **principio de Hardy-Weinberg**. Este modelo demuestra que, en ciertas condiciones, las frecuencias de alelos y las frecuencias de genotipos de una población permanecen constantes, independientemente del número de generaciones que transcurran. En otras palabras: no hay evolución en esta población. Los genetistas poblacionales dan a esta población idealizada sin evolución el nombre de **población en equilibrio**, la cual permanecerá en **equilibrio genético**, en tanto se cumplan varias condiciones:

1. *No debe haber mutaciones.*
2. *No debe haber* **flujo de genes** *entre poblaciones*; es decir, no debe haber migración neta de alelos hacia la población (por inmigración) o desde ella (por emigración).
3. *La población debe ser muy grande.*
4. *Todo apareamiento debe ser aleatorio*, sin que existan tendencias de ciertos genotipos a aparearse con otros genotipos específicos.
5. *No debe haber selección natural*; es decir, todos los genotipos deben ser igualmente adaptables y alcanzar el mismo éxito reproductivo.

En estas condiciones, las frecuencias de alelos de una población permanecerán sin cambio indefinidamente. Si se viola una o más de estas condiciones, entonces las frecuencias de alelos pueden cambiar; en tal caso, habrá evolución.

Como es de esperar, pocas poblaciones naturales, si acaso las hay, están en verdadero equilibrio genético. Entonces, ¿cuál es la importancia del principio de Hardy-Weinberg? Las condiciones de Hardy-Weinberg son puntos de partida útiles para estudiar los mecanismos de evolución. En las próximas secciones examinaremos cada condición, mostraremos que las poblaciones naturales suelen no satisfacerlas, e ilustraremos las consecuencias de su incumplimiento. De esta manera, comprenderemos mejor tanto lo inevitable de la evolución como las fuerzas que generan el cambio evolutivo.

2 ¿A qué se debe la evolución?

La teoría de la genética poblacional predice que el equilibrio de Hardy-Weinberg puede ser alterado por desviaciones respecto a cualquiera de las cinco condiciones principales en las que se basa. Por tanto, podríamos predecir cinco causas principales del cambio evolutivo: (1) mutación, (2) flujo de genes, (3) tamaño de población reducido, (4) apareamiento no fortuito y (5) selección natural.

Las mutaciones son la fuente última de variabilidad genética

Una población permanecerá en equilibrio genético sólo si no hay *mutaciones* (cambios en la secuencia del DNA), pero las mutaciones son inevitables. Aunque las células cuentan con mecanismos eficientes que protegen la integridad de sus genes, incluso enzimas que constantemente examinan el DNA y reparan los defectos provocados por la radiación, los cambios químicos o los errores de copiado, algunos cambios en la secuencia de nucleótidos escapan, pese a todo, a los sistemas de revisión y reparación. Cuando uno de estos cambios ocurre en una célula productora de gametos, es posible que la mutación se transmita a un descendiente y se introduzca en la poza génica de la población.

¿En qué medida altera la mutación la poza génica de una población? Las mutaciones son poco frecuentes: ocurre una en cada 100 000 a 1 000 000 de genes por individuo en cada generación. Así pues, la mutación por sí misma no es una de las fuerzas principales de la evolución. Sin embargo, *las mutaciones son la fuente de nuevos alelos*, es decir, de nuevas variantes susceptibles de heredarse que sirven de base a otros procesos evolutivos. Como tales, constituyen los cimientos del cambio evolutivo. *Sin mutaciones no habría evolución y tampoco diversidad entre las formas de vida.*

Las mutaciones no están orientadas a objetivos. Una mutación no surge como resultado de necesidades ambientales o en previsión de ellas (Fig. 2-1). La mutación simplemente sucede y, a su vez, puede producir un cambio en la estructura o función del organismo. El hecho de que ese cambio sea útil, nocivo o indiferente, ahora o en el futuro, depende de condiciones ambientales sobre las que el organismo tiene poco o ningún control. La mutación brinda un *potencial*; otras fuerzas, como la migración y, en especial, la selección natural, que inciden en ese potencial, pueden favorecer la diseminación de una mutación entre la población, o bien eliminarla.

El flujo de genes entre poblaciones modifica las frecuencias de alelos

Cuando los individuos pasan de una población a otra y se cruzan en la nueva localidad, se transfieren alelos de una poza génica a otra. Este movimiento de alelos, o flujo de genes, entre poblaciones altera la distribución de los alelos en las poblaciones. Los papiones viven en grupos sociales llamados *tropas*. Dentro de cada tropa, todas las hembras se aparean con unos pocos machos dominantes. Habitualmente, los machos jóvenes abandonan la tropa; si tienen suerte, se unen a otra tropa y tal vez lleguen a ser dominantes en ella. De esta forma, los descendientes machos de una tropa aportan genes a las pozas génicas de otras tropas.

El movimiento entre poblaciones de organismos capaces de reproducirse tiene dos efectos importantes:

1. *El flujo de genes disemina los alelos provechosos en toda la especie.* Supóngase que surge un nuevo alelo en una población, y que este nuevo alelo representa una ventaja para

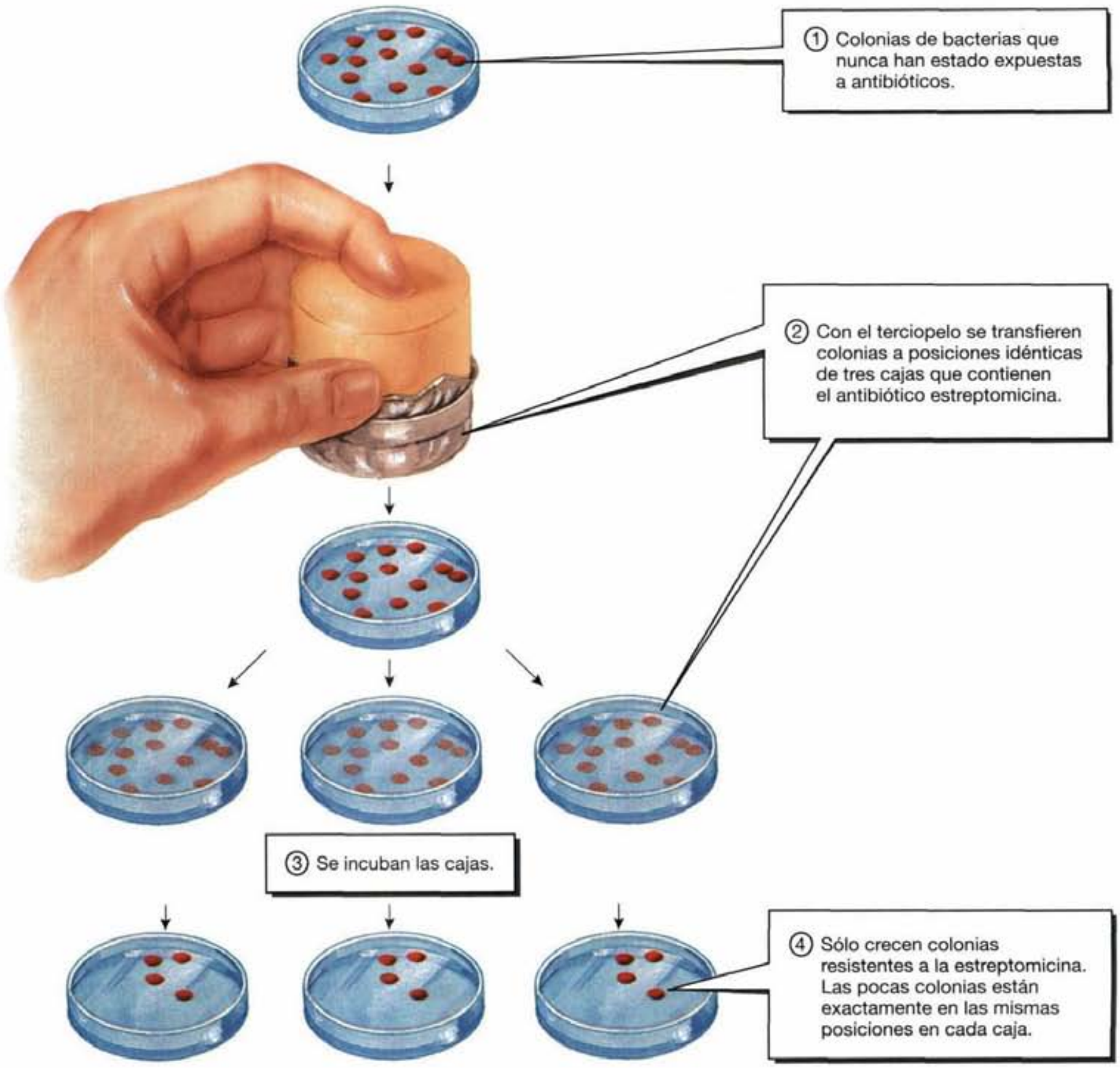


Figura 2-1 Las mutaciones ocurren espontáneamente
Este experimento demuestra que las mutaciones se producen espontáneamente y no como respuesta a presiones ambientales. Las colonias bacterianas de la caja de Petri original nunca han estado expuestas a antibióticos. Cuando se transfieren miembros de cada colonia a tres nuevas cajas que contienen estreptomicina, se repiten las posiciones exactas de las colonias "progenitoras". Sólo unas pocas colonias hijas crecen en las nuevas cajas y estas colonias sobrevivientes crecen exactamente en las mismas tres posiciones en las tres cajas. La idéntica distribución demuestra que las mutaciones que confieren resistencia a la estreptomicina ya deben haber estado presentes en la caja original, antes de la aparición de cualquier presión ambiental en forma de estreptomicina.

el organismo que lo posee. La migración lleva este nuevo alelo a otras poblaciones de la especie.

2. *El flujo de genes contribuye a que todos los organismos de una región extensa se conserven como una sola especie*. Si los emigrantes llevan y traen constantemente genes entre las poblaciones, entonces éstas nunca presentan grandes diferencias entre las frecuencias de alelos. El aislamiento de una población, sin flujo de genes entre poblaciones de la misma especie, es un factor clave en la aparición de una nueva especie, como veremos en el capítulo 3.

Las poblaciones pequeñas están sujetas a cambios fortuitos en las frecuencias de alelos

Para que una población permanezca en equilibrio, debe ser lo suficientemente grande para que los sucesos fortuitos no influyan en su constitución genética general. Incluso al organismo más apto le puede sobrevenir un desastre. La semilla de *arce* que cae en un estanque nunca brota; los ciervos y alces que perecieron debido a la erupción del monte Santa Elena no dejaron descendientes. Si una población es suficientemente grande, es poco probable que los sucesos fortui-

tos alteren la frecuencia general de los genes, porque es de esperar que los sucesos de este tipo influyan de igual manera en la reproducción de los organismos de todos los genotipos. En una población pequeña, sin embargo, es posible que sólo unos pocos organismos posean ciertos alelos. Los sucesos fortuitos podrían reducir o incluso eliminar estos alelos en la población, con lo cual se alteraría su constitución genética.

La deriva genética es un ejemplo de cambio genético aleatorio en las poblaciones pequeñas

Es mucho más probable que los sucesos fortuitos cambien las frecuencias de alelos en una población pequeña que en una grande; esto sucede en virtud de un proceso que se conoce como **deriva genética**. Imaginemos, por ejemplo, dos poblaciones de amibas en la que cada amiba individual es roja o azul y que el color de la célula está gobernado por dos alelos diferentes de un mismo gen. Cada una de nuestras dos poblaciones imaginarias se compone por igual de individuos rojos y azules. Una población, sin embargo, se compone de sólo cuatro individuos, en tanto que la otra tiene 10000.

Representémonos ahora la reproducción de nuestras poblaciones imaginarias de amibas. Permitamos que sólo la mitad de los individuos de cada población se reproduzcan por fisión binaria. Para ello, cada amiba se divide por la mitad para dar origen a dos amibas, cada una de las cuales es del mismo color que su "progenitora". En la población grande se reproducen 5000 amibas y dan origen a una nueva generación de 10000. ¿Cuál es la probabilidad de que los 10000 miembros de la nueva generación sean rojos? Prácticamente cero. De hecho, sería muy poco probable que incluso 3000 amibas fuesen rojas o que 7000 fueran de este color. El resultado más probable es que aproximadamente la mitad sean rojas y la mitad azules, como en la población original. En esta población grande, por tanto, no es de esperar que ocurra un cambio importante en las frecuencias de alelos de una generación a la siguiente (Fig. 2-2a).

En la población pequeña la situación es diferente. Sólo se reproducen dos amibas individuales y hay una probabilidad de 25% de que ambas sean rojas. (Este resultado es tan probable como el de obtener dos caras al lanzar dos monedas al aire.) Si sólo se reproducen amibas rojas, entonces la generación siguiente estará compuesta exclusivamente de amibas rojas: un resultado relativamente probable. Es posible que, en una sola generación, el alelo del color azul desapareza de la población.

La figura 2-2b ilustra dos puntos importantes acerca de la deriva genética:

1. *La deriva genética tiende a reducir la variabilidad genética dentro de una población pequeña.* En casos extremos, todos los miembros de una población pueden llegar a ser genéticamente idénticos. (La línea azul superior de la figura 2-2b representa una población en la que sólo está presente el alelo A en la sexta generación.)
2. *La deriva genética tiende a aumentar la variabilidad genética entre las poblaciones.* Exclusivamente como resultado del azar, poblaciones separadas pueden llegar a tener por evolución frecuencias de alelos sumamente distintas. (Compárense las frecuencias del alelo A en la sexta generación de las dos poblaciones representadas por la línea azul superior y la línea roja inferior de la figura 2-2b.)

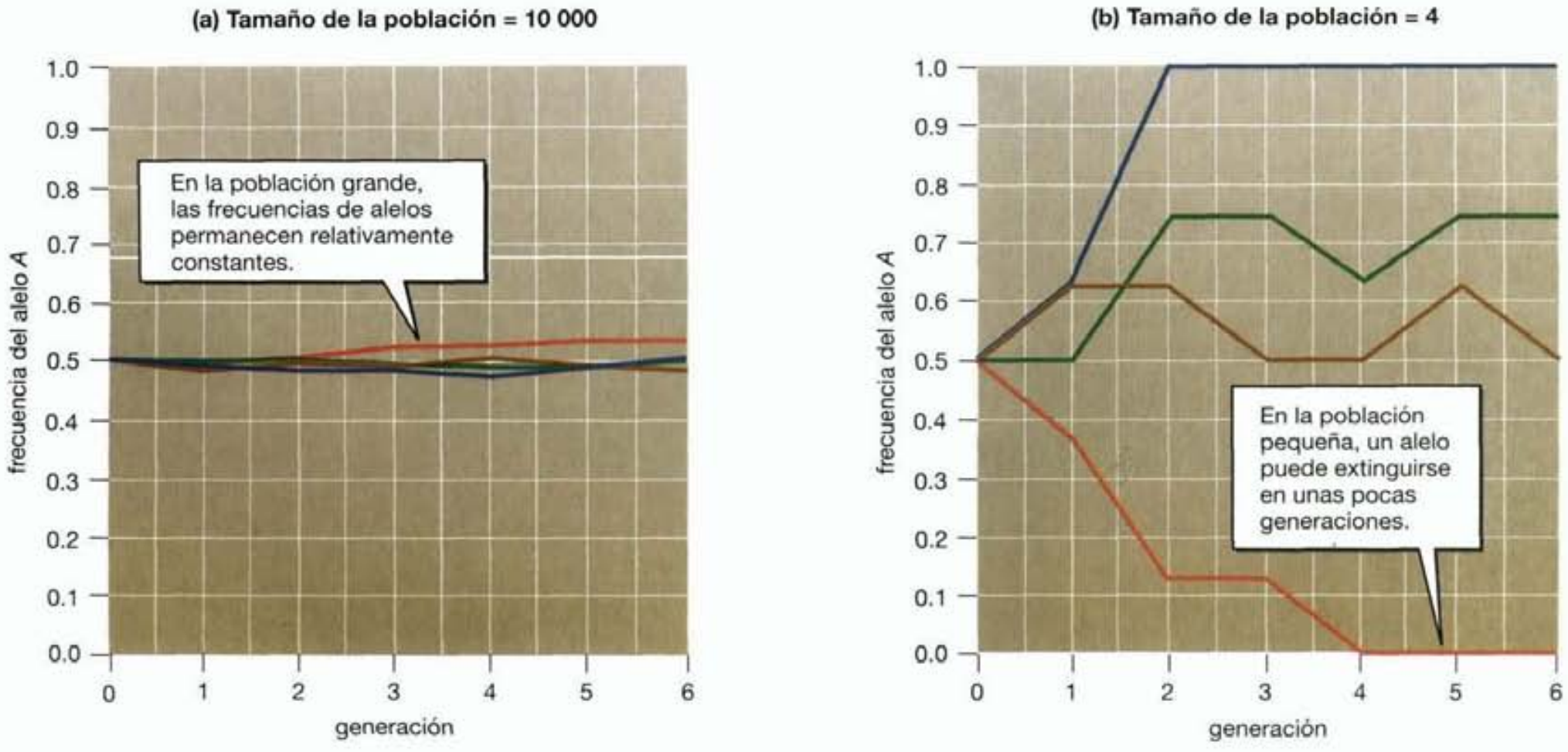


Figura 2-2 Deriva genética
Estas gráficas generadas por computadora ilustran el efecto del tamaño de la población en la deriva genética. Cada línea en color representa una simulación de una población en la que dos alelos, *A* y *a*, estaban presentes inicialmente en igual proporción, y en la que se reprodujeron individuos elegidos al azar.

Dos casos especiales de deriva genética, conocidos como *cuello de botella poblacional* y *efecto fundador*, ilustran adicionalmente las enormes consecuencias de un tamaño de población reducido en las frecuencias de alelos de una especie.

Un cuello de botella poblacional es un ejemplo de deriva genética

En un **cuello de botella poblacional**, una población sufre una reducción drástica de tamaño; por ejemplo, a consecuencia de una catástrofe natural o por caza excesiva. En estas circunstancias, hay sólo unos pocos individuos disponibles para aportar genes a la población futura en su totalidad. Como vimos en nuestro ejemplo de las amibas, los cuellos de botella poblacionales provocan al mismo tiempo *cambios en las frecuencias de alelos y reducción de la variabilidad genética* (Fig. 2-3a). Incluso si más adelante la población aumenta de tamaño significativamente, estos efectos genéticos del cuello de botella pueden perdurar durante cientos o miles de generaciones.

Se ha documentado la pérdida de variabilidad genética en el elefante marino del norte y en el guepardo (*Acinonyx Jubatus*) (Fig. 2-3b, c). El elefante marino fue cazado hasta casi su extinción en el siglo XIX; para la última década de ese siglo sólo quedaban 20 ejemplares vivos. Debido a que habitualmente los elefantes marinos machos dominantes monopolizan la reproducción y un solo macho se aparea con un grupo estable de hembras, es posible que un único macho haya engendrado todos los descendientes en este punto de cuello de botella extremo. A partir de entonces, el número de elefantes marinos ha aumentado hasta alrededor de 30 000 individuos, pero un análisis bioquímico muestra que todos los elefantes marinos septentrionales son casi idénticos desde el punto de vista genético. Otras especies de focas, cuyas poblaciones han sido siempre grandes, muestran una variabilidad genética mucho mayor. Se considera merecidamente que el rescate del elefante marino septentrional representa un triunfo en materia de conservación. Con tan poca variación genética, sin embargo, el elefante marino tiene un potencial mucho menor de evolución en respuesta a los cambios ambientales. Cualquiera que sea el número de elefantes marinos que haya, se debe considerar a la especie como en peligro de extinción. Los guepardos también son genéticamente uniformes, si bien se desconoce la razón del cuello de botella. En consecuencia, también los guepardos podrían estar seriamente amenazados por cambios de poca magnitud en su ambiente.

Un caso especial de cuello de botella poblacional es el **efecto fundador**, que se presenta cuando un número reducido de organismos funda colonias aisladas. Una parvada de aves, por ejemplo, puede extraviarse durante la migración o

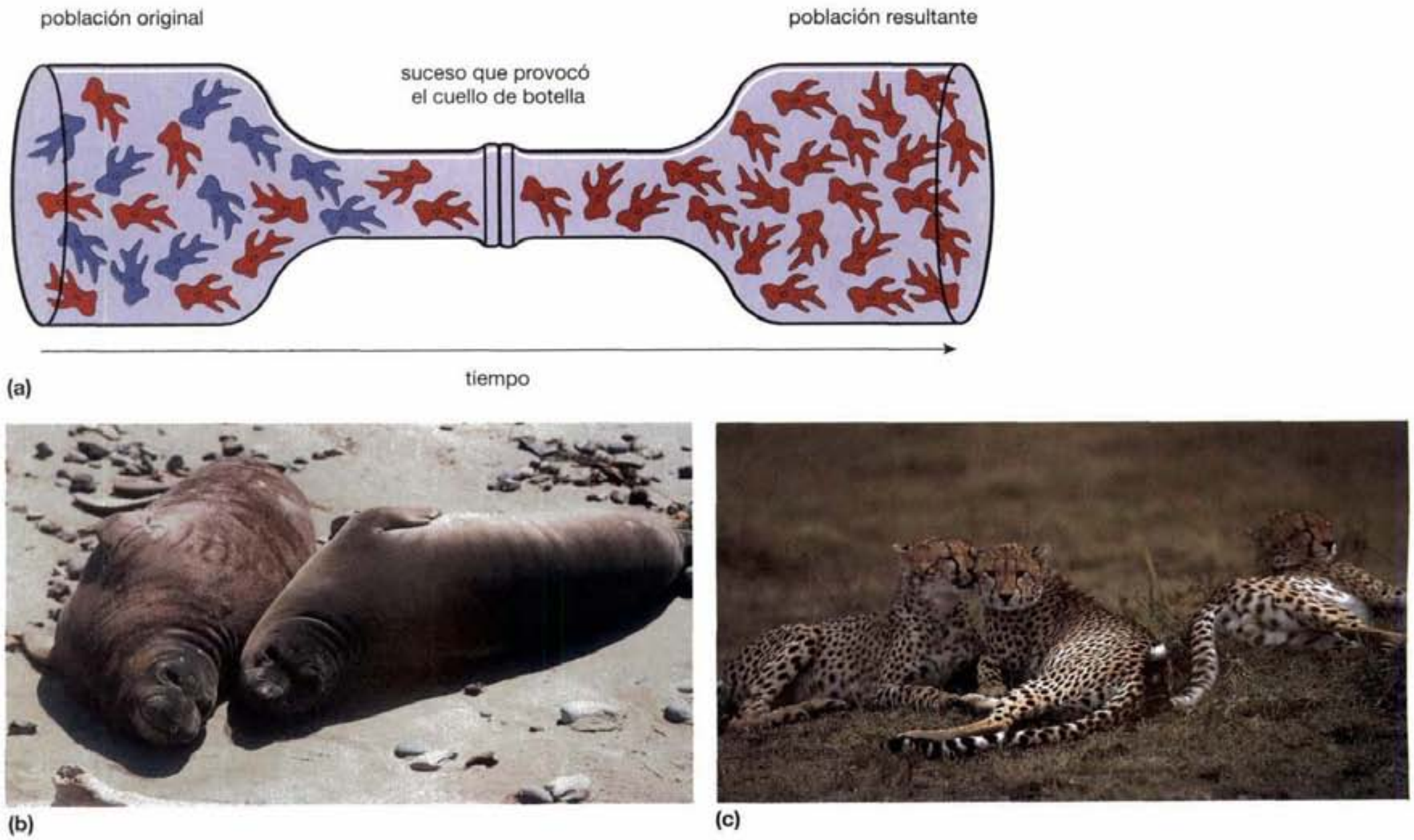


Figura 2-3 Los cuellos de botella genéticos reducen la variabilidad
(a) Cuando una población se reduce a un número muy pequeño de individuos, la poza génica se reduce y se presenta un cuello de botella poblacional. La población recuperada muestra menor variabilidad genética y fenotípica, porque todos sus integrantes descienden de los pocos organismos que sobrevivieron al cuello de botella. Tanto ***(b)*** el elefante marino septentrional como ***(c)*** el guepardo pasaron por un cuello de botella poblacional en el pasado reciente, cuyo resultado fue una pérdida casi total de la diversidad genética. En consecuencia, la capacidad de estas poblaciones para adaptarse a ambientes cambiantes es muy limitada.

Figura 2-4 Ejemplo humano del efecto fundador
Una mujer amish con su hijo, que sufre de un conjunto de defectos genéticos conocido como síndrome de Ellis-Van Creveld (brazos y piernas cortos, dedos adicionales y, en algunos casos, defectos cardiacos). El efecto fundador explica la frecuencia del síndrome de Ellis-Van Creveld entre los residentes amish del condado de Lancaster, Pennsylvania.

ser desviada de su ruta por una tormenta. (Se piensa que esto es lo que ocurrió en el caso de los pinzones de Darwin de las islas Galápagos.) Entre los seres humanos, puede haber migración de pequeños grupos por motivos religiosos o políticos. Un grupo pequeño de este tipo puede tener frecuencias de alelos muy diferentes de las frecuencias de la población original, debido a la inclusión fortuita de un número desproporcionado de ciertos alelos en los fundadores. Si los fundadores permanecen aislados durante largo tiempo, puede surgir una nueva población de dimensiones considerables que difiere en alto grado de la población original. Por ejemplo, un conjunto de defectos genéticos que se conoce como el síndrome de Ellis-Van Creveld (Fig. 2-4) es mucho más común entre los amish del condado de Lancaster, Pennsylvania, que entre la población en general. Los amish que hoy habitan en el condado de Lancaster descienden de tan sólo unos 200 inmigrantes el siglo XVIII, y se sabe que entre ellos había una pareja portadora del alelo de Ellis-Van Creveld. En una población fundadora tan reducida, esta única incidencia significa que una proporción relativamente grande de la población amish fundadora (1 o 2 portadores en 200, en comparación con tal vez 1 en 1000 en la población en general) era portadora del alelo. Esta elevada frecuencia de alelo inicial, combinada con la subsiguiente deriva genética, ha dado origen a niveles extraordinariamente altos del síndrome de Ellis-Van Creveld entre este grupo amish.

¿En qué medida contribuye la deriva genética a la evolución? Nadie lo sabe con certeza. Raras veces son las poblaciones naturales extremadamente pequeñas o las que quedan totalmente apartadas del flujo de genes de otras poblaciones. Es posible que estas poblaciones pequeñas o aisladas, sin embargo, contribuyan de forma importante al cambio evolutivo. Las poblaciones de este tipo son probablemente una de las fuentes principales de especies nuevas, como veremos en el capítulo 3.

El apareamiento dentro de una población casi nunca es fortuito

Toda forma de apareamiento no aleatorio que tenga como base el fenotipo alterará las frecuencias de alelos en la población donde se lleva a cabo y los organismos rara vez se aparean estrictamente al azar. Por ejemplo, la movilidad de casi todos los animales es limitada y es más probable que se apareen con miembros cercanos de su especie. Además, quizá opten por aparearse con ciertos individuos de su especie y no con otros. El ganso de las nieves es un ejemplo de esto. Los individuos de esta especie se dan en dos "fases de color"; algunos gansos de las nieves son blancos y otros son azules (Fig. 2-5). Aunque los gansos tanto blancos como azules pertenecen a la misma especie, la elección de pareja no es aleatoria con respecto a la fase de color. Estas aves muestran una significativa tendencia a aparearse con una pareja del mismo color. Esta clase de preferencia por parejas que se asemejan a uno mismo se conoce como *apareamiento asociativo*.

Otra forma común de apareamiento no aleatorio se presenta en las especies animales con sistemas de apareamiento en los que sólo unos pocos machos dominantes conquistan el acceso reproductivo a las hembras. En estas especies, que incluyen elefantes marinos, ciervos, alces, papiones y carneros de cuernos grandes, un número reducido de machos fecunda a todas las hembras. Por lo general, la fecundación viene luego de alguna especie de concurso entre los machos, en el que puede haber ostentación de fuertes sonidos o colores vistosos, gestos amenazantes o combates reales (Fig. 2-6).

En muchas especies animales el apareamiento no es aleatorio porque uno de los sexos, normalmente la hembra, gobierna la selección de pareja y es muy exigente respecto a los requisitos que debe cubrir su pareja reproductiva. Los ma-

Figura 2-5 Apareamiento concordante, no aleatorio, entre los gansos de las nieves
Algunos gansos de las nieves tienen plumaje blanco y otros, plumaje azul oscuro. Estos gansos tienden a aparearse preferentemente con un ave de su mismo color.

Figura 2-6 La competencia entre machos favorece el apareamiento no aleatorio
Dos gacelas Thomson luchan entrelazando sus cuernos. En muchas especies, los perdedores de estos enfrentamientos tienen pocas posibilidades de aparearse.

chos ostentan sus virtudes, como, por ejemplo, el brillante plumaje del pavo real (Fig. 2-7) o el rico territorio de un ave canora. La hembra evalúa a los machos y elige su pareja. Examinaremos con más detenimiento este fenómeno más adelante en este capítulo.

No todos los genotipos son igualmente adaptables

Para que haya equilibrio genético es necesario que todos los genotipos sean igualmente adaptables; es decir, que ningún genotipo tenga ventaja sobre los otros. Quizá sea cierto que algunos alelos son neutros en términos de adaptación, de tal manera que los organismos que posean cualesquiera de varios alelos tienen las mismas probabilidades de sobrevivir y reproducirse. Sin embargo, evidentemente no es este el caso de todos los alelos en todos los ambientes. Siempre que un alelo confiere, en palabras de Alfred Russel Wallace, "alguna leve superioridad", la selección natural favorecerá el éxito reproductivo de los individuos que lo poseen. Quizá la mejor manera de ilustrar este fenómeno sea mediante un ejemplo.

El antibiótico penicilina se usó por primera vez de forma generalizada durante la Segunda Guerra Mundial, cuando se empleó para combatir las infecciones en los soldados heridos. Supóngase que un soldado de infantería, trasladado a un hospital de campo luego de sufrir una herida de arma de fuego en un brazo, contrae una infección por estafilococo en ese brazo. Un médico evalúa la situación y decide tratar al soldado herido con un goteo intravenoso de penicilina. Conforme el antibiótico recorre los vasos sanguíneos del soldado, millones de estafilococos mueren antes de reproducirse. Sin embargo, unas pocas bacterias tienen un alelo poco frecuente que contiene el código de una enzima que ayuda a destruir la penicilina que entra en contacto con la célula bacteriana. (Este alelo es una variante de un gen que normalente codifica una enzima que participa en la degradación de los productos residuales de la bacteria.) Los individuos que tienen este alelo poco frecuente consiguen sobrevivir y reproducirse y sus descendientes heredan el alelo destructor de penicilina. Al cabo de algunas generaciones la frecuencia del alelo destructor de penicilina se ha elevado hasta cerca del 100% y la frecuencia del alelo normal de procesamiento de residuos ha descendido casi hasta cero. Como resultado del poder destructor selectivo del antibiótico, *se ha producido una evolución en la población de estafilococos del cuerpo del soldado*. La poza génica de la población de estafilococos ha cambiado y la causa del cambio es la selección natural en forma de destrucción de las bacterias por obra de la penicilina.

Este ejemplo ilustra cuatro puntos importantes acerca de la evolución:

1. *La selección natural no provoca cambios genéticos en los individuos.* El alelo de resistencia a la penicilina surgió espontáneamente, mucho antes de que entrara una gota de penicilina en la vena del soldado. La penicilina no provocó la aparición de la resistencia; su presencia favoreció simplemente la supervivencia de los individuos con alelos destructores de penicilina en relación con los individuos con alelos de procesamiento de residuos.
2. *La selección natural actúa sobre los individuos; la evolución, en cambio, se da en las poblaciones.* El agente de se-

Figura 2-7 La vistosa cola del pavo real macho ha evolucionado por selección sexual
Si las hembras son exigentes para decidir con cuál macho se aparearán, tenderán a favorecer a los machos con colas algo más largas o más llenas de colorido. Sus hijos heredarían entonces colas más largas y más llenas de colorido que el promedio. Si las hembras de la siguiente generación también prefieren las colas largas y más colorido, el ciclo se mantiene. Dado un número suficiente de ciclos de selectividad por parte de la hembra, la escena que aquí se muestra se convertirá en norma de la especie.

Conservación de la Tierra

Especies en peligro de extinción: Pozas de genes (gene pools) a charcos

Desde que se aprobó la "Ley sobre especies en peligro de extinción" en 1973, Estados Unidos se ha impuesto la directriz oficial de proteger a las especies raras. De hecho, el objetivo real de la ley no es la protección, sino la recuperación; en palabras de un funcionario del Servicio de Pesca y Vida Silvestre de Estados Unidos: "La meta es *borrar* especies de la lista." Los biólogos que estudian la vida silvestre intentan establecer la magnitud que una población debe tener para que la especie ya no esté en peligro de extinción por sucesos impredecibles, por ejemplo, años de sequía o una epidemia de parásitos. Cuando una especie alcanza este tamaño crítico de población, desde el punto de vista jurídico ya no está "amenazada" por una posible extinción.

¿Asegura realmente una población "suficientemente grande" (que no deja de ser pequeña desde una perspectiva histórica) la supervivencia de una especie? Con base en nuestro estudio de la deriva genética y de los cuellos de botella poblacionales, cabe pensar que la respuesta es negativa. Si la población de una especie se ha visto reducida hasta el punto de ser declarada especie en peligro de extinción, entonces probablemente ha perdido gran parte de su diversidad genética. Como acertadamente lo ha expresado el ecologista Thomas Foose, la pérdida de hábitats y la consecuente reducción del tamaño de la población significa que "las pozas de genes se están convirtiendo en charcos de genes". Incluso si la especie se recupera en términos de número, se ha perdido la variedad de su poza génica original. Cuando las fuerzas de selección natural cambien en algún momento futuro, quizá la especie no cuente con la variabilidad genética necesaria para producir individuos adaptados al nuevo ambiente, en cuyo caso podría extinguirse.

¿Qué se puede hacer? La solución óptima, por supuesto, es dejar suficientes hábitats de diversos tipos para que la especie nunca llegue a estar en peligro, para empezar. Sin embargo, la población humana ha crecido a tal grado y se ha apropiado de tantos recursos del planeta, que esta solución no es posible en muchos lugares (Fig. E2-1). En el caso de muchas especies, la única solución radica en preservar el hábitat suficiente con el fin de que la población restante sea lo bastante grande para conservar la totalidad o la mayor parte de la diversidad genética de la especie. Si hemos de ser los guardianes del planeta, y no simplemente sus consumidores finales, entonces la protección de otras formas de vida y de su patrimonio genético deberá ser nuestra responsabilidad permanente.

Figura E2-1 Amenazados por la destrucción de su hábitat
Este orangután y su cría, se cuentan entre las innumerables especies cuya supervivencia futura está amenazada por la destrucción de su hábitat.

lección natural, que en este caso es la penicilina, actuó sobre estafilococos individuales. En consecuencia, unos individuos se reprodujeron y otros no. Sin embargo, fue la población en conjunto la que evolucionó conforme sus frecuencias de alelos cambiaron.

3. *La evolución es un cambio en la frecuencia de alelos de una población, debido al desigual éxito reproductivo de los organismos que tienen alelos diferentes*. En términos evolutivos, la **eficacia biológica** de un organismo se mide por su éxito reproductivo: en nuestro ejemplo, la eficacia biológica de las bacterias resistentes a la penicilina fue mayor que la de las bacterias normales, porque las bacterias resistentes tuvieron un número mayor de descendientes viables.
4. *Los cambios evolutivos no son "buenos" ni "progresistas" en algún sentido absoluto*. Los alelos de resistencia fueron favorecidos únicamente debido la presencia de penicilina en el cuerpo de este soldado en particular; en otro ambiente, la resistencia podría muy bien haber puesto a sus portadores en desventaja respecto a otras bacterias capaces de procesar residuos con más eficacia.

La selección natural no es la *única* fuerza evolutiva. Como hemos visto, la mutación aporta una variabilidad inicial de características hereditarias. Los efectos fortuitos de la deriva genética pueden cambiar las frecuencias de alelos, incluso hasta dar origen a especies nuevas. Además, los biólogos evolucionistas comienzan apenas a apreciar el poder de las catástrofes aleatorias para moldear la historia de la vida en la Tierra: acontecimientos enormemente destructivos que llegan a exterminar por igual especies florecientes y especies con dificultades para sobrevivir. Con todo, es la selección natural lo que da forma a la evolución de las poblaciones a medida que éstas se adaptan a un entorno cambiante. Es por ello que examinaremos los mecanismos de selección natural con algún detenimiento.

3 ¿Cómo funciona la selección natural?

Para casi todo el mundo, las palabras **selección natural** son sinónimo de la frase "supervivencia del más apto". La selección natural evoca imágenes de lobos que persiguen caribúes, de leones que gruñen de manera amenazadora al competir por el cadáver de una cebra. Sin embargo, la selección natural no tiene que ver sólo con la *supervivencia*, sino además con la *reproducción*. Es indudable que, para que un organismo se reproduzca, debe sobrevivir el tiempo necesario para ello. En ciertos casos, también es cierto que un organismo de vida más larga tiene más posibilidades de reproducirse. Pero ningún organismo vive para siempre y el único medio para que sus genes persistan en el futuro es una reproducción satisfactoria. Cuando un organismo que no se ha reproducido muere, sus genes mueren con él. El organismo que se reproduce continúa viviendo, en cierto sentido, en los genes que ha transmitido a su progenie. Por consiguiente, y pese a que los biólogos evolucionistas suelen hablar de supervivencia, en parte porque es más fácil medir la supervivencia que la reproducción, la selección natural es en realidad una cuestión de **reproducción diferencial**. Los individuos que tienen ciertos alelos dejan más descendientes (los que heredan esos alelos) que otros individuos con alelos diferentes.

La selección natural actúa sobre el fenotipo, que es un reflejo del genotipo que le da origen

Aunque hemos definido la evolución en términos de cambios en la composición genética de una población, es importante reconocer que la selección natural no actúa directamente sobre el genotipo de organismos individuales. Más bien, la selección natural actúa sobre el fenotipo, esto es, sobre la estructura y comportamiento reales que exhiben los miembros de una población. La selección de fenotipos, sin embargo, influye inevitablemente en los genotipos presentes en una población porque existe un estrecho vínculo entre los fenotipos y los genotipos. Por ejemplo, sabemos que en la altura de una planta de chícharo influyen fuertemente los alelos de ciertos genes de la planta. Si una población de plantas de chícharo encontrase condiciones ambientales favorables para las plantas más altas, entonces éstas dejarían más descendientes. Estos descendientes tendrían los alelos que contribuyen a la altura de sus progenitores. Por tanto, si la selección natural favorece un fenotipo específico, también favorecerá necesariamente el genotipo que le da origen.

La selección natural influye en las poblaciones de tres modos principales

Los biólogos reconocen tres categorías principales de selección natural con base en su efecto sobre la población al paso del tiempo (Fig. 2-8):

1. La **selección direccional** favorece a los individuos que poseen valores de una característica en un extremo del intervalo de distribución de una característica específica, y ejerce una selección desfavorable con los individuos promedio y con los individuos situados en el extremo opuesto de la distribución. Por ejemplo, una selección direccional puede favorecer el tamaño pequeño y ejercer una selección desfavorable con los individuos de tamaño medio y grande de una población.
2. La **selección estabilizante** favorece a los individuos que poseen un valor promedio de una característica (por ejemplo: tamaño corporal medio) y ejerce una selección desfavorable con los individuos que presentan valores extremos.
3. La **selección disociadora** favorece a los individuos que poseen valores relativamente extremos de una característica a expensas de los individuos con valores promedio. La selección disociadora favorece a los organismos situados en ambos extremos de la distribución de la característica (por ejemplo: tamaño corporal grande y tamaño corporal pequeño).

La selección direccional desplaza las características en una dirección específica

Si las condiciones ambientales cambian de forma consistente —por ejemplo, si el clima se hace más frío— entonces la especie evolucionará probablemente en una dirección definida como respuesta —por ejemplo, con individuos de pelaje más espeso—. La evolución de un cuello más largo en la jirafa se debe casi seguramente a una selección direccional (Fig. 2-8a). Los antepasados de la jirafa que tenían el cuello más largo conseguían más alimento y, por tanto, se reproducían más prolíficamente que sus contemporáneos de cuello más corto. La resistencia de las bacterias a los antibióticos es otro ejemplo de selección direccional.

La selección estabilizante actúa contra los individuos que se desvían demasiado del promedio

La selección direccional no puede continuar indefinidamente. ¿Qué ocurre una vez que una especie se ha adaptado satisfactoriamente a un medio determinado? Si el ambiente no cambia, entonces la mayor parte de las variantes que aparecen debido a nuevas mutaciones o recombinaciones de alelos antiguos durante la reproducción sexual serán perjudiciales. En consecuencia, la especie sufrirá normalmente una selección estabilizante, que favorece la supervivencia y reproducción de los individuos "promedio" (Fig. 2-8b). La selección estabilizante se presenta por lo común cuando una característica individual se encuentra sometida a presiones ambientales opuestas provenientes de dos fuentes diferentes. El biólogo M.K. Hecht, por ejemplo, estudió las lagartijas del género *Aristelliger* y encontró que las lagartijas pequeñas tenían dificultad para defender su territorio, pero las grandes eran presa más fácil de los búhos. Por tanto, las lagartijas *Aristelliger* sufren una selección estabilizante que favorece un tamaño corporal "promedio".

Se supone en general, aunque es algo difícil de demostrar, que muchas características están sometidas a una selección estabilizante. Ya hemos mencionado varios casos. Aunque la longitud de las patas y el cuello de las jirafas se debe probablemente a una selección direccional para alimentarse de las hojas altas de los árboles, es casi seguro que ahora se encuentra sometida a una selección direccional, como una solución intermedia entre la ventaja de alcanzar hojas más altas para alimentarse y la desventaja de ser vulnerable al beber agua (Fig. 2-9). De modo análogo, es probable que la elección de pareja haya motivado la evolución de complejas exhibicio-

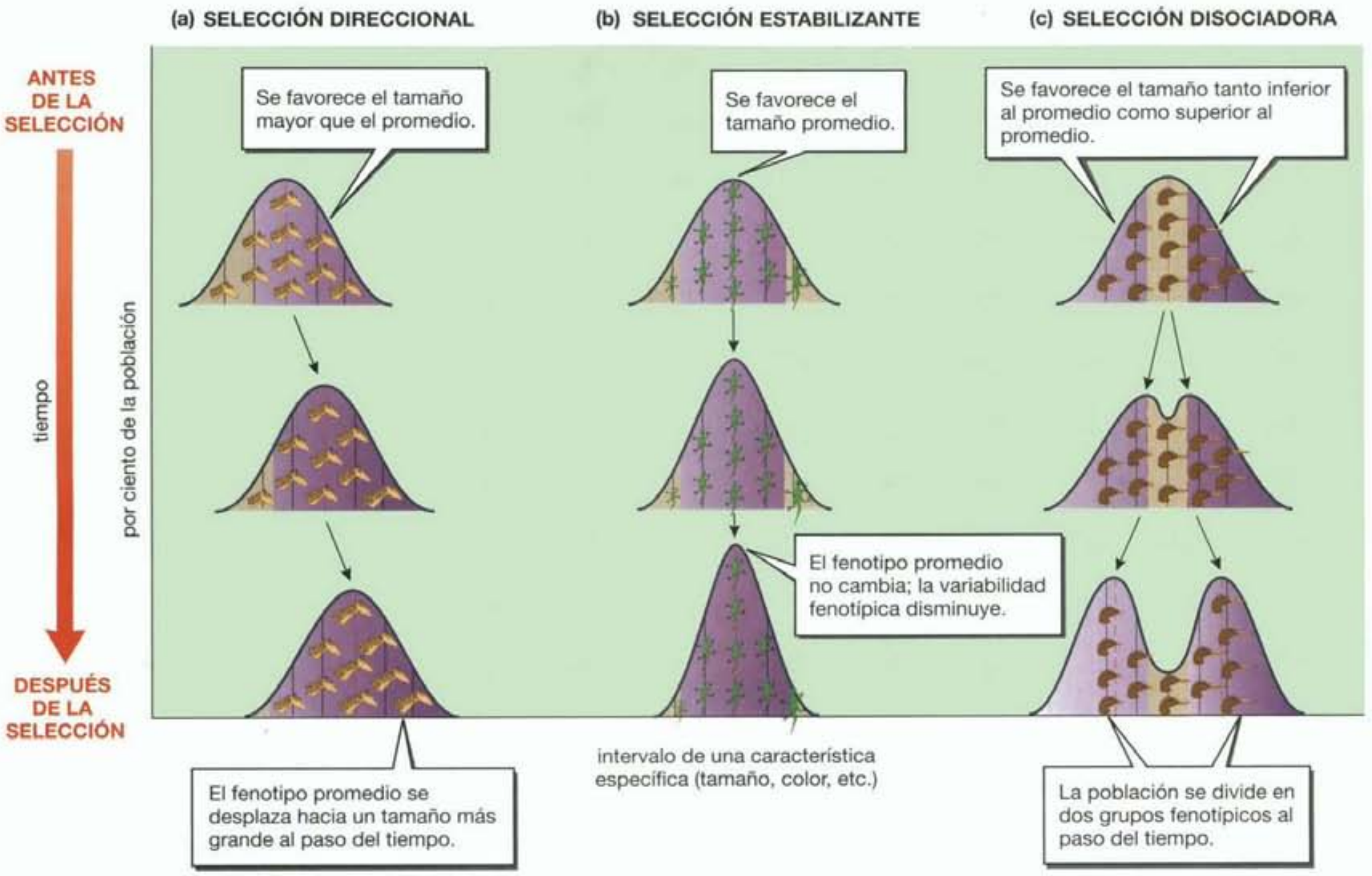
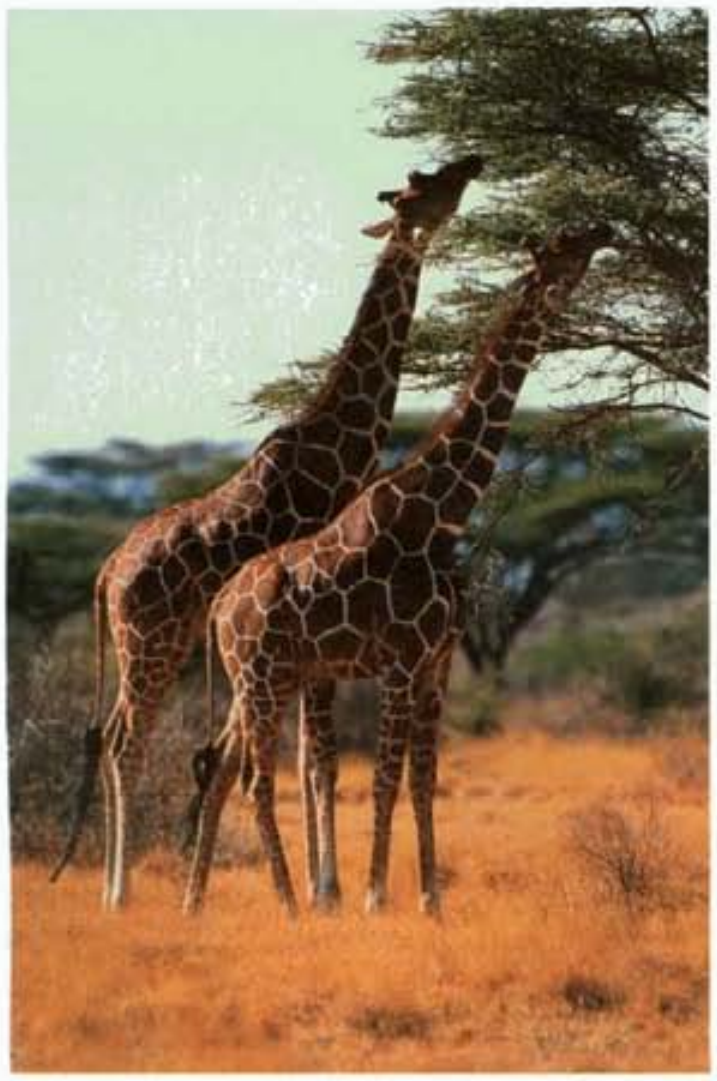


Figura 2-8 Tres modos de influencia de la selección natural en una población al paso del tiempo
Ilustración gráfica de tres formas en que la selección natural, ejercida sobre una distribución normal de fenotipos (el tamaño en estos ejemplos), influye en una población al paso del tiempo. En todas las gráficas, las áreas de color beige representan individuos sobre los que la selección actúa desfavorablemente, es decir, que no se reproducen con tanto éxito como los individuos de las zonas color púrpura.



(a)

(b)

Figura 2-9 Solución intermedia ante presiones ambientales opuestas
(a) El cuello y las patas largas de las jirafas representan una decidida ventaja para alimentarse de las hojas de acacia de las ramas altas. ***(b)*** Pero una jirafa debe colocarse en una posición sumamente incómoda y vulnerable para beber agua. Es así que las necesidades de alimentación y bebida imponen presiones ambientales opuestas sobre la longitud del cuello y las patas.

nes sexuales en muchas aves, pero ahora la mayor vulnerabilidad ante los depredadores ejerce quizá una selección estabilizante. Si la cola de un pavo real llegase a ser tan larga que el ave fuera incapaz de volar, entonces es probable que no sobreviviese el tiempo suficiente para cortejar a una hembra, con su vistosa cola.

Las presiones ambientales opuestas pueden dar origen a un **polimorfismo equilibrado**, en el que dos o más alelos de un gen se conservan en una población porque a cada uno lo favorece una fuerza ambiental diferente. Esto es lo que parece haber ocurrido con los alelos de la hemoglobina de los nativos de África. Las moléculas de hemoglobina de las personas que son homocigóticas respecto a la anemia de células falciformes (las que tienen dos alelos de hemoglobina defectuosa) se aglomeran en largas cadenas y deforman y debilitan los eritrocitos. Esta deformación provoca anemia grave y es potencialmente mortal. Antes del advenimiento de la medicina moderna, las personas homocigóticas respecto a la anemia de células falciformes estaban sujetas a una fuerte selección en su contra. Los heterocigotos, que tienen un alelo de hemoglobina defectuosa y un alelo de hemoglobina normal, sufren sólo de una anemia leve, aunque pueden experimentar efectos adversos durante un ejercicio extenuante. En estas circunstancias, cabría pensar que la selección natural eliminaría el alelo de células falciformes.

Lejos de quedar eliminado, sin embargo, el alelo de células falciformes está presente en casi la mitad de los habitantes de ciertas regiones de África. Esta distribución parece ser consecuencia de los efectos compensadores de la anemia y la malaria, una enfermedad que en el pasado provocaba altas tasas de mortalidad en África ecuatorial. Los parásitos causantes de la malaria se multiplican rápidamente dentro de los glóbulos rojos de los individuos homocigóticos normales. Antes del descubrimiento de tratamientos médicos eficaces, era común que los homocigotos normales falleciesen de malaria. Los heterocigotos, sin embargo, gozan de cierta protección contra la malaria. En el interior de los eritrocitos de un heterocigoto, los parásitos de malaria consumen el oxígeno, con lo cual provocan que la hemoglobina de células falciformes se aglutine y las células adquieran forma de hoz. Las células falciformes infectadas son destruidas por el bazo antes que los parásitos completen su desarrollo. Los heterocigotos, por consiguiente, padecen una anemia leve, pero no sucumben a la malaria.

Durante la evolución de las poblaciones africanas, los heterocigotos sobrevivieron mejor que uno u otro tipo de homocigotos y se reprodujeron con más éxito. En consecuencia, se han conservado tanto el alelo de hemoglobina normal como el de células falciformes (Fig. 2-10).

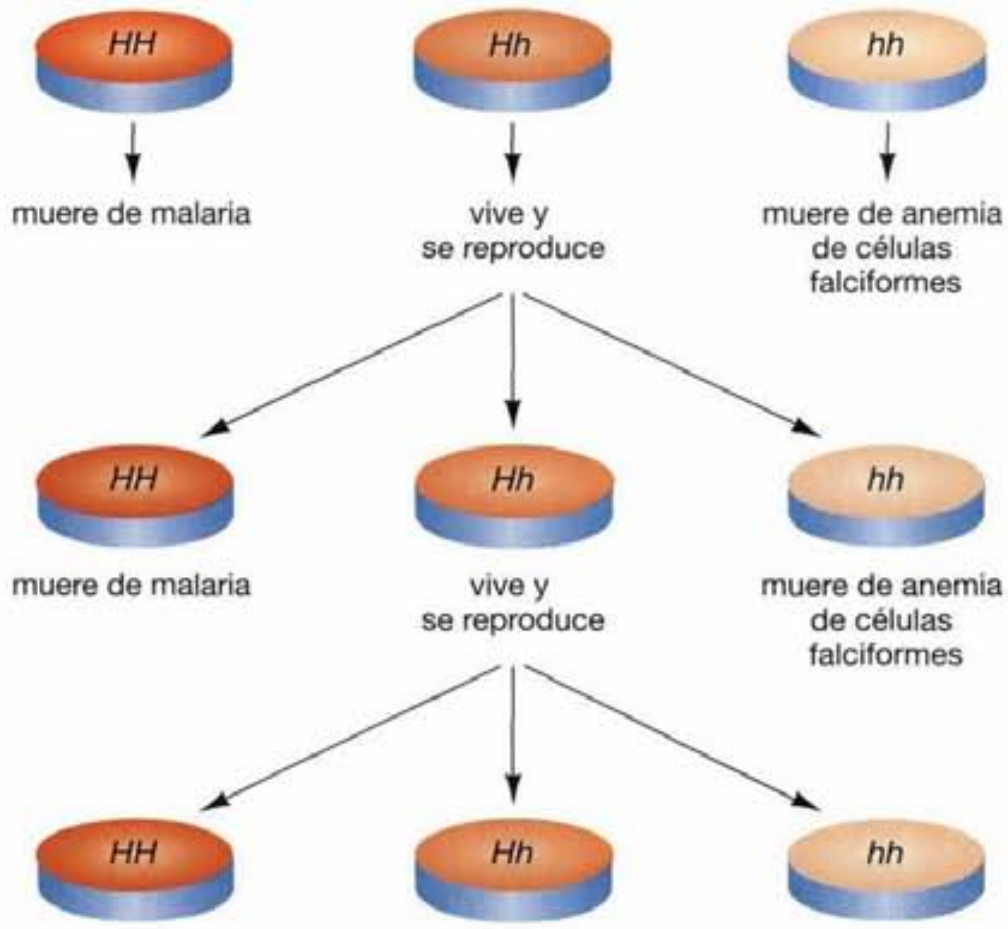


Figura 2-10 La selección estabilizante produce un polimorfismo equilibrado
Presiones ambientales opuestas pueden conservar dos o más alelos, cada uno productor de un fenotipo diferente, en una población. Los alelos de la hemoglobina normal (*H*) y de células falciformes (*h*) se conservan por selección desfavorable hacia ambos homocigotos. Los heterocigotos (*Hh*) son los que más se reproducen y por ello conservan ambos alelos en la población.

La selección disociadora adapta a los individuos de una población a hábitats diferentes

Puede haber selección disociadora (Fig. 2-8c) cuando una población ocupa una región que ofrece tipos diferentes de recursos utilizables por la especie. En esta situación, diferentes características favorecen la adaptación de los individuos al uso de cada tipo de recurso. Por ejemplo, los pinzones cascanueces de vientre negro individuales (unos pequeños pájaros comedores de semillas de los bosques africanos) tienen picos de dos tamaños. Un pájaro puede tener el pico grande o bien pequeño, pero muy pocos de ellos tienen el pico de tamaño mediano. La fuente de alimentación de la especie incluye tanto semillas duras como blandas y cada pájaro parece especializarse en comer un solo tipo de semilla. Para cascar las semillas duras se necesita un pico grande y robusto. En cambio, un pico más pequeño y puntiagudo es al parecer una herramienta más eficiente para alimentarse de semillas blandas. Los individuos con pico de tamaño intermedio tienen una tasa de supervivencia menor que la de los individuos con pico grande o pequeño. La selección disociadora de los pinzones cascanueces de vientre negro favorece, por tanto, a los pájaros de pico tanto grande como a los de pico pequeño, pero no a los de pico de tamaño mediano.

Diversos procesos dan lugar a la selección natural

Como hemos visto, la selección natural no es otra cosa que el simple hecho de que ciertos fenotipos se reproducen con más éxito que otros. Lo que hace de este sencillo proceso un poderoso agente de cambio es el hecho de que sólo los "mejores" fenotipos transmiten características a las generaciones subsiguientes. Pero, ¿qué es lo que hace de un fenotipo "el mejor"? Los fenotipos exitosos son los que poseen las mejores *adaptaciones* a su medio específico. Las **adaptaciones** son las características que ayudan al individuo a sobrevivir y reproducirse en un ambiente que comprende no sólo factores físicos, sino además los otros organismos con los que el individuo interactúa. Entre estos otros organismos hay depredadores, presas y competidores de la misma especie.

El componente inanimado (*abiótico*) del ambiente incluye factores como el clima, la disponibilidad de agua y los minerales del suelo. El ambiente abiótico establece las ne-

cesidades "básicas" que un organismo debe poseer para sobrevivir y reproducirse. Sin embargo, muchas de las adaptaciones que vemos en los organismos modernos han surgido en virtud de sus interacciones con otros organismos: el componente animado (*biótico*) del ambiente. Como Darwin escribió: "La estructura de todo ser orgánico está relacionada... con la de todos los demás seres orgánicos con los que compite por alimento o residencia, o de los que debe escapar, o que son sus presas." Un ejemplo sencillo ilustra este concepto.

Una planta de pasto de la pradera brota en una pequeña porción de tierra de las llanuras orientales de Wyoming. Sus raíces deben poder absorber el agua y los minerales que necesita para crecer y reproducirse y en esa medida debe hallarse adaptada a su ambiente abiótico. Incluso en las secas praderas de Wyoming, este requisito es relativamente trivial siempre y cuando la planta esté sola y protegida en su metro cuadrado de suelo. Sin embargo, la realidad es que muchas otras plantas —otros pastos, arbustos de artemisa y flores silvestres anuales— brotan asimismo en esa misma porción de tierra. Para que nuestro pasto de la pradera sobreviva, debe competir por los recursos con las demás plantas. Sus largas y profundas raíces y sus eficientes procesos de absorción de minerales han evolucionado, no tanto porque las llanuras son áridas, sino porque debe compartir las secas praderas con otras plantas. Además, el ganado (en el pasado, los bisontes) pastan en las praderas. El pasto de la pradera es sumamente tenaz, pues contiene compuestos de sílice (vidrio) que refuerzan las hojas y esta adaptación desalienta el pastoreo. A lo largo de los milenios, las plantas más tenaces eran más difíciles de comer, por lo que sobrevivían mejor y se reproducían más que las plantas menos tenaces: otra adaptación al ambiente biótico.

La competencia por recursos escasos favorece a los individuos mejor adaptados

Uno de los agentes principales de selección natural en el ambiente biótico es la **competencia** con otros miembros de la misma especie. Como escribió Darwin en *El origen de las especies*: "La lucha será invariablemente más severa entre los individuos de la misma especie, pues frecuentan los mismos distritos, necesitan el mismo alimento y están expuestos a los mismos peligros." En otras palabras, ningún organismo en competencia tiene necesidades tan similares para sobrevivir que otro miembro de la misma especie. Por ejemplo, tanto el pinzón lapislázuli como el azulejo occidental son de colores azul, rojo y blanco brillantes, y ambos anidan y crían a sus pequeños en las estribaciones de las Montañas Rocosas en el verano; pero no compiten mucho uno con otro, porque comen alimentos diferentes: los azulejos atrapan principalmente insectos, en tanto que los tomaguines se especializan en comer semillas. Cada mosquito que un azulejo se come afecta muy poco a un tomaguín, pero dificulta a los demás azulejos encontrar suficiente comida.

También ocurre que diferentes especies compiten por los mismos recursos, aunque, en general, lo hacen en menor medida que los individuos de una misma especie. Como veremos más extensamente en el capítulo 15, el hecho de que una parcela específica de pradera esté cubierta de pasto, artemisa o árboles está determinado, al menos en parte, por la competencia entre estas plantas por la escasa humedad del suelo.

Durante la depredación, tanto el depredador como la presa actúan como agentes de selección

Cuando dos especies interactúan extensamente, cada una ejerce fuertes presiones selectivas sobre la otra. Cuando una adquiere por evolución una nueva característica o modifica una que ya poseía, por lo general la otra evoluciona hacia nuevas adaptaciones como respuesta. Como la Reina Roja le dijo a Alicia en *A través del espejo*, de Lewis Carroll: "Aquí, como ves, se necesita correr lo más posible para seguir en el mismo lugar." Esta retroalimentación constante y mutua entre dos especies recibe el nombre de **coevolución**. Quizá la forma más conocida de coevolución es la que se encuentra en las relaciones *depredador-presa*.

Aunque por lo común pensamos que la conducta predatoria consiste en que un animal haga presa de otro, la **depredación** incluye toda situación en la que un organismo se alimenta de otro. En ciertos casos, la coevolución entre los *depredadores* (los que comen) y las *presas* (los que son comidos) es una especie de "carrera armamentista biológica", en la que cada bando alcanza adaptaciones nuevas por evolución, en respuesta a las "escaladas" del otro. Darwin utilizó el ejemplo de los lobos y los ciervos: la depredación por parte de los lobos ejerce una selección desfavorable para los ciervos lentos o descuidados, con lo cual quedan los ciervos más veloces y alertas para reproducirse y perpetuar la especie. A su vez, los ciervos alertas y veloces ejercen una selección desfavorable para los lobos lentos y torpes, porque estos depredadores no consiguen suficiente alimento.

La simbiosis da origen a adaptaciones que permiten vivir en asociación íntima con otra especie

El término **simbiosis** describe una relación en la que individuos de especies diferentes viven en contacto directo unos con otros durante periodos prolongados de interacción íntima. La simbiosis engloba varias clases de relaciones ecológicas que incluyen el *parasitismo*, en el que una especie vive en una especie más grande y se alimenta a expensas de ella; el *comensalismo*, en el que una especie se beneficia y la otra no sufre daño; y el *mutualismo*, en el que ambas especies resultan beneficiadas. Los diferentes tipos de simbiosis se describen en el capítulo 15. Desde una perspectiva evolutiva, de todos los tipos de interacción biótica es la simbiosis la que da origen a las adaptaciones coevolutivas más intrincadas. En tanto que un depredador determinado hace presa habitualmente de varias especies y quizá interactúe con una especie en particular sólo de modo ocasional, por lo regular los socios de una simbiosis viven juntos prácticamente durante toda su vida. Por consiguiente, cada especie debe ajustarse continuamente a todo cambio evolutivo que sufra la otra especie.

La selección sexual favorece las características que ayudan a un organismo a aparearse

En muchas especies de animales, los machos compiten por aparearse con las hembras. Esta competencia puede asumir la forma de concursos de dominación entre machos, o bien incluir conductas o características físicas que resultan atractivas para las hembras. En este último caso, los machos compiten por la atención de las hembras mediante el canto, exhibiciones complicadas, la defensa de territorios grandes

o incluso construyendo estructuras complejas como, por ejemplo, las del ave del paraíso australiana (como veremos en el capítulo 13). Elegir un macho con un buen territorio es claramente ventajoso, porque los buenos territorios ofrecen alimento y abrigo adecuados para criar a los pequeños. Sin embargo, las hembras también suelen preferir las "modas" complicadas de sus parejas, como, por ejemplo, colores brillantes y plumas o aletas largas que quizá hagan al macho más vulnerable a la depredación. ¿Por qué? Una hipótesis que goza de aceptación es que las estructuras y colores que no tienen un claro propósito adaptativo representan en realidad para las hembras un signo externo de la aptitud de los machos. Sólo los machos vigorosos y llenos de energía sobreviven, a pesar de llevar encima una coloración llamativa o una larga cola. De forma análoga, los machos enfermos o atacados por parásitos quizá sean opacos y carentes de gracia en comparación con los machos sanos. Cualesquiera que sean los mecanismos exactos de selección, se piensa que muchas de las complejas estructuras y conductas que presentan exclusivamente los machos han evolucionado por selección, en virtud de la elección de pareja por parte de la hembra: sólo los machos vistosos transmitieron sus genes a la siguiente generación.

Tanto las estructuras llamativas y las extrañas conductas de cortejo de ciertos animales machos, como la aparente disposición de las hembras a fundar su elección de pareja en estos aspectos, con frecuencia parecen contraponerse a la supervivencia y reproducción eficientes. Como ya hemos señalado, la ornamentación exagerada puede aumentar el atractivo de los machos respecto a las hembras, pero también los hace más vulnerables a los depredadores. A Darwin le intrigó esta aparente contradicción y acuñó el término **selección sexual** para describir la clase especial de selección natural que se ejerce sobre las características que ayudan a un animal a aparearse.

La selección de linaje favorece las conductas altruistas

Se suele representar la evolución como una sangrienta y feroz lucha por la supervivencia. Sin embargo, esta imagen no describe el fenómeno en su totalidad. Si bien es cierto que las interacciones competitivas y predatorias influyen en la evolución de casi todas las especies, es posible que la selección favorezca la cooperación e incluso el autosacrificio. El término **altruismo** se refiere a toda conducta que pone en peligro a un organismo individual o reduce su éxito reproductivo, pero beneficia a otros miembros de su especie. Las conductas altruistas son comunes en el reino animal. El macho del llamado grajo de los matorrales ayuda a alimentar y defender a los polluelos de otra pareja de grajos, en vez de buscar un territorio y aparearse por su cuenta (Fig. 2-11); las abejas obreras hembras renuncian a la reproducción y dedican su vida a criar a las descendientes de la reina de la colmena; y los papiones machos jóvenes exploran los límites de la tropa, pese a que ello los pone en mayor peligro ante los leopardos.

Podría pensarse que el altruismo se contrapone a la selección natural: si el altruismo está codificado en los genes de un organismo, esos genes están en peligro cada vez que el altruista sigue una de sus valerosas conductas. Pero la selección natural puede favorecer en efecto la selección de genes altruistas si el individuo altruista ayuda a sus parientes que poseen los mismos alelos. Este caso especial de selección natural

Figura 2-11 Altruismo de un ayudante en el nido
Un grajo de los matorrales de Florida de un año de edad ayuda a alimentar y defender a sus hermanos más pequeños. El pájaro joven opta por ayudar en el nido de los padres en vez de tener su nido propio. Este aparente autosacrificio es en realidad una conducta egoísta que representa las mejores posibilidades del pájaro joven para preservar su legado evolutivo.

se conoce como **selección de linaje***, y se analiza con más detenimiento a continuación.

Conexiones evolutivas

Conoce a tus familiares: Selección de linaje y altruismo

Desde un punto de vista evolutivo, ¿cómo se explica una conducta que ayuda a otros individuos al mismo tiempo que reduce la aptitud del individuo que la ejecuta, es decir, una conducta altruista? Es indudable que, de surgir una mutación que provocase una conducta altruista y los poseedores de esa mutación muriesen o dejasen de reproducirse a causa de su autosacrificio, sus "alelos altruistas" desaparecerían de la población. Quizá ocurra así, o quizá no. Para entender la evolución del altruismo es necesario introducir un nuevo concepto: la **eficacia biológica inclusiva** de un individuo está determinada por el éxito con que ese individuo aporta sus genes a la siguiente generación. Esta aportación tiene dos componentes: (1) una aportación directa por tener descendencia *y* (2) una aportación indirecta que se consigue al ayudar a los parientes a tener más descendientes de los que de otro modo habrían podido tener.

Para comprender cómo el altruismo podría aumentar la eficacia biológica inclusiva de un individuo, consideremos el grajo de los matorrales de Florida. Los grajos de un año de edad rara vez se aparean y se reproducen. En vez de ello, estos pájaros jóvenes permanecen en el nido de sus padres y ayudan a alimentar y proteger la siguiente nidada de sus progenitores.

Los grajos añales no se reproducen durante al menos un año; algunos de ellos mueren víctimas de depredación o de

* El término "selección de linaje" también se conoce como "selección por parentesco". Ambos se usan indistintamente en los textos de Biología. (*N. de la revisora.*)

accidentes y nunca llegan a reproducirse. ¿Cómo puede tener entonces esta conducta un valor adaptativo? Todo esto tiene que ver con las opciones reproductivas de que disponen los grajos jóvenes de los matorrales de Florida. En su contexto ecológico particular, el hábitat idóneo para la reproducción es muy escaso. Estudios de largo plazo han mostrado que el grajo joven que abandona su territorio natal tiene pocas posibilidades de encontrar un territorio y criar una nidada. Pero si un pájaro joven permanece en su territorio natal, con el tiempo puede heredar el territorio o hacerse de un área pequeña para sí mismo. Es por esto que la selección ha favorecido el comportamiento de "quedarse en casa". Con todo, esto no explica por qué los pájaros que se quedan en casa emplean una energía valiosa en ayudar a criar a sus hermanos más jóvenes. Para responder *esta* pregunta es necesario recordar que, en promedio, un animal diploide que se reproduce sexualmente comparte el 50% de sus genes con cada hermano. Un grajo de los matorrales —o cualquier otro animal— está tan emparentado con sus hermanos como lo estaría con sus propias crías. Por consiguiente, si la ayuda que un grajo añal presta al nido favorece la supervivencia de un hermano que, de otro modo, no habría sobrevivido, el ayudante ha conseguido tanto, en términos de eficacia biológica, como si hubiera criado un hijo propio. Mientras que la eficacia biológica adicional (indirecta) promedio resultante de la ayuda sea mayor que la eficacia biológica (directa) promedio que se habría conseguido de un intento de reproducción independiente, el comportamiento altruista de ayuda representará el comportamiento más favorable a la adaptación. Este fenómeno, por el que los actos de un individuo aumentan el éxito reproductivo o de supervivencia de sus parientes, se conoce como *selección de linaje*.

Como este ejemplo sugiere, *la selección de linaje favorece la evolución del altruismo, si el comportamiento altruista beneficia a los parientes poseedores de los alelos que contribuyen al comportamiento altruista*. En la mayor parte de los casos, el animal no sabe si el otro tiene el alelo del altruismo. Un grajo de un año que ayudase en el nido de grajos adultos no emparentados con él, probablemente desperdiciaría su tiempo y su esfuerzo.

No es tan difícil imaginar la identificación de los parientes en el caso de los grajos y sus padres. Muchos biólogos, no obstante, plantean objeciones a la selección de linaje como explicación plausible de otros casos de comportamientos altruistas, alegando que los animales son incapaces de evaluar los grados de parentesco. Dos hallazgos parecen dar respuesta a esta objeción. El primero es que muchos grupos sociales, entre ellos las manadas de lobos y las tropas de papiones, son

Figura 2-12 Los animales caníbales no devoran a sus parientes cercanos
Los renacuajos del sapo "pata de paleta", que habitan en los agujeros de aguas de temporal del desierto de Arizona, son caníbales. Sin embargo, dejan ir a muchas de sus presas después de probarlas por un momento. Los investigadores han descubierto que los renacuajos son capaces, en efecto, de distinguir y dejar ir a sus hermanos y hermanas y que prefieren comer miembros de su propia especie que no son parientes suyos.

en realidad grupos familiares. Por tanto, un animal no tendría que identificar a sus parientes para que sus conductas altruistas los beneficiaran en grado máximo. En segundo lugar, muchos animales, como, por ejemplo, aves, monos, renacuajos (Fig. 2-12), abejas e incluso larvas tunicadas, pueden identificar efectivamente a sus parientes. Dada la posibilidad de elegir entre parientes y extraños, estos animales prefieren asociarse con sus parientes, aun cuando hayan sido separados de ellos al nacer y nunca los hayan visto. Si los animales forman selectivamente grupos emparentados, entonces es más probable que los comportamientos altruistas beneficien a los parientes. Aunque no es el único mecanismo de selección natural, la selección de linaje ha sido una poderosa fuerza ambiental en la evolución del altruismo en muchas especies, probablemente incluso en la humana.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Causa de muerte: Evolución

La evolución de la resistencia a los antibióticos en las poblaciones bacterianas es consecuencia directa de la selección natural ejercida por el uso generalizado de medicamentos antibióticos. Cuando se introduce por primera vez un antibiótico nuevo, mata la inmensa mayoría de las bacterias expuestas a él. Sin embargo, entre las células bacterianas sobrevivientes puede haber individuos cuyo genoma incluya un gen mutante que confiera resistencia. Como lo entendió Darwin, los individuos que tienen el gen de la resistencia dejan tras de sí una fracción desproporcionadamente grande de descendientes que heredan el gen. Si el medio contiene constantemente un antibiótico, las bacterias que tienen el gen de la resistencia terminarán por predominar. Debido a que las bacterias se reproducen con gran rapidez y tienen tasas relativamente altas de mutación, el cambio evolutivo que da origen a poblaciones resistentes suele ser rápido.

Hemos acelerado el ritmo de evolución de la resistencia a los antibióticos al introducir cantidades masivas de éstos en el ambiente de las bacterias. Cada año, los médicos estadounidenses prescriben más de 100 millones de tratamientos con antibióticos; los Centros para el Control de las Enfermedades estiman que alrededor de la mitad de estos tratamientos son innecesarios. Otros 9 millones de kilogramos de antibióticos se administran cada año a los animales de granja en su alimento. El uso de jabones y limpiadores bactericidas ha llegado a ser rutinario en muchos hogares. Como resultado de esta alteración en gran escala del ambiente bacteriano, ahora se encuentran bacterias resistentes no sólo en los hospitales y en el cuerpo de las personas enfermas, sino que además están muy difundidas en nuestros alimentos y en el ambiente. El uso intensivo de antibióticos (muchos lo calificarían de uso excesivo) significa que las bacterias susceptibles están sometidas a un ataque constante y que las cepas resistentes enfrentan poca o ninguna competencia. En nuestra lucha contra las enfermedades hemos pasado por alto precipitadamente ciertos principios básicos de la biología evolutiva y ahora estamos pagando un alto precio.

¿Cómo evitar que continúe la evolución de la resistencia contra los antibióticos?

Resumen de conceptos clave

1 ¿Cuál es la relación entre las poblaciones, los genes y la evolución?

La poza génica de una población es el total de todos los alelos de todos los genes que tienen los integrantes de esa población. Las fuentes de variabilidad genética en una población son la mutación, que produce nuevos genes y alelos, y la recombinación durante la reproducción sexual. En su sentido más amplio, la evolución es un cambio en las frecuencias de alelos de la poza génica de una población, debido a que los individuos que poseen ciertos alelos se reproducen más.

Las frecuencias de alelos de una población permanecerán constantes al paso de las generaciones sólo cuando se satisfacen las condiciones siguientes: (1) no hay mutaciones; (2) no hay flujo de genes, es decir, no hay una migración neta de genes al interior o hacia afuera de la población; (3) la población es muy grande; (4) todo apareamiento es aleatorio; (5) todos los genotipos se reproducen por igual (es decir, no hay selección natural). Estas condiciones rara vez o nunca se satisfacen en la Naturaleza. Entender por qué no se satisfacen permite comprender los mecanismos de la evolución.

2 ¿A qué se debe la evolución?

1. Las mutaciones son cambios aleatorios, no dirigidos, de composición del DNA. Aunque la mayoría de las mutaciones son neutras o perjudiciales para el organismo, algunas de ellas resultan ventajosas en ciertos ambientes. Las mutaciones son poco frecuentes y modifican en escasa medida las frecuencias de alelos, pero aportan materia prima para la evolución.
2. En el flujo de genes entre poblaciones, si los alelos de un emigrante son diferentes de los que existen en la población de la que el emigrante proviene o al que migra, las frecuencias de alelos cambian.
3. En toda población ocurren sucesos fortuitos que matan a algunos individuos o impiden su reproducción. Si la población es pequeña, los sucesos fortuitos podrían eliminar un número desproporcionado de individuos poseedores de un alelo determinado, con lo cual se produciría un cambio considerable en la frecuencia de alelos de la población. Este cambio recibe el nombre de deriva genética.
4. Muchos organismos no se aparean al azar. Si sólo ciertos miembros de una población se aparean, entonces la siguiente generación de organismos de la población descenderá en su totalidad de este grupo selecto, cuyas frecuencias de alelos quizá difieran de las de la población en conjunto. El cuello de botella poblacional y el efecto fundador, dos tipos de deriva genética, ilustran las consecuencias que un tamaño de población reducido tiene en la frecuencia de alelos.
5. En la supervivencia y reproducción de los organismos influye su fenotipo. Debido a que el fenotipo depende al menos en parte del genotipo, la selección natural tiende a favorecer la reproducción de ciertos alelos a expensas de otros.

3 ¿Cómo funciona la selección natural?

La selección natural es un asunto de reproducción diferencial, esto es, desigual. Al paso del tiempo, la selección natural influye en una población de tres modos:

1. *Selección direccional*. Los individuos con características que difieren del promedio en un sentido (por ejemplo: tamaño menor) resultan favorecidos en comparación con los individuos promedio y los individuos que difieren del promedio en el sentido opuesto.
2. *Selección estabilizante*. Los individuos que presentan el "valor" promedio de una característica resultan favorecidos en comparación con los individuos con valores extremos.
3. *Selección disociadora*. Los individuos que presentan valores extremos de una característica resultan favorecidos en comparación con los individuos con valores promedio.

La selección natural es resultado de las interacciones de los organismos con las partes tanto bióticas (animadas) como abióticas (inanimadas) de su ambiente. Dentro de una especie, la selección sexual y el altruismo son dos tipos de selección natural. Cuando dos o más especies interactúan extensamente, al grado de ejercer presiones ambientales mutuas unas sobre otras durante periodos prolongados, ambas evolucionan en respuesta a esta circunstancia. Este tipo de coevolución puede ser consecuencia de cualquier tipo de relación entre los organismos, como, por ejemplo, competencia, conductas predatorias y simbiosis.

Términos clave

adaptación *p. 32*
altruismo *p. 34*
coevolución *p. 33*
competencia *p. 33*
cuello de botella poblacional *p. 26*
depredación *p. 33*
deriva genética *p. 25*
efecto fundador *p. 26*
eficacia biológica *p. 29*
eficacia biológica inclusiva *p. 34*
equilibrio genético *p. 23*
flujo de genes *p. 23*
frecuencia de alelos *p. 22*
genética poblacional *p. 22*
población *p. 22*
población en equilibrio *p. 23*
polimorfismo equilibrado *p. 32*
poza génica (*gene pool*) *p. 22*
principio de Hardy-Weinberg *p. 23*
reproducción diferencial *p. 30*
selección direccional *p. 30*
selección de linaje *p. 34*
selección disociadora *p. 30*
selección estabilizante *p. 30*
selección natural *p. 30*
selección sexual *p. 34*
simbiosis *p. 33*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *La deriva genética es un proceso* _____.
   a. aleatorio
   b. dirigido
   c. impulsado por la selección
   d. coevolutivo
   e. uniformitario

2. *La mayor parte de las 700 especies de mosca de la fruta que se encuentran en el archipiélago hawaiano están restringidas cada una a una sola isla. Una hipótesis para explicar esta distribución es que cada especie divergió luego de que un número reducido de moscas hubo colonizado una nueva isla. Este mecanismo se llama*
   a. selección sexual
   b. equilibrio genético
   c. selección disociadora
   d. efecto fundador
   e. apareamiento concordante

3. *Usted estudia el tamaño de las hojas de una población natural de plantas. La segunda estación es particularmente seca, y al año siguiente el tamaño promedio de las hojas de la población es menor que el año anterior. Pero la variación global es la misma, y el tamaño de la población no ha cambiado. Además, usted ha llevado a cabo experimentos que demuestran que las hojas pequeñas están mejor adaptadas a las condiciones de sequedad que las hojas grandes. De los fenómenos siguientes, ¿cuál es el que ocurrió?*
   a. deriva genética
   b. selección direccional
   c. selección estabilizante
   d. selección disociadora
   e. efecto fundador

4. *En nuestro tracto gastrointestinal prosperan ciertas bacterias. Esto es un ejemplo de*
   a. eficacia biológica inclusiva
   b. polimorfismo equilibrado
   c. simbiosis

5. *La evolución según Lamarck, es decir, la herencia de características adquiridas, podría ocurrir*
   a. si cada gen tuviera un solo alelo
   b. si los individuos tuvieran fenotipos diferentes
   c. si los mismos cambios ambientales que alteran el fenotipo alteraran también el genotipo
   d. si el ambiente alterara el fenotipo
   e. en ninguna de estas condiciones

6. *De las posibilidades siguientes, la mejor forma de estimar la eficacia biológica evolutiva de un organismo consiste en medir el*
   a. tamaño de sus descendientes
   b. número de huevos que produce
   c. número de huevos que produce a lo largo de su vida
   d. número de descendientes que tiene a lo largo de su vida
   e. número de descendientes que tiene a lo largo de su vida y que sobreviven hasta reproducirse

? Preguntas de repaso

1. ¿Qué es una poza génica? ¿Cómo determinaría usted las frecuencias de alelos de una poza génica?
2. Defina una *población en equilibrio*. Describa las condiciones que deben satisfacerse para que una población se mantenga en equilibrio genético.
3. ¿Cómo influye el tamaño de una población en la probabilidad de que ocurran cambios en las frecuencias de alelos únicamente por azar? ¿Pueden ocurrir cambios significativos en las frecuencias de alelos (es decir, evolución) como resultado de la deriva genética?
4. Si se midieran las frecuencias de alelos de un gen y se encontrasen diferencias considerables respecto a las proporciones que predice el principio de Hardy-Weinberg, ¿probaría esto que hay selección natural en la población objeto de es-

5. A la gente le gusta afirmar que "una proposición negativa no se puede demostrar". Estudie una vez más el experimento de la figura 2-1 y comente sobre lo que el experimento demuestra.
6. Describa las tres formas en que la selección natural influye en una población al paso del tiempo. ¿Cuál o cuáles de ellas tendrán más posibilidades de ocurrir en ambientes estables, y cuál o cuáles podrían ocurrir en ambientes que cambian con rapidez?
7. ¿Qué es la selección sexual? ¿En qué se asemeja la selección sexual a otras formas de selección natural, y en qué difiere de ellas?
8. Describa brevemente los conceptos de competencia, simbiosis y altruismo, y cite un ejemplo de cada uno.
9. Defina la *selección de linaje* y la *eficacia biológica inclusiva*. ¿Ayudan estos conceptos a explicar la evolución del altruismo?

Aplicación de conceptos

1. En Estados Unidos la estatura promedio de los seres humanos adultos ha aumentado constantemente durante varias décadas. ¿Está ocurriendo una selección direccional? ¿Qué datos justificarían su respuesta?
2. La malaria es poco frecuente en Estados Unidos. En las poblaciones de afro-estadounidenses, ¿qué prevé usted que esté ocurriendo con la frecuencia del alelo de la hemoglobina que provoca que los eritrocitos adquieran forma de hoz? ¿Cómo haría usted para averiguar si su predicción es acertada?
3. En la década de 1940 la población de grulla blanca se había reducido a menos de 50 individuos. Gracias a medidas tendientes a su conservación, ahora su número va en aumento. ¿Qué problemas evolutivos especiales enfrentan las grullas blancas ahora que han pasado por un cuello de botella poblacional?
4. En muchos países, los defensores de la Naturaleza intentan idear sistemas de parques nacionales que permitan comunicar "islas" de regiones naturales (los parques grandes) mediante "corredores" angostos de hábitat intacto. La idea es que esto permitiría a los animales y plantas migrar entre los refugios. ¿Por qué es importante esta migración?
5. Pregunta adelantada para el capítulo 3: una especie se compone de todas las poblaciones de organismos que en principio podrían cruzarse unas con otras, pero que están aisladas en términos reproductivos, respecto a (es decir, no pueden cruzarse con) otras poblaciones. Tomando los cinco supuestos del principio de Hardy-Weinberg como punto de partida, ¿qué factores serían importantes para dividir una sola especie ancestral en dos especies modernas?

Para mayor información

Allison, A.C. "Sickle Cells and Evolution." *Scientific American*, agosto de 1956. Historia de la interacción entre la anemia de células falciformes y la malaria en África.

Dawkins, R. *Climbing Mount Improbable*. Nueva York: Norton, 1966. Elocuente tributo, con dimensiones de libro, al poder de la selección natural para proyectar intrincadas adaptaciones. El capítulo sobre la evolución del ojo se ha convertido de inmediato en un clásico.

Fellman, B. "To Eat or Not to Eat." *National Wildlife*, febrero-marzo de 1995. Cómo identifican a sus parientes los animales con conductas altruistas.

Gould, S.J. "The Evolution of Life on the Earth." *Scientific American*, octubre de 1994. Importancia del azar y las catástrofes para dar forma a la vida moderna.

Levy, S.B. "The Challenge of Antibiotic Resistance." *Scientific American*, marzo de 1998. Excelente resumen de las implicaciones de la resistencia a los antibióticos para la salud pública. También se comentan algunas estrategias para aliviar el problema.

May, R.M. "The Evolution of Ecological Systems." *Scientific American*, septiembre de 1979. La coevolución explica gran parte de la estructura de las comunidades naturales de plantas y animales.

O'Brien, S.J. Wildt, D.E. y Bush, M. "The Cheetah in Peril." *Scientific American*, mayo de 1986. De acuerdo con las técnicas moleculares e inmunológicas, un cuello de botella poblacional ha reducido la variabilidad genética de los guepardos del mundo prácticamente a cero.

Ryan, M.J. "Signals, Species, and Sexual Selection." *American Scientist*, enero-febrero de 1990. Ryan explora diversos experimentos sobre selección sexual, que incluyen la base genética de las características masculinas y de la elección por parte de la hembra.

Stebbins, G.L. y Ayala, F. "The Evolution of Darwinism." *Scientific American*, julio de 1985. Síntesis de las metodologías evolutivas moleculares y clásicas.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. a 2. d 3. b 4. c 5. c 6. e

TUTOR MULTIMEDIA
Evolución de los organismos

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Causa de muerte: Evolución

Tiempo estimado: 15 minutos

La resistencia a los antibióticos está alcanzando proporciones críticas. Enfermedades que estaban prácticamente erradicadas hace sólo unos pocos años están regresando y son resistentes a todo tratamiento conocido. En este ejercicio se examina brevemente la biología básica, las repercusiones médicas y las implicaciones sociales de la resistencia bacteriana a los antibióticos.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 15 y luego Web Investigation para comenzar.

"...formas sin término, las más hermosas y maravillosas, han evolucionado y continúan evolucionando."

Charles Darwin en* El origen de las especies *(1859)

El saola, desconocido para la ciencia hasta 1992, es una de varias especies nunca antes descubiertas de las montañas de Vietnam. La peculiar colección de especies de la región surgió probablemente durante un periodo de aislamiento geográfico.

3 El origen de las especies

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Un mundo perdido

1) ¿Qué es una especie?

2) ¿Cómo se forman nuevas especies?

La especiación alopátrica se da en poblaciones separadas físicamente

La especiación simpátrica se da en poblaciones que habitan en la misma región

El cambio de una misma especie al paso del tiempo origina una "especiación" aparente en el registro fósil

Durante la radiación adaptativa, una especie da origen a muchas otras

3) ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre especies?

Los mecanismos aisladores anteriores al apareamiento impiden que especies diferentes se apareen

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento impiden la producción de descendencia vigorosa y fértil

4) ¿A qué se debe la extinción?

La distribución localizada y la especialización excesiva aumentan la vulnerabilidad de las especies ante los cambios ambientales

Las interacciones con otros organismos pueden llevar a una especie a su extinción

El cambio y la destrucción ded hábitat son las causas principales de la extinción

Conexiones evolutivas: Los científicos no ponen en duda la evolución

Otro vistazo al estudio de caso: Un mundo perdido

ESTUDIO DE CASO

Un mundo perdido

Las escarpadas laderas empapadas de lluvia de la Cordillera Annamita de Vietnam son remotas e imponentes, envueltas en neblinas tropicales que confieren un aire secreto y de misterio a las boscosas montañas. Pues sucede que este apartado reducto ocultaba en efecto una muy asombrosa y placentera sorpresa biológica: el saola, un mamífero con cuernos y pezuñas desconocido para la ciencia hasta principios de la década de 1990. El descubrimiento de una nueva especie de mamífero grande en estos tiempos tan avanzados fue una sorpresa total. Luego de siglos de exploración y explotación en todos los rincones de los bosques, desiertos y sabanas del planeta, los científicos tenían la certeza de que ninguna especie de mamífero grande quedaba por identificar. Ya en 1812, el naturalista francés Georges Cuvier escribía que "hay pocas esperanzas de descubrir nuevas especies de cuadrúpedos grandes". No obstante, el saola, de 90 centímetros de alzada hasta la cruz, con un peso de casi 90 kilogramos y cuernos negros de 50 centímetros, permaneció oculto en los bosques de la Cordillera Annamita de Vietnam hasta 1992 (aunque al parecer los miembros de las tribus locales cazaban esta criatura desde hacía algún tiempo).

A partir del descubrimiento del saola, los científicos han descrito varias especies más de mamíferos (aunque de menor tamaño), entre ellas el muntjac gigante (conocido también como ciervo ladrador) y un extraño conejo de orejas cortas y pelaje con bandas pardas. Esta andanada de descubrimientos ha puesto al descubierto las montañas vietnamitas como una especie de mundo perdido de animales. Aislados por el inhóspito terreno y las guerras que hubo en Vietnam durante el siglo XX, los animales de la cordillera Annamita permanecieron ignorados por los científicos. Ante la creciente atención científica, sin embargo, este mundo perdido queda cada día más al descubierto, y el biólogo curioso se pregunta, quizá, por qué se han concentrado esas especies encantadoramente desconocidas en este rincón del planeta en particular. Antes de ponderar con todas sus implicaciones esta pregunta, necesitamos explorar el proceso evolutivo que da origen a especies nuevas. ■

1 ¿Qué es una especie?

Antes de estudiar el origen de las especies, conviene aclarar nuestra definición del término. A lo largo de casi toda la historia de la humanidad, el concepto de "especie" no tuvo una definición adecuada. Para la mayoría de los europeos, la palabra *especie* se refería simplemente a una de las "clases" producto de la Creación bíblica. Según este punto de vista, los seres humanos no podían conocer los criterios del Creador, sino sólo tratar de distinguir entre las especies sobre la base de diferencias visibles de estructura. De hecho, *especie* significa "apariencia" en latín.

En una escala burda, es fácil distinguir las especies mediante comparaciones visuales rápidas. Por ejemplo, los pájaros cantores son claramente distintos de las águilas, las que, a su vez, son obviamente diferentes de los patos. Pero es mucho más difícil distinguir entre especies diferentes de pájaros cantores o de águilas o de patos. ¿En qué criterios se basan los científicos para hacer estas distinciones más precisas?

Hoy en día, los biólogos definen las **especies** como "grupos de poblaciones naturales que se cruzan efectiva o potencialmente, aisladas de otros grupos semejantes desde el punto de vista reproductivo". Esta definición, conocida como el *concepto de especie biológica*, tiene al menos una limitación importante: no nos ayuda a discernir las fronteras entre especies en los organismos que se reproducen asexualmente, que no pueden cruzarse. Pese a esta limitación, casi todos los biólogos aceptan el concepto de especie biológica y su énfasis en la comunidad reproductiva como criterio principal para identificar las especies de organismos que se reproducen sexualmente. (Los científicos que estudian las bacterias y otros organismos cuya reproducción es principalmente asexual deben usar otras definiciones de especie; una de estas definiciones se analiza en la p. 92.)

Los biólogos han encontrado que las diferencias de aspecto no significan en todos los casos que dos poblaciones pertenecen a especies diferentes. Por ejemplo, las guías de campo publicadas en los años setenta citaban al gorjeador de los mirtos y al gorjeador de Audubon (Fig. 3-1) como especies distintas; estos pájaros difieren en cuanto a ámbito geográfico y al color de las plumas de la garganta. En tiempos más recientes, los científicos decidieron que estos pájaros son simplemente variedades locales de la misma especie. La razón para hacerlo es que, cuando sus ámbitos se traslapan, estos gorjeadores se cruzan, y las crías son tan vigorosas y fértiles como sus progenitores.

2 ¿Cómo se forman nuevas especies?

Pese a su exhaustiva exploración del proceso de selección natural, Darwin nunca propuso un mecanismo completo de **especiación**, esto es, del proceso de formación de nuevas especies. Un científico que desempeñó un importante papel en la descripción del proceso de especiación fue Ernst Mayr de la Universidad de Harvard, ornitólogo (especialista en aves) y figura central de la historia de la biología evolucionista. Mayr ideó la definición de especie antes citada y también fue de los primeros en reconocer que la especiación depende de dos factores: (1) el aislamiento y (2) la divergencia genética de dos poblaciones.

1. *Aislamiento de las poblaciones*. Para que dos poblaciones lleguen a ser distintas en la medida suficiente para que su cruza sea difícil o imposible, debe haber relativamente poco flujo (migración) de genes entre ellas. Si el flujo de genes es considerable, entonces los cambios genéticos que sufra una población pronto se difundirán en la otra.
2. *Divergencia genética*. No basta con que dos poblaciones estén simplemente aisladas. Se convertirán en especies separadas sólo si, durante el periodo de aislamiento, adquieren por evolución diferencias genéticas suficientemente

(a) (b)

Figura 3-1 La cruza desdibuja la distinción entre especies
(a) El gorjeador de los mirtos y ***(b)*** el gorjeador de Audubon se consideraban en el pasado como dos especies diferentes, pero ahora se piensa que son simplemente variedades locales de una especie muy extendida.

grandes. Las diferencias deben ser de tal magnitud que, si las poblaciones aisladas se encontrasen de nuevo, ya no podríaf cruzarse ni tener descendientes vigorosos y fértiles. Si las poblaciones aisladas son pequeñas, los sucesos fortuitos pueden generar diferencias genéticas importantes por deriva genética (véase el capítulo 2). En las poblaciones tanto pequeñas como grandes, las diferentes presiones ambientales de los ambientes individuales pueden favorecer la evolución de considerables diferencias genéticas.

Rara vez se ha observado la especiación en el medio silvestre (a excepción de la especiación "instantánea" de plantas por *poliploidía*, fenómeno que se describe más adelante en este capítulo). No obstante, los biólogos evolucionistas han ideado mecanismos hipotéticos del origen de especies nuevas sobre la base de una síntesis de teorías, observaciones y experimentos. Estos mecanismos se agrupan en dos categorías amplias: (1) la **especiación alopátrica**, en la que dos poblaciones están separadas geográficamente una de la otra, y (2) la **especiación simpátrica**, en la que dos poblaciones comparten la misma región geográfica (Fig. 3-2).

A primera vista, se podría pensar que la especiación simpátrica viola nuestro primer principio de especiación, el aislamiento de las poblaciones, porque las poblaciones que sufren especiación habitan en la misma localidad. Sin embargo, lo que resulta crucial para la especiación es el *aislamiento respecto al flujo de genes*. Aunque la forma más común de este tipo de aislamiento es la que impone una barrera física, como un río, por ejemplo, dos poblaciones que habitan en la misma región también pueden experimentar una restricción al flujo de genes si ocupan hábitats diferentes dentro de la región (por ejemplo, pantanos en vez de bosques) o si se reproducen en periodos diferentes que no se traslapen. Por tanto, el principio sigue siendo válido: *el aislamiento respecto al flujo de genes es la clave tanto de la especiación alopátrica como de la especiación simpátrica.*

La especiación alopátrica se da en poblaciones separadas físicamente

La especiación *alopátrica* ocurre cuando partes diferentes de una población quedan separadas físicamente por una barrera infranqueable. Podría haber separación física, por ejemplo, si algunos integrantes de una población terrestre son arrastrados, nadan o vuelan hacia una isla oceánica remota. Las poblaciones de organismos acuáticos podrían dividirse cuando procesos geológicos como la acción volcánica o la deriva continental crean nuevas barreras terrestres que subdividen mares o lagos que solían ser continuos. El cambio geológico también puede dividir poblaciones terrestres (Fig. 3-3). Partes de una población pueden quedar varadas en zonas de un hábitat idóneo aisladas debido a cambios climáticos. Podemos imaginar sin duda innumerables situaciones capaces de dar origen a la subdivisión geográfica de una población.

Si dos o más poblaciones quedan *geográficamente aisladas* por la razón que sea, poca o ninguna migración (y, por tanto, poco o ningún flujo de genes; véase el capítulo 2) puede haber entre ellas. Si las presiones de selección natural difieren en las diversas localidades, entonces puede ocurrir que las poblaciones acumulen diferencias genéticas. Por otra parte, surgen diferencias genéticas cuando una o más de las poblaciones separadas son lo suficientemente pequeñas para que haya deriva genética, lo cual resulta especialmente probable a consecuencia de un acontecimiento fundador (en el que unos pocos individuos quedan aislados del agrupamiento principal de la especie). En uno u otro caso, con el tiempo las diferencias genéticas entre las poblaciones separadas pueden llegar a ser lo bastante grandes para imposibilitar su cruza. En ese punto, las dos poblaciones se habrán convertido en especies diferentes. Casi todos los biólogos evolucionistas consideran que el aislamiento geográfico, seguido de especiación alopátrica, ha sido la fuente más común de especies nuevas, en especial entre los animales.

La especiación simpátrica se da en poblaciones que habitan en la misma región

La especiación *simpátrica* es la que se presenta en una sola región geográfica. Este tipo de especiación, al igual que la alopátrica, requiere un flujo de genes limitado. Son dos los mecanismos probables por los que se reduce el flujo de genes de una población individual en una región determinada: (1) el aislamiento ecológico y (2) las aberraciones cromosómicas.

El aislamiento ecológico restringe poblaciones diferentes a hábitats distintos dentro de una misma región

Si la misma región geográfica contiene dos tipos distintos de hábitats (por ejemplo: diferentes fuentes de alimentación, lugares para anidar, etcétera), los diferentes miembros de una misma especie pueden comenzar a especializarse en uno u otro hábitat. En las condiciones apropiadas, la selección natural con base en la especialización en hábitats puede provocar la separación de una sola especie original en dos especies. Una división de este tipo parece estar ocurriendo ante la mirada de los biólogos, por así decirlo, en el caso de la mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella* (Fig. 3-4).

La *Rhagoletis* es un parásito del espino americano. Esta mosca deposita sus huevecillos en el fruto del espino; cuando las larvas salen, se comen el fruto. Hace alrededor de 150 años, unos entomólogos (científicos que estudian los insectos) advirtieron que la *Rhagoletis* había comenzado a infestar manzanos, introducidos en Estados Unidos provenientes de Europa. Hoy en día parece ser que la *Rhagoletis* se está dividiendo en dos especies, una que se cría en las manzanas y otra que prefiere los espinos. Existen diferencias genéticas considerables entre los dos grupos. Al menos algunas de estas diferencias, como las que influyen en el tiempo necesario para que surjan las moscas adultas, son importantes para la supervivencia en una planta huésped específica.

Las dos clases de moscas se convertirán en dos especies sólo si conservan su separación reproductiva. Es común que los manzanos y los espinos estén muy próximos, y las moscas, al fin y al cabo, pueden volar. Así pues, ¿por qué no se cruzan las moscas de los manzanos y las moscas de los espinos y anulan así toda diferencia genética incipiente? En primer lugar, las moscas hembras depositan habitualmente sus huevecillos en el mismo tipo de fruto en el que se desarrollaron. Los machos también tienden a posarse en el mismo tipo de fruto en el que se criaron. Por consiguiente, los machos que prefieren las manzanas se encuentran con hembras que gustan de las

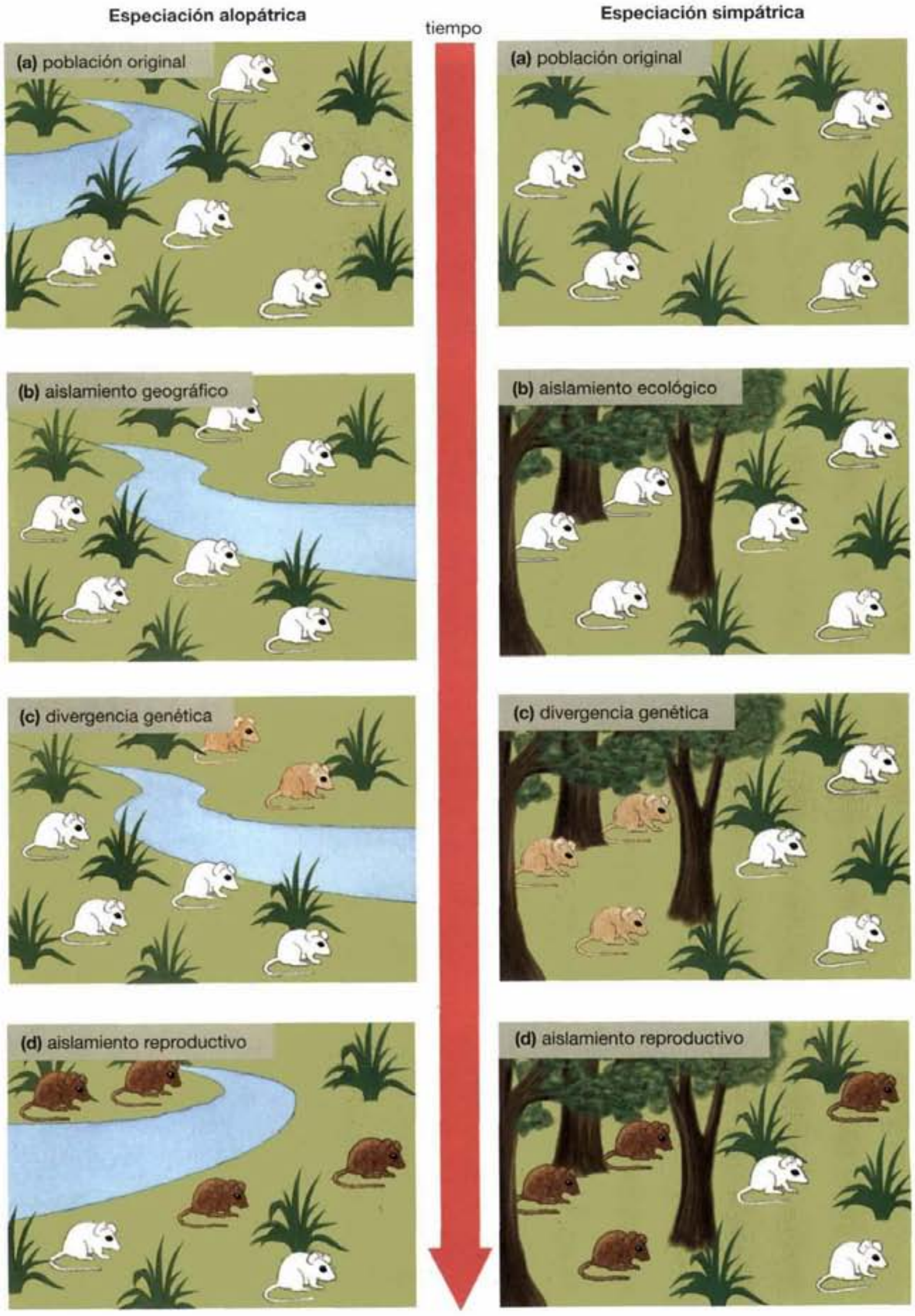


Figura 3-2 Modelos de especiación alopátrica y simpátrica
(Columna de la izquierda) Especiación alopátrica. ***(a)*** Una sola especie (ratones blancos) ocupa un hábitat relativamente homogéneo. ***(b)*** Una barrera geográfica infranqueable (en este caso un río que cambia de curso) divide el hábitat en dos partes y separa la especie en dos poblaciones aisladas. ***(c)*** La deriva genética o diferentes presiones ambientales originan una divergencia genética entre las dos poblaciones (ratones color tabaco y ratones blancos). ***(d)*** Se elimina la barrera (el río cambia de curso otra vez) y los miembros de las dos poblaciones comparten el mismo hábitat. Si las diferencias genéticas entre las dos poblaciones llegan a ser tan considerables que no es posible su cruza (es decir, están aisladas reproductivamente una de la otra), entonces las dos poblaciones constituyen especies individuales (ratones marrones y ratones blancos). ***(Columna de la derecha)*** Especiación simpátrica. ***(a)*** Una sola especie ocupa un hábitat homogéneo. ***(b)*** Un cambio climático u otros factores forman dos hábitats claramente distintos que siguen siendo parte de la misma región general; es decir, no existen barreras que impidan el movimiento entre hábitats. ***(c)*** Presiones ambientales diferentes en los dos hábitats originan una divergencia genética en los organismos que habitan cada uno (ratones color tabaco y blancos). ***(d)*** Una divergencia genética suficiente crea un aislamiento reproductivo; los antiguos ocupantes de los dos hábitats diferentes son ahora especies individuales (ratones marrones y ratones blancos).

(a) (b)

Figura 3-3 Aislamiento geográfico
Para decidir si estas dos ardillas pertenecen a especies diferentes, debemos averiguar si "se cruzan efectiva o potencialmente". Desafortunadamente, eso es difícil de saber porque ***(a)*** la ardilla de Kaibab vive sólo en el borde norte del Gran Cañón y ***(b)*** la ardilla de Abert habita exclusivamente en el borde sur. Estas dos poblaciones están separadas geográficamente pero siguen siendo muy similares. ¿Se han bifurcado lo suficiente después de su separación para considerarlas especies individuales? Sobre la base de nuestros conocimientos actuales es imposible saberlo.

manzanas. En segundo lugar, las manzanas maduran de dos a tres semanas después que los frutos del espino y los dos tipos de moscas surgen en el momento apropiado, de acuerdo con el fruto huésped que han elegido. Por tanto, las dos variedades de mosca tienen muy pocas oportunidades de encontrarse. Si bien los dos tipos de mosca llegan a cruzarse en alguna medida, parece ser que ya van muy avanzados en el camino de la especiación. ¿La conseguirán? El entomólogo Guy Bush sugiere consultarlo de nuevo con él "en unos pocos milenios".

Los cambios en el número de cromosomas provocan el aislamiento reproductivo inmediato de una población

En ciertos casos surgen nuevas especies de forma casi instantánea debido a cambios en el número de cromosomas. Un mecanismo de especiación común en las plantas es la **poliploidía** (Fig. 3-5), esto es, la adquisición de varias copias de cada cromosoma. Casi todas las plantas y animales tienen cromosomas apareados y se les describe como diploides. Ocasionalmente, y en especial en las plantas, un óvulo fecundado duplica sus cromosomas pero no se divide en dos células hijas. De esta forma, la célula resultante se torna *tetraploide*, con cuatro copias de cada cromosoma. Si todas las divisiones celulares subsiguientes son normales, este cigoto tetraploide se transformará en una planta constituida por células tetraploides. La mayoría de las plantas tetraploides son vigorosas y sanas, y muchas completan con éxito la meiosis para formar gametos viables. Los gametos, sin embargo, son diploides (en cambio, la meiosis produce normalmente gametos haploides a partir de células diploides). Estos gametos diploides se fusionan con otros gametos diploides para engendrar nuevos descendientes tetraploides, de modo que los tetraploides no tienen dificultad para cruzarse con otros tetraploides de esa especie ni para autofecundarse (como muchas plantas lo hacen).

Figura 3-4 Especiación simpátrica
Dos poblaciones simpátricas de la especie de mosca de la fruta *Rhagoletis pomonella* podrían estar evolucionando hacia dos especies individuales aisladas reproductivamente.

En cambio, si un tetraploide se cruza con un individuo diploide de la especie "progenitora", el resultado no es tan satisfactorio. Por ejemplo, si un espermatozoide diploide de una planta tetraploide fecunda un óvulo haploide de la especie progenitora, los descendientes serán *triploides*, con tres copias de cada cromosoma. Muchos individuos triploides tienen problemas durante su crecimiento y desarrollo. Incluso si el descendiente triploide se desarrolla de forma normal, será estéril: cuando una célula triploide intenta sufrir una meiosis, el número impar de cromosomas imposibilita el apareamiento de cromosomas. La meiosis fracasa y no se forman gametos viables. Por tanto, los productos de los apareamientos diploide-tetraploide son inevitablemente estériles, de tal manera que las plantas tetraploides y sus progenitoras diploides forman comunidades reproductivas distintas que no se cruzan con éxito. Así se forma una nueva especie en una sola generación.

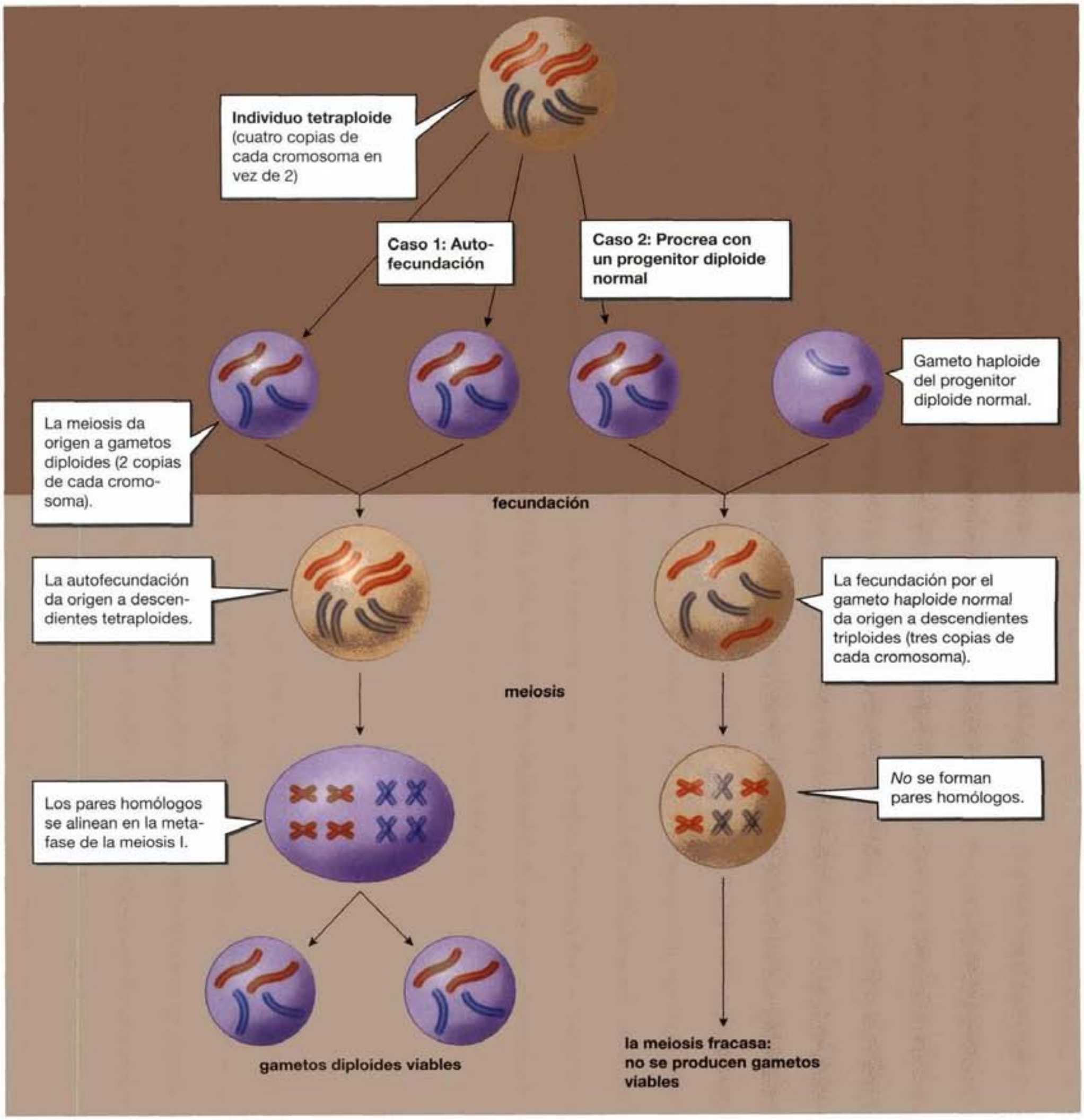


Figura 3-5 Especiación por poliploidía
Las mutaciones cromosómicas, especialmente en las plantas, a veces dan por resultado individuos poliploides con copias adicionales de cada cromosoma. Este ejemplo muestra que un mutante tetraploide puede autofecundarse (o cruzarse con otros individuos tetraploides) satisfactoriamente para engendrar una nueva generación de tetraploides, pero los apareamientos entre tetraploides e individuos diploi-des normales producen sólo descendientes estériles. Es así como los mutantes tetraploides quedan reproductivamente aislados de sus antepasados diploides y pueden constituir una nueva especie.

¿Por qué es común la especiación por poliploidía en las plantas pero no en los animales? Muchas plantas pueden autofecundarse o reproducirse asexualmente, o ambas cosas. Si una planta tetraploide se autofecunda, entonces sus descendientes también serán tetraploides. Las descendientes asexuales, desde luego, son genéticamente idénticas a la progenitora y son asimismo tetraploides. En uno u otro caso, la nueva planta tetraploide puede perpetuarse y formar una nueva especie. La mayoría de los animales, en cambio, no pueden autofecundarse ni reproducirse asexualmente. Por consiguiente, si un animal tuviese descendientes tetraploides, éstos tendrían que aparearse con un miembro de la especie diploide

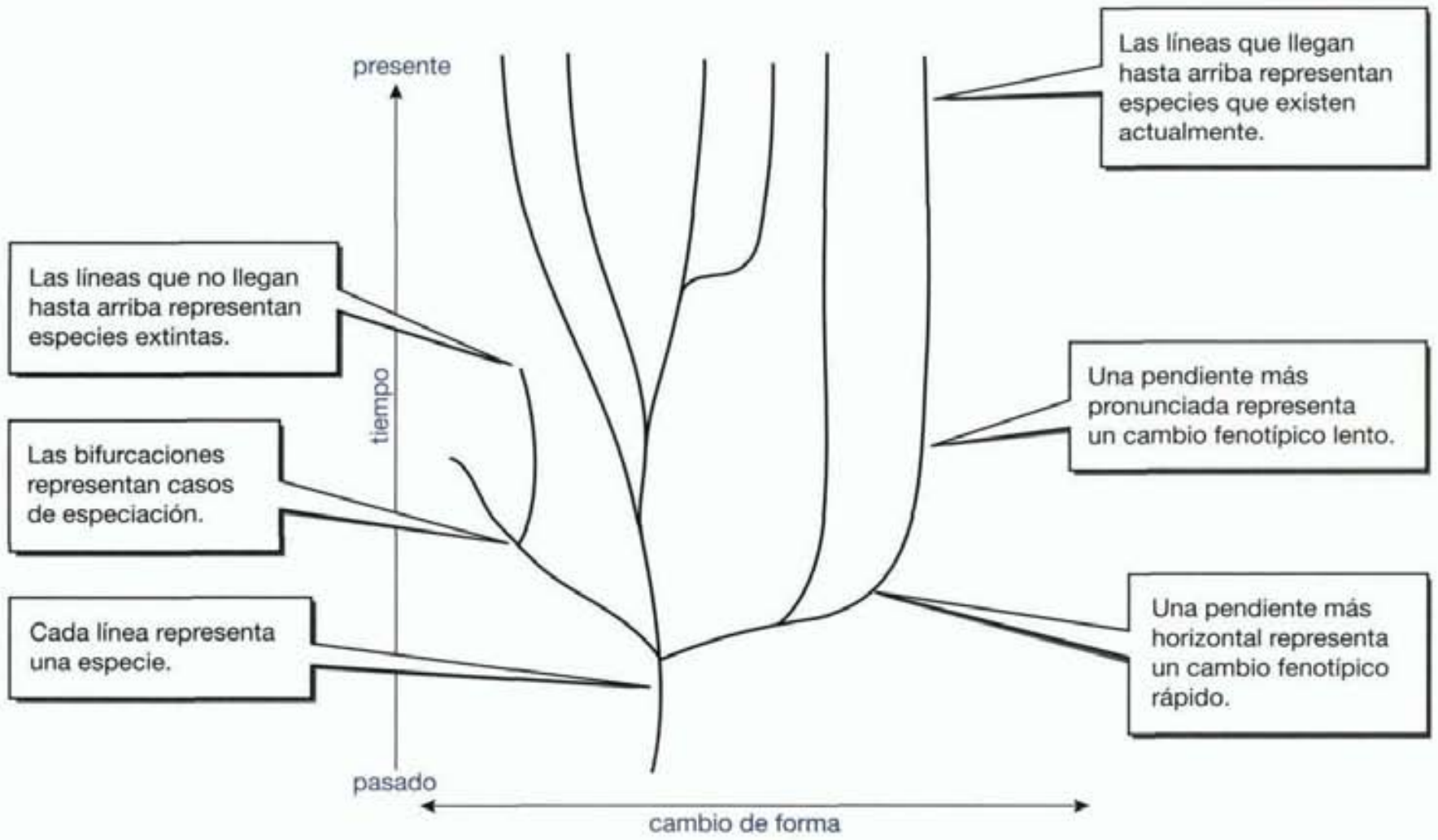


Figura 3-6 Cómo interpretar un árbol evolutivo
Suele representarse la historia evolutiva mediante un árbol evolutivo, que es una gráfica en cuyo eje vertical se grafica el tiempo y el eje horizontal representa el cambio de forma (cuanto mayor es la distancia horizontal entre dos puntos, más diferencias fenotípicas existen). Todo árbol evolutivo que se trace para mostrar las relaciones evolutivas entre un grupo de especies es parte del árbol de la vida, mucho más grande, que enlaza a todos los seres vivos.

progenitora y todos sus descendientes serían triploides, los cuales serían muy probablemente estériles. La especiación por poliploidía es sumamente común en las plantas; de hecho, cerca de la mitad de todas las especies de plantas con flor son poliploides, y muchas de ellas son tetraploides.

El cambio de una misma especie al paso del tiempo origina una "especiación" aparente en el registro fósil

El mecanismo de especiación y aislamiento reproductivo que hemos descrito da lugar a ramas que se bifurcan en el *árbol evolutivo* de la vida (Fig. 3-6), cuando una especie se divide en dos. Esta clase de ramificación es una fuente fundamental de cambio evolutivo, pero los cambios *dentro* de una misma especie al paso del tiempo también son importantes. A medida que las generaciones pasan y las innovaciones evolutivas se acumulan, los miembros de una especie pueden llegar a ser muy diferentes de sus antepasados distantes, incluso cuando no se produce especiación: es decir, aun cuando no se forma una nueva especie.

Cuando un biólogo encuentra dos poblaciones de organismos vivos, y si ambas habitan en el mismo lugar, puede idear una prueba para averiguar si las dos poblaciones están aisladas desde el punto de vista reproductivo y son, por tanto, especies individuales. Para un paleontólogo (un científico que estudia los fósiles), en cambio, las cosas no son tan sencillas. Los fósiles no procrean, por lo que resulta difícil establecer si estaban aislados reproductivamente de otros fósiles. Asimismo, pueden hallarse organismos fósiles diferentes que se depositaron con miles o incluso millones de años de diferencia, y por lo regular es imposible saber si hubo alguna especiación y ramificación entre un organismo más antiguo y uno más reciente. Es por estas razones que generalmente los paleontólogos deben asignar los organismos extintos a especies sin hacer referencia al concepto de especie biológica. Cuando se comparan las diferencias entre organismos extinguidos, suele ser imposible saber si las diferencias surgieron debido a una evolución con ramificación o a un cambio dentro de una misma línea de descendencia. Puesto que resulta inútil aplicar el concepto de especie biológica a los fósiles, muchos paleontólogos optan por usar un sistema diferente del que se considera aceptable para asignar nombres de especies diferentes a fósiles anatómicamente distintos, aun cuando los dos fósiles pudiesen representar simplemente diferentes puntos cronológicos de una misma rama evolutiva.

Durante la radiación adaptativa, una especie da origen a muchas otras

En ciertos casos, una especie da origen a muchas especies nuevas en un tiempo relativamente breve. Este proceso, denominado **radiación adaptativa**, se lleva a cabo cuando varias poblaciones de una sola especie invaden diversos hábitats nuevos y evolucionan en respuesta a las diferentes presiones ambientales de esos hábitats. La radiación adaptativa ha ocurrido en numerosas ocasiones y en muchos grupos de organismos. Este fenómeno es normalmente resultado de una de dos causas. En primer lugar, una especie puede encontrar una amplia variedad de hábitats no ocupados; por ejemplo: cuando los antepasados de los pinzones de Darwin colonizaron las islas Galápagos, o cuando los mamíferos marsupiales in-

Figura 3-7 Radiación adaptativa
En el lago Malawi de África Oriental habitan más de 300 especies de peces cíclidos. Estas especies no se encuentran en parte alguna que no sea este lago, y todas ellas decienden de una sola población ancestral que vivió hace menos de un millón de años. Esta asombrosa radiación adaptativa ha dado origen a una colección de especies estrechamente emparentadas con una batería de adaptaciones que les permiten explotar muchas fuentes de alimento distintas dentro del lago.

vadieron Australia por primera vez, o cuando una especie de pez cíclido ancestral llegó al lago Malawi (Fig. 3-7). Sin más competencia que otros miembros de su propia especie, todos los hábitats y fuentes de alimento disponibles fueron utilizados rápidamente por las nuevas especies que evolucionaron a partir de los invasores originales.

3 ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre especies?

El proceso de especiación es principalmente un asunto de evolución de mecanismos que impiden la cruza. La divergencia genética durante el periodo de aislamiento es una condición necesaria para el nacimiento de una nueva especie, pero no es suficiente, a menos que parte de esa divergencia genética provoque el desarrollo de algo que asegure el **aislamiento reproductivo** (Tabla 3-1). Las modificaciones estructurales o de comportamiento que impiden la cruza se denominan **mecanismos de aislamiento**.

Los mecanismos de aislamiento tienen un valor adaptativo evidente. Todo individuo que se aparee con un miembro de otra especie engendrará probablemente desdendientes no aptos o estériles, lo que representa un "desperdicio" de su esfuerzo reproductivo y nada aporta a las generaciones futuras. Por tanto, existe una presión evolutiva tendiente a evitar el apareamiento a través de las fronteras de las especies. Las incompatibilidades que impiden el apareamiento entre especies se llaman **mecanismos de aislamiento previos al apareamiento.**

Cuando el aislamiento antes del apareamiento fracasa, o todavía no ha evolucionado, los miembros de especies diferentes llegan a aparearse. Sin embargo, si los descendientes híbridos resultantes mueren durante su desarrollo, entonces las dos especies continúan naturalmente aisladas desde el punto de vista reproductivo. En ciertos casos, no obstante, se producen crías híbridas viables. Con todo, si los híbridos son menos aptos que sus progenitores o son infértiles, las dos especies pueden continuar separadas, con poco o ningún flujo de genes entre ellas. Las incompatibilidades que impiden la formación de híbridos fértiles y vigorosos entre especies se conocen como **mecanismos aisladores posteriores al apareamiento**.

Los mecanismos aisladores anteriores al apareamiento impiden que especies diferentes se apareen

Entre los mecanismos que impiden el apareamiento entre especies se cuentan el aislamiento geográfico, el aislamiento ecológico, el aislamiento temporal, el aislamiento de comportamiento y la incompatibilidad mecánica.

Tabla 3-1 Mecanismos de aislamiento reproductivo

Mecanismos aisladores anteriores al apareamiento: toda estructura, función fisiológica o conducta que impide que los organismos de dos poblaciones se apareen.

1. **Aislamiento geográfico:** separación de dos poblaciones por una barrera física.
2. **Aislamiento ecológico:** ausencia de cruza entre poblaciones que ocupan distintos hábitats dentro de la misma región general.
3. **Aislamiento temporal:** incapacidad de las poblaciones para cruzarse si tienen temporadas de apareamiento significativametne diferentes.
4. **Aislamiento de comportamiento:** ausencia de cruza entre poblaciones de animales que difieren en grado considerable en materia de rituales de cortejo y apareamiento.
5. **Incompatibilidad mecánica:** incapacidad de los organismos macho y hembra para intercambiar gametos, normalmente porque las estructuras reproductoras son incompatibles.

Mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento: toda estructura, función fisiológica o anormalidad del desarrollo que impide, una vez que se ha producido el apareamiento, que los organismos de dos poblaciones tengan descendientes vigorosos y fértiles.

1. **Incompatibilidad gamética:** incapacidad de los espermatozoides de una población para fecundar los óvulos de otra población.
2. **Inviabilidad del híbrido:** incapacidad de las crías híbridas de dos poblaciones diferentes para sobrevivir hasta su madurez.
3. **Infertilidad del híbrido:** menor fertilidad (o esterilidad total) de los descendientes híbridos de dos poblaciones diferentes.

El aislamiento geográfico impide el encuentro de miembros de diferentes especies

Los miembros de especies diferentes no pueden aparearse si nunca se acercan uno al otro. Como hemos visto, por lo regular el **aislamiento geográfico** crea antes que nada las condiciones para la especiación. Sin embargo, no se puede establecer si dos poblaciones geográficamente separadas constituyen necesariamente especies distintas. De llegar a desaparecer la barrera que separa dos poblaciones (un río interpuesto cambia de curso, por ejemplo), las poblaciones reunidas podrían cruzarse libremente y resultaría entonces que no son especies individuales. Si no se cruzan, entonces cabe la posibilidad de que se hayan desarrollado otros mecanismos, como, por ejemplo, rituales de cortejo diferentes, durante su aislamiento. Por tanto, habitualmente se considera que el aislamiento geográfico es un mecanismo que *permite la formación de especies nuevas*, no un mecanismo que mantiene el *aislamiento reproductivo entre especies*.

El aislamiento ecológico confina a los miembros de especies diferentes a distintos hábitats

Dos poblaciones que difieren en cuanto a sus necesidades de recursos pueden utilizar hábitats locales diferentes dentro de la misma región general y así presentar un **aislamiento ecológico**. Los gorriones, el de cresta blanca y el de pecho blanco, por ejemplo, tienen ámbitos que se traslapan extensamente. El gorrión de pecho blanco, sin embargo, frecuenta los matorrales densos, en tanto que el gorrión de cresta blanca habita en campos y praderas y rara vez penetra en la vegetación densa. Estas dos especies pueden coexistir a unos pocos cientos de metros una de otra y, sin embargo, encontrarse muy rara vez durante la temporada de apareamiento. Un ejemplo más sorprendente es el de las más de 750 especies de avispa del higo (Fig. 3-8). Cada especie de esta avispa procrea en los frutos de cada especie en particular de higo, y los poliniza, y cada especie de higo huésped alberga exclusivamente a una de las especies de avispa polinizadora. Aunque el aislamiento ecológico puede retardar la cruza, parece poco probable que sea capaz de impedir todo flujo de genes. Otros mecanismos también contribuyen normalmente al aislamiento reproductivo.

Figura 3-8 Aislamiento ecológico
Esta diminuta avispa del higo hembra debe encontrar el camino hasta un árbol de la única especie de higo a la que está ligado su ciclo reproductivo. El insecto debe entrar luego en el fruto en desarrollo a través de un poro tan pequeño que su paso a través de él puede arrancarle las alas. Una vez dentro, la avispa nunca saldrá de ahí. Después de depositar sus huevecillos (y el polen que traía consigo del higo donde se crió), la avispa morirá.

El aislamiento temporal se da entre especies que procrean en épocas diferentes

Aun cuando ocupen hábitats similares, dos especies no se aparean si tienen temporadas de procreación diferentes, fenómeno que se conoce como **aislamiento temporal** (relacionado con el tiempo). Los pinos obispo y los pinos de Monterey coexisten cerca de la ciudad de Monterey, en la costa de California (Fig. 3-9). Se han producido híbridos viables de estas dos especies en el laboratorio. En el medio natural, sin embargo, estas especies liberan su polen en épocas diferentes: el pino de Monterey libera polen al comenzar la primavera y el pino obispo lo hace en verano. Por consiguiente, las dos especies nunca se cruzan en condiciones naturales. Las moscas de la fruta *Rhagoletis* que prefieren los espinos y las que prefieren las manzanas también están parcialmente aisladas unas de otras, porque salen de su fruto huésped y se aparean en épocas del año algo diferentes.

Los rituales de cortejo diferentes crean un aislamiento de comportamiento

Entre los animales, los complejos colores y comportamientos de cortejo que tanto fascinan a los observadores humanos han evolucionado no sólo como señales de reconocimiento y evaluación entre machos y hembras; también ayudan a hacer distinción entre las especies. Estas diferentes señales y comportamientos crean un **aislamiento de comportamiento**. Los vistosos colores y llamados de las aves canoras machos, por ejemplo, atraen a las hembras de su propia especie; en cambio, a las hembras de otras especies les son totalmente indiferentes. Entre las ranas, los machos suelen mostrar una ausencia de discriminación impresionante, pues saltan sobre toda hembra que esté a la vista, cualquiera que sea su especie, cuando sienten el impulso de hacerlo. Las hembras, por

Figura 3-9 Aislamiento temporal
Los pinos obispo, como éstos, y los pinos de Monterey coexisten en la Naturaleza. En el laboratorio producen híbridos fértiles; en su medio natural, en cambio, no se cruzan porque liberan polen en diferentes épocas del año.

el contrario, se acercan sólo a las ranas machos que croan el "reclamo" correcto de su especie. Si se encuentran en un abrazo no deseado, las ranas emiten la "llamada de liberación", que induce al macho a soltarlas. Por todo esto, se producen pocos híbridos.

Hay incompatibilidad mecánica cuando las barreras físicas entre especies impiden la fecundación

En casos raros, los mecanismos aisladores ecológicos, temporales y de comportamiento fracasan, y machos y hembras de especies diferentes intentan aparearse. Entre las especies animales con fecundación interna (en las que el esperma se deposita en el interior del tracto reproductor de la hembra), puede ser que los órganos sexuales del macho y de la hembra simplemente no se ajusten entre sí. Entre las plantas, las diferencias de tamaño o estructura de la flor pueden impedir la transferencia de polen entre especies. Por ejemplo, sucede que especies diferentes atraen a distintos polinizadores (véase en el capítulo 11 una descripción de los interesantes engaños de que se valen las flores para atraer a tipos específicos de polinizadores). Los mecanismos de aislamiento de este tipo se agrupan en la categoría de **incompatibilidad mecánica**.

Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento impiden la producción de descendencia vigorosa y fértil

En ciertos casos el aislamiento anterior al apareamiento fracasa, y se aparean miembros de especies diferentes. Sin embargo, el flujo de genes entre las dos especies continuará restringido si el apareamiento no consigue engendrar descendientes híbridos vigorosos y fértiles. Entre los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento se cuentan la incompatibilidad gamética, la inviabilidad del híbrido y la infertilidad del híbrido.

Hay incompatibilidad gamética cuando los espermatozoides de una especie son incapaces de fecundar los óvulos de otra

Incluso cuando un macho consigue inseminar una hembra de una especie diferente, puede ser que sus espermatozoides no fecunden los óvulos de la hembra, situación que se conoce como **incompatibilidad gamética**. Por ejemplo, los fluidos del tracto reproductor de la hembra pueden debilitar o matar los espematozoides de la otra especie. Entre las plantas, una incompatibilidad química puede impedir la germinación del polen de una especie que se deposita en el estigma (la estructura que atrapa el polen) de la flor de otra especie.

Hay inviabilidad del híbrido si los descendientes híbridos sobreviven con dificultad

Si se produce la fecundación entre especies, el híbrido resultante puede ser débil o incluso incapaz de sobrevivir; esta situación se denomina **inviabilidad del híbrido**. Los programas genéticos que dirigen el desarrollo de las dos especies pueden ser tan diferentes que se abortan los híbridos en una etapa temprana de su desarrollo. Incluso si sobrevive, el híbrido puede manifestar comportamientos que son mezcla de los dos tipos progenitores. Al intentar hacer ciertas cosas como las hace la especie *A*, y otras a la manera de la especie *B*, el híbrido puede quedar totalmente sin coordinación. Los híbridos entre ciertas especies de periquitos, por ejemplo, experimentan grandes dificultades para aprender a llevar materiales para el nido durante el vuelo, y probablemente no se podrían reproducir en estado silvestre.

Hay infertilidad del híbrido cuando los descendientes híbridos no producen espermatozoides u óvulos normales

Casi todos los híbridos animales, como, por ejemplo, la mula (cruza entre caballo y burro) o el ligre (una cruza de zoológico entre un león macho y un tigre hembra), son estériles. La **infertilidad del híbrido** impide que los híbridos transmitan su material genético a una progenie. Una razón común de este fenómeno es que los cromosomas no se aparean correctamente durante la meiosis, por lo que nunca se forman óvulos ni espermatozoides. Como hemos visto, entre las plantas que se han especiado por poliploidía, todos los descendientes producto del apareamiento entre la especie "progenitora" diploide y la especie "hija" tetraploide serán triploides y estériles.

4 ¿A qué se debe la extinción?

Todo organismo vivo debe morir tarde o temprano, y lo mismo ocurre con las especies. Al igual que los individuos, las especies "nacen" (por el proceso de especiación), persisten durante algún tiempo y luego perecen. El destino final de toda especie es la **extinción**, esto es, la muerte de todos los integrantes de una especie. De hecho, al menos el 99.9% de todas las especies que alguna vez han existido están extintas hoy en día. El curso natural de la evolución, puesto al descubierto por el registro fósil, es una continua renovación de las especies, a medida que unas surgen y otras se extinguen.

La causa de extinción inmediata es probablemente siempre un cambio ambiental, ya sea en la parte animada o en la inanimada del medio. Dos características parecen predisponer una especie a la extinción cuando el ambiente cambia: la distribución localizada y la especialización excesiva. Los tres cambios ambientales principales que provocan la extinción de especies son la competencia entre especies, la introducción de nuevos depredadores y parásitos y la destrucción del hábitat.

La distribución localizada y la especialización excesiva aumentan la vulnerabilidad de las especies ante los cambios ambientales

Las especies varían ampliamente en cuanto a su ámbito de distribución y, por tanto, a su susceptibilidad a la extinción. Ciertas especies, como la gaviota argéntea, el venado cola blanca y los seres humanos, habitan en continentes enteros, o incluso en todo el planeta; otros, como el pez cachorrito del Agujero del Diablo (Fig. 3-10), tienen ámbitos sumamente limitados. Es evidente que si una especie tiene una distribución localizada (se encuentra sólo en un región muy pequeña), cualquier perturbación que sufra esa región podría fácilmente provocar

Figura 3-10 Una distribución localizada pone en peligro a la especie
El pez cachorrito del Agujero del Diablo se encuentra en un solo abrevadero alimentado por un manantial del desierto de Nevada. Durante el último periodo glacial, los desiertos sudoccidentales recibieron abundantes lluvias que formaron numerosos lagos y ríos. Cuando las lluvias menguaron, las poblaciones de pez cachorrito quedaron aisladas en pequeños manantiales y arroyos que seguían reduciéndose. Las pequeñas poblaciones aisladas y las diferentes condiciones ambientales provocaron que la antigua especie de pez cachorrito se dividiese en varias especies modernas muy restringidas, todas las cuales están al borde de la extinción.

su extinción. Si el Agujero del Diablo se secara debido a un cambio climático o a la perforación de pozos en los alrededores, sus peces cachorrito desaparecerían de inmediato. Por el contrario, las especies con dominios extensos no sucumben normalmente ante una catástrofe ambiental local.

Otro factor capaz de aumentar la vulnerabilidad de una especie a la extinción es la especialización excesiva. Cada especie lleva a cabo adaptaciones genéticas en respuesta a las presiones de su medio. Estas adaptaciones pueden limitar el organismo a un conjunto muy especializado de condiciones ambientales. El milano de los pantanos de Florida (los Everglades) es un ave de presa que se alimenta exclusivamente de cierto caracol de agua dulce (Fig. 3-11). A medida que se drenan los pantanos del sudeste de Estados Unidos para crear fincas agrícolas y urbanizaciones, la población de este caracol disminuye. Si el caracol llegara a extinguirse, con toda seguridad el milano se extinguiría junto con él.

Figura 3-11 La especialización extrema representa un riesgo para las especies
El milano de los pantanos de Florida se alimenta exclusivamente de cierta especie de caracol que habita en las ciénagas del sudeste de Estados Unidos. Este tipo de especialización de comportamiento hace al milano sumamente vulnerable ante cualquier cambio ambiental capaz de exterminar la única especie de la que se alimenta.

Las interacciones con otros organismos pueden llevar a una especie a su extinción

Como ya lo hemos descrito, las interacciones como la competencia, los comportamientos predatorios y el parasitismo actúan como fuerzas de selección natural. En ciertos casos, estas mismas fuerzas llegan a provocar la extinción en vez de la adaptación.

La competencia por los recursos limitados se da en todos los ambientes. Si los competidores de una especie logran mejores adaptaciones por evolución, y si la especie no evoluciona con la rapidez suficiente para seguirles el paso, puede llegar a extinguirse. Un ejemplo particularmente notable de extinción por competencia se presentó en América del Sur, a partir de hace aproximadamente 2.5 millones de años. En esa época, el istmo de Panamá se elevó por encima del nivel del mar y formó un puente de tierra entre América del Norte y América del Sur. Una vez que los continentes antes separados quedaron comunicados, las especies de mamíferos que habían evolucionado en condiciones de aislamiento en cada continente pudieron mezclarse. Muchas especies expandieron en efecto sus dominios, conforme los mamíferos de América del Norte emigraron hacia el sur y las especies sudamericanas se dispersaron hacia el norte. A medida que avanzaba, cada especie encontraba especies residentes que ocupaban las mismas clases de hábitats y explotaban los mismos tipos de recursos. El resultado final de la competencia que siguió fue que las especies norteamericanas se diversificaron y experimentaron una radiación adaptativa que desplazó a la inmensa mayoría de las especies sudamericanas, muchas de las cuales se extinguieron. Es evidente que la evolución había conferido a las especies norteamericanas algún conjunto de adaptaciones (aún desconocido) que permitió a sus descendientes explotar con más eficiencia y eficacia los recursos que sus semejantes sudamericanos.

El cambio y la destrucción del hábitat son las causas principales de la extinción

El cambio del hábitat, tanto contemporáneo como prehistórico, es la causa individual más importante de las extinciones. La destrucción actual de los hábitats debida a las actividades humanas avanza a un ritmo pavoroso. Muchos biólogos piensan que actualmente nos encontramos en medio del episodio más acelerado y generalizado de extinción de especies de toda la historia de la vida. La pérdida de selvas tropicales resulta especialmente devastadora para la diversidad de las especies. Hasta la mitad de las especies que hoy día habitan la Tierra podrían perderse en los próximos 50 años, a medida que las selvas que las contienen son taladas para obtener madera y desmontar tierras para criar ganado y cultivar especies agrícolas. (Véase la sección "Conservación de la Tierra. Especies en peligro de extinción: Pozas de genes (gene pools) a charcos", p. 29.) En el capítulo 4 analizaremos las extinciones debidas al cambio en los hábitats prehistóricos.

Conexiones evolutivas

Los científicos no ponen en duda la evolución

En la prensa corriente, los conflictos entre los biólogos evolucionistas son vistos a veces como conflictos acerca de la evolución misma. En ocasiones, leemos declaraciones según las cuales las nuevas teorías están echando abajo la de Darwin y poniendo en duda la realidad de la evolución. Nada podría estar más lejos de la verdad. Pese a ciertas discrepancias acerca de los detalles del proceso evolutivo, los biólogos coinciden unánimemente en que hubo evolución en el pasado y todavía la hay en nuestros días. Lo único que se debate es la importancia relativa de los diversos mecanismos de cambio evolutivo en la historia de la vida en la Tierra, su ritmo, y cuáles fueron las fuerzas más importantes que dirigieron la evolución de una especie determinada. Entretanto, los lobos siguen intentando atrapar al caribú más lento, las poblaciones reducidas experimentan deriva genética, los hábitats cambian o desaparecen, y quizá en alguna parte de nuestra galaxia otro meteorito vira hacia nosotros. La evolución sigue adelante, generando, en palabras de Darwin, "formas sin término, las más hermosas".

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Un mundo perdido

Una posible explicación de la peculiar colección de especies que habitan en la cordillera Annamita de Vietnam se halla en la historia geológica de la región. Durante las edades de hielo que han tenido lugar repetidamente en el último millón de años, el área cubierta de selvas tropicales debe haberse reducido espectacularmente. Los organismos que dependían de las selvas para sobrevivir habrían quedado restringidos a las "islas" de selva y aislados de sus semejantes atrapados en otros pedazos de selva distantes. Lo que hoy es la región de la cordillera Annamita pudo muy bien haber sido una selva aislada durante los periodos de avance de los hielos. Como hemos visto en este capítulo, este tipo de aislamiento preparó el terreno para la especiación alopátrica, y pudo haber creado las condiciones que dieron origen al saola, al muntjac gigante, al conejo rayado y a otros singulares moradores de las selvas vietnamitas.

Irónicamente, hemos descubierto el mundo perdido de los animales vietnamitas en un momento en que el mundo está en grave peligro de desaparecer. El desarrollo económico de Vietnam ha llevado la explotación maderera y la minería a regiones aún más remotas del país, y las selvas de la cordillera Annamita están siendo taladas a un ritmo sin precedentes. El crecimiento de la población humana local implica una cacería intensiva de los animales locales; casi todo lo que sabemos sobre el saola proviene de cadáveres encontrados en los mercados locales. Todos los mamíferos recién descubiertos en Vietnam son muy escasos y son avistados con poca frecuencia incluso por los cazadores locales. Afortunadamente, el gobierno vietnamita ha establecido un cierto número de parques nacionales y reservas naturales en regiones clave. Sólo el tiempo nos dirá si estas medidas son suficientes para asegurar la supervivencia de los misteriosos mamíferos de la cordillera Annamita.

¿Considera usted que debe continuar la búsqueda de especies aún no descubiertas? ¿Qué valor o ventaja representa para los seres humanos la búsqueda de especies nuevas?

Resumen de conceptos clave

1) ¿Qué es una especie?

Según el concepto de especie biológica, se define una especie como todas las poblaciones de organismos que son potencialmente capaces de cruzarse en condiciones naturales y que están aisladas reproductivamente de otras poblaciones.

2) ¿Cómo se forman nuevas especies?

La especiación, esto es, la formación de especies nuevas, tiene como requisitos que dos poblaciones estén aisladas en cuanto al flujo de genes entre ellas y desarrollen una divergencia genética significativa. La especiación alopátrica se debe al aislamiento geográfico y a la posterior divergencia de las poblaciones separadas por deriva genética o selección natural. La especiación simpátrica ocurre por aislamiento geográfico y posterior divergencia, o por cambios cromosómicos rápidos como la poliploidía, por ejemplo. Las especies fósiles deben ser definidas normalmente sólo en función de su anatomía, pues no es posible recuperar de ellos información sobre su situación reproductiva.

3) ¿Cómo se conserva el aislamiento reproductivo entre especies?

El aislamiento reproductivo entre especies se conserva mediante uno o varios mecanismos, conocidos en conjunto como *mecanismos de aislamiento anteriores al apareamiento y mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento*. Entre los primeros se cuentan el aislamiento geográfico, el aislamiento ecológico, el aislamiento temporal, el aislamiento de comportamiento y la incompatibilidad mecánica. Los mecanismos de aislamiento posteriores al apareamiento incluyen la incompatibilidad gamética, la inviabilidad del híbrido y la infertilidad del híbrido.

4) ¿A qué se debe la extinción?

Dos factores que aumentan la probabilidad de extinción, esto es, de la muerte de todos los integrantes de una especie, son la distribución localizada y la especialización excesiva. Los factores que concretamente provocan extinciones incluyen la competencia entre especies, la introducción de nuevos depredadores o parásitos y la destrucción del hábitat.

Términos clave

aislamiento de comportamiento *p. 49*
aislamiento ecológico *p. 49*
aislamiento geográfico *p. 49*
aislamiento reproductivo *p. 48*
aislamiento temporal *p. 49*
especiación *p. 42*
especiación alopátrica *p. 43*
especiación simpátrica *p. 43*
especie *p. 42*
extinción *p. 50*
incompatibilidad gamética *p. 50*
incompatibilidad mecánica *p. 50*
infertilidad del híbrido *p. 50*
inviabilidad del híbrido *p. 50*
mecanismo de aislamiento *p. 48*
mecanismo de aislamiento previo al apareamiento *p. 48*
mecanismo de aislamiento posterior al apareamiento *p. 48*
poliploidía *p. 45*
radiación adaptativa *p. 47*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *Existen muchas especies de invertebrados marinos estrechamente emparentadas a ambos lados del istmo de Panamá. Probablemente son el resultado de*
   a. un aislamiento anterior al apareamiento
   b. un aislamiento por distancia
   c. un aislamiento posterior al apareamiento
   d. una incompatibilidad gamética
   e. una especiación alopátrica

2. *Muchos híbridos son estériles porque sus cromosomas no se aparean correctamente durante la meiosis. ¿Por qué no son estériles las plantas poliploides?*
   a. Se retrocruzan con la generación progenitora
   b. Casi todas son triploides
   c. Se transpolinizan
   d. Se autofecundan mediante sus gametos diploides
   e. Sus óvulos se desarrollan directamente, sin fecundación

3. *En muchas especies de luciérnagas, los machos emiten destellos para atraer a las hembras. Cada especie tiene un patrón de centelleo diferente. Éste es probablemente un ejemplo de*
   a. aislamiento ecológico
   b. aislamiento temporal
   c. aislamiento geográfico
   d. aislamiento anterior al apareamiento
   e. aislamiento posterior al apareamiento

4. *Según el concepto de especie biológica, el criterio principal para identificar una especie es*
   a. la distinción anatómica
   b. la distinción de comportamiento
   c. el aislamiento geográfico
   d. el aislamiento reproductivo
   e. la incompatibilidad gamética

5. *En términos de cambios en las frecuencias de los genes, los sucesos de fundador dan por resultado*
   a. una acumulación gradual de muchos cambios pequeños
   b. cambios grandes y rápidos
   c. una poliploidía
   d. una hibridación
   e. una incompatibilidad mecánica

6. *Después de la desaparición de los dinosaurios, los mamíferos evolucionaron rápidamente hacia numerosas formas nuevas debido a*
   a. el efecto fundador
   b. un cuello de botella genético
   c. una radiación adaptativa
   d. el tiempo geológico
   e. una deriva genética

? Preguntas de repaso

1. Defina los términos siguientes: *especie, especiación, especiación alopátrica* y *especiación simpátrica*. Explique cómo podrían funcionar las especiaciones alopátrica y simpátrica, y cite un ejemplo hipotético de cada una.

2. Muchas de las especies de robles de la región central y oriental de Estados Unidos se hibridan (se cruzan). ¿Se trata de "especies verdaderas"?

3. Repase el material sobre la posibilidad de especiación simpátrica en las variedades de *Rhagoletis* que se crían en las manzanas o en los espinos. ¿Qué tipo de datos genotípicos, fenotípicos o de comportamiento le convencerían a usted de que las dos formas han llegado a ser especies individuales?

4. Un fármaco llamado *colchicina* afecta las fibras del huso mitótico e impide la división celular una vez que los cromosomas se han duplicado al comienzo de la meiosis. Describa cómo usaría la colchicina para producir una nueva especie poliploide de su flor de jardín favorita.

5. Enumere y describa los diferentes tipos de mecanismos de aislamiento anteriores y posteriores al apareamiento.

Aplicación de conceptos

1. El concepto de especie biológica carece de significado en relación con los organismos asexuales, y es difícil aplicarlo a los organismos extinguidos que conocemos sólo en forma de fósiles. Intente proponer una definición útil y con sentido del concepto de especie, aplicable a todas las situaciones.
2. Las variedades sin semilla de frutas y hortalizas, creadas por los cultivadores, son triploides. Explique por qué carecen de semillas.
3. ¿A qué podría deberse que haya tantas especies *endémicas* —es decir, especies que no se encuentran en el resto del mundo— en las islas?
4. Un biólogo que usted ha conocido, y que tiene opiniones contrarias, afirma que el hecho de que los seres humanos estén reduciendo otras especies a poblaciones pequeñas y aisladas es bueno para la biodiversidad, pues éstas son las condiciones que dan origen a nuevos casos de especiación. Comente al respecto.
5. El sur de Wisconsin es el hogar de varias poblaciones de ardilla gris (*Sciurus carolinensis*) con pelaje negro. Proyecte un estudio para establecer si se trata en realidad de especies diferentes.
6. Es difícil recopilar datos sobre casos de especiación en el pasado o llevar a cabo experimentos interesantes sobre el proceso de especiación. ¿Convierte esta dificultad en una labor "no científica" el estudio de la especiación? ¿Deberíamos dejar de estudiar la especiación?

Para mayor información

Cowie, R.H. "Variation in Species, Diversity and Shell Shape in Hawaiian Land Snails." *Evolution* (49), 1966. Análisis de las relaciones ecológicas que intervienen en la especiación simpátrica de los caracoles terrestres hawaianos.

Eldredge, N. *Fossils: The Evolution and Extinction of Species*. Nueva York: Harry N. Abrams, 1991. Exploración bellamente ilustrada de la táctica que un paleontólogo emplea para examinar e interpretar el pasado, incluso los casos de especiación.

Grant, P.R. "Natural Selection and Darwin's Finches." *Scientific American*, octubre de 1991. Un cambio climático temporal que alteró la provisión de alimento generó presiones de selección sobre los pinzones que modificaron la forma promedio de su pico en algunas generaciones.

Quammen, D. *The Song of the Dodo*. Nueva York: Scribner, 1996. Exposición bellamente escrita de la biología de las islas. Lea este libro para entender por qué las islas son conocidas como "laboratorios naturales de especiación".

Wilson, E.O. *The Diversity of Life*. Nueva York: W. W. Norton, 1992. Elegante descripción de cómo surgen las especies, cómo desaparecen y por qué debemos conservarlas.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. c 2. d 3. d 4. d 5. b 6. c

TUTOR MULTIMEDIA
El origen de las especies

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Un mundo perdido

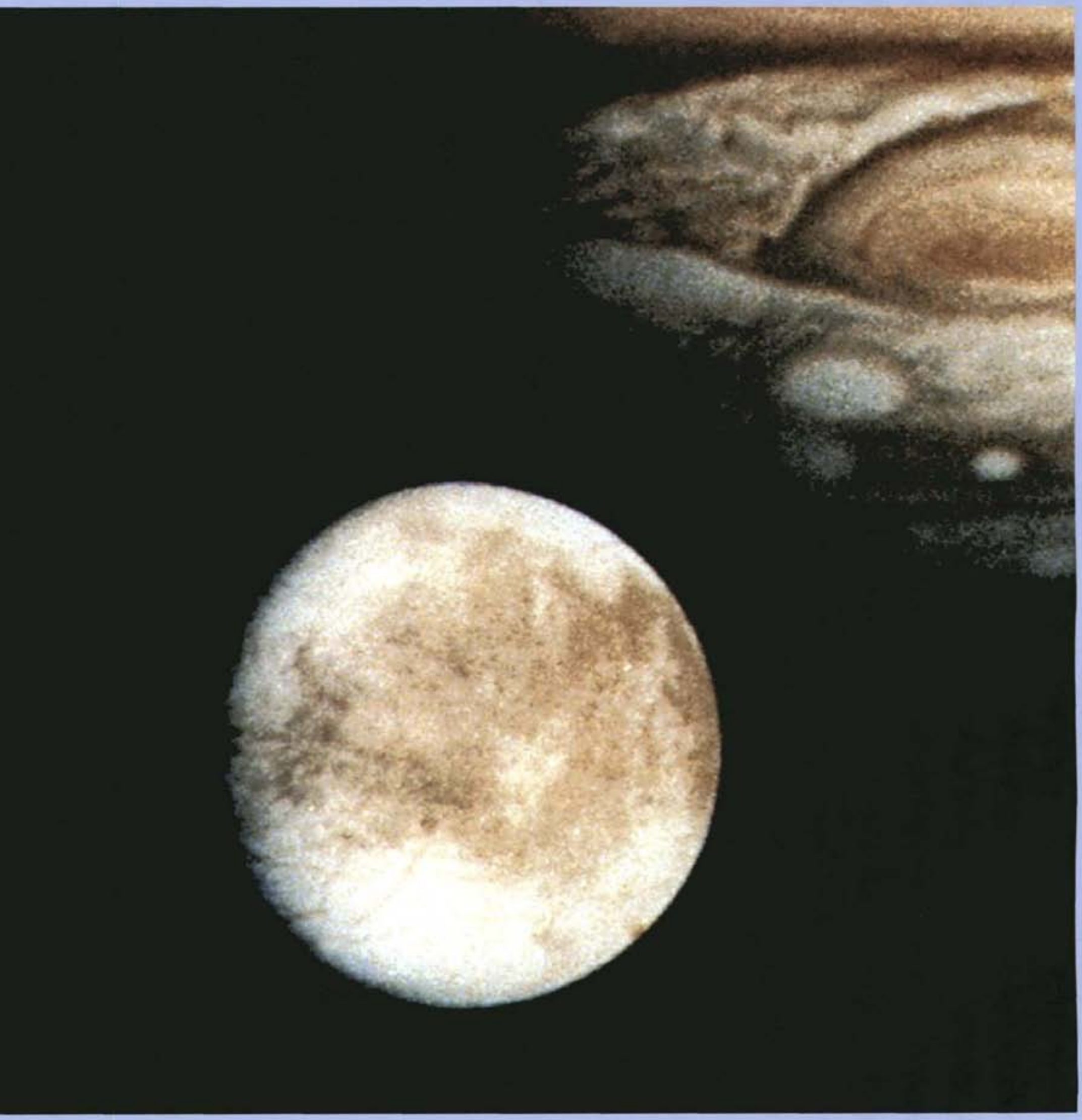
Tiempo estimado: 15 minutos

¿Acaso ha llegado a su fin la era de las exploraciones? Reconsidere su respuesta. Quedan por descubrir miles de nuevos organismos, ecosistemas y otras maravillas naturales. En este ejercicio se examinan algunas especies animales recién descubiertas y cómo fueron halladas.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 16 y luego Web Investigation para comenzar.

"De ahí nació la vida,
su nitrógeno del amoniaco, el carbono del metano,
el agua de la nube y las sales de los mares jóvenes..., las células de la vida
se agruparon en clanes, una multitud de células
para hacer un ser —como antes las moléculas
hicieron de muchas de ellas una célula."

Robinson Jeffers en* The Beginning and the End *(1963)



La helada superficie de Europa, una de las lunas de Júpiter, oculta posiblemente un océano líquido. ¿Podría acaso este océano extraterrestre albergar vida?

4 Historia de la vida en la Tierra

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: ¿Vida en una luna helada?

1) ¿Cómo comenzó la vida?

La atmósfera y el clima primitivos gobernaron la evolución prebiótica

2) ¿Cómo eran los primeros organismos?

Los primeros organismos eran procariotas anaerobios

Algunos organismos adquirieron la capacidad de capturar energía solar

El metabolismo aeróbico surgió en respuesta a la crisis de oxígeno

Los eucariotas formaron organelos y un núcleo encerrados en membranas

3) ¿Cómo surgió la multicelularidad?

Las algas multicelulares formaron estructuras especializadas que les facilitaban la invasión de diversos hábitats

Los animales multicelulares adquirieron especializaciones que les permitieron atrapar presas, alimentarse y escapar con más eficiencia

4) La vida invade la tierra

Algunas plantas formaron estructuras especializadas que les permitieron adaptarse a la vida en tierra firme

Algunos animales formaron estructuras especializadas que les permitieron adaptarse a la vida en tierra firme

5) ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida?

La tendencia ascendente de la diversidad de las especies ha sido interrumpida por periódicas extinciones en masa

6) ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

Se ha vinculado la evolución de los primates con las manos prensiles, la visión binocular y un cerebro grande

Los homínidos evolucionaron a partir de primates driopitecinos

Los primeros homínidos podían mantenerse de pie y caminar erguidos

La evolución del comportamiento humano es objeto de mucha especulación

Otro vistazo al estudio de caso: ¿Vida en una luna helada?

ESTUDIO DE CASO

¿Vida en una luna helada?

En la fría y misteriosa superficie de Europa todo es silencio. En el horizonte se alza la enorme masa naranja y púrpura de Júpiter. A gran altura, un vehículo espacial metálico parecido a una araña atraviesa el cielo a gran velocidad mientras sus instrumentos zumban. Al cabo de unos momentos ha desaparecido, lanzado de vuelta al espacio.

En la Tierra, un grupo de científicos de la NASA se agrupa en torno a una pantalla de computadora. Los científicos miran con fijeza y atentamente la pantalla mientras examinan las imágenes de Europa que hace un momento han sido enviadas por el *Galileo*, un vehículo espacial no tripulado. ¿Por qué tanto interés en las imágenes de una de las 16 lunas de Júpiter? Porque Europa ha sido considerada como uno de los objetos celestes con más posibilidades de albergar vida extraterrestre.

La situación de Europa como posible hogar de vida extraterrestre es algo nuevo. Los datos recopilados en los años setenta mostraron que la superficie de esta luna se hallaba cubierta en su totalidad de agua congelada y este mundo helado no parecía ser particularmente acogedor para la vida. Sin embargo, en tiempos más recientes el vehículo espacial *Galileo* voló muy cerca de la superficie de Europa y obtuvo gran cantidad de imágenes muy detalladas. Estas imágenes, junto con otros datos recogidos por el *Galileo*, han promovido una nueva perspectiva de la helada luna.

Las imágenes más recientes de Europa muestran que su gélida superficie está llena de enormes rajaduras, promontorios y grietas. Estas deformidades indican que la placa de hielo se mueve y se desplaza, y los minuciosos análisis de los científicos sugieren que la distribución de rajaduras que se observa es la que cabría esperar si el hielo descansase sobre agua líquida. Este mundo aparentemente frío y sin vida podría esconder en efecto un enorme océano líquido, calentado por el rocoso núcleo de la luna y oculto a gran profundidad bajo una inmensa placa de hielo.

¿Cuál es la importancia de este descubrimiento? El agua es indispensable para la vida; toda forma de vida de la Tierra necesita agua para sobrevivir. De acuerdo con lo que sabemos hoy en día acerca del origen de la vida en nuestro planeta, el agua es un componente clave de las condiciones en las que puede surgir la vida. El descubrimiento de las placas de hielo en movimiento de Europa es nuestro primer indicio de que podría existir agua en algún lugar del sistema solar fuera de la Tierra. Si la vida surgió en el medio acuoso de la Tierra primitiva, ¿por qué no en el ambiente acuoso de Europa? ■

1 ¿Cómo comenzó la vida?

¿Cómo y cuándo hizo la vida su aparición en la Tierra? Hace apenas unos siglos, esta pregunta habría sido considerada como trivial. Aunque nadie sabía cómo surgió la vida *por primera vez*, la gente pensaba que todo el tiempo aparecían nuevos seres vivos, por **generación espontánea** a partir tanto de la materia inanimada como de otras formas de vida sin relación con las nuevas. En 1609 un botánico francés escribió lo siguiente: "Hay un árbol... que se observa con frecuencia en Escocia. De este árbol caen hojas; por un lado tocan el agua y se convierten lentamente en peces; por el otro tocan la tierra y se transforman en aves." Abundan los escritos medievales con observaciones similares y encantadoras recetas para crear vida: incluso seres humanos. Se pensaba que los microorganismos surgían espontáneamente del caldo, los gusanos, de la carne, y los ratones, de mezclas de camisas sudadas y trigo.

En 1668 el médico italiano Francesco Redi refutó la hipótesis de los gusanos a partir de la carne, simplemente manteniendo alejadas las moscas (de cuyos huevecillos salen los gusanos) de la carne no contaminada. A mediados del siglo XIX, Louis Pasteur en Francia y John Tyndall en Inglaterra refutaron la idea del caldo que se transforma en microorganismos (Fig. 4-1). Aunque su trabajo echó por tierra en efecto la noción de la generación espontánea, no dio respuesta a la pregunta de cómo apareció la vida en la Tierra por primera vez. O bien, como lo expuso el bioquímico Stanley Miller: "Pasteur nunca probó que no ocurrió alguna vez; sólo demostró que no sucede todo el tiempo."

Durante casi medio siglo, el asunto permaneció en letargo. Finalmente, los biólogos regresaron a la cuestión del origen de la vida. En los años veinte y treinta, Alexander Oparin en Rusia y John B.S. Haldane en Inglaterra advirtieron que la atmósfera rica en oxígeno que conocemos no habría permitido la formación espontánea de las complejas moléculas orgánicas necesarias para la vida. El oxígeno reacciona fácilmente con otras moléculas: rompe los enlaces químicos y de este modo tiende a simplificar las moléculas. Oparin y Haldane especularon que quizá la atmósfera de la Tierra joven contenía muy poco oxígeno y era rica en hidrógeno, y que, en estas condiciones atmosféricas, la vida pudo haber surgido de la materia inanimada mediante reacciones químicas ordinarias. Este proceso de evolución química se conoce como **evolución prebiótica,** es decir, evolución antes de que existiera la vida.

La atmósfera y el clima primitivos gobernaron la evolución prebiótica

La Tierra primigenia era muy diferente del planeta del que ahora gozamos. Cuando la Tierra se formó hace 4500 millones de años, estaba muy caliente. Numerosos meteoritos se estrellaban en el planeta en formación, y la energía cinética de estas rocas extraterrestres se convertía en calor al producirse el impacto. Los átomos que se desintegraban desprendían aún más calor. La roca de la que se componía la Tierra se fundió, y los elementos más pesados, como el hierro y el níquel, se hundieron hacia el centro del planeta, donde siguen fundidos hasta el día de hoy. Poco a poco, la Tierra se enfrió y los elementos se combinaron para formar compuestos de muchos tipos. Prácticamente todo el oxígeno se combinó con hidrógeno para formar agua, con carbono para formar dióxido de carbono, o con elementos más pesados para formar minerales. Al cabo de millones de años la Tierra se enfrió lo suficiente para permitir la existencia de agua en forma líquida; debió haber llovido durante miles de años mientras el vapor de agua se condensaba en la atmósfera cada vez más fría. Al caer en la superficie, el agua disolvió muchos minerales y formó un océano levemente salado. Los rayos de las tormentas, el calor de los volcanes y la intensa luz ultravioleta procedente del Sol derramaban energía en los jóvenes mares.

A juzgar por la composición química de la roca que se formó en esta época, los geoquímicos han deducido que la atmósfera primitiva contenía probablemente dióxido de carbono, metano, amoniaco, hidrógeno, nitrógeno, ácido clorhídrico, sulfuro de hidrógeno y vapor de agua. Pero prácticamente no había oxígeno libre en la atmósfera primitiva, porque los átomos de oxígeno estaban atrapados en el agua, el dióxido de carbono y los minerales.

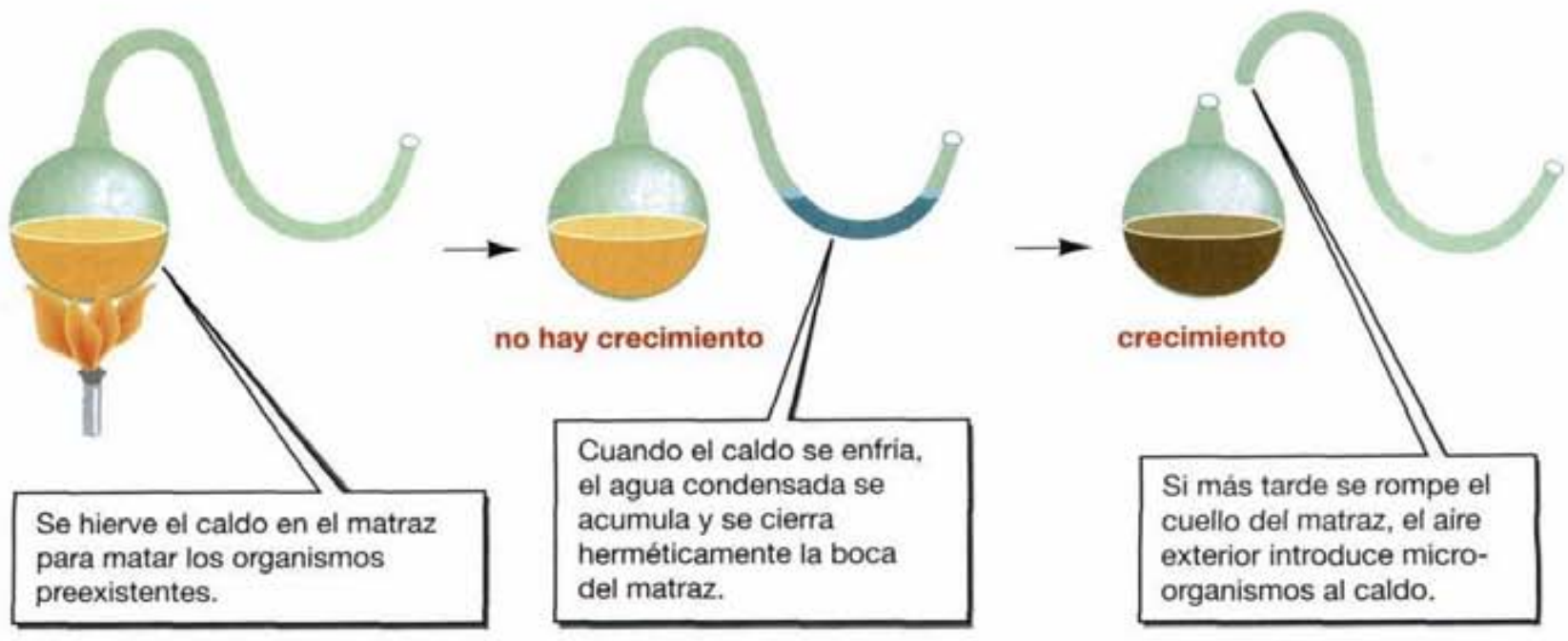


Figura 4-1 Refutación de la generación espontánea
Experimento con el que Louis Pasteur refutó la generación espontánea de microorganismos en un caldo.

Se sintetizan moléculas orgánicas espontáneamente en condiciones prebióticas

En 1953, inspirados en las ideas de Oparin y Haldane, Stanley Miller, entonces estudiante de posgrado, y su asesor, Harold Urey, de la Universidad de Chicago, se propusieron simular la evolución prebiótica en el laboratorio. Intentaron reproducir la atmósfera de la Tierra primitiva mezclando vapor de agua, amoniaco, hidrógeno y metano en un matraz. Una descarga eléctrica remedó la intensa energía de las tormentas eléctricas de la Tierra primitiva. En este microcosmos experimental, Miller y Urey encontraron que aparecían moléculas orgánicas sencillas al cabo de apenas unos días (Fig. 4-2). En experimentos similares realizados por Miller y otros investigadores se han producido aminoácidos, proteínas cortas, nucleótidos, trifosfato de adenosina (ATP) y otras moléculas características de los seres vivos. Un hecho interesante es que la composición exacta de la "atmósfera" que se utiliza en estos experimentos carece de importancia, siempre y cuando contenga hidrógeno, carbono y nitrógeno y se excluya el oxígeno libre. De modo análogo, diversas fuentes de energía, como la luz ultravioleta, descargas eléctricas y calor, son todas igualmente eficaces en términos generales. Quizá los geoquímicos nunca lleguen a saber cómo era exactamente la atmósfera primigenia, pero es indudable que se sintetizaron moléculas orgánicas en la Tierra primitiva. Otras moléculas orgánicas llegaron probablemente del espacio, en los meteoritos y cometas que se estrellaban en la superficie terrestre. (El análisis de meteoritos modernos recuperados de los cráteres de impacto en la Tierra ha permitido saber que algunos meteoritos contienen concentraciones relativamente altas de aminoácidos y otras moléculas orgánicas sencillas, similares a las que se generaron en el experimento de Miller y Urey.)

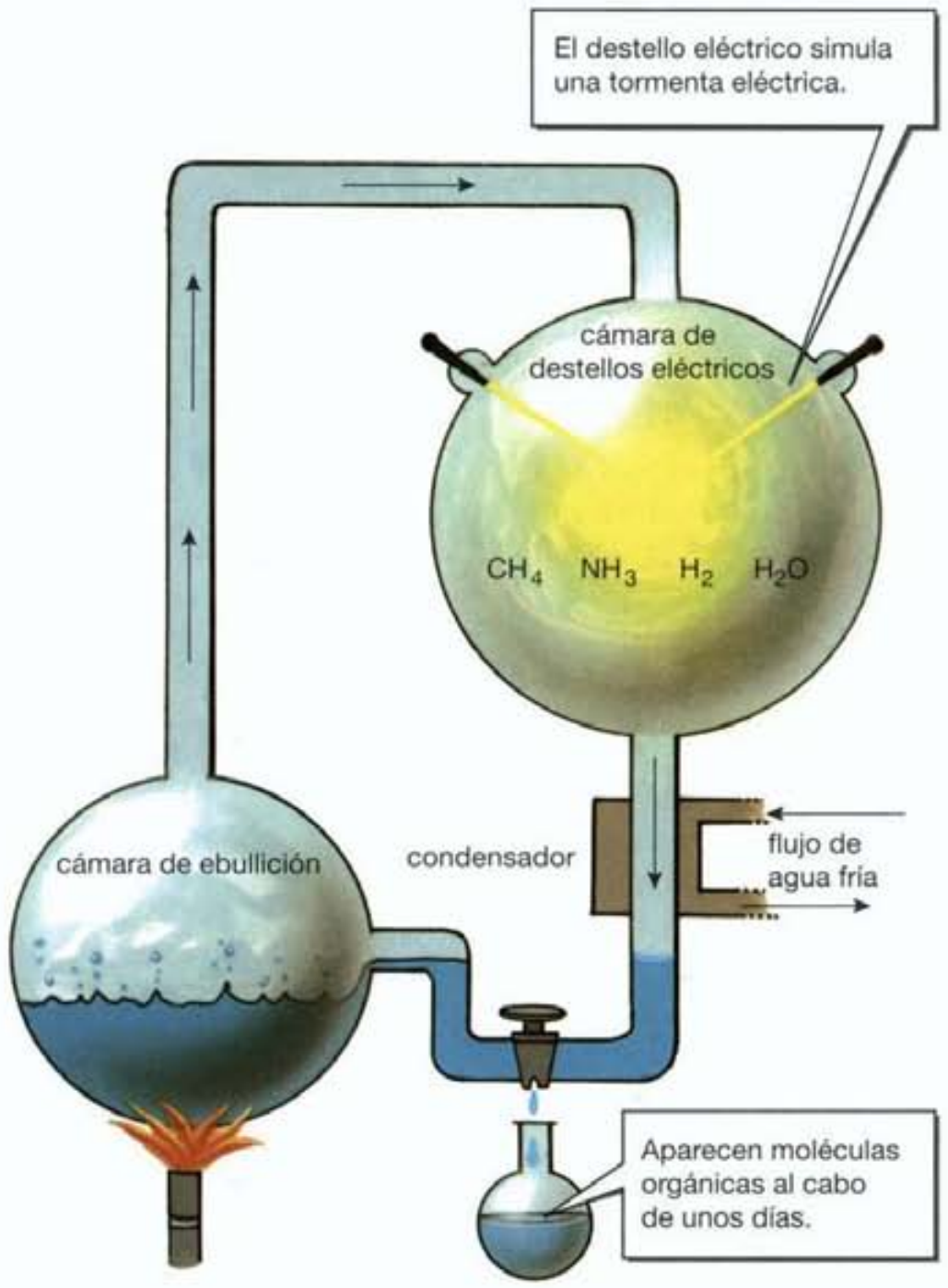


Figura 4-2 Aparato experimental de Stanley Miller y Harold Urey
Las etapas iniciales de la vida no dejaron fósiles; por esta razón, los historiadores de la evolución han seguido la estrategia de recrear en el laboratorio las condiciones que tal vez prevalecían en la Tierra primitiva. La mezcla de gases de la cámara de destellos simula la atmósfera primitiva de la Tierra.

Las condiciones prebióticas habrían permitido la acumulación de moléculas orgánicas

Seguramente la síntesis prebiótica no fue muy eficiente ni rápida. No obstante, en unos pocos cientos de millones de años se pudieron haber acumulado grandes cantidades de moléculas orgánicas, sobre todo porque no se descomponían con tanta rapidez en esos tiempos. En la Tierra de nuestros días casi todas las moléculas orgánicas tienen una existencia breve; o bien son digeridas por los organismos vivos o reaccionan con el oxígeno atmosférico. La Tierra primigenia carecía de vida y también de oxígeno libre, por lo que estas fuentes de degradación no existían. Sin embargo, la atmósfera primitiva también carecía de una capa de ozono, esto es, una región muy alta de la atmósfera rica en moléculas de ozono (O_3), las cuales absorben parte de la luz ultravioleta (UV) de alta energía del Sol antes que ésta llegue a la Tierra. Durante la historia primitiva de la Tierra, antes que se formara la capa de ozono, el bombardeo de UV, capaz de romper las moléculas orgánicas, debió no haber sido muy intenso. Algunos lugares, sin embargo, como aquellos situados debajo de salientes de roca o incluso en el fondo de mares relativamente poco profundos, habrían estado a salvo de la radiación UV. Es posible que las moléculas orgánicas se hayan acumulado en estos lugares hasta alcanzar niveles relativamente elevados.

Sin embargo, incluso en las zonas a salvo del Sol es poco probable que las moléculas disueltas en un océano enorme pudiesen alcanzar la concentración necesaria para formar, de manera espontánea, las moléculas más complejas que surgieron en la etapa siguiente de la evolución prebiótica. Las reacciones químicas en las que moléculas simples se combinaron para formar moléculas más grandes, como el RNA y las proteínas, por ejemplo, requerían que las moléculas reaccionantes estuviesen agrupadas muy cerca unas de otras. Los científicos han propuesto varios mecanismos para explicar cómo se podrían haber alcanzado en la Tierra primitiva las elevadas concentraciones que se necesitaban. Una posibilidad es que las olas que se estrellaban en las costas llenasen de agua estanques poco profundos a orillas del océano. Después, parte del agua del estanque se habría evaporado y las sustancias disueltas se habrían concentrado. Dado un número suficiente de ciclos de llenado y evaporación, las moléculas de estos estanques podrían haber formado un "caldo primigenio" en el que ciertas reacciones químicas espontáneas podían generar moléculas orgánicas complejas. Estas moléculas pudieron entonces convertirse en los componentes básicos de los primeros organismos vivos.

¿Fue el RNA la primera molécula autorreproductora?

Una de las características fundamentales de los seres vivos es su capacidad para reproducirse. Esta capacidad depende de la facultad especial que la molécula de DNA tiene de replicarse. En las células modernas, el DNA codifica la información que las células necesitan para sintetizar las proteínas encargadas de llevar a cabo la mayor parte de las funciones celulares. La autorreplicación del DNA asegura que esta información se transfiera a las subsiguientes generaciones de células. Pero, ¿cómo surgió este sistema de autocopiado? Está muy lejos de ser obvio cómo pudo cualquiera de los componentes del caldo primigenio llegar a adquirir la facultad de hacer copias de sí mismo.

En los años ochenta, Thomas Cech de la Universidad de Colorado y Sidney Altman de la Universidad de Yale propusieron una solución fascinante a esta cuestión. Estos investigadores descubrieron que ciertas moléculas pequeñas de RNA, llamadas **ribozimas**, actúan como enzimas que catalizan reacciones celulares, entre ellas la síntesis de más moléculas de RNA. Parece inevitable que, a lo largo de cientos de millones de años de síntesis química prebiótica, los nucleótidos de RNA se hayan enlazado ocasionalmente unos con otros para formar cadenas cortas de RNA. Supongamos que, por puro azar, una de estas cadenas de RNA era una ribozima capaz de catalizar la síntesis de copias de sí misma a partir de los ribonucleótidos libres de las aguas circundantes. Es probable que esta primera ribozima no haya sido muy buena para desempeñar su tarea y haya cometido muchos errores, los cuales constituyeron las primeras mutaciones. Al igual que las mutaciones modernas, la mayor parte de aquéllas arruinaron sin duda las facultades catalíticas de las "moléculas hijas", pero unas pocas pudieron haber representado mejoras. La evolución molecular pudo comenzar entonces, conforme ribozimas con mayor rapidez y exactitud de replicación se reproducían más aprisa y hacían un número cada vez mayor de copias de sí mismas.

Aun después del surgimiento de pequeñas moléculas autorreproductoras, la transición al moderno mecanismo de "DNA → RNA → proteína" debió haber requerido una serie compleja de etapas intermedias. Un problema particularmente difícil es que, si bien las cadenas pequeñas de nucleótidos catalizan su propia replicación, las cadenas grandes de nucleótidos no pueden replicarse sin la ayuda de enzimas proteínicas específicas que están codificadas en las mismas cadenas largas de nucleótidos. Así pues, ¿cómo pudieron las primeras moléculas de RNA llegar a ser lo suficientemente largas para codificar las proteínas necesarias, si esas proteínas no podían existir en tanto las moléculas de RNA no tuviesen la longitud suficiente? Afortunadamente, las leyes de la física y la química permiten resolver este espinoso problema, al igual que el problema igualmente peliagudo de cómo se retrajo gradualmente el RNA a su papel actual de intermediario entre el DNA y las enzimas proteínicas. Los detalles son fascinantes pero demasiado intrincados para describirlos aquí. A los lectores interesados en explorar esta etapa de la evolución química en todo su esplendor se les recomienda leer el libro de Manfred Eigen *Steps Towards Life* (véase la sección "Para mayor información" de la p. 82).

Las protocélulas pudieron haber consistido en ribozimas encerradas en microesferas

Las moléculas autorreproductoras por sí solas no constituyen la vida; se necesita además algún tipo de membrana envolvente.

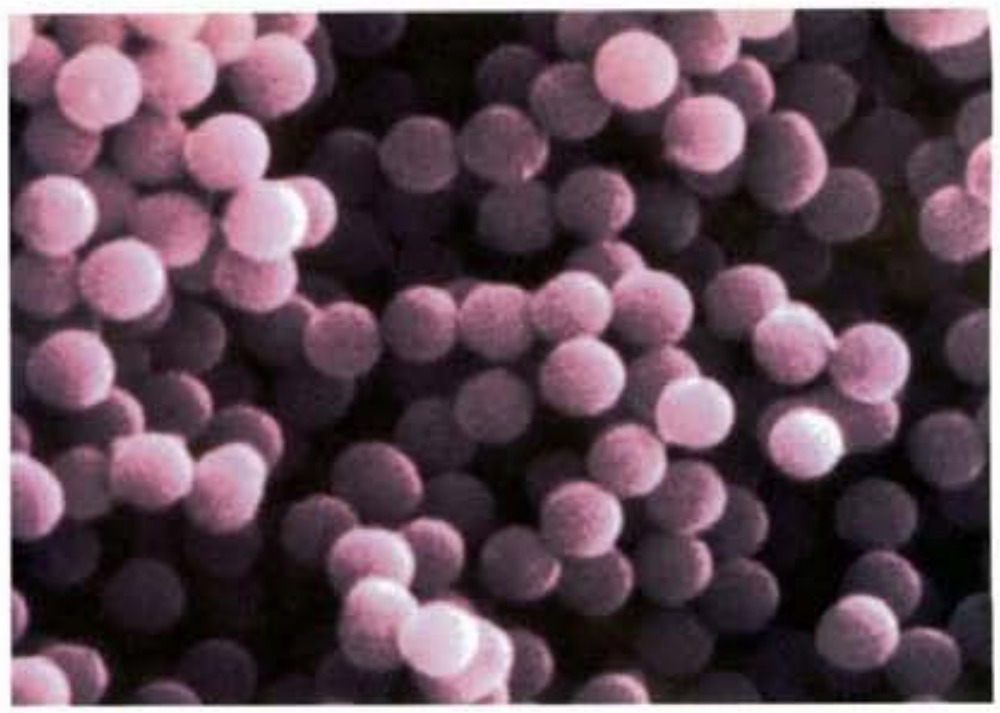


Figura 4-3 ¿Se asemejan las microesferas a las células más antiguas? Se forman microesferas parecidas a células agitando proteínas y lípidos en un medio líquido. Estas microesferas pueden incorporar material de la solución circundante, crecer e incluso "reproducirse", como éstas lo hacen.

Las precursoras de las primeras membranas biológicas debieron haber sido estructuras simples que se formaban espontáneamente merced a procesos mecánicos puramente físicos. Por ejemplo, los químicos han demostrado que si se agita agua que contenga proteínas y lípidos a modo de simular las olas que golpeaban contra las antiguas costas, se forman estructuras huecas llamadas **microesferas** (Fig. 4-3). Estas esferas huecas se asemejan a las células vivas en varios aspectos. Tienen una frontera exterior bien definida que separa el contenido interno de la solución externa. Si la composición de la microesfera es la adecuada, se forma una "membrana" de apariencia notablemente similar a la de una membrana celular real. En ciertas condiciones, las microesferas absorben material de la solución ("se alimentan"), crecen e incluso se dividen.

Si por casualidad una microesfera hubiese llegado a encerrar las ribozimas correctas, se habría formado algo parecido a una célula viva, a la que daríamos el nombre de **protocélula**, estructuralmente similar a una célula, pero no un ser vivo. Las ribozimas y sus productos proteínicos habrían quedado protegidos de las ribozimas libres del caldo primigenio. Se podrían haber difundido nucleótidos y aminoácidos a través de la membrana y haber sido utilizados para sintetizar nuevas moléculas de RNA y proteína. Una vez alcanzado el crecimiento suficiente, la microesfera pudo haberse dividido, quedando incorporadas algunas copias de las ribozimas y las proteínas en cada microesfera hija. De haber sido así, el camino hacia la evolución de las primeras células habría llegado casi a su término. ¿Hubo un momento en particular en que una protocélula inanimada dio origen a un ser vivo? Probablemente no fue así. Al igual que la mayor parte de las transiciones evolutivas, el cambio de la protocélula a la célula viva fue un proceso continuo, sin una frontera definida entre un estado y el siguiente.

Pero, ¿acaso sucedió todo esto?

La situación hipotética que hemos descrito, aunque es plausible y congruente con muchas de las conclusiones de la investigación, no es en modo alguno indudable. Uno de los aspectos más sorprendentes de la investigación acerca del origen de la

vida es la gran diversidad de suposiciones, experimentos e hipótesis contradictorias (véase la lectura sugerida de Iris Fry, *The Emergence of Life on Earth*, para darse una idea de las controversias). Los investigadores discrepan en cuanto a si la vida surgió en aguas estancadas, en el mar, en películas de humedad sobre la superficie de trozos de arcilla o de pirita de hierro ("el oro de los tontos"), o en respiraderos muy calientes de las profundidades marinas. (Los defensores del origen de la vida en los respiraderos del fondo del mar sugieren que respiraderos similares podrían mantener los mares de Europa en estado líquido y crear las condiciones para un origen independiente de la vida en esa luna.) Unos pocos investigadores incluso argumentan que la vida llegó a la Tierra del espacio. ¿Podemos sacar alguna conclusión de las investigaciones realizadas hasta la fecha? Nadie conoce realmente la respuesta a esa pregunta, pero podemos hacer algunos comentarios.

En primer lugar, los experimentos de Miller y otros demuestran que en la Tierra primigenia se habrían formado en abundancia aminoácidos, nucleótidos y otras moléculas orgánicas, así como estructuras simples semejantes a membranas. En segundo lugar, la evolución química dispuso de muchísimo tiempo y de vastas regiones de la Tierra. Dado el tiempo suficiente y un conjunto suficientemente grande de actores, incluso los sucesos extremadamente raros se producen muchas veces. Así pues, aunque la evolución prebiótica creara sólo moléculas simples y los catalizadores no fueran muy eficientes, y las primeras membranas carecieran de refinamiento, las grandes extensiones de tiempo y espacio disponibles habrían aumentado la probabilidad de que se completase cada una de las pequeñas etapas del camino que lleva del caldo primigenio a la célula viva.

Muchos biólogos aceptan que el origen de la vida fue probablemente una consecuencia inevitable de la acción de leyes naturales. Conviene subrayar, no obstante, que esta propuesta no se ha probado y nunca se probará. ¡Los biólogos que investigan el origen de la vida no disponen de millones de años ni de billones de litros de soluciones de reacción con qué trabajar!

2 ¿Cómo eran los primeros organismos?

La vida comenzó durante la *era precámbrica*, un intervalo designado por los geólogos y los paleontólogos, que han ideado un sistema de nomenclatura jerárquica de eras, periodos y épocas para delinear la inmensa extensión del tiempo geológico (Tabla 4-1). Los organismos fósiles más antiguos encontrados hasta la fecha se encuentran en rocas precámbricas de alrededor de 3500 millones de años de antigüedad, según lo indican las técnicas radiométricas de datación (véase la sección "Investigación científica: ¿Cómo se averigua la antigüedad de un fósil?"). Los rastros químicos de rocas más antiguas han inducido a algunos paleontólogos a pensar que la vida es aún más antigua: quizá hasta 3900 millones de años. ¿Cómo eran las primeras células?

Los primeros organismos eran procariotas anaerobios

Las primeras células eran procarióticas; es decir, su material genético no estaba separado del resto de la célula y encerrado en un núcleo envuelto en una membrana. Estas células obtenían nutrimentos y energía probablemente absorbiendo moléculas orgánicas de su entorno. No había oxígeno libre en la atmósfera, de modo que las células tendrían que metabolizar las moléculas orgánicas de forma anaeróbica. El metabolismo anaeróbico produce sólo cantidades pequeñas de energía.

Como sin duda ya resulta claro, las primeras células eran bacterias anaerobias primitivas. Al multiplicarse estas bacterias ancestrales, sin embargo, tarde o temprano debieron haber consumido todas las moléculas orgánicas producidas por la síntesis prebiótica. Las moléculas más simples, como el dióxido de carbono y el agua, por ejemplo, eran todavía muy abundantes, al igual que la energía en forma de luz solar. Lo que faltaba, entonces, no era materiales ni la energía misma, sino *moléculas energéticas*, es decir, moléculas en las que se ha almacenado energía en enlaces químicos.

Algunos organismos adquirieron la capacidad de capturar energía solar

Con el tiempo, algunas células adquirieron la facultad de utilizar la energía solar para llevar a cabo la síntesis de moléculas complejas de alta energía, a partir de moléculas más simples: en otras palabras, la fotosíntesis hizo su aparición. La fotosíntesis necesita una fuente de hidrógeno, y las primeras bacterias fotosintéticas utilizaron probablemente sulfuro de hidrógeno para este fin (de forma muy parecida a como lo hacen hoy día las bacterias fotosintéticas púrpuras). Tarde o temprano, sin embargo, la provisión de sulfuro de hidrógeno del planeta (producido principalmente por los volcanes) debe haberse reducido considerablemente. La escasez de sulfuro de hidrógeno preparó el escenario para la evolución de bacterias fotosintéticas capaces de utilizar la fuente de hidrógeno más abundante del planeta: el agua (H_2O).

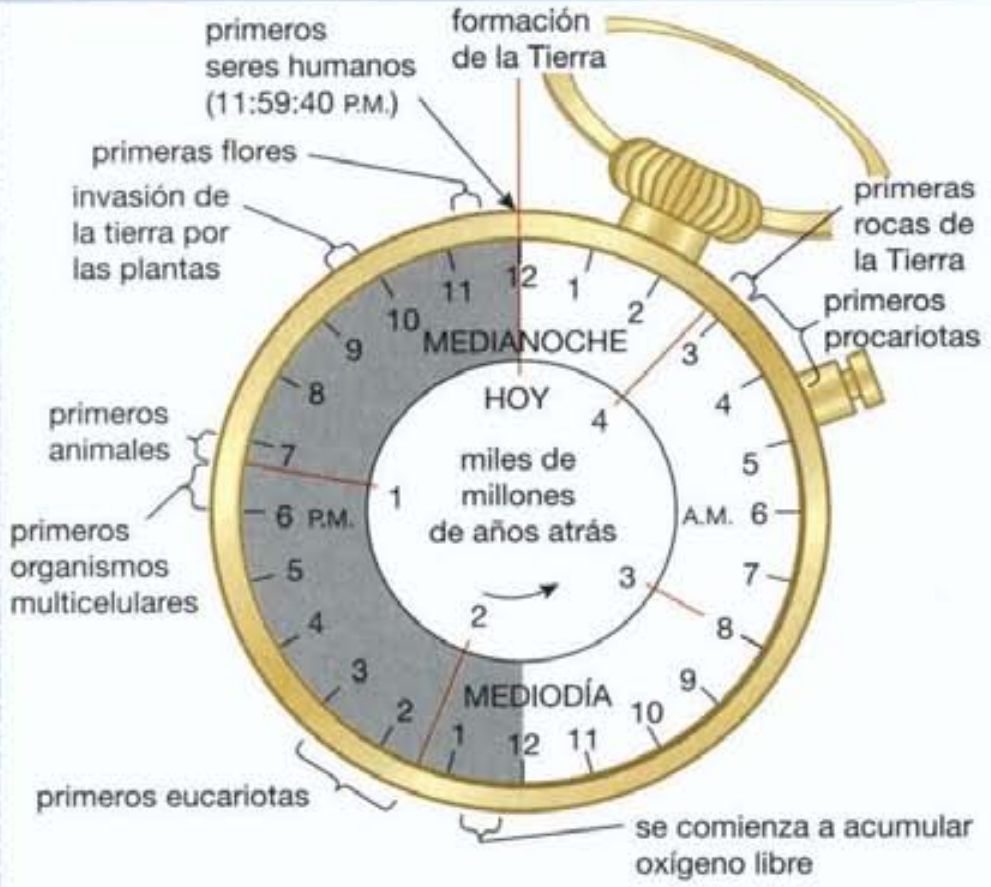
La fotosíntesis basada en el agua convierte agua y dióxido de carbono en azúcar y libera oxígeno como producto colateral. El advenimiento de este nuevo método para capturar energía introdujo cantidades importantes de oxígeno libre en la atmósfera por primera vez. Al principio, el oxígeno recién liberado se consumía rápidamente en reacciones con otras moléculas de la atmósfera y de la *corteza*, o capa superficial, del planeta. Un átomo reactivo particularmente común en la corteza terrestre era el hierro, y gran parte del nuevo oxígeno se combinó con los átomos de hierro para formar enormes depósitos de óxido de hierro (también conocido como *herrumbre*).

Una vez que todo el hierro accesible se transformó en herrumbre, la concentración de oxígeno libre en la atmósfera comenzó a aumentar. El análisis químico de las rocas sugiere que comenzaron a aparecer cantidades significativas de oxígeno libre en la atmósfera hace alrededor de 2200 millones de años, por obra de bacterias probablemente muy similares a las modernas cianobacterias (se puede asegurar que respiramos algunas moléculas de oxígeno que fueron desprendidas por una de esas cianobacterias que vivieron hace 2000 millones de años). Los niveles de oxígeno atmosférico aumentaron constantemente hasta alcanzar un nivel estable hace alrededor de 1500 millones de años. A partir de entonces, la proporción de oxígeno en la atmósfera ha sido casi constante, porque la cantidad de oxígeno que se libera por fotosíntesis en todo el mundo se compensa exactamente con la cantidad que se consume en la respiración aeróbica.

Tabla 4-1 Historia de la vida en la Tierra

Era	Periodo	Época	Hace* (millones de años)	Sucesos principales
Precámbrica			4600	Origen del sistema solar y la Tierra.
			4000-3900	Aparición de las primeras rocas en la Tierra.
			3900-3500	Primeras células vivas (procariotas).
			3500	Origen de la fotosíntesis (en las cianobacterias).
			2200	Acumulación de oxígeno libre en la atmósfera.
			2000-1700	Primeros eucariotas.
			Para 1000	Primeros organismos multicelulares.
			Alrededor de 1000	Primeros animales (invertebrados marinos de cuerpo blando).
Paleozoica	Cámbrico		544-505	Prosperan las algas marinas primitivas; origen de la mayor parte de los tipos de invertebrados marinos; primeros peces.
	Ordovícico		505-440	Los invertebrados, especialmente los artrópo dos y moluscos, predominan en el mar; primeros hongos.
	Silúrico		440-410	Muchos peces, trilobites y moluscos en el mar; primeras plantas vasculares; invasión de la tierra por las plantas; invasión de la tierra por los artrópodos.
	Devónico		410-360	Los peces y trilobites prosperan en el mar; primeros anfibios e insectos; primeras semillas y polen.
	Carbonífero		360-286	Bosques pantanosos de helechos arbóreos y licopodios; primeras coníferas; predominio de los anfibios; numerosos insectos; primeros reptiles.
	Pérmico		286-245	Extinciones marinas masivas, incluso los últimos trilobites; prosperidad de los reptiles y decadencia de los anfibios; los continentes se juntan en una sola masa de tierra: Pangea.
Mesozoica	Triásico		245-208	Primeros mamíferos y dinosaurios; bosques de gimnospermas y helechos arbóreos; se inicia la separación de Pangea.
	Jurásico		208-146	Predominio de los dinosaurios y las coníferas; primeras aves; los continentes se separan parcialmente.
	Cretácico		146-65	Aparecen las plantas con flor y llegan a predominar; extinciones en masa de vida marina y algunas especies terrestres, entre ellas los últimos dinosaurios; los continentes modernos quedan bien separados
Cenozoica	Terciario	Paleoceno	65-54	Prosperidad generalizada de aves, mamíferos, insectos y plantas con flor; los continentes se desplazan hasta sus posiciones modernas; clima benigno al comienzo del periodo, con extensa formación de montañas y enfriamiento hacia el final.
		Eoceno	54-38	
		Oligoceno	38-23	
		Mioceno	23-5	
		Plioceno	5-1.8	
	Cuaternario	Pleistoceno	1.8-0.01	Evolución del género *Homo*; glaciaciones repetidas en el Hemisferio Norte; extinción de muchos mamíferos gigantes.
		Reciente	0.01-presente	

* Tomado del Museo de Paleontología de la Universidad de California, abril de 2000.



Historia de la Tierra resumida en un día de 24 horas

Investigación científica

¿Cómo se averigua la antigüedad de un fósil?

Los primeros geólogos podían establecer la antigüedad de las capas de roca y de los fósiles que éstas contenían sólo de un modo *relativo:* los fósiles que estaban en capas más profundas de roca eran en general más antiguos que los hallados en capas más superficiales. Con el descubrimiento de la radiactividad se hizo posible establecer fechas *absolutas,* dentro de ciertos límites de incertidumbre. Los núcleos de elementos radiactivos se descomponen, o desintegran, espontáneamente en otros elementos. Por ejemplo, el carbono 14 (que habitualmente se representa como ^{14}C) emite un electrón para transformarse en nitrógeno 14 (^{14}N). Cada elemento radiactivo se desintegra con una rapidez que es independiente de la temperatura, la presión o el compuesto químico del que el elemento forma parte. El tiempo necesario para que la mitad de los núcleos radiactivos se desintegren con esta rapidez característica se conoce como *vida media*. La vida media del ^{14}C, por ejemplo, es de 5730 años.

¿Cómo se utilizan los elementos radiactivos para averiguar la antigüedad de las rocas? Si conocemos la rapidez de desintegración y medimos la proporción de núcleos desintegrados respecto a los núcleos no desintegrados, podemos estimar el tiempo que ha transcurrido desde que estos elementos radiactivos quedaron atrapados en la roca. Este proceso se conoce como *datación radiométrica*. Una técnica de datación particularmente simple se basa en la desintegración del potasio 40 (^{40}K), que tiene una vida media de alrededor de 1250 millones de años, a argón 40 (^{40}Ar). El potasio es un elemento muy reactivo que es común encontrar en las rocas volcánicas como el granito y el basalto. El argón, sin embargo, es un gas que no reacciona. Supongamos que un volcán hace erupción con un gran flujo de lava que cubre el campo de los alrededores. Debido a que todo el ^{40}Ar es gaseoso, escapa de la lava en forma de burbujas, de modo que cuando la lava se enfría y se solidifica, la roca que se forma no contiene ^{40}Ar inicialmente. La mitad del ^{40}K presente en la lava endurecida se desintegrará a ^{40}Ar cada 1250 millones de años, y el ^{40}Ar gaseoso quedará atrapado en la roca. Un geólogo podría tomar una muestra de la roca y establecer la proporción de ^{40}K a ^{40}Ar (Fig. E4-1). Si el análisis indica que los dos elementos están presentes en cantidades iguales, el geólogo concluiría que la lava se endureció hace 1250 millones de años. Si se tiene el cuidado apropiado, estas estimaciones de antigüedad son muy confiables. Si se encuentra un fósil debajo de un flujo de lava datado en, por ejemplo, 500 millones de años, entonces se sabe con certeza que ese fósil tiene al menos esa antigüedad.

Ciertos elementos radiactivos, al desintegrarse, permiten estimar incluso la edad del sistema solar. El análisis del uranio, que se desintegra a plomo, ha mostrado que los meteoritos más antiguos y las rocas lunares recogidas por los astronautas tienen al menos 4600 millones de años de antigüedad.

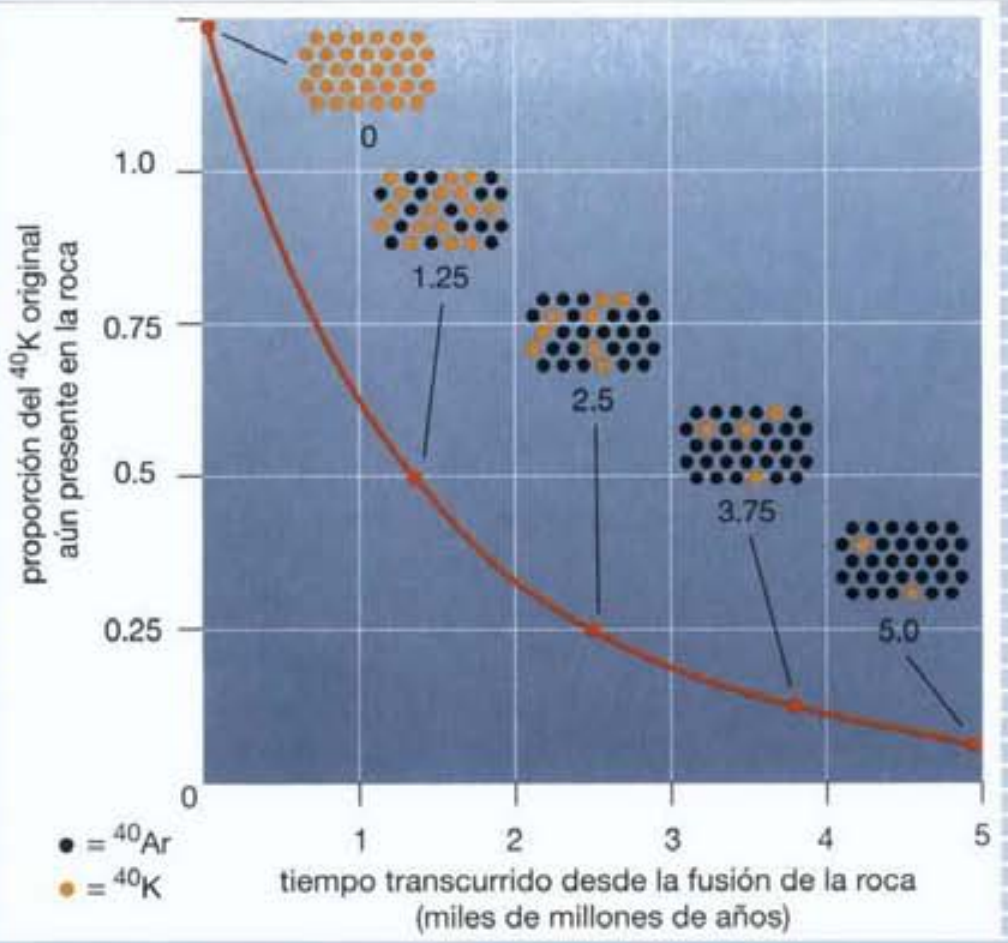


Figura E4-1 Relación entre el tiempo y la desintegración del ^{40}K radiactivo a ^{40}Ar

El metabolismo aeróbico surgió en respuesta a la crisis de oxígeno

El oxígeno puede ser muy peligroso para los seres vivos porque reacciona con las moléculas orgánicas y las destruye. Muchas de las bacterias anaerobias de nuestros días perecen al ser expuestas a lo que para ellas es un veneno letal: el oxígeno. La acumulación de oxígeno en la atmósfera de la Tierra primitiva exterminó probablemente muchos organismos y fomentó la evolución de mecanismos celulares para contrarrestar la toxicidad del oxígeno. La crisis de oxígeno también creó la presión ambiental para el siguiente gran avance en la era de los microbios: la aptitud de utilizar oxígeno en el metabolismo. Esta capacidad no sólo representa una defensa contra la acción química del oxígeno, sino que canaliza en efecto su poder destructor, a través de la respiración aeróbica, para generar energía útil para la célula. Debido a que la cantidad de energía de que una célula dispone aumenta enormemente cuando se utiliza oxígeno para metabolizar las moléculas de alimento, las células aerobias poseían una importante ventaja selectiva.

Los eucariotas formaron organelos y un núcleo encerrados en membranas

Multitud de bacterias representaban una rica fuente de alimento para cualquier organismo capaz de comérselas. No existen registros fósiles de las primeras células depredadoras, pero los paleobiólogos (interesados en el estudio del origen de la vida) especulan que, una vez que apareció una población idónea susceptible de ser devorada (como estas bacterias), la conducta predatoria debió haber evolucionado rápidamente. Estos depredadores se habrían especializado en las células procarióticas carentes de pared celular y, en consecuencia, habrían sido capaces de englobar bacterias enteras como presa. De acuerdo con la hipótesis que goza de más amplia aceptación, estos depredadores eran por lo demás muy primitivos, incapaces de llevar a cabo ni la fotosíntesis ni el metabolismo aeróbico. Aunque podían atrapar partículas grandes de alimento, en este caso bacterias, las metabolizaban de forma ineficiente. Hace alrededor de 1700 millones de años, sin embargo, un depredador engendró probablemente la primera célula eucariótica.

Las células eucarióticas difieren de las procarióticas en muchos aspectos, pero quizá el más fundamental es la presencia, en los eucariotas, de un núcleo encerrado en una membrana que contiene el material genético de la célula. Otras estructuras cardinales de los eucariotas son los organelos en los que se lleva a cabo el metabolismo energético: las mitocondrias y (únicamente en los vegetales) los cloroplastos. ¿Cómo evolucionaron estos organelos?

Las mitocondrias y los cloroplastos pudieron haber surgido a partir de bacterias englobadas

La **hipótesis de los endosimbiotas**, defendida con gran ahínco principalmente por Lynn Margulis, de la Universidad de Massachusetts, propone que las células primitivas se hicieron de los precursores de las mitocondrias y los cloroplastos englobando ciertos tipos de bacterias. Estas células, así como las bacterias atrapadas en su interior (*endo* significa "dentro") establecieron poco a poco una relación *simbiótica*, esto es, una asociación estrecha entre tipos diferentes de organismos a lo largo de un extenso periodo. Supongamos que una célula depredadora anaerobia atrapó una bacteria aerobia para alimentarse de ella, como solía hacerlo, pero por alguna razón no digirió esta presa en particular (Fig. 4-4). La bacteria aerobia continuó viva y en buenas condiciones de salud. De hecho, se hallaba mejor que nunca porque el citoplasma de su depredadora/huésped estaba lleno a reventar de moléculas de alimento a medio digerir: los residuos del metabolismo anaeróbico. La bacteria aerobia absorbió estas moléculas y utilizó oxígeno para metabolizarlas, con lo cual obtuvo enormes cantidades de energía. Tan abundantes eran los recursos alimentarios del microorganismo aerobio, y tan copiosa su producción de energía, que sin duda tuvo fugas de energía, probablemente en forma de ATP u otras moléculas similares, hacia el citoplasma de su huésped. Ahora, la célula depredadora anaerobia con sus bacterias simbióticas podía metabolizar su alimento aeróbicamente, con lo cual conseguía una gran ventaja respecto a sus compatriotas anaeróbicas. Muy pronto su progenie llenó los mares. Al paso del tiempo, la bacteria endosimbiótica perdió su capacidad para vivir independientemente de su huésped, y así nació la mitocondria.

Una de estas nuevas sociedades celulares satisfactorias debió haber logrado una segunda hazaña: capturar una cianobacteria fotosintética y tampoco digerir su presa (véase la figura 4-4). La cianobacteria prosperó en su nuevo huésped y evolucionó poco a poco hasta convertirse en el primer cloroplasto. Otros organelos eucarióticos pudieron haber surgido también por endosimbiosis. Muchos paleobiólogos piensan que los cilios, los flagelos, los centriolos y los microtúbulos pudieron haber evolucionado todos ellos a partir de una simbiosis entre una bacteria del tipo espirilo (una forma de bacterias con forma de sacacorchos alargada) y una célula eucariótica primitiva.

Varios tipos de indicios apoyan esta hipótesis de los endosimbiotas. Por ejemplo, las mitocondrias, los cloroplastos y los centriolos contienen todos ellos su propia provisión minúscula de DNA, hecho que algunos investigadores interpretan como un remanente del DNA que originalmente contenía la bacteria simbiótica. Otro tipo de apoyo proviene de los *intermediarios vivientes*, esto es, organismos que viven hoy en día y son similares a una condición ancestral hipotética, con lo cual contribuyen a demostrar que es factible una vía evolutiva propuesta. Por ejemplo, la amiba *Pelomyxa palustris* carece de mitocondrias, pero alberga una población permanente de bacterias aerobias que desempeñan un papel muy similar. Análogamente, diversos corales, algunas almejas, unos pocos caracoles y al menos una especie de *Paramecium* albergan una colección permanente de algas en sus células (Fig. 4-5). Estos ejemplos de células modernas que albergan endosimbiotas bacterianos sugieren que no hay razón para dudar que hace casi 2000 millones de años pudieron haberse dado asociaciones simbióticas similares que dieron origen a las primeras células eucarióticas.

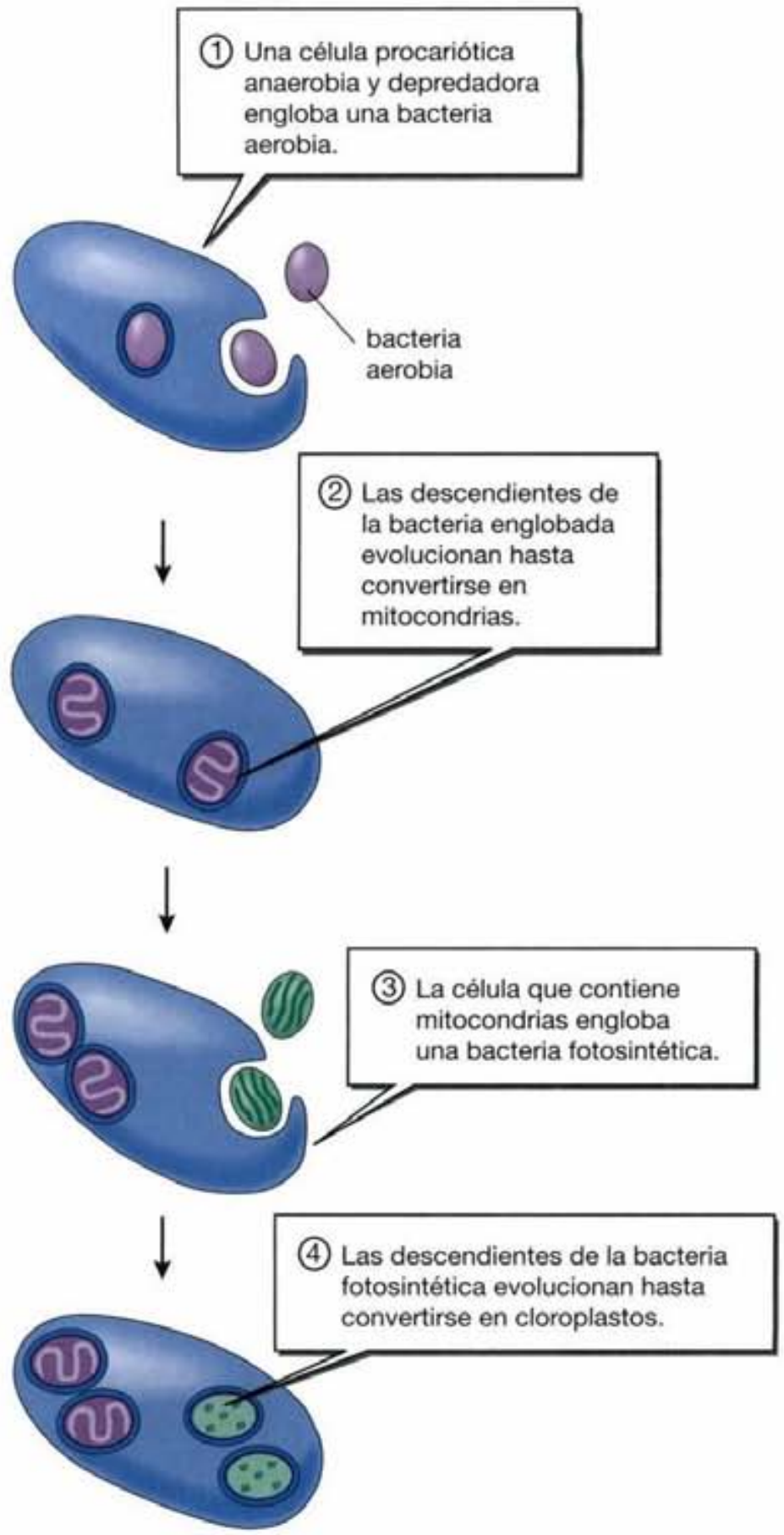


Figura 4-4 Origen probable de las mitocondrias y los cloroplastos de las células eucarióticas

El origen del núcleo es más enigmático

La evolución del núcleo es más difícil de entender. Una posibilidad es que la membrana plasmática se haya plegado hacia adentro para rodear el DNA. Esto daría origen a la membrana

Figura 4-5 Simbiosis intracelular moderna
¿Es admisible un origen endosimbiótico de los organelos celulares? La factibilidad de cualquier hipótesis de la historia evolutiva aumenta si se identifican ejemplos vivientes de las etapas intermedias propuestas. Los antepasados de los cloroplastos de las células vegetales de nuestros días fueron tal vez semejantes a *Chlorella*, el alga unicelular verde que vive en simbiosis dentro del citoplasma del *Paramecium* que aquí se muestra.

nuclear. Nuevos plegamientos hacia el interior pudieron haber creado el retículo endoplásmico, que muestra continuidad con la membrana nuclear. Otra hipótesis es que, al igual que muchos otros organelos eucarióticos, el núcleo surgió como resultado de una endosimbiosis. En esta situación hipotética, la bacteria englobada habría tomado el control de su huésped. Sin embargo, cualquiera que haya sido el origen del núcleo, el hecho de tener el DNA confinado dentro del núcleo parece haber conferido grandes ventajas, quizá al permitir una regulación más fina del material genético. Hoy en día, los organismos compuestos de células eucarióticas son, con mucho, las formas de vida más visibles en nuestro planeta.

3 ¿Cómo surgió la multicelularidad?

Una vez que evolucionaron los comportamientos predatorios, tener un mayor tamaño representó una ventaja. Una célula más grande podía englobar con más facilidad una célula pequeña, al mismo tiempo que resultaba más difícil de ingerir para otras células depredadoras. Además, casi todos los organismos más grandes se desplazan con mayor rapidez que los pequeños, lo que les permite depredar con más éxito y aumenta sus posibilidades de escapar. Pero las células individuales enormes tienen problemas: el oxígeno y los nutrimentos que entran en la célula, así como los productos residuales que salen, deben difundirse a través de la membrana plasmática. Cuanto más grande se hace una célula, menos membrana superficial está diponible por unidad de volumen de citoplasma. Un organismo de más de un milímetro de diámetro aproximadamente sólo puede sobrevivir de dos maneras. En primer lugar, puede tener una velocidad metabólica baja a fin de no necesitar mucho oxígeno ni producir mucho dióxido de carbono. Esto parece dar buenos resultados a ciertas algas unicelulares muy grandes. Por otra parte, el organismo puede ser multicelular; es decir, puede estar formado de muchas células pequeñas empaquetadas en un cuerpo unificado más grande.

Es casi seguro que los primeros organismos multicelulares evolucionaron en el mar, pero el registro fósil poco nos dice acerca del origen de la multicelularidad. Los fósiles eucarióticos unicelulares aparecen por primera vez en rocas de alrededor de 1700 millones de años de antigüedad, pero los primeros indicios fósiles de organismos multicelulares se encuentran en rocas que son 700 millones de años menos antiguas. Algunas de estas rocas de mil millones de años muestran rastros fósiles de huellas y madrigueras de animales y de organismos multicelulares que pudieron haber sido los antepasados de las algas marinas modernas. Sin embargo, y debido a que los primeros organismos multicelulares carecían casi seguramente de esqueleto o de otras partes duras, se han encontrado pocos fósiles. En consecuencia, es probable que nunca lleguemos a saber mucho acerca de ellos.

Las algas multicelulares formaron estructuras especializadas que les facilitaban la invasión de diversos hábitats

Durante la era precámbrica, las células eucarióticas unicelulares que contenían cloroplastos dieron origen a las primeras algas multicelulares. La multicelularidad habría proporcionado al menos dos ventajas a estas algas marinas. En primer lugar, los depredadores habrían tenido dificultad para tragar las algas multicelulares grandes. Por otra parte, la especialización de las células habría proporcionado a las algas la posibilidad de permanecer fijas en las aguas brillantemente iluminadas del litoral, mediante estructuras semejantes a raíces que se hundían en la arena o se aferraban a las rocas, al tiempo que estructuras semejantes a hojas flotaban más arriba expuestas a la luz solar. Las algas verdes, pardas y rojas que pueblan nuestras costas hoy en día —algunas de ellas, como las algas pardas, de más de 60 metros de longitud— descienden de estas primeras algas multicelulares.

Los animales multicelulares adquirieron especializaciones que les permitieron atrapar presas, alimentarse y escapar con más eficiencia

Una extensa variedad de animales invertebrados (animales carentes de columna vertebral) precámbricos aparecen en rocas depositadas hace entre 650 y 544 millones de años. Muchos de estos animales antiguos tienen un aspecto muy diferente al de cualquier otro animal de aparición más tardía en el registro fósil. Algunos paleontólogos piensan que esos animales representan una especie de experimento evolutivo fallido, en términos de planes corporales, que no sobrevivió a la prueba del tiempo. La mayor parte de estos animales precámbricos aparecen de forma más bien repentina en el registro fósil y desaparecen de modo igualmente súbito, por lo que es difícil establecer su ascendencia o el destino de sus descendientes. Sin

embargo, se han hallado antepasados fósiles de las esponjas actuales en rocas precámbricas de alrededor de 570 millones de años de antigüedad, lo que significa que, para entonces, ya habían surgido al menos algunos representantes de los grupos animales modernos. En su mayoría, no obstante, las formas de animales invertebrados que nos son familiares no aparecen en el registro fósil hasta el periodo cámbrico, cuando señalan el comienzo de la era paleozoica, hace alrededor de 544 millones de años. Al igual que los animales precámbricos, los primeros fósiles de animales cámbricos ponen al descubierto una radiación adaptativa que ya había producido una selección muy variada de complejos planes corporales. La historia evolutiva que dio origen a una gama tan impresionante de formas animales diferentes permanece en la oscuridad.

En el caso de los animales, una de las ventajas de la multicelularidad es la posibilidad de alimentarse de presas más grandes. La coevolución de depredador y presa dio lugar a un mayor refinamiento en muchas clases de animales. Ya para el periodo silúrico (hace 440 a 410 millones de años), los trilobites acorazados que se deslizaban sobre el cieno eran presa de los amonites (ya extintos) y del nautilo septado, que todavía sobrevive, prácticamente sin cambios, en aguas profundas del océano Pacífico (Fig. 4-6). Una importante tendencia evolutiva de esta etapa era la búsqueda de mayor movilidad. Los depredadores necesitan recorrer frecuentemente áreas extensas en busca de presas idóneas, y la posibilidad de escapar con celeridad es también una ventaja para la presa. La locomoción se consigue normalmente contrayendo músculos que mueven partes corporales unidas a algún tipo de esqueleto. La mayor parte de los invertebrados de esta época poseían ya sea un esqueleto hidrostático interno, muy parecido a un tubo lleno de agua (gusanos), o un esqueleto externo que cubre el cuerpo (artrópodos como los trilobites). Mayores facultades sensoriales y sistemas nerviosos más refinados evolucionaron a la par de la aptitud para moverse con más eficiencia. Los sentidos para percibir el tacto, las sustancias químicas y la luz alcanzaron un alto grado de desarrollo. Los sentidos se concentraban por lo general en el extremo donde estaba la cabeza del animal, junto con un sistema nervioso capaz de manejar la información sensorial y dirigir los comportamientos apropiados.

(a)

(b)

(c)

(d)

Figura 4-6 Diversidad de la vida en los océanos durante el periodo silúrico
(a) Vida característica de los océanos durante el periodo silúrico, de 440 a 410 millones de años atrás. Entre los fósiles más comunes de ese tiempo están *(b)* el trilobite y sus depredadores, *(c)* los amonites y los nautiloides. Aunque en *(d)* se muestra un nautilo vivo, los nautiloides del silúrico tenían una estructura muy similar, lo que demuestra que un plan corporal satisfactorio puede existir prácticamente sin cambios durante cientos de millones de años.

Hace aproximadamente 500 millones de años, un grupo de animales desarrolló una nueva forma de sostén del cuerpo: un esqueleto interno. Estos peces primitivos pasaban inadvertidos en la comunidad oceánica a la que pertenecían, pero 100 millones de años después los peces eran ya un grupo variado y prominente. En general, los peces resultaron ser más veloces que los invertebrados, con sentidos más agudos y cerebros más grandes. Con el tiempo, llegaron a ser los depredadores principales del mar abierto.

4 La vida invade la tierra

Una de las tramas secundarias más emocionantes del largo recuento de la historia de la vida es la referente a la invasión de la tierra por la vida luego de más de 3000 millones de años de existencia estrictamente acuática. Al pasar a tierra firme, los organismos hubieron de vencer muchos obstáculos. La vida en el mar brinda apoyo, mediante la flotación, contra la gravedad, pero en tierra el organismo debe soportar su peso contra la aplastante fuerza de la gravedad. El mar ofrece acceso inmediato al agua dadora de vida, pero un organismo terrestre debe encontrar el agua apropiada. Las plantas y animales que habitan en el mar se reproducen por medio de espermatozoides u óvulos móviles que nadan unos hacia los otros a través del agua, pero los que habitan en tierra deben asegurar que sus gametos estén protegidos contra la desecación.

Pese a los obstáculos para la vida en tierra, los inmensos espacios vacíos de la masa terrestre paleozoica representaban una enorme oportunidad evolutiva. Las ventajas potenciales de la vida terrestre eran especialmente grandes para las plantas. El agua absorbe la luz en gran medida, por lo que incluso en las aguas más transparentes la fotosíntesis se limita a unos pocos cientos de metros por debajo de la superficie, y habitualmente a profundidades mucho menores. Afuera del agua, el sol brilla en todo su esplendor y permite una rápida fotosíntesis. Además, los suelos terrestres son ricos depósitos de nutrimentos, en tanto que el agua de mar tiende a ser pobre en ciertos nutrimentos, en particular en nitrógeno y fósforo. Por último, en el mar paleozoico abundaban los animales herbívoros; en cambio, la tierra carecía de vida animal. Las primeras plantas en colonizar la Tierra dispondrían de abundante luz solar y fuentes de nutrimentos intactas, y estarían a salvo de los depredadores.

Algunas plantas formaron estructuras especializadas que les permitieron adaptarse a la vida en tierra firme

En los suelos húmedos situados a la orilla del agua, comenzaron a crecer unas pocas algas verdes pequeñas que aprovechaban la luz solar y los nutrimentos. No tenían cuerpos grandes que sostener contra la fuerza de la gravedad y, dado que vivían precisamente en la película de agua que recubría el suelo, obtenían agua con facilidad. Hace alrededor de 400 millones de años, algunas de estas algas dieron origen a las primeras plantas terrestres multicelulares. Inicialmente de formas simples que crecían poco, las plantas terrestres encontraron rápidamente soluciones a dos de las principales dificultades que ofrece la vida vegetal en tierra: (1) obtener y conservar el agua y (2) mantenerse erguidas, a pesar de la gravedad y de los vientos. La pérdida de agua por evaporación se redujo mediante revestimientos impermeables en las partes que sobresalían del suelo, y unas estructuras semejantes a raíces penetraban en el suelo para extraer agua y minerales. Algunas células especializadas formaron tubos, llamados *tejidos vasculares,* para llevar agua de las raíces a las hojas. Unas paredes más espesas que lo habitual en torno a ciertas células permitieron a los tallos mantenerse erguidos.

Las plantas terrestres primitivas conservaron sus espermatozoides capaces de nadar y necesitaban agua para reproducirse

La reproducción fuera del agua planteaba dificultades aún mayores. Al igual que los animales, las plantas producen espermatozoides y óvulos que necesitan encontrarse para que se lleve a cabo la reproducción. Las primeras plantas terrestres tenían espermatozoides capaces de nadar, cabe suponer que de modo semejante a las algas marinas modernas que han conservado espermatozoides con esa característica (y en ciertos casos también óvulos que nadan). En consecuencia, las primeras plantas habitaban sólo en los pantanos y ciénagas, donde podían liberar en el agua los espermatozoides y óvulos, o en zonas con abundante precipitación pluvial, donde ocasionalmente el suelo quedaba cubierto de agua. Más tarde, las plantas que necesitaban agua para reproducirse prosperaron donde había condiciones de humedad generalizada. En particular, el clima cálido y húmedo que prevaleció durante el periodo carbonífero, entre 360 y 286 millones de años atrás, hizo posible la formación de inmensos bosques de helechos arbóreos y licopodios gigantes que producían espermatozoides capaces de nadar (Fig. 4-7). El carbón mineral que extraemos hoy en día de las minas proviene de los restos fosilizados de estos bosques.

Las plantas con semilla encapsularon los espermatozoides en granos de polen, lo que les permitió prosperar en hábitats secos

Entretanto, algunas plantas que habitaban en regiones más secas habían perfeccionado estrategias reproductivas que ya no dependían de la disponibilidad de películas de agua. Los óvulos de estas plantas permanecían en la planta progenitora, y los espermatozoides estaban encerrados en granos de polen resistentes a la sequía que eran arrastrados por el viento de una planta a otra. Cuando el polen se depositaba cerca de un óvulo, liberaba gametos masculinos directamente en el tejido vivo, lo que eliminaba la necesidad de disponer de una película superficial de agua. El óvulo fecundado permanecía en la planta progenitora, donde se desarrollaba en el interior de una semilla que proporcionaba protección y nutrimentos al embrión que crecía en su interior.

Las primeras plantas con semilla aparecieron hacia finales del devónico (hace 375 millones de años) y producían sus semillas a lo largo de las ramas, sin estructuras especializadas para sostenerlas. Para mediados del periodo carbonífero, sin embargo, ya había surgido una nueva clase de plantas con semilla. Estas plantas, llamadas **coníferas**, brindaban protección a sus semillas en desarrollo dentro de conos. Las coníferas, que no dependían del agua para reproducirse, prosperaron y se difundieron durante el periodo pérmico (de 286 a 245 millones de años atrás), cuando las montañas se elevaron, los pantanos se desecaron y el clima se hizo mucho más seco. La buena fortuna de las coníferas, sin embargo, no pudo ser compartida por los helechos arbóreos ni los licopodios gigantes, los que, con sus espermatozoides que nadaban, se extinguieron en su mayor parte.

Figura 4-7 Bosque pantanoso del periodo carbonífero
Las plantas que parecen árboles son helechos arbóreos y licopodios gigantes, ambos extintos prácticamente hoy en día.

Las plantas con flor atraían a los animales para que se llevasen el polen

Hace alrededor de 140 millones de años, durante el periodo cretácico, aparecieron las plantas con flor, que evolucionaron a partir de un grupo de plantas semejantes a las coníferas. Los insectos polinizan las plantas con flor, y este modo de reproducción parece haberles conferido una ventaja evolutiva. La polinización de las flores por los insectos es mucho más eficiente que la polinización por el viento; las plantas que son polinizadas por el viento, como las coníferas, deben producir una cantidad enorme de polen porque la mayoría de los granos no alcanzan su objetivo. Las plantas con flor también adquirieron otras ventajas por evolución, como, por ejemplo, una reproducción más rápida y, en ciertos casos, un crecimiento mucho más acelerado. Hoy en día, las plantas con flor dominan la Tierra a excepción de las regiones septentrionales frías, donde aún prevalecen las coníferas.

Algunos animales formaron estructuras especializadas que les permitieron adaptarse a la vida en tierra firme

Poco después de que evolucionaran las plantas terrestres y constituyeran fuentes potenciales de alimento para otros organismos, algunos animales salieron del mar. Los primeros animales en irse a vivir a tierra eran artrópodos (miembros del grupo que hoy en día comprende los insectos, arañas, escorpiones, ciempiés y cangrejos). ¿Por qué artrópodos? La respuesta parece ser que estaban **preadaptados** a la vida terrestre: ya poseían estructuras que, por puro azar, eran idóneas para la vida en la tierra. La más destacada entre estas preadaptaciones era el esqueleto externo, o exoesqueleto, una cubierta dura que envolvía el cuerpo, como el caparazón de una langosta o un cangrejo, por ejemplo. Los **exoesqueletos** son impermeables y tienen la resistencia suficiente para sostener a un animal pequeño contra la fuerza de la gravedad.

Los artrópodos resolvieron asimismo otra dificultad que experimentan los animales terrestres: respirar. Para que sea posible el intercambio de gases, las superficies respiratorias deben conservarse húmedas, lo que resulta difícil en el aire seco. Algunos artrópodos, como los cangrejos de tierra y las arañas, por ejemplo, adquirieron por evolución lo que equivale a una branquia interna que se mantiene húmeda dentro de un saco impermeable. En los insectos se desarrollaron *tráqueas*, esto es, pequeños tubos ramificados que penetran directamente en el cuerpo y que poseen aberturas ajustables en el exoesqueleto que los comunican con el aire exterior.

Durante millones de años los artrópodos tuvieron toda la Tierra y sus plantas a su disposición, y a lo largo de varias decenas de millones de años más fueron los animales dominantes. Libélulas con una envergadura de 70 centímetros volaban entre los helechos arbóreos del carbonífero, mientras milpiés de dos metros de largo se abrían camino a mordidas por el pantanoso suelo de los bosques. Con el tiempo, no obstante, el espléndido aislamiento de los artrópodos llegó a su fin.

Los anfibios evolucionaron a partir de peces con aletas lobulares

Hace aproximadamente 400 millones de años apareció un grupo de peces silúricos conocidos como *de aleta lobular*, probablemente en agua dulce. Los peces de aleta lobular tenían dos importantes preadaptaciones a la vida terrestre: (1) aletas carnosas y robustas con las que se arrastraban en el fondo de aguas tranquilas y poco profundas y (2) una bolsa que salía del tracto digestivo y que podía llenarse de aire, como un pulmón primitivo. Un grupo de peces de aleta lobular colonizó estanques y arroyos muy poco profundos, que disminuían durante las sequías y cuyas aguas solían perder casi todo su oxígeno. Al introducir aire en sus pulmones, estos peces de aleta lobular podían obtener oxígeno, pese a todo. Algunos de sus descendientes comenzaron a usar sus aletas para arrastrarse de estanque en estanque en busca de presas o agua, tal como hoy en día lo hacen ciertos peces modernos (Fig. 4-8).

Las ventajas de alimentarse en tierra y desplazarse de estanque en estanque favoreció la evolución de peces capaces de permanecer fuera del agua durante periodos más largos y de desplazarse con más eficacia en tierra. Los anfibios, que aparecen por primera vez en el registro fósil hace alrededor de 350

Figura 4-8 Un pez que camina en la tierra
Algunos peces modernos pueden desplazarse en tierra, de forma muy parecida al antiguo pez de aleta lobular que dio origen a los anfibios. Los saltarines del fango utilizan sus fuertes aletas pectorales para desplazarse sobre zonas secas de su hábitat pantanoso.

millones de años, evolucionaron a partir de los peces de aleta lobular con mejoras en materia de pulmones y patas. Si un anfibio hubiera podido pensar en tales cosas, habría considerado los bosques pantanosos del carbonífero como el paraíso mismo: sin depredadores, con presas en abundancia y un clima cálido y húmedo. Al igual que los insectos y los milpiés, algunos anfibios alcanzaron dimensiones gigantescas, como las salamandras de más de tres metros de largo.

Pese a su éxito, los primeros anfibios aún no estaban totalmente adaptados a la vida terrestre. Sus pulmones eran simples sacos con poca área superficial, por lo que debían obtener parte de su oxígeno a través de la piel. Por consiguiente, era necesario mantener húmeda la piel, lo que los restringía a hábitats pantanosos donde no se resecaban. Además, los espermatozoides y óvulos de los anfibios no sobrevivían en entornos secos, por lo que era forzoso depositarlos en ambientes acuosos. Así pues, aunque los anfibios se desplazaban sobre la tierra, no podían alejarse demasiado del borde del agua. Al igual que los helechos arbóreos y los licopodios, cuando el clima se hizo más seco a comienzos del periodo pérmico, hace alrededor de 286 millones de años, los anfibios se encontraron en dificultades.

Los reptiles, que evolucionaron a partir de los anfibios, perfeccionaron varias adaptaciones a la vida en tierra firme

Al mismo tiempo que las coníferas evolucionaban en las orillas de los bosques pantanosos, también lo hacía un grupo de anfibios perfeccionando adaptaciones a condiciones de mayor sequedad. Estos anfibios dieron origen finalmente a los reptiles, que alcanzaron cuatro grandes adelantos respecto a sus parientes anfibios: (1) la *fecundación interna*, en la que el tracto reproductor del reptil hembra proporcionaba un ambiente acuoso para los espermatozoides; con ello, la transferencia de espermatozoides podía llevarse a cabo en tierra, sin que el reptil tuviera que aventurarse a volver a los peligrosos pantanos, llenos de peces y anfibios depredadores; (2) huevos impermeables con cascarón que contenían una provisión de agua para el embrión en desarrollo, lo que los liberaba de los pantanos; (3) una piel escamosa impermeable que contribuía a impedir la pérdida de agua corporal en el aire seco; (4) mejores pulmones capaces de satisfacer en su totalidad las necesidades de oxígeno de un animal activo. A medida que el clima se hizo más seco durante el periodo pérmico, los reptiles llegaron a ser los vertebrados terrestres dominantes y los anfibios quedaron relegados a las aguas estancadas pantanosas, donde permanecen casi todos hoy en día.

Unas pocas decenas de millones de años después, el clima volvió a ser más húmedo y constante, favorable al crecimiento frondoso de las plantas. Una vez más, la selección favoreció el gran tamaño, y ciertas familias de reptiles evolucionaron hasta convertirse en dinosaurios. La diversidad de formas de los dinosaurios fue enorme: desde carnívoros (Fig. 4-9) hasta herbívoros; desde aquellos que dominaban la Tierra, hasta otros que emprendieron el vuelo y otros más que regresaron al mar. Los dinosaurios se cuentan entre los animales que mayor éxito han alcanzado en la historia del mundo, si consideramos la persistencia como medida de éxito. Los dinosaurios prosperaron durante más de cien millones de años, hasta hace aproximadamente 65 millones de años, cuando se extinguieron los últimos. Nadie sabe con certeza por qué se extinguieron, pero el impacto de un meteorito gigantesco parece haber dado el golpe final (véase más adelante).

Incluso durante la era de los dinosaurios, muchos reptiles siguieron siendo muy pequeños. Una dificultad importante que los reptiles pequeños enfrentan es el mantenimiento de una temperatura corporal elevada. Para mantenerse activos en tierra, parece ser que los animales necesitan una temperatura corporal bastante alta, a fin de alcanzar la máxima eficiencia del sistema nervioso y de los músculos. Pero un cuerpo caliente pierde calor hacia el ambiente, a menos que el aire también sea cálido. La pérdida de calor representa un problema de mayor magnitud para los animales pequeños, que tienen más área superficial por unidad de peso que los animales más grandes. Muchas especies de reptiles pequeños han conservado un metabolismo lento y han resuelto el problema de la pérdida de calor adoptando modos de vivir en los que permanecen activos sólo cuando el aire es suficientemente cálido. Sin embargo, dos grupos de reptiles pequeños, de forma independiente, siguieron una vía evolutiva distinta: perfeccionaron un aislamiento. Uno de los grupos adquirió plumas y el otro, pelo.

Los reptiles dieron origen tanto a las aves como a los mamíferos

En las aves primitivas, las plumas aislantes ayudaban a conservar el calor corporal. En consecuencia, estos animales podían mantenerse activos en hábitats frescos y durante la noche, cuando sus parientes escamosos se tornaban lentos. Tiempo después, algunas aves primitivas adquirieron plumas más largas y robustas en sus extremidades anteriores, quizá por efecto de una selección con base en la mejor capacidad para planear entre los árboles o saltar tras de los insectos de los que se alimentaban. Finalmente, las plumas se transformaron por evolución en estructuras capaces de permitir el vuelo por impulso propio. Las plumas totalmente desarrolladas e idóneas para el vuelo aparecen en fósiles de 150 millones de años de antigüedad, de modo que las estructuras aislantes más antiguas que terminaron por transformarse en plumas para volar debieron haber estado presentes desde mucho tiempo antes.

Los primeros mamíferos coexistieron con los dinosaurios; eran, sin embargo, criaturas pequeñas que probablemente

Figura 4-9 Reconstrucción de un bosque cretácico
Ya para la era cretácica, las plantas con flor predominaban en la vegetación terrestre. Los dinosaurios, como la manada depredadora de *Velocirraptor* de dos metros de largo que aquí se muestra, eran los animales terrestres más destacados. Aunque pequeño en comparación con otros dinosaurios, el *Velocirraptor* era un depredador formidable que corría con gran rapidez y tenía afilados dientes y letales garras con forma de hoz en sus patas traseras.

vivían en los árboles y estaban activas, principalmente durante la noche. Cuando los dinosaurios se extinguieron, los mamíferos sobrevivientes colonizaron los hábitats que la extinción dejó vacíos. Las especies de mamíferos prosperaron y se diversificaron hasta alcanzar el repertorio de formas modernas.

A diferencia de las aves, que conservaron el hábito reptiliano de poner huevos, entre los mamíferos se hizo posible el alumbramiento de crías vivas y la capacidad de alimentar a éstas con secreciones de las glándulas mamarias (productoras de leche). Los mamíferos primitivos también adquirieron pelo, que les brindaba aislamiento térmico. Debido a que estas estructuras no se fosilizan, quizá nunca sepamos cuándo aparecieron por primera vez el útero, las glándulas mamarias y el pelo, o cómo fueron sus formas intermedias. Sin embargo, en tiempos recientes un equipo de paleontólogos encontró fragmentos de pelo fósil conservados en *coprolitos*, que son heces animales fosilizadas. Estos coprolitos, hallados en el Desierto de Gobi, en China, fueron depositados por un depredador anónimo hace 55 millones de años, por lo que cabe suponer que los mamíferos han tenido pelo, al menos desde entonces.

5 ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida?

Si acaso el gran recuento de la historia de la vida tiene una moraleja, ésta es que nada perdura. El relato de la vida puede leerse como una larga serie de dinastías evolutivas, en la que cada nuevo grupo dominante surge, domina la tierra o los mares durante un lapso, e inevitablemente entra en decadencia y se extingue. Los dinosaurios son la más famosa de estas dinastías caídas, pero la lista de grupos extintos que conocemos sólo por sus fósiles es de una longitud impresionante. Pese a lo inevitable de la extinción, sin embargo, las especies han tendido en general a surgir con mayor rapidez que aquella con la que desaparecen, por lo que el número de especies diferentes sobre la Tierra tiende a aumentar con el tiempo.

La tendencia ascendente de la diversidad de las especies ha sido interrumpida por periódicas extinciones en masa

A lo largo de gran parte de la historia de la vida el proceso de sucesión dinástica se llevó a efecto de manera constante e inexorable. La lenta y continua rotación de las especies, sin embargo, se ha visto interrumpida por episodios de **extinción en masa** (Fig. 4-10). Las extinciones en masa se caracterizan por la desaparición relativamente súbita de una extensa variedad de especies en gran parte de la Tierra. En los episodios de extinción en masa más catastróficos desapareció más de la mitad de las especies del planeta. El peor de todos ellos, que se produjo hace 245 millones de años hacia el final del periodo pérmico, aniquiló más del 90% de las especies del mundo, y la vida estuvo peligrosamente cerca de desaparecer en su totalidad.

Las extinciones en masa han tenido profundas repercusiones en el curso de la historia de la vida y han vuelto a trazar el cuadro de su diversidad. ¿Qué pudo haber provocado cambios tan terribles en la suerte de tantas especies? Muchos biólogos evolucionistas piensan que el cambio climático debió haber desempeñado un importante papel. Cuando el clima cambia, como ha ocurrido muchas veces en el curso de la historia de la Tierra, los organismos que estaban adaptados a sobrevivir sujetos a un conjunto de condiciones ambientales pueden ser incapaces de hacerlo en otras condiciones drásticamente distintas. En particular, en las épocas en que el clima cálido fue sucedido por climas más secos y fríos, con temperaturas más variables, las especies pudieron extinguirse al no conseguir adaptarse a las nuevas y más rigurosas condiciones.

Una de las causas del cambio climático es la *tectónica de placas*. La superficie terrestre está dividida en secciones

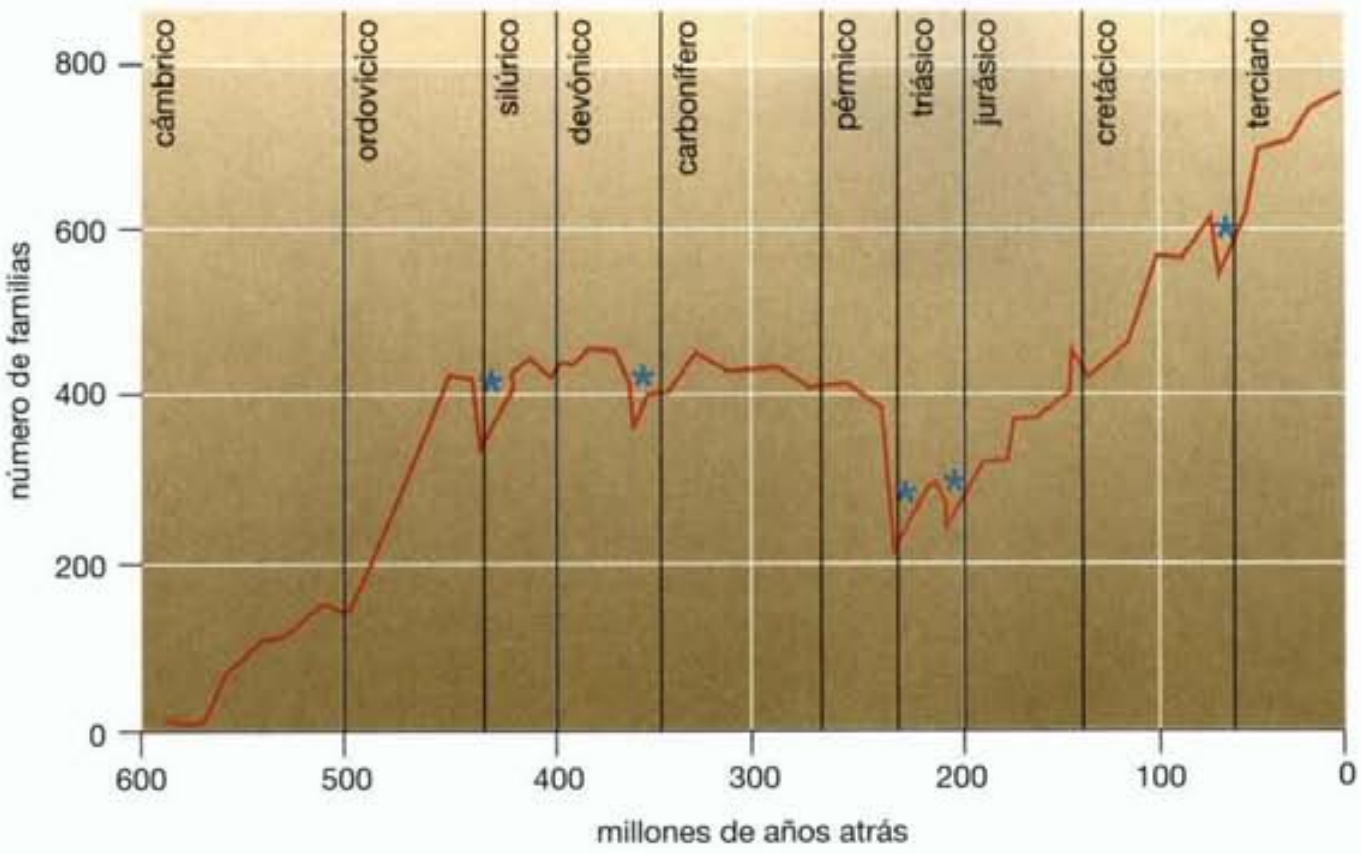


Figura 4-10 Episodios de extinción en masa Esta gráfica muestra la diversidad de los animales marinos al paso del tiempo, reconstruida con base en el registro fósil. Adviértase la tendencia general hacia una mayor diversidad, interrumpida por periodos de extinción que algunas veces fue rápida. Cinco de estas disminuciones de la diversidad, señaladas con asteriscos, son tan pronunciadas que merecen ser descritas como extinciones catastróficas en masa.

denominadas *placas*, que incluyen los continentes y el lecho marino (Fig. 4-11). Las placas sólidas se desplazan lentamente sobre una capa viscosa, aunque fluida. Conforme las placas se mueven, su posición puede cambiar en términos de latitud. Por ejemplo, hace 350 millones de años gran parte de América del Norte estaba situada en el ecuador o cerca de él, en una región que se caracterizaba por tener un clima permanentemente cálido y lluvioso. Pero la tectónica de placas llevó el continente hacia regiones templadas y árticas. En consecuencia, el clima tropical fue sustituido por un régimen de cambios estacionales, temperaturas más bajas y menor precipitación pluvial.

El registro geológico indica que casi todos los casos de extinción en masa coinciden con periodos de cambio climático. Para muchos científicos, no obstante, la rapidez de las extinciones en masa sugiere que el lento proceso de cambio climático no pudo, por sí solo, haber provocado tales desapariciones de especies en gran escala. Quizá acontecimientos más repentinos desempeñan también un papel. Por ejemplo, los sucesos geológicos catastróficos, como erupciones volcánicas masivas, pudieron haber tenido un efecto devastador. Los geólogos han encontrado indicios de erupciones volcánicas tan enormes en el pasado que, en comparación, la explosión del monte Santa Elena en 1980 parecería la de un petardo. Incluso erupciones tan gigantescas, sin embargo, afectarían directamente sólo una parte relativamente pequeña de la superficie terrestre.

La búsqueda de las causas de las extinciones en masa dio un vuelco fascinante a principios de los años ochenta cuando Luis Walter Álvarez, padre, y Walter Álvarez, hijo, Premios Nobel, propusieron que la extinción de hace 65 millones de años,

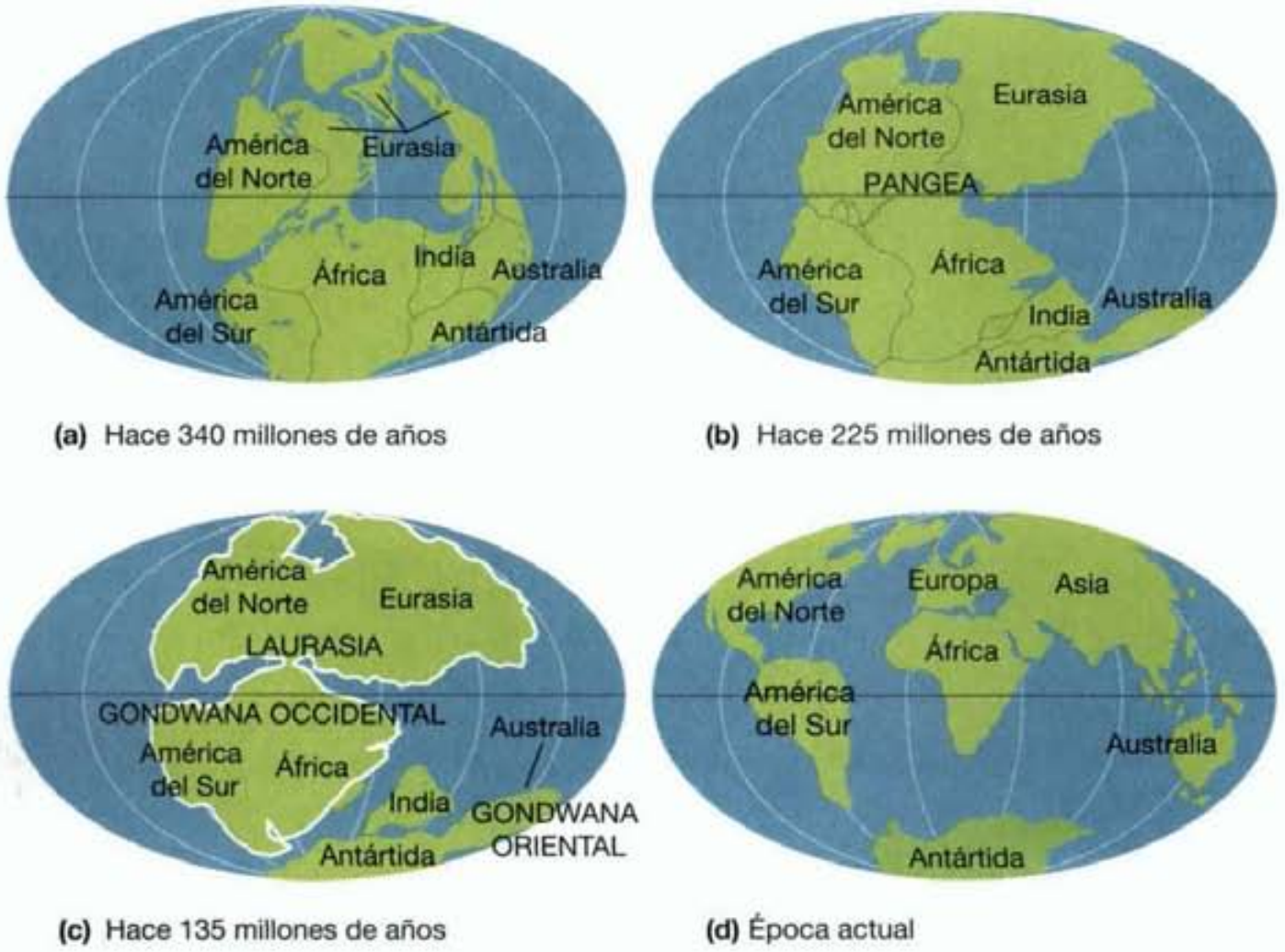


Figura 4-11 La tectónica de placas está ligada al cambio climático Aunque es lenta, la deriva de los continentes —pasajeros en placas que se desplazan sobre la superficie terrestre como resultado de la tectónica de placas— produce cambios ambientales enormes. Las superficies sólidas de los continentes se deslizan sobre una capa viscosa pero fluida. ***(a)*** Hace alrededor de 340 millones de años, gran parte de lo que ahora es América del Norte estaba situada en el ecuador. ***(b)*** Todas las placas terminaron por fusionarse para formar una gigantesca masa de tierra, a la que los geólogos llaman Pangea. ***(c)*** Poco a poco, Pangea se separó en Laurasia y Gondwanalandia; esta última, a su vez, se separó en Gondwana Occidental y Gondwana Oriental. ***(d)*** El persistente movimiento de las placas dio finalmente por resultado las posiciones modernas de los continentes. La tectónica de placas prosigue hoy en día; el océano Atlántico, por ejemplo, se ensancha unos pocos centímetros cada año.

que aniquiló los dinosaurios y muchas otras especies, se debió al impacto de un enorme meteorito. La idea de los Álvarez fue recibida con gran escepticismo cuando se expuso por primera vez, pero las investigaciones geológicas realizadas a partir de esa fecha han generado gran cantidad de pruebas de que se produjo un impacto masivo, en efecto, hace 65 millones de años. De hecho, los investigadores han identificado el cráter de Chicxulub, un cráter de 160 kilómetros de ancho sepultado bajo la península de Yucatán de México, como el sitio donde ocurrió el impacto de un meteorito gigante, de 16 kilómetros de diámetro, que chocó con la Tierra precisamente en la época en que los dinosaurios desaparecen del registro fósil.

¿Pudo el alcance de este inmenso meteorito haber provocado la extinción en masa que coincida con él? Nadie lo sabe con certeza, pero los científicos sugieren que un impacto tan masivo habría lanzado tantos escombros en la atmósfera, que el planeta entero habría quedado sumido en la oscuridad durante varios años. Con tan poca luz llegando a la superficie terrestre, las temperaturas habrían bajado en picada y la captura fotosintética de energía (de la que toda forma de vida depende en último término) habría disminuido drásticamente. Este "invierno de impacto" mundial habría significado el fin de los dinosaurios y de multitud de otras especies.

6 ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

Los seres humanos estamos profundamente interesados en conocer nuestro propio origen y evolución, especialmente en tratar de establecer cuáles fueron las condiciones que provocaron la evolución del inmenso cerebro humano. Esta obsesión ha dado lugar a especulaciones de muy amplio alcance, pese a que el registro fósil suele ser pobre en este campo. Por consiguiente, aunque el bosquejo de la evolución humana que presentaremos es una síntesis de las ideas en boga acerca del tema, este no es un tema tan bien comprendido como, por ejemplo, el código genético. Los paleontólogos disienten acerca de la interpretación de los indicios fósiles, y muchas de estas ideas deberán someterse a revisión, conforme se encuentren nuevos fósiles.

Se ha vinculado la evolución de los primates con las manos prensiles, la visión binocular y un cerebro grande

Los fósiles de **primates** (lémures, micos, antropoides y seres humanos) son relativamente raros en comparación con los de muchos otros animales. Con todo, el registro fósil de los primates basta para demostrar que los ancestros más probables de los primates fueron musarañas arbóreas insectívoras, cuyos fósiles se encuentran en rocas de 80 millones de años de antigüedad. Animales ágiles y probablemente nocturnos, las musarañas arbóreas eran más pequeñas que cualquier primate moderno, salvo los más diminutos.

A lo largo de los 50 millones de años siguientes, los descendientes de las musarañas arbóreas evolucionaron hacia formas similares a las de los modernos tarseros, lémures y monos (Fig. 4-12). Los primates más antiguos, que probablemente se alimentaban de frutos y hojas, perfeccionaron varias adaptaciones para vivir en los árboles. Muchos de los primates modernos conservan la forma de vida arbórea de sus ancestros. Algunas especies son nocturnas, pero muchas otras se muestran activas durante el día.

Las manos prensiles de los primates más antiguos hicieron posible manipulaciones a la vez potentes y precisas

Las musarañas arbóreas poseían garras semejantes a manos con las que se sujetaban de las ramas pequeñas, y los primates refinaron aún más estos apéndices. Casi todos los primates son mucho más grandes que las musarañas arbóreas, por lo que sólo las ramas relativamente grandes de los árboles soportaban su peso. Los dedos largos y prensiles capaces de envolver y sujetar ramas más grandes hacían un poco más segura la vida en los árboles. La línea de primates que dio origen a los seres humanos perfeccionó manos capaces de ejecutar tanto maniobras delicadas, mediante un *asimiento de precisión* (el que usan los seres humanos modernos para manipular objetos pequeños, escribir, coser) como acciones con el uso de fuerza, mediante un *asimiento de potencia* (blandir un garrote, arrojar una lanza).

La visión binocular proporciona una percepción precisa de la profundidad

Una de las primeras adaptaciones de los primates parece haber sido la posesión de ojos grandes que miran hacia adelante (véase la figura 4-12). Saltar de rama en rama es asunto riesgoso, a menos que el animal sea capaz de juzgar con precisión dónde se encuentra la próxima rama. La percepción precisa de la profundidad fue posible merced a la visión binocular que brindan los ojos enfocados hacia adelante y con campos visuales que se traslapan. Otra adaptación clave fue la visión cromática. Es imposible, desde luego, saber si un animal fósil tenía visión cromática, pero los primates modernos la tienen y de excelente calidad, por lo que parece razonable suponer que los primates más antiguos también contaban con ella. Muchos primates se alimentan de frutos, y la visión cromática ayuda a identificar los frutos maduros entre la multitud de hojas verdes.

Un cerebro grande facilita la coordinación entre la mano y el ojo y las interacciones sociales complejas

El cerebro de los primates es más grande, en relación con el tamaño del cuerpo, que el de casi cualquier otro animal. Nadie sabe en realidad con certeza qué fuerzas ambientales favorecieron la evolución de cerebros grandes. Parece razonable suponer, sin embargo, que el control de la visión binocular y cromática, la locomoción rápida entre los árboles y los movimientos diestros de las manos se facilitan con un mayor poderío cerebral. La mayoría de los primates tienen asimismo complejos sistemas sociales, los que probablemente exigen una inteligencia relativamente grande. Si la sociabilidad favorecía la supervivencia y la reproducción, entonces habrían existido presiones ambientales tendientes a la evolución de cerebros más grandes.

Los homínidos evolucionaron a partir de primates driopitecinos

Entre 20 y 30 millones de años atrás, en las selvas tropicales húmedas de África, un grupo de primates, conocidos como

(a)

(b)

(c)

Figura 4-12 Primates representativos
(a) Tarsero, ***(b)*** lémur y ***(c)*** mono macaco cola de león. Adviértase que todos tienen la cara relativamente plana, con ojos dirigidos hacia adelante que brindan visión binocular. Todos tienen además visión cromática y manos prensiles. Estas características sirvieron como preadaptaciones para el uso de herramientas y armas por los primeros seres humanos.

driopitecinos, divergió de la línea de los monos. Los driopitecinos parecen haber sido antepasados de los **homínidos** (los seres humanos y sus parientes fósiles) y de los *póngidos* (los grandes monos). Hace aproximadamente 18 millones de años, el enfriamiento climático global comenzó a reducir las enormes extensiones de selva, dividiendo los terrenos selváticos en islas dispersas en un mar de pastizales. La diversificación del hábitat y el aislamiento de poblaciones pequeñas provocó la diversificación de los driopitecinos. Uno de estos grupos de primates dio origen a los homínidos y póngidos posteriores.

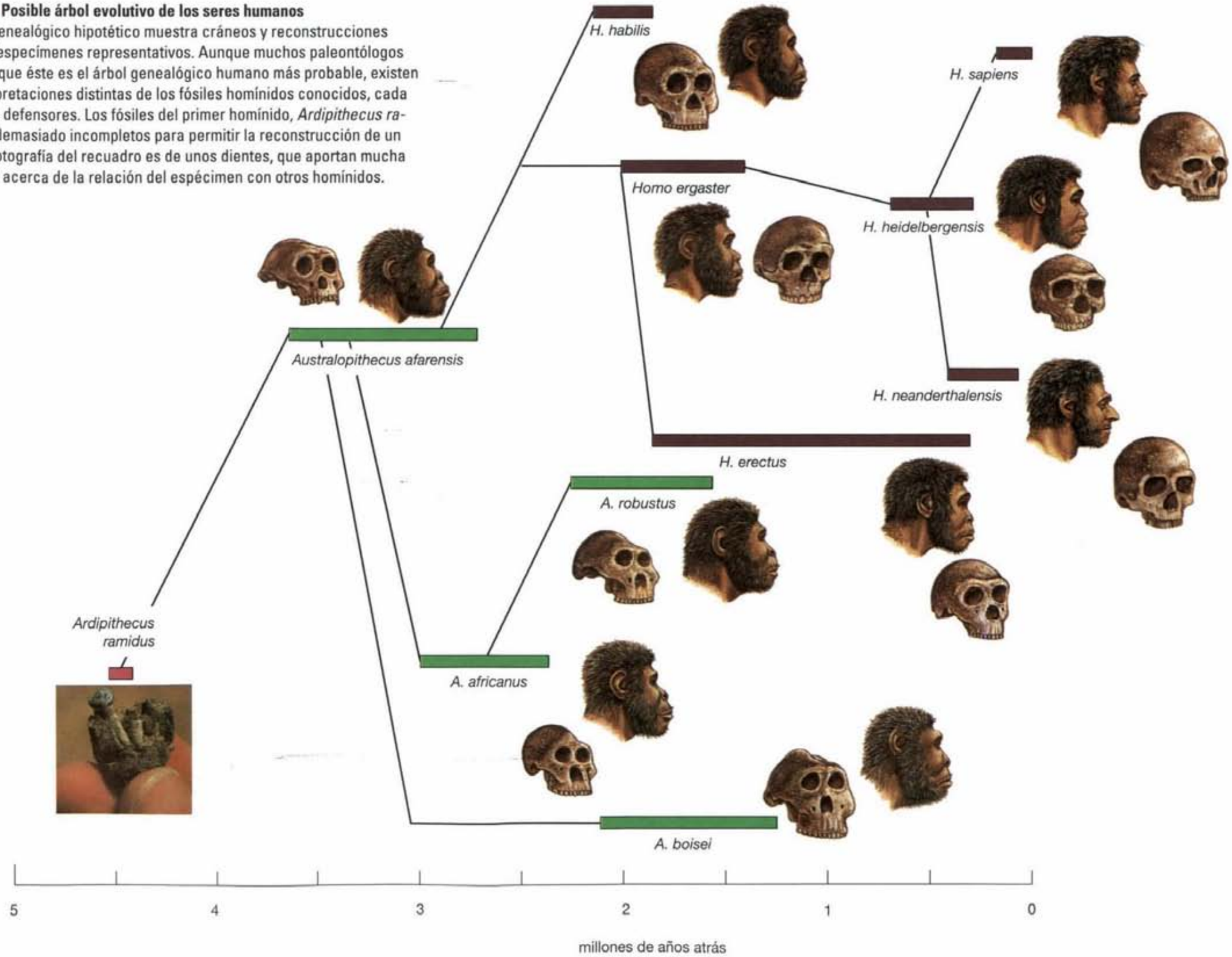
Los primeros homínidos podían mantenerse de pie y caminar erguidos

Se piensa que la línea de los homínidos divergió de la línea de los simios en algún momento entre 5 y 8 millones de años atrás, pero no hay pruebas directas de esa transición en el registro fósil. La primera huella de nuestros antepasados homínidos aparece en rocas de 4.4 millones de años de antigüedad encontradas en Etiopía, donde las excavaciones han permitido encontrar fragmentos de *Ardipithecus ramidus*. El *Ardipithecus* era indudablemente un homínido y compartía varias características anatómicas con miembros más tardíos y mejor conocidos de este grupo. Pero este miembro de nuestra familia, el más antiguo que conocemos, también presenta otros rasgos (como esmalte dentario delgado y huesos gruesos en los brazos) que son más propios de los simios, por lo que quizá el *Ardipithecus* representa un punto de nuestro arbol genealógico bastante próximo a la separación respecto a los simios.

Conocemos al *Ardipithecus* sólo por unos pocos huesos y dientes. Un registro más extenso de la evolución de los primeros homínidos no se inicia realmente hasta hace alrededor de 4 millones de años. Esa fecha señala el comienzo del registro fósil del género *Australopithecus* ("mono del Sur", por el sitio original de su descubrimiento en África del Sur; Fig. 4-13). El cerebro de los *australopitecinos* (como se conoce en conjunto a las diversas especies de *Australopithecus*) era bastante grande, aunque todavía mucho más pequeño que el de los seres humanos modernos. Si bien los primeros australopitecinos tenían piernas más cortas, en relación con su estatura, que las de los seres humanos modernos, la articulación de la rodilla les permitía enderezar las piernas totalmente, lo que hacía posible una locomoción bípeda (erecta, sobre dos piernas) eficiente. Huellas de casi 4 millones de años de antigüedad, descubiertas en Tanzania por la antropóloga Mary Leakey, demuestran que incluso los australopitecinos más antiguos podían caminar erguidos, y a veces lo hacían.

La postura erecta es una característica sumamente importante de los homínidos porque deja libres sus manos al caminar. Por tanto, los homínidos más tardíos fueron capaces de llevar armas, manipular herramientas y, con el tiempo, llevar a cabo las revoluciones culturales que son obra del moderno *Homo sapiens*. ¿Qué presiones ambientales provocaron la evolución de la locomoción bípeda? La respuesta sucinta es que nadie lo sabe, pero el fisiólogo británico Peter Wheeler tiene una hipótesis interesante: nuestros ancestros adquirieron la habilidad de caminar erguidos porque en esta postura se reduce al mínimo la superficie corporal expuesta al ardiente sol de las sabanas. Wheeler construyó un modelo en pequeña escala de un australopiteco antiguo y lo fotografió en posturas bípedas

Figura 4-13 Posible árbol evolutivo de los seres humanos
Este árbol genealógico hipotético muestra cráneos y reconstrucciones faciales de especímenes representativos. Aunque muchos paleontólogos consideran que éste es el árbol genealógico humano más probable, existen varias interpretaciones distintas de los fósiles homínidos conocidos, cada una con sus defensores. Los fósiles del primer homínido, *Ardipithecus ramidus*, son demasiado incompletos para permitir la reconstrucción de un cráneo; la fotografía del recuadro es de unos dientes, que aportan mucha información acerca de la relación del espécimen con otros homínidos.



y cuadrúpedas (a cuatro patas) desde una serie de posiciones elevadas que imitaban la trayectoria del Sol. Wheeler encontró que en una postura cuadrúpeda el modelo quedaba expuesto a 60% más de radiación solar que en la postura erguida. Además, afirma Wheeler, al estar de pie se expone una mayor parte del cuerpo a las brisas más frescas que soplan a un metro o más del suelo. En conjunto, estos factores aumentaban el tiempo que el animal podía pasar buscando comida bajo el Sol, lo que le facilitaba el acceso al alimento.

La especie más antigua de australopitecino, representada por dientes, fragmentos de cráneo y huesos de los brazos fosilizados, fue desenterrada cerca de un antiguo lecho lacustre de Kenya, de sedimentos de 3.9 a 4.1 millones de años de antigüedad según el método de datación con isótopos radiactivos (véase la sección "Investigación científica: ¿Cómo se averigua la antigüedad de un fósil?"). Sus descubridores le dieron el nombre de *Australopithecus anamensis* (*anam* significa "lago" en la lengua etíope local). El segundo australopitecino más antiguo, llamado *Australopithecus afarensis*, fue descubierto en la región de Afar de Etiopía en 1974. Se han exhumado restos fósiles de esta especie de hasta 3.9 millones de años de antigüedad. Más tarde, la línea del *A. afarensis* dio origen aparentemente a dos formas distintas, por lo menos: el pequeño y omnívoro *A. africanus* (que en tamaño y hábitos alimentarios era similar al *A. afarensis*), y los grandes y herbívoros *A. robustus* y *A. boisei*. Al parecer todas las especies de australopitecinos ya se habían extinguido hace 1.2 millones de años, pero antes de eso una de ellas (probablemente *A. afarensis* o *A. africanus*) dio origen a una nueva rama del árbol genealógico de la familia de los homínidos: el género *Homo*.

El género Homo *divergió de los australopitecinos hace 2.5 millones de años*

Los homínidos que se asemejan lo suficiente a los seres humanos modernos como para asignarlos al género *Homo* aparecen por primera vez en el registro fósil de África a partir de alrededor de 2.5 millones de años atrás. Los primeros fósiles de *Homo* africanos se asignan a una de dos especies, *H. rudolfensis* u *H. habilis* (véase la figura 4-13), de cuerpo y cerebro más grandes que los australopitecinos, pero que conservaban los largos brazos y cortas piernas simiescas de sus antepasados australopitecinos. En cambio, la anatomía esquelética de *H. ergaster*, una especie cuyos fósiles aparecen por primera vez hace 2 millones de años, tiene proporciones de extremidades más parecidas a las de los seres humanos modernos. Muchos paleoantropólogos (científicos que estudian los orígenes de la humanidad) consideran que esta especie está situada en la rama evolutiva que finalmente dio origen a nuestra propia especie: *H. sapiens*. Según esta opinión, *H. ergaster* fue el ancestro común de dos ramas distintas de homínidos. La primera de ellas dio origen a *H. erectus*, que fue la primera especie de homínido en salir de África. El cerebro del *H. erectus* medio era tan grande como el cerebro humano adulto moderno más pequeño (alrededor de 1000 centímetros cúbicos). El rostro, a diferencia de los seres humanos modernos (véase la figura 4-13), tenía grandes protuberancias óseas debajo de las cejas; era ligeramente prominente y carecía de barbilla.

La segunda rama de *H. ergaster* dio origen a *H. heidelbergensis*. Después de emigrar a Europa, *H. heidelbergensis* dio origen a su vez a los hombres de Neanderthal, *H. neanderthalensis*. Entretanto, allá en África, se separó otra rama del linaje de *H. heidelbergensis*. Esta rama se transformó finalmente en *H. sapiens*, los seres humanos modernos.

La evolución de Homo *estuvo acompañada de adelantos tecnológicos en materia de herramientas*

La evolución de los homínidos está estrechamente ligada a la invención de herramientas, un sello característico del comportamiento de los homínidos. Las herramientas más antiguas que se han descubierto hasta la fecha se encontraron en rocas de África Oriental de 2.5 millones de años de antigüedad, época que coincide con el surgimiento inicial del género *Homo*. El *Homo* primitivo, cuyos molares eran mucho más pequeños que los de sus antepasados australopitecinos, podrían haber sido los primeros en utilizar herramientas de piedra para romper y machacar alimentos duros, difíciles de masticar. Los homínidos construyeron sus primeras herramientas golpeando una piedra contra otra para desprender fragmentos y formar un borde afilado. A lo largo de los siguientes cientos de miles de años, las técnicas de fabricación de herramientas en África progresaron gradualmente. Hace 1.7 millones de años, las herramientas ya eran más refinadas: se desprendían laminillas simétricamente de ambos lados de una roca para formar herramientas "bifaciales", que iban desde hachas de mano para cortar y partir, hasta puntas que probablemente se usaban en lanzas (Fig. 4-14a, b). Cabe suponer que el *Homo ergaster* y otros portadores de estas armas comían carne, que conseguían probablemente mediante la caza y la búsqueda de restos de presas muertas por otros depredadores. Las herramientas bifaces fueron llevadas a Europa hace al menos 600 000 años por poblaciones migrantes de *H. heidelbergensis*, y los hombres de Neanderthal descendientes de estos emigrantes alcanzaron nuevas cimas de destreza y delicadeza en la construcción de herramientas (Fig. 4-14c).

Los hombres de Neanderthal tenían un cerebro grande y practicaban conductas rituales

El hombre de Neanderthal aparece por primera vez en el registro fósil europeo hace alrededor de 150 000 años; hace aproximadamente 70 000 años, ya se había difundido por toda Europa y Asia occidental. Hace 30 000 años, sin embargo, el hombre de Neanderthal ya se había extinguido. En contradicción con la imagen que popularmente se tiene del "cavernario" tosco y cargado de hombros, el hombre de Neanderthal era muy similar al ser humano moderno en muchos sentidos. Aunque era más musculoso, el hombre de Neanderthal caminaba totalmente erguido, tenía la destreza suficiente para fabricar herramientas de piedra finamente elaboradas, y poseía un cerebro que era, en promedio, ligeramente más grande que el de los seres humanos modernos. Aunque muchos de los fósiles europeos muestran grandes protuberancias óseas en el lugar de las cejas y un cráneo ancho y plano, otros, en especial los provenientes de regiones de los alrededores de las costas orientales del Mar Mediterráneo, eran notablemente parecidos a nosotros. Los restos del hombre de Neanderthal muestran asimismo indicios de conductas modernas, en particular de ceremonias rituales fúnebres (Fig. 4-15). Se han descubierto esqueletos de hombres de Neanderthal en sitios de sepultura claramente marcados, rodeados de piedras y, típicamente, de ofrendas de flores, cráneos de oso y alimentos.

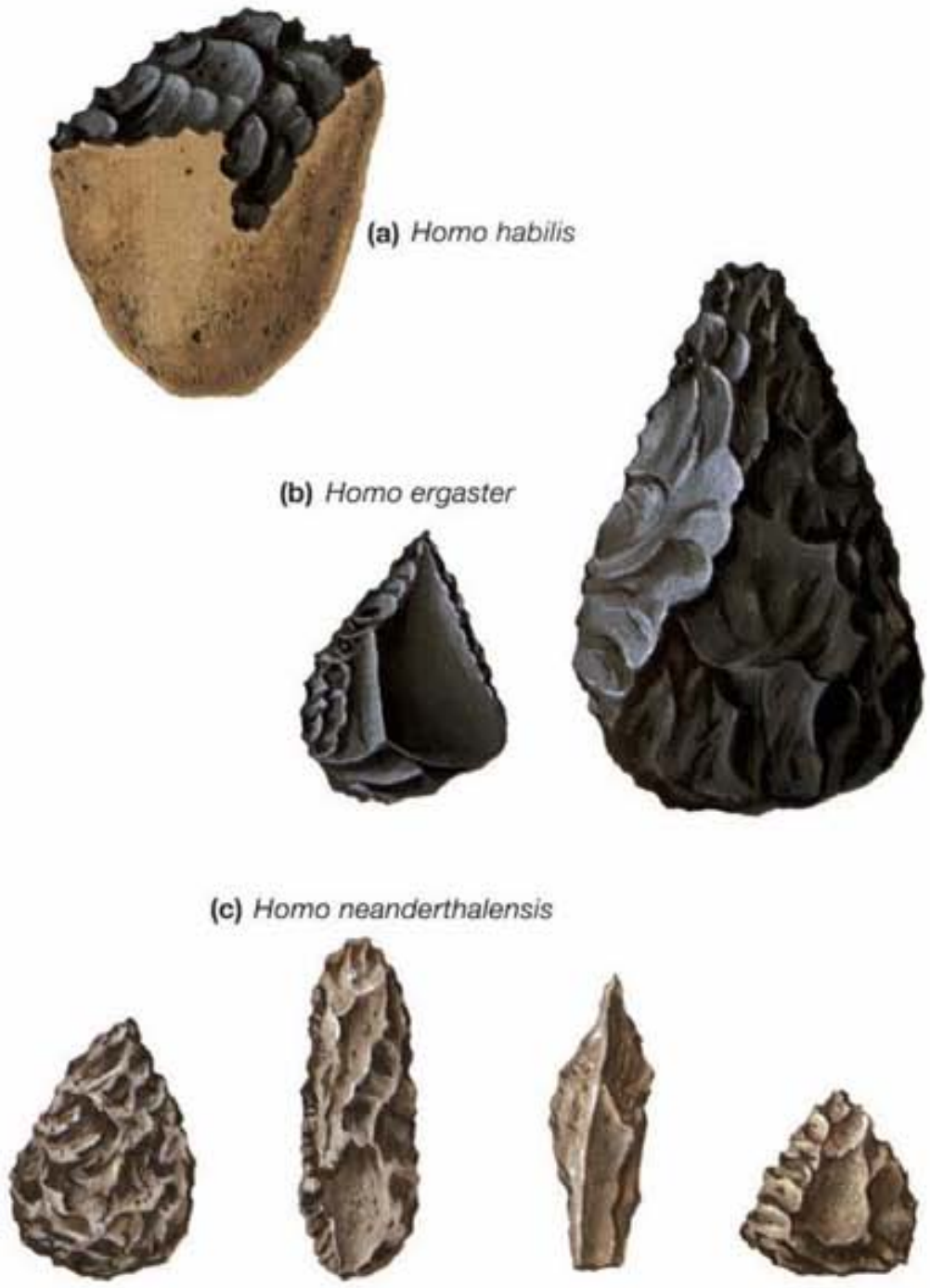


Figura 4-14 Herramientas representativas de los homínidos
(a) *Homo habilis* produjo únicamente herramientas para cortar llamadas *hachas de mano,* por lo regular sin tallar por un extremo a fin de sujetarlas con la mano. ***(b)*** *Homo ergaster* fabricaba herramientas mucho más finas. Estas herramientas eran habitualmente afiladas en todo el perímetro de la piedra, por lo que al menos algunas de estas navajas se ataban probablemente a lanzas, en vez de sostenerlas con la mano. ***(c)*** Las herramientas del hombre de Neanderthal eran obras de arte, con bordes sumamente afilados que se conseguían desprendiendo pequeñas hojuelas de piedra. Si se comparan estas armas, se advierte el progresivo aumento en el número de escamas desprendidas de las navajas y la correspondiente reducción del tamaño de las hojuelas. Si las hojuelas son más pequeñas y numerosas, se obtiene una navaja más afilada, y ello sugiere mayor perspicacia en materia de elaboración de herramientas (quizá transmitida culturalmente por los fabricantes de herramientas experimentados a sus aprendices), más paciencia, un control más fino de los movimientos de las manos, y quizá las tres cosas.

Los altares que se han hallado en otros sitios del hombre de Neanderthal se usaban probablemente para la celebración de ritos "religiosos" asociados con un culto a los osos.

Hasta hace poco tiempo casi todos los antropólogos pensaban que los hombres de Neanderthal eran simplemente una variedad arcaica de *H. sapiens*. Sin embargo, cada vez resulta más claro que *H. neanderthalensis* fue una especie aparte. Dos grupos de investigadores han aportado pruebas sorprendentes que respaldan esta hipótesis. Estos grupos consiguieron aislar y analizar DNA antiguo de dos esqueletos diferentes de hombres de Neanderthal de 30 000 años de antigüedad. Los investigadores establecieron la secuencia de nucleótidos de un gen de Neanderthal y lo compararon con el mismo gen de un gran número de seres humanos modernos de diversas partes del mundo. La secuencia del gen de Neanderthal resultó ser muy diferente de la de los seres humanos modernos, e indica que la rama evolutiva de la que surgió *H. neanderthalensis* divergió de la línea humana ancestral cientos de miles de años antes del surgimiento del *H. sapiens* moderno.

Figura 4-15 Inhumación de Neanderthal
Reconstrucción en museo de un sitio de inhumación Neanderthal. Algunos hombres de Neanderthal eran inhumados con ceremonias complejas, colocando cráneos de oso en la tumba del difunto.

Los seres humanos modernos surgieron hace sólo 150 000 años

Finalmente, hace alrededor de 150 000 años, aparecen seres humanos anatómicamente modernos en el registro fósil de África. La localización de estos fósiles sugiere que el origen del *Homo sapiens* está en África, pero casi todo lo que sabemos acerca de nuestra propia historia primitiva proviene de fósiles humanos encontrados en Europa y en el Oriente Medio, conocidos de forma colectiva como hombres de *Cro-Magnon* (por la localidad de Francia donde se descubrieron por primera vez sus restos). El hombre de Cro-Magnon, que aparece en el registro fósil a partir de hace aproximadamente 90 000 años, tenía la cabeza en forma de domo, cejas lisas y barbilla saliente (¡igual que nosotros!). Sus herramientas eran instrumentos de precisión muy parecidas a las herramientas de piedra que se usaron hasta hace poco tiempo en muchas partes del mundo. En términos de conducta, el hombre de Cro-Magnon parece haber sido similar al hombre de Neanderthal, aunque más refinado. Quizá el logro más notable del hombre de Cro-Magnon son las magníficas pinturas que dejó en cavernas como las de Altamira, en España, y de Lascaux, en Francia (Fig. 4-16). Nadie sabe con exactitud cómo se hicieron estas pinturas, pero son testimonio de mentes tan cabalmente humanas como la nuestra.

El hombre de Cro-Magnon coexistió con el de Neanderthal en Europa y en el Oriente Medio durante quizá 50 000 años, hasta que el hombre de Neanderthal desapareció. Algunos investigadores piensan que el hombre de Cro-Magnon se cruzó extensamente con el de Neanderthal, por lo que este último habría sido prácticamente absorbido en la corriente genética humana dominante. Otros científicos disienten al respecto, citando pruebas cada vez más numerosas como el DNA fósil antes descrito, y sugieren que el hombre de Cro-Magnon, de arribo más tardío, simplemente invadió y desplazó de sus territorios al hombre de Neanderthal, no tan bien adaptado. Ninguna de estas hipótesis, sin embargo, explica satisfactoriamente cómo se las arreglaron ambas clases de homínidos para ocupar las mismas regiones geográficas durante tanto tiempo. La persistencia en una misma región de dos grupos similares, aunque distintos, durante decenas de miles de años parece incongruente tanto con la cruza como con la competencia directa. Quizá *H. neanderthalensis* y *H. sapiens* fueron simplemente especies biológicas diferentes, incapaces de cruzarse satisfactoriamente pero no de coexistir en el mismo hábitat.

En África se encuentran las raíces del árbol genealógico humano, pero los homínidos consiguieron salir de este continente en numerosas ocasiones. Por ejemplo, *H. erectus* llegó al Asia tropical hace casi 2 millones de años, donde al parecer prosperó y terminó por diseminarse en toda Asia. Análogamente, *H. heidelbergensis* arribó a Europa hace al menos 780 000 años. Cada vez es más evidente que el género *Homo* llevó a cabo emigraciones repetidas a gran distancia, las cuales comenzaron tan pronto como la anatomía de sus extremidades alcanzó por evolución la capacidad para realizarlas. Lo que no es tan claro es la relación de este vagabundeo con el origen del *H. sapiens* moderno. Según una de las hipótesis (en la que se basa la situación hipotética ya descrita), *H. sapiens* surgió en África y se dispersó hace menos de 150 000 años, diseminándose por el Oriente Próximo, Europa y Asia y tomando el lugar de todos los demás homínidos (Fig. 4-17a). Sin embargo, algunos paleoantropólogos piensan que poblaciones de *H. sapiens* evolucionaron simultáneamente en muchas regiones, a partir de las ya extensamente difundidas poblaciones de *H. erectus*. Según esta hipótesis, las continuas migraciones y cruzas entre poblaciones de *H. erectus* las conservaron como una sola especie, en tanto evolucionaban poco a poco hasta el *H. sapiens* (Fig. 4-17b). Un número constantemente en aumento de estudios moleculares comparativos apoya el modelo del "origen africano único" de la génesis de nuestra especie, pero ambos puntos de vista son congruentes con el registro fósil, y la cuestión aún está por resolverse.

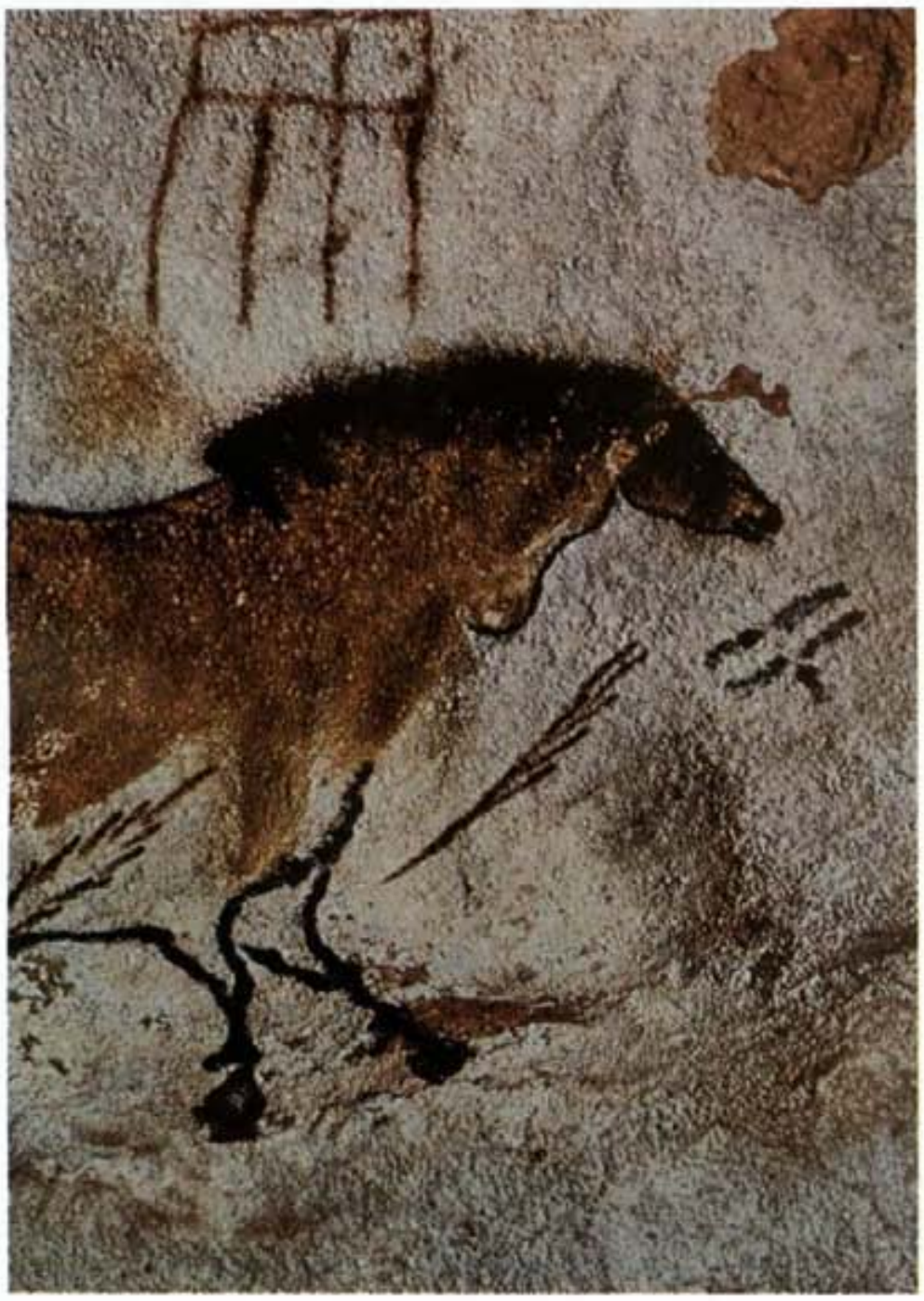


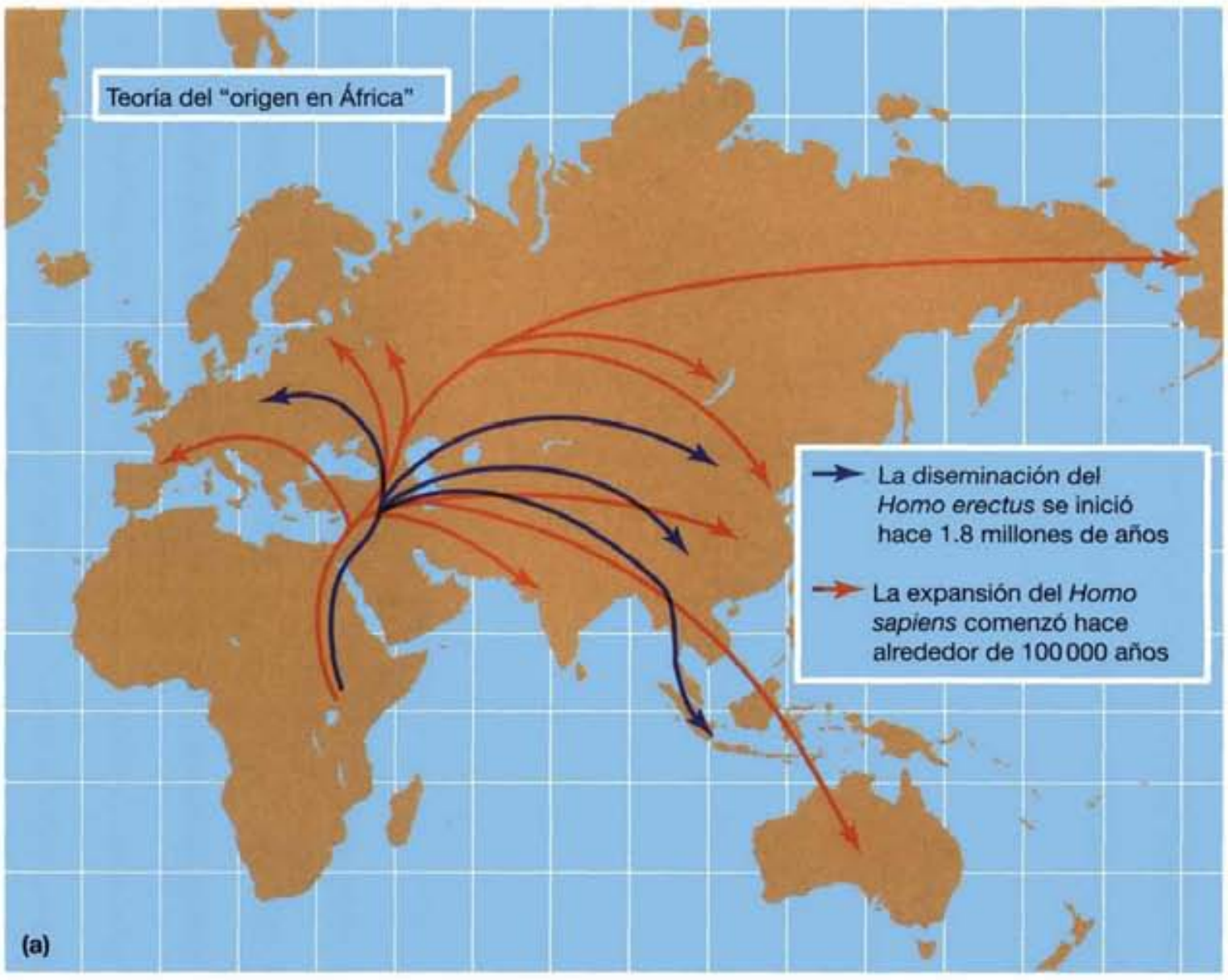
Figura 4-16 Refinamiento del hombre de Cro-Magnon
Pinturas rupestres del pueblo de Cro-Magnon, extraordinariamente conservadas merced a las condiciones subterráneas relativamente constantes de una caverna de Lascaux, Francia.

La evolución del comportamiento humano es objeto de mucha especulación

Quizá el tema que es objeto del debate más acalorado en el campo de la evolución humana es el desarrollo del comportamiento humano. Salvo en algunos casos raros, como las inhumaciones de los hombres de Neanderthal y las pinturas rupestres de los de Cro-Magnon, no hay pruebas directas del comportamiento de los homínidos prehistóricos. Los biólogos y los antropólogos han propuesto algunas hipótesis sobre la base del registro fósil y del comportamiento de los seres humanos modernos y de otros animales.

El registro fósil muestra que el desarrollo de un cerebro verdaderamente enorme ocurrió en los últimos 2 millones de años. ¿Cuáles habrían sido las ventajas selectivas de un cerebro grande? Este tema continúa suscitando controversias entre los paleoantropólogos. La selección pudo haber favorecido un cerebro cada vez más grande porque éste brindaba mejor coordinación entre la mano y el ojo y también porque facilitaba las interacciones sociales complejas.

Cuando los primeros homínidos, como el *Australopithecus*, descendieron de los árboles a las sabanas, comenzaron a caminar erguidos. La locomoción bípeda les permitía llevar cosas en las manos mientras caminaban. Los fósiles de homínidos muestran articulaciones del hombro capaces de ejecutar potentes movimientos de lanzamiento, así como un *pulgar oponible* (un pulgar que se puede colocar directamente contra cada uno de los otros dedos) que mejora la destreza para manipular objetos. Probablemente estos homínidos primitivos podían ver bien y juzgar la profundidad con precisión merced a su visión binocular. La expansión del cerebro que se dio en los australopitecinos pudo haber estado ligada, al menos en parte, a la integración de la percepción visual con el control de los movimientos de manos y brazos.



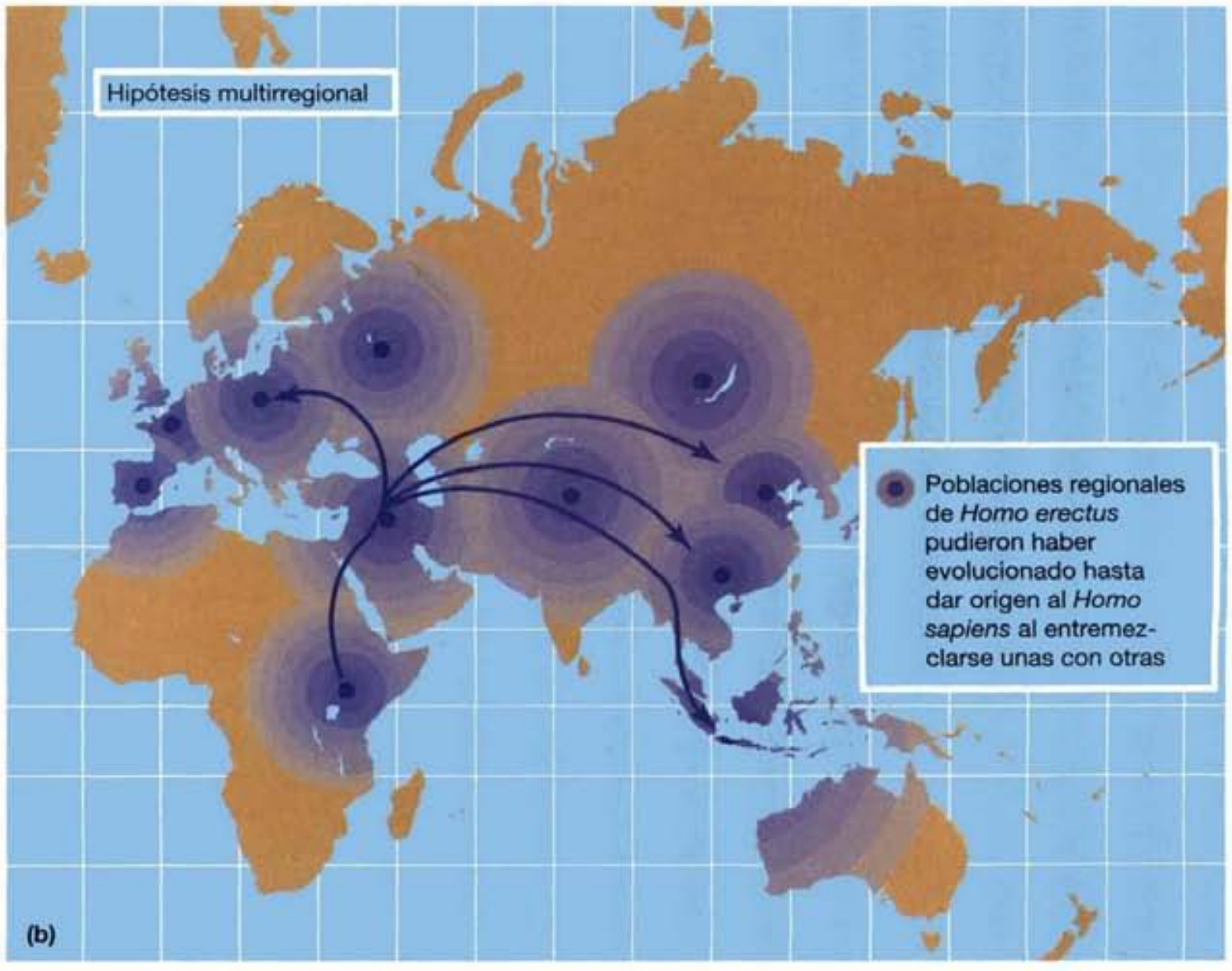


Figura 4-17 Dos hipótesis de la evolución de *Homo sapiens*
(a) Los defensores del "origen en África" sostienen la hipótesis de que *H. sapiens* evolucionó en África, y después migró a todo el Oriente Cercano, Europa y Asia. ***(b)*** La hipótesis "multirregional" afirma que las poblaciones de *H. sapiens* evolucionaron simultáneamente en muchas regiones a partir de las ya muy difundidas poblaciones de *H. erectus*.

Homo erectus, *H. ergaster*, y quizá *H. habilis* y *H. rudolfensis* antes que ellos, eran seres sociales. También lo son, desde luego, muchos micos y antropoides. Los homínidos más tardíos, sin embargo, parecen haber participado en un nuevo tipo de actividad social: la recolección y la caza cooperativas. *Homo erectus*, en particular, parece haber cazado piezas sumamente grandes, lo que exige colaboración en todas las fases de la cacería. Algunos paleoantropólogos piensan que la selección fue favorable a los cerebros más grandes y potentes como adaptación para el éxito en la caza cooperativa. (Si esta especulación suena demasiado impresionante, recuérdese que los leones y los lobos también cazan en colaboración, pese a lo cual no son notablemente más inteligentes que sus parientes, como los leopardos y coyotes, que no lo hacen.)

La evolución cultural de los seres humanos es ahora mucho más rápida que la evolución biológica

En los últimos milenios, la evolución humana ha estado dominada por la **evolución cultural**, esto es, la transmisión de conductas aprendidas de generación en generación. Nuestro éxito evolutivo reciente, por ejemplo, fue engendrado no tanto por nuevas adaptaciones físicas como por una serie de revoluciones culturales y tecnológicas. La primera de estas revoluciones fue la invención de herramientas, que se inició con los primeros homínidos. Las herramientas aumentaron la eficiencia de adquisición de alimentos y refugio, con lo cual creció el número de individuos capaces de sobrevivir dentro de un ecosistema dado. Hace alrededor de 10 000 años, la cultura humana experimentó una segunda revolución cuando la gente descubrió cómo cultivar plantas y domesticar animales. Esta revolución agrícola incrementó extraordinariamente la cantidad de alimento que se podía extraer del entorno, y la población humana aumentó vertiginosamente, de alrededor de 5 millones al nacer la agricultura, a unos 750 millones para 1750. La revolución industrial que vino después dio origen a la economía moderna y a mejoras concomitantes en materia de salud pública. La mayor longevidad y la reducción de la mortalidad infantil han provocado un crecimiento demográfico verdaderamente explosivo, y hoy en día somos más de 6000 millones.

La evolución cultural humana y el crecimiento consecuente de la población humana han tenido efectos profundos en la continuación de la evolución biológica de otras formas de vida. Nuestras ágiles manos y mente han transformado gran parte de los hábitats terrestres y acuáticos del planeta. Los seres humanos nos hemos convertido en el agente individual de selección natural más irresistible. En palabras del biólogo evolucionista Stephen Jay Gould de la Universidad de Harvard: "Hemos llegado a ser, en virtud de un glorioso accidente evolutivo llamado inteligencia, los administradores de la continuidad de la vida en la Tierra. No pedimos desempeñar este papel, pero no podemos renunciar a él. Quizá no somos idóneos para desempeñarlo, pero henos aquí."

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

¿Vida en una luna helada?

¿Hay realmente agua líquida en Europa? Los cálculos para estimar la cantidad de calor producida por el estira y afloja gravitatorio que ejercen las demás lunas de Júpiter sobre Europa indican que el interior de esta luna debe ser lo suficientemente caliente para permitir la existencia de un océano líquido. Sin embargo, parece estar al alcance una respuesta más definitiva. En 2003 (de acuerdo con los planes vigentes) el vehículo espacial Europa Orbiter será lanzado desde la Tierra y, al cabo de algunos años de viaje hasta las inmediaciones de Júpiter, entrará en órbita alrededor de Europa. Su misión incluirá mediciones de radar bajo la superficie que deberán establecer definitivamente si está presente o no un líquido.

Si *hay* agua líquida en Europa, ¿ha surgido vida en ella? De ser así, ¿qué forma ha asumido la vida en esa luna? No hay indicios de que podamos responder pronto estas preguntas, pero podría haber algunas pistas tentadoras aquí mismo en la Tierra. La posible fuente de tales pistas es el lago Vostok, un lago enorme (de tamaño similar al lago Ontario) que se encuentra sepultado a más de tres kilómetros por debajo de la banquisa de hielo antártica. Las frías aguas del lago Vostok, sometidas a una presión extraordinariamente grande debido al peso del hielo que las cubre, y que han estado aisladas de la atmósfera terrestre durante quizá cientos de miles de años, representan un medio análogo al que podría hallarse debajo de la capa de hielo de Europa.

A los biólogos les complacería mucho averiguar si el lago Vostok alberga organismos vivos y, en tal caso, cómo sobreviven. Si, por ejemplo, hay bacterias vivas en el lago, ¿cuál es su fuente de energía? ¿Cómo se las arreglan para vivir en un medio frío? Las respuestas a preguntas como éstas podrían contribuir a preparar el escenario para la investigación de los mares subsuperficiales de Europa. Perforaciones recientes hasta cien o doscientos metros de la superficie del lago Vostok han permitido encontrar algunas bacterias conservadas (al parecer ya sin vida), lo cual ha hecho aumentar las esperanzas de que el propio lago albergue vida. Los científicos se han resistido a perforar hasta el lago mismo por temor a contaminarlo con microbios de la superficie o a dejar salir organismos desconocidos del lago al ambiente de la superficie. Se realizan esfuerzos encaminados a idear métodos que permitan explorar el lago sin peligro de que ocurra una contaminación cruzada. Una vez que se disponga de tales métodos, éstos podrían adaptarse para utilizarlos en la futura exploración de ambientes similares en Europa.

Además de agua, ¿qué otras condiciones serían necesarias para que hubiese surgido vida en Europa? Si de algún modo pudiésemos explorar el Universo en su totalidad, ¿encontraríamos que la vida es un fenómeno común, raro, o exclusivo de la Tierra?

Resumen de conceptos clave

1) ¿Cómo comenzó la vida?

Antes de que surgiera la vida, los rayos, la luz ultravioleta y el calor provocaron la formación de moléculas orgánicas a partir de agua y de los componentes de la atmósfera de la Tierra primigenia. Estas moléculas incluían probablemente ácidos nucleicos, aminoácidos, proteínas cortas y lípidos. Por azar, algunas moléculas de RNA pudieron haber tenido propiedades enzimáticas y catalizar por tanto la formación de copias de sí mismas a partir de los nucleótidos de las aguas del planeta. Estas moléculas pudieron haber sido las precursoras de la vida. Unas microesferas de proteínas y lípidos que encerraban estas moléculas de RNA pudieron haber constituido las primeras estructuras semejantes a células: las protocélulas.

2) ¿Cómo eran los primeros organismos?

Las primeras células fósiles se encuentran en rocas de alrededor de 3500 millones de años de antigüedad. Estas células eran procariotas que se alimentaban absorbiendo las moléculas orgánicas que habían sido sintetizadas en el medio. Debido a que en esa época no había oxígeno libre en la atmósfera, el metabolismo energético debe haber sido anaeróbico. Al multiplicarse las células, agotaron las moléculas orgánicas producto de la síntesis prebiótica. Algunas células adquirieron la capacidad de sintetizar sus propias moléculas alimentarias a partir de moléculas inorgánicas simples y la energía de la luz solar. Estas primeras células fotosintéticas fueron probablemente los antepasados de las cianobacterias actuales.

La fotosíntesis libera oxígeno como producto colateral, y hace 2200 millones de años ya se habían acumulado cantidades importantes de oxígeno libre en la atmósfera. El metabolismo aeróbico, que genera más energía celular que el metabolismo anaeróbico, surgió probablemente por esta época.

Las células eucarióticas evolucionaron hace alrededor de 1700 millones de años. Las primeras células eucarióticas surgieron probablemente como asociaciones simbióticas entre células procarióticas depredadoras y bacterias. Las mitocondrias pudieron haber evolucionado a partir de bacterias aeróbicas englobadas por células depredadoras. De forma análoga, los cloroplastos evolucionaron probablemente a partir de cianobacterias fotosintéticas.

3) ¿Cómo surgió la multicelularidad?

Los organismos multicelulares evolucionaron a partir de células eucarióticas y aparecieron hace alrededor de 1000 millones de años. La multicelularidad ofrece varias ventajas, entre ellas mayor rapidez de locomoción y un tamaño más grande. Los primeros organismos multicelulares surgieron en el mar. En las plantas, el mayor tamaño debido a la multicelularidad ofrecía cierta protección contra la depredación. La especialización de las células permitió a las plantas fijarse en las aguas bien iluminadas y ricas en nutrimentos de la costa. En el caso de los animales, la multicelularidad hizo posible comportamientos predatorios más eficientes y permitió escapar con más facilidad de los depredadores. Éstos, a su vez, crearon presiones ambientales que promovían una locomoción más rápida, mejores sentidos y más inteligencia.

4) La vida invade la tierra

Los primeros organismos terrestres fueron probablemente algas. Las primeras plantas multicelulares terrestres aparecieron hace alrededor de 400 millones de años. Aunque la vida terrestre exigía adaptaciones especiales en términos de sostén del cuerpo, reproducción y la adquisición, distribución y retención de agua, la tierra también ofrecía luz solar en abundancia y protección contra los herbívoros acuáticos. Poco después de la evolución de plantas terrestres, los artrópodos invadieron la tierra. La ausencia de depredadores y la abundancia de plantas terrestres que servían de alimento facilitó probablemente la invasión de la tierra por los animales.

Los primeros vertebrados terrestres evolucionaron a partir de peces de aleta lobular, que tenían aletas parecidas a patas y un pulmón primitivo. Un grupo de estos peces evolucionó hasta dar origen a los anfibios hace alrededor de 350 millones de años. Los reptiles evolucionaron a partir de los anfibios, con varias adaptaciones adicionales a la vida en tierra: fecundación interna, huevos impermeables que se podían depositar en tierra, piel impermeable y mejores pulmones. Las aves y los mamíferos evolucionaron de forma independiente a partir de grupos diferentes de reptiles. Los adelantos principales fueron una temperatura corporal constante y alta y el aislamiento de la superficie corporal.

5) ¿Cuál ha sido el papel de la extinción en la historia de la vida?

La historia de la vida se caracteriza por una rotación constante de especies a medida que unas se extinguen y otras toman su lugar. Se han producido periódicamente extinciones en masa, en las que un gran número de especies desaparecen en un lapso relativamente breve. Las extinciones en masa se debieron probablemente a alguna combinación de cambios climáticos y sucesos catastróficos, como erupciones volcánicas e impactos de meteoritos, por ejemplo.

6) ¿Cómo evolucionaron los seres humanos?

Los primates de vida arbórea evolucionaron a partir de un grupo de mamíferos. Los primates presentan varias preadaptaciones favorables a la evolución humana: ojos dirigidos al frente que confieren visión binocular, visión cromática, manos prensiles y un cerebro relativamente grande. De 20 a 30 millones de años atrás, algunos primates descendieron de los árboles; éstos fueron los ancestros de los simios y de los seres humanos. Los australopitecinos surgieron en África hace alrededor de 4 millones de años. Estos homínidos caminaban erguidos, tenían un cerebro más grande que sus antepasados y elaboraban herramientas primitivas. Un grupo de australopitecinos dio origen a un linaje de homínidos del género *Homo*, del cual surgieron a su vez los seres humanos modernos.

Términos clave

conífera *p. 67*
evolución cultural *p. 79*
evolución prebiótica *p. 58*
exoesqueleto *p. 68*
extinción en masa *p. 70*
generación espontánea *p. 58*
hipótesis de los endosimbiotas *p. 64*
homínido *p. 73*
microesfera *p. 60*
preadaptación *p. 68*
primate *p. 72*
protocélula *p. 60*
ribozima *p. 60*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *No había oxígeno libre en la atmósfera primitiva porque casi todo estaba inmovilizado en*
   a. el agua
   b. el amoniaco
   c. el metano
   d. las rocas
   e. isótopos radiactivos
2. *El RNA se convirtió en candidato a la primera molécula portadora de información cuando Tom Cech y Sidney Altman descubrieron que ciertas moléculas de RNA actúan como enzimas que*
   a. degradan proteínas
   b. convierten la luz en energía química
   c. descomponen el agua y liberan oxígeno gaseoso
   d. sintetizan copias de sí mismas
   e. sintetizan aminoácidos
3. *Los primeros organismos vivos eran*
   a. multicelulares
   b. eucariotas
   c. procariotas
   d. fotosintetizadores
   e. aerobios
4. *De las observaciones siguientes, ¿cuáles son las tres que apoyan la hipótesis de los endosimbiotas de Lynn Margulis del origen de los cloroplastos y las mitocondrias, a partir de bacterias ingeridas?*
   a. La respiración aeróbica se lleva a cabo en las mitocondrias
   b. Las mitocondrias tienen su propio DNA
   c. La fotosíntesis se lleva a cabo en los cloroplastos
   d. Los cloroplastos tienen su propio DNA
   e. Las membranas plasmáticas de las bacterias son notablemente semejantes a la membrana interna de las mitocondrias
5. *El exoesqueleto de los primeros artrópodos marinos puede considerarse como una preadaptación a la vida en la tierra porque ese caparazón*
   a. sostiene el peso del animal contra la atracción de la gravedad
   b. permite una amplia diversidad de tipos de cuerpo
   c. resiste el resecamiento
   d. absorbe luz
   e. tanto a como c
6. *La evolución del huevo impermeable con cascarón fue un acontecimiento importante en la evolución de los vertebrados porque*
   a. dio origen a la explosión cámbrica
   b. fue el primer ejemplo de padres que se ocupan de sus hijos
   c. hizo posible la colonización de ambientes de agua dulce
   d. liberó a los organismos de la necesidad de depositar sus huevos en agua
   e. permitió la fecundación interna de los óvulos

? Preguntas de repaso

1. ¿Qué indicios hay de que la vida pudo haberse originado a partir de materia inanimada en la Tierra primigenia? ¿Con qué clase de pruebas desearía contar antes de aceptar esta hipótesis?
2. Si eran tan eficientes para producir energía, ¿por qué las primeras células con metabolismo aeróbico no provocaron la extinción de las células que sólo tienen metabolismo anaeróbico?
3. Explique la hipótesis de los endosimbiotas del origen de los cloroplastos y las mitocondrias.
4. Cite dos ventajas de la multicelularidad para las plantas y para los animales.
5. ¿Qué ventajas y desventajas habría presentado la existencia terrestre para las primeras plantas que invadieron la tierra? ¿Y para los primeros animales terrestres?
6. Describa las principales adaptaciones que surgieron durante la evolución de los vertebrados, de los peces a los anfibios, los reptiles, las aves y finalmente a los mamíferos. Explique cómo estas adaptaciones aumentaron la eficacia biológica de los diversos grupos para la vida en tierra.
7. Describa la evolución de los seres humanos a partir de los primeros primates. Incluya en ella aspectos tales como la visión binocular, las manos prensiles, la locomoción bípeda, la vida social, la elaboración de herramientas y la expansión del cerebro.

Aplicación de conceptos

1. ¿Qué es la evolución cultural? ¿Es la evolución cultural más rápida o más lenta que la evolución biológica? ¿Por qué?
2. ¿Considera usted que el estudio de nuestros antepasados puede arrojar luz sobre la conducta de los seres humanos modernos? ¿Por qué?
3. Un biólogo respondería probablemente la antiquísima pregunta "¿qué es la vida?" diciendo que es "la capacidad de autorreproducirse". ¿Está usted de acuerdo con esta definición? De ser así, ¿por qué? En caso contrario, ¿cómo definiría usted la vida en términos biológicos?
4. Las definiciones tradicionales del ser humano han puesto énfasis en "la singularidad de los seres humanos" porque poseemos un lenguaje y usamos herramientas. Pero la mayor parte de los animales se comunican con otros individuos por medios refinados, y muchos vertebrados utilizan herramientas para realizar tareas. Suponga que usted es un biólogo o bióloga originarios de Marte y escriba una descripción taxonómica de la especie *Homo sapiens*.
5. A lo largo de la historia de la vida han ocurrido extinciones. ¿Por qué debería importarnos el hecho de que los seres humanos están provocando hoy en día un caso de extinción en masa?
6. Las hipótesis del "origen africano" y "multirregional" de la evolución del *Homo sapiens* hacen predicciones contrastantes acerca del alcance y la naturaleza de la divergencia genética entre las razas humanas. Una de ellas predice que las razas son antiguas y con grandes divergencias genéticas; la otra, que las razas son jóvenes y divergen poco en términos genéticos. ¿Qué datos ayudarían a establecer cuál de estas hipótesis se acerca más a la verdad?
7. En términos biológicos, ¿cuál considera usted que ha sido el acontecimiento más importante en la historia de la vida? Explique su respuesta.

Para mayor información

De Duve, D. "The Birth of Complex Cells." *Scientific American*, abril de 1996. Narración que describe el origen de las células eucarióticas complejas por casos repetidos de endosimbiosis.

Diamond, J. "How to Speak Neanderthal." *Discover*, enero de 1990. ¿Hablaba el hombre de Neanderthal? ¿Cómo saberlo? Jared Diamond explica lúcidamente los argumentos y la metodología de una disputa científica.

Eigen, M. *Steps Towards Life*. Nueva York: Oxford University Press, 1992. Un premio Nobel expone una hipótesis del origen de la vida y describe las pruebas experimentales que la respaldan. Material difícil, explicado de forma concisa y con precisión.

Fenchel, T. y Finaly, B.J. "The Evolution of Life Without Oxygen." *American Scientist*, enero/febrero de 1994. Las relaciones simbióticas de organismos en medios sin oxígeno ofrecen pistas acerca del origen de las primeras células eucarióticas.

Fry, I. *The Emergence of Life on Earth: A Historical and Scientific Overview*, Brunswick, NJ: Rutgers University Press, 2000. Revisión exhaustiva de la investigación y las hipótesis concernientes al origen de la vida.

Hay, R.L. y Leakey, M.D. "The Fossil Footprints of Laetoli." *Scientific American*, febrero de 1982. Hay y Leaky descubrieron huellas auténticas de una familia de homínidos en ceniza volcánica de 3.5 millones de años de antigüedad.

Maynard Smith, J. y Szathmary, E. *The Origins of Life: From the Birth of Life to the Origin of Language*. Nueva York: Oxford University Press, 1999. Revisión, que hace reflexionar, de los cambios principales que han ocurrido a lo largo de los 3500 millones de años de historia de la vida.

Monasterisky, R. "The Rise of Life on Earth." *National Geographic*, marzo de 1998. Interesante y bellamente ilustrada descripción de las ideas y pruebas actuales sobre cómo surgió la vida.

Morell, V. "Announcing the Birth of a Heresy." *Discover*, marzo de 1987. Los paleontólogos Robert Bakker y Jack Horner especulan que los dinosaurios no fueron las bestias lentas y pesadas de las películas de monstruos, sino animales avanzados de sangre caliente que incluso pudieron haber cuidado de sus crías.

Pappalardo, R., Head, J. y Greeley, R. "The Hidden Ocean of Europa." *Scientific American*, octubre de 1999. Resumen de las pruebas de que la helada superficie de Europa oculta un océano líquido; ilustrado con fotografías de la misión *Galileo*.

Shreeve, J. "Find of the Century?" *Discover*, enero de 1997. Breve recuento de las pruebas presentadas por científicos de la NASA en apoyo de la propuesta de que alguna vez hubo vida en Marte.

Tattersall, I. "Out of Africa... Again and Again?" *Scientific American*, abril de 1997. Revisión de los indicios fósiles de la historia evolutiva humana.

Ward, P.D. *The End of Evolution: On Mass Extinctions and the Preservation of Biodiversity*. Nueva York: Bantam Books, 1994. Interesante recuento en primera persona de la investigación de las causas de la extinción en masa por un paleontólogo.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. a 2. b 3. c 4. b, d, e 5. e 6. d

TUTOR MULTIMEDIA
Historia de la vida en la Tierra

Investigaciones en la red

Estudio de caso: ¿Vida en una luna helada?

Tiempo estimado: 10 minutos

¿Cuáles son los orígenes de la vida? Puesto que el agua es uno de los elementos básicos de la vida tal como la conocemos, muchos astrobiólogos piensan que la mejor forma de detectar vida desconocida en el espacio consiste en buscar agua líquida. Observaciones recientes sugieren que puede haber agua líquida en Europa, una de las lunas de Júpiter. En este ejercicio se examina con más detenimiento el cuarto satélite más grande de Júpiter.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 17 y luego Web Investigation para comenzar.

"Los sistemas de clasificación no son percheros que la Naturaleza nos presenta objetivamente. Son teorías dinámicas, ideadas por nosotros para expresar puntos de vista particulares acerca de la historia de los organismos. La evolución ha creado un conjunto de especies únicas ordenadas con arreglo a diversos grados de relación genealógica. La taxonomía, que es la búsqueda de este orden, es la ciencia fundamental de la historia."

Stephen Jay Gould en* Natural History *(1987)

Los biólogos que estudian la historia evolutiva del virus de la inmunodeficiencia humana del tipo 1 (VIH-1) descubrieron que este virus, causante del SIDA, tuvo probablemente su origen en los chimpancés.

5 Sistemática: Búsqueda de orden en medio de la diversidad

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Origen de un asesino

1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos?

La taxonomía nació como una jerarquía de categorías

Los sistematistas modernos utilizan numerosos criterios de clasificación

2 ¿Cuáles son los reinos de la vida?

El sistema de cinco reinos sustituyó a los antiguos esquemas de clasificación

El sistema de tres dominios refleja con más precisión la historia de la vida

La clasificación en términos de reinos aún no está totalmente establecida

3 ¿Por qué cambian las taxonomías?

La designación de las especies cambia cuando se descubre nueva información

La definición de especie biológica puede ser difícil o imposible de aplicar

El concepto de especie filogenética ofrece una definición alternativa

4 Exploración de la biodiversidad: ¿Cuántas especies existen?

Conexiones evolutivas: ¿Son reales los reptiles?

Otro vistazo al estudio de caso: Origen de un asesino

ESTUDIO DE CASO

Origen de un asesino

Una de las enfermedades más aterradoras del mundo es también una de las más misteriosas. El síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA) surgió aparentemente de la nada, y cuando fue reconocido por primera vez a principios de los años ochenta, nadie sabía cuál era su causa ni de dónde provenía. Los científicos compitieron para resolver el misterio y, al cabo de unos años, habían identificado el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH) como el agente infeccioso causante del SIDA. Una vez identificado el VIH, la atención se volcó hacia la cuestión de su origen.

Para encontrar la fuente del VIH fue necesario aplicar un enfoque evolutivo. Preguntar "¿de dónde vino el VIH?" es en realidad inquirir "¿qué clase de virus fue el antecesor del VIH?" Los biólogos que examinan las cuestiones de ascendencia reciben el nombre de *sistematistas*. Los sistematistas buscan establecer categorías de organismos de acuerdo con su historia evolutiva, así como construir clasificaciones que reflejen con precisión la estructura del árbol de la vida. Cuando un sistematista llega a la conclusión de que dos especies están estrechamente emparentadas, ello significa que ambas especies comparten un ancestro común reciente, a partir del cual evolucionaron.

Los sistematistas que exploraron la ascendencia del VIH descubrieron que los parientes más cercanos del VIH no se cuentan entre los demás virus que infectan a los seres humanos, sino entre los que infectan a los monos y antropoides. De hecho, las investigaciones más recientes acerca de la historia evolutiva del VIH han permitido concluir que el pariente más cercano del VIH-1 (el tipo de VIH que es el causante principal de la epidemia mundial de SIDA) es una cepa viral que infecta a una subespecie particular de chimpancé que habita en espacios limitados de África Occidental. Así pues, el antepasado del virus que ahora conocemos como VIH-1 no evolucionó a partir de un virus humano ya existente, sino que de alguna manera debió saltar de los chimpancés de África Occidental a los seres humanos. ■

1 ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos?

La **sistemática** es la ciencia que estudia la reconstrucción de la **filogenia**, o historia evolutiva. Una parte fundamental de la sistemática es la **taxonomía** (del griego *taxis*, que significa "ordenación"), la ciencia que se encarga de dar nombre a los organismos y colocarlos en categorías sobre la base de sus relaciones evolutivas. Existen ocho categorías principales: (1) **dominio**, (2) **reino**, (3) **filo**, (4) **clase**, (5) **orden**, (6) **familia**, (7) **género** y (8) **especie**. Estas categorías taxonómicas forman una jerarquía de nichos, en la que cada nivel incluye todos los demás niveles que están por debajo de él. Cada dominio contiene muchos reinos, cada reino contiene muchos filos o fila (plural latino de filum), cada filo o división incluye muchas clases, cada clase incluye muchos órdenes, y así sucesivamente. A medida que se desciende en la jerarquía, se incluyen grupos cada vez más pequeños. Cada categoría es cada vez más estrecha y especifica un grupo cuyo ancestro común es cada vez más reciente. La tabla 5-1 incluye algunos ejemplos de clasificación de organismos específicos.

Tabla 5-1 Clasificación de algunos organismos, en la que se refleja su grado de parentesco*

	Ser humano	Chimpancé	Lobo	Mosca de la fruta	Secuoya	Girasol
Dominio	**Eukarya**	**Eukarya**	**Eukarya**	**Eukarya**	**Eukarya**	
Reino	**Animalia**	**Animalia**	**Animalia**	**Animalia**	**Plantae**	**Plantae**
Filo	**Chordata**	**Chordata**	**Chordata**	Arthropoda	Coniferophyta	Anthophyta
Clase	**Mammalia**	**Mammalia**	**Mammalia**	Insecta	Coniferosida	Dicotyledoneae
Orden	**Primates**	**Primates**	Carnivora	Diptera	Coniferales	Asterales
Familia	Hominidae	Pongidae	Canidae	Drosophilidae	Taxodiaceae	Asteraceae
Género	*Homo*	*Pan*	*Canis*	*Drosophila*	*Sequoiadendron*	*Helianthus*
Especie	*sapiens*	*troglodytes*	*lupus*	*melanogaster*	*giganteum*	*annuus*

*Las categorías en negritas son aquellas que son compartidas por más de uno de los organismos clasificados. Los nombres de géneros y especies siempre se escriben en cursiva o subrayados.

El **nombre científico** de un organismo se forma a partir de las dos categorías taxonómicas más pequeñas: el género y la especie. Cada género incluye un grupo de especies muy estrechamente emparentadas, y cada especie de un género incluye poblaciones de organismos que en principio se pueden cruzar en condiciones naturales. Así, por ejemplo, el género *Sialia* (azulejos) incluye el azulejo oriental (*Sialia sialis*), el azulejo occidental (*Sialia mexicana*) y el azulejo de las montañas (*Sialia currucoides*), todos ellos pájaros muy semejantes que normalmente no se cruzan (Fig. 5-1).

Cada nombre científico compuesto de dos partes es único, por lo que al hacer referencia a un organismo por su nombre científico se elimina cualquier posibilidad de ambigüedad o confusión. Por ejemplo, el ave Gavia immer es comúnmente conocida en América del Norte como *common loon* (somorgujo común), en Gran Bretaña como *northern diver* (colimbo del Norte), y por muchos otros nombres en los distintos países de distintos idiomas. Pero los biólogos de todo el mundo reconocen el nombre científico en latín *Gavia immer*, con lo cual se superan las barreras del idioma y se hace posible una comunicación precisa.

Adviértase que, por convención, los nombres científicos siempre se escriben subrayados o en *cursiva*. La primera letra del nombre del género siempre es mayúscula, y la primera letra del nombre de la especie, minúscula. Nunca se usa el nombre de la especie solo, sino que siempre va acompañado del nombre de su género.

La taxonomía nació como una jerarquía de categorías

Aristóteles (384-322 a.C.) fue de los primeros en tratar de formular un lenguaje lógico y estandarizado para nombrar a seres vivos. Sobre la base de características como la complejidad estructural, el comportamiento y el grado de desarrollo al nacer, Aristóteles clasificó alrededor de 500 organismos en

Figura 5-1 Tres especies de azulejo
Pese a sus evidentes semejanzas, estas tres especies de azulejo se conservan distintas porque no se cruzan. Las tres especies que se muestran son (de izquierda a derecha) el azulejo oriental (***Sialia sialis***), el azulejo occidental (***Sialia mexicana***) y el azulejo de las montañas (***Sialia currucoides***).

11 categorías. Las categorías de Aristóteles formaban una estructura jerárquica, en la que cada categoría era más incluyente que la ubicada debajo de ella, concepto que se sigue aplicando en la actualidad.

Tomando como base el trabajo de Aristóteles, y más de 2000 años más tarde, el naturalista sueco Carl von Linné o Carlos Linneo (1707-1778) —quien se llamaba a sí mismo Carolus Linnaeus, en una versión latinizada de su nombre— puso los cimientos del sistema de clasificación moderno. Linneo colocó cada organismo en una serie de categorías dispuestas jerárquicamente sobre la base de su semejanza con otras formas de vida, y también introdujo el nombre científico compuesto de género y especie. Casi 100 años más tarde, Charles Darwin (1809-1882) publicó *El origen de las especies,* donde demostró que todos los organismos están emparentados por un ancestro común. Los taxónomos comenzaron entonces a reconocer que las categorías taxonómicas deberían reflejar la tónica del parentesco evolutivo entre los organismos. Cuanto mayor es el número de categorías que dos organismos comparten, tanto más cercana es su relación evolutiva.

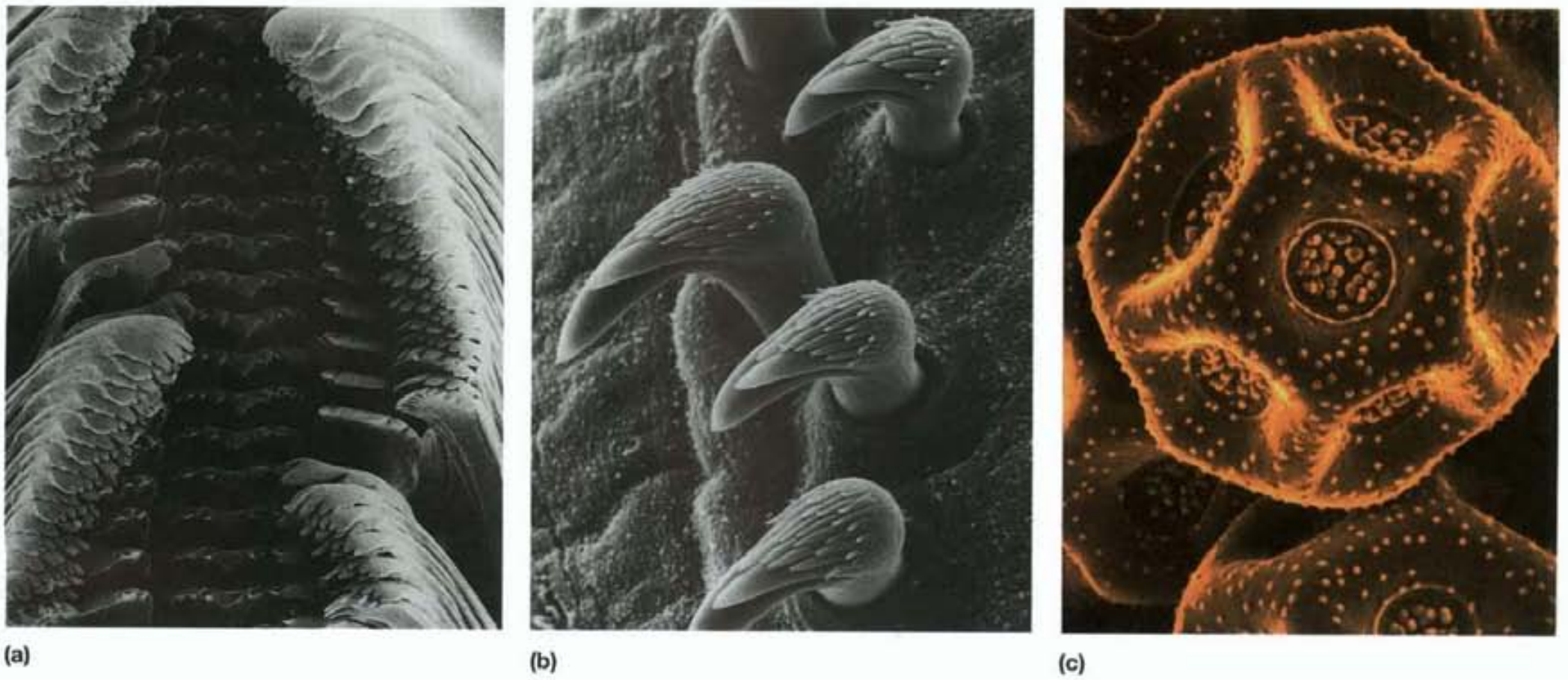
Los sistematistas modernos utilizan numerosos criterios de clasificación

Los sistematistas se proponen reconstruir el árbol de la vida, pero deben hacerlo sin mucho conocimiento directo de la historia evolutiva. Puesto que no pueden mirar al pasado, los sistematistas deben deducirlo en la medida de lo posible, sobre la base de las similitudes que presentan los organismos vivos. Empero, no cualquier similitud resulta útil. Algunas semejanzas que se observan se deben a una evolución convergente de organismos que no están estrechamente emparentados; las similitudes de este tipo no son de utilidad para los sistematistas, los cuales, en cambio, valoran las semejanzas que surgen cuando dos clases de organismos comparten una característica porque ambos la han heredado de un ancestro común. Por consiguiente, una de las tareas principales del sistematista es distinguir las similitudes informativas debidas a un ancestro común, de las semejanzas menos útiles debidas a una evolución convergente. En su búsqueda de similitudes informativas, los sistematistas examinan características de muy diversa índole.

Históricamente, las características distintivas más importantes y útiles han sido las anatómicas. Los taxónomos examinan detenidamente las similitudes en cuanto a la estructura corporal externa (véase la figura 5-1) y las estructuras internas, como el esqueleto y los músculos. Por ejemplo, las estructuras homólogas, como los huesos dactilares de delfines, murciélagos, focas y seres humanos (véase la figura 5-8) son indicio de un ancestro común. Para identificar las relaciones entre especies más estrechamente emparentadas, los taxónomos utilizan el microscopio para discernir detalles más finos: el número y forma de los "dentículos" de la *rádula* con aspecto de lengua de un caracol, la forma y posición de las cerdas de un gusano marino, o la estructura fina de los granos de polen de una planta de flor (Fig. 5-2).

Las etapas del desarrollo también aportan pistas de ascendencia común. Por ejemplo, aunque la ascidia, un tipo de tunicado, pasa su vida adulta permanentemente adherido a rocas del lecho marino, su larva nadadora tiene un cordón nervioso, cola y branquias, lo que lo sitúa en el filo al que pertenecen los vertebrados: el filo Chordata.

Las características anatómicas y de desarrollo que comparten organismos emparentados son expresiones de similitudes genéticas subyacentes, por lo que es razonable esperar



(a) (b) (c)

Figura 5-2 Las estructuras microscópicas ayudan a los taxónomos a clasificar los organismos
(a) Los "dentrículos" de la rádula con aspecto de lengua de un caracol (una estructura que utiliza para alimentarse) o ***(b)*** las cerdas de un gusano marino son criterios taxonómicos potenciales. ***(c)*** La forma y características superficiales de los granos de polen ayudan a identificar las plantas, especialmente en los depósitos de sedimentos fósiles.

que las relaciones evolutivas entre las especies también se reflejen en semejanzas genéticas. Por desgracia, las comparaciones genéticas directas no fueron posibles durante la mayor parte de la historia de la biología. Sin embargo, en las últimas dos décadas los avances en cuanto a técnicas de genética molecular han puesto en marcha una revolución en los estudios de las relaciones evolutivas. Por primera vez se puede usar la secuencia de nucleótidos del DNA (es decir, el genotipo), en vez de características fenotípicas como la apariencia, el comportamiento o incluso las proteínas, para investigar el parentesco entre tipos diferentes de organismos. Algunos de los métodos y descubrimientos fundamentales del análisis genético se examinan en el ensayo "Investigación científica: La genética molecular pone al descubierto las relaciones evolutivas".

Pese a ser tan poderoso, este nuevo acceso directo al DNA no ha eliminado aún totalmente otras formas de hacer comparaciones genéticas. Por ejemplo, el parentesco entre organismos también se evalúa examinando la estructura de sus cromosomas. Entre los descubrimientos que se han hecho mediante esta técnica está el de que los cromosomas de los chimpancés y de los seres humanos son sumamente parecidos, lo que demuestra el cercano parentesco entre estas dos especies (Fig. 5-3).

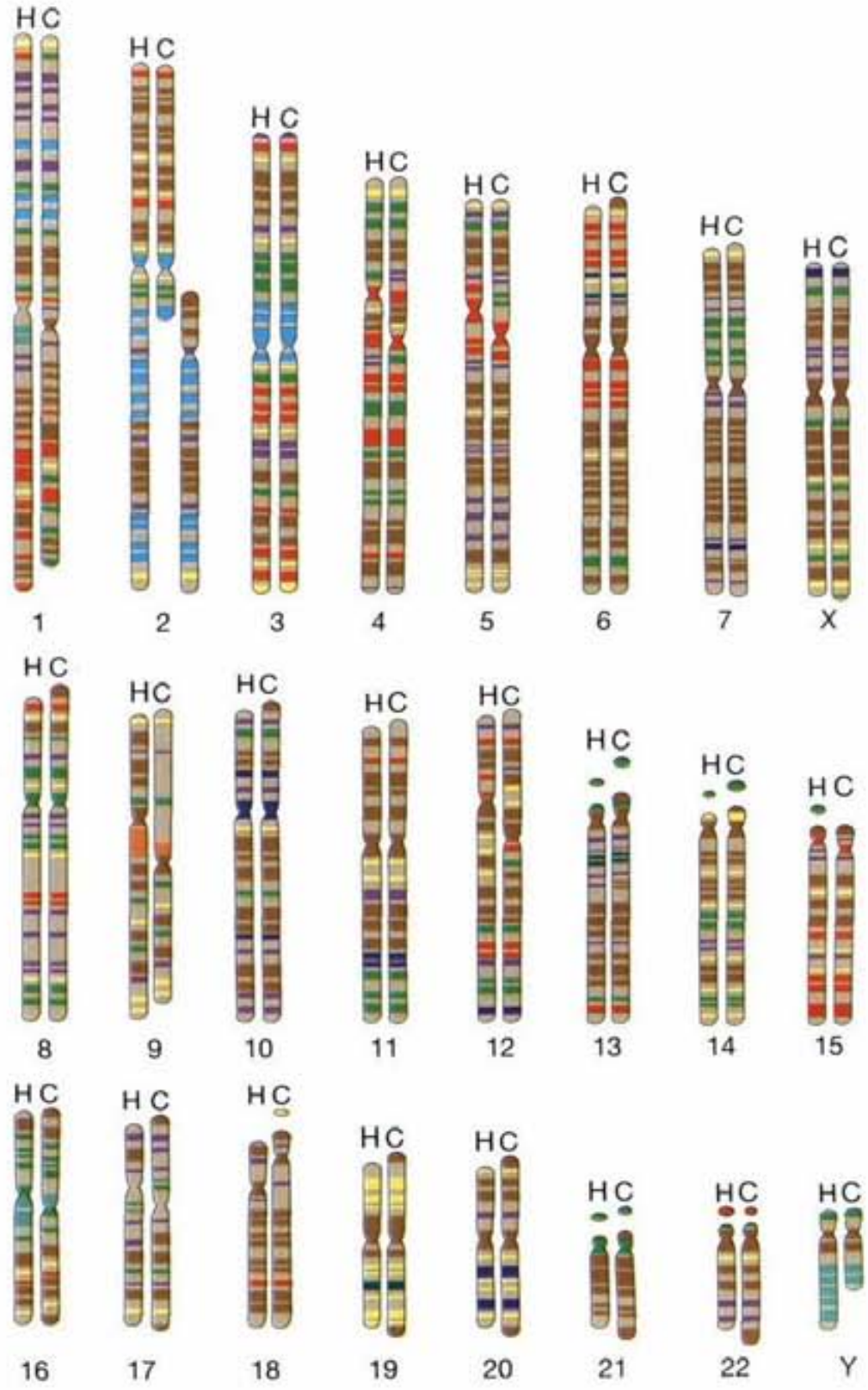


Figura 5-3 Los cromosomas humanos y los del chimpancé son similares
Los cromosomas de especies diferentes se comparan por medio de la distribución de bandas que se hace visible por tinción. La comparación que se ilustra aquí, entre cromosomas humanos (miembro izquierdo de cada par; H) y cromosomas de chimpancé (C), indica que las dos especies son muy similares genéticamente. De hecho, se ha estimado que 99% de los dos genomas es idéntico. El sistema de numeración que se muestra es el que se utiliza en los cromosomas humanos; adviértase que el cromosoma 2 humano corresponde a una combinación de dos cromosomas de chimpancé.

2 ¿Cuáles son los reinos de la vida?

Antes de 1970, los taxónomos clasificaban todas las formas de vida en dos reinos: Animalia y Plantae. Se consideraba a todas las bacterias, hongos y protistas fotosintéticos como plantas, y los protozoarios se clasificaban como animales. Sin embargo, a medida que los científicos aprendían más acerca de los hongos y los microorganismos, se hizo evidente que el sistema de dos reinos simplificaba en exceso la verdadera naturaleza de la historia evolutiva. A fin de contribuir a corregir este problema, Robert H. Whittaker propuso en 1969 un esquema de clasificación de cinco reinos que fue adoptado finalmente por casi todos los sistematistas.

El sistema de cinco reinos sustituyó a los antiguos esquemas de clasificación

El sistema de cinco reinos de Whittaker divide los organismos unicelulares en dos reinos, tomando como base el tipo de organización celular que presentan: procariótica o eucariótica. El reino Monera se compone de organismos procarióticos, en general unicelulares, en tanto que el reino Protista consta de organismos eucarióticos, casi siempre unicelulares. Los tres reinos restantes (Plantae, Fungi y Animalia) incluyen sólo organismos eucarióticos, la mayor parte de los cuales son multicelulares. Estos tres reinos de eucariotas multicelulares se distinguen sobre la base de sus métodos de adquisición de nutrimentos. Los miembros del reino Plantae fotosintetizan, y los integrantes del reino Fungi secretan enzimas fuera de su cuerpo y luego absorben los nutrimentos digeridos externamente. En cambio, los miembros del reino Animalia ingieren sus alimentos y después los digieren, ya sea dentro de una cavidad interna o en el interior de células individuales.

Debido a que reflejan con más exactitud nuestro conocimiento de la historia evolutiva, el sistema de cinco reinos constituyó un avance respecto al antiguo sistema de dos reinos. Sin embargo, a medida que nuestro conocimiento ha continuado aumentando, ha sido necesario modificar nuestra perspectiva de las categorías más fundamentales de la vida. La obra innovadora del biólogo Carl Woese demuestra que los sistematistas pasaron por alto un suceso fundamental en la historia primitiva de la vida, el cual demanda una nueva y más exacta clasificación de la vida.

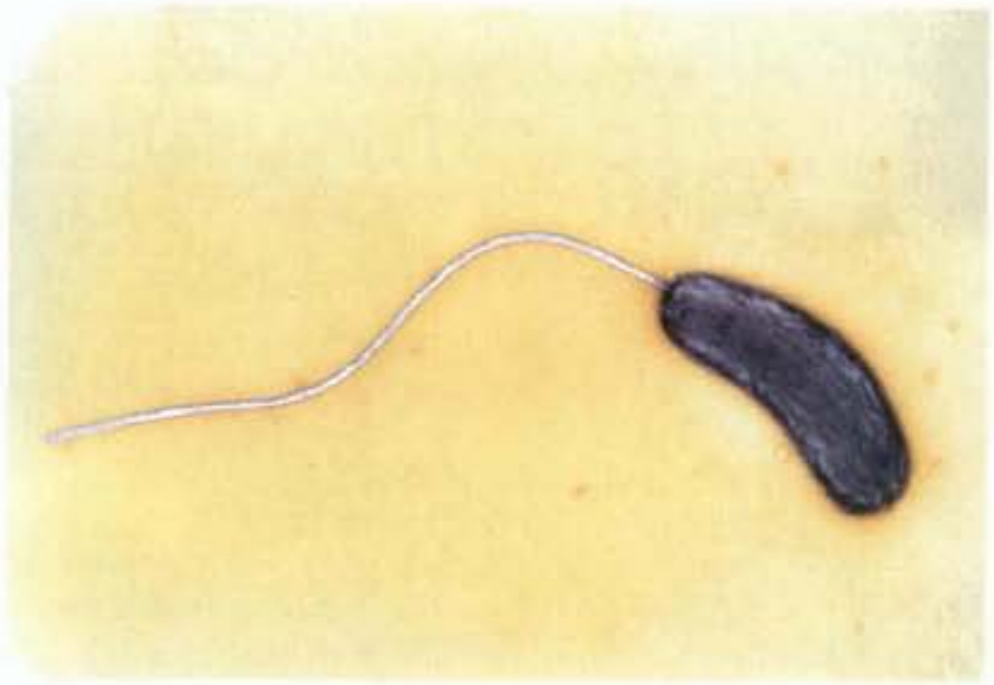
El sistema de tres dominios refleja con más precisión la historia de la vida

A partir de los años setenta, Woese y otros biólogos interesados en la filogenia de los microorganismos han estudiado la bioquímica de los organismos procarióticos. Estos investigadores, concentrando su atención en las secuencias de nucleótidos del RNA presente en los ribosomas, establecieron que lo que hasta entonces se había considerado como el reino Monera se compone en realidad de dos clases muy diferentes de organismos. Woese ha dado a estos dos grupos los nombres de Bacteria y Archaea (Fig. 5-4).

Pese a sus semejanzas superficiales en cuanto a su apariencia bajo el microscopio, el grupo Bacteria (llamado a veces *eubacteria*) y el Archaea (también conocido como *archaebacteria*) son radicalmente diferentes. Los integrantes de estos dos grupos no tienen un parentesco más cercano entre sí que el que tienen con cualquier eucariota (Fig. 5-5). El árbol de la vida se dividió en tres partes muy al principio de la historia de la vida, mucho antes de que los eucariotas dieran origen a plantas, animales y hongos. Por tanto Woese ha propuesto, y muchos sistematistas coinciden con él, que se debe clasificar la vida en tres categorías amplias llamadas *dominios*: (1) *Bacteria*, (2) *Archaea* y (3) *Eukarya*.

La clasificación en términos de reinos aún no está totalmente establecida

Si aceptamos el sistema de clasificación en tres dominios, nos quedan algunos dilemas taxonómicos en relación con la situación de nuestros cinco reinos. No tiene sentido agrupar todos los procariotas en el único reino Monera, porque el domino Bacteria y el domino Archaea guardan sólo una relación muy lejana. Si la vida tiene tres ramas principales, no se justifica agrupar dos de ellas (Archaea y Bacteria) en un solo reino en tanto que la tercera rama (Eukarya) se divide en cuatro reinos. Un problema relacionado con éste consiste en que si el dominio Eukarya contiene cuatro reinos, entonces los otros dos dominios también pueden contener más de un reino. De hecho, hubo varias divisiones muy tempranas tanto dentro del Archaea como dentro del Bacteria, que fueron con mucho anteriores, por ejemplo, a la división en plantas y animales. Si la división en plantas y animales tiene la antigüedad suficiente para ameritar que se considere como reino cada grupo, entonces, cada una de las divisiones aún más antiguas, dentro de los dominios Bacteria y Archaea, también ameritaría que se considerarse como un reino. Por tanto, necesitaríamos un número de reinos mucho mayor que cinco para elaborar una clasificación filogenéticamente exacta de la vida. Algunos sistematistas han sugerido incluso que las plantas, animales y hongos no merecen la condición de reinos. Al fin y al cabo, representan sólo ramitas diminutas situadas muy lejos, cerca del extremo de la rama eucariótica del árbol de la vida.



(a)

(b)

Figura 5-4 Dos dominios de organismos procarióticos
Aunque de apariencia superficialmente similar, ***(a)*** *Vibrio cholerae* y ***(b)*** *Methanococcus jannaschi* son parientes más lejanos que el champiñón y el elefante. Cada procariota pertenece a un dominio fundamentalmente diferente de la vida. *Vibrio* pertenece al dominio Bacteria y *Methanococcus*, al dominio Archaea.

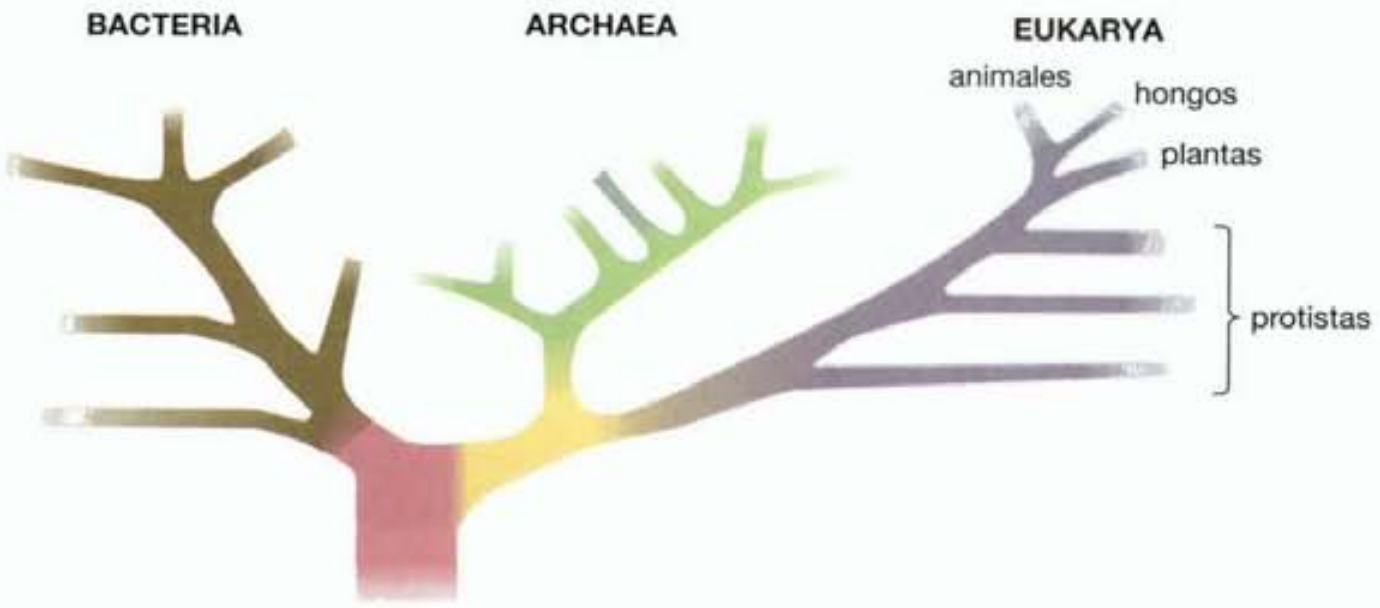


Figura 5-5 El árbol de la vida
Los tres dominios de la vida representan las ramas más primitivas de la historia evolutiva.

Investigación científica

La genética molecular pone al descubierto las relaciones evolutivas

La evolución es el resultado de la acumulación de cambios heredados en las poblaciones. Puesto que el DNA es la molécula de la herencia, los cambios evolutivos deben reflejarse necesariamente en cambios del DNA. Lo sistematistas han sabido desde hace mucho tiempo que la comparación del DNA dentro de un grupo de especies sería un método muy poderoso para inferir las relaciones evolutivas, pero el acceso directo a la información genética fue sólo un sueño durante casi toda la historia de la sistemática. Hoy en día, sin embargo, la determinación de **secuencias de DNA**, es decir, el establecimiento de las secuencias de nucleótidos de segmentos de DNA, es un procedimiento económico, fácil y ampliamente disponible. La *reacción en cadena de la polimerasa* permite a los sistematistas acumular muestras grandes de DNA de organismos con facilidad, y máquinas automatizadas hacen de la determinación de secuencias una tarea relativamente sencilla. Esta técnica ha llegado a ser rápidamente una de las herramientas principales para conocer la filogenia.

La lógica en la que se funda la sistemática molecular es sencilla. Se basa en la observación de que, cuando una sola especie se divide en dos, el acervo génico de cada especie resultante comienza a acumular mutaciones. Sin embargo, las mutaciones concretas de cada especie serán diferentes porque cada una evoluciona ahora de forma independiente, sin flujo de genes entre ambas. A medida que el tiempo pasa, se acumulan cada vez más diferencias genéticas. Por tanto, si un sistematista obtiene secuencias de DNA de representantes de ambas especies, entonces puede comparar las secuencias de nucleótidos de las dos especies en cualquier punto dado del genoma. Un número menor de diferencias indica organismos más estrechamente emparentados.

Para poner en práctica los principios antes descritos, habitualmente es necesario un razonamiento algo más refinado. Por ejemplo, la comparación de secuencias se torna mucho más compleja cuando un investigador se propone evaluar las relaciones entre, digamos, de 20 a 30 especies. Afortunadamente, los matemáticos y los programadores de computadoras han ideado algunos métodos muy ingeniosos con auxilio de computadoras para comparar un gran número de secuencias y deducir la filogenia que mejor explica las diferencias de secuencia observadas.

Los sistematistas moleculares también deben tener cuidado al elegir el segmento de DNA cuya secuencia se establecerá. Las diversas partes del genoma evolucionan con diferente rapidez, y es muy importante analizar la secuencia de un segmento de DNA cuya rapidez de cambio se avenga bien con la cuestión filogenética de que se trate. En general, los genes de evolución lenta son los mejores para comparar organismos con parentesco lejano, y las partes del genoma que cambian con rapidez son las más idóneas para analizar parentescos cercanos. A veces resulta difícil localizar un gen individual que aporte la información suficiente para hacerse una imagen exacta del cambio evolutivo en todo el genoma, por lo que suele ser necesario examinar varios genes para construir filogenias confiables (Fig. E5-1).

Hoy en día, los datos de secuencias se están acumulando con una rapidez sin precedentes, y los sistematistas tienen acceso a secuencias de un número siempre creciente de especies. Son ya varias las especies, entre ellas algunas bacterias, un arqueo y una levadura, de las que se ha establecido la secuencia de su genoma entero. El trabajo sobre el proyecto del genoma humano está programado para completarse en su totalidad en el año 2003, y para entonces nuestras propias secuencias de DNA estarán disponibles en un registro público. La revolución de la biología molecular ha promovido un gran salto hacia adelante en nuestro conocimiento de la historia evolutiva.

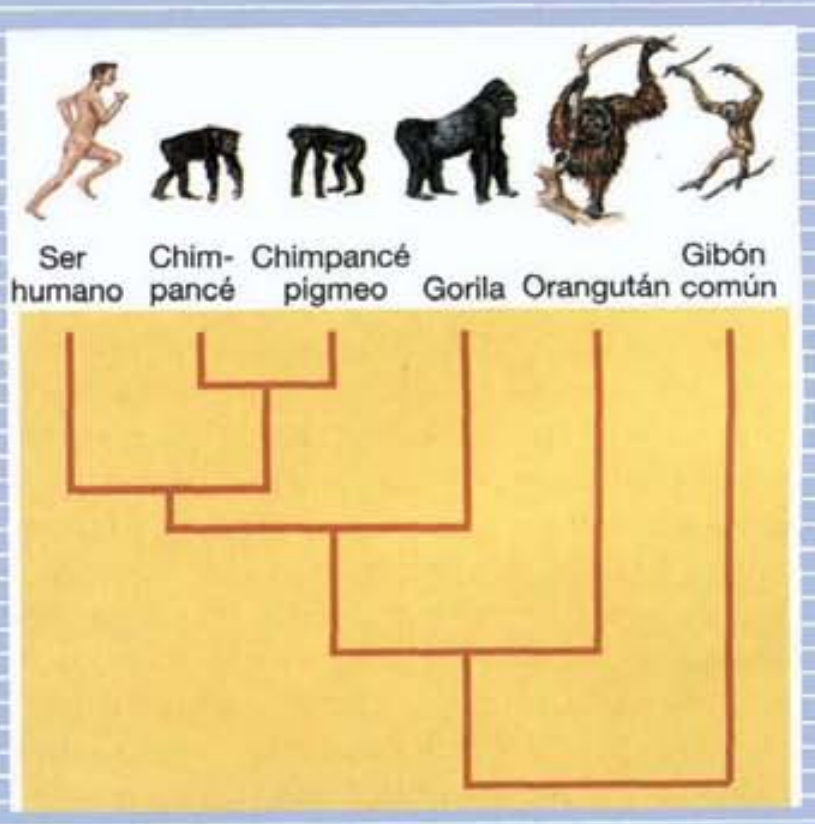


Figura E5-1 La comparación de secuencias de DNA permite establecer el parentesco
Este árbol evolutivo se dedujo a partir de las secuencias de nucleótidos de varios genes diferentes que son comunes a los seres humanos y a los antropoides.

En términos generales, hoy nos encontramos en un momento bastante incómodo en evolución de la clasificación en los niveles altos. Los datos sistemáticos apoyan fuertemente el sistema de tres dominios, pero aún están por resolverse definitivamente las espinosas cuestiones de la clasificación en el nivel de los reinos. Al mismo tiempo, resulta poco satisfactorio restarle importancia a las diferencias aparentemente fundamentales entre protistas, plantas, animales y hongos. En este texto, nuestra solución imperfecta consistirá en reservarnos nuestra opinión acerca de la clasificación en el nivel de los reinos dentro de los dos dominios procarióticos y conservar los cuatro reinos dentro del dominio Eukarya. En la tabla 5-2 se comparan las características dentro de esos cuatro reinos, y la figura 5-6 muestra sus relaciones evolutivas. Esta disposición es útil, pero es importante entender que se basa en un sistema de cinco reinos que probablemente será sustituido en algún momento futuro por un sistema filogenéticamente más exacto.

Tabla 5-2 Algunas características de los reinos eucarióticos

Reino	Tipo de células	Número de células	Modo de nutrición principal	Motilidad (movimiento)	Pared celular	Reproducción
Protista	Eucarióticas	Unicelulares	Absorción, ingestión o fotosíntesis	Con motilidad y sin motilidad	Presente en las formas de alga: varía	Sexual y asexual
Animalia	Eucarióticas	Multicelulares	Ingestión	Todos con motilidad en alguna etapa	Ausente	Sexual y asexual
Fungi	Eucarióticas	Casi todos multicelulares	Absorción	En general sin motilidad	Presente: quitina	Sexual y asexual
Plantae	Eucarióticas	Multicelulares	Fotosíntesis	En general sin motilidad	Presente: celulosa	Sexual y asexual

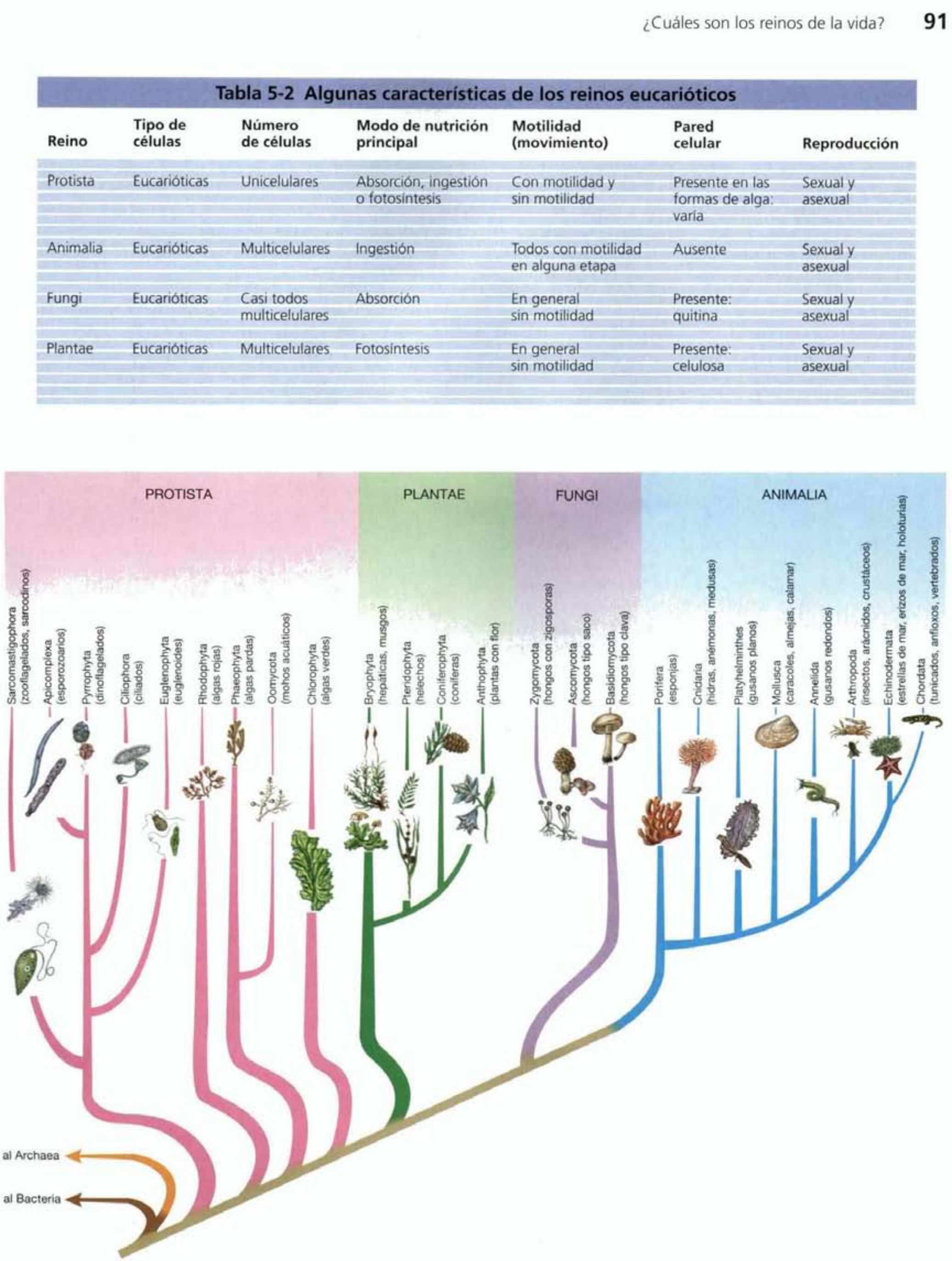


Figura 5-6 El árbol eucariótico de la vida en detalle
Se ilustran aquí los cuatro reinos del dominio Eukarya y algunos de los fila o divisiones que aquéllos comprenden.

3 ¿Por qué cambian las taxonomías?

Como lo demuestra el surgimiento del sistema de tres dominios, las hipótesis de relaciones evolutivas que son la base de la taxonomía están sujetas a revisión conforme surgen datos nuevos. Incluso los cinco reinos, que representan ramificaciones antiguas y profundas del árbol de la vida y las categorías más fundamentales de la taxonomía, tendrán que ser modificadas a la luz de los avances recientes en el campo de la sistemática. Los cambios de este tipo en el nivel de los reinos se producen sólo raras veces, pero en el otro extremo del espectro taxonómico, entre las designaciones de las especies, las revisiones son más frecuentes.

La designación de las especies cambia cuando se descubre nueva información

Los sistematistas proponen con regularidad cambios a la taxonomía en el nivel de las especies, a medida que los investigadores descubren nueva información. Por ejemplo, en 1973 los ornitólogos declararon oficialmente que la oropéndola de Baltimore y la oropéndola de Bullock eran una sola especie, a la que dieron el nombre de oropéndola del norte. La razón para ello fue el hallazgo de que, donde sus ámbitos se traslapan, las dos "especies" de aves se cruzan. Más tarde, en 1997, los ornitólogos declararon oficialmente que la oropéndola de Baltimore y la oropéndola de Bullock eran en efecto especies diferentes. La razón: un estudio más minucioso de la zona híbrida puso de manifiesto que había muy poco flujo de genes entre los dos tipos de oropéndola.

Otro ejemplo es el lobo rojo del sur de Estados Unidos, actualmente considerado como especie en peligro de extinción. Los investigadores analizaron recientemente el DNA de mitocondrias tomadas de lobos rojos y encontraron que es idéntico al DNA mitocondrial de los coyotes en algunos casos y al DNA mitocondrial de los lobos grises en otros. Debido a que el DNA mitocondrial se hereda directamente de la madre (por medio de las mitocondrias presentes en el óvulo original), esta prueba de DNA sugiere claramente que los lobos rojos son en realidad híbridos de lobo gris y coyote, y que después de todo quizá no sean una especie distinta.

La definición de especie biológica puede ser difícil o imposible de aplicar

En ciertos casos, los sistematistas se encuentran ante la imposibilidad de afirmar con certeza dónde termina una especie y dónde comienza otra. Como señalamos en el capítulo 16, los organismos de reproducción asexual plantean una dificultad especial para los taxónomos, porque el criterio de cruza (la base de la definición de "especie biológica" que hemos utilizado en este texto) no sirve para distinguir entre las especies. Lo inoperante de este criterio en los estudios de organismos asexuales deja amplio espacio para el desacuerdo de los investigadores acerca de qué poblaciones asexuales constituyen una especie, sobre todo cuando se comparan grupos que tienen fenotipos similares. Por ejemplo, algunos taxónomos reconocen 200 especies de zarzamora británica (una planta que produce semillas por *partenogénesis*, es decir, sin fecundación), pero otros reconocen sólo 20 especies.

La dificultad para aplicar la definición de especie biológica a los organismos asexuales constituye un serio problema para los sistematistas. A fin de cuentas, una fracción importante de los organismos de nuestro planeta se reproduce por medios no sexuales. Casi todas las bacterias, arqueas y protistas, por ejemplo, se reproducen asexualmente casi siempre. Algunos sistematistas consideran que se necesita una definición de especie de aplicación más universal, que no excluya los organismos asexuales ni dependa del criterio de aislamiento reproductivo.

El concepto de especie filogenética ofrece una definición alternativa

Se han propuesto otras definiciones de especie a lo largo de la historia de la biología evolutiva, pero ninguna ha resultado lo suficientemente convincente como para desplazar la definición de especie biológica. Una definición alternativa, sin embargo, ha ganado adeptos en años recientes. El *concepto de especie filogenética* define la especie como "el grupo diagnosticable más pequeño que contiene todos los descendientes de un ancestro común". En otras palabras, si dibujamos un árbol evolutivo que describa la distribución de los ancestros entre un conjunto de organismos, cada rama definida del árbol constituye una especie diferente, independientemente de que los individuos representados por esa rama puedan cruzarse o no con individuos de otras ramas. Como quizá resulte evidente, la aplicación rigurosa del concepto de especie filogenética haría aumentar enormemente el número de especies diferentes reconocidas por los sistematistas.

Quienes proponen y quienes se oponen al concepto de especie filogenética se encuentran inmersos actualmente en un vigoroso debate acerca de sus bondades. Quizá algún día el concepto de especie filogenética tomará el lugar del concepto de especie biológica como "definición de libro de texto" de la especie. Mientras tanto, el debate y la revisión de las categorías taxonómicas proseguirá a medida que los sistematistas conozcan cada vez mejor las relaciones evolutivas, en particular con la aplicación de técnicas derivadas de la biología molecular. Aunque aún se nos escapan las relaciones evolutivas exactas de muchos organismos, la taxonomía resulta enormemente útil para ordenar nuestras ideas e investigaciones en torno a la diversidad de la vida en la Tierra.

4 Exploración de la biodiversidad: ¿Cuántas especies existen?

Los científicos ignoran, incluso en términos de un orden de magnitud, cuántas especies comparten nuestro mundo. Cada año se da nombre a entre 7000 y 10 000 especies nuevas, casi todas de insectos, y muchas de las cuales habitan en las selvas tropicales. El número total de especies con nombre es actualmente de alrededor de 1.4 millones. Sin embargo, muchos científicos piensan que puede haber de 7 a 10 millones de especies, y las estimaciones alcanzan hasta los 100 millones. Esta gama total de diversidad de especies se conoce como **biodiversidad**. De todas las especies que han sido identificadas hasta hoy, aproximadamente 5% son procariotas y protistas. Otro 22% son plantas y hongos y el resto son animales. Esta distribución tiene poco que ver con la abundancia real de estos organismos y mucho con su tamaño, su facilidad de

clasificación, su accesibilidad y el número de científicos que los estudian. Históricamente, los sistematistas han concentrado su atención principalmente en los organismos grandes o llamativos de las regiones templadas, pero la biodiversidad es mayor entre los organismos pequeños y poco perceptibles del trópico. Además de las especies que se han pasado por alto en tierra y en las aguas someras, existe otro "continente" entero de especies, prácticamente inexplorado, en el lecho de los mares profundos. Sobre la base de las escasas muestras disponibles, los científicos estiman que tal vez residen ahí cientos de miles de especies desconocidas.

Aunque se han descrito y nombrado alrededor de 5000 especies de procariotas, gran parte de la diversidad procariótica aún no ha sido explorada. Considérese un estudio realizado por científicos noruegos que analizaron DNA con el propósito de contar el número de especies de bacterias diferentes presentes en una pequeña muestra de suelo de bosque. A fin de distinguir las especies, los científicos definieron arbitrariamente el DNA bacteriano como proveniente de especies distintas si difería, al menos, en 30% respecto a cualquier otro DNA bacteriano de la muestra. Con base en este criterio, los científicos informaron de más de 4000 tipos de bacterias en su muestra de suelo y de un número igual de formas en una muestra de sedimento marino poco profundo.

Nuestra ignorancia acerca de la amplitud total de la diversidad de la vida aporta una dimensión más a la tragedia de la destrucción de las selvas lluviosas tropicales que se examina en el capítulo 17. Aunque estas selvas cubren sólo 6% del área terrestre de nuestro planeta, se piensa que albergan dos terceras partes de las especies que existen en el mundo, la mayor parte de las cuales no han sido estudiadas ni identificadas. Debido a la destrucción tan rápida que sufren estas selvas, ¡la Tierra está perdiendo muchas especies de las que nunca sabremos siquiera que existieron! Por ejemplo, en 1990 se descubrió una nueva especie de primate, el Tití león o tamarín de cara negra, en una pequeña zona de selva lluviosa tropical densa de una isla cercana a la costa oriental de Brasil (Fig. 5-7). Los investigadores estiman que no quedan más de 260 individuos de este mono del tamaño de una ardilla, y la cría en cautividad puede ser su única esperanza de supervivencia. A los ritmos actuales de deforestación, la mayor parte de las selvas tropicales, con su riqueza de vida aún sin describir, habrán desaparecido antes que termine el siglo XXI.

Figura 5-7 Tití león o tamarín de cara negra
Esta rara especie de mono fue descubierta en 1990 en la selva lluviosa tropical brasileña en proceso de desaparición.

Conexiones evolutivas

¿Son reales los reptiles?

La naturaleza siempre cambiante de la taxonomía significa a veces que incluso las categorías más firmemente afianzadas y conocidas deben ceder el paso a nuevos conocimientos sobre la historia evolutiva. Tómese como ejemplo el caso de los reptiles. Incluso los escolares de primaria están familiarizados con este muy conocido grupo de animales escamosos, y saben que incluye las serpientes, lagartos, tortugas, caimanes y cocodrilos. Pero muchos sistematistas quisieran deshacerse de los reptiles. ¿Por qué? Porque los reptiles no forman lo que los sistematistas llaman un *grupo natural*.

La meta de la sistemática moderna es idear clasificaciones que reflejen con exactitud la historia evolutiva. Una característica de las clasificaciones de este tipo es que cada grupo designado debe contener sólo organismos que estén más estrechamente emparentados unos con otros que con cualquier otro organismo de fuera del grupo. Así, por ejemplo, los miembros de la familia Canidae (que incluye a los perros, lobos, zorros y coyotes) están emparentados más estrechamente unos con otros que con cualquier miembro de cualquier otra familia. Otra forma de enunciar este principio es afirmar que cada grupo designado debe contener *todos* los descendientes vivos de un ancestro común (Fig. 5-8a). En la jerga de la sistemática, se dice que esos grupos son **monofiléticos**.

Los reptiles, por desgracia, no son un grupo monofilético (Fig. 5-8b). De acuerdo con su definición histórica, los reptiles excluyen a las aves, de las que ahora se sabe que encajan con toda propiedad en el árbol genealógico de los reptiles. Por tanto, el grupo de los reptiles no incluye todos los descendientes vivos del ancestro común que dio origen a las serpientes, lagartos, tortugas, cocodrilianos y aves. En consecuencia, a los sistematistas les gustaría prescindir de la antigua clase Reptilia en favor de un esquema que identifique sólo grupos monofiléticos. Sin embargo, es probable que la palabra *reptiles* permanezca entre nosotros todavía por algún tiempo, si no por otra razón, simplemente por ser tanta la gente (incluso los sistematistas) acostumbrada a utilizarla. Además, la palabra ofrece, al fin y al cabo, un medio conveniente para describir un grupo de animales que comparten ciertas adaptaciones interesantes, aunque el grupo no sea monofilético.

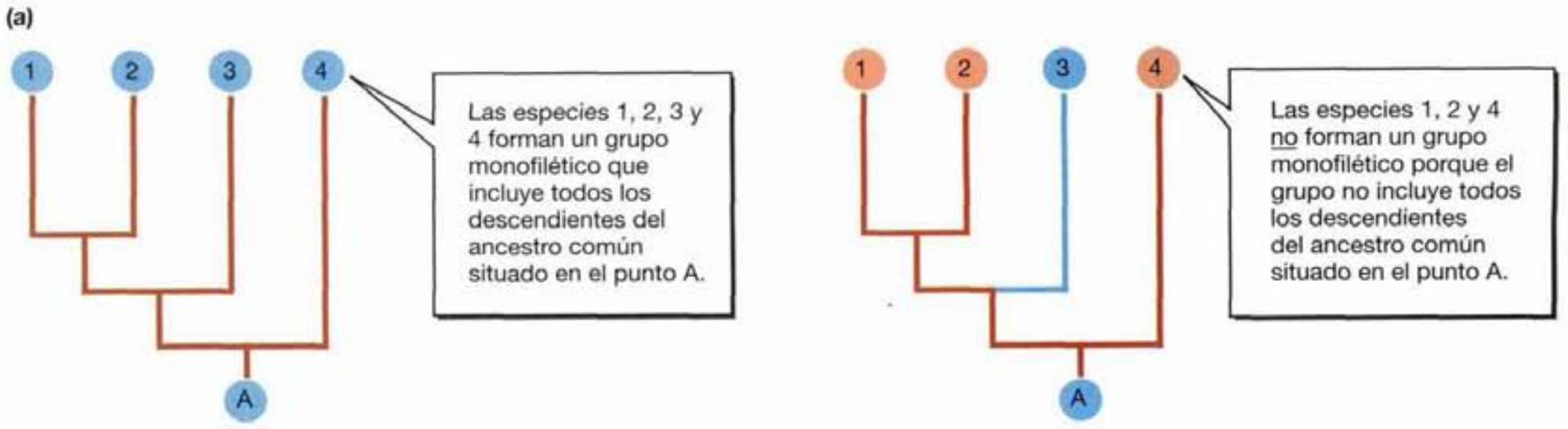


Figura 5-8 Los reptiles no son un grupo monofilético
Únicamente los grupos que contienen todos los descendientes de un ancestro común se consideran como grupos monofiléticos.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Origen de un asesino

¿Qué pruebas han conseguido persuadir a los biólogos evolucionistas de que el origen del VIH ha de hallarse en los antropoides y monos? Para entender el razonamiento evolutivo que ha llevado a esta conclusión, examínese el árbol evolutivo que se muestra en la figura 5-9. Este árbol ilustra la filogenia del VIH y de sus parientes cercanos, puesta de manifiesto mediante una comparación de secuencias de RNA entre diferentes virus. Adviértase que las posiciones que ocupan en el árbol los cuatro virus humanos (dos cepas de VIH-1 y dos de VIH-2). Una de las cepas de VIH-1 está más estrechamente emparentada con un virus de chimpancé que la otra. Análogamente, una de las cepas de VIH-2 tiene un parentesco más cercano con el VIS del macaco cola de cerdo que con la otra cepa de VIH-2. Tanto el VIH-1 como el VIH-2 tienen un parentesco más cercano con virus de antropoides o de monos que el que tienen entre sí.

La única forma como pudo haberse dado la historia evolutiva que se representa en el árbol es que los virus hayan saltado entre especies huésped. Si el VIH hubiese evolucionado estrictamente dentro de huéspedes humanos, los virus humanos habrían sido los parientes más próximos uno del otro. Debido a que los virus humanos no se agrupan en el árbol filogenético, se infiere que ha habido casos de infección cruzada entre especies, probablemente en numerosas ocasiones. La opinión preponderante es que la transmisión se produjo vinculada al consumo humano de monos (VIH-2) y chimpancés (VIH-1), pero no todos los investigadores están de acuerdo con esta conclusión. Algunos consideran más probable que el VIH haya sido transferido por vía de vacunas contaminadas. Edward Hooper, por ejemplo, ha recopilado pruebas que respaldan la hipótesis de que el VIH-1 saltó a los seres humanos en una vacuna oral de poliomielitis administrada a millones de africanos entre 1957 y 1960. La vacuna pudo haber sido preparada utilizando riñones de chimpancé.

¿Puede el conocimiento del origen del VIH ayudar a los investigadores a idear mejores medios para tratar el SIDA y detener su propagación? ¿Cómo?

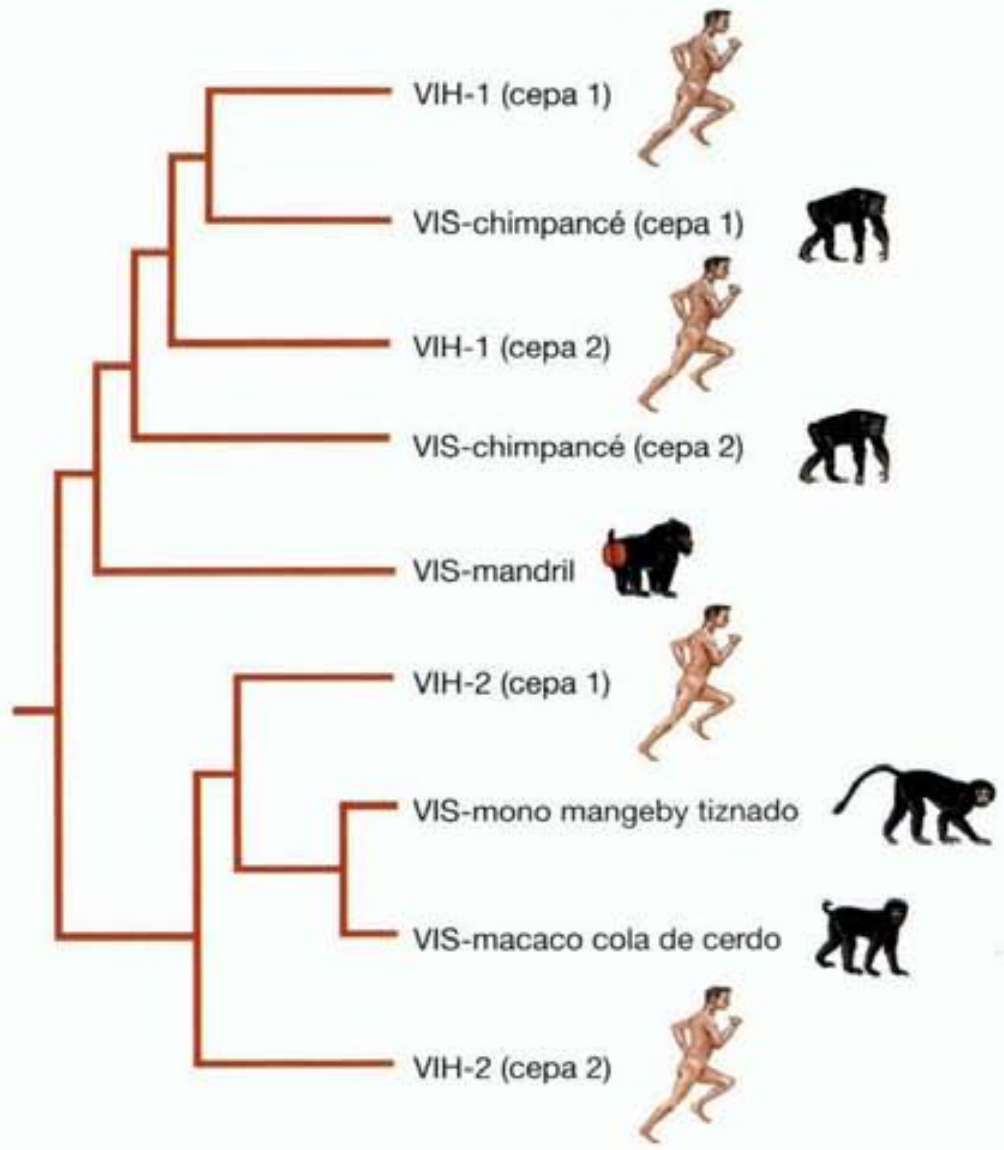


Figura 5-9 El análisis evolutivo ayuda a identificar el origen del VIH
En esta filogenia de algunos virus de la inmunodeficiencia, los virus que tienen huéspedes humanos no forman un grupo. Esta falta de congruencia entre las historias evolutivas de los virus y sus especies huésped sugiere que seguramente los virus saltaron entre especies huésped. (Adviértase que VIS son las siglas de *virus de la inmunodeficiencia símica*.)

Resumen de conceptos clave

1) ¿Cómo se nombran y clasifican los organismos?

La taxonomía es la ciencia cuyo propósito es clasificar los organismos y colocarlos en categorías jerárquicas que reflejen sus relaciones evolutivas. Las ocho categorías principales, de la más incluyente a la menos incluyente, son: (1) dominio, (2) reino, (3) división o filo, (4) clase, (5) orden, (6) familia, (7) género y (8) especie. El nombre científico de un organismo se constituye del nombre de su género y el nombre de la especie. El primero en utilizar un concepto jerárquico fue Aristóteles, pero a mediados del siglo XVIII Linneo puso los cimientos de la taxonomía moderna. En la década de 1860 a 1870, la teoría evolutiva propuesta por Charles Darwin aportó una explicación de las semejanzas y diferencias que se observan en los organismos, y los taxónomos modernos intentan clasificar los organismos de acuerdo con sus relaciones evolutivas. Hoy en día, los taxónomos utilizan características como la anatomía, las etapas del desarrollo y las similitudes bioquímicas para clasificar los organismos. Se utilizan técnicas biológicas moleculares para establecer las secuencias de nucleótidos en el DNA y RNA y de aminoácidos en las proteínas. Las semejanzas bioquímicas entre los organismos son una medida de su parentesco evolutivo.

2) ¿Cuáles son los reinos de la vida?

Se utiliza extensamente un sistema de clasificación de cinco reinos compuesto de los reinos Monera, Protista, Animalia, Fungi y Plantae, pero un nuevo y cada vez más aceptado sistema de tres dominios exige llevar a cabo revisiones en el nivel de clasificación de los reinos. Los tres dominios, que representan las tres ramas principales de la vida, son Bacteria, Archaea y Eukarya. (Véanse en la tabla 5-2 las características de los cuatro reinos eucarióticos.)

3) ¿Por qué cambian las taxonomías?

Las categorías taxonómicas están sujetas a revisión a medida que se descubre más información. Puede ser difícil definir las fronteras entre especies, particularmente en el caso de las especies de reproducción asexual. Sin embargo, la taxonomía es indispensable para una comunicación precisa y contribuye a nuestro conocimiento de la historia evolutiva de la vida.

4) Exploración de la biodiversidad: ¿Cuántas especies existen?

Aunque sólo se han identificado alrededor de 1.4 millones de especies, las estimaciones del número total de especies existentes alcanzan los 100 millones. Se identifican nuevas especies a razón de 7000 a 10 000 por año, principalmente en las selvas lluviosas tropicales.

Términos clave

biodiversidad *p. 92*
clase *p. 85*
dominio *p. 85*
especie *p. 85*
familia *p. 85*
filo *p. 85*
filogenia *p. 85*
género *p. 85*
monofilético *p. 93*
nombre científico *p. 86*
orden *p. 85*
reino *p. 85*
secuencias de DNA *p. 90*
sistemática *p. 85*
taxonomía *p. 85*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *Es posible imaginar los diversos niveles de clasificación taxonómica como una especie de "árbol genealógico" de un organismo. Si el reino es análogo al tronco del árbol, ¿cuál categoría taxonómica sería análoga a las ramas grandes que brotan de ese tronco?*
   a. clase
   b. familia
   c. orden
   d. filo
   e. subfamilia

2. *Cuanto mayor es el número de categorías taxonómicas compartidas por dos organismos, tanto más estrechamente emparentados están esos organismos en un sentido evolutivo. ¿Cuál fue el científico cuya obra llevó a esta idea?*
   a. Aristóteles
   b. Darwin
   c. Linnaeus
   d. Whittaker
   e. Woese

3. *¿Cuál de los criterios siguientes no serviría para establecer la cercanía del parentesco entre dos tipos de organismos?*
   a. similitudes en cuanto a la presencia y abundancia relativa de moléculas específicas
   b. secuencia de DNA
   c. presencia de estructuras homólogas
   d. etapas de desarrollo
   e. presencia de ambos organismos en el mismo hábitat

4. *¿Cuál de los hábitats siguientes parece tener el mayor número de especies?*
   a. el lecho marino
   b. los desiertos
   c. las selvas lluviosas tropicales
   d. las praderas
   e. las cimas de las montañas

5. *¿Cuál de las parejas siguientes es la de parentesco más distante?*
   a. arqueos y bacterias
   b. protistas y hongos
   c. plantas y animales
   d. peces y estrellas de mar
   e. hongos y plantas

6. *La descripción de un organismo indica que éste tiene muchas células que contienen núcleo, cada una envuelta en una pared celular de quitina y que absorbe su alimento. ¿En qué reino o domino habría que colocar este organismo?*
   a. Plantae
   b. Protista
   c. Animalia
   d. Fungi
   e. Archaea

? Preguntas de repaso

1. ¿Cuáles fueron las aportaciones de Aristóteles, Linneo y Darwin a la taxonomía moderna?
2. ¿Qué características estudiaría usted a fin de establecer si un delfín está emparentado más estrechamente con un pez que con un oso?
3. ¿Qué técnicas le permitirían a usted establecer si el extinto oso cavernario tiene un parentesco más cercano con el oso gris que con el oso negro?
4. Se ha descrito científicamente sólo una pequeña fracción del número total de especies que existen en la Tierra. ¿Por qué?
5. En Inglaterra, "papaíto piernas largas" es el nombre de una mosca de patas largas, pero en Estados Unidos el mismo nombre se refiere a un animal parecido a una araña. ¿Cómo intentan los científicos evitar este tipo de confusiones?

Aplicación de conceptos

1. Son numerosos los campos en los que hay desacuerdo entre los taxónomos. Por ejemplo, no existe un consenso respecto a si el lobo rojo es una especie distinta o acerca de cuántos reinos comprende el dominio Bacteria. ¿Qué importancia tiene que los biólogos consideren al lobo rojo como una especie, o el reino al que pertenezca una especie bacteriana? En palabras de Shakespeare: "¿Qué hay en un nombre?"
2. Las presiones creadas por el crecimiento demográfico humano y la expansión económica pone en peligro los almacenes de biodiversidad biológica, como el trópico, por ejemplo. La seriedad de la situación se hace patente al considerar que hoy en día la ciencia conoce probablemente sólo una de cada 20 especies tropicales. ¿Qué argumentos podría usted esgrimir para preservar la diversidad biológica en los países pobres y en vías de desarrollo? ¿Exige esa preservación a estos países el sacrificio de su desarrollo económico? Sugiera algunas soluciones al conflicto entre la demanda creciente de recursos y la importancia de conservar la biodiversidad.
3. Durante las inundaciones de gran magnitud, llega a suceder que sólo las ramas más altas de los árboles son visibles por encima del agua. Si se le pidiera a usted dibujar las ramas que están bajo la superficie del agua sólo con base en las posiciones de las puntas expuestas, estaría usted intentando una reconstrucción de algún modo similar a la del "árbol genealógico" mediante el cual los taxónomos vinculan diversos organismos de acuerdo con sus ancestros comunes (puntos de ramificación análogos). ¿Cuáles son las fuentes de error en ambos ejercicios? ¿De qué ventajas gozan los taxónomos modernos?

4. La pantera de Florida, que se encuentra únicamente en la región pantanosa de ese estado (los Everglades), está clasificada actualmente como especie en peligro de extinción, a fin de protegerla de las actividades humanas que podrían provocar su extinción. Esta pantera ha sido considerada desde hace mucho tiempo como una subespecie del puma (león de la montaña), pero estudios recientes de DNA mitocondrial han demostrado que la pantera de Florida puede ser en realidad un híbrido entre el puma estadounidense y el sudamericano. ¿Debe proteger la Ley sobre Especies en Peligro de Extinción a la pantera de Florida?

Para mayor información

Avise, J.C. "Nature's Family Archives." *Natural History*, marzo de 1989. Muestra cómo establecer las relaciones evolutivas mediante el análisis de las diferencias del DNA contenido en las mitocondrias.

Gould, S.J. "What is a Species?" *Discover*, diciembre de 1992. Comenta las dificultades para distinguir especies individuales.

Mann, C. y Plummer, M. *Noah's Choice: The Future of Endangered Species*. Nueva York: Knopf, 1995. Examen, que invita a la reflexión, de las difíciles decisiones que debemos tomar respecto a la protección de la biodiversidad. ¿Qué especies debemos elegir para preservarlas? ¿Qué precio estamos dispuestos a pagar?

Margulis, L. y Sagan, D. *What is Life?* Londres: Weidenfeld & Nicolson, 1995. Estudio magníficamente ilustrado de la diversidad de la vida. Incluye además un recuento de la historia de la vida y una meditación sobre la cuestión planteada por el título.

Margulis, L. y Schwartz, K. *Five Kingdoms*. 2a. ed. Nueva York: W. H. Freeman, 1988. Guía ilustrada en rústica de la diversidad de la vida.

May, R.M. "How Many Species Inhabit the Earth?" *Scientific American*, octubre de 1992. Aunque nadie sabe la respuesta exacta a esta pregunta, una estimación eficaz es crucial para nuestros esfuerzos encaminados a administrar los recursos biológicos.

Moffett, M.W. *The High Frontier: Exploring the Tropical Rainforest Canopy*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1994. Apenas ahora comenzamos a conocer la enorme diversidad de la vida que habita en las copas de los árboles de la selva lluviosa tropical. Este libro documenta la inesperada y espectacular diversidad de animales que viven en las partes altas de este hábitat en peligro.

Wilson, E.O. *The Diversity of Life*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1992. Un bosquejo de los procesos que crearon la diversidad de la vida y un análisis de las amenazas que esa diversidad enfrenta, junto con los pasos necesarios para preservarla.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1.d 2.b 3.e 4.c 5.a 6.d

TUTOR MULTIMEDIA

Sistemática: Búsqueda de orden en medio de la diversidad

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Origen de un asesino

Tiempo estimado: 10 minutos

En la búsqueda de los orígenes de los virus VIH intervienen las actividades, frecuentemente en conflicto, de biólogos evolucionistas, epidemiólogos, clínicos y activistas sociales. Es común encontrar otras teorías, intrincados análisis de datos y conclusiones contradictorias. En este ejercicio se exploran las teorías más conocidas y los avances recientes en los estudios del VIH.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 18 y luego Web Investigation para comenzar.

Este soldado, provisto de equipo destinado a protegerle de un ataque con armas biológicas, constituye un vivo recordatorio de que no todas las aplicaciones del conocimiento biológico son benéficas.

6 El mundo oculto de los microbios

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Agentes de muerte

1 ¿Qué son los virus, los viroides y los priones?

Un virus consiste en una molécula de DNA o RNA envuelta en una cubierta proteínica

Las infecciones virales causan enfermedades difíciles de tratar

Algunos agentes infecciosos son aún más simples que los virus

Nadie sabe con certeza cómo se originaron estas partículas infecciosas

2 ¿Cuáles son los organismos que constituyen los dominios procarióticos Bacteria y Archaea?

Las bacterias y los arqueos son fundamentalmente diferentes

Los procariotas son difíciles de clasificar

Los procariotas presentan gran variedad de formas y estructuras

Los procariotas se reproducen por fisión binaria

Los procariotas se especializan en hábitats específicos

Los procariotas presentan diversos metabolismos

Los procariotas desempeñan muchas funciones que son importantes para otras formas de vida

Algunas bacterias constituyen una amenaza para la salud humana

3 ¿Cuáles son los organismos que constituyen el reino Protista?

Los protistas son un grupo muy diverso que comprende formas semejantes a hongos, plantas y animales

Los mohos acuáticos y los mohos deslizantes son protistas parecidos a hongos

Las algas son protistas parecidos a plantas

Los protozoarios son protistas parecidos a animales

Conexiones evolutivas: Nuestros antepasados unicelulares

Otro vistazo al estudio de caso: Agentes de muerte

ESTUDIO DE CASO

Agentes de muerte

Cierta noche de abril de 1979, el sonido de una explosión de poca magnitud se propagó a través de la pequeña ciudad rusa de Sverdlovsk. Los pocos residentes que la advirtieron se preguntaron por un momento de dónde vendría y se volvieron a dormir. Al día siguiente, sin embargo, muchos residentes de los alrededores del indefinible edificio industrial en el que había ocurrido la explosión comenzaron a sentirse enfermos. Al principio el malestar parecía un simple resfriado, pero pronto las víctimas presentaron una fiebre alta y comenzaron a tener dificultades para respirar conforme sus pulmones se llenaban de líquido. Al cabo de pocos días, cientos, y quizá miles, de residentes de Sverdlovsk habían fallecido.

Tal vez nunca sabremos con exactitud cuántas personas murieron durante esa infernal semana en Sverdlovsk, porque las autoridades de lo que entonces era la Unión Soviética acallaron el incidente. ¿Por qué tanto secreto? Porque la fuente de la enfermedad eran unas instalaciones ultrasecretas destinadas al perfeccionamiento de agentes de guerra biológica. Un accidente en ese lugar había provocado la emisión de una nube de bacterias patógenas en el aire.

Las bacterias que se diseminaron por todo Sverdlovsk esa noche eran *Bacillus anthracis*, que causan una enfermedad llamada *ántrax*. El ántrax, que normalmente infecta animales domésticos como cabras y ovejas, por ejemplo, es mortal para 90% de sus víctimas humanas y ha surgido como la enfermedad de elección entre los creadores de armas biológicas, cuyo propósito es causar daño diseminando de manera intencional microbios (nombre con el que se designan colectivamente los organismos unicelulares) patógenos. Las bacterias de ántrax se aíslan sin dificultad de animales infectados, son económicas y fáciles de cultivar en grandes cantidades y, una vez producidas, pueden secarse para convertirlas en un polvo que permanece viable durante años. El polvo se transforma con facilidad en un arma, empacándolo en la ojiva de un proyectil o en otro dispositivo de envío, y un volumen pequeño es capaz de infectar a un gran número de personas. El espectro del ántrax y de otras armas biológicas potenciales nos recuerda que es posible explotar el conocimiento biológico con fines destructivos.

Los microbios nocivos que causan enfermedades humanas (y que en ocasiones son reclutados como armas biológicas potenciales) representan sólo una pequeña parte de la variada colección de vida unicelular de nuestro planeta. En las páginas que siguen exploraremos un poco de esa diversidad microbiana. Asimismo, estudiaremos los virus y otras partículas que interactúan con las células, pese a que muchos biólogos no consideran a estas entidades como organismos vivos. ■

1 ¿Qué son los virus, los viroides y los priones?

Los **virus** carecen de membranas propias, de ribosomas sobre los cuales elaborar proteínas, de citoplasma y de fuente de energía. No se mueven ni crecen por sí solos y se reproducen únicamente en el interior de una célula **huésped**: la célula infectada por el virus u otro agente infeccioso. La simplicidad de los virus hace imposible considerarlos como células y, de hecho, parece situarlos fuera de la esfera de los seres vivos.

Un virus consiste en una molécula de DNA o RNA envuelta en una cubierta proteínica

Una partícula viral es tan pequeña (de 0.05 a 0.2 micrómetros [m m: 1/1000 de milímetro] de diámetro) que para verla es necesario el enorme aumento del microscopio electrónico (Fig. 6-1). Los virus constan de dos partes principales: (1) una molécula de material hereditario y (2) una capa de proteína que envuelve esa molécula. La molécula hereditaria puede ser DNA o RNA, ya sea de una sola cadena o de doble cadena, lineal o circular. La capa de proteína puede estar rodeada de una envoltura formada a partir de la membrana plasmática de la célula huésped (Fig. 6-2a).

Los virus son incapaces de crecer o reproducirse por sí solos, aun puestos en un caldo de cultivo rico en nutrimentos a una temperatura óptima, pues carecen de la compleja organización celular necesaria para estas actividades. La cubierta proteínica de un virus, en cambio, está especializada para permitir al virus penetrar en las células de un huésped específico. Una vez que el virus ha entrado en una célula huésped, el material genético viral toma el mando. La célula huésped secuestrada es obligada a "leer" los genes virales y a utilizar las instrucciones ahí codificadas para producir los componentes de nuevos virus. Las piezas se ensamblan rápidamente, y un ejército de nuevos virus brota dispuesto a invadir y conquistar las células vecinas (Fig. 6-2b; véase la sección "De cerca. Virus: Cómo se replican").

Las infecciones virales causan enfermedades difíciles de tratar

Cada tipo de virus se especializa en atacar a células específicas del huésped (Fig. 6-3). Hasta donde sabemos, ningún organismo es inmune a algunos virus. Incluso las bacterias sucumben víctimas de los invasores virales; los virus que infectan bacterias se llaman **bacteriófagos** (Fig. 6-4).

Los virus que provocan el resfriado común, por ejemplo, atacan a las membranas del tracto respiratorio; los que producen la viruela infectan la piel, y el virus de la rabia ataca a las células nerviosas. Cierto tipo de herpesvirus se especializa en las membranas mucosas de la boca y los labios y produce fuegos labiales; un segundo tipo, que se transmite por contacto sexual, produce úlceras similares en los órganos genitales. Los herpesvirus se establecen permanentemente en el cuerpo y hacen erupción con periodicidad (típicamente en momentos de estrés) como úlceras infecciosas. La devastadora enfermedad llamada SIDA (síndrome de inmunodeficiencia adquirida), que inutiliza el sistema inmunitario del organismo, se debe a un virus que ataca a un tipo específico de leucocito que gobierna la respuesta inmunitaria del cuerpo. También se ha vinculado a los virus con ciertos tipos de cáncer, como la leucemia de células T, un cáncer de los leucocitos. La reciente identificación del papilomavirus, que ori-

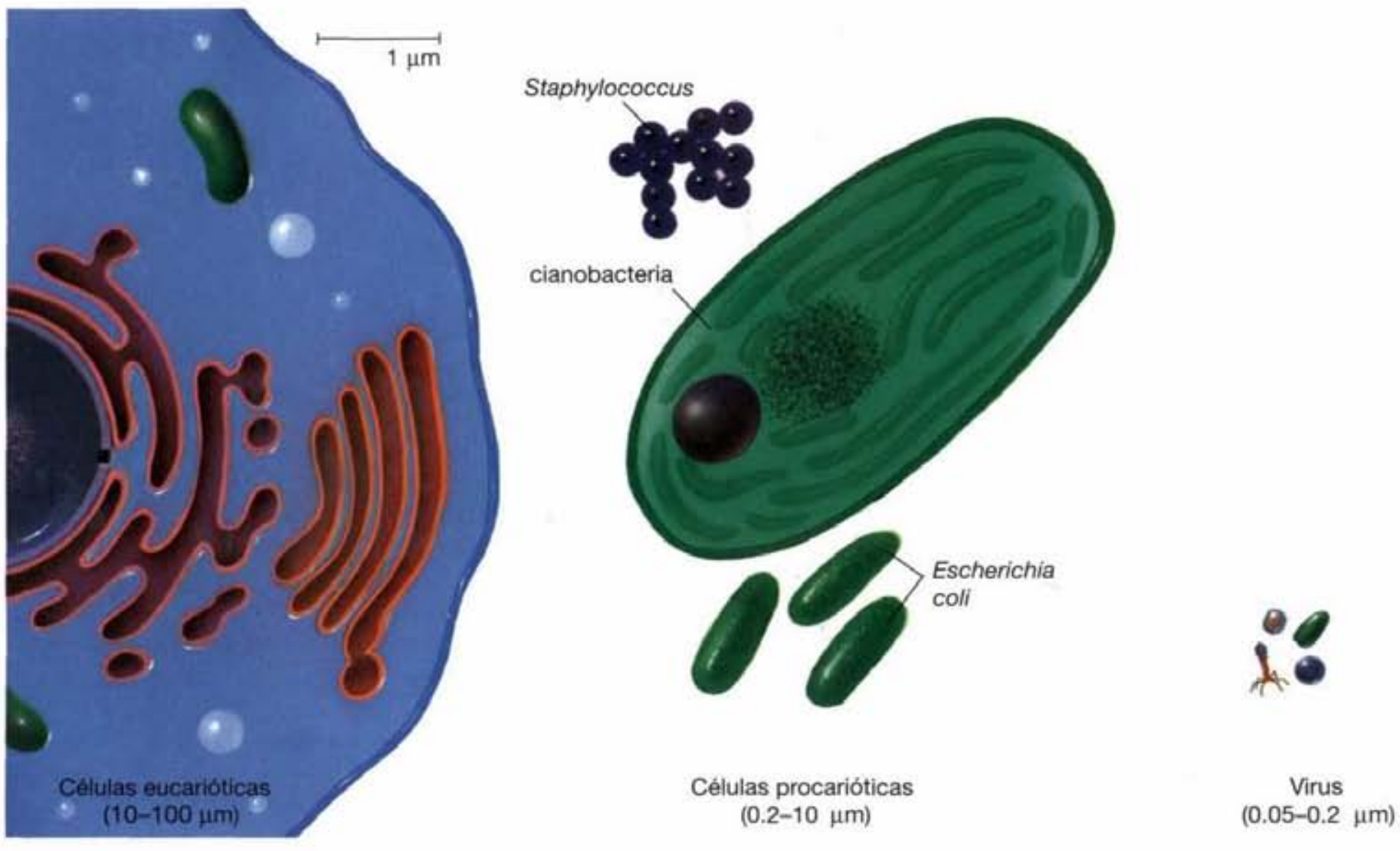
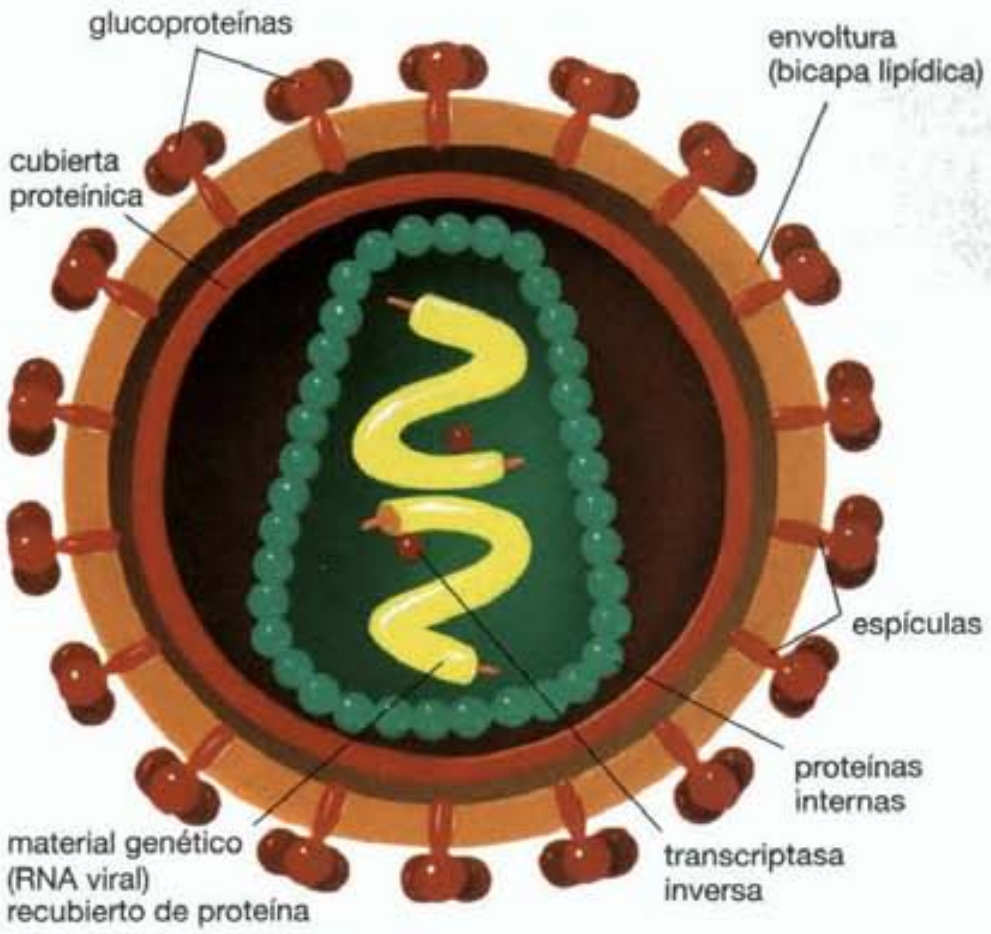


Figura 6-1 Tamaño de los microorganismos
Tamaño relativo de las células eucarióticas, las células procarióticas y los virus (1 µm = 1/1000 de milímetro).



(a)

(b)

Figura 6-2 Estructura viral y duplicación
(a) Sección transversal del virus causante del SIDA. Adentro hay material genético rodeado de una cubierta proteínica y moléculas de transcriptasa inversa, una enzima que cataliza la transcripción de DNA a partir de la plantilla de RNA viral después que el virus ha entrado en la célula. El virus del SIDA se cuenta entre los que tienen además una envoltura externa que se forma a partir de la membrana plasmática de la célula huésped. Unas puntas de glucoproteína (proteína y carbohidrato) se proyectan desde la envoltura y ayudan al virus a adherirse a su célula huésped. ***(b)*** En esta micrografía electrónica se observan herpesvirus empaquetados dentro de una célula infectada.

gina verrugas genitales, en 90% de los cánceres cervicales muestreados sugiere que este virus puede ser la causa de dichos cánceres.

Debido a que los virus son agentes infecciosos intracelulares que necesitan de la maquinaria celular de su huésped, las enfermedades que causan son de difícil tratamiento: los agentes antivirales pueden destruir las células huésped junto con los virus. Los antibióticos, que son tan eficaces contra muchas infecciones bacterianas, resultan inútiles contra los virus. Por todo esto, las enfermedades virales atraen la atención de los creadores de armas biológicas, los cuales se interesan especialmente en el virus de Ébola. Este virus produce la fie-

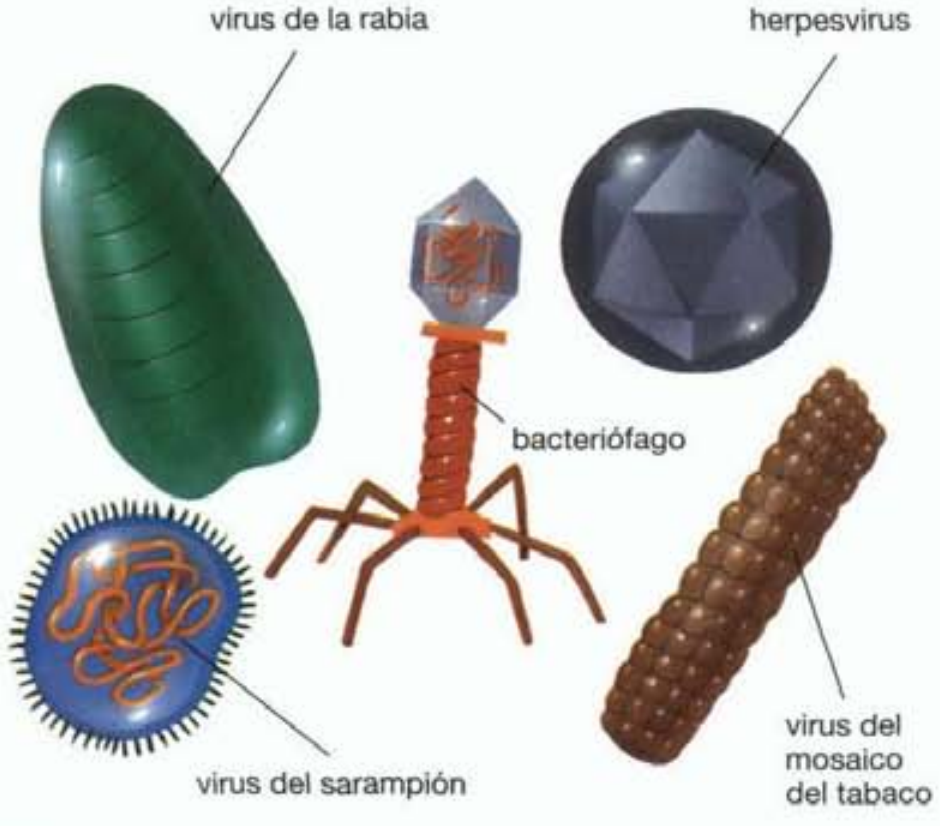


Figura 6-3 Los virus tienen diversas formas
La forma viral está determinada por la naturaleza de la cubierta proteínica del virus. Los virus como el de la rabia y los herpesvirus están rodeados de una envoltura adicional formada a partir de las membranas de la célula huésped.

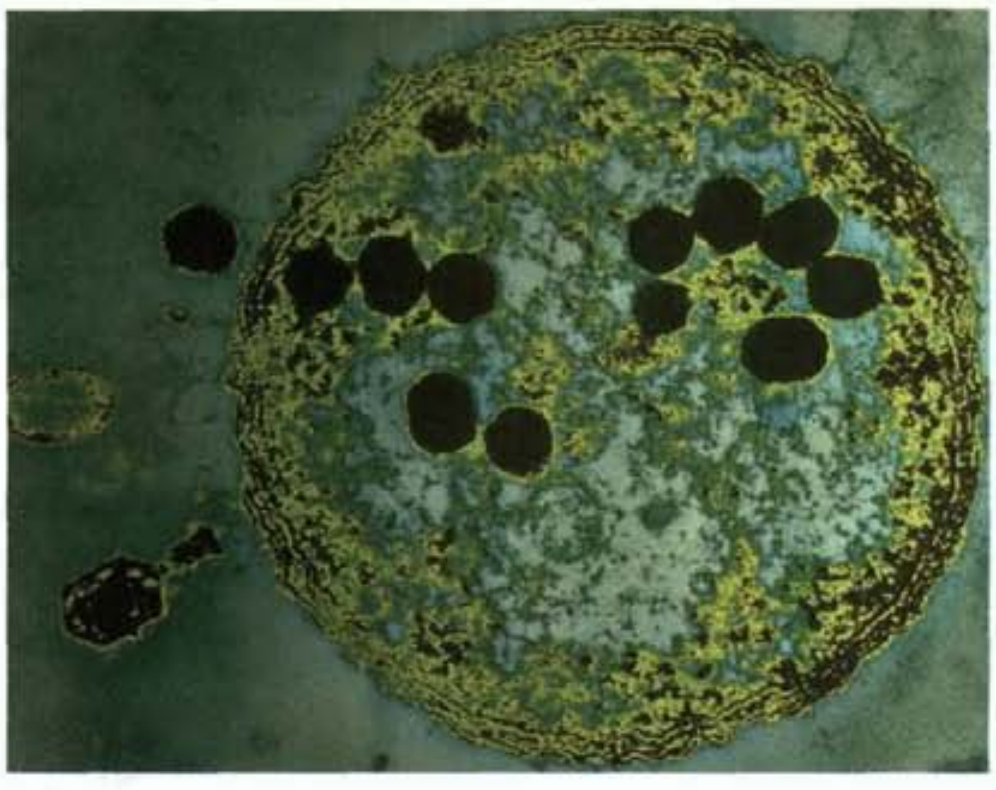


Figura 6-4 Algunos virus infectan bacterias
En esta micrografía electrónica se observan bacteriófagos que atacan a una bacteria. Los bacteriófagos han inyectado su material genético en el interior y sus capas proteínicas permanecen adheridas a la pared celular bacteriana. Los objetos negros que se observan dentro de la bacteria son virus recién formados.

De cerca
Virus: Cómo se replican

Los virus se multiplican, o "duplican", utilizando su propio material genético, que consiste en RNA o DNA de cadena sencilla o doble, según el virus de que se trate. Este material sirve como plantilla ("plano") para las proteínas virales y el material genético necesarios para crear nuevos virus. Las enzimas virales pueden participar también en la duplicación, pero el proceso en conjunto depende de la maquinaria boquímica que la célula huésped utiliza para elaborar sus propias proteínas.

La duplicación viral sigue una secuencia general:

1. **Penetración.** Los virus pueden ser englobados por la célula huésped (endocitosis). Algunos virus tienen proteínas superficiales que se unen a los receptores de la membrana plasmática de la célula huésped y estimulan la endocitosis. Otros virus están recubiertos por una envoltura capaz de fusionarse con la membrana del huésped. A continuación, el material genético viral se libera dentro del citoplasma.

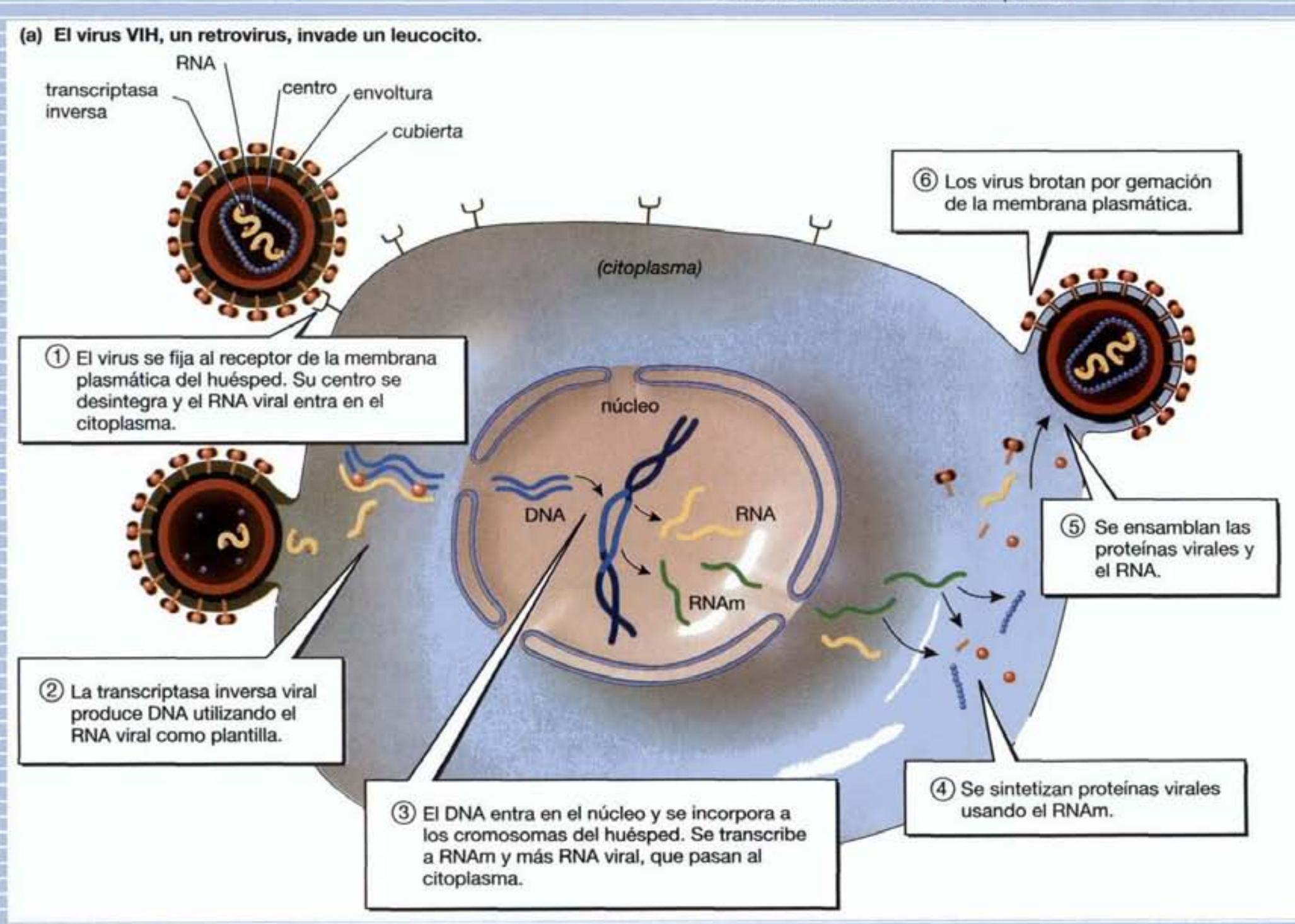


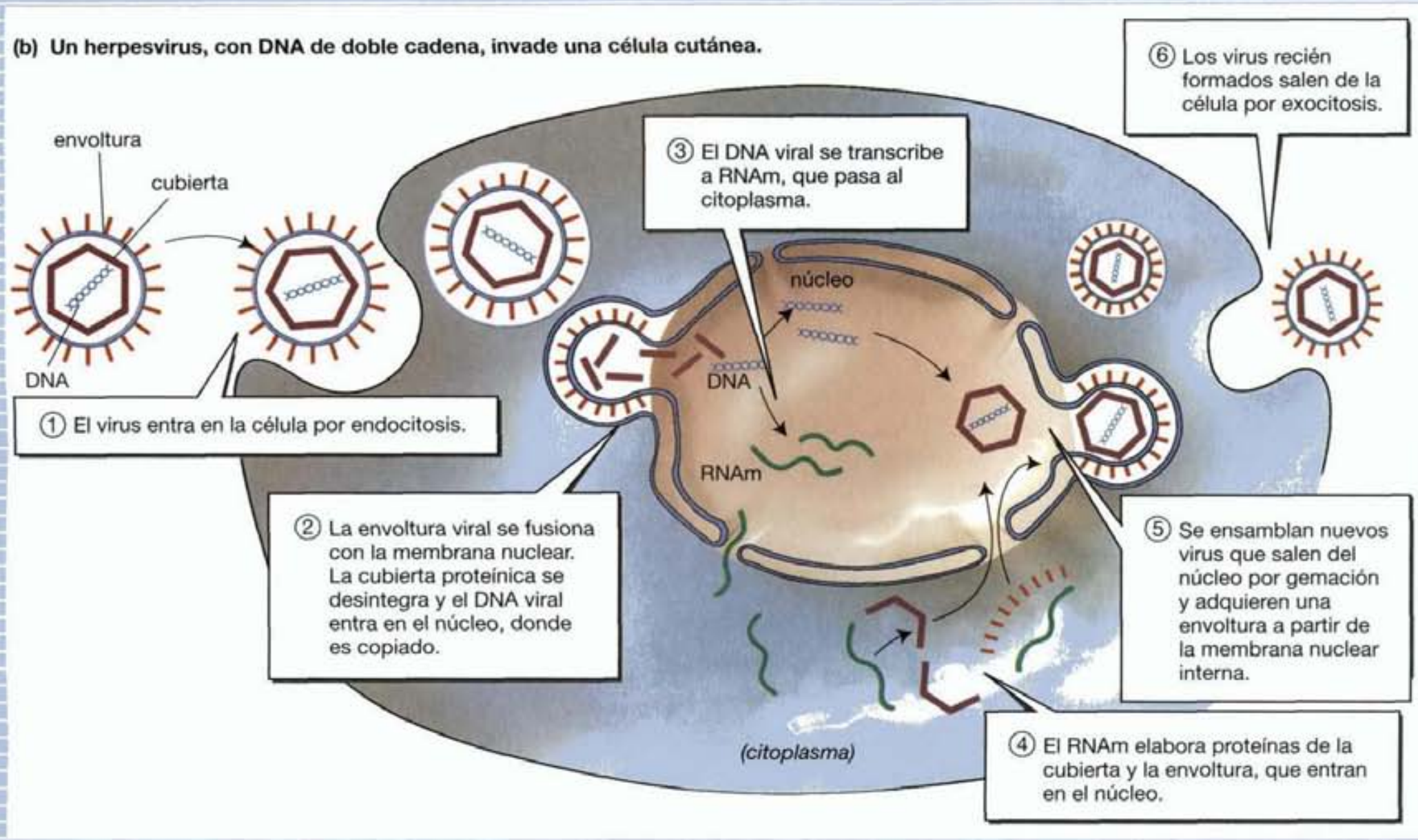
Figura E6-1 Cómo se replican los virus

bre hemorrágica de Ébola, una enfermedad grave que mata a más de 90% de sus víctimas, la mayoría de las cuales habitan en África. El virus de Ébola es especialmente preocupante, por un lado porque origina una enfermedad infecciosa que comienza a surgir, y por otro como arma biológica potencial, porque actualmente no existe un tratamiento eficaz ni tampoco una vacuna para prevenir las infecciones.

No obstante la dificultad para atacar los virus que se "esconden" dentro de las células, se han perfeccionado varios fármacos antivirales. Muchos de estos fármacos destruyen o bloquean el funcionamiento de las enzimas que el virus en cuestión necesita para replicarse. En casi todos los casos, sin embargo, las virtudes de los fármacos antivirales son limitadas, porque los virus pronto adquieren resistencia a los fármacos. Las tasas de mutación son muy elevadas en los virus, en parte porque éstos carecen de mecanismos para corregir los errores que se producen durante la replicación del DNA o RNA. Por tanto, es casi inevitable que, cuando se ataca a una población de virus con un fármaco antiviral, surja una mutación que confiere resistencia al fármaco. Los virus resistentes prosperan y se replican en gran número, para después diseminarse a otros huéspedes humanos. Con el tiempo, los virus resistentes terminan por predominar y un fármaco antiviral que solía dar buenos resultados pierde su eficacia.

2. **Duplicación.** El material genético viral se copia muchas veces.
3. **Transcripción.** El material genético viral se utiliza como plantilla para elaborar RNA mensajero (RNAm).
4. **Síntesis de proteínas.** En el citoplasma del huésped, el RNAm viral se utiliza para sintetizar proteínas virales.
5. **Ensamblado viral.** El material genético y las enzimas virales quedan envueltas por su cubierta proteínica.
6. **Liberación.** Los virus emergen de la célula por "gemación" desde la membrana celular o por ruptura de la célula.

Aquí se representan dos tipos de ciclo vital viral. En la figura E6-1a, el *virus de la inmunodeficiencia humana (VIH)*, causante del SIDA, es un *retrovirus*. Los retrovirus utilizan RNA de cadena sencilla como plantilla para elaborar DNA de cadena doble mediante una enzima viral denominada *transcriptasa* inversa. Existe muchos otros retrovirus y varios de ellos producen cánceres o tumores. En la figura E6-1b, el *herpesvirus* contiene DNA de cadena doble que se transcribe a RNAm.



Algunos agentes infecciosos son aún más simples que los virus

En 1971, el fitopatólogo T.O. Diener descubrió que ciertas enfermedades de las plantas son causadas por partículas de tamaño diez veces menor que el de los virus normales de las plantas. Estas partículas, llamadas **viroides**, son simplemente cadenas cortas de RNA que carecen incluso de cubierta proteínica. Al parecer, los viroides penetran en el núcleo de la célula infectada, donde dirigen la síntesis de más viroides. Se han atribuido a los viroides alrededor de una docena de enfermedades de los cultivos, entre ellas la enfermedad del pepino pálido, las manchas del aguacate y la enfermedad del tubérculo ahusado de la papa.

Los **priones** son aún más enigmáticos que los viroides. En los años cincuenta, unos médicos que estudiaban a los fore, una tribu primitiva de Nueva Guinea, quedaron desconcertados al observar numerosos casos de una enfermedad degenerativa mortal del sistema nervioso, a la que los fore llamaban *kuru*. Los síntomas del **kuru** —pérdida de coordinación, demencia y finalmente la muerte— eran similares a los de la rara, aunque más extendida, *enfermedad de Creutzfeldt-Jakob* en los seres humanos y del *scrapie*, una enfermedad de los animales domésticos de cría. Todas estas enfermedades provo-

can por lo general que el tejido cerebral se torne esponjoso, es decir, lleno de huecos. Los investigadores de Nueva Guinea averiguaron finalmente que el kuru se transmitía por la vía de un canibalismo ritual; los miembros de la tribu fore honraban a sus muertos consumiendo su cerebro. Esta práctica dejó de llevarse a cabo a partir de entonces y el kuru ha desaparecido casi en su totalidad. Es evidente que la causa del kuru era un agente infeccioso transmitido por tejido cerebral infectado, pero, ¿cuál era ese agente?

En 1982, el neurólogo y ahora Premio Nobel Stanley Prusiner, publicó pruebas de que la causa del scrapie (y, por extensión, el kuru, la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob y varios padecimientos similares más) era un agente infeccioso compuesto únicamente de proteína. Esta idea parecía absurda en aquella época, porque casi todos los científicos pensaban que los agentes infecciosos deben contener material genético, como DNA o RNA, para reproducirse. Pero Prusiner y sus colaboradores consiguieron aislar el agente infeccioso de hámsteres infectados con scrapie y demostrar que no contenía ácidos nucleicos. Los investigadores dieron el nombre de *priones* a estas partículas infecciosas puramente proteínicas (Fig. 6-5).

Actualmente es motivo de preocupación la posibilidad de que los seres humanos puedan infectarse de *encefalopatía espongiforme bovina* ("enfermedad de las vacas locas"), una enfermedad priónica que afecta al ganado, al comer carne de animales infectados. Las investigaciones realizadas en el laboratorio indican que existe la posibilidad de que los priones infecten traspasando las fronteras entre especies, por lo que la difusión de la enfermedad de las vacas locas es una posibilidad muy real. De hecho, indicios recientes sugieren que ya ha tenido lugar la transmisión a seres humanos. En 1996 unos investigadores británicos informaron de 15 casos de una variante hasta entonces desconocida de la enfermedad de Creutzfeldt-Jakob, de la que desde entonces a la fecha se ha demostrado que se debe al mismo agente que causa la enfermedad de las vacas locas. Las autoridades sanitarias consideran ahora muy probable que la transmisión de estos casos, al igual que los aproximadamente 60 casos adicionales de los que se ha informado desde entonces, haya ocurrido cuando las víctimas comieron carne de res infectada.

¿Cómo puede una proteína reproducirse por sí sola y ser infecciosa? No todos los investigadores están convencidos de que esto sea posible. Sin embargo, las investigaciones recientes han permitido bosquejar un posible mecanismo de reproducción. Resulta que los priones consisten en una única proteína que es producida por las células nerviosas normales. Algunas copias de esta molécula proteínica normal, por razones que aún no se comprenden bien, se pliegan de una forma errónea y de este modo se transforman en priones infecciosos. Una vez que están presentes, al parecer los priones pueden inducir la transformación de otras copias normales de la molécula proteínica en priones. Con el tiempo, la concentración de priones en el tejido nervioso puede llegar a ser lo suficientemente grande para provocar daño y degeneración celulares. ¿Por qué una leve alteración de una proteína normalmente benigna puede convertir a ésta en una peligrosa asesina de células? Nadie lo sabe.

Otra peculiaridad de las enfermedades priónicas es que pueden heredarse además de transmitirse por infección. Investigaciones recientes han permitido demostrar que ciertas mutaciones de poca magnitud del gen que contiene el código de la proteína priónica "normal" aumentan la probabilidad de que la proteína se pliegue en la forma anormal. Si una de estas mutaciones se transmite genéticamente a los descendientes, también se puede heredar la tendencia a contraer una enfermedad priónica.

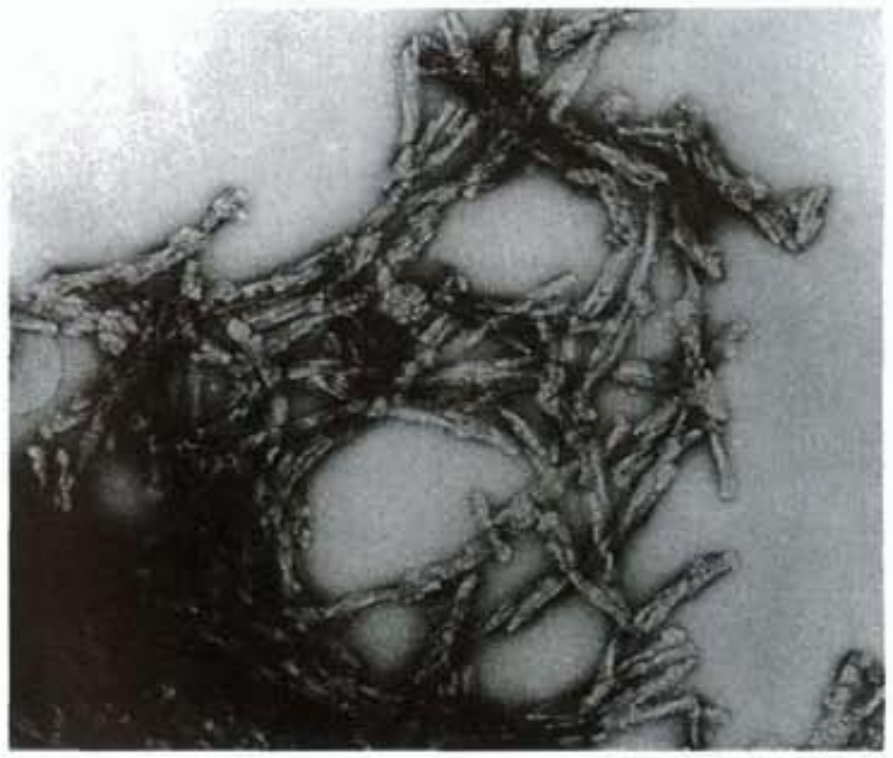


Figura 6-5 Los priones: proteínas enigmáticas
Un corte del cerebro de un hámster infectado con scrapie (una enfermedad degenerativa del sistema nervioso) contiene agrupamientos fibrosos de proteínas priónicas.

Nadie sabe con certeza cómo se originaron estas partículas infecciosas

El origen de los virus, viroides y priones es incierto. Algunos científicos piensan que la enorme variedad de mecanismos de autorreproducción que se da entre estas partículas refleja su condición de vestigios evolutivos de las etapas más antiguas de la historia de la vida, antes que la ruta principal de la evolución se decidiese por las moléculas de doble cadena de DNA que nos son más familiares. Otra posibilidad es que los virus, viroides y priones sean los descendientes degenerados de células parasitarias. Estos antiguos parásitos (organismos que viven sobre o dentro de organismos huésped y que al actuar así causan daño a éstos) pudieron haber alcanzado tal éxito en la explotación de sus huéspedes, que con el tiempo perdieron la capacidad de sintetizar todas las moléculas necesarias para sobrevivir y terminaron dependiendo de la maquinaria bioquímica del huésped. Cualquiera que haya sido el origen de estas partículas infecciosas, su éxito plantea un desafío permanente a los seres vivos.

2 ¿Cuáles son los organismos que constituyen los dominios procarióticos Bacteria y Archaea?

Dos de los tres dominios de la vida (véase el capítulo 5) comprenden exclusivamente procariotas, esto es, microbios unicelulares carentes de organelos como núcleo, cloroplastos y

mitocondrias. En el pasado se clasificaba a todos los procariotas como bacterias. Sin embargo, sobre la base de un mejor conocimiento de la historia evolutiva, ahora reconocemos dos dominios procarióticos fundamentalmente diferentes: **Bacteria** y **Archaea**. Tanto las bacterias como los arqueos son por lo regular muy pequeños, con un diámetro de alrededor de 0.2 a 10 micrómetros, en comparación con las células eucarióticas, cuyo diámetro fluctúa desde alrededor de 10 hasta 100 micrómetros. Se podrían reunir alrededor de 250 000 bacterias o arqueos de tamaño medio en el punto con el que concluye este párrafo.

Las bacterias y los arqueos son fundamentalmente diferentes

Hasta hace poco tiempo se pensaba que los arqueos pertenecían al mismo linaje evolutivo que las bacterias y, por tanto, se les llamaba de forma inexacta "arqueobacterias". A partir de los años setenta, sin embargo, ha sido cada vez más evidente que los arqueos divergieron de las bacterias en una etapa muy temprana de la historia de la vida y que el parentesco entre estos dos grupos es muy distante. El análisis reciente de secuencias de nucleótidos de RNA ha mostrado que los arqueos tienen un parentesco más próximo con los eucariotas que las bacterias. Así pues, al parecer la vida se dividió en los linajes de los arqueos y de las bacterias muy al principio de su historia, y los eucariotas provienen de una rama más tardía del linaje de los arqueos.

Las bacterias y los arqueos son de apariencia superficialmente similar bajo el microscopio, pero la antiquísima separación evolutiva entre ambos dominios se manifiesta en sorprendentes diferencias entre sus características estructurales y bioquímicas. Por ejemplo, la rígida **pared celular** que encierra las células bacterianas contiene **peptidoglicano**, pero las paredes celulares de los arqueos carecen de esta sustancia exclusivamente bacteriana. La estructura y composición de otros componentes celulares, como las membranas plasmáticas, los ribosomas y las RNA polimerasas, por ejemplo, también difieren entre ambos dominios, al igual que características fundamentales de procesos básicos como la transcripción y la traducción.

Los procariotas son difíciles de clasificar

Debido a las notables diferencias bioquímicas entre los arqueos y las bacterias, distinguir entre estos dominios es un asunto sencillo, pero la clasificación dentro de cada dominio plantea dificultades especiales a los taxónomos. Los procariotas son pequeñísimos y de estructura muy simple y sencillamente no presentan la enorme colección de diferencias anatómicas y de desarrollo que permiten inferir la historia evolutiva de plantas, animales y otros eucariotas. En consecuencia, históricamente los procariotas han sido clasificados sobre la base de características como su forma, medios de locomoción, pigmentos, necesidades nutrimentales, apariencia de sus *colonias* (grupos de bacterias que descienden de una sola célula) y propiedades de tinción. Por ejemplo, la técnica de **tinción de Gram** permite distinguir dos tipos de construcción de la pared celular de las bacterias, lo que posibilita su clasificación como bacterias *gram positivas* o *gram negativas*.

En años recientes se ha expandido considerablemente nuestro conocimiento de la historia evolutiva de los dominios procarióticos merced a las comparaciones de secuencias de nucleótidos de DNA o RNA. Sobre la base de esta nueva información, ahora los taxónomos clasifican las bacterias en 13 a 15 reinos y los arqueos en tres reinos. Sin embargo, como señalamos en el capítulo 18, la taxonomía de los procariotas es un campo que cambia rápidamente y hasta ahora no ha sido posible alcanzar un consenso sobre la clasificación en el nivel de los reinos. Dados el frenético ritmo de generación de datos de secuencias de DNA, y el descubrimiento y descripción de tipos nuevos e inconfundibles de bacterias y arqueas con regularidad, es probable que los esquemas de clasificación de los procariotas conserven su dinamismo y continúen siendo objeto de revisiones todavía por algún tiempo.

La taxonomía procariótica se complica además por la dificultad que se tiene para definir las fronteras entre especies procarióticas. Debido a que su reproducción es habitualmente asexual, las definiciones de especie que se basan en la capacidad de las poblaciones para cruzarse carecen de sentido. Un sistema diferente que cada vez goza de mayor aceptación consiste en definir las especies procarióticas estrictamente sobre la base de diferencias genéticas. De acuerdo con este método, se dictamina que dos tipos de procariotas son especies diferentes cuando el número de diferencias en la secuencia de DNA entre ambas sobrepasa cierto nivel de umbral. Algunos investigadores han propuesto la adopción de una diferencia de 3% como nivel de umbral para la identificación de especies, pero tampoco en este punto existe un consenso entre los investigadores.

Los procariotas presentan gran variedad de formas y estructuras

Una pared celular brinda protección a los procariotas y les confiere su forma característica

La pared celular que envuelve las células procarióticas las protege contra la ruptura osmótica en medios acuosos y confiere formas características a los diversos tipos de bacterias y arqueos. Las formas más comunes son la de bastón, la esférica y la de sacacorchos (Fig. 6-6). La pared celular de ciertas especies bacterianas está rodeada de **cápsulas** o **capas de material viscoso** pejagosas, compuestas de polisacárido o proteína. La cápsula ayuda a ciertas bacterias patógenas a pasar inadvertidas por el sistema inmunitario del animal huésped. La capa viscosa permite a las bacterias que causan la caries dental adherirse en masas a la superficie lisa del diente. Este material viscoso constituye la base de la placa dental (Fig. 6-7). Otras bacterias se recubren de una pelusa de protuberancias parecidas a vellos que reciben el nombre de **pili** (que es el plural del término en latín **pilus**). Los *pili* son de proteína y por lo general sirven para adherir la bacteria a otras células. Los *pili* de ciertas bacterias infecciosas, como las causantes de la gonorrea, una enfermedad de transmisión sexual, se adhieren a las membranas celulares de su huésped, lo que facilita la infección. Algunas bacterias producen *pili* sexuales especiales, como se describe más adelante.

Algunos procariotas se desplazan mediante flagelos simples

Algunas bacterias y arqueos poseen **flagelos**. Éstos son de estructura más simple que los flagelos que se observan en cier-

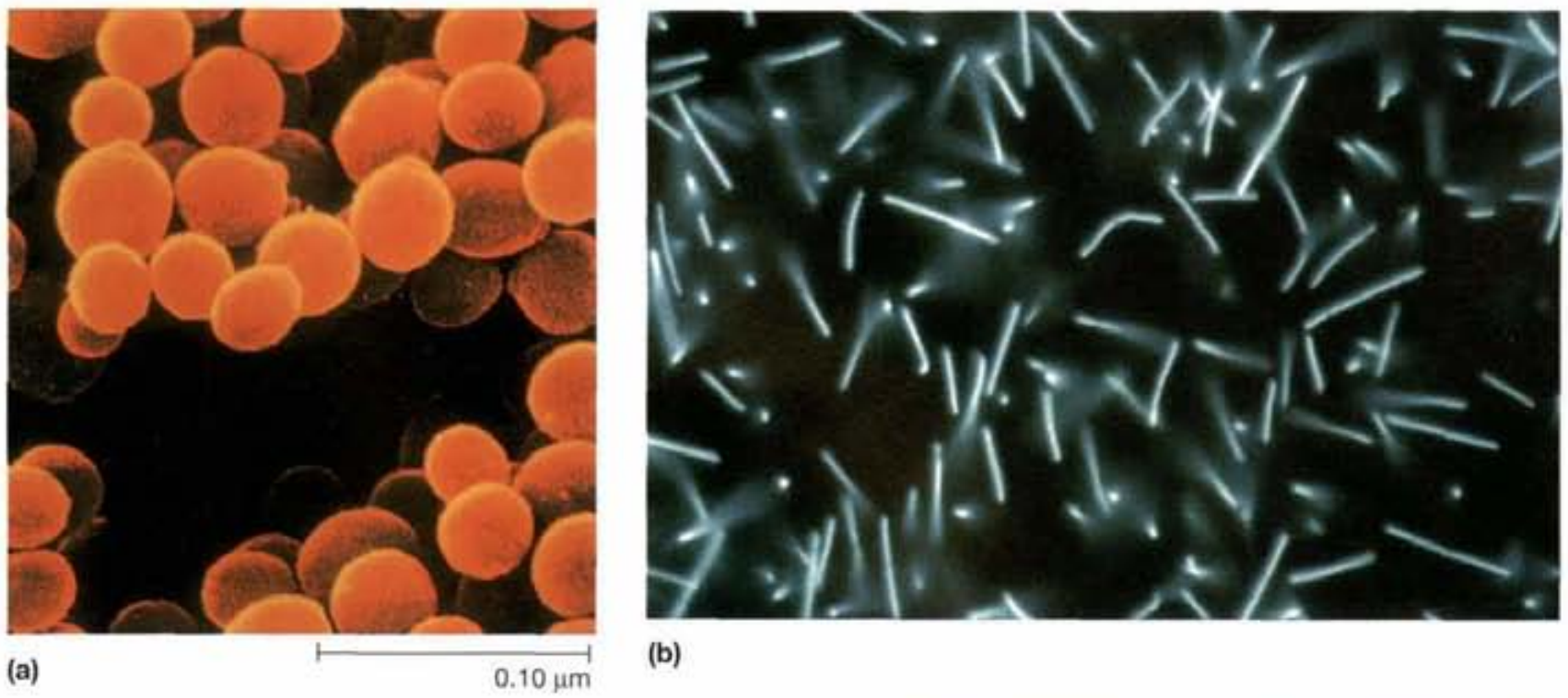


Figura 6-6 Tres formas procarióticas comunes
(a) Bacterias esféricas del género *Micrococcus*; ***(b)*** arqueos con forma de bastón del género *Methanopyrus* y ***(c)*** bacterias con forma de sacacorchos de la especie *Leptospirosis interrogans*.

tas células eucarióticas. Los flagelos de los procariotas pueden presentarse individualmente en un extremo de la célula, por pares (uno en cada extremo de la célula), como un mechón en un extremo de la célula (Fig. 6-8a) o dispersos por toda la superficie celular. Los flagelos giran con rapidez e impulsan al organismo a través del medio líquido. En las bacterias, una peculiar estructura con apariencia de rueda, incrustada en la membrana bacteriana y en la pared celular, hace posible la rotación del flagelo (Fig. 6-8b).

Figura 6-7 La causa de la caries dental
El cuerpo humano ofrece un ambiente seguro para una gran variedad de bacterias, incluso éstas, que habitan en la boca. Estas bacterias poseen una capa viscosa que les permite adherirse al esmalte de los dientes, donde pueden provocar caries dental a menos que sean eliminadas mediante su principal enemigo: el cepillo de dientes, cuyas cerdas se muestran aquí en color verde.

Los flagelos permiten a los procariotas dispersarse a nuevos hábitats, migrar hacia los nutrimentos y abandonar ambientes desfavorables. Las bacterias flageladas se orientan hacia diversos estímulos, comportamiento que se conoce como **taxis**. Ciertas bacterias son **quimiotácticas**, es decir, se desplazan hacia sustancias químicas que despiden los alimentos o se alejan de sustancias tóxicas. Algunas son **fototácticas**, esto es, se acercan o se alejan de la luz, según el hábitat que necesitan. Otras bacterias flageladas son **magnetotácticas**. Estas formas perciben el campo magnético de la Tierra mediante imanes diminutos que se forman a partir de cristales de hierro dentro de su citoplasma. Las bacterias magnetotácticas utilizan este singular sistema sensorial para dirigir sus flagelos batientes a fin de descender al interior de los sedimentos acuáticos.

Las endosporas protectoras permiten a ciertas bacterias soportar condiciones adversas

Cuando las condiciones ambientales se tornan inhóspitas, muchas bacterias con forma de bastón forman estructuras latentes protectoras llamadas **endosporas**. La endospora (literalmente, "espora interior") se forma adentro de la bacteria (Fig. 6-9) y contiene material genético y unas pocas enzimas encerradas dentro de una gruesa capa protectora. La actividad metabólica cesa por completo. Las endosporas son estructuras resistentes que sobreviven en condiciones sumamente desfavorables. Algunas resisten la ebullición durante una hora o más. Otras sobreviven durante lapsos extraordinariamente largos. En el ejemplo más extremo de longevidad, unos científicos descubrieron recientemente esporas

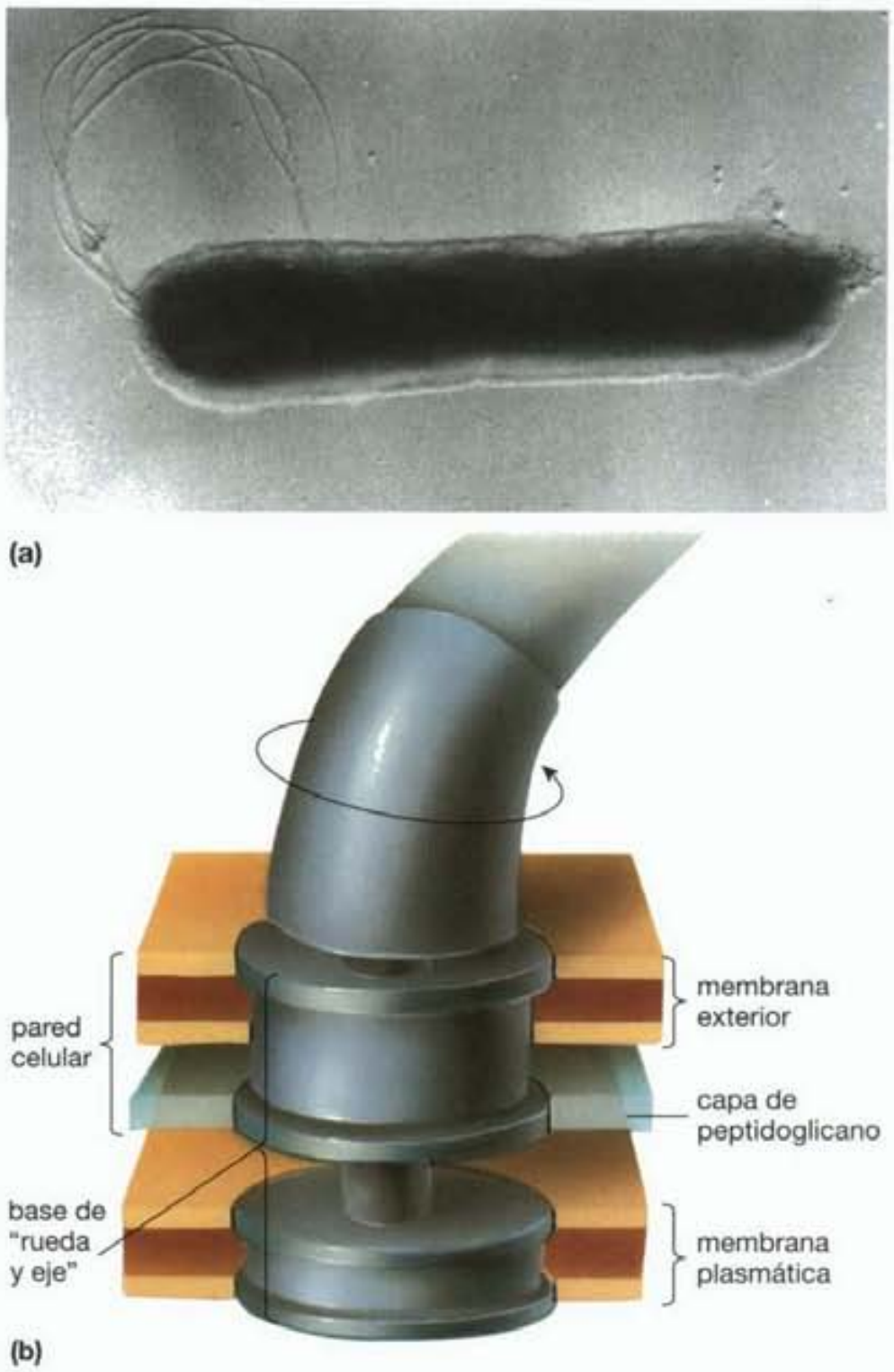


Figura 6-8 El flagelo procariótico
(a) Una arqueobacteria flagelada del género *Aquifex* utiliza sus flagelos para desplazarse hacia ambientes favorables. ***(b)*** En las bacterias, un singular dispositivo de "rueda y eje" ancla el flagelo dentro de la pared celular y la membrana plasmática, de tal modo que el flagelo puede girar con rapidez.

Figura 6-9 Las esporas protegen a algunas bacterias
Se han formado endosporas resistentes, que aquí aparecen coloreadas en rojo, en el interior de bacterias del género *Clostridium*, causantes de la intoxicación por alimentos potencialmente mortal llamada *botulismo*.

bacterianas que habían permanecido encerradas en la roca durante 250 millones de años. Luego de extraer con gran cuidado las esporas de su "tumba" pétrea, se pusieron a incubar en tubos de ensayo. Increíblemente, se desarrollaron bacterias vivas a partir de estas antiquísimas esporas, más viejas aún que los fósiles de dinosaurio más antiguos.

Las endosporas son una de las razones principales por las que la enfermedad bacteriana ántrax ha llegado a ser el agente de guerra biológica o de terrorismo con más posibilidades de éxito. La bacteria causante del ántrax forma endosporas y estas esporas son el medio que los creadores de armas biológicas se proponen utilizar para dispersar las bacterias. Las esporas se pueden guardar por tiempo indefinido y sobreviven en las duras condiciones de un lanzamiento en proyectil y del recorrido a gran altitud. En el blanco, las esporas sobreviven a la dispersión en la atmósfera y permanecen viables hasta ser inhaladas por una víctima potencial.

Los procariotas se reproducen por fisión binaria

Casi todos los procariotas se reproducen asexualmente por medio de una forma de división celular denominada **fisión binaria**, que produce copias genéticamente idénticas de la célula original (Fig. 6-10). En condiciones ideales, una célula procariótica se divide aproximadamente una vez cada 20 minutos, ¡por lo que en principio puede dar origen a miles de trillones (10^{21} en Estados Unidos) de descendientes en un solo día! Esta rápida reproducción permite a las bacterias explotar hábitats temporales, por ejemplo, un charco de lodo o un budín tibio. Recuérdese que muchas mutaciones, que son la fuente de la variabilidad genética, se producen como resultado de errores en la duplicación del DNA durante la división celular. Por tanto, la elevada tasa reproductiva de las bacterias ofrece amplias oportunidades para el surgimiento de formas nuevas, y también permite la rápida difusión de mutaciones que aumentan las posibilidades de supervivencia.

Ciertas bacterias transfieren material genético de una bacteria donadora a una bacteria receptora durante un proceso

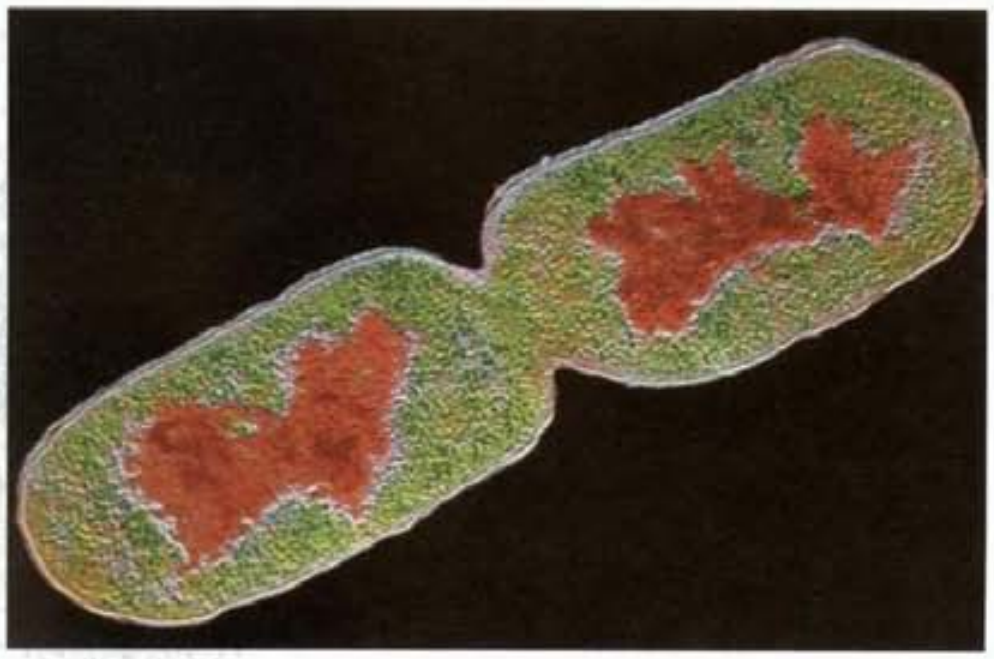


Figura 6-10 Reproducción de procariotas
Las células procarióticas se reproducen mediante una forma simple de división celular llamada *fisión binaria*. En esta micrografía electrónica realizada en color se observa la división de *Escherichia coli*, un componente normal del intestino humano. Las zonas rojas son material genético.

Figura 6-11 Conjugación: "apareamiento" procariótico
La conjugación —la transferencia de material genético— se lleva a cabo a través de un pelo sexual hueco, largo y especial, que aquí se muestra conectando un par de *Escherichia coli*. Una bacteria (arriba a la derecha) actúa como donadora y transfiere DNA a la receptora. En esta fotografía, la bacteria donadora está cubierta de pelos no sexuales, que probablemente le ayudan a adherirse a las superficies.

que se conoce como **conjugación bacteriana**. Algunas de las bacterias que se conjugan utilizan unas estructuras huecas especializadas, llamadas *pelos sexuales*, para transferir material genético (Fig. 6-11). El material genético que se transfiere durante la conjugación bacteriana se encuentra afuera del único cromosoma bacteriano, que es circular, en una estructura llamada **plásmido**. Un plásmido es una molécula pequeña y circular de DNA que puede contener genes de resistencia a los antibióticos o incluso alelos de genes que también están presentes en el cromosoma bacteriano principal. Los investigadores en el campo de la genética molecular han utilizado extensamente los plásmidos bacterianos. La conjugación produce nuevas combinaciones genéticas que quizá permitan a las bacterias resultantes sobrevivir en condiciones más variadas.

Los procariotas se especializan en hábitats específicos

Los procariotas ocupan prácticamente todos los hábitats, incluso aquellos donde las condiciones extremas impiden que sean ocupados por otras formas de vida. Por ejemplo, algunas bacterias prosperan en ambientes donde la temperatura del agua está cercana a la ebullición, como en los manantiales calientes del Parque Nacional de Yellowstone (Fig. 6-12). Muchos arqueos viven en medios aún más calientes, incluso en manantiales donde el agua hierve efectivamente o en los respiraderos de las profundidades oceánicas, donde se expele agua sobrecalentada a través de fisuras de la corteza terrestre a temperaturas de hasta 110°C. La temperatura también es bastante elevada a 2.8 kilómetros por debajo de la superficie terrestre, donde los científicos descubrieron recientemente una nueva especie bacteriana. También se encuentran bacterias y arqueos en ambientes muy fríos, por ejemplo, en el hielo del océano Antártico, que permanece congelado durante casi todo el año. Incluso las condiciones químicas extremas no consiguen impedir la invasión de procariotas. Prósperas colonias de bacterias y arqueos habitan en el Mar Muerto, donde una concentración de sal siete veces mayor que la de los océanos excluye cualquier otra forma de vida, así como en aguas tan ácidas como el vinagre o tan alcalinas como el amoniaco doméstico. Desde luego, también residen ricas comunidades bacterianas en una gama completa de hábitats más moderados, incluso dentro y sobre el cuerpo humano sano. Empero, no es necesario que un animal esté sano para albergar bacterias. Recientemente se encontró una colonia de bacterias en reposo en el contenido intestinal de un mamut que había yacido en una turbera durante 11 000 años.

Ninguna especie individual procariótica, no obstante, es tan versátil como quizá sugieran estos ejemplos. De hecho, casi todos los procariotas son especialistas. Una especie de arqueo que habita en los respiraderos de las profundidades oceánicas, por ejemplo, crece de forma óptima a 106°C, y deja de crecer por completo a temperaturas por debajo de los 90°C. Es evidente que esta especie no podría sobrevivir en un hábitat menos extremo. Las bacterias que viven en el cuerpo humano también están especializadas; son diferentes las especies que colonizan la piel, la boca, el tracto respiratorio, el intestino grueso y el tracto genital.

Los procariotas presentan diversos metabolismos

Los procariotas consiguen colonizar hábitats tan diversos porque pueden utilizar una extensa variedad de fuentes de nutrimentos. Algunos tipos de bacterias, como las **cianobacte-**

Figura 6-12 Algunos procariotas prosperan en condiciones extremas
Los manantiales calientes albergan bacterias y arqueos que toleran el calor y los minerales. Varias especies de cianobacterias confieren vívidas coloraciones a estos manantiales calientes del Parque Nacional de Yellowstone y cada una está confinada a una zona específica determinada por el intervalo de temperaturas. Los pigmentos bacterianos facilitan la fotosíntesis.

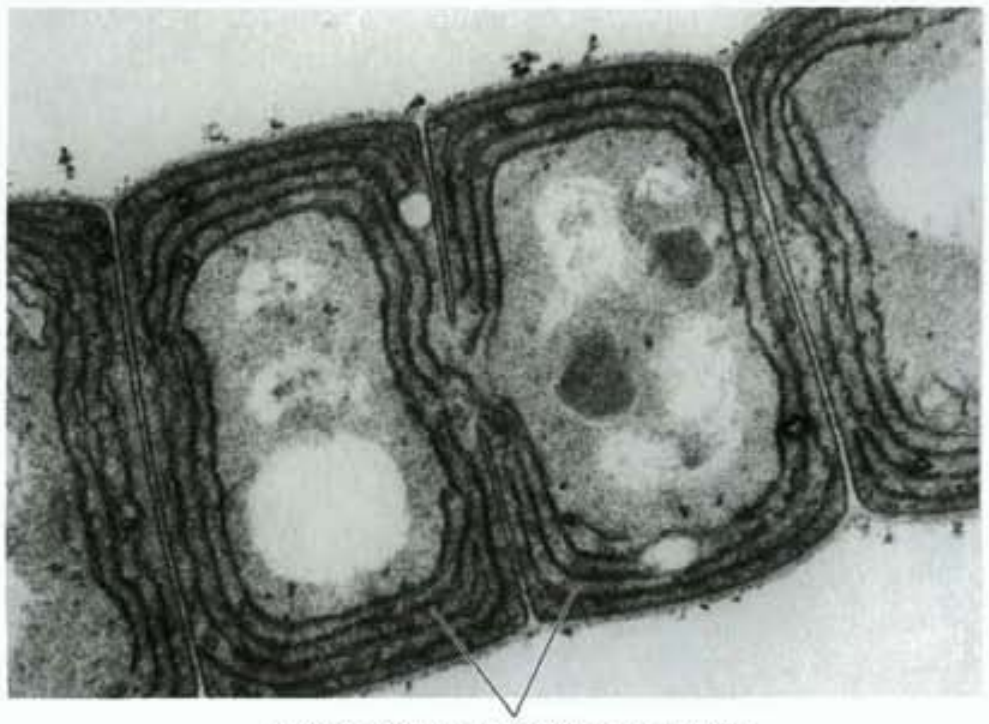


Figura 6-13 Cianobacterias
Micrografía electrónica de un corte a través de un filamento cianobacteriano (género *Oscillatoria*). La clorofila está sobre las membranas que se observan en el interior de las células.

rias (Fig. 6-13), por ejemplo, llevan a cabo una fotosíntesis similar a la de las plantas. Al igual que las plantas verdes, las cianobacterias poseen clorofila, producen oxígeno como producto secundario de la fotosíntesis y existen sólo donde disponen de luz y oxígeno. Otras bacterias fotosintéticas, conocidas como bacterias del azufre, utilizan sulfuro de hidrógeno (H_2S) en vez de agua (H_2O) en la fotosíntesis y liberan azufre en lugar de oxígeno. No se conoce ningún arqueo fotosintético.

Muchas especies de bacterias y de arqueos son **quimiosintéticos**, esto es, obtienen energía por medio de reacciones en las que se combina oxígeno con moléculas inorgánicas como azufre, amoniaco o nitritos. Durante este proceso, los microorganismos liberan en el suelo *sulfatos* o *nitratos*, que son nutrimentos indispensables para las plantas. Algunos arqueos son **metanógenos**, esto es, organismos que transforman el dióxido de carbono en metano (también conocido como "gas de los pantanos"). Muchos procariotas son **anaerobios**, lo que significa que no necesitan oxígeno para obtener energía. Para ciertos anaerobios, como muchos de los arqueos que se encuentran en los manantiales calientes y la bacteria que causa el tétanos, el oxígeno es tóxico. Otros son oportunistas que practican la fermentación cuando falta oxígeno y cambian a la respiración aeróbica (un proceso más eficiente) cuando disponen de este gas.

Los procariotas desempeñan muchas funciones que son importantes para otras formas de vida

¿Sabía usted que, de no ser por las bacterias, no comeríamos bistecs ni hamburguesas? Las vacas, al igual que las ovejas y algunos animales no domésticos como los ciervos, son miembros del grupo conocido como los *rumiantes*. Los rumiantes comen hojas para subsistir, pero en realidad no pueden digerir ese material vegetal por sí solos; por esta razón, dependen de ciertas bacterias que tienen la poco usual facultad de desdoblar la celulosa, que es el principal componente de la pared celular. Algunas de estas bacterias han establecido una relación **simbiótica** (literalmente "vivir juntos") con los rumiantes, y habitan en el tracto digestivo de los animales, donde ayudan a liberar los nutrimentos del alimento vegetal que los animales son incapaces de desdoblar por sí solos. Sin las bacterias simbióticas las vacas no sobrevivirían y, sin vacas, no habría hamburguesas.

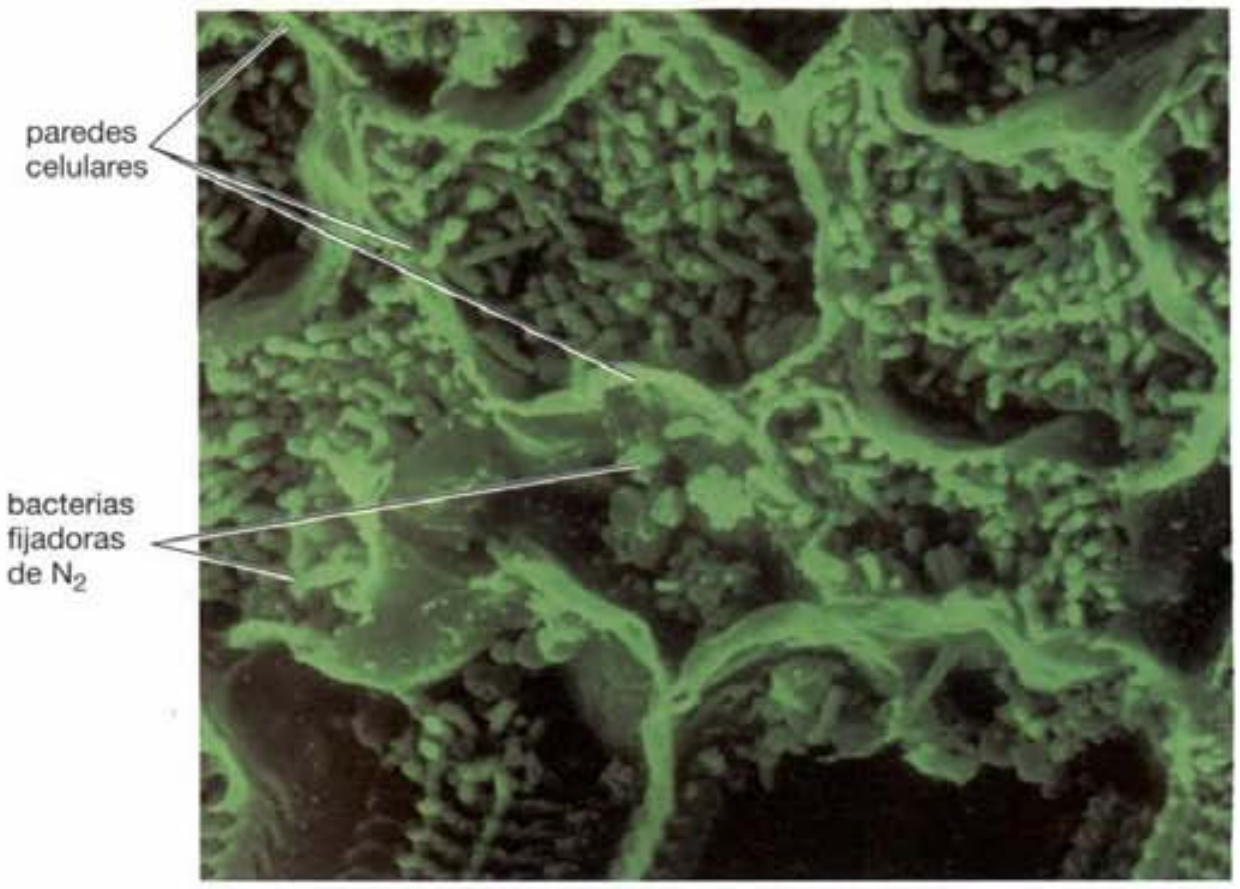
Los procariotas tienen asimismo otras repercusiones importantes en la nutrición humana. Muchos alimentos, como el queso, el yogur y la chucruta (o *choucroutte*), se producen mediante la acción de bacterias. También habitan bacterias simbióticas en nuestros intestinos. Estas bacterias se alimentan de comida sin digerir y sintetizan nutrimentos como la vitamina K y la vitamina B_{12}, que son absorbidas por el cuerpo humano.

Los seres humanos no podríamos vivir sin plantas, y las plantas dependen enteramente de las bacterias. En particular, las plantas son incapaces de captar el nitrógeno del depósito más abundante de ese elemento: la atmósfera. Las plantas necesitan nitrógeno para crecer; para hacerse de él, dependen de las **bacterias fijadoras de nitrógeno**, o bacterias nitrificantes, que viven tanto en el suelo como en *nódulos* especializados, que son pequeños bultos redondos de las raíces de ciertas plantas (las **leguminosas**, que incluyen la alfalfa, la soya, el lupino y el trébol; Fig. 6-14). Las bacterias nitrificantes toman nitrógeno gaseoso (N_2) del aire atrapado en el suelo y lo combinan con hidrógeno para producir ion amonio (NH_4^+), un nutrimento nitrogenado que las plantas utilizan directamente.

Los procariotas también desempeñan un papel fundamental en el aprovechamiento de los desperdicios. Muchas sustancias que consideramos como desperdicios sirven de alimento a los arqueos y a las bacterias, la mayor parte de cuyas especies son heterótrofas, pues obtienen energía descomponiendo moléculas orgánicas (que contienen carbono) complejas. La gama de compuestos que los procariotas atacan es asombrosa. Casi cualquier cosa que los seres humanos sintetizamos, incluso los detergentes y el tóxico disolvente benceno, algún procariota es capaz de destruirla. El término *biodegradable* (que significa "que puede ser desdoblado por seres vivos") se refiere en gran medida a la acción de los procariotas. Incluso el petróleo es biodegradable. Poco después de que el buque cisterna *Exxon Valdez* derramara 40 millones de litros de petróleo crudo en el Estrecho del Príncipe Guillermo, en Alaska, investigadores de la Exxon rociaron las playas impregnadas de petróleo con un fertilizante que favorecía el crecimiento de las poblaciones naturales de bacterias que se alimentan de petróleo. Al cabo de 15 días los depósitos se habían reducido notablemente en comparación con las zonas no rociadas. Los procariotas no consiguen ni con mucho el mismo éxito, sin embargo, en la degradación de casi cualquier tipo de plástico. La búsqueda de plásticos útiles y económicos que también sean biodegradables es, por consiguiente, un objetivo importante de la investigación industrial.

El apetito que algunos procariotas muestran por casi cualquier compuesto orgánico es la clave de su importante labor de descomposición en los ecosistemas. Al mismo tiempo que se alimentan, las bacterias desdoblan los productos residuales y los cadáveres de plantas y animales, con lo que ponen en libertad nutrimentos que pueden aprovecharse de nuevo. El reciclado de nutrimentos constituye la base para que la vida siga existiendo en la Tierra, como veremos en el capítulo 16.

(a)



(b)

Figura 6-14 Bacterias fijadoras de nitrógeno en los nódulos radiculares
(a) Unas cámaras especiales, llamadas nódulos, de las raíces de una leguminosa (alfalfa) brindan un ambiente protegido y constante a las bacterias nitrificantes. *(b)* Esta micrografía electrónica de barrido muestra las bacterias nitrificantes dentro de las células del interior de los nódulos.

Algunas bacterias constituyen una amenaza para la salud humana

No obstante lo útiles que algunas bacterias son, los hábitos de alimentación de ciertas bacterias amenazan nuestra salud y bienestar. Estas bacterias **patógenas** ("productoras de enfermedades") sintetizan sustancias tóxicas que producen síntomas de enfermedad. (Aún no se ha identificado ningún arqueo patógeno.)

Algunas bacterias producen toxinas que atacan al sistema nervioso. Son ejemplos de estas bacterias patógenas *Clostridium tetani*, causante del tétanos, y *C. botulinum*, que produce *botulismo* (una forma letal de intoxicación alimentaria). Ambas especies bacterianas son anaerobios que sobreviven en forma de esporas hasta que se introducen en un ambiente favorable, libre de oxígeno. Por ejemplo, una herida punzante profunda puede ser el medio por el que se introduzcan bacterias de tétanos en un cuerpo humano y lleguen a un lugar donde estén a salvo del contacto con el oxígeno. Conforme se multiplican, las bacterias liberan su veneno paralizante en el torrente sanguíneo. En el caso de las bacterias del botulismo, un recipiente herméticamente cerrado de comida enlatada que no haya sido esterilizado como es debido puede representar un refugio. Al prosperar en medio de los nutrimentos tan amablemente proporcionados por sus benefactores humanos, estos anaerobios producen una toxina tan potente que un solo gramo podría matar a 15 millones de personas. Inevitablemente, quizá, este poderoso veneno ha atraído la atención de los creadores de armas biológicas, de quienes se supone que ya lo han incorporado en sus arsenales.

Las enfermedades bacterianas han tenido importantes repercusiones en la historia humana. Quizá el ejemplo de más infausta memoria es la peste bubónica, o "peste negra", que mató a 100 millones de personas a mediados del siglo XIV. En muchas partes del mundo falleció una tercera parte de la población o más. La causa de la peste bubónica es la bacteria *Yersinia pestis*, sumamente infecciosa, que es diseminada por pulgas que se alimentan de ratas infectadas y luego se mudan a huéspedes humanos. Aunque la peste bubónica no ha vuelto a surgir como epidemia en gran escala, cada año se diagnostican en el mundo de 2000 a 3000 pacientes con esta enfermedad.

Ciertas bacterias patógenas parecen surgir de improviso. La *enfermedad de Lyme*, por ejemplo, era desconocida hasta 1975. La causa de este padecimiento, así llamado por la población de Old Lyme, Connecticut, donde fue descrito por primera vez, es la bacteria de forma espiral *Borrelia burgdorferi*. El portador de la bacteria es la garrapata del venado, que la transmite a los seres humanos a los que muerde. En un principio, los síntomas se parecen a los de la gripe, con escalofríos, fiebre y dolor corporal. Si no recibe tratamiento, semanas o meses más tarde la víctima puede experimentar sarpullido, ataques de artritis y, en algunos casos, anormalidades del corazón y del sistema nervioso. Tanto los médicos como el público en general están cada vez más familiarizados con esta enfermedad, por lo que ha aumentado el número de pacientes que reciben tratamiento antes de que aparezcan síntomas graves.

Quizá los organismos patógenos más frustrantes son aquellos que vuelven a perseguirnos mucho tiempo después de que creíamos que estaban bajo control. La tuberculosis, una enfermedad bacteriana que alguna vez fue prácticamente derrotada en los países desarrollados, va una vez más en aumento en Estados Unidos y en otras partes. Dos enfermedades bacterianas de transmisión sexual, la *gonorrea* y la *sífilis*, han alcanzado proporciones epidémicas alrededor del mundo. El cólera, una enfermedad que se transmite por medio del agua, y que aparece cuando las aguas negras contaminan el agua potable o las zonas de pesca, está bajo control en los países desarrollados, pero sigue siendo un gran asesino en las partes más pobres del mundo.

Algunas bacterias patógenas se encuentran extendidas a tal grado y son tan ubicuas que no podemos esperar vernos libres alguna vez de sus efectos nocivos. Por ejemplo, diferentes formas de la abundante bacteria estreptococo producen diversas enfermedades. Un tipo de estreptococo provoca inflamación de garganta. Otro, *Streptococcus pneumoniae*, causa neumonía al estimular una reacción alérgica que obstruye los pulmones por secreción de líquido. Una tercera forma de estreptococo se ha vuelto famosa como la "bacteria carnívora". Un pequeño porcentaje de las personas que llegan a infectarse de esta cepa de estreptococo experimenta síntomas graves, que se describen morbosamente en la prensa amarillista con titulares como "un organismo asesino se comió mi cara". Cada año, unos 800 estadonidenses son víctima de *fascitis necrosante* (como se conoce más correctamente la infección "devoradora de carne") y alrededor de 15% de ellos fallece. Los estreptococos penetran por lesiones de la piel y expelen toxinas que destruyen la carne directamente o bien estimulan un ataque incontenible y mal encauzado por parte del sistema inmunitario contra las células mismas del cuerpo. Una extremidad puede quedar destruida en cuestión de horas y en algunos casos sólo una amputación consigue detener la rápida destrucción de los tejidos. En otros casos, estas raras infecciones estreptocócicas invaden todo el cuerpo y provocan la muerte en cuestión de días; Jim Henson, el creador de los *Muppets*, falleció debido a una infección de este tipo.

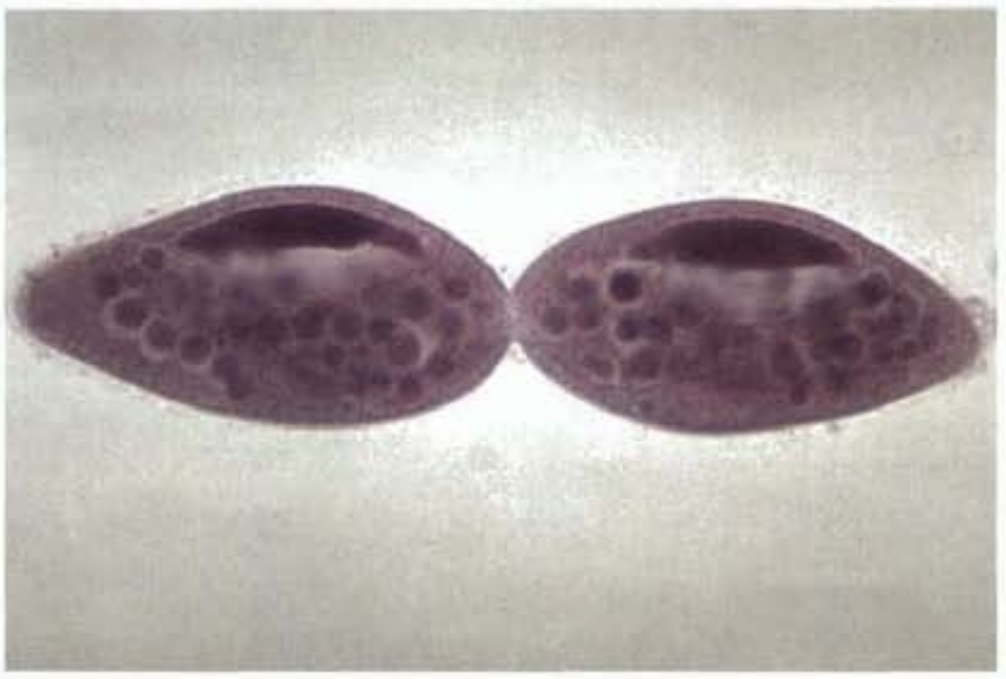
Aunque algunas bacterias atacan al cuerpo humano, la mayoría de aquellas con las que compartimos nuestro cuerpo son inocuas y pueden ser benéficas. Por ejemplo, la comunidad bacteriana normal de la vagina femenina crea un ambiente hostil a las infecciones por parásitos como las levaduras. Las bacterias que habitan sin causar daño en nuestros intestinos son una fuente importante de vitamina K. Como el finado médico, investigador y escritor Lewis Thomas lo expresó con gran propiedad: "La patogenicidad es, en cierto sentido, un oficio que requiere gran destreza, y sólo una pequeñísima fracción de las innumerables toneladas de microbios del planeta ha tenido que ver con él; la gran mayoría de las bacterias se ocupan en sus propios asuntos, examinando y reciclando el resto de la vida."

3 ¿Cuáles son los organismos que constituyen el reino Protista?

El tercer dominio, Eukarya, incluye un grupo de microbios, el reino **Protista**, así como organismos multicelulares (los reinos Fungi, Plantae y Animalia, que estudiaremos en los capítulos del 7 al 9, respectivamente). Para apreciar debidamente a los eucariotas unicelulares del reino Protista, debemos hacer a un lado nuestros prejuicios en materia de tamaño. Los protistas resultan prácticamente invisibles para nosotros en el curso de nuestra vida ordinaria. Sin embargo, si de algún modo pudiésemos habitar en su escala microscópica, quedaríamos muy impresionados con sus formas bellas y espectaculares, su vida variada y activa, sus diversas y sorprendentes modalidades de reproducción y la variedad de innovaciones estructurales y fisiológicas que son posibles dentro de los confines de una sola célula.

Las células eucarióticas contienen muchos organelos encerrados en membranas de los que carecen las células procarióticas. Los organelos como las mitocondrias y los cloroplastos son semejantes en cuanto a tamaño a las bacterias representativas y, de hecho, es probable que hayan evolucionado a partir de bacterias (véase el capítulo 4). El reino Protista incluye algunas de las células eucarióticas más complejas que existen, con organelos que asumen funciones que están a cargo de órganos en los organismos multicelulares.

Desde que Anton van Leeuwenhoek observara protistas por primera vez mediante su sencillo microscopio de manufactura casera en 1674, se han descrito al menos 50 000 especies. Aunque algunos protistas forman colonias, la mayoría consisten en una sola célula eucariótica. Casi todos los protistas se reproducen asexualmente por división celular mitótica, pero muchos también son capaces de una forma de reproducción sexual llamada *conjugación* (Fig. 6-15). Las tres modalidades principales de nutrición se encuentran re-



(a)

(b)

Figura 6-15 Dos modalidades de reproducción protista
(a) El *Paramecium*, un ciliado, se reproduce asexualmente por una división celular que da por resultado dos hijas idénticas a la célula progenitora original. ***(b)*** Apareamiento de un ciliado, *Euplotes*. Se intercambia material genético a través de un puente citoplásmico. Después del intercambio, los nuevos individuos formados por división celular tendrán combinaciones de genes diferentes de las de ambas células progenitoras.

presentadas en este reino: por ejemplo, las algas captan energía solar mediante la fotosíntesis; los protistas predadores ingieren su alimento; y las formas parásitas pueden absorber nutrimentos de su entorno.

Los protistas son un grupo muy diverso que comprende formas semejantes a hongos, plantas y animales

El reino protista es extraordinariamente diverso. Históricamente, los organismos principalmente unicelulares que componen este reino han sido agrupados sobre la base de semejanzas aparentes con las células de hongos, plantas o animales. Ahora reconocemos que estas semejanzas son en su mayoría superficiales y no reflejan en general una historia evolutiva compartida con miembros de los demás reinos eucarióticos. No obstante, la clasificación de los protistas como semejantes a hongos, a plantas o a animales (Tabla 6-1) es a un mismo tiempo tradicional y cómoda, por lo que nos apegaremos a esa convención en las descripciones que siguen. No hay que olvidar, sin embargo, que la mayor parte de los grupos de protistas de estas categorías cómodas representan ramas del árbol de la vida que se bifurcaron mucho tiempo antes que las ramas que dieron origen a hongos, plantas y animales. Por consiguiente, los miembros de cada categoría (semejantes a hongos, a plantas, a animales) no están emparentados estrechamente con los hongos, ni con las plantas ni con los animales, ni tampoco guardan necesariamente un parentesco cercano unos con otros.

Los mohos acuáticos y los mohos deslizantes son protistas parecidos a hongos

Algunos protistas se caracterizan por su semejanza física con los filamentos o cuerpos fructíferos de los hongos, y tienen una modalidad de nutrición similar a la de éstos. Al igual que los hongos, estos protistas absorben nutrimentos del suelo, agua o tejidos de otros organismos, y por lo general contribuyen a descomponer los organismos muertos. Los protistas semejantes a hongos conforman tres grupos: (1) los mohos acuáticos, (2) los mohos deslizantes acelulares y (3) los mohos deslizantes celulares.

Tabla 6-1 Grupos principales de protistas

Categoría general	Filo	Locomoción	Nutrición	Características representativas	Género representativo
Protistas semejantes a plantas:	Dinoflagelados (división Pyrrophyta)	Nadan con dos flagelos	Autotrófica; fotosintética	Muchos son bioluminiscentes; suelen tener celulosa	*Gonyaulax* (produce la marea roja)
algas	Diatomeas (división Chrysophyta)	Se deslizan sobre las superficies	Autotrófica; fotosintética	Tienen conchas de sílice; principalmente marinas	*Navicula* (se desliza hacia la luz)
	Euglenoides (división Euglenophyta)	Nadan con un flagelo	Autotrófica fotosintética	Tienen una mancha ocular; todos son de agua dulce	*Euglena* (habitante común de las charcas)
	Algas rojas (división Rhodophyta)	Sin motilidad	Autotrófica; fotosintética	Algunas depositan carbonato de calcio; principalmente marinas	*Porphyra* (se consume como alimento en Japón)
	Algas pardas (división Phaeophyta)	Sin motilidad	Autotrófica; fotosintética	"Algas marinas" de los océanos templados	*Macrocystis* (forma bosques de quelpos)
	Algas verdes (división Phaeophyta)	Nadan con flagelos (algunas especies)	Autotrófica; fotosintética	Parientes más cercanos de las plantas terrestres	*Ulva* (lechuga de mar)
Protistas semejantes a hongos: mohos acuáticos y mohos deslizantes	Mohos acuáticos (división Oomycota)	Nadan con flagelos (gametos)	Heterotrófica	Cuerpos filamentosos	*Plasmopara* (causante del mildiu velloso)
	Mohos deslizantes acelulares (plasmodiales Myxomycota)	Una masa parecida a una babosa se escurre sobre las superficies	Heterotrófica	Forman un plasmodio multinucleado	*Physarum* (forma una gran masa amarilla brillante)
	Mohos deslizantes celulares (Acrasiomycota)	Las células amiboideas emiten pseudópodos; la masa semejante a una babosa repta sobre las superficies	Heterotrófica	Forman un pseudoplasmodio con células amiboideas individuales	*Dictyostelium* (suele utilizarse en estudios de laboratorio)
Protistas semejantes a animales: protozoarios	Zooflagelados (filo Sarcomastigophora)	Nadan con flagelos	Heterotrófica	Habitan en el suelo o el agua, o pueden ser parásitos	*Trypanosoma* (causante de la enfermedad del sueño africana)
	Sarcodinos (filo Sarcomastigophora)	Emiten pseudópodos	Heterotrófica	Existen formas tanto desnudas como con concha	*Amoeba* (habitante común de las charcas)
	Esporozoarios (filo Apicomplexa)	Sin motilidad	Heterotrófica; todos son parásitos	Forman esporas infecciosas	*Plasmodium* (causante de la malaria)
	Ciliados (filo Ciliophora)	Nadan con cilios	Heterotrófica	Casi todos son células complejas individuales	*Paramecium* (veloz habitante de las charcas)

Los mohos acuáticos han tenido una influencia importante en los seres humanos

Los **mohos acuáticos**, u *oomicetos*, forman una pequeña división de protistas filamentosos que incluye tanto especies inofensivas que viven en el agua y en suelos húmedos, como algunas especies de enorme importancia económica. Por ejemplo, un moho acuático produce la enfermedad conocida como *mildiu pubescente* de la vid (Fig. 6-16). Su introducción involuntaria en Francia desde Estados Unidos a finales de la década de 1870 a 1880 casi terminó con la industria vinícola de Francia. Otro oomiceto ha destruido millones de árboles de aguacate en California; otro más es el causante de la *roya tardía*, una enfermedad devastadora de la papa. Cuando se introdujo accidentalmente en Irlanda alrededor de 1845, este protista destruyó casi la totalidad de la cosecha de papa, lo que provocó la devastadora hambruna de papa durante la cual un millón de irlandeses murieron de hambre y muchos más emigraron a Estados Unidos.

Figura 6-16 Un moho acuático parásito
El mildiu velloso, una enfermedad de las plantas debida al moho acuático *Plasmopara*, prácticamente destruyó la industria vinícola francesa en la década de 1870 a 1880.

Los mohos deslizantes acelulares forman una masa multinucleada de citoplasma conocida como plasmodio

El ciclo vital del *moho deslizante* consta de dos fases: una etapa móvil de alimentación y una etapa estacionaria reproductiva denominada **cuerpo fructífero**. Los **mohos deslizantes acelulares**, o **plasmodiales**, consisten en una masa de citoplasma que puede hallarse extendida como una capa fina sobre un área de varios metros cuadrados. Aunque la masa contiene miles de núcleos diploides, éstos no se encuentran confinados en células discretas rodeadas de membranas plasmáticas, como en casi todos los organismos multicelulares. Esta estructura, llamada **plasmodio**, explica por qué se describe a estos protistas como "acelulares" (sin células). El plasmodio se escurre a través de las hojas en descomposición y los troncos podridos, englobando a su paso bacterias y partículas de material orgánico que le sirven de alimento. La masa puede ser de color amarillo brillante o naranja: un plasmodio grande puede resultar muy sorprendente (Fig. 6-17a). Las condiciones de sequedad o falta de alimento estimulan la formación de un cuerpo fructífero a partir del plasmodio, sobre el cual se producen esporas haploides (Fig. 6-17b). Las esporas se dispersan y germinan en condiciones favorables, para dar origen con el tiempo a un nuevo plasmodio.

Los mohos deslizantes celulares viven como células independientes, pero se agregan para formar un pseudoplasmodio cuando hay escasez de alimento

Los **mohos deslizantes celulares** viven en el suelo como células haploides independientes que se desplazan y se alimentan formando extensiones llamadas **pseudópodos** (literalmente "pies falsos"). Estas extensiones envuelven y engloban alimento, como bacterias, por ejemplo. En el género que mejor se ha estudiado, *Dictyostelium*, las células individuales emiten una señal química cuando el alimento escasea. Esta señal atrae a las células cercanas hacia un agregado denso que forma una masa semejante a una babosa, llamada **pseudoplasmodio** ("plasmodio falso") porque en realidad se compone de células individuales (Fig. 6-18). El pseudoplasmodio se comporta entonces como un organismo multicelular. Después de reptar hacia una fuente de luz, las células del agregado asumen papeles específicos y forman un cuerpo fructífero. El

(a)

(b)

Figura 6-17 El moho deslizante acelular *Physarum*
(a) El *Physarum* se escurre sobre una roca del piso húmedo del bosque. ***(b)*** Cuando el alimento escasea, la masa se diferencia en cuerpos fructíferos negros, en los que se forman esporas.

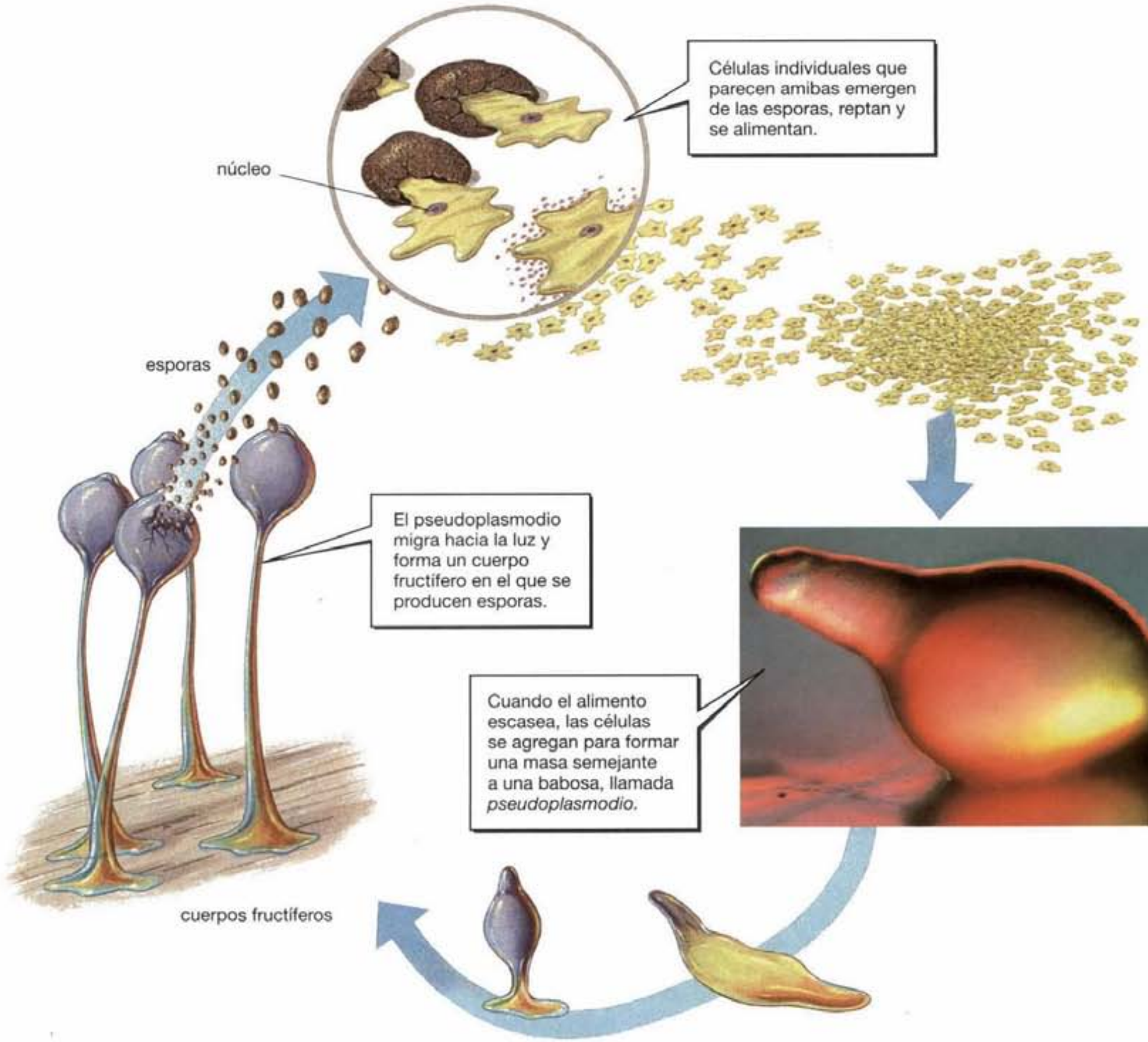


Figura 6-18 Ciclo vital de un moho deslizante celular

viento dispersa las esporas haploides que se forman dentro del cuerpo fructífero, las cuales germinan directamente para formar nuevos individuos amiboideos.

Las algas son protistas parecidos a plantas

Los protistas fotosintéticos, conocidos de forma colectiva como **algas**, se encuentran ampliamente distribuidos en los océanos y lagos. La mayoría de las especies son unicelulares, pero algunas forman agregados multicelulares comúnmente conocidos como *algas marinas*. Las especies de algas unicelulares reciben el nombre colectivo de **fitoplancton**. Aunque sus integrantes son microscópicos, el fitoplancton es enormemente importante. El fitoplancton marino lleva a cabo casi 70% de toda la actividad fotosintética de la Tierra: absorbe dióxido de carbono, recarga la atmósfera de oxígeno y sostiene una compleja red de vida acuática.

Son seis los filos (o *fila*, plural de *filum*) principales de protistas semejantes a plantas: (1) los dinoflagelados, (2) las diatomeas, (3) los euglenoides, (4) las algas rojas, (5) las algas pardas y (6) las algas verdes.

Los dinoflagelados nadan por medio de dos flagelos semejantes a látigos

Los **dinoflagelados** deben su nombre al movimiento que crean sus dos flagelos semejantes a látigos (*dino* significa "remolino" en griego). Un flagelo circunda la célula y el segundo se proyecta detrás de ella. Algunos dinoflagelados están cubiertos sólo de una membrana celular; otros tienen paredes celulósicas que semejan un blindaje (Fig. 6-19). Si bien algunos tipos habitan en agua dulce, los dinoflagelados abundan especialmente en el océano, donde son una importante fuente de alimento para organismos más grandes. Muchos dinoflagelados son bioluminiscentes: producen una brillante

Figura 6-19 Dinoflagelados
Dos dinoflagelados cubiertos con su armadura protectora de celulosa. Hay dos flagelos dentro de los surcos que circundan el cuerpo.

luz verdeazulada cuando se les molesta. Unos dinoflagelados especializados, conocidos como *zooxantelas*, viven en el interior de los tejidos de corales, ciertas almejas e incluso otros protistas, donde las algas aportan nutrimentos fotosintéticos y extraen el dióxido de carbono. Los corales formadores de arrecifes se encuentran únicamente en aguas poco profundas y bien iluminadas donde sus zooxantelas pueden sobrevivir.

Cuando el agua es tibia y rica en nutrimentos, puede producirse una explosión de población de dinoflagelados. Los dinoflagelados pueden llegar a ser tan numerosos, que el agua se tiñe de rojo por el color de sus cuerpos, y se produce una "marea roja" (Fig. 6-20). Durante las mareas rojas los peces mueren por miles, sofocados por la obstrucción de sus branquias o por el agotamiento del oxígeno debido a la descomposición de miles de millones de dinoflagelados. Pero las ostras, mejillones y almejas se dan un banquete al filtrar millones de dinoflagelados del agua. Al hacerlo, sin embargo, concentran un veneno nervioso que los dinoflagelados producen en su cuerpo. Los seres humanos que comen estos moluscos pueden sufrir una intoxicación por mariscos paralizante y potencialmente letal.

Figura 6-20 Marea roja
La tasa reproductiva explosiva de ciertos dinoflagelados, en las condiciones ambientales idóneas, genera concentraciones tan altas de dinoflagelados que sus cuerpos microscópicos tiñen el agua de mar de rojo o pardo, como en esta bahía mexicana.

Las diatomeas se encierran dentro de paredes vítreas

Las **diatomeas**, unos organismos fotosintetizadores presentes tanto en aguas dulces como saladas, son tan importantes para las redes alimentarias marinas que se les ha llamado "pasturas del mar". Las diatomeas elaboran conchas protectoras de *sílice* (vidrio), algunas de ellas de excepcional belleza (Fig. 6-21). Estas conchas constan de dos mitades, una superior y una inferior, que se acoplan como una caja de pastillas o una caja de Petri. Las paredes vítreas de diatomeas acumuladas a lo largo de millones de años han producido depósitos fósiles de "tierra de diatomeas" que llegan a tener cientos de metros de espesor. Esta sustancia levemente abrasiva se utiliza extensamente en la elaboración de productos como pasta dentífrica y limpiametales.

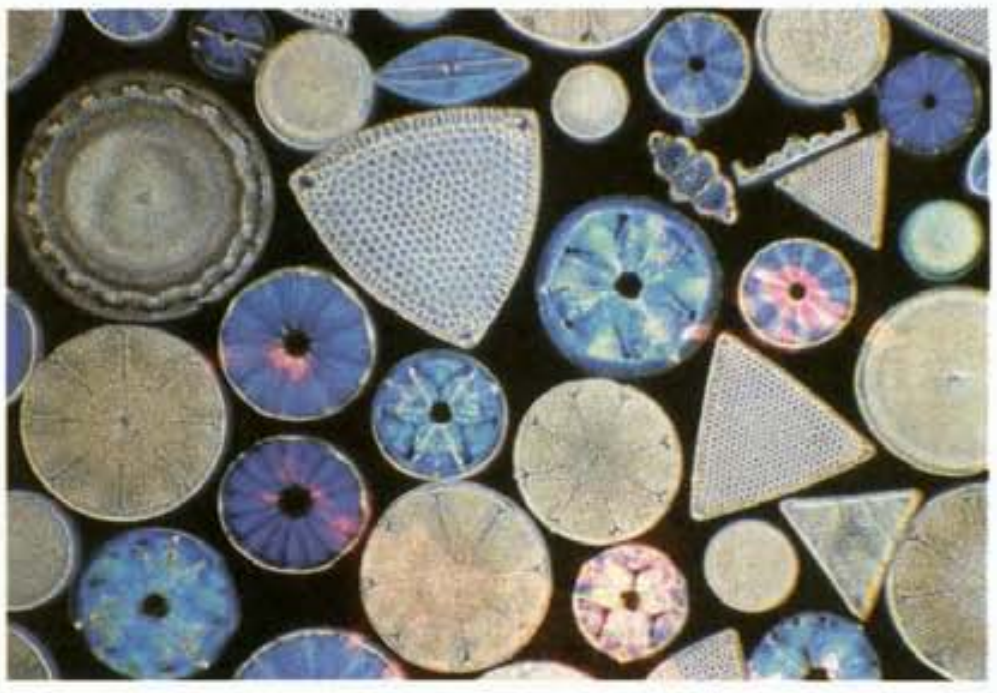


Figura 6-21 Algunas diatomeas representativas
Esta fotomicrografía ilustra la intrincada belleza microscópica y la variedad de las paredes vítreas de las diatomeas.

Los euglenoides carecen de cubierta rígida y nadan por medio de flagelos

Los **euglenoides** habitan principalmente en aguas dulces y deben su nombre al representante mejor conocido del grupo:

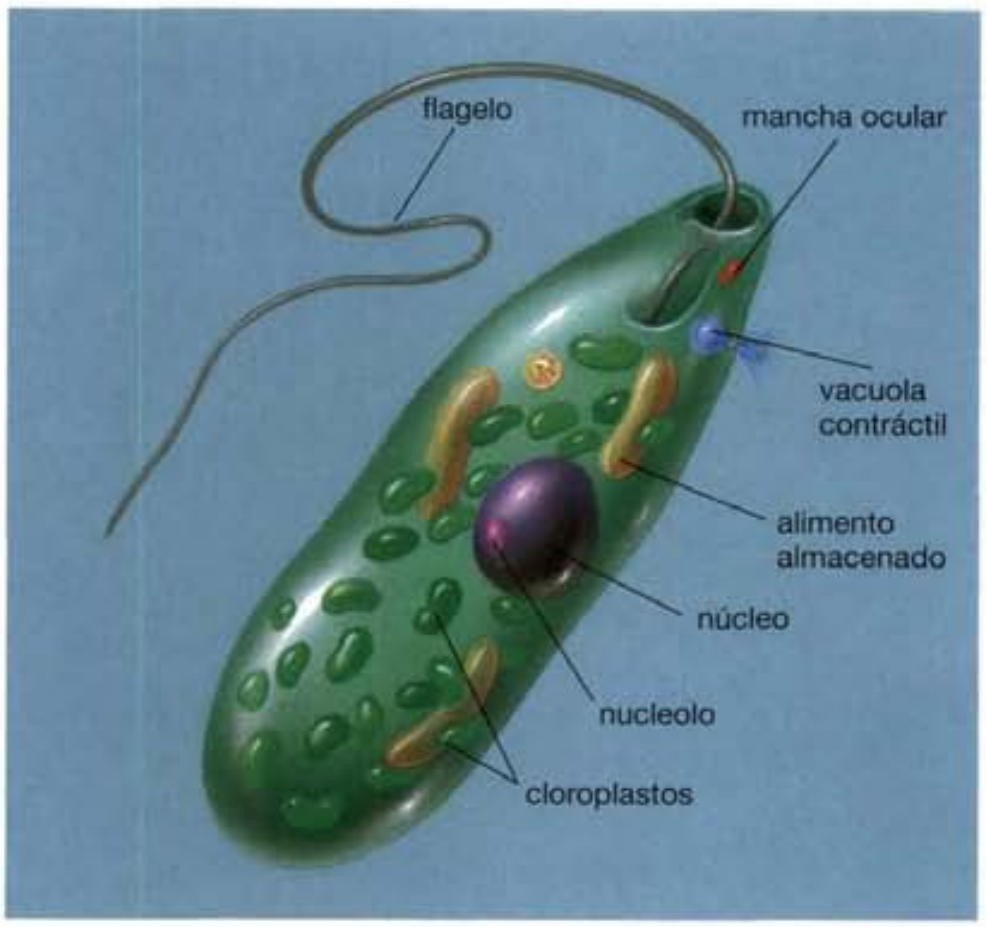


Figura 6-22 *Euglena*, un euglenoide representativo
La compleja célula individual de *Euglena* está repleta de cloroplastos, los cuales desaparecen si se mantiene al protista en la oscuridad.

Euglena (Fig. 6-22), una célula individual compleja que se desplaza agitando sus flagelos en el agua. A diferencia de las diatomeas o los dinoflagelados, los euglenoides carecen de cubierta rígida exterior, por lo que algunos pueden desplazarse sacudiéndose además de agitar el flagelo. Algunos euglenoides poseen además unos organelos simples sensibles a la luz, compuestos de un fotorreceptor, llamado *mancha ocular*, y una mancha adyacente de pigmento. El pigmento da sombra al receptor únicamente cuando la luz incide desde ciertas direcciones, lo que permite al organismo establecer la dirección de la fuente luminosa. Con base en la información que el fotorreceptor proporciona, el flagelo impulsa al protista hacia niveles de luz idóneos para la fotosíntesis.

Las algas rojas habitan principalmente en los océanos tropicales de aguas transparentes

Las algas rojas, cuyo color fluctúa desde un rojo brillante hasta casi negro, deben su color a pigmentos rojos que enmascaran su clorofila verde. Las algas rojas son principalmente marinas y estrictamente multicelulares (Fig. 6-23). Estas algas predominan en las aguas tropicales profundas y transparentes, donde sus pigmentos rojos absorben la luz verde-azulada, profundamente penetrante, y transfieren esta energía lumínica a la clorofila, donde se utiliza en la fotosíntesis.

Ciertas especies de algas rojas depositan carbonato de calcio, que forma piedra caliza en sus tejidos y contribuyen a la formación de arrecifes (véase la figura 6-23). Otras especies se cosechan como alimento en Asia. Las algas rojas también suministran ciertas sustancias gelatinosas que tienen usos comerciales, entre ellas la carragenina, que se utiliza como agente estabilizador en productos como pinturas, cosméticos y helados, y el agar, un sustrato para cultivar colonias de bacterias en el laboratorio. Sin embargo, la importancia principal de estas y otras algas radica en su capacidad fotosintética: la energía que captan y el alimento que sintetizan contribuye al sostenimiento de los heterótrofos de los ecosistemas marinos.

Las algas pardas predominan en las aguas costeras templadas

Las algas pardas aumentan su capacidad de recolección de luz por medio de pigmentos pardoamarillentos que (en combinación con la clorofila verde) producen el color de pardo a verde olivo de estas algas. Al igual que las algas rojas, las algas pardas son marinas casi en su totalidad y estrictamente multicelulares. Este grupo incluye las especies dominantes de "algas marinas" que habitan a lo largo de los litorales rocosos de los océanos templados (más frescos) del mundo, entre ellos las costas orientales y occidentales de Estados Unidos. Las algas pardas viven en hábitats que van desde cercanos a la costa, donde se aferran a las rocas que quedan expuestas al bajar la marea, hasta muy alejados de ella. Varias especies utilizan flotadores llenos de gas para sostener su cuerpo (Fig. 6-24a). Algunos de los quelpos gigantes que se encuentran a lo largo del litoral del Pacífico alcanzan alturas de 100 metros y pueden crecer más de 15 centímetros en un solo día. Con su denso crecimiento y gran altura (Fig. 6-24b), los quelpos forman bosques submarinos y brindan alimento, abrigo y zonas de cría a diversos animales marinos.

Las algas verdes habitan principalmente en estanques y lagos, y probablemente dieron origen a las plantas terrestres

Las algas verdes, un grupo grande y variado de especies, incluye formas tanto multicelulares como unicelulares. Algu-

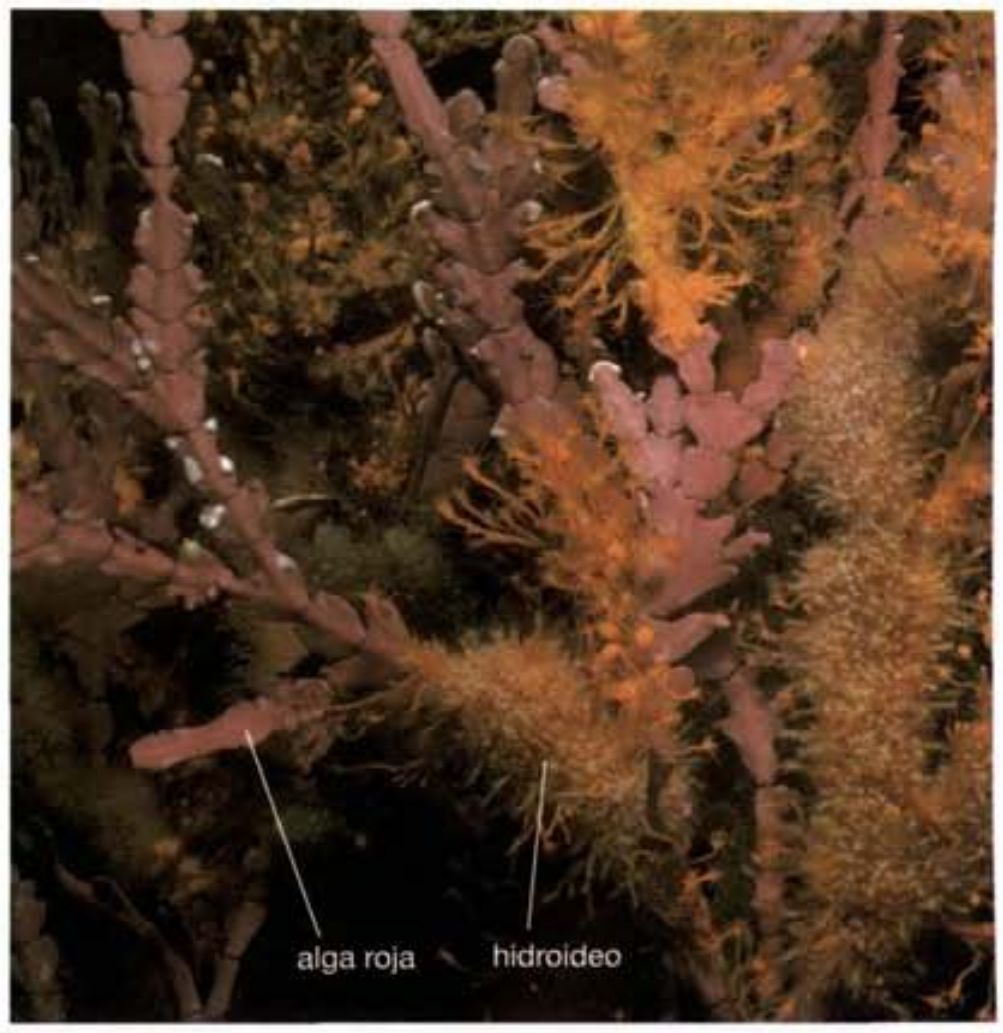


Figura 6-23 Algas rojas
Las algas coralinas rojas del Océano Pacífico, cerca de California, proporcionan puntos de anclaje a los hidroideos de color amarillo brillante (división Cnidaria). Las algas coralinas, que depositan carbonato de calcio en el interior de su cuerpo, contribuyen a formar los arrecifes de coral de las aguas tropicales.

(a)

(b)

Figura 6-24 Diversas algas pardas
(a) El género *Fucus*, que habita cerca de las costas, se muestra aquí expuesto durante la bajamar. Adviértanse las vejigas llenas de gas que proporcionan flotabilidad en el agua. ***(b)*** El quelpo gigante *Macrocystis* forma bosques submarinos cerca de la costa sur de California.

nas algas verdes, como las *Spirogyra*, por ejemplo, forman filamentos delgados a partir de largas cadenas de células (Fig. 6-25). Otras especies de algas verdes forman colonias que contienen grupos de células, interdependientes en alguna medida, que constituyen una estructura intermedia entre las formas unicelulares y multicelulares. Estas colonias fluctúan desde unas pocas células hasta varios miles de ellas, como en las especies de *Volvox*. Casi todas las algas verdes son pequeñas, pero hay algunas especies grandes en el mar. Por ejemplo, el alga verde *Ulva*, o lechuga de mar, tiene un tamaño similar a las hojas de la planta de la que toma su nombre.

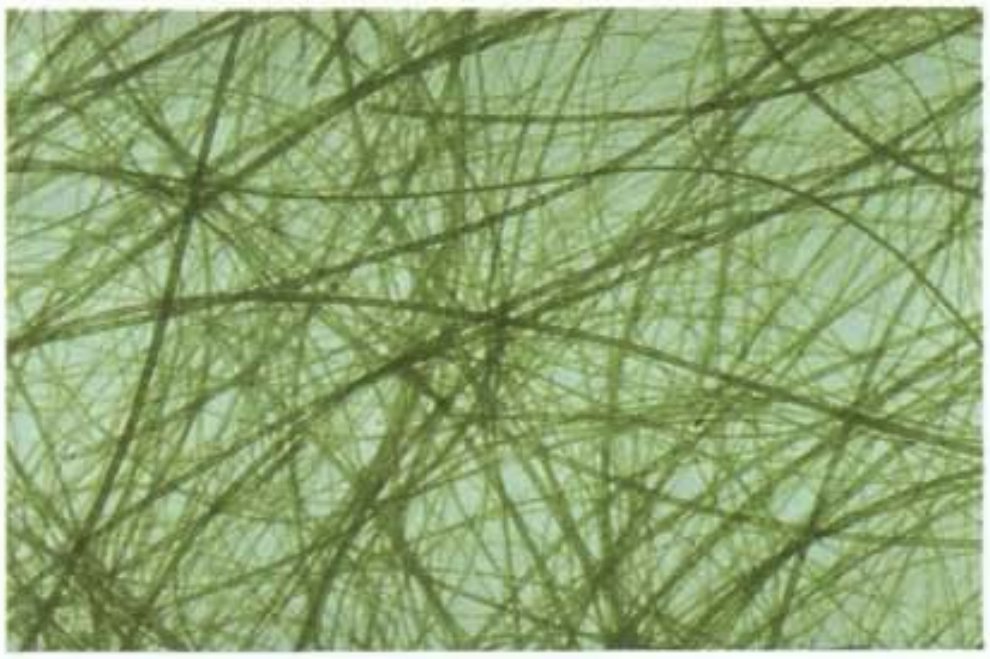


Figura 6-25 Una forma de algas verdes
Spirogyra es un alga verde filamentosa compuesta de filamentos de una sola célula de espesor.

Las algas verdes son especialmente interesantes porque, a diferencia de otros grupos de protistas semejantes a plantas, las algas verdes sí tienen un parentesco cercano con las plantas. Éstas comparten un antepasado común con ciertos tipos de algas verdes, y muchos investigadores piensan que las primeras plantas eran semejantes a las algas verdes multicelulares de nuestros días.

Los protozoarios son protistas parecidos a animales

Los **protozoarios** se describen como semejantes a animales porque se desplazan y obtienen su alimento de otros organismos. Se les clasifica en tres fila principales: (1) los zooflagelados y sarcodinos (amibas), (2) los esporozoarios y (3) los ciliados. Todos son unicelulares, eucarióticos y heterótrofos; difieren en cuanto a medios de locomoción.

Los zooflagelados tienen flagelos

Todos los **zooflagelados** poseen al menos un flagelo, capaz de impulsar el organismo, percibir el ambiente o atrapar alimento. Muchos zooflagelados son de vida libre y habitan en el suelo y el agua; otros son simbióticos y viven dentro de otros organismos en una relación que puede ser mutuamente provechosa o parasitaria. Una forma simbiótica digiere la celulosa y vive en el intestino de las termitas, donde les ayuda a extraer energía de la madera. Un zooflagelado simbiótico más peligroso del género *Trypanosoma* es el causante de la enfermedad del sueño africana, una enfermedad que puede ser mortal (Fig. 6-26). Al igual que muchos otros parásitos, este organismo tiene un complejo ciclo vital, parte del cual transcurre dentro de la mosca tsetsé. Al alimentarse de la sangre de un mamífero, la mosca le transmite el tripanosoma. El parásito se desarrolla entonces en el nuevo huésped (que puede ser un ser humano) y entra en el torrente sanguíneo. Después, puede ser ingerido por otra mosca tsetsé que pica al huésped, con lo cual se inicia un nuevo ciclo de infección.

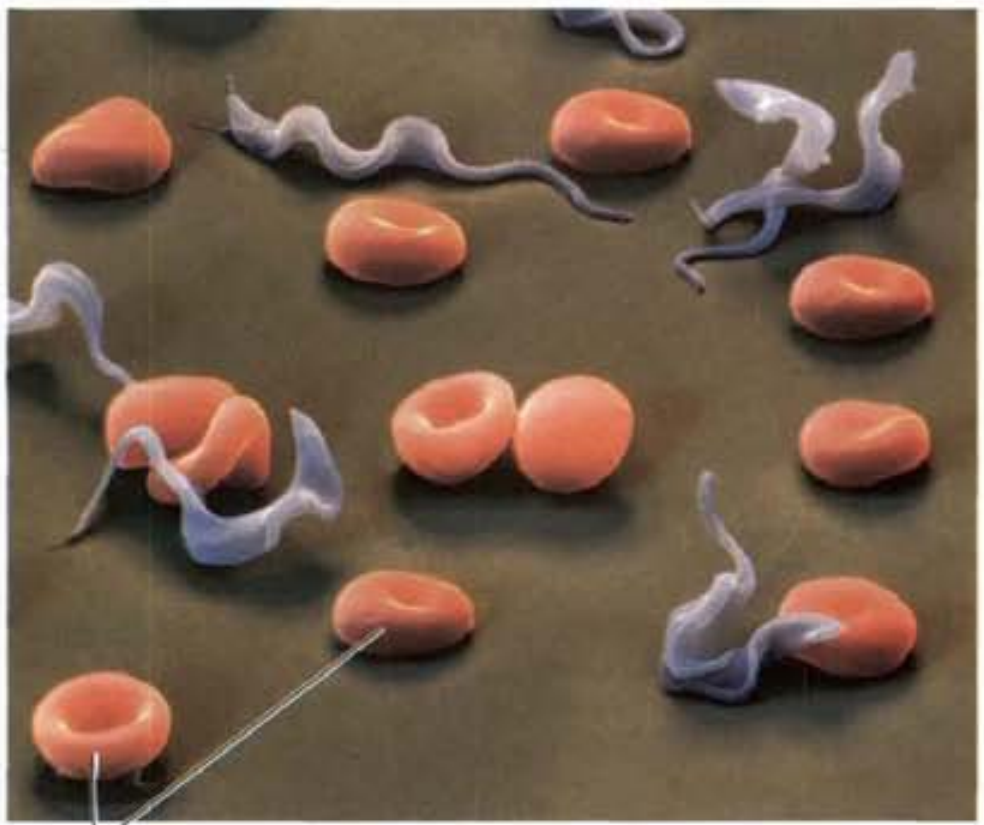


Figura 6-26 Un zooflagelado patógeno
Esta fotomicrografía muestra sangre humana infestada en alto grado con el zooflagelado parásito *Trypanosoma,* con forma de sacacorchos, que produce la enfermedad del sueño africana.

Otro zooflagelado parásito, *Giardia*, constituye un problema cada vez más grande en Estados Unidos, en particular para los excursionistas que beben de arroyos aparentemente puros de la montaña. Los *quistes* (estructuras latentes resistentes) de este flagelado salen en las heces de seres humanos, perros u otros animales infectados (un solo gramo de heces puede contener hasta 300 millones de quistes) y contaminan las corrientes de agua dulce e incluso las represas de las comunidades. Los quistes se desarrollan hasta alcanzar la forma adulta (Fig. 6-27) en el intestino delgado del mamífero huésped. En los seres humanos, las infecciones de *Giardia* causan diarrea grave, deshidratación, náuseas, vómito y calambres. Afortunadamente, estas infecciones se curan con medicamentos y son raros los fallecimientos por infecciones de *Giardia*.

Figura 6-27 *Giardia*, la maldición de los excursionistas
Aquí se muestra, en el intestino delgado humano, un zooflagelado (género *Giardia*) que infecta el agua potable y produce trastornos gastrointestinales.

Los sarcodinos, que incluyen las amibas, se desplazan mediante pseudópodos

Los **sarcodinos** poseen membranas plasmáticas flexibles que pueden extenderse en cualquier dirección para formar pseudópodos que les sirven como medio de locomoción y para englobar alimento (Fig. 6-28). Este grupo incluye las amibas, los heliozoarios, los foraminíferos y los radiolarios.

Las **amibas** son comunes en los lagos y estanques de agua dulce. Muchas amibas son predadoras que acechan y engloban presas, pero algunas especies son parásitas. Una forma parasitaria produce disentería amibiana, una enfermedad frecuente en los climas cálidos. Las amibas causantes de disentería se multiplican en la pared intestinal y desencadenan diarreas graves.

Los **heliozoarios** ("animales del sol"), una forma notable de sarcodinos de agua dulce, se encuentran flotando en las charcas o adheridos mediante pedúnculos a una planta o roca subacuática (Fig. 6-29). Los heliozoarios tienen pseudópodos rígidos con forma de aguja, cada uno de los cuales está sostenido interiormente por un haz de microtúbulos. Algunos heliozoarios se cubren con intrincadas y delicadas conchas de sílice.

Los **foraminíferos** y **radiolarios** son sarcodinos principalmente marinos que también producen hermosas conchas, construidas en su mayor parte de carbonato de calcio (greda; Fig. 6-30a); las de los radiolarios son de sílice (Fig. 6-30b). Estas complejas conchas tienen miles de aberturas, a través de las cuales se extienden los pseudópodos. Las conchas de greda de los foraminíferos, acumuladas a lo largo de millones de años, han creado inmensos depósitos de piedra caliza, como los que forman los famosos acantilados blancos de Dover, en Inglaterra.

Los esporozoarios son parásitos y carecen de medios de locomoción

Todos los **esporozoarios** son parásitos que viven en el interior del cuerpo, y a veces dentro de las células individuales, de sus huéspedes. Deben su nombre a su capacidad para formar esporas infecciosas, es decir, estructuras resistentes que se transmiten de un huésped a otro en los alimentos, el agua, o por la picadura de un insecto infectado. En su forma adulta, los es-

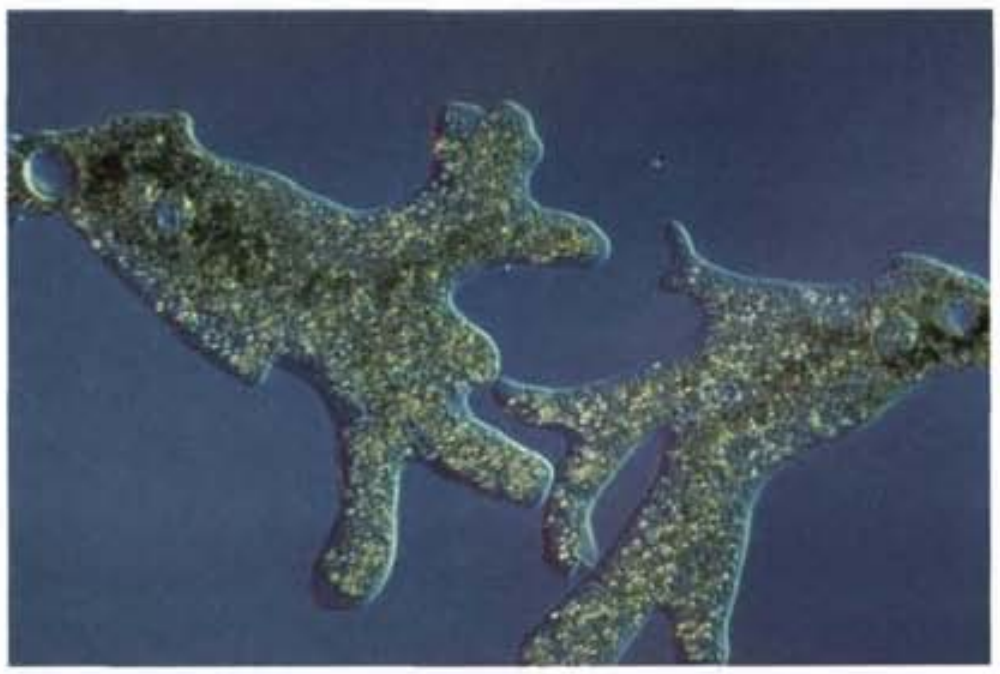


Figura 6-28 La amiba
Las amibas utilizan protuberancias citoplásmicas llamadas *pseudópodos* para desplazarse y capturar presas.

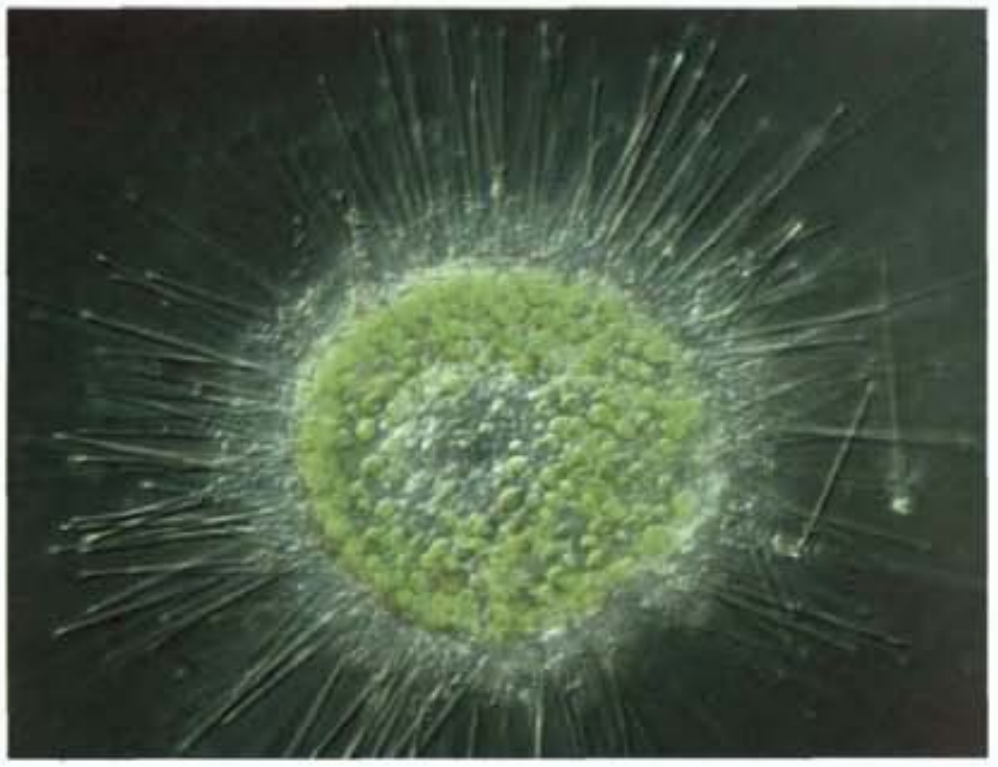


Figura 6-29 Heliozoarios
Los heliozoarios son hermosos sarcodinos de agua dulce; los pseudópodos semejantes a agujas se observan con claridad en este espécimen (género *Acanthocystis*).

porozoarios carecen de medios de locomoción. Muchos de ellos tienen ciclos vitales complejos, característica que es común en los parásitos. Un ejemplo muy conocido es el parásito de la malaria *Plasmodium*. Partes de su ciclo vital transcurren en el estómago, y luego en las glándulas salivales, del mosquito *Anopheles* hembra. Cuando el mosquito pica a un ser humano, transmite el *Plasmodium* a la infortunada víctima. El esporozoario se desarrolla en el hígado y luego entra en la sangre, donde se reproduce rápidamente en los glóbulos rojos. La liberación de gran cantidad de esporas por ruptura de los glóbulos rojos provoca la fiebre recurrente de la malaria. Los mosquitos no infectados adquieren el parásito al alimentarse de la sangre de un enfermo de malaria y lo propagan al picar a otra persona.

Aunque el fármaco cloroquina mata el parásito de la malaria, por desgracia se están propagando rápidamente por toda África, donde esta enfermedad es frecuente, poblaciones de *Plasmodium* resistentes al medicamento. Los programas para erradicar los mosquitos han fracasado porque estos insectos adquieren rápidamente resistencia a los plaguicidas.

Los ciliados, así llamados por sus cilios locomotores, son los protozoarios más complejos

Los **ciliados**, que habitan en aguas dulces o saladas, representan la cima de la complejidad unicelular: poseen muchos organelos especializados, entre ellos los **cilios**, unas excrecencias o filamentos cortos semejantes a pelos, a los que deben su nombre. Los cilios pueden recubrir la célula o bien estar localizados. En el muy conocido género de agua dulce *Paramecium* (Fig. 6-31), la superficie corporal está cubierta en su totalidad de hileras de cilios. Su batir coordinado impulsa la célula a través del agua a una velocidad, récord entre los protistas, de un milímetro por segundo. Aunque es sólo una célula individual, el *Paramecium* responde a su entorno como si tuviese un sistema nervioso bien desarrollado. Al encontrar una sustancia nociva o alguna barrera física, la célula retrocede de inmediato invirtiendo el batir de sus cilios y luego avanza en otra dirección.

Ciertos ciliados, como los *Didinium*, son predadores consumados (Fig. 6-32) que someten a sus presas y las dirigen hacia una abertura parecida a una boca: el *surco oral*. De ahí, el alimento entra en el citoplasma, donde lo envuelve una vacuola alimentaria, que forma un "estómago" temporal. Las enzimas digestivas de la vacuola alimentaria degradan la comida. El excedente de agua se acumula en una vacuola contráctil, que se contrae periódicamente y vacía el líquido hacia el exterior a través de un orificio llamado *poro anal*.

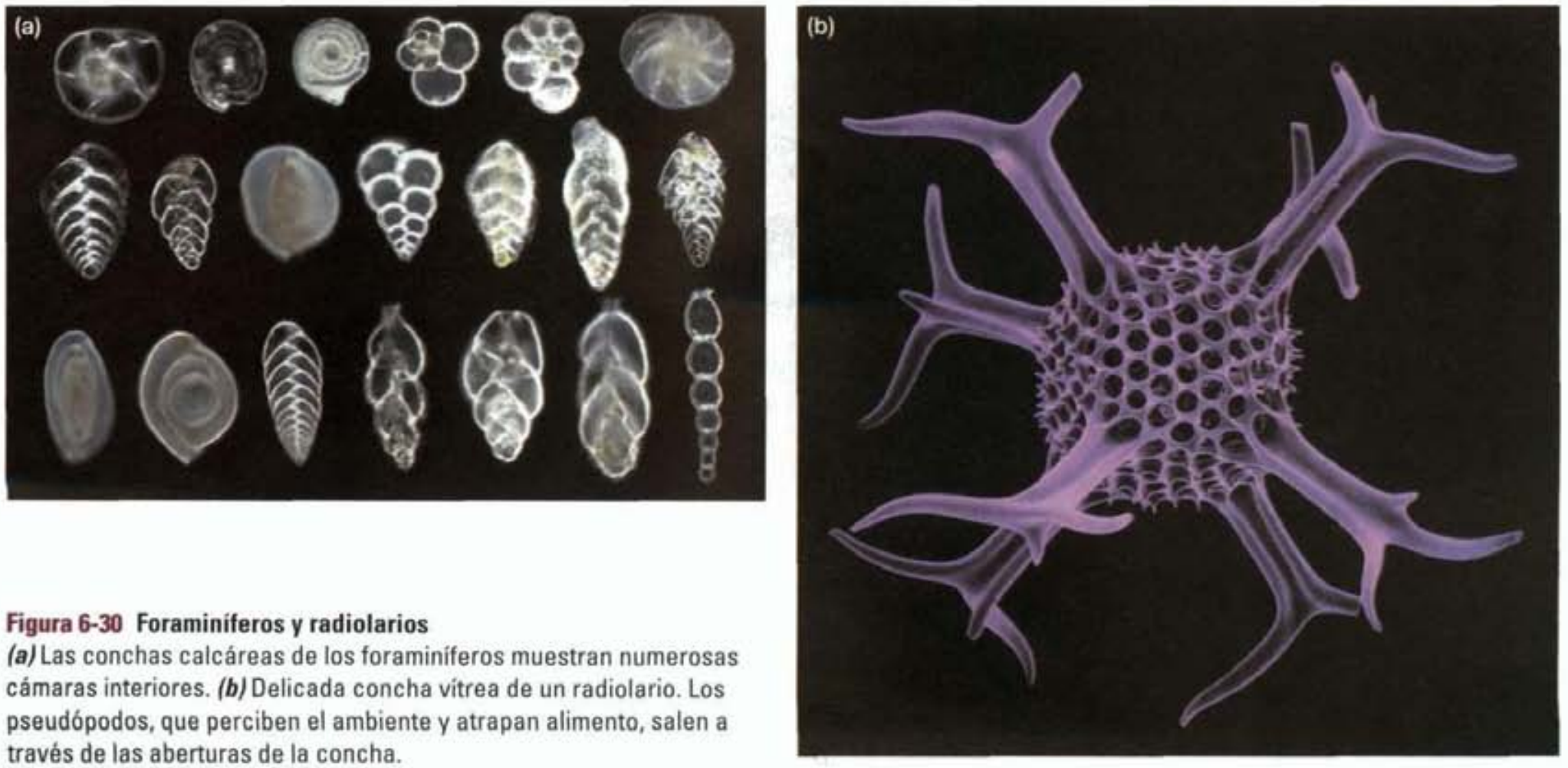


Figura 6-30 Foraminíferos y radiolarios
(a) Las conchas calcáreas de los foraminíferos muestran numerosas cámaras interiores. ***(b)*** Delicada concha vítrea de un radiolario. Los pseudópodos, que perciben el ambiente y atrapan alimento, salen a través de las aberturas de la concha.

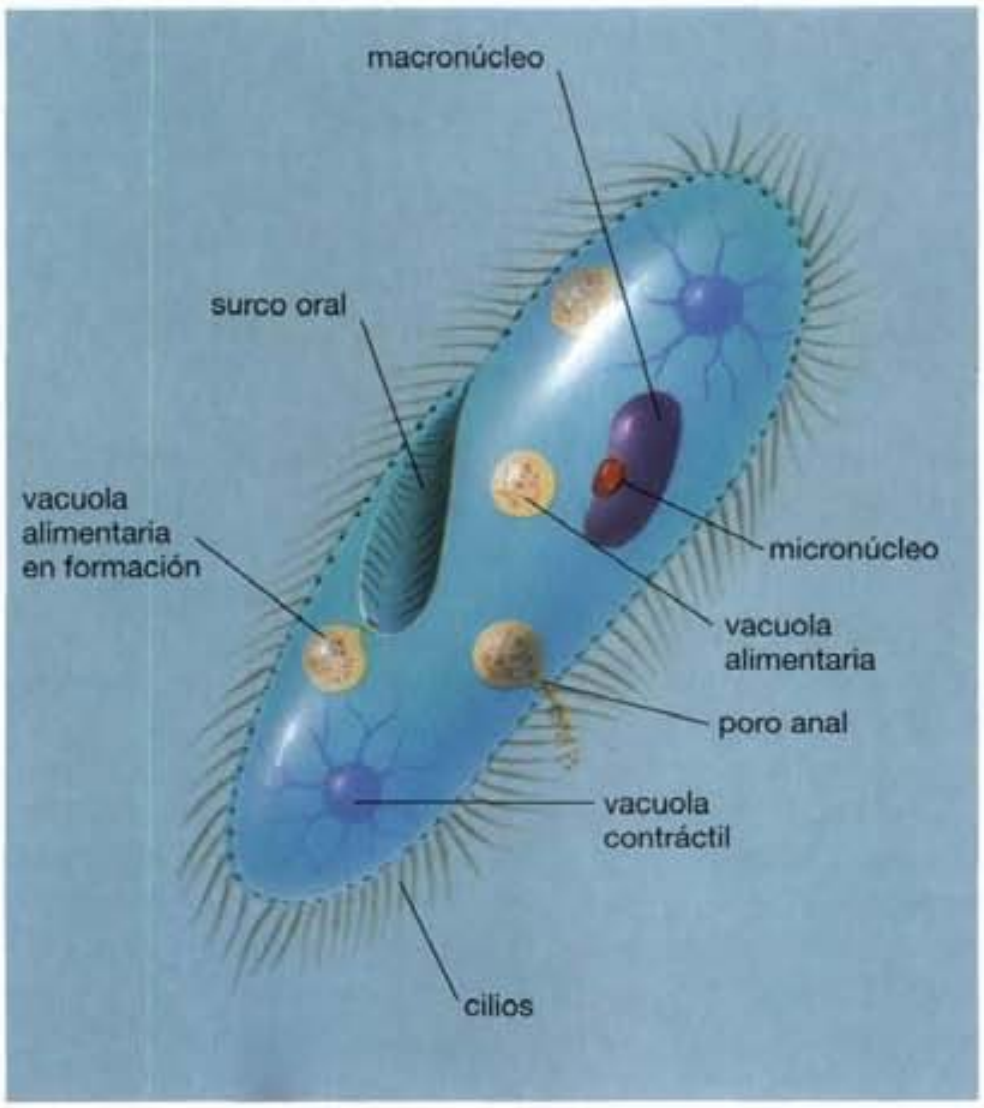


Figura 6-31 Complejidad de los ciliados
El ciliado *Paramecium* ilustra algunos organelos importantes de los ciliados. El surco oral actúa como boca y en su cúspide se forman vacuolas alimentarias, que son sistemas digestivos en miniatura; los desperdicios se expulsan por exocitosis a través de un poro anal. Las vacuolas contráctiles regulan el equilibrio hídrico.

Figura 6-32 Predador microscópico
En esta micrografía electrónica de barrido, el ciliado predador *Didinium* ataca a un *Paramecium*. Adviértase que los cilios del *Didinium* están confinados a dos bandas, en tanto que el *Paramecium* tiene cilios sobre todo el cuerpo. El predador terminará por englobar y consumir su presa. Este drama microscópico podría ocurrir en la punta de un alfiler, con espacio de sobra.

Conexiones evolutivas

Nuestros antepasados unicelulares

Los microbios actuales incluyen organismos que son probablemente muy similares a las especies antiguas que finalmente dieron origen a los complejos organismos multicelulares que son los habitantes más conspicuos de la Tierra moderna. Por ejemplo, la apariencia externa de muchos procariotas modernos es prácticamente imposible de distinguir de la de células fosilizadas de 3500 millones de años de antigüedad. De modo análogo, el metabolismo de los arqueos anaeróbicos termófilos de nuestros días es probablemente similar a los métodos de adquisición de energía que utilizaban los primeros habitantes de la Tierra, mucho tiempo antes de que hubiera oxígeno en la atmósfera. Asimismo, las bacterias púrpuras del azufre y las cianobacterias no son probablemente muy diferentes de los primeros organismos fotosintéticos que aparecieron hace más de 2000 millones de años.

La vida podría consistir exclusivamente en células individuales procarióticas si los protistas, con su diseño eucariótico radical, no hubiesen aparecido en escena hace casi 2000 millones de años. Como vimos al analizar la teoría endosimbiótica en el capítulo 4, las células eucarióticas pudieron haberse originado cuando un procariota, quizá una bacteria capaz de respirar aeróbicamente, asentó sus reales en el interior de un socio y formó la primera "mitocondria". Una fusión diferente, pero igualmente crucial, pudo haber ocurrido cuando una bacteria fotosintética (probablemente parecida a una cianobacteria) se estableció dentro de un socio no fotosintético y se convirtió en el primer "cloroplasto". Se pusieron los cimientos de la multicelularidad con la célula eucariótica, cuya complejidad permitía la especialización de células enteras en funciones específicas dentro de un agregado multicelular. Así pues, los protistas primitivos, por un lado los que absorbían nutrimentos del medio, por otro los que fotosintetizaban, y por otro más los que consumían su alimento en trozos, siguieron casi con certeza vías evolutivas divergentes que condujeron a los tres reinos multicelulares —hongos, plantas y animales— que son el tema de los tres capítulos siguientes.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Agentes de muerte

¿Qué tan real es la amenaza de las armas biológicas? Ciertamente, el gobierno estadounidense la está tomando con gran seriedad. Después que Irak admitiera que durante la Guerra del Golfo de 1991 disponía de misiles con ojivas que contenían ántrax, Estados Unidos puso en marcha un programa (ahora ya avanzado) para inmunizar a todos los miembros de las fuerzas armadas contra el ántrax. El programa de inmunización se concentra en el ántrax, considerado como el agente biológico con más posibilidades de ser utilizado, pero se piensa que muchos otros agentes infecciosos son armas potenciales. Otros candidatos probables: los virus de la viruela y de la fiebre hemorrágica del Ébola y la bacteria de la peste bubónica. Otro motivo de preocupación son los indicios de que ciertos países intentan utilizar la ingeniería genética para "mejorar" patógenos; por ejemplo, agregando genes de resistencia a los antibióticos a la bacteria de la peste bubónica para dificultar el tratamiento de las víctimas de un ataque y aumentar la proporción de decesos.

Quizá aún más aterradora que la idea de que algunos países pudieran verse tentados a utilizar armas biológicas, es la posibilidad de que grupos terroristas tuviesen acceso a ellas. Se necesita poca preparación para cultivar bacterias o virus patógenos y es fácil adquirir los materiales y equipo necesarios. Los Estados Unidos ya experimentaron un incidente de "bioterrorismo": en 1984, los miembros descontentos de un grupo religioso diseminaron bacterias de *Salmonella* en las barras de ensaladas de una pequeña población del estado de Oregón. Más de 700 personas enfermaron a consecuencia de ello, aunque ninguna falleció. Con todo, este incidente demuestra lo simple que sería organizar un ataque biológico. No es difícil imaginar la destrucción que podría provocar un grupo más decidido con un patógeno más peligroso.

Es difícil defender a una población civil contra ataques biológicos. No es fácil detectar un ataque, pues los patógenos mismos son invisibles y pueden transcurrir horas o días hasta la aparición de los síntomas después de un ataque. Pocas personas están vacunadas contra el ántrax o la peste bubónica, o incluso la viruela, y no existen vacunas contra algunas armas potenciales (como el virus del Ébola). El tratamiento mismo de las víctimas después de un ataque podría ser ineficaz. El ántrax inhalado, por ejemplo, casi siempre es mortal porque los antibióticos son eficaces contra él sólo si se administran poco tiempo después de la exposición a las bacterias; para cuando aparecen síntomas reconocibles, por lo regular ya es demasiado tarde para aplicar el tratamiento. En todo caso, la logística del tratamiento de las víctimas de un ataque masivo saturaría probablemente el sistema de salud pública del país. A fin de cuentas, debemos apoyarnos en la política, la diplomacia y la repugnancia generalizada de la humanidad hacia el concepto de la guerra biológica para protegernos contra su aterrador potencial destructivo.

¿Qué tipos de investigación podrían llevarnos a encontrar nuevos métodos para proteger a la humanidad contra la amenaza de las armas biológicas?

Resumen de conceptos clave

Los microorganismos se clasifican en tres dominios: Archaea, Bacteria y Eukarya. Archaea y Bacteria se componen de células eucarióticas pequeñísimas que carecen de organelos como núcleos, mitocondrias y cloroplastos. Eukarya contiene organismos con células eucarióticas que poseen la colección completa de organelos y se asemejan a las células de los organismos multicelulares. Dentro de Eukarya, un conjunto variado de especies unicelulares constituye el reino Protista. Sin las capacidades de fotosíntesis, captación de nitrógeno y descomposición de los procariotas, y sin las actividades fotosintéticas de los protistas, la vida como la conocemos cesaría de existir.

1) ¿Qué son los virus, los viroides y los priones?

Los virus son parásitos compuestos de una capa de proteína que envuelve el material genético. No poseen células y son unicelulares e incapaces de moverse, crecer ni reproducirse fuera de una célula viva. Los virus invaden las células de un huésped específico y utilizan la energía, las enzimas y los ribosomas de la célula huésped para producir más partículas virales, que son liberadas cuando la célula se rompe. Muchos virus son patógenos para los seres humanos, entre ellos los causantes del resfriado y la gripe, el SIDA y ciertas formas de cáncer.

Los viroides son cadenas cortas de RNA que invaden el núcleo de una célula huésped y dirigen la síntesis de más viroides. Hasta la fecha, se sabe que los viroides originan sólo ciertas enfermedades de las plantas.

Los priones han sido relacionados con enfermedades del sistema nervioso, como el kuru, la enfermedad de Creutzfeld-Jakob y el scrapie. Los priones tienen la singular característica de carecer de material genético: se componen exclusivamente de proteína priónica mutante, que actúa como una enzima que cataliza la formación de más priones a partir de proteína priónica normal.

2) ¿Cuáles son los organismos que constituyen los dominios procarióticos Bacteria y Archaea?

Los miembros de los dominios Bacteria y Archaea —las bacterias y los arqueos— son unicelulares y procarióticos. Las bacterias y los arqueos no son parientes cercanos y difieren en varios aspectos fundamentales, por ejemplo, la composición de la pared celular, la secuencia del RNA ribosómico y la estructura lipídica de la membrana. Una pared celular determina las formas características de los procariotas: redonda, de bastón o espiral. Ciertos tipos de bacterias forman esporas que se dispersan extensamente y soportan condiciones ambientales inhóspitas. Los procariotas obtienen energía de diversas formas. Algunos, como las cianobacterias, dependen de la fotosíntesis. Otros son quimiosintéticos, esto es, descomponen moléculas orgánicas para obtener energía. Las formas heterótrofas pueden consumir una amplia variedad de compuestos orgánicos. Muchos son anaeróbicos: pueden obtener energía de la fermentación cuando no hay oxígeno disponible.

Ciertas bacterias son patógenas y causan trastornos como la neumonía, el tétanos, el botulismo y las enfermedades venéreas gonorrea y sífilis. La mayoría de las bacterias, sin embargo, son inocuas para los seres humanos y desempeñan papeles importantes en los ecosistemas naturales. Las bacterias y los arqueos han colonizado prácticamente todos los hábitats del planeta, incluso ambientes calientes, ácidos, muy salados y anaeróbicos. Algunas habitan en el tracto digestivo de organismos más grandes, como las vacas y las ovejas, donde desdoblan la celulosa. Las bacterias nitrificantes enriquecen el suelo y favorecen el crecimiento de las plantas; otras viven de los cadáveres y desperdicios de otros organismos y liberan nutrimentos que son utilizados de nuevo.

3) ¿Cuáles son los organismos que constituyen el reino Protista?

El reino Protista consiste en organismos compuestos de células eucarióticas individuales y sumamente complejas. Se clasifican como semejantes a hongos, semejantes a plantas y semejantes a animales.

Los mohos deslizantes acelulares (plasmodiales) semejantes a hongos forman un plasmodio multinucleado que repta como una amiba e ingiere materia orgánica en descomposición. La sequía o la falta de alimento estimula la formación de un cuerpo fructífero en el que se forman esporas. Los mohos deslizantes celulares existen como células amiboideas independientes. En condiciones adversas, estas células se agregan en respuesta a una señal química y forman un pseudoplasmodio que se diferencia en un cuerpo fructífero formador de esporas.

Las algas semejantes a plantas son importantes organismos fotosintéticos en los ecosistemas marinos y de agua dulce; incluyen los dinoflagelados, las diatomeas, los euglenoides, las algas rojas, las algas pardas y las algas verdes.

Los protozoarios son protistas no fotosintéticos que absorben o ingieren su alimento. Se encuentran ampliamente distribuidos en el suelo y en el agua; algunos de ellos son parásitos. Los protozoarios incluyen los zooflagelados, los sarcodinos amiboideos, los esporozoarios parásitos y los ciliados predadores.

Términos clave

alga *p. 114*
amiba *p. 118*
anaerobio *p. 109*
Archaea *p. 105*
Bacteria *p. 105*
bacteria fijadora de nitrógeno *p. 109*
bacteriófago *p. 100*
capa de material viscoso *p. 105*
cápsula *p. 105*
cianobacteria *p. 108*
ciliado *p. 119*
cilio *p. 119*
conjugación bacteriana *p. 108*
cuerpo fructífero *p. 113*
diatomea *p. 115*
dinoflagelado *p. 114*
endospora *p. 106*
esporozoario *p. 118*
euglenoide *p. 115*
fisión binaria *p. 107*
fitoplancton *p. 114*
flagelo *p. 105*
foraminífero *p. 118*
fototáctico *p. 106*
heliozoario *p. 118*
huésped *p. 100*
kuru *p. 103*
leguminosa *p. 109*
magnetotáctico *p. 106*
metanógeno *p. 109*
moho acuático *p. 113*
moho deslizante acelular *p. 113*
moho deslizante celular *p. 113*
moho deslizante plasmodial *p. 113*
pared celular *p. 105*
patógeno *p. 110*
peptidoglicano *p. 105*
***pili o pilus* (pelo)** *p. 105*
plásmido *p. 108*
plasmodio *p. 113*
prión *p. 103*
Protista *p. 111*
protozoario *p. 117*
pseudoplasmodio *p. 113*
pseudópodo *p. 113*
quimiosintético *p. 109*
quimiotáctico *p. 106*
radiolario *p. 118*
sarcodino *p. 118*
simbiótico *p. 109*
taxis *p. 106*
tinción de Gram *p. 105*
viroide *p. 103*
virus *p. 100*
zooflagelado *p. 117*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *¿Cuál de las aseveraciones siguientes es verdadera?*
   a. Los virus no se replican fuera de una célula huésped
   b. Los priones son proteínas infecciosas
   c. Los viroides carecen de cubierta proteínica
   d. Algunos virus causan cáncer
   e. todas las anteriores
2. *¿Qué estructura se utiliza para transferir material genético entre bacterias?*
   a. flagelo
   b. pilus (pelo)
   c. peptidoglicano
   d. espora
   e. cápsula
3. *Casi todas las bacterias patógenas producen enfermedades*
   a. destruyendo directamente células individuales del huésped
   b. fijando nitrógeno y privando al huésped de este nutrimento
   c. produciendo toxinas que alteran las funciones normales
   d. agotando la provisión de energía del huésped
   e. privando al huésped de oxígeno
4. *Las cianobacterias*
   a. tienen clorofila
   b. son quimiosintéticas
   c. pueden vivir sin oxígeno
   d. son arqueos
   e. todo lo anterior
5. *¿A qué organismos se les llama a veces "pasturas del mar"?*
   a. dinoflagelados
   b. foraminíferos
   c. diatomeas
   d. radiolarios
   e. amibas
6. *¿Cuál de las parejas de organismo y enfermedad siguientes es incorrecta?*
   a. esporozoario: malaria
   b. prión: kuru
   c. bacteria: sífilis
   d. arqueobacteria: gonorrea
   e. virus: SIDA

? Preguntas de repaso

1. Describa la estructura de un virus representativo. ¿Cómo se replican los virus?
2. Enumere las diferencias principales entre los procariotas y los protistas.
3. Describa algunos de los medios por los que las bacterias obtienen energía y nutrimentos.
4. ¿Qué son las bacterias fijadoras de nitrógeno, o bacterias nitrificantes, y qué papel desempeñan en los ecosistemas?
5. ¿Qué es una endospora? ¿Cuál es su función?
6. Describa algunos ejemplos de simbiosis bacteriana.
7. ¿Cuál es la importancia de los dinoflagelados en los ecosistemas marinos? ¿Qué ocurre cuando se reproducen rápidamente?
8. ¿Cuál es el papel ecológico principal de las algas unicelulares?
9. ¿Qué grupo de protozoarios se compone de formas parasitarias en su totalidad?
10. Describa el ciclo vital y la modalidad de transmisión del parásito de la malaria.

Aplicación de conceptos

1. En ciertos países en vías de desarrollo, se pueden adquirir antibióticos sin receta médica. ¿Por qué se hace esto? ¿Qué consecuencias biológicas podría acarrear esta práctica?
2. Antes del descubrimiento de los priones, muchos biólogos (tal vez casi todos) habrían estado de acuerdo con esta afirmación: "es un hecho que no puede existir ningún organismo ni partícula infecciosa carente de ácido nucleico (como DNA o RNA)". ¿Qué lecciones nos enseñan los priones acerca de la Naturaleza, la ciencia y la investigación científica?
3. Las investigaciones recientes indican que el agua oceánica de las proximidades del sur de California se ha calentado de 1 a 1.5°C a lo largo de las últimas cuatro décadas, posiblemente debido al efecto de invernadero. Este calentamiento ha originado indirectamente una disminución del contenido de nutrimentos del agua y, por tanto, una reducción en el número de protistas fotosintéticos como las diatomeas. ¿Cuáles podrían ser los efectos de este calentamiento en la vida de los océanos?
4. Proponga argumentos en favor y en contra de la afirmación "los virus están vivos".
5. La estructura interna de muchos protistas es mucho más compleja que la de las células de los organismos multicelulares. ¿Significa esto que el protista lleva a cabo actividades más complejas que el organismo multicelular? De no ser así, ¿por qué tendría que ser más complicada la célula protista?
6. ¿Por qué sería imposible la vida de los animales multicelulares si no existieran organismos procarióticos ni protistas?

Para mayor información

Cole, L.A. "The Specter of Biological Weapons." *Scientific American*, Diciembre 1996. Valora la probabilidad de una guerra bacteriológica, la política para evitarla, y los agentes biológicos que la hacen posible.

Madigan, M. y Marrs, B. "Extremophiles." *Scientific American*, Abril 1997. Procariotas que medran bajo condiciones extremas, y los usos industriales potenciales de las enzimas que suelen hacerlo.

Prusiner, S. "The Prion Diseases." *Scientific American*, Enero 1995. Una descripción de los priones y la investigación que condujo a su descubrimiento, desde el punto de vista del científico con mayor influencia en el campo.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. e 2. b 3. c 4. a 5. c 6. d

TUTOR MULTIMEDIA

El mundo oculto de los microbios

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Agentes de muerte

Tiempo estimado: 10 minutos

Si bien las armas biológicas no son nuevas, las cepas bacterianas, los mecanismos de envío y las toxinas son ahora mucho más refinados. En este ejercicio estudiaremos las armas biológicas desde una perspectiva biológica, funcional y social. ¿Han sido eficaces las armas biológicas en el pasado? ¿Cuál es la peligrosidad de los diseños actuales y qué se puede hacer para defenderse de ellos?

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 19 y luego Web Investigation para comenzar.

Pese a su gracioso aspecto, el sombrero de la muerte, *Amanita phalloides*, contiene uno de los venenos más letales del mundo.

7 Los hongos

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Tres excursiones

1) ¿Cuáles son las adaptaciones principales de los hongos?

La mayor parte de los hongos tienen cuerpos filamentosos

Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos

La mayor parte de los hongos se reproducen tanto sexual como asexualmente

2) ¿Cómo se clasifican los hongos?

Los quitridiomicetos producen esporas natatorias

Los cigomicetos se reproducen formando cigosporas diploides

Los ascomicetos forman esporas en una funda semejante a un saco, llamada asca

Los basidiomicetos producen estructuras reproductoras con forma de clava llamadas basidios

Los hongos imperfectos son especies en las que no se han observado estructuras sexuales

Algunos hongos forman relaciones simbióticas

3) ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas

Los hongos producen enfermedades humanas

Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía

Los hongos desempeñan un papel ecológico crucial

Conexiones evolutivas: El ingenio de los hongos: Cerdos, escopetas y lazos

Otro vistazo al estudio de caso: Tres excursiones

ESTUDIO DE CASO

Tres excursiones

La semana laboral llegaba a su fin y Anita comentaba sus planes para el fin de semana con sus compañeros Roger y Whitney. Les causó sorpresa el descubrir que cada uno de ellos proyectaba por separado salir a buscar hongos, pero la coincidencia no era demasiado grande, pues la recolección de hongos era una actividad corriente en su pequeño pueblo de Oregón. Después de todo, los húmedos bosques noroccidentales que lo rodeaban ofrecían condiciones ideales de crecimiento para una abundante cosecha de hongos.

El sábado siguiente Anita se levantó temprano, tomó sus canastas de recolección y algunos diarios viejos para envolver sus presas y se dirigió en el auto a su lugar preferido para recolectar hongos. Anita pasó un día muy agradable caminando por las laderas, con su guía de campo en la mano, arrancando hongos comestibles y colocándolos con todo cuidado en su canasta.

Ese mismo día, más tarde, Anita tomó una deliciosa y placentera cena, compuesta casi en su totalidad de miembros del reino Fungi. El plato principal fue un guisado que preparó con el selecto hongo boleto y las cantarelas que ella misma había recolectado. A esta comida silvestre se agregó una rebanada de pan horneado en casa (cuya textura esponjosa se debe a la actividad de la levadura, un tipo de hongo) y un trozo de queso azul (cuyo sabor proviene de un moho, otro tipo de hongo). Para acompañar su banquete de hongos, Anita tomó una copa de vino (fermentado por cortesía de una levadura).

El domingo por la tarde, Anita decidió llamar a Roger y Whitney para comparar notas. Telefoneó primero a Roger y recibió una terrible noticia. Roger estaba en la unidad de cuidados intensivos del hospital, gravemente enfermo y en espera de un trasplante de hígado. Al parecer, Roger había consumido por error algunos especímenes del hongo conocido como sombrero de la muerte, sumamente tóxico, luego de confundirlos con una especie comestible. Profundamente impresionada, Anita llamó a Whitney para darle la mala noticia. Pero Whitney no pudo acudir al teléfono porque estaba en la cárcel del condado, esperando ser juzgada por el delito de posesión de una sustancia regulada de la Lista 1. Whitney había pasado el sábado recolectando hongos, pero en su caso la cosecha se componía de hongos alucinógenos *Psilocybe*, cuya posesión es ilegal en Estados Unidos.

La historia de Anita, Roger y Whitney es imaginaria. Sin embargo, cada uno de sus elementos son muy plausibles, pues los hongos influyen efectivamente en la vida humana en forma de platillos muy refinados, alimentos de todos los días, venenos mortales y drogas que alteran la mente. En cada uno de estos papeles, y en muchos otros, los hongos han desempeñado un papel fascinante en los asuntos humanos. Prosiga con la lectura de este capítulo para saber más acerca de los vulgares, pero a menudo potentes, miembros del reino Fungi. ■

1 ¿Cuáles son las adaptaciones principales de los hongos?

La mayor parte de los hongos tienen cuerpo filamentoso

Cuando se piensa en los hongos, lo más probable es que nos vengan a la mente los champiñones o setas. Las setas, sin embargo, no son sino estructuras reproductoras temporales que se extienden a partir del cuerpo principal de ciertas clases de hongos. El cuerpo de casi todos los hongos es un **micelio** (Fig. 7-1a), que es una masa entretejida de filamentos de una célula de espesor, parecidos a hilos, llamados **hifas** (Fig. 7-1b). Según la especie de que se trate, las hifas consisten en células individuales alargadas con numerosos núcleos, o bien están subdivididas por tabiques llamados **septos** en muchas células, cada una con uno o varios núcleos. Los septos tienen poros que permiten el flujo de citoplasma entre las células para distribuir los nutrimentos. Al igual que las células vegetales, las células micóticas están envueltas en paredes celulares. A diferencia de aquéllas, sin embargo, las paredes celulares micóticas están reforzadas con quitina, la misma sustancia que está presente en el exoesqueleto de los artrópodos (como veremos en el capítulo 9).

Los hongos no pueden desplazarse, pero compensan esta falta de movilidad con filamentos capaces de crecer rápidamente en cualquier dirección dentro de un medio idóneo. El micelio de los hongos penetra rápidamente en el pan viejo o en el queso, debajo de la corteza de los troncos en descomposición o en el suelo. Periódicamente, las hifas crecen juntas y se diferencian para formar estructuras reproductoras que se proyectan encima de la superficie bajo la cual crece el micelio. Estas estructuras, que incluyen las setas, los bejines y los mohos polvosos de los alimentos no refrigerados, representan únicamente una fracción del cuerpo completo de los hongos, pero por lo general son la única parte del hongo que vemos con facilidad.

Los hongos obtienen sus nutrimentos de otros organismos

Al igual que los animales, los hongos son heterótrofos que sobreviven degradando nutrimentos almacenados en el cuerpo o en los desechos de otros organismos. Algunos hongos son **saprobiontes**, es decir, digieren el cuerpo de organismos muertos. Otros son parásitos que se alimentan a costa de organismos vivos y producen enfermedades. Otros más, como los *líquenes* y las *micorrizas*, viven en relación simbiótica con otros organismos. Hay incluso algunos hongos depredadores que atacan a gusanos diminutos del suelo.

A diferencia de los animales, los hongos no ingieren alimento. En cambio, secretan enzimas que digieren moléculas complejas fuera de su cuerpo y las descomponen en subunidades más pequeñas susceptibles de ser absorbidas. Los filamentos de los hongos pueden penetrar profundamente en una fuente de nutrimentos y son del grosor de una célula, por lo que presentan un área superficial enorme a través de la cual secretan enzimas y absorben nutrimentos. Este método para allegarse nutrimentos ha prestado buenos servicios a los hongos. Casi cualquier material biológico puede ser consumido por una u otra especie de hongo, por lo que es muy probable que los hongos encuentren sustento nutritivo a la mano en casi cualquier hábitat terrestre.

La mayor parte de los hongos se reproducen tanto sexual como asexualmente

A diferencia de las plantas y los animales, los hongos no forman embriones. En cambio, los hongos se propagan mediante pequeñísimos y ligeros paquetes reproductores llamados **esporas**, que son extraordinariamente móviles, pese a que en su mayoría carecen de medios de autopropulsión. Las esporas se distribuyen por todas partes montadas sobre el exterior del cuerpo de los animales, como pasajeros dentro del sistema digestivo de animales que las han ingerido, o como vagabundos que flotan en el aire a la deriva, lanzadas por el

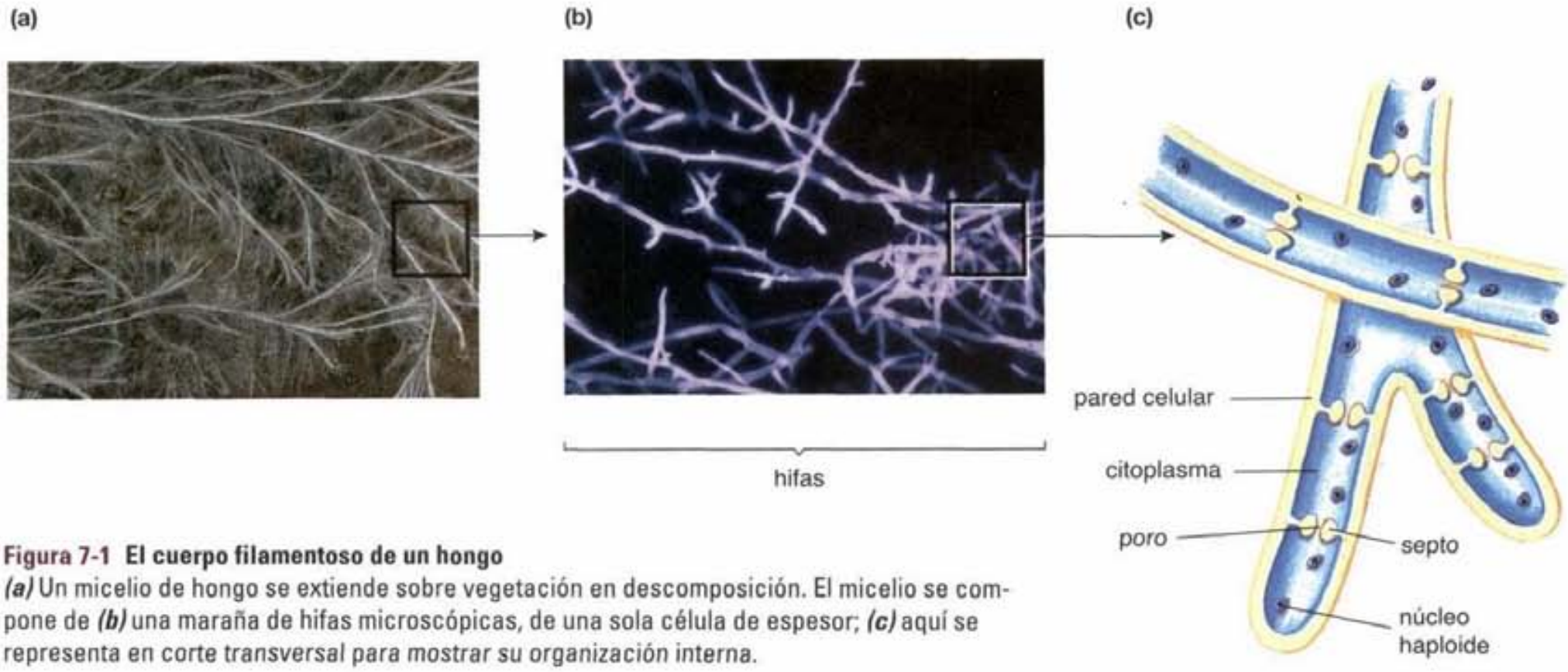


Figura 7-1 El cuerpo filamentoso de un hongo
(a) Un micelio de hongo se extiende sobre vegetación en descomposición. El micelio se compone de ***(b)*** una maraña de hifas microscópicas, de una sola célula de espesor; ***(c)*** aquí se representa en corte transversal para mostrar su organización interna.

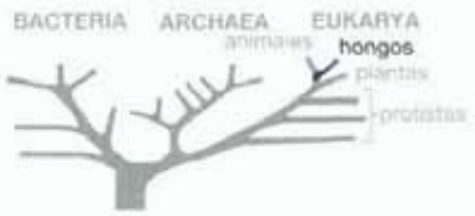
Figura 7-2 Algunos hongos expelen esporas
Un hongo estrella de tierra maduro, al ser alcanzado por una gota de agua, emite una nube de esporas que las corrientes de aire dispersarán.

azar o disparadas a la atmósfera mediante complejas estructuras reproductoras (Fig. 7-2). Asimismo, las esporas suelen producirse en gran número (un solo bejín gigante puede contener hasta 5 billones de esporas sexuales; véase la figura 7-7a). La combinación micótica de una capacidad reproductora prodigiosa y esporas de gran movilidad asegura la ubicuidad de los hongos en los ambientes terrestres y explica el inevitable crecimiento de hongos en todo emparedado no consumido y recipiente de comida sobrante.

En general, los hongos son capaces de reproducirse tanto asexual como sexualmente. En la mayor parte de los casos, la reproducción asexual es la modalidad por defecto en condiciones estables; la reproducción sexual se lleva a cabo principalmente en condiciones de cambio ambiental o tensión. Ambos tipos de reproducción implican ordinariamente la producción de esporas dentro de cuerpos fructíferos especiales que se proyectan por encima del micelio (aunque las esporas asexuales de ciertas especies pueden no estar contenidas en un cuerpo fructífero.)

El cuerpo y las esporas de los hongos son haploides (contienen sólo una copia de cada cromosoma). Se forman estructuras diploides únicamente durante un breve periodo mientras ocurre la parte sexual del ciclo vital de los hongos. Por tanto, un micelio haploide produce esporas asexuales haploides por mitosis. Si una espora asexual se deposita en un lugar favorable, comenzará a dividirse mitóticamente y a desarrollarse hasta formar un nuevo micelio. El resultado de este sencillo ciclo reproductivo es la rápida producción de clones genéticamente idénticos al micelio original.

La reproducción sexual se inicia cuando un filamento de un micelio entra en contacto con un filamento de un segundo micelio que es de un tipo de cepa diferente y compatible (los diferentes tipos de cepa de los hongos son análogos a los diferentes sexos de los animales, salvo que suele haber más de dos tipos de cepa). Si las condiciones son idóneas, las dos hifas pueden fusionarse, de tal modo que los núcleos de dos hifas distintas comparten una célula común. Esta fusión de hifas va seguida (inmediatamente en algunas especies, al cabo de cierto tiempo en otras) de la fusión de los núcleos haploides diferentes para formar un cigoto diploide. A continuación, el cigoto sufre meiosis para formar esporas sexuales haploides. Estas esporas se dispersan, germinan y se dividen por mitosis para formar nuevos micelios haploides. A diferencia de los descendientes clonados de las esporas asexuales, estos cuerpos micóticos producidos sexualmente son genéticamente distintos de ambos progenitores.



2 ¿Cómo se clasifican los hongos?

Aunque se han descrito cerca de 100 000 especies de hongos modernos, los biólogos apenas comienzan a comprender la diversidad de estos organismos: cada año se describen al menos 1000 especies adicionales. Las divisiones de los hongos son las siguientes: Chytridiomycota (quitridiomicetos), Zygomycota (cigomicetos), Ascomycota (hongos con saco) y Basidiomycota (hongos de clava) (Tabla 7-1). Además, las especies que no se clasifican con facilidad se asignan, por comodidad, a un grupo conocido como los *deuteromicetos* (hongos imperfectos).

Los quitridiomicetos producen esporas natatorias

A diferencia de otros tipos de hongos, casi todos los quitridiomicetos viven en el agua. Además, los quitridiomicetos (Fig. 7-3) se distinguen de otros hongos por sus esporas natatorias, que necesitan agua para dispersarse (por lo que incluso los quitridiomicetos terrestres necesitan una película de agua para reproducirse). Una espora de quitridiomiceto se impulsa a través del agua por medio de un único flagelo situado en un extremo de la espora. Ningún otro grupo de hongos tiene flagelos.

Las investigaciones de los sistematistas que estudian los hongos sugieren que los quitridiomicetos constituyen un grupo antiguo que antecede a los demás grupos de hongos modernos y les dio origen. El registro fósil refuerza esta conclusión, pues los hongos fósiles más antiguos conocidos son quitridiomicetos hallados en rocas de más de 600 millones de años de antigüedad. Los hongos ancestrales muy bien pudieron haber sido similares en sus hábitos a los quitridiomicetos acuáticos y marinos de nuestros días, de modo que los hongos (como las plantas y los animales) probablemente tuvieron su origen en un medio acuoso antes de colonizar la tierra.

Casi todas las especies de quitridiomicetos se alimentan de plantas acuáticas muertas u otros desechos en ambientes acuosos, pero algunas especies son parásitos de plantas o animales. Se piensa que uno de estos quitridiomicetos parásitos es una causa importante de la actual mortandad mundial de ranas, que amenaza a muchas especies y, al parecer, ya ha pro-

Tabla 7-1 Divisiones principales de los hongos

Nombre común (filum)	Estructuras reproductoras	Características celulares	Repercusiones en la economía y la salud	Géneros representativos
Quitridiomicetos (Chytridiomycota)	Esporas flageladas	Las paredes celulares contienen quitina; no tienen septos	Contribuyen a la disminución de las poblaciones de ranas	*Batrachochytrium* (hongo patógeno de las ranas)
Cigomicetos (Zygomycota)	Producen cigosporas diploides sexuales	Las paredes celulares contienen quitina; no tienen septos	Causan la pudrición blanda de la fruta y el moho negro del pan	*Rhizopus* (causante del moho negro del pan); *Pilobolus* (hongo del estiércol)
Hongos con saco (Ascomycota)	Forman esporas sexuales en ascas semejantes a sacos	Las paredes celulares contienen quitina; sí tienen septos	Forman mohos en la fruta; dañan los productos textiles; producen la enfermedad del olmo holandés y la plaga del castaño; incluyen las levaduras y las morillas	*Saccharomyces* (levadura); *Ophiostoma* (causante de la enfermedad del olmo holandés)
Hongos de clava (Basidiomycota)	La reproducción sexual comprende la producción de basidiosporas haploides en basidios con forma de clava	Las paredes celulares contienen quitina; sí tienen septos	Producen tizones y royas en los cultivos; incluyen algunas setas comestibles	*Amanita* (seta venenosa) *Polyporus* (hongo de repisa)

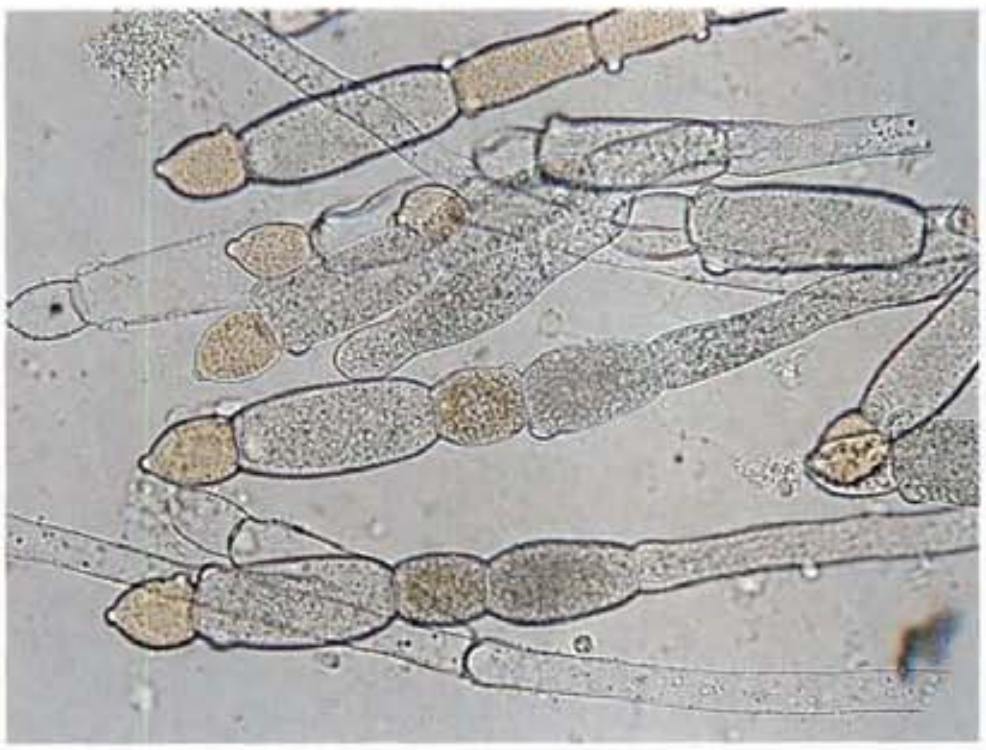


Figura 7-3 Filamentos de quitrido
Estos filamentos son del hongo quítrido *Allomyces* que está en plena reproducción sexual. Las estructuras anaranjadas que son visibles en muchos de los filamentos liberan gametos masculinos; las estructuras transparentes liberan gametos femeninos. Los gametos de los quitridiomicetos son flagelados, y estas estructuras reproductoras natatorias contribuyen a la dispersión de los miembros de este *filum* principalmente acuático.

vocado la extinción de varias de ellas. Nadie sabe con exactitud por qué surgió esta enfermedad micótica como causa importante de muerte de las ranas. Una hipótesis supone que las poblaciones de ranas sometidas a estrés debido a la contaminación y a otros problemas ambientales podrían ser más susceptibles a las infecciones de quitridiomicetos.

Los cigomicetos se reproducen formando cigosporas diploides

Los **cigomicetos** viven por lo general en el suelo o en material vegetal o animal en descomposición. Entre los cigomicetos hay especies que pertenecen al género *Rhizopus*, causantes de las tan conocidas molestias de la pudrición de la fruta y el moho negro del pan. El ciclo vital del moho negro del pan, que se reproduce tanto asexual como sexualmente, se representa en la figura 7-4a. La reproducción asexual de los cigomicetos se inicia con la formación de esporas haploides en unas estructuras negras llamadas **esporangios** (Fig. 7-4b). Estas esporas se dispersan en el aire y, cuando se depositan en un sustrato idóneo (como un trozo de pan, por ejemplo), germinan para formar nuevas hifas haploides.

Si dos hifas de diferentes tipos de cepa de cigomicetos entran en contacto, puede ocurrir una reproducción sexual. Las dos hifas "se aparean sexualmente" y sus núcleos se fusionan para producir **cigosporas** diploides (Fig. 7-4c), unas estructuras resistentes de las que este grupo toma su nombre. Las cigosporas pueden permanecer aletargadas durante largos periodos, hasta que las condiciones ambientales son favorables para su crecimiento. Al igual que las esporas producidas asexualmente, las cigosporas se dispersan y germinan, pero en vez de producir nuevas hifas directamente sufren meiosis. En consecuencia, forman estructuras que contienen esporas haploides, las cuales se transforman en nuevas hifas.

Los ascomicetos forman esporas en una funda semejante a un saco, llamada asca

Los *ascomicetos*, u **hongos con saco**, también se reproducen tanto asexual como sexualmente. Las esporas asexuales de los hongos con saco se producen en la punta de unas hifas especializadas. Durante la reproducción sexual, las esporas se producen mediante una compleja serie de acontecimientos que se inicia con la fusión de hifas de dos tipos de cepa diferentes. Esta secuencia culmina con la formación de **ascas**, unas estructuras semejantes a sacos que contienen varias esporas y dan nombre a este *filum*.

Algunos ascomicetos viven en la vegetación forestal en descomposición y forman ya sea hermosas estructuras reproductoras en forma de taza (Fig. 7-5a) o cuerpos fructíferos

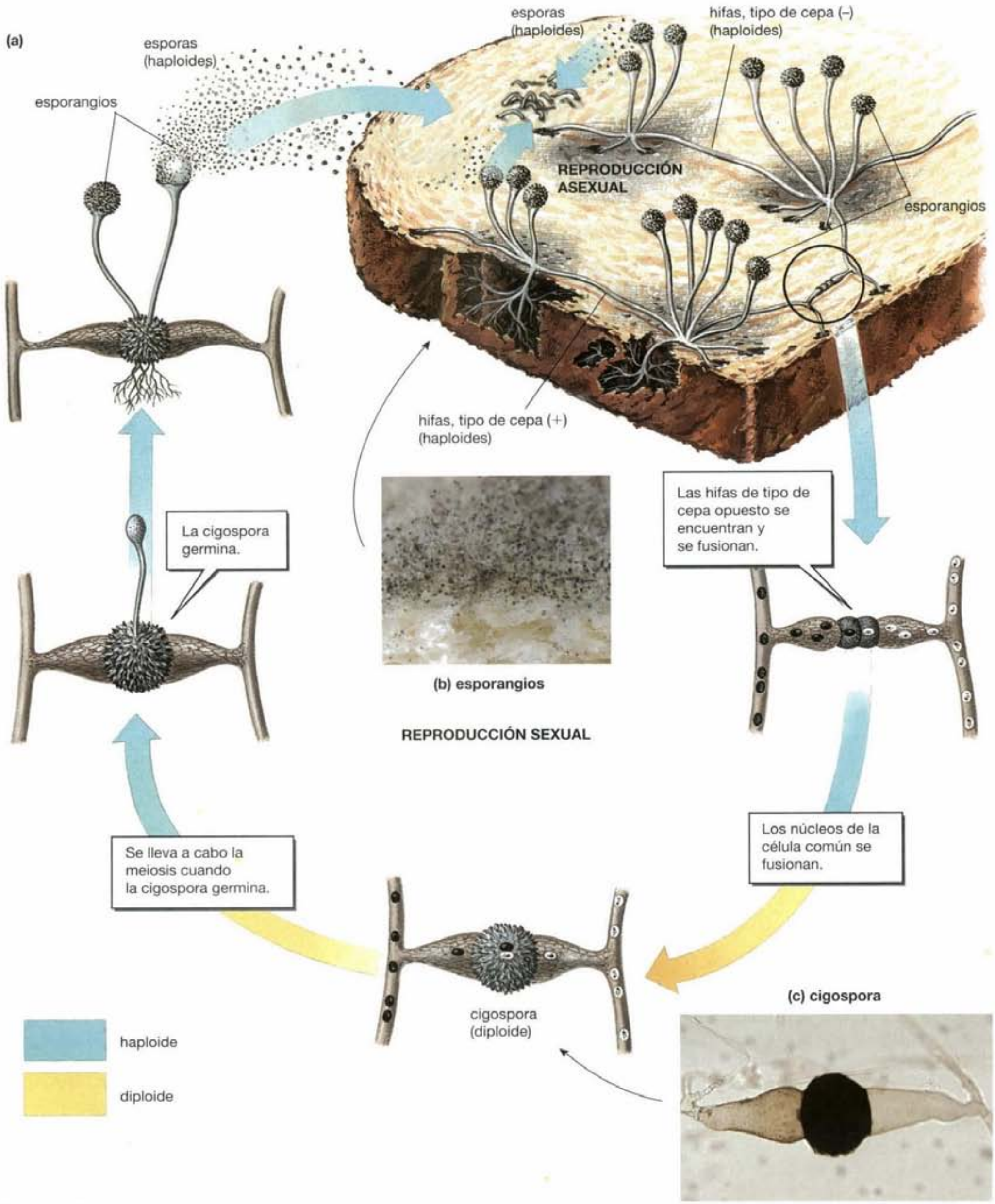


Figura 7-4 Ciclo vital de un cigomiceto

(a) Arriba: Durante la reproducción asexual del moho negro del pan (género *Rhizopus*), las esporas haploides, producidas dentro de ***(b)*** los esporangios, se dispersan y germinan en los alimentos como el pan. Las hifas haploides resultantes pueden completar el ciclo asexual produciendo esporangios y esporas. Abajo: Durante la reproducción sexual, las hifas de diferentes tipos de cepa (designados como + y − en el pan) se ponen en contacto y se fusionan para producir ***(c)*** una cigospora diploide. La cigospora sufre meiosis y germina para producir esporangios. Los esporangios liberan esporas haploides, que germinan y se convierten en hifas capaces de entrar en el ciclo asexual o sexual.

(a)

(b)

Figura 7-5 Diversos ascomicetos
(a) Cuerpo fructífero del hongo con forma de taza de sombrero escarlata. *(b)* La morilla, un manjar comestible. (Consulte a un experto antes de probar cualquier hongo silvestre. ¡Algunos son mortíferos!)

corrugados parecidos a setas y que se llaman *morillas* (Fig. 7-5b). Este *filum* incluye asimismo muchos de los mohos de colores vistosos que atacan los alimentos almacenados y destruyen la fruta, las cosechas de granos y otras plantas. Entre los ascomicetos encontramos además las levaduras (algunos de los pocos hongos unicelulares) y la especie que produce penicilina, el primer antibiótico y todavía un importante medicamento.

Los basidiomicetos producen estructuras reproductoras con forma de clava llamadas basidios

A los *basidiomicetos* se les llama **hongos de clava** porque producen estructuras reproductoras en forma de clava. En general, los miembros de este *filum* se reproducen sexualmente (Fig. 7-6): hifas de diferentes tipos de cepa se fusionan para formar filamentos en los que cada célula contiene dos núcleos, uno de cada progenitor. Los núcleos mismos no se fusionan hasta que se han formado células diploides especializadas, con forma de clava, llamadas **basidios**. Los basidios, a su vez, dan origen a **basidiosporas** reproductoras haploides por meiosis.

La formación de basidios y basidiosporas tiene lugar en cuerpos fructíferos especiales que conocemos como champiñones, bejines (Fig. 7-7a), hongos de repisa (Fig. 7-7b) y falos hediondos (Fig. 7-7c). Estas estructuras reproductoras son en realidad agregados densos de hifas que emergen en condiciones idóneas de un micelio subterráneo de gran tamaño. En la cara inferior de los champiñones o setas hay unas laminillas que parecen hojas y en las que se producen basidios. Las basidiosporas se liberan por miles de millones desde las laminillas de las setas o a través de aberturas de la parte superior de los bejines, y son dispersadas por el viento y el agua.

Si cae en suelo fértil, una basidiospora de seta puede germinar y formar hifas haploides. Estas hifas crecen hacia afuera a partir de la espora original, siguiendo una distribución aproximadamente circular a medida que mueren las hifas más viejas del centro. Periódicamente, el cuerpo subterráneo envía hacia arriba numerosas setas, que surgen en una distribución anular conocida como **anillo de hada** (Fig. 7-8). El diámetro del anillo de hada indica la edad aproximada del hongo: cuanto más grande es el diámetro del anillo, tanto más viejo es el hongo que le da origen. Se estima que algunos anillos tienen 700 años de edad. Los micelios de los basidiomicetos pueden alcanzar edades aún mayores y expandirse sobre áreas enormes. Recientemente, unos investigadores, utilizando el análisis genético, han documentado un micelio que cubre 15 hectáreas del norte de Michigan y tiene una edad estimada de al menos 1500 años. Otro, que se encuentra en las laderas boscosas del monte Adams, en el estado de Washington, abarca 600 hectáreas, aunque "apenas" tiene de 400 a 1000 años de edad.

Los hongos imperfectos son especies en las que no se han observado estructuras sexuales

En muchas especies de hongos, los investigadores nunca han observado reproducción sexual ni las estructuras especiales que son consecuencia de la reproducción sexual. Estas misteriosas especies no se pueden clasificar con facilidad, porque los hongos se clasifican sobre la base de sus estructuras sexuales (esporas flageladas, cigosporas, ascas y basidios). Los sistematistas asignan estas formas inclasificables a un grupo conocido como los *deuteromicetos*, u **hongos imperfectos**. A diferencia de los quitridiomicetos, cigomicetos, ascomicetos y basidiomicetos, los deuteromicetos no forman un grupo evolutivo natural de organismos estrechamente emparentados, vinculados por descendencia a un antepasado común. En cambio, los deuteromicetos son una categoría cómoda, una especie de redil para las especies que no pertenecen a algu-

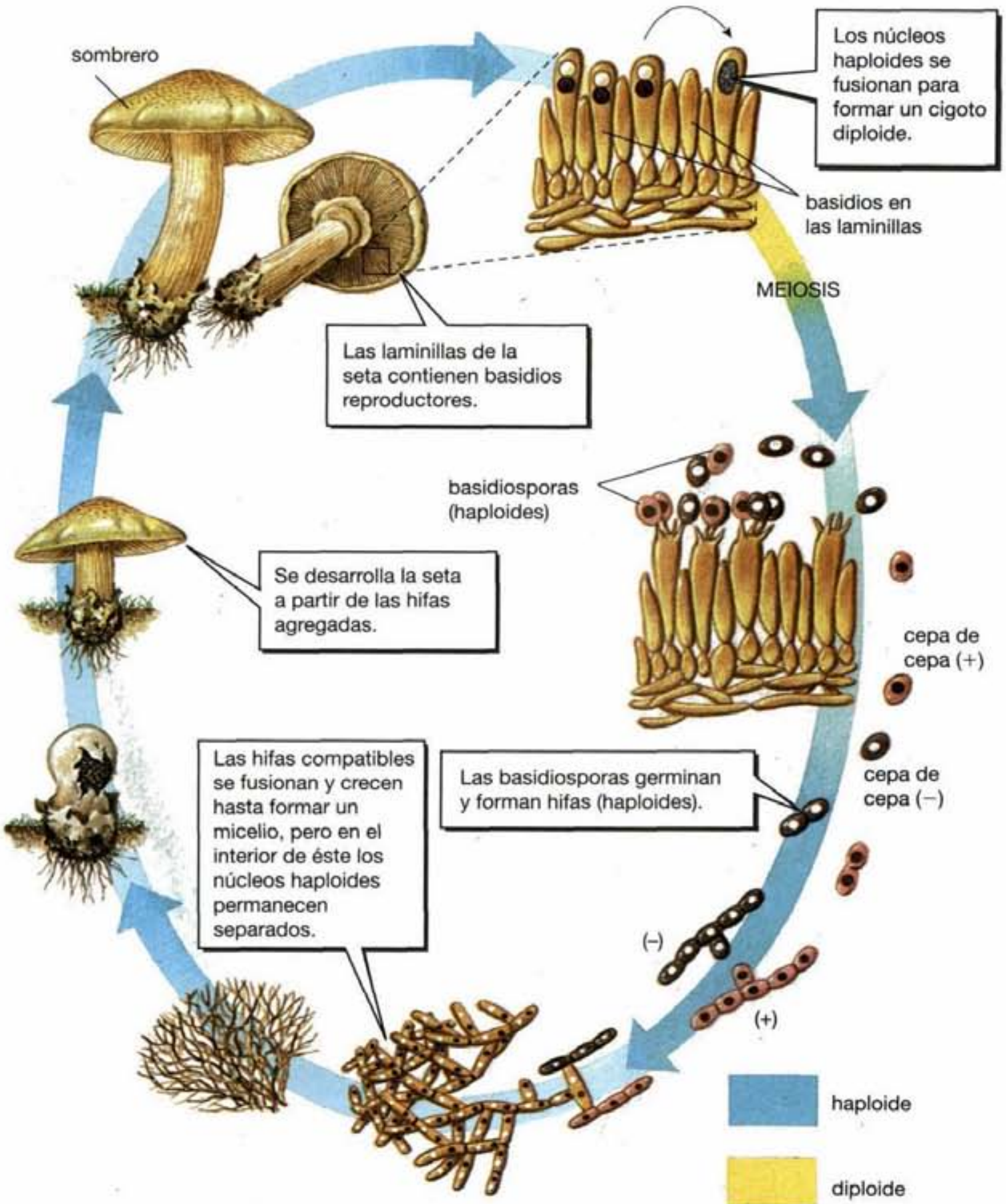


Figura 7-6 Ciclo vital de un basidiomiceto "típico"
La seta (arriba a la izquierda) es una estructura reproductora constituida por un agregado de hifas compuestas de células, cada una de las cuales contiene dos núcleos haploides. Dentro del sombrero, las laminillas con forma de hoja tienen numerosos basidios (arriba a la derecha). Dentro de cada basidio, los dos núcleos haploides se fusionan y producen un cigoto diploide. Después, el cigoto sufre meiosis y forma basidiosporas haploides que se desprenden de los basidios (derecha). Después de ser dispersadas por el viento o el agua, las basidiosporas germinan y forman hifas haploides. Cuando se encuentran hifas de diferentes tipos de cepa, algunas de las células se fusionan. Estas células, cada una con dos núcleos haploides, producen un extenso micelio subterráneo (abajo). En las condiciones apropiadas, partes del micelio se agregan, se hinchan y se diferencian, y brotan del suelo en forma de setas o champiñones, con lo cual se completa el ciclo.

na de las otras *fila* de hongos. Es posible que algunos deuteromicetos carezcan en efecto de una etapa sexual, pero se piensa que la mayoría pertenecen realmente a alguna de las cuatro *fila* principales. De hecho, muchos hongos anteriormente considerados como deuteromicetos han sido asignados al *filum* apropiado luego de observarse su reproducción sexual.

Algunos hongos forman relaciones simbióticas

Los líquenes se componen de hongos que viven con algas o bacterias fotosintéticas

Los **líquenes** son asociaciones **simbióticas** (literalmente "que viven juntos") entre hongos y algas unicelulares o cianobacterias. A veces se describe a los líquenes como hongos que han aprendido jardinería, porque el hongo asociado "cuida" del alga o bacteria fotosintética asociada brindándole abrigo y protección contra las condiciones inclementes. En este ambiente protegido, el miembro fotosintético de la sociedad utiliza energía solar para elaborar azúcares simples, con lo cual produce alimento para sí mismo y también cierto excedente que es consumido por el hongo. De hecho, parece ser que el hongo consume la mayor parte del producto fotosintético (hasta 90% en el caso de ciertas especies), lo que ha llevado a algunos investigadores a concluir que la relación simbiótica en los líquenes es mucho más unilateral de lo que habitualmente se piensa. Esta opinión se ha visto reforzada por el descubrimiento de que, en los líquenes que incluyen algas simbiontes, las hifas micóticas

(a)

(b)

(c)

Figura 7-7 Diversos basidiomicetos
(a) El bejín gigante *Lycopedon giganteum* puede producir hasta 5 billones de esporas. ***(b)*** Los hongos de repisa, del tamaño de platos para postre, son visibles en los árboles. ***(c)*** Las esporas de los falos hediondos están en el exterior del sombrero mucilaginoso que tiene un olor muy desagradable para los seres humanos, pero que atrae a las moscas, las cuales depositan sus huevecillos en el hongo y, sin proponérselo, dispersan las esporas que se adhieren a su cuerpo.

Figura 7-8 Anillo de hada de setas
Las setas surgen de un micelio micótico subterráneo y forman un anillo de hada, que crece hacia afuera a partir de un punto central donde germinó una sola espora, tal vez siglos atrás.

penetran efectivamente las paredes celulares de las algas, de forma muy semejante a las de los hongos que parasitan plantas (Fig. 7-9).

Miles de especies de hongos (principalmente, ascomicetos) forman líquenes (Fig. 7-10), cada una en combinación con un número mucho más reducido de especies de algas o bacterias. Juntos, estos organismos forman unidades tan resistentes y con tan pocas exigencias en materia de nutrimentos, que se cuentan entre los primeros seres vivos en colonizar las islas volcánicas de reciente formación. Los líquenes de brillantes colores han invadido asimismo otros hábitats inhóspitos, desde desiertos hasta el Ártico, y crecen incluso en la roca desnuda. Como es de suponer, en ambientes extremos los líquenes crecen con gran lentitud; así, por ejemplo, las colonias árticas se expanden a razón de 2.5 a 5 centímetros cada 1000 años. Pese a su lento crecimiento, los líquenes persisten durante largos periodos; algunos líquenes del Ártico tienen más de 4000 años.

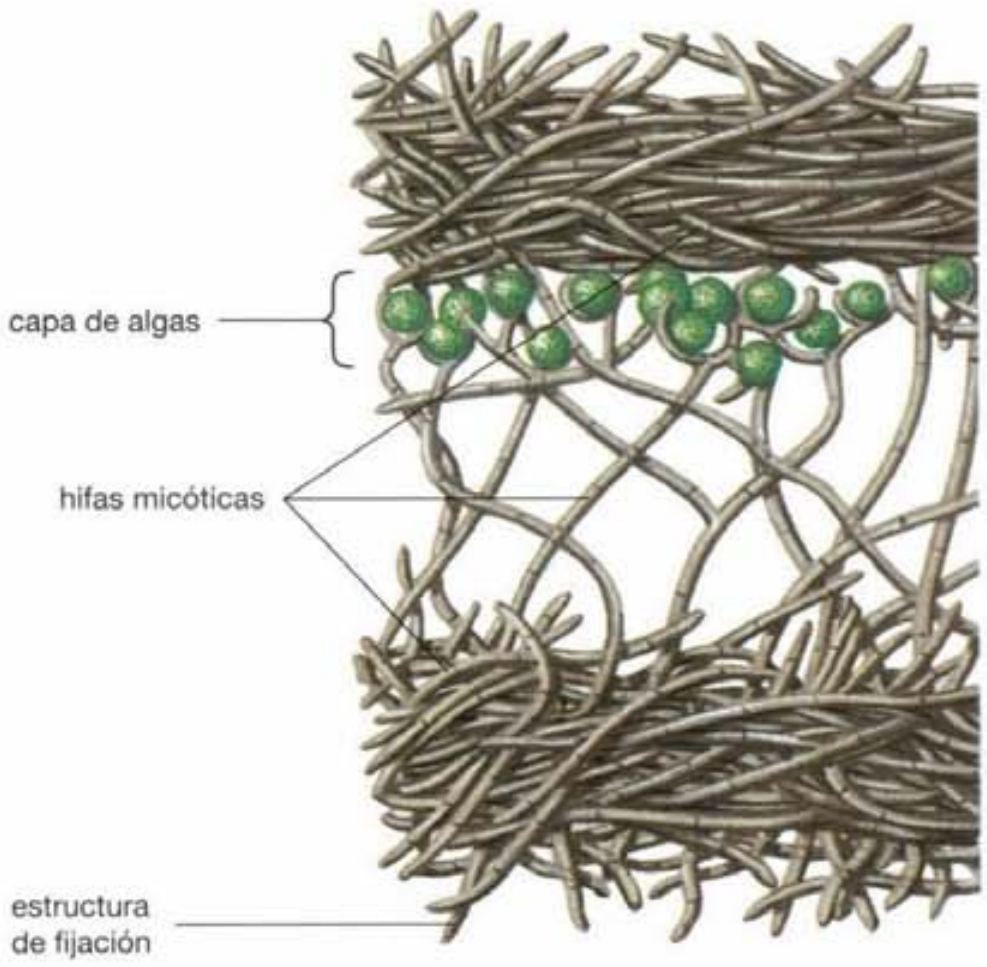


Figura 7-9 El liquen: una asociación simbiótica
La mayor parte de los líquenes tienen una estructura en capas, limitada en la parte superior e inferior por una capa externa de hifas micóticas. Las estructuras de fijación formadas por hifas micóticas emergen de la capa inferior y anclan el liquen a una superficie, como una roca o un árbol. Una capa de algas en la que las algas y los hongos crecen en estrecha asociación reside debajo de la capa superior de hifas.

Las micorrizas son hongos asociados con las raíces de muchas plantas

Las **micorrizas** son importantes asociaciones simbióticas entre hongos y raíces de plantas. Se sabe de más de 5000 especies de hongos micorrícicos (que incluyen representantes de todos los grupos de hongos principales) que crecen en asociación íntima con alrededor de 80% de todas las plantas con raíces, entre ellas la mayor parte de los árboles. Estas asociaciones son provechosas tanto para la planta como para el hongo asociado. Las hifas de los hongos micorrícicos rodean la raíz de la planta y, por lo común, invaden sus células (Fig. 7-11). El hongo digiere y absorbe minerales y nutrimentos orgánicos del suelo, y pasa algunos de ellos directamente a las células de la raíz. El hongo también absorbe agua y la transfiere a la planta, lo que constituye una ventaja en los suelos arenosos secos. A cambio, el azúcar que la planta produce por fotosíntesis pasa de la raíz al hongo. Las plantas que participan en esta singular relación, especialmente las que crecen en suelos pobres, tienden a crecer más y a ser más vigorosas que las que carecen del hongo.

Algunos científicos piensan que las asociaciones micorrícicas pudieron haber sido importantes en la invasión de la tierra por las plantas hace más de 400 millones de años. Una relación de esta índole entre un hongo acuático y un alga verde (antepasada de las plantas terrestres) pudo haber ayudado al alga a adquirir el agua y los nutrimentos minerales que necesitaba para sobrevivir fuera del agua.

3 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

La persona común y corriente piensa poco en los hongos, salvo quizá cuando aprecia ocasionalmente y por un momento el sabor del botón blanco de los champiñones de una pizza. Sin embargo, esta escasa atención es injustificada, pues los hongos desempeñan un importante papel en los asuntos humanos.

Figura 7-10 Diversos líquenes
(a) Un liquen incrustado de vistosos colores, que crece sobre una roca seca, ilustra la tenaz independencia de esta combinación simbiótica de hongo y alga. ***(b)*** Un liquen frondoso crece en una rama de árbol muerta.

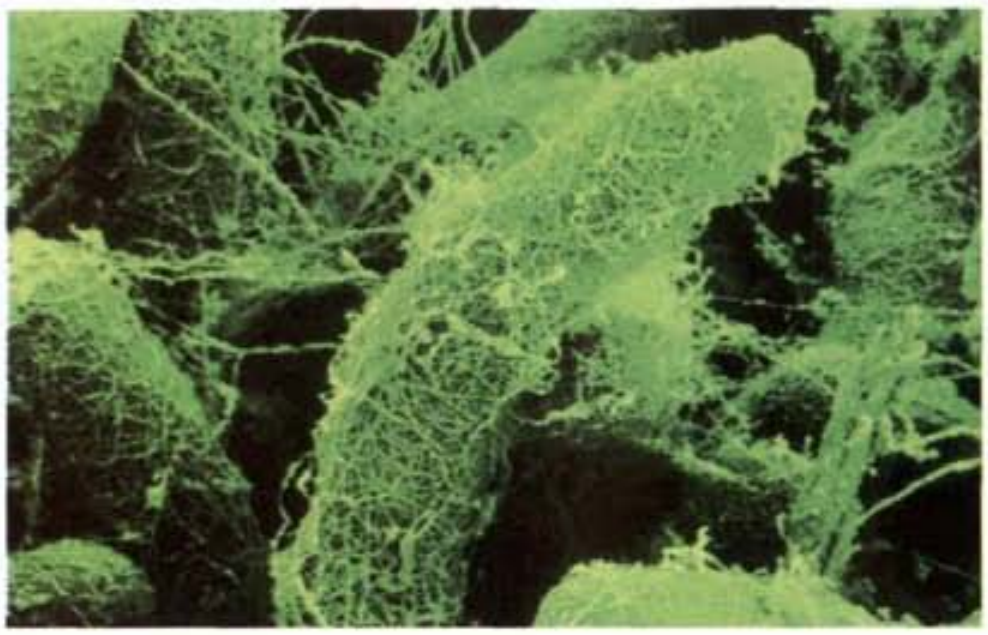


Figura 7-11 Las micorrizas favorecen el crecimiento de las plantas
Hifas de micorrizas entretejidas en torno a la raíz de un álamo temblón. Las plantas crecen mucho mejor en asociación simbiótica con estos hongos, que ayudan a poner los nutrimentos y el agua a disposición de las raíces.

Los hongos atacan plantas que son importantes para las personas

Los hongos son causa de la mayoría de las enfermedades de las plantas y algunas de las plantas que infectan son importantes para los seres humanos. Por ejemplo, los hongos patógenos tienen un efecto devastador en la provisión de alimentos del mundo. Son particularmente nocivas las plagas vegetales de basidiomicetos, que llevan los descriptivos nombres de *royas* y *tizones* y provocan daños por miles de millones de dólares cada año en los cultivos de cereales (Fig. 7-12). Las enfermedades micóticas influyen asimismo en la apariencia de nuestros paisajes. El olmo americano y el castaño americano, dos especies de árboles que hace tiempo sobresalían en los parques, patios y bosques de Estados Unidos, fueron destruidos en escala masiva por los ascomicetos que causan la enfermedad del olmo holandés y la plaga del castaño. Hoy en día, pocos estadounidenses recuerdan las grá-

Figura 7-12 Tizón del maíz
Este basidiomiceto patógeno ocasiona pérdidas por millones de dólares cada año en los cultivos de maíz. No obstante, incluso una plaga como el tizón del maíz tiene sus admiradores. En México, este hongo se conoce con el nombre de *huitlacoche* y es considerado como un exquisito manjar.

ciles formas de los grandes olmos y castaños, pues han desaparecido casi por completo del paisaje.

Los hongos continúan atacando los tejidos vegetales mucho después de haber sido cosechados para uso humano. Para consternación de los propietarios de viviendas, una multitud de especies de hongos atacan la madera y la pudren. Ciertos mohos ascomicetos secretan las enzimas celulasa y proteasa, que causan importantes daños a los productos textiles de algodón y lana, especialmente en los climas húmedos y calurosos donde prosperan los mohos.

Los efectos de los hongos en la agricultura y la silvicultura no son todos negativos, sin embargo. Los hongos parásitos que atacan insectos y otras plagas de artrópodos (Fig. 7-13) pueden ser un importante aliado en el combate contra las plagas, por ejemplo, en la aplicación de fungidas. Los agricultores que desean reducir su dependencia de los plaguicidas químicos caros y tóxicos están usando cada vez más los métodos biológicos para el control de plagas, incluyendo las aplicaciones de fungicidas. Hoy en día se usan hongos patógenos para combatir diversas plagas, como termitas, el gorgojo del arroz, la oruga de librea, los áfidos y los ácaros de los cítricos.

Figura 7-13 Un útil hongo parásito
Aunque algunos hongos parásitos atacan los cultivos, otros sirven a los agricultores para combatir plagas de insectos. Aquí, una especie de *Cordyceps* mató a un saltamontes.

Los hongos producen enfermedades humanas

Como si no bastase con el daño que los hongos hacen a nuestros alimentos y productos forestales, el reino Fungi incluye además especies parásitas que atacan a los seres humanos directamente. Entre las enfermedades micóticas más conocidas están las provocadas por ascomicetos que atacan la piel: pie de atleta, tiña inguinal y tiña de piel lampiña. Estas enfermedades, aunque son desagradables, no ponen en peligro la vida y por lo regular pueden tratarse con ungüentos antimicóticos. Un tratamiento oportuno habitualmente consigue combatir otra enfermedad micótica común: las infecciones vaginales causadas por la levadura *Candida albicans* (Fig. 7-14). Los hongos también infectan los pulmones cuando la víctima inhala esporas de los hongos causantes de enfermedades como la fiebre de los valles y la histoplasmosis. Al igual que otras infecciones por hongos, estas enfermedades, si se diagnostican oportuna y correctamente, se pueden com-

Figura 7-14 La insólita levadura
Las levaduras son unos ascomicetos fuera de lo común, normalmente no filamentosos, que se reproducen casi siempre por gemación. La levadura que aquí se muestra es *Candida*, una causa frecuente de infecciones vaginales.

batir con medicamentos antimicóticos; sin embargo, si no se tratan, pueden llegar a convertirse en infecciones sistémicas graves. El cantante Bob Dylan, por ejemplo, enfermó gravemente de histoplasmosis cuando el hongo infectó su pericardio, esto es, la membrana que envuelve el corazón.

Además de su papel como agentes de enfermedades infecciosas, algunos hongos producen toxinas peligrosas para los seres humanos. De particular interés son las toxinas que producen los hongos que crecen sobre los granos y otros alimentos que han sido almacenados en condiciones de excesiva humedad. Por ejemplo, los mohos del género *Aspergillus* producen unos compuestos cancerígenos conocidos como aflatoxinas. Estos compuestos contaminan diversos alimentos, pero algunos de ellos, como el cacahuate o maní, parecen ser especialmente susceptibles. Desde que se descubrieron las aflatoxinas en la década de 1960, los cultivadores y procesadores de alimentos han ideado métodos para reducir el crecimiento de *Aspergillus* en las cosechas almacenadas, con lo que se ha conseguido reducir considerablemente la cantidad de aflatoxina en la mantequilla de cacahuate que consumimos.

Un hongo productor de toxinas de triste fama es el ascomiceto *Claviceps purpurea*, que infecta las plantas de centeno y provoca una enfermedad conocida como cornezuelo del centeno. Este hongo produce varias toxinas, que afectan a los seres humanos cuando el centeno infectado se muele para convertirlo en harina y luego se consume. Esto sucedió con frecuencia en el norte de Europa durante la Edad Media, con efectos devastadores. En ese tiempo, la intoxicación por cornezuelo era generalmente mortal, pero antes de morir las víctimas experimentaban unos síntomas terribles. Una de las toxinas del cornezuelo es vasoconstrictora, lo que significa que constriñe los vasos sanguíneos y reduce el flujo de sangre. El efecto puede ser tan intenso que se produce gangrena y las extremidades se consumen y se caen en pedazos. Otras toxinas del cornezuelo producen síntomas como sensación quemante, vómito, espasmos convulsivos y alucinaciones vívidas. Hoy en día, las nuevas técnicas agrícolas han permitido eliminar eficazmente la intoxicación por cornezuelo del centeno, pero nos ha quedado un legado en la forma del fármaco alucinógeno LSD, un derivado de un componente de las toxinas del cornezuelo.

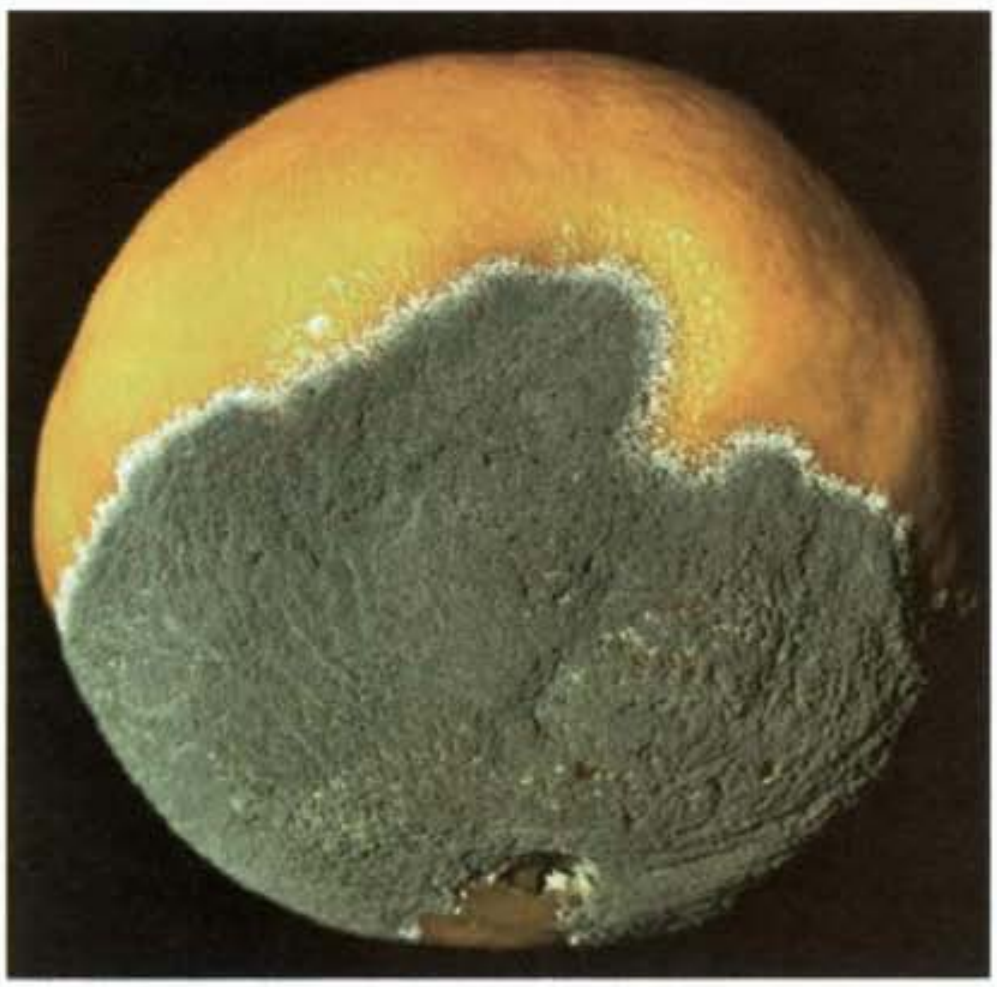


Figura 7-15 *Penicillium*
Penicillium creciendo sobre una naranja. Las estructuras reproductoras, que recubren la superficie del fruto, son visibles; debajo de ellas, las hifas extraen alimento del interior. El antibiótico penicilina se aisló por primera vez de este hongo.

Como hicimos en nuestra reseña de las enfermedades de las plantas, debemos concluir esta sección señalando que los hongos también han tenido repercusiones positivas en la salud humana. La era moderna de los medicamentos antibióticos que salvan vidas se inició con el descubrimiento de la penicilina, que es producida por un moho ascomiceto (Fig. 7-15). La penicilina fue el primer antibiótico, y todavía se utiliza, junto con otros antibióticos derivados de hongos, para combatir enfermedades bacterianas. Otros fármacos importantes también provienen de los hongos, entre ellos la ciclosporina, que se utiliza para suprimir la respuesta inmunitaria durante los trasplantes de órganos para reducir la tendencia del organismo a rechazar el órgano extraño.

Los hongos hacen importantes aportaciones a la gastronomía

Los hongos hacen una importante aportación a la nutrición humana. Los componentes más obvios de esta aportación son los hongos que consumimos directamente: champiñones y setas basidiomicetos tanto silvestres como cultivados, y ascomicetos como las morillas y la rara y apreciada trufa (véase la sección: "Conexiones evolutivas: Ingenio de los hongos: Cerdos, escopetas y lazos"). El papel de los hongos en la cocina, no obstante, tiene asimismo manifestaciones menos visibles. Por ejemplo, algunos de los quesos más famosos del mundo, como el Roquefort, el Camembert, el Stilton y el Gorgonzola, deben sus sabores característicos a los mohos ascomicetos que crecen en ellos mientras maduran. Quizá los contribuyentes micóticos más importantes y omnipresentes a la provisión de alimentos, sin embargo, son los ascomicetos

unicelulares (unas pocas especies son basidiomicetos) conocidos como *levaduras*.

El descubrimiento de que era posible aprovechar las levaduras para dar vida a nuestra experiencia culinaria es sin duda un acontecimiento fundamental en la historia de la humanidad. Entre los numerosos alimentos y bebidas que dependen de las levaduras para su producción se cuentan el pan, el vino y la cerveza, cuyo consumo está tan extendido que es difícil imaginar un mundo sin ellos. Todos ellos deben sus cualidades especiales a la fermentación con levaduras. Se produce una fermentación cuando las levaduras extraen energía del azúcar y, como subproductos del proceso metabólico, emiten dióxido de carbono y alcohol etílico. Así pues, a medida que las levaduras consumen los azúcares de fruta del jugo de uva, éstos son reemplazados por alcohol y el resultado es el vino. Con el tiempo, la creciente concentración de alcohol mata las levaduras y la fermentación termina. Si esto ocurre antes de que se consuma todo el azúcar de uva disponible, el vino será dulce; si el azúcar se agota, el vino será seco.

La cerveza se elabora a partir de cereales (habitualmente cebada), pero las levaduras no son muy buenas para consumir los carbohidratos de que se componen los granos de cereal. Para que las levaduras cumplan su cometido, antes es necesario hacer germinar los granos de cebada (recuérdese que los granos son en realidad semillas). Con la germinación, los carbohidratos se convierten en azúcares, por lo que la cebada germinada constituye una excelente fuente de alimento para las levaduras. Al igual que en el caso del vino, la fermentación convierte los azúcares en alcohol, pero los cerveceros atrapan el dióxido de carbono que se forma al mismo tiempo para dar a la cerveza su característica carbonatación formadora de burbujas.

En la elaboración del pan, el dióxido de carbono es el producto de fermentación cardinal. Las levaduras que se agregan a la masa de pan producen tanto alcohol como dióxido de carbono, pero el alcohol se evapora durante el horneado. En cambio, el dióxido de carbono queda atrapado en la masa, donde forma las burbujas que dan al pan su textura ligera y esponjosa (y nos salva de tener que comer emparedados de galleta toda la vida). Así pues, la próxima vez que disfrute usted de una rebanada de pan francés con queso Camembert y un buen vaso de Chardonnay, o una rebanada de pizza acompañada de una botella muy fría de su cerveza favorita, sería bueno agradecerlo en silencio a las levaduras. Nuestra dieta sería sin duda mucho más sosa sin la ayuda que nos brindan nuestros socios micóticos.

Los hongos desempeñan un papel ecológico crucial

Ninguna relación sobre los hongos estaría completa si no se mencionara su importancia ecológica fundamental. Los hongos son los sepultureros del planeta, que consumen los cadáveres de todos los reinos y devuelven las sustancias de que se componen a los ecosistemas de donde provinieron. Las actividades digestivas extracelulares de muchos hongos ponen en libertad nutrimentos como compuestos de carbono, nitrógeno y fósforo, así como minerales, que las plantas pueden utilizar. Si los hongos y las bacterias desapareciesen de improviso, las consecuencias serían desastrosas. Los nutrimentos permanecerían atrapados en los cuerpos de las plantas y animales muertos, el reciclado de nutrimentos se detendría totalmente, la fertilidad del suelo disminuiría con rapidez y los residuos y desechos orgánicos se acumularían. En pocas palabras, los ecosistemas se derrumbarían.

Conexiones evolutivas

El ingenio de los hongos: Cerdos, escopetas y lazos

La selección natural, ejercida a lo largo de millones de años sobre las diversas formas de hongos, ha producido algunas notables adaptaciones que permiten a los hongos dispersar sus esporas y obtener nutrimentos. Aquí se ponen de relieve tres de estas adaptaciones.

La trufa, rara y sensual

Aunque muchos hongos son apreciados como alimento, ninguno se busca con tanta avidez como la trufa (Fig. 7-16). Las trufas italianas más finas se venden hasta a 3000 dólares el kilogramo. Las trufas son las estructuras que contienen esporas de un ascomiceto que forma una asociación micorrícica con las raíces de los robles. Aunque se desarrolla bajo el suelo, la trufa ha perfeccionado un mecanismo fascinante para inducir a los animales, especialmente el cerdo salvaje, a desenterrarla. La trufa emite una sustancia química muy parecida al atrayente sexual del cerdo. Cuando los cerdos excitados desentierran y devoran la trufa, millones de esporas se dispersan en el aire. Los recolectores de trufas utilizan cerdos con bozal para buscar su presa; ¡un buen cerdo trufero puede oler una trufa del subsuelo a 50 metros de distancia!

El método de la escopeta para dispersar esporas

Si uno se acerca lo suficiente a un montón de estiércol de caballo para escudriñarlo, quizá consiga observar las hermosas y delicadas estructuras reproductoras del cigomiceto *Pilobolus* (Fig. 7-17). No obstante su finura, se trata en realidad de escopetas micóticas. Los bulbos transparentes, rematados con estuches de esporas negros y pegajosos, se extienden a partir de hifas que penetran en el estiércol. Conforme los bulbos

Figura 7-16 La trufa
Las trufas, unos ascomicetos poco comunes (cada uno del tamaño de una pequeña manzana), son un manjar gastronómico.

Figura 7-17 Un cigomiceto explosivo
Las delicadas y translúcidas estructuras reproductoras del cigomiceto *Pilobolus* se vuelan literalmente la cabeza cuando están maduras para dispersar las cápsulas negras con su carga de esporas.

Figura 7-18 Némesis de los nematodos
Arthrobotrys, el estrangulador de nematodos (gusanos redondos), atrapa su presa en una hifa modificada semejante a un lazo corredizo, la cual se hincha cuando algo entra en contacto con la superficie interior del lazo.

maduran, la concentración de azúcar en su interior aumenta y succionan agua por ósmosis. Entretanto, el bulbo comienza a debilitarse inmediatamente por debajo del sombrerillo. De improviso, y como un globo inflado en exceso, el bulbo revienta y lanza su estuche de esporas hasta una altura de un metro.

Las esporas arrastradas por el aire quizá se depositen en algunas hojas de pasto, porque el *Pilobolus* se inclina hacia la luz conforme crece, con lo cual aumenta la probabilidad de que sus esporas se dirijan hacia los pastizales al aire libre. Las esporas que se adhieren al pasto permanecen ahí hasta que las consume un herbívoro, quizá un caballo, al pastar. Más tarde, y a cierta distancia de ahí, el caballo depositará un montón de estiércol fresco con esporas de *Pilobolus* que han pasado intactas a través de su conducto digestivo. Las esporas germinan y las hifas, al crecer, penetran en el estiércol (que es una rica fuente de nutrimentos) y finalmente lanzan nuevos proyectiles para continuar con este ingenioso ciclo.

La némesis de los nematodos

Los *nematodos* (gusanos redondos) microscópicos abundan en los suelos ricos, y los hongos han perfeccionado varias formas fascinantes de hifas para atrapar nematodos que les permiten explotar esta rica fuente de proteína. Ciertos hongos producen vainas pegajosas que se adhieren a los nematodos que pasan y penetran en el cuerpo del gusano mediante hifas, las cuales comienzan entonces a digerir el gusano desde adentro. Una especie lanza una espora microscópica parecida a un arpón hacia los nematodos que pasan; la espora se convierte en un nuevo hongo dentro del gusano. El estrangulador de hongos *Arthrobotrys* produce lazos formados de tres células hifales. Cuando un nematodo entra en el lazo, su contacto con las partes internas del lazo es un estímulo que provoca que las células de éste se hinchen de agua (Fig. 7-18). En una fracción de segundo, el orificio se contrae y atrapa al gusano. Después, las hifas del hongo penetran y se dan un banquete con su presa.

Conservación de la Tierra
El caso de las setas que desaparecen

Los *micólogos*, esto es, los científicos que estudian los hongos, y los cocineros gastrónomos parecen tener poco en común, pero en tiempos recientes los ha unido una preocupación común: las setas europeas están disminuyendo en términos de número, tamaño promedio y diversidad de especies. Aunque el problema se reconoce con más facilidad en Europa, donde la gente recolecta hongos silvestres desde hace siglos, los micólogos estadounidenses también están alarmados, pues también en Estados Unidos podría estar ocurriendo esta disminución. ¿Por qué están desapareciendo los hongos? La recolección excesiva de hongos comestibles no es la causa, porque las formas tóxicas están sufriendo el mismo fenómeno. La pérdida es evidente en todo tipo de bosques maduros, por lo que los cambios en las prácticas de administración de los bosques no podrían ser la causa. El agente más probable es la contaminación del aire, porque la pérdida de hongos es máxima donde el aire presenta los niveles más altos de ozono, azufre y nitrógeno. Aunque los micólogos aún no establecen con precisión cómo daña la contaminación del aire a los hongos, los indicios son claros. En Holanda, por ejemplo, el número promedio de especies de hongos por cada 1000 metros cuadrados ha descendido de 37 a 12 en las últimas décadas. Veinte de las 60 especies estudiadas en Inglaterra están disminuyendo. La preocupación es aún mayor debido al hecho de que los hongos más afectados son aquellos cuyas hifas forman asociaciones micorrícicas con las raíces de los árboles. Los árboles con menos micorrizas tienen menor resistencia a las sequías periódicas o a rachas de frío intenso. Debido a que la contaminación del aire también daña los bosques directamente, la pérdida adicional de las micorrizas podría ser devastadora.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Tres excursiones

Mientras Anita, nuestra intrépida buscadora de hongos, reflexionaba en la suerte de sus colegas Roger (en coma) y Whitney (en la cárcel), comenzó a pensar en la compleja química de los hongos. Desde un punto de vista evolutivo, no está claro por qué los hongos contienen una colección tan variada de moléculas que actúan como medicinas, saborizantes, toxinas y estupefacientes en los seres humanos. Sin embargo, ciertos hongos contienen en efecto sustancias químicas que tienen profundos efectos en la fisiología humana. Los amigos de Anita simplemente se vieron involucrados con algunos ejemplos especialmente potentes.

En los hongos se encuentran algunos de los venenos más letales conocidos por la humanidad. En este sentido, son especialmente dignas de mención ciertas especies del género *Amanita*, que tienen nombres comunes evocadores como "sombrero de la muerte" y "ángel destructor". Estos nombres son apropiados, pues incluso un solo bocado de uno de ellos puede ser letal. Los agentes destructores de los hongos *Amanita* son moléculas que se conocen como *amatoxinas*. Las amatoxinas inhiben la acción de una de las RNA-polimerasas de las células humanas. En consecuencia, no se elabora RNA mensajero, no se sintetizan proteínas y el crecimiento celular se hace muy lento o se interrumpe. El daño más grave se produce en el hígado, donde las toxinas tienden a acumularse y la actividad celular es especialmente intensa. En muchos casos, un trasplante de hígado es el único recurso para salvar a las víctimas de intoxicación con *Amanita*. La mayoría de estas víctimas son niños pequeños y recolectores sin experiencia, como Roger, que cometen errores graves al identificar los hongos.

Algunos recolectores no buscan ingredientes para un platillo gastronómico, sino las propiedades psicoactivas de ciertos hongos. Se encuentran especies que alteran la mente en varios géneros de hongos, pero los que pertenecen al género *Psilocybe* son quizá los de más triste fama. Los hongos *Psilocybe* tienen un largo historial de uso ritual y ceremonial en las culturas indígenas de las Américas, pero hoy en día es ilegal la posesión y venta de estos hongos. Pese a ello, algunas personas persisten en consumirlos, con todo y el riesgo de pasar largos años en prisión.

La potencia de estos hongos se debe a los alcaloides psilocibina y psilocina. Quienes los consumen informan que después de ingerir estos hongos experimentan embriaguez, euforia y alucinaciones intensas. Algunas personas, no se sabe cuántas, recolectan *Psilocybe* para su consumo personal y para obtener una ganancia económica. Como Whitney ya lo sabe ahora, el riesgo de tener problemas con la ley no es puramente teórico; son frecuentes las detenciones en las regiones donde es común encontrar *Psilocybe*.

Las experiencias de Anita, Roger y Whitney ilustran algunas de las recompensas y riesgos de la recolección de hongos. El creciente interés en los alimentos gastronómicos y en las actividades al aire libre, así como los mercados en crecimiento de los hongos silvestres (tanto legales como ilegales), han hecho aumentar el número de recolectores en los bosques y campos. En consecuencia, cabe esperar más comidas fuera de lo común, trasplantes de hígado de emergencia y detenciones relacionadas con hongos.

Los hongos parecen especialmente propensos a elaborar compuestos de mucho sabor, tóxicos o que alteran la mente. ¿Qué aspectos de la vida de los hongos podrían explicar la abundancia de estos compuestos?

Resumen de conceptos clave

1 ¿Cuáles son las adaptaciones principales de los hongos?

Los cuerpos micóticos se componen en general de hifas filamentosas, que son multicelulares o multinucleadas y forman grandes redes entretejidas llamadas micelios. Los núcleos de los hongos son por lo general haploides. Una pared celular de quitina envuelve las células micóticas.

Todos los hongos son heterótrofos, ya sea parásitos o saprobiontes; secretan enzimas digestivas afuera de su cuerpo y absorben los nutrimentos que se liberan.

Los hongos se reproducen de formas variadas y complejas. La reproducción asexual se lleva a cabo ya sea por fragmentación del micelio o por formación de esporas asexuales. Las esporas sexuales se forman una vez que los núcleos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide, que sufre meiosis para formar esporas sexuales haploides. Las esporas, tanto asexuales como sexuales, producen micelios haploides por mitosis.

2 ¿Cómo se clasifican los hongos?

Los fila principales de los hongos, así como sus características, se resumen en la tabla 7-1. Un liquen es una asociación simbiótica entre un hongo y algas o cianobacterias. Esta combinación autosuficiente puede colonizar rocas desnudas. Las micorrizas son asociaciones entre hongos y las raíces de casi todas las plantas vasculares. El hongo obtiene sus nutrimentos fotosintéticos de las raíces de la planta y, a cambio, lleva agua y nutrimentos del suelo circundante al interior de la raíz.

3 ¿Cómo afectan los hongos a los seres humanos?

La mayor parte de las enfermedades de las plantas se deben a hongos parásitos. Algunos hongos parásitos ayudan a combatir las plagas de insectos. Otros producen enfermedades humanas, como la tiña, el pie de atleta y las infecciones vaginales ordinarias. Algunos hongos producen toxinas que pueden dañar a los humanos. Pese a ello, los hongos confieren variedad a las opciones alimentarias humanas y la fermentación con hongos permite elaborar vino, cerveza y pan.

Los hongos son agentes de descomposición sumamente importantes en los ecosistemas. Sus cuerpos filamentosos penetran en los suelos ricos y en el material orgánico en descomposición y liberan nutrimentos por digestión extracelular.

Términos clave

anillo de hada *p. 130*
asca *p. 128*
basidio *p. 130*
basidiospora *p. 130*
cigomiceto *p. 128*
cigospora *p. 128*
espora *p. 126*
esporangio *p. 128*
hifa *p. 126*
hongo con saco *p. 128*
hongo de clava *p. 130*
hongo imperfecto *p. 130*
liquen *p. 131*
micelio *p. 126*
micorriza *p. 133*
saprobionte *p. 126*
septo *p. 126*
simbiótico *p. 131*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *No existen hongos*
   a. depredadores
   b. fotosintéticos
   c. descomponedores
   d. parásitos
   e. simbióticos
2. *¿Con qué órgano de la planta interactúan las micorrizas?*
   a. raíces
   b. hojas
   c. tallos
   d. frutos
   e. todas las partes de la planta
3. *¿Qué término se refiere a la masa de hebras que forma el cuerpo de casi todos los hongos?*
   a. hifa
   b. micelio
   c. esporangios
   d. asca
   e. basidio
4. *¿Cuál de las parejas siguientes es incorrecta?*
   a. pudrición de la fruta: cigomicetos
   b. hongo comestible: hongo de clava
   c. moho negro del pan: hongo con saco
   d. hongo de repisa: hongo de clava
   e. levadura: hongo con saco
5. *¿Cuál de las aseveraciones siguientes es aplicable tanto a los hongos como a los animales?*
   a. Ambos fotosintetizan
   b. Ambos forman embriones
   c. Interactúan para formar líquenes
   d. Ambos fijan nitrógeno
   e. Ambos son heterótrofos
6. *¿Cuál de las estructuras siguientes esperaría usted encontrar en el hongo del tizón del maíz?*
   a. ascosporas
   b. basidiosporas
   c. ascas
   d. cigosporas
   e. anillos de hada

? Preguntas de repaso

1. Describa la estructura del cuerpo micótico. ¿En qué difieren las células micóticas de la mayor parte de las células vegetales y animales?
2. ¿Qué parte del cuerpo micótico está representada por las setas, los bejines y otras estructuras similares? ¿Por qué sobresalen del suelo estas estructuras?
3. ¿Cuáles son dos enfermedades de las plantas, causadas por hongos parásitos, que han tenido enormes repercusiones en los bosques de Estados Unidos? ¿A qué *fila* pertenecen estos hongos?
4. Cite algunos hongos que atacan los cultivos. ¿A qué *filum* pertenece cada uno?
5. Describa la reproducción asexual de los hongos.
6. ¿Cuál es el ingrediente estructural principal de la pared celular de los hongos?
7. Enumere los principales *fila* de los hongos, describa la característica de la que cada una toma su nombre y cite un ejemplo de cada una.
8. Describa la formación de un anillo de hada en setas. ¿Por qué existe una relación entre el diámetro y la edad del anillo?
9. Describa dos asociaciones simbióticas entre hongos y organismos de otros reinos. En cada caso, explique el efecto de estas asociaciones en cada uno de los socios.

Aplicación de conceptos

1. En Estados Unidos, la enfermedad del olmo holandés se debe a un organismo *exótico*, es decir, un organismo (en este caso un hongo) introducido desde otra parte del mundo. ¿Qué daño ha producido esta introducción? ¿Qué otras plagas de hongos pertenecen a esta categoría? ¿Por qué es grande la probabilidad de que un hongo parásito sea transportado fuera de su hábitat natural? ¿Qué pueden hacer los gobiernos para limitar esta importación?
2. El descubrimiento de la penicilina revolucionó el tratamiento de las enfermedades bacterianas. Sin embargo, hoy en día rara vez se prescribe penicilina. ¿A qué se debe esto? SUGERENCIA: Consulte el capítulo 2.

3. El descubrimiento de la penicilina fue el resultado de una observación fortuita de un microbiólogo muy observador: Alexander Fleming. ¿Cómo haría usted una búsqueda sistemática de nuevos antibióticos producidos por hongos? ¿Dónde buscaría esos hongos?
4. Los restos fósiles indican que existían asociaciones micorrícicas entre hongos y raíces vegetales hacia finales de la era paleozoica, cuando se inició la invasión de la tierra por las plantas. Este dato sugiere un vínculo importante entre las micorrizas y la exitosa invasión de la tierra por las plantas. ¿Por qué fueron importantes las micorrizas en la colonización de hábitats terrestres por las plantas?
5. Los textos de biología general de la década de 1960 incluían a los hongos en el reino vegetal. ¿Por qué los biólogos ya no consideran a los hongos como miembros legítimos del reino vegetal?
6. ¿Qué consecuencias ecológicas se producirían si los seres humanos, mediante un nuevo y letal fungicida, destruyesen todos los hongos del planeta?

Para mayor información

Angier, N. "A Stupid Cell with All the Answers." *Discover*, noviembre de 1986. Descripción fascinante de los usos de las levaduras en la biología molecular, con bellas ilustraciones.

Barron, G. "Jekyll-Hyde Mushrooms." *Natural History*, marzo de 1992. Los hongos asumen diversas formas; unos absorben material vegetal en descomposición y otros se alimentan de gusanos microscópicos.

Dix, N.J. y Webster, J., *Fungal Ecology*. Londres: Chapman & Hall, 1995. Una exposición más bien técnica, pero comprensible y de fácil lectura, de la diversidad de los hongos; se concentra en los papeles que los hongos desempeñan en las diferentes comunidades ecológicas.

Hudler, G.W. *Magical Mushrooms, Mischievous Molds*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1998. Interesante tratamiento de los hongos, con especial atención a su importancia en los asuntos humanos.

Kiester, E. "Prophets of Gloom." *Discover*, noviembre de 1991. Los líquenes sirven como indicadores de la calidad del aire y aportan indicios del deterioro de las condiciones ambientales.

Radetsky, P. "The Yeast Within." *Discover*, marzo de 1994. Describe la recién descubierta facultad de las levaduras de formar filamentos, así como las posibles aplicaciones de este hecho en el estudio de las levaduras causantes de infecciones vaginales.

Schaechter, E. *In the Company of Mushrooms*. Cambridge: Harvard University Press, 1997. Accesible descripción del mundo de los hongos, escrita en un estilo cálido y personal.

Strobel, G.A. y Lanier, G.N., "Dutch Elm Disease." *Scientific American*, agosto de 1981. Descripción del ciclo vital de este hongo parásito y de las técnicas que limitan su diseminación.

Vogel, S. "Taming the Wild Morel." *Discover*, mayo de 1988. Describe las investigaciones que han permitido cultivar estos raros manjares en el laboratorio.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. b 2. a 3. b 4. c 5. c 6. b

TUTOR MULTIMEDIA
Los hongos

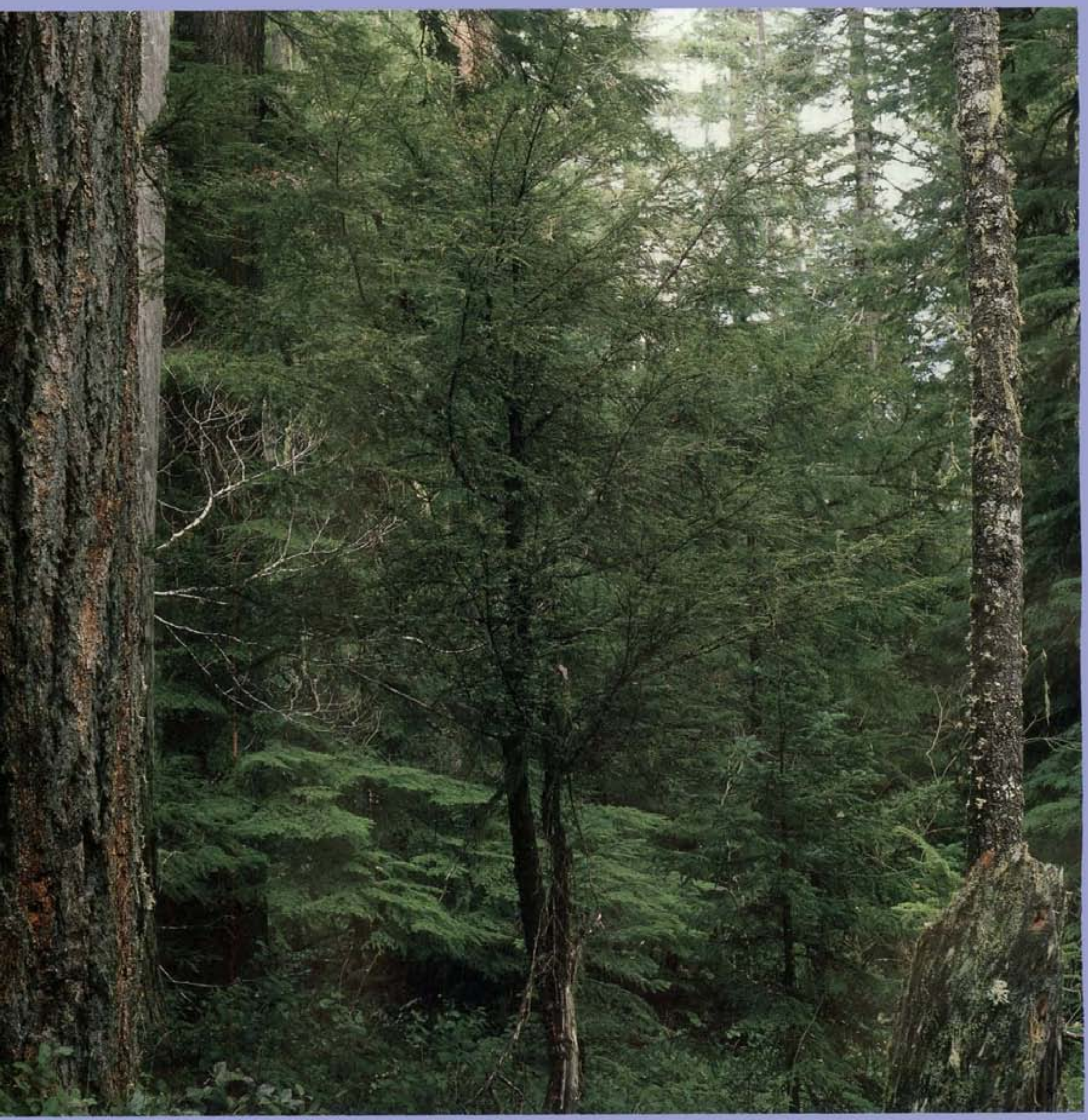
Investigaciones en la red

Estudio de caso: Tres excursiones

Tiempo estimado: 5 minutos

Los hongos silvestres pueden ser deliciosos, debilitantes o mortíferos. ¿Es posible recolectarlos sin peligro? En este ejercicio se examinan con más detenimiento los peligros y dificultades de la búsqueda de hongos.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 20 y luego Web Investigation para comenzar.



La corteza del tejo del Pacífico es fuente de un potente medicamento contra el cáncer. Las plantas guardan muchos tesoros medicinales de este tipo, aún sin descubrir en su mayoría.

8 El reino vegetal

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: En busca de tesoros medicinales

1) ¿Cuáles son las características principales de las plantas?

Las plantas tienen una generación esporofítica y una generación gametofítica

2) ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas?

Las algas verdes dieron origen a las plantas terrestres

3) ¿Cómo invadieron las plantas la tierra y cómo proliferaron en ella?

El cuerpo de las plantas se hizo más complejo cuando éstas transitaron evolutivamente del agua a la tierra seca

La invasión de la tierra requería protección y un medio de dispersión de las células sexuales y de las plantas en desarrollo

Las hepáticas y los musgos están adaptados a los ambientes húmedos

Las plantas vasculares, o traqueofitas, tienen vasos conductores que también proporcionan sostén

Las plantas vasculares sin semilla comprenden los licopodios, las colas de caballo y los helechos

Las plantas con semilla dominan la tierra con ayuda de dos adaptaciones importantes: El polen y las semillas

Otro vistazo al estudio de caso: En busca de tesoros medicinales

ESTUDIO DE CASO

En busca de tesoros medicinales

Cuando a Vicki M. se le diagnosticó cáncer en los ovarios, su primera reacción fue de estupor, seguida de desaliento. El diagnóstico parecía una sentencia de muerte. Sin embargo, luego de que sus médicos le dieran más información acerca del padecimiento, Vicki comenzó a sentir más optimismo. Los regímenes de tratamiento mejorados han aumentado para los pacientes la probabilidad de sobrevivir a la enfermedad, y Vicki, cuyo tumor fue identificado en un etapa temprana de su desarrollo, era buena candidata para un tratamiento enérgico. Su tratamiento tendría múltiples facetas y un componente clave sería el fármaco supresor de tumores Taxol, especialmente eficaz contra el cáncer ovárico.

Al igual que muchos otros medicamentos importantes, el Taxol es un regalo de la naturaleza. Este potente fármaco no fue elaborado en un laboratorio de investigación, sino que está presente de modo natural en la corteza del tejo americano (*Taxus brevifolia*). Desde su aprobación en Estados Unidos por la FDA en 1992, el Taxol ha contribuido a aliviar el sufrimiento de miles de personas con cánceres ováricos y de otros tipos y se ha convertido en un titán farmacéutico que hoy genera más de mil millones de dólares en ventas anuales.

El éxito médico y financiero del Taxol y de otros medicamentos de origen vegetal sirve de inspiración para la continua búsqueda de otros tesoros que, a no dudarlo, permanecen ocultos en las plantas. Esta búsqueda de riquezas biológicas se conoce también como bioprospección. Con millones de dólares por ganar y millones de vidas humanas por salvar, se podría pensar que los bosques del planeta tendrían que estar repletos de ejércitos de bioprospectores llenando bolsas de muestras con hojas, raíces y cortezas. Sin embargo, la bioprospección está todavía por llegar a ser la importante y lucrativa actividad que muchos observadores predijeron. ¿Cuál ha sido el obstáculo?

Uno de los problemas es que el éxito en la prospección tiende a crear una intensa demanda de las especies que producen medicamentos valiosos, y es posible que las poblaciones vegetales existentes no consigan satisfacer la demanda. Por ejemplo, de un tejo americano de 100 años de edad se obtiene tan sólo una dosis de Taxol, por lo que la satisfacción de la demanda del fármaco pondría al tejo en peligro de extinción. Por añadidura, la recolección generalizada de tejos inflige un daño considerable a los bosques del Pacífico de gran antigüedad donde se encuentra el tejo.

¿Podemos encontrar la forma de cosechar los beneficios de la bioprospección sin sacrificar los ecosistemas mismos que necesitaremos para la bioprospección futura? Regresaremos a esta cuestión después de explorar el "reino verde", cuyos tesoros químicos tientan a la profesión médica y a la industria farmacéutica. ■

1 ¿Cuáles son las características principales de las plantas?

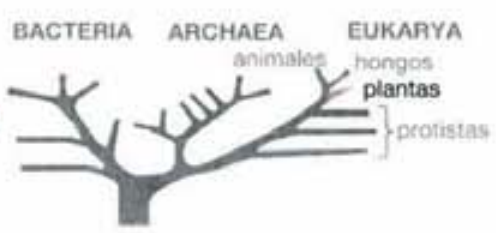
Las plantas son multicelulares y utilizan la fotosíntesis para transformar agua y dióxido de carbono en azúcares. Ni la multicelularidad ni la capacidad de fotosintetizar son exclusivas de las plantas, pero la presencia simultánea de esos rasgos es muy rara fuera del reino vegetal. Sin embargo, la característica más distintiva de las plantas es su ciclo reproductivo.

Las plantas tienen una generación esporofítica y una generación gametofítica

El ciclo vital de las plantas se caracteriza por la **alternancia de generaciones** (Fig. 8-1), en la que se alternan generaciones diploides y haploides individuales. (Recuérdese que un organismo diploide tiene dos juegos de cromosomas; un organismo haploide, un juego.) En la generación diploide, el cuerpo de la planta se compone de células diploides y se conoce como el **esporofito**. Ciertas células de los esporofitos sufren meiosis para producir esporas haploides. Estas esporas se dividen por mitosis y se desarrollan hasta convertirse en plantas haploides multicelulares llamadas **gametofitos**. Finalmente, los gametofitos producen gametos haploides masculinos y femeninos por mitosis. Los gametos se fusionan para formar **cigotos** diploides, que se desarrollan hasta constituir un esporofito diploide, y el ciclo se inicia de nuevo.

La historia evolutiva de las plantas se ha caracterizado por una tendencia de la generación esporofítica a adquirir más prominencia conforme la longevidad y el tamaño de la generación gametofítica se reducen (Tabla 8-1). Por tanto, se piensa que las primeras plantas eran similares a las *plantas no vasculares* actuales, como los musgos, por ejemplo. Las plantas no vasculares tienen un esporofito más pequeño que el gametofito y que permanece unido a él. En cambio, las plantas cuyo origen evolutivo es un poco más tardío, como los helechos y otras *plantas vasculares sin semilla*, presentan un ciclo vital en el que predomina el esporofito y el gametofito es una planta independiente mucho más pequeña. Por último, en el grupo de plantas de evolución más reciente, las *plantas con semilla*, los gametofitos son microscópicos y apenas reconocibles como otra generación. Con todo, estos pequeñísimos gametofitos siguen produciendo las oosferas y los espermatozoides que se unen para formar el cigoto que se transforma en el esporofito diploide.

2 ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas?



Los antepasados de las plantas eran protistas fotosintéticos, probablemente similares a las algas actuales. Al igual que las algas modernas, los organismos que dieron origen a las plan-

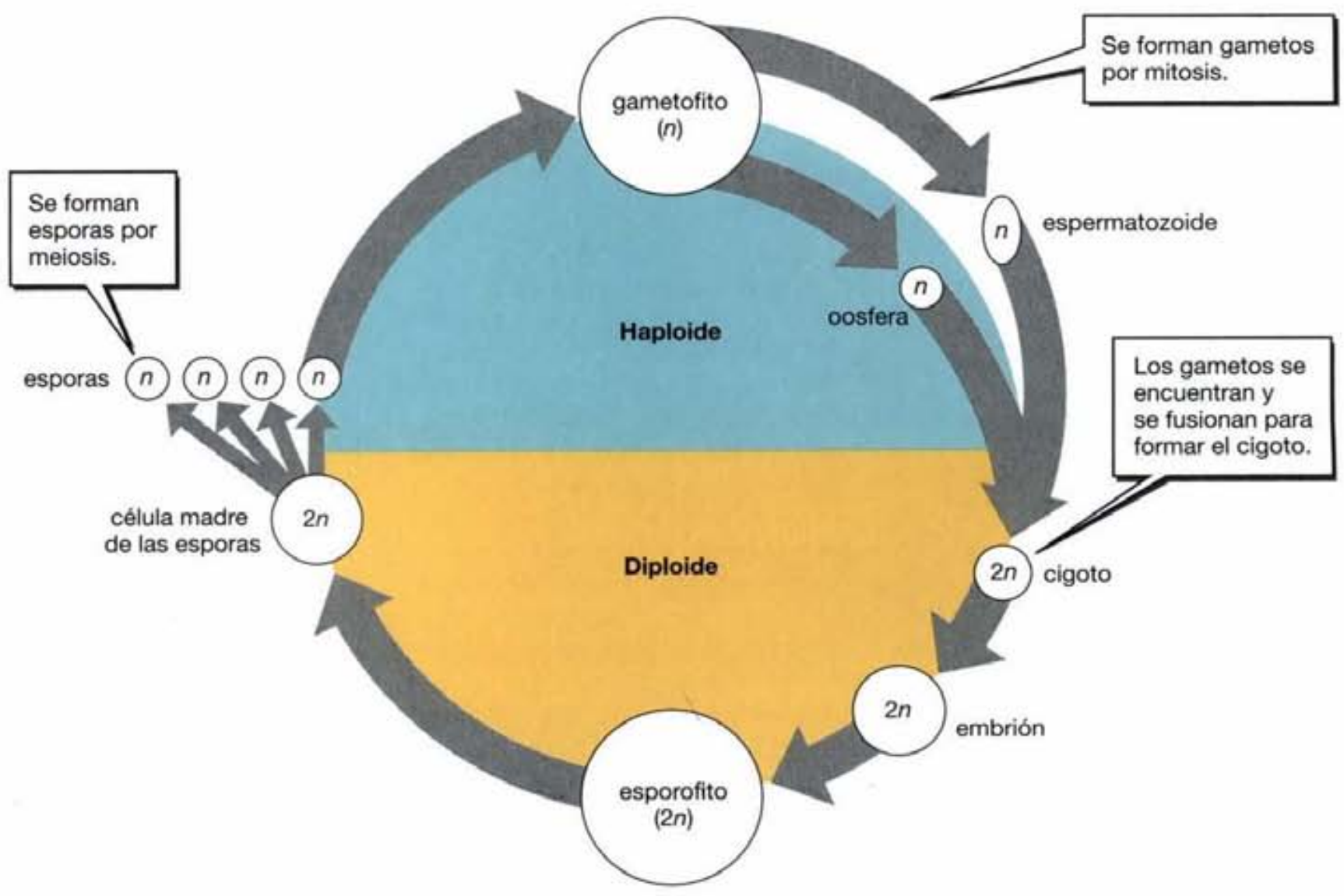


Figura 8-1 Alternancia de generaciones en las plantas
Como se muestra en esta representación generalizada del ciclo vital de una planta, la generación esporofítica diploide produce esporas haploides por meiosis. Las esporas se desarrollan hasta dar origen a una generación gametofítica haploide que produce gametos haploides por mitosis. El resultado de la fusión de estos gametos es un cigoto diploide que se transforma en la planta esporofítica.

Tabla 8-1 Características de los principales grupos de plantas

División	Relación entre el esporofito y el gametofito	Transferencia de células reproductoras	Desarrollo embrionario inicial	Dispersión	Estructuras de transporte de agua y nutrimentos	Hábitat representativo
Hepáticas y musgos (Bryophyta)	Gametofito dominante: el esporofito se desarrolla a partir del cigoto retenido en el gametofito	El espermatozoide móvil nada hacia la oosfera inmóvil retenida en el gametofito	Se lleva a cabo dentro del arquegonio del gametofito	Esporas haploides arrastradas por el viento	Presentes	Terrestre húmedo
Helechos (Pteridophyta)	Esporofito dominante: se desarrolla a partir del cigoto retenido en el gametofito	El espermatozoide móvil nada hacia la oosfera inmóvil retenida en el gametofito	Se lleva a cabo dentro del arquegonio del gametofito	Esporas haploides arrastradas por el viento	Presentes	Terrestre húmedo
Coníferas (Coniferophyta)	Esporofito dominante: el gametofito microscópico se desarrolla dentro del esporofito	El polen dispersado por el viento transporta los espermatozoides hasta la oosfera inmóvil en el cono	Se lleva a cabo dentro de una semilla protectora que contiene una provisión de alimento	Semillas que contienen el embrión esporofítico diploide dispersadas por el viento o animales	Presentes	Diversos hábitats terrestres; predominan en los climas fríos y secos
Plantas con flor (Anthophyta)	Esporofito dominante: el gametofito microscópico se desarrolla dentro del esporofito	El polen, dispersado por el viento o los animales, lleva espermatozoides a la oosfera inmóvil dentro de la flor	Se lleva a cabo dentro de una semilla protectora que contiene una provisión de alimento; la semilla está encerrada en el fruto	Fruto con semillas que son dispersadas por animales, el viento o el agua	Presentes	Diversos hábitats terrestres; planta terrestre predominante

tas carecían de raíces, tallos y hojas verdaderas, así como de estructuras reproductoras complejas como flores o conos. Todas estas características aparecieron en una etapa más tardía de la historia evolutiva de las plantas (Fig. 8-2).

Las algas verdes dieron origen a las plantas terrestres

De los diferentes grupos de algas actuales, las algas verdes son probablemente las que más se asemejan a las plantas ancestrales. Esta suposición se basa en la estrecha relación filogenética entre los dos grupos. Las comparaciones de DNA han mostrado que las algas verdes son los parientes vivos más próximos de las plantas. Asimismo, indicios de otros tipos apoyan la hipótesis de que las plantas terrestres evolucionaron a partir de algas verdes ancestrales:

1. Las algas verdes utilizan en la fotosíntesis el mismo tipo de clorofila y de pigmentos auxiliares que las plantas terrestres. En cambio, los pigmentos fotosintéticos de otros grupos de algas, como las algas rojas y las algas pardas, difieren de los de las plantas.
2. Las algas verdes almacenan alimento en forma de almidón, al igual que las plantas terrestres, y tienen paredes celulares de celulosa, de composición similar a las de dichas plantas. También en este caso, la forma de almacenar alimento y las moléculas de las paredes celulares de las algas rojas y pardas son diferentes.

Las algas verdes modernas viven principalmente en aguas dulces, lo que sugiere que la historia evolutiva primitiva del grupo pudo tener lugar en hábitats de agua dulce. En tal caso, las algas verdes habrían estado sometidas a presiones ambientales cuya consecuencia fue la aparición de adaptaciones que aumentaron su potencial para dar origen a organismos terrestres.

Los hábitats de agua dulce, en contraste con las condiciones ambientales casi constantes del océano, son sumamente variables. La temperatura del agua fluctúa con las estaciones o incluso diariamente, y los niveles variables de precipitación pluvial dan origen a fluctuaciones en la concentración de sustancias químicas en el agua, o incluso a periodos en los que el hábitat acuático se seca. Las antiguas algas verdes de agua dulce deben haber adquirido por evolución características que les permitían soportar temperaturas extremas y periodos de sequedad. Estas adaptaciones resultaron muy útiles para sus descendientes cuando éstos invadieron la tierra.

3 ¿Cómo invadieron las plantas la tierra y cómo proliferaron en ella?

El mundo terrestre es sin duda verde hoy en día, pero no fue así en un principio. Cuando las plantas transitaron por primera vez a tierra firme hace más de 400 millones de años, la tierra era yerma y desolada, inhóspita para la vida. Desde el

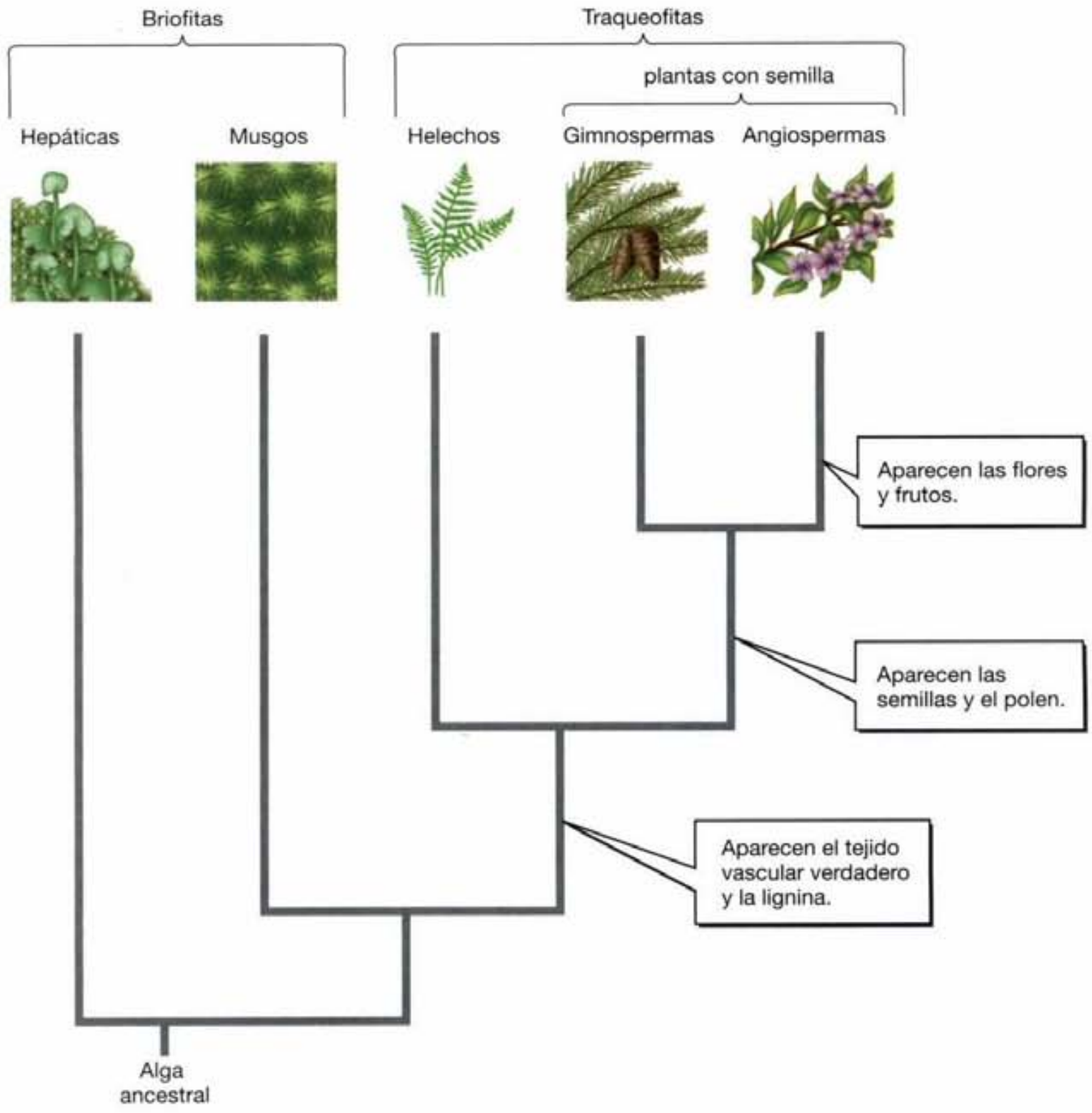


Figura 8-2 Árbol evolutivo de algunos de los grupos de plantas principales

punto de vista evolutivo de las plantas, sin embargo, la tierra representaba también un mundo de oportunidades, libre de competidores y depredadores y lleno de dióxido de carbono y luz solar (las materias primas de la fotosíntesis, presentes en concentraciones mucho mayores en el aire que en el agua). Por consiguiente, una vez que la selección natural hubo dado forma a las adaptaciones que ayudaron a las plantas a vencer los obstáculos para la vida terrestre, las plantas prosperaron y se diversificaron.

El cuerpo de las plantas se hizo más complejo cuando éstas transitaron evolutivamente del agua a la tierra seca

Cuando las plantas colonizaron la tierra, enfrentaron multitud de dificultades en los ambientes terrestres. En tierra no existe el sostén que brinda la fuerza de flotación del agua, el cuerpo de la planta ya no está inmerso en una solución de nutrimentos y el aire tiende a secar las cosas. Estas condiciones favorecieron la evolución de estructuras que sostienen el cuerpo, de vasos que transportan agua y nutrimentos a todas las partes de la planta y de estructuras que conservan el agua. Las adaptaciones a la tierra seca que de esto se derivaron incluyen ciertas características estructurales que surgieron en una etapa temprana de la evolución de las plantas; hoy en día estas características son comunes a prácticamente todas las plantas terrestres, e incluyen las siguientes:

1. Raíces o estructuras semejantes a raíces, que anclan la planta y/o absorben agua y nutrimentos del suelo.
2. Una **cutícula** cérea que recubre la superficie de las hojas y tallos y limita la evaporación de agua.
3. Poros llamados **estomas** en las hojas y tallos, que se abren para permitir el intercambio de gases y se cierran cuando el agua escasea, a fin de reducir la pérdida de agua por evaporación.

Otras adaptaciones fundamentales tuvieron lugar en etapas más tardías de la transición a la vida terrestre y ahora están muy extendidas, pero no se encuentran en todas las plantas (la mayor parte de las plantas no vasculares, un grupo que se describe más adelante, carecen de ellas).

4. Vasos conductores que transportan agua y sales minerales hacia arriba desde las raíces y que llevan los productos de la fotosíntesis de las hojas al resto de la planta.
5. La sustancia endurecedora llamada **lignina**, un polímero rígido que impregna los vasos conductores y sostiene el cuerpo de la planta, lo que permite a ésta exponer un área superficial máxima a la luz solar.

La invasión de la tierra requería protección y un medio de dispersión de las células sexuales y de las plantas en desarrollo

Las adaptaciones que hemos descrito hicieron posible que una creciente diversidad de formas vegetales explotaran la tierra seca. Sin embargo, la vida en la tierra exigía nuevos métodos para transportar los espermatozoides a las oosferas. A diferencia de las formas acuáticas y marinas, cuyos gametos (células sexuales) y cigotos (células sexuales fecundadas) pueden ser arrastrados pasivamente por corrientes de agua, o bien nadar activamente por medio de flagelos, las plantas terrestres no siempre pueden depender del agua para el transporte de sus células sexuales y la dispersión de sus oosferas fecundadas. Por consiguiente, los grupos de plantas terrestres que mayor éxito han alcanzado son las que perfeccionaron (1) métodos de dispersión de gametos y cigotos que no dependen del agua y (2) estructuras que protegen los embriones en desarrollo contra la desecación.

La protección de los embriones y la dispersión de células sexuales sin el concurso del agua se consiguieron al aparecer las plantas con semilla y las innovaciones fundamentales introducidas por ellas: el *polen*, las *semillas* y, más tarde, las *flores* y los *frutos*. Las primeras plantas con semilla producían granos de polen microscópicos y secos que permitían que el viento, en vez del agua, transportase los gametos masculinos. Las semillas brindaban protección y alimento a los embriones en desarrollo, así como la posibilidad de una más amplia dispersión en los ambientes terrestres. Más adelante tuvo lugar la evolución de las flores, que atraían a polinizadores animales capaces de hacer la entrega del polen con más precisión que el viento. Por su parte, los frutos atraían a los animales que se alimentaban de ellos y dispersaban en sus heces semillas no digeribles.

Las hepáticas y los musgos están adaptados a los ambientes húmedos

A partir de las antiguas algas ancestrales surgieron dos grupos principales de plantas terrestres. Uno de ellos, el de las *plantas no vasculares* o **briofitas**, necesita un medio húmedo para reproducirse, por lo que constituye un puente entre la vida acuática y la terrestre, de modo análogo a los anfibios del reino animal. El otro grupo, el de las *plantas vasculares* o **traqueofitas**, ha conseguido colonizar hábitats más secos.

Las briofitas conservan algunas de las características de las algas que les dieron origen: carecen de raíces, hojas y tallos verdaderos; sí poseen estructuras de anclaje semejantes a raíces, llamadas **rizoides**, que introducen agua y nutrimentos en el cuerpo de la planta, pero son *no vasculares*, pues carecen de estructuras bien desarrolladas para conducir agua y nutrimentos. En cambio, las briofitas dependen de una difusión lenta o de tejidos conductores poco desarrollados para distribuir agua y otros nutrimentos. En consecuencia, el tamaño de su cuerpo es limitado. Otro factor limitante del tamaño corporal es la ausencia de lignina; sin este agente endurecedor, el cuerpo de las briofitas no puede crecer mucho hacia arriba. La mayor parte de las briofitas no alcanzan más de 2.5 centímetros de altura.

Entre las características de las briofitas que representan adaptaciones a la existencia terrestre se cuentan sus estructuras reproductoras encerradas. Los **arquegonios**, donde se desarrollan las oosferas, y los **anteridios**, donde se forman los espermatozoides, impiden la desecación de los gametos. En ciertas especies de briofitas una misma planta tiene tanto arquegonios como anteridios; en otras especies, cada planta individual es ya sea masculina o femenina. En todas las briofitas el espermatozoide debe nadar hacia la oosfera (que emite una sustancia química atrayente), a través de una película de agua. En el caso de las briofitas que habitan en zonas más secas, su reproducción debe coincidir con la temporada de lluvias.

Los representantes principales de las briofitas son las hepáticas y los musgos (Fig. 8-3). Las hepáticas y la mayor par-

Figura 8-3 Briofitas
(a) Las hepáticas crecen en zonas sombreadas y húmedas. Ésta es la planta gametofítica hembra, con arquegonios en forma de sombrilla que contienen las oosferas. Los espermatozoides deben subir nadando por los tallos en una película de agua para fecundar las oosferas. ***(b)*** Plantas de musgo en las que se observan ambas etapas del ciclo vital. Las plantas verdes cortas y frondosas son los gametofitos haploides; los tallos son la generación esporofítica diploide. Los esporofitos tienen aproximadamente 1 centímetro de altura.

te de los musgos abundan en zonas donde la humedad es abundante. Ciertos musgos, no obstante, poseen una cutícula impermeable que retiene la humedad, así como estomas que se cierran para impedir la pérdida de agua. Estos musgos sobreviven en los desiertos, sobre rocas desnudas y en latitudes muy septentrionales y meridionales donde hay poca humedad y el agua líquida escasea durante gran parte del año.

En la figura 8-4 se muestra el ciclo vital de un musgo. El cuerpo de planta más grande y con muchas hojas es el gametofito haploide, que forma espermatozoides y oosferas por mitosis. (El gametofito aparece en el extremo inferior derecho de la figura 8-4.) La oosfera fecundada permanece en el arquegonio, donde el embrión crece y madura hasta convertirse en un pequeño esporofito diploide que continúa adherido a la planta gametofítica progenitora. Al madurar, el esporofito produce esporas haploides por meiosis, dentro de una cápsula. Al abrirse la cápsula, se liberan las esporas y son dispersadas por el viento. Si una espora cae en un medio idóneo, se desarrolla hasta convertirse en otra planta gametofítica haploide.

Las plantas vasculares, o traqueofitas, tienen vasos conductores que también proporcionan sostén

Aunque las briofitas primitivas colonizaron la tierra con gran éxito, su hábito de crecimiento dejó disponible una excelente oportunidad evolutiva. Aun después que las regiones más húmedas quedaron cubiertas de la pelusa verde y corta de las briofitas, cualquier planta capaz de alcanzar más de 3 o 5 centímetros de altura tenía la ventaja de poder disfrutar de la luz solar y al mismo tiempo hacer sombra a sus competidoras más pequeñas. Por consiguiente, la selección natural favoreció dos tipos de adaptaciones que permitieron a ciertas plantas alcanzar un mayor tamaño: (1) estructuras que brindaban sostén al cuerpo y (2) vasos que conducían el agua y los nutrimentos absorbidos por la raíz hasta las partes más altas de la planta. En las plantas **vasculares** (del latín *vasculum*, "vaso pequeño"), unos grupos especializados de células conductoras (a los que llamamos **vasos**), impregnados de la sustancia endurecedora llamada lignina, desempeñan funciones tanto de sostén como de conducción.

Las plantas vasculares sin semilla comprenden los licopodios, las colas de caballo y los helechos

Las plantas vasculares sin semilla aparecen por primera vez en el registro fósil del periodo devónico (de hace 410 a 360 millones de años) y hacia el final de ese periodo ya habían llegado a ser muy variadas, incluso con especies de proporciones arbóreas. Durante el periodo carbonífero subsiguiente (de hace 286 a 360 millones de años), las plantas vasculares sin semilla predominaron en el paisaje. Hoy en día quemamos sus cuerpos —transformados por el calor, la presión y el tiempo— en forma de carbón mineral. Algunos descendientes de los grupos de plantas vasculares sin semilla de esa era han sobrevivido hasta los tiempos modernos, pero los licopodios, colas de caballo y helechos actuales son de tamaño mucho menor y su papel predominante ha sido asumido por las plantas con semilla, más versátiles.

Los representantes modernos de los licopodios no alcanzan más de algunos centímetros de altura (Fig. 8-5a). Sus hojas son pequeñas y con apariencia de escamas, semejantes a las estructuras parecidas a las hojas de los musgos. Los licopodios del género *Lycopodium*, comúnmente conocidos como pinillos, constituyen una hermosa cubierta del suelo en algunos bosques templados de coníferas y plantas caducifolias.

Las colas de caballo modernas pertenecen a un solo género, *Equisetum*, que comprende sólo 15 especies, en su mayoría de menos de un metro de altura (Fig. 8-5b). El nombre común de cola de caballo se debe a las frondosas ramas de ciertas especies; las hojas se reducen a pequeñísimas escamas sobre las ramas. También son conocidas como "juncos para fregar", porque los primeros colonizadores europeos de América del Norte las usaban para fregar cazuelas y pisos. Todas las especies de *Equisetum* tienen gran cantidad de sílice (vidrio) depositada en su capa celular externa, lo que les confiere una textura abrasiva.

El éxito de los helechos, con 12 000 especies, ha sido mucho mayor (Fig. 8-5c). En los trópicos, los "helechos arborescentes" todavía alcanzan alturas que recuerdan las de sus antepasados del periodo carbonífero. Los helechos son las únicas plantas vasculares sin semilla con hojas anchas, las cuales permiten captar más luz solar, y quizá esta ventaja sobre los licopodios y colas de caballo de hoja pequeña explique el éxito relativo de los helechos modernos.

En la figura 8-6, se representa el ciclo vital de un helecho. Una de las diferencias principales entre las plantas vasculares y las briofitas es que el esporofito diploide predomina en las primeras. En hojas especiales de los licopodios y helechos, y en estructuras con aspecto de conos de las colas de caballo, se producen esporas haploides en estructuras llamadas *esporangios*. El viento dispersa las esporas y éstas dan origen a diminutas plantas gametofíticas haploides que producen espermatozoides y oosferas. La generación gametofítica conserva dos rasgos que recuerdan a las briofitas. En primer lugar, los pequeños gametofitos carecen de vasos conductores; en segundo, al igual que en el caso de las briofitas, el espermatozoide debe nadar en agua para alcanzar la oosfera, por lo que estas plantas continúan dependiendo de la presencia de agua para reproducirse sexualmente.

Las plantas con semilla dominan la tierra con ayuda de dos adaptaciones importantes: El polen y las semillas

Como ya hemos señalado, la invasión de hábitats terrestres por plantas dependió en gran medida de innovaciones evolutivas cruciales. En particular, (1) el polen hizo posible la fecundación sin que los gametos tuviesen que hacer un recorrido a través de agua, y (2) las semillas permitieron que los embriones se desarrollasen sin estar inmersos en agua. En conjunto, estos dos adelantos fundamentales han ayudado a las plantas con semilla a conservar su preeminencia en la tierra durante los últimos 250 millones de años.

El **polen** (también conocido como *granos de polen*) es todo lo que resta del gametofito masculino de las plantas con semilla. En las plantas de este tipo, los gametofitos tanto masculino como femenino, que producen las células sexuales, son de tamaño muy reducido; en cambio, el esporofito es grande.

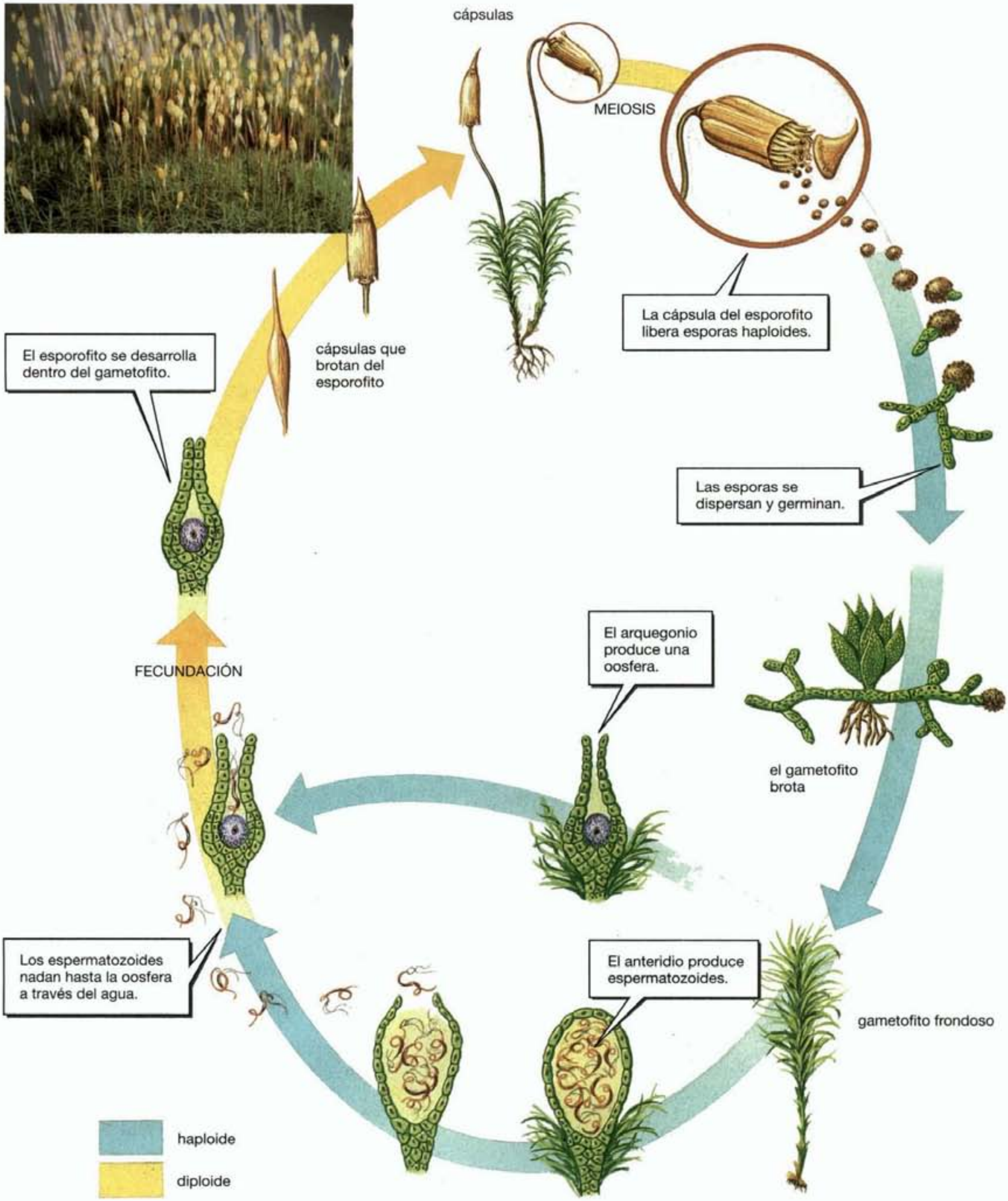
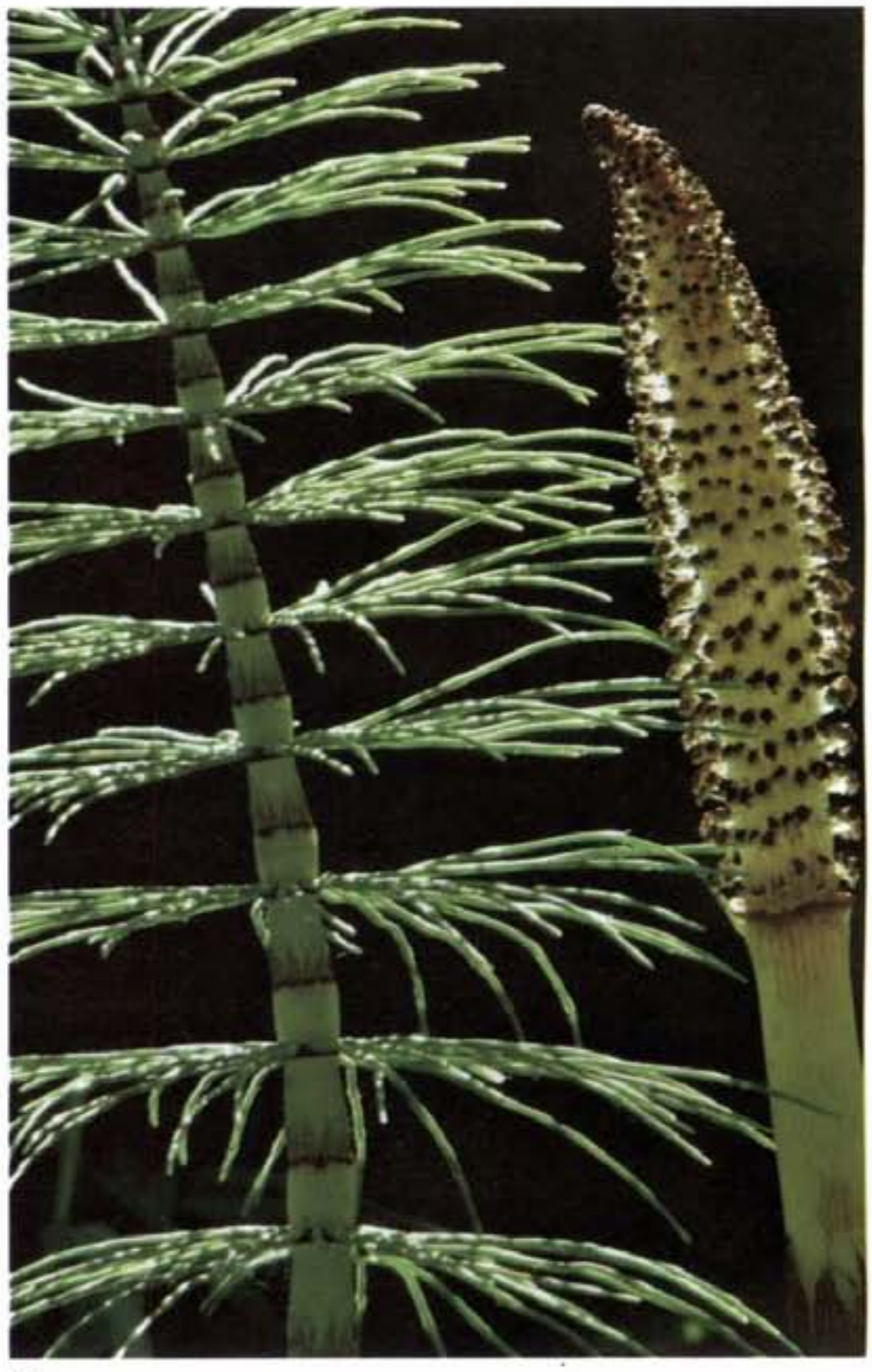


Figura 8-4 Ciclo vital de un musgo
El ciclo vital de un musgo muestra la alternancia de las generaciones diploide y haploide. El gametofito verde frondoso (abajo a la derecha), que típicamente crece en manchas que parecen cojines, es la generación haploide que produce espermatozoides y oosferas. Los espermatozoides se desarrollan en el anteridio y deben nadar en una película de agua para llegar a la oosfera (que permanece en el arquegonio, donde se formó). El cigoto se desarrolla hasta convertirse en un esporofito diploide con tallo que emerge de la planta gametofítica. El esporofito tiene como remate una cápsula de color marrón donde se producen esporas haploides por meiosis. Éstas se dispersan y germinan para producir otra generación de gametofitos verdes. **(Fotografía)** Plantas de musgo. Las plantas verdes cortas y frondosas son los gametofitos haploides; los tallos de color marrón rojizo son esporofitos diploides de aproximadamente un centímetro de alto.

(a)



(b)

(c)

Figura 8-5 Algunas plantas vasculares sin semilla
Las plantas vasculares sin semilla se dan en hábitats boscosos húmedos. ***(a)*** Los licopodios (también conocidos como pinillos) crecen en los bosques templados. Este espécimen está liberando esporas. ***(b)*** La cola de caballo gigante (género *Equisetum*) extiende ramas largas y angostas en una serie de rosetones. Sus hojas se han reducido a escamas insignificantes. A la derecha se observa una estructura cónica formadora de esporas. ***(c)*** Las hojas de este helecho del monte brotan de las estructuras con forma de mangos de violín enroscados.

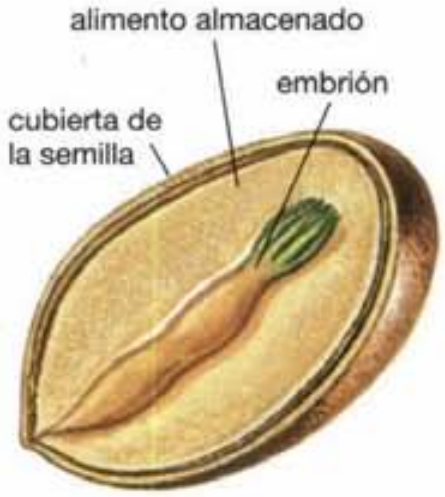
El gametofito femenino es un grupo pequeño de células haploides que produce la oosfera. El gametofito masculino es el grano de polen. Las células productoras de espermatozoides están en el interior de los granos de polen, que son dispersados por el viento o por animales polinizadores, como las abejas, por ejemplo. Por consiguiente, la distribución de las plantas con semilla no está limitada por la necesidad de agua como medio para que los espermatozoides naden hasta la oosfera; las plantas con semilla están plenamente adaptadas a la vida en tierra seca.

La segunda adaptación reproductiva es la semilla misma. De modo análogo a los huevos de aves y reptiles, las **semillas** se componen de una planta embrionaria, una provisión de alimento para el embrión y una cubierta protectora exterior (Fig. 8-7). La *cubierta de la semilla* mantiene el embrión en un estado de animación suspendida o letargo hasta que las condiciones son idóneas para el crecimiento. El alimento almacenado sustenta a la planta recién nacida hasta que sus raíces y hojas se desarrollan y es capaz de elaborar su propio alimento por fotosíntesis. (La estructura de las semillas se analiza con detenimiento en el capítulo 11.) Algunas semillas poseen adaptaciones complejas que hacen posible su dispersión por medio del viento, el agua y los animales. Estas adaptaciones les han ayudado a invadir casi todos los hábitats de nuestro planeta.

Las plantas con semilla se agrupan en dos tipos generales: (1) las *gimnospermas*, que carecen de flores, y (2) las *angiospermas*, las plantas que dan flores. Aunque estos grupos no son categorías taxonómicas oficiales, resultan útiles para organizar nuestro estudio de las plantas con semilla.

esporofito
masa de esporangios
esporangio
hoja
tallo
raíz
MEIOSIS
El esporofito se desarrolla a partir del gametofito.
El esporangio libera esporas haploides.
El arquegonio produce la oosfera.
FECUNDACIÓN
Las esporas se dispersan y germinan.
Los espermatozoides nadan hasta la oosfera a través de agua.
gametofito
El anteridio produce espermatozoides.
haploide
diploide

Figura 8-6 Ciclo vital de un helecho
El ciclo vital del helecho muestra alternancia de generaciones. El cuerpo de la planta dominante (arriba a la izquierda) es el esporofito diploide. El viento dispersa las esporas haploides, formadas en los esporangios situados en la cara inferior de ciertas hojas, las cuales germinan en el suelo húmedo del bosque y se transforman en plantas gemetofíticas haploides que pasan desapercibidas. En la superficie inferior de estos pequeños gametofitos con forma de lámina, los anteridios masculinos y los arquegonios femeninos producen espermatozoides y oosferas. Los espermatozoides deben nadar hasta la oosfera, que permanece en el arquegonio. El cigoto se desarrolla hasta convertirse en la planta esporofítica grande. (**Fotografía**) Cara inferior de una hoja de helecho, donde se observan grupos de esporangios.



(a) Semilla de pino (gimnosperma)

(b) Semilla de frijol (angiosperma)

(c)

(d)

Figura 8-7 Semillas
Semillas de ***(a)*** una gimnosperma (pino) y ***(b)*** una angiosperma (frijol). Ambas se componen de una planta embrionaria y alimento almacenado encerrado en la cubierta de la semilla. En la semilla de la angiosperma, el alimento se guarda dentro de hojas seminales grandes, que ocupan casi todo el volumen de la semilla. Las semillas presentan diversas adaptaciones en materia de dispersión, por ejemplo, ***(c)*** las pequeñísimas semillas del diente de león, que flotan en el aire, y ***(d)*** las enormes semillas acorazadas (protegidas dentro del fruto) del cocotero, que sobreviven a la inmersión prolongada en agua de mar durante sus travesías en el océano.

Las gimnospermas son plantas con semilla que no dan flores

Las **gimnospermas** (cuyo nombre significa "semilla desnuda" en griego) evolucionaron antes que las plantas con flor. Un grupo de ellas, las **coníferas**, con 500 especies, todavía predomina en grandes regiones de nuestro planeta. Otras gimnospermas, como los ginkgos y las cicadáceas, se han reducido hasta ocupar no más que un pequeño resto de sus antiguos dominios y abundancia.

Los ginkgos fueron probablemente las primeras plantas con semilla en aparecer, y se diseminaron ampliamente durante el periodo jurásico, que comenzó hace 208 millones de años. Hoy en día están representados por una única especie, *Ginkgo biloba*, el árbol del cabello de Venus. Los ginkgos son masculinos o femeninos; los árboles femeninos producen semillas carnosas, del tamaño de una cereza y de olor fétido (Fig. 8-8a). Los ginkgos se han conservado por cultivo, especialmente en Asia; de no ser por este cultivo, podrían ya estar extintos. Debido a que son más resistentes a la contaminación que casi todos los demás árboles, se han plantado ginkgos (normalmente el árbol masculino) en un gran número de ciudades estadounidenses. En tiempos recientes las hojas del ginkgo han ganado fama como remedio herbolario que supuestamente mejora la memoria.

Las cicadáceas parecen helechos grandes y probablemente evolucionaron a partir de ellos (Fig. 8-8b). Hoy en día existen aproximadamente 160 especies, la mayor parte de las cuales habitan en climas tropicales o subtropicales. En su mayoría, las cicadáceas alcanzan algo menos de un metro de altura, pero algunas especies pueden llegar a medir 20 metros. Las cicadáceas crecen con lentitud y viven largo tiempo; un espécimen australiano tiene una edad estimada de 5000 años. Hace algún tiempo, las semillas carnosas de las cicadáceas eran un alimento básico en Guam, pero contienen una toxina que causa un trastorno neurológico parecido a la enfermedad de Parkinson.

Las coníferas se diseminaron ampliamente cuando la Tierra se hizo más seca durante el periodo pérmico (de hace 286 a 245 millones de años), que siguió al periodo carbonífero. Hoy en día abundan principalmente en las latitudes frías muy septentrionales y a grandes altitudes, donde las condiciones son bastante secas. En estas regiones la lluvia es escasa y, además, el agua del suelo permanece congelada y no disponible durante los largos inviernos. Las coníferas, que incluyen los pinos, los abetos, las píceas, las cicutas y los cipreses, se han adaptado a condiciones de frío y sequedad de diversas formas. En primer lugar, las coníferas conservan sus hojas verdes durante todo el año, lo que les permite continuar fotosintetizan-

(a)

(b)

Figura 8-8 Dos gimnospermas poco comunes
(a) El ginkgo, o árbol del cabello de Venus, se ha mantenido con vida por cultivo en China y Japón. Por ser relativamente resistentes a la contaminación, estos árboles están en boga en las ciudades estadounidenses. Este ginkgo es hembra y tiene semillas carnosas del tamaño de cerezas grandes, notorias por su olor desagradable cuando están maduras. ***(b)*** Una cicadácea. Comunes en la era de los dinosaurios, hoy en día hay solamente 160 especies de cicadáceas que habitan en climas cálidos y húmedos. Al igual que los ginkgos, las cicadáceas tienen diferentes sexos.

do y creciendo lentamente en épocas en que casi todas las demás plantas se aletargan. Por esta razón, suele describirse a las coníferas como **plantas perennifolias**. En segundo lugar, las hojas de las coníferas son en realidad agujas delgadas cubiertas con una cutícula gruesa cuya reducida superficie impermeable reduce al mínimo la evaporación. Por último, la savia de las coníferas contiene un "anticongelante" que les permite continuar transportando nutrimentos a temperaturas por debajo del punto de congelación. Esta sustancia les confiere su fragante aroma "a pino".

La reproducción es similar en todas las coníferas y los pinos constituyen una buena ilustración (Fig. 8-9). El árbol mismo es el esporofito diploide, en el que se desarrollan conos tanto masculinos como femeninos. Los conos masculinos son relativamente pequeños (normalmente de unos dos centímetros o menos) y de estructura delicada; liberan nubes de polen durante la temporada reproductiva y luego se desintegran (Fig. 8-9, arriba). Cada grano de polen es un gametofito masculino compuesto de varias células haploides especializadas, algunas de las cuales forman unas diminutas estructuras que parecen alas y permiten que el viento arrastre el polen a grandes distancias. Los conos masculinos liberan grandes nubes de polen; inevitablemente, algunos granos de polen se depositan por accidente sobre un cono femenino.

Cada cono femenino consiste en una serie de escamas leñosas dispuestas en espiral en torno a un eje central (Fig. 8-9, arriba). En la base de cada escama hay dos **óvulos** (semillas inmaduras), en cuyo interior se forman células esporíferas diploides que sufren meiosis para formar gametofitos femeninos haploides. Estos gametofitos se desarrollan y producen oosferas. Un grano de polen que cae en las cercanías envía un tubo polínico que se introduce poco a poco en el gametofito femenino. Al cabo de casi 14 meses, el tubo alcanza finalmente la oosfera y libera el espermatozoide que la fecunda. La oosfera fecundada queda encerrada en una semilla a medida que se desarrolla hasta formar una pequeñísima planta embrionaria. La semilla queda en libertad cuando el cono madura y sus escamas se separan.

Las angiospermas son plantas con semilla que dan flores

Las plantas con flor modernas, o **angiospermas**, han dominado la Tierra durante más de 100 millones de años. Este grupo es increíblemente variado, con más de 230 000 especies. El tamaño de las angiospermas fluctúa desde la diminuta lenteja de agua (Fig. 8-10a), de unos cuantos milímetros de diámetro, hasta el imponente eucalipto (Fig. 8-10b), de más de 100 metros de altura. Desde el cacto del desierto hasta las orquídeas tropicales, los pastos y el muérdago parásito, las angiospermas dominan el reino vegetal.

Tres adaptaciones principales han contribuido al enorme éxito de las angiospermas: (1) la flor, (2) el fruto y (3) la hoja ancha. La **flor**, que es la estructura en la que se forman los gametofitos tanto masculinos como femeninos, pudo haber evolucionado cuando una gimnosperma ancestral formó una asociación con animales (probablemente insectos) que transportaban su polen de una planta a otra. Según esta hipótesis, la relación entre estas antiguas gimnospermas y sus polinizadores animales fue tan provechosa, que la selección natural favoreció la evolución de vistosas flores que anunciaban la presencia de polen a los insectos y a otros animales. Los animales se beneficiaban al comer parte del polen, rico en proteína, en tanto que a la planta le era útil el transporte involuntario de polen de planta en planta por parte de los animales. Con esta ayuda de los animales, las plantas con flor ya no necesitaban producir cantidades enormes de polen y enviarlo a volar a merced de los caprichosos vientos para asegurar la fecundación.

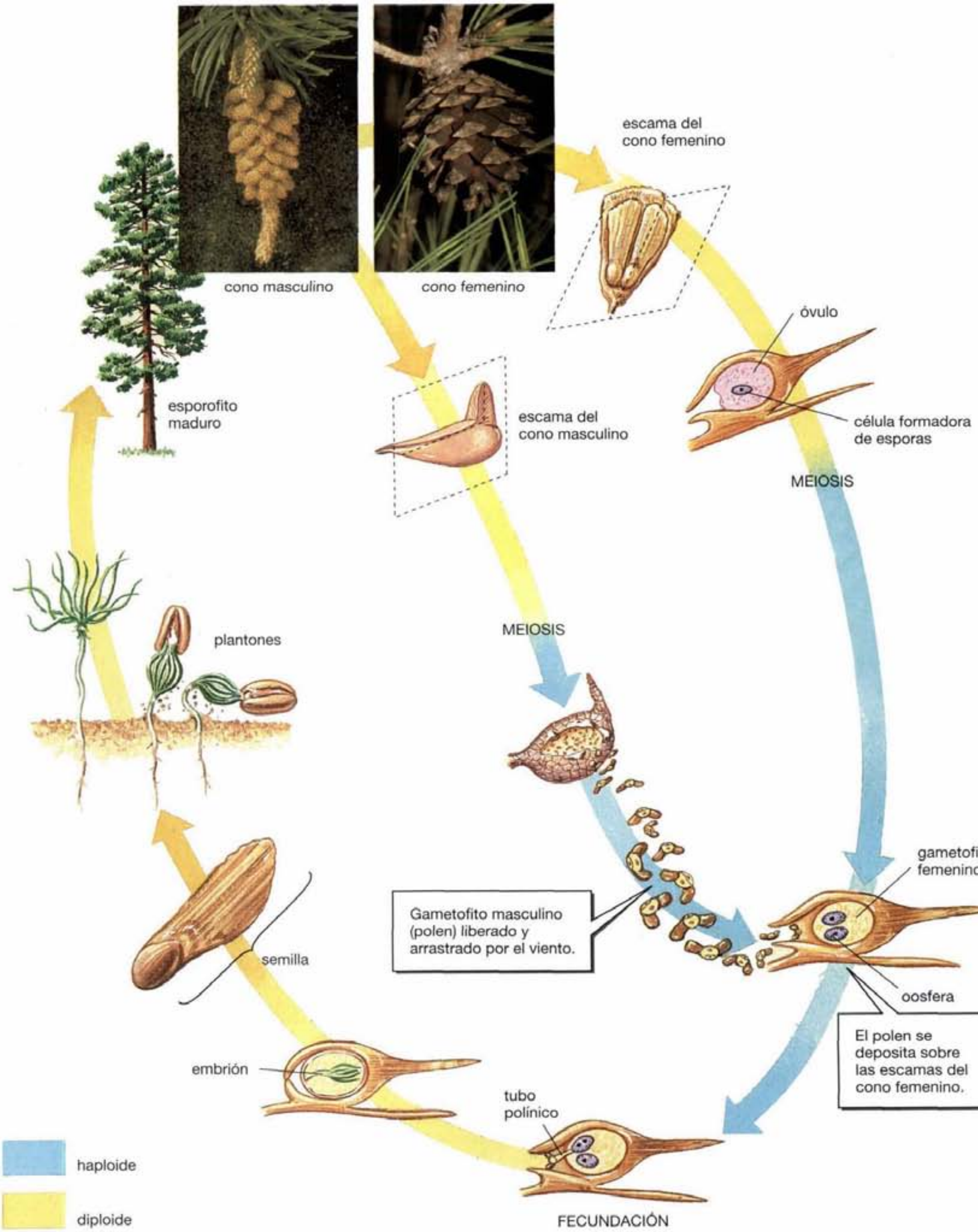


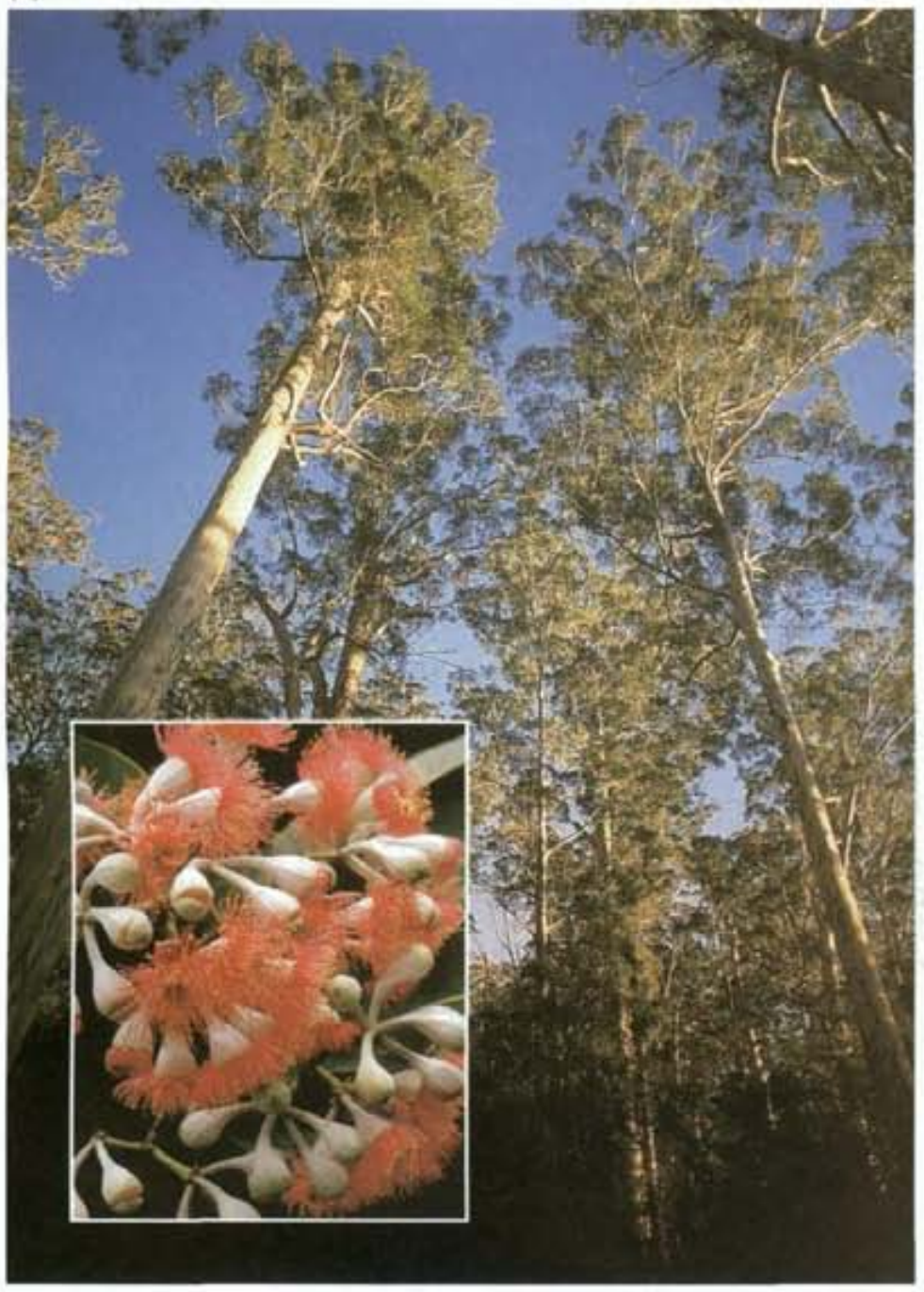
Figura 8-9 Ciclo vital del pino

El pino es la generación esporofítica (arriba a la izquierda) que tiene conos tanto masculinos como femeninos. Dentro de los óvulos que están *en la base de cada escama del cono femenino*, las células formadoras de esporas diploides sufren meiosis y producen células esporíferas haploides, una de las cuales se desarrolla hasta convertirse en el gametofito femenino. A su vez, el gametofito femenino produce oosferas. En los conos masculinos, la meiosis produce los gametofitos masculinos, esto es, el polen. El viento dispersa los granos de polen, que contienen espermatozoides y se depositan en las escamas del cono femenino. Del grano de polen crece un tubo polínico que penetra en el gametofito femenino y conduce los espermatozoides hacia la oosfera. La oosfera fecundada se transforma en una planta embriónica encerrada en una semilla que se forma a partir del óvulo. Finalmente, la semilla se desprende del cono, germina y crece hasta convertirse en el árbol esporofítico.

(a)

(c)

(b)



(d)

(e)

Figura 8-10 Diversas angiospermas

(a) La angiosperma más pequeña es la lenteja de agua que flota en los estanques. Estos especímenes tienen alrededor de 3 milímetros de diámetro. ***(b)*** Las angiospermas más grandes son los eucaliptos, que alcanzan hasta más de 100 metros de altura. Tanto ***(c)*** los pastos como muchos árboles, como ***(d)*** este abedul, cuyas flores se muestran como botones (verdes) y en floración (marrón) tienen flores que pasan desapercibidas y dependen del viento para la polinización. ***(e)*** Las flores, como las de esta hierba de la mariposa y del eucalipto (inserción de la parte b), atraen insectos y otros animales que transportan polen entre las plantas individuales.

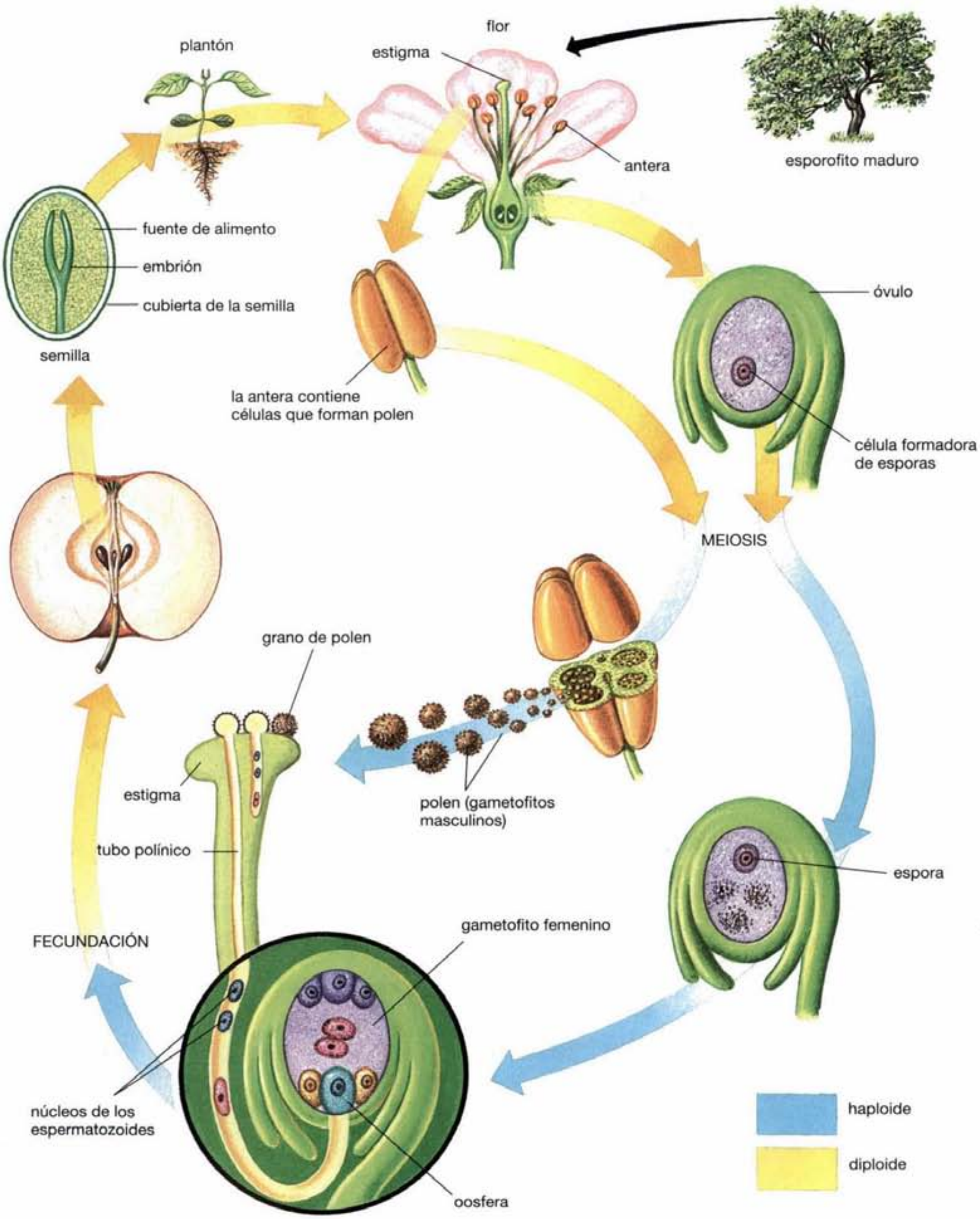


Figura 8-11 Ciclo vital de una planta con flor

La planta dominante (arriba a la derecha) es el esporofito diploide, cuyas flores producen normalmente gametofitos tanto masculinos como femeninos. Los gametofitos masculinos (granos de polen) se producen dentro de las anteras, donde las células diploides formadoras de esporas sufren meiosis y producen células esporíferas haploides. Estas esporas se dividen por mitosis para producir polen, en el que se forman dos espermatozoides. El gametofito femenino se desarrolla en el interior del óvulo del ovario. Ahí, las células diploides formadoras de esporas sufren meiosis y producen una célula esporífera haploide. La espora se divide por mitosis para producir el gametofito femenino, cuyo contenido incluye una oosfera. Después de despositarse sobre el estigma, el grano de polen produce un tubo polínico que penetra hasta el ovario y en el gametofito femenino, donde libera sus espermatozoides. Uno de los espermatozoides se fusiona con la oosfera para formar un cigoto. El segundo forma con el tiempo una fuente de alimento para el embrión en desarrollo. El óvulo da origen a la semilla, que contiene el endospermo y un embrión que se desarrolla a partir del cigoto. La semilla se dispersa, germina y se desarrolla hasta convertirse en el esporofito maduro.

En el ciclo vital de las angiospermas (Fig. 8-11), las flores se desarrollan en la planta esporofítica dominante. (Analizaremos este proceso con más detenimiento en el capítulo 11.) Los gametofitos masculinos (polen) se forman en el interior de una estructura denominada *antera*; el gametofito femenino se desarrolla a partir de un óvulo, dentro de la parte de la flor conocida como *ovario*. La oosfera, a su vez, se desarrolla en el interior del gametofito femenino. Se produce la fecundación cuando el polen forma un tubo a través del *estigma*, una estructura pegajosa de la flor que atrapa el polen, y perfora para alcanzar el interior del óvulo, donde el cigoto se desarrolla hasta convertirse en un embrión encerrado en una semilla que se forma a partir del óvulo.

El ovario, que envuelve a la semilla madura hasta transformarse en un **fruto**, es la segunda adaptación que ha contribuido al éxito de las angiospermas. Así como las flores atraen a los animales para que transporten polen, también muchos frutos los tientan para que dispersen las semillas. Si un animal come un fruto, muchas de las semillas que éste contiene recorren el tubo digestivo del animal sin sufrir daño, para después caer, con suerte, en un lugar idóneo para su germinación. Sin embargo, no todos los frutos dependen de su comestibilidad para dispersarse. Como bien lo saben los dueños de perros, por ejemplo, ciertos frutos, llamados *abrojos*, se dispersan aferrándose al pelaje del animal. Otros, como los frutos de los arces, por ejemplo, forman alas que transportan la semilla en el aire. La variedad de mecanismos de dispersión que han desarrollado los diversos frutos ha ayudado a las angiospermas a invadir prácticamente todos los hábitats terrestres posibles.

Una tercera característica que confiere a las angiospermas una ventaja adaptativa en climas más cálidos y húmedos, es la hoja ancha. Cuando hay agua en abundancia, como ocurre durante la temporada calurosa de crecimiento en los climas templados y tropicales, las hojas anchas representan una ventaja para los árboles porque captan más luz solar para la fotosíntesis. En regiones donde las condiciones de crecimiento varían con las estaciones, la energía adicional obtenida durante los periodos favorables permite a los árboles y arbustos perder sus hojas cuando las condiciones se deterioran, con lo cual se reduce la pérdida de agua en los periodos de escasez de ésta (Fig. 8-12). En los climas templados estos periodos se presentan en el otoño e invierno, época en que prácticamente todos los árboles y arbustos angiospermos de estos climas pierden sus hojas. En las regiones tropicales y subtropicales casi todas las angiospermas son perennifolias, pero las especies que habitan en ciertos climas tropicales donde es común que haya periodos de sequía pueden perder sus hojas para conservar el agua durante la estación seca.

Las ventajas de la hoja ancha tienen ciertos costos evolutivos. En particular, las hojas tiernas y anchas son mucho más atractivas para los herbívoros que las agujas duras y céreas de las coníferas. En consecuencia, las angiospermas han creado diversas defensas contra los mamíferos e insectos herbívoros. Estas adaptaciones incluyen defensas físicas como pinchos, espinas y resinas que endurecen las hojas. Pero la lucha evolutiva por la supervivencia también ha dado origen a multitud de defensas químicas, esto es, compuestos que hacen a la planta tóxica o desagradable para los depredadores potenciales. Muchos de los compuestos que constituyen la defensa química tienen propiedades que los seres humanos hemos explotado con fines medicinales y culinarios. Medicamentos como el Taxol y la aspirina, estimulantes como la nicotina y la cafeína, y condimentos picantes como la mostaza y la menta, provienen todos ellos de plantas angiospermas.

Figura 8-12 Dos formas de hacer frente a la sequía del invierno
El pino (una conífera) conserva sus hojas aciculadas durante todo el año. La reducida área superficial y la gruesa cutícula de las agujas retardan la pérdida de agua por evaporación. En cambio, el álamo temblón (una angiosperma) pierde sus hojas en el otoño. Las hojas moribundas adquieren brillantes tonalidades doradas al quedar expuestos los pigmentos que sirven para captar la energía lumínica para la fotosíntesis cuando la clorofila se desintegra.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

En busca de tesoros medicinales

El progreso de la bioprospección se ha visto obstaculizado por inquietudes acerca de sus efectos sobre la conservación de la biodiversidad. El éxito comercial de un fármaco de origen vegetal puede amenazar la supervivencia de la especie de la cual proviene y en tales casos la solución óptima puede ser encontrar otros medios de producir el fármaco. En el caso del Taxol, los investigadores han trabajado mucho para encontrar formas de sintetizar el fármaco sin utilizar tejos americanos. Gran parte del Taxol se elabora hoy en día modificando sintéticamente una molécula similar que está presente en una especie afín, el tejo europeo (*Taxus baccata*). A diferencia del tejo americano, el tejo europeo se cultiva fácilmente y crece con relativa rapidez. Además, la molécula útil está presente en la madera y las hojas, no sólo en la corteza. Por tanto, es posible cultivar tejos europeos en plantaciones donde, cinco años después de plantado, se cosecha el árbol entero, se muele y se utiliza para sintetizar Taxol. Con todo, sigue siendo necesaria una gran cantidad de tejido vegetal para este procedimiento, por lo que el Taxol es todavía muy costoso. Idealmente, los fabricantes del fármaco preferirían elaborar Taxol totalmente sintético sin utilizar materias primas vegetales. Ya se han perfeccionado tres métodos para sintetizar Taxol, pero hasta ahora ninguno ha resultado idóneo para uso comercial.

¿Por qué son tantas las especies vegetales que contienen sustancias con propiedades medicinales para los seres humanos? ¿A qué fuerzas evolutivas podría atribuirse la presencia de estas sustancias?

Resumen de conceptos clave

1) ¿Cuáles son las características principales de las plantas?

El reino Plantae se compone de organismos eucarióticos multicelulares fotosintéticos. La capacidad de las plantas y otros organismos fotosintéticos para captar la energía de la luz solar en moléculas de alta energía proporciona a prácticamente todas las demás formas de vida de la Tierra una fuente de energía aprovechable. Las plantas presentan una alternancia de generaciones, en la que una generación gametofítica haploide se alterna con una generación esporofítica diploide. Se ha dado una tendencia evolutiva general hacia la reducción del gametofito haploide, que es dominante en las briofitas pero microscópico en las plantas con semilla.

2) ¿Cuál es el origen evolutivo de las plantas?

Protistas fotosintéticos, probablemente algas verdes, dieron origen a las primeras plantas. Las plantas primitivas eran probablemente semejantes a las algas verdes multicelulares modernas, que tienen pigmentos fotosintéticos, moléculas de almidón y componentes de pared celular similares a los de las plantas. La vida en aguas dulces de las algas verdes pudo haberlas dotado de cualidades que permitieron a sus descendientes invadir la tierra.

3) ¿Cómo invadieron las plantas la tierra y cómo proliferaron en ella?

A medida que las plantas se adaptaron cada vez mejor a una existencia terrestre, perfeccionaron (1) estructuras parecidas a raíces con funciones de anclaje y absorción de agua y nutrimentos; (2) una cutícula córea para retardar la pérdida de agua por evaporación; (3) estomas que se abren para permitir el intercambio de gases y también se cierran para impedir la pérdida de agua; (4) vasos conductores para transportar agua y nutrimentos a toda la planta; y (5) una sustancia endurecedora, llamada *lignina*, que impregna los vasos y sostiene el cuerpo de la planta.

Conforme las plantas invadieron la tierra, se desarrollaron nuevas estructuras y estrategias reproductoras. La reducción del gametofito masculino a polen permitió sustituir el agua por el viento como medio para llevar los espermatozoides a las oosferas. Las flores atraen animales que transportan el polen con más precisión y eficiencia que el viento y el fruto tienta a los animales para que dispersen las semillas. Éstas nutren, protegen y ayudan a dispersar los embriones en desarrollo.

De las primitivas algas ancestrales surgieron dos grupos principales de plantas: las briofitas y las traqueofitas. Las briofitas, que incluyen las hepáticas y los musgos, son plantas terrestres pequeñas y simples que carecen de vasos conductores. Aunque algunas se han adaptado a regiones secas, la mayor parte viven en hábitats húmedos. Para reproducirse, las briofitas necesitan agua en la que puedan nadar los espermatozoides para alcanzar la oosfera.

En las traqueofitas, o plantas vasculares, un sistema de vasos, que debe su rigidez a la lignina, conduce el agua y los nutrimentos absorbidos por las raíces hasta las partes superiores de la planta, además de sostener el cuerpo. Gracias a este sistema de sostén, las plantas vasculares sin semilla, que comprenden los licopodios, las colas de caballo y los helechos, crecen más que las briofitas. Al igual que en éstas, los espermatozoides de las traqueofitas sin semilla deben nadar hasta la oosfera para llevar a cabo la reproducción sexual, y el gametofito carece de vasos conductores.

Las plantas vasculares con semilla tienen otras dos características adaptativas importantes: el polen y las semillas. Las plantas con semilla se clasifican en dos categorías: gimnospermas y angiospermas. Las gimnospermas comprenden los ginkgos, las cicadáceas y las coníferas, de gran éxito. Estas plantas fueron las primeras plantas terrestres producto de la evolución. Su éxito en tierra seca se debe en parte a la transformación evolutiva del gametofito masculino en el grano de polen. El polen protege y transporta el gameto masculino, con lo que se elimina la necesidad de que el espermatozoide nade hasta la oosfera. La semilla, una estructura protectora latente que contiene un embrión y una provisión de alimento, es una segunda adaptación importante que contribuye al éxito de las plantas con semilla.

Las angiospermas, esto es, las plantas con flores, predominan en gran parte de la tierra hoy en día. Además del polen y las semillas, las angiospermas producen flores y frutos. La flor permite a las angiospermas utilizar animales como polinizadores. En contraste con el viento, en ciertos casos los animales transportan el polen más lejos y con mayor precisión y menos desperdicio. Los frutos atraen a consumidores animales, que accidentalmente dispersan las semillas en sus heces.

Términos clave

alternancia de generaciones *p. 144*
angiosperma *p. 153*
anteridio *p. 147*
arquegonio *p. 147*
briofita *p. 147*
cigoto *p. 144*
conífera *p. 152*
cutícula *p. 146*
esporofito *p. 144*
estoma *p. 146*
flor *p. 153*
fruto *p. 157*
gametofito *p. 144*
gimnosperma *p. 152*
lignina *p. 146*
óvulo *p. 153*
planta perennifolia *p. 153*
polen *p. 148*
rizoide *p. 147*
semilla *p. 150*
traqueofita *p. 147*
vascular *p. 148*
vaso *p. 148*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *¿Cuáles de los organismos siguientes dan fruto?*
   a. musgos
   b. pinos
   c. arces
   d. hepáticas
   e. helechos

2. *¿En cuáles de las plantas siguientes es el gametofito la generación dominante?*
   a. musgos
   b. helechos
   c. pinos
   d. girasoles
   e. el esporofito es dominante en todas los anteriores

3. *¿Cuál es la función del fruto?*
   a. Atrae polinizadores
   b. Proporciona alimento al embrión en desarrollo
   c. Almacena el exceso de alimento producido durante la fotosíntesis
   d. Ayuda a asegurar la dispersión de las semillas de la planta progenitora
   e. Evolucionó para que la gente cultivara la planta, asegurando así su supervivencia

4. *¿Cuál es la función de la lignina?*
   a. Proporciona sostén a la planta
   b. Impermeabiliza las superficies de la planta
   c. Almacena alimento
   d. Favorece el intercambio de gases en las hojas de la planta
   e. Transporta nutrimentos en solución

5. *¿Cuál de las plantas siguientes produce espermatozoides que nadan hacia la oosfera?*
   a. nogal
   b. abeto Douglas, una conífera
   c. helecho crótalo
   d. diente de león
   e. ninguna de las anteriores

6. *¿Cuál de las secuencias siguientes es la correcta en la alternancia de generaciones?*
   a. esporofito—esporas diploides—gametofito—gametos haploides
   b. esporofito—esporas haploides—gametofito—gametos haploides
   c. esporofito—gametos haploides—gametofito—esporas haploides
   d. esporofito—gametos haploides—gametofito—esporas diploides
   e. esporofito—gametos diploides—gametofito—esporas diploides

? Preguntas de repaso

1. ¿Qué significa la expresión "alternancia de generaciones"? ¿De cuáles dos generaciones se trata? ¿Cómo se reproduce cada una de ellas?

2. Explique los cambios evolutivos en la reproducción de las plantas que permitieron a éstas adaptarse a ambientes cada vez más secos.

3. Describa las tendencias evolutivas de los ciclos vitales de las plantas. Ponga énfasis en el tamaño relativo del gametofito y el esporofito.

4. ¿De qué *filum* de algas surgieron probablemente las plantas verdes? Explique las evidencias que respaldan esta hipótesis.

5. Enumere las adaptaciones estructurales que fueron necesarias para que las plantas invadieran la tierra seca. ¿Con cuáles de estas adaptaciones cuentan las briofitas? ¿Y los helechos? ¿Y las gimnospermas y angiospermas?

6. El número de especies de plantas con flor es mayor que el número de especies del resto del reino vegetal. ¿A qué características se debe el enorme éxito de las angiospermas? Explique las razones.

7. Enumere las adaptaciones de las gimnospermas que les han ayudado a llegar a ser los árboles predominantes en los climas fríos y secos.

8. ¿Qué es un grano de polen? ¿Cómo ha ayudado a las plantas a colonizar la tierra seca?

9. La mayoría de las plantas tienen semilla. ¿Qué ventaja ofrece la semilla? ¿Cómo satisfacen las plantas sin semilla las necesidades que cubren las semillas?

Aplicación de conceptos

1. Usted es un genetista que trabaja para una empresa especializada en biotecnología vegetal. Describa qué partes *específicas* (frutos, semillas, tallos, raíces, etc.) de las plantas siguientes intentaría usted alterar mediante ingeniería genética, qué cambios procuraría hacer y por qué, en (a) el maíz, (b) los tomates, (c) el trigo y (d) los aguacates.
2. Antes de la creación de fármacos sintéticos, más de 80% de todos los medicamentos eran de origen vegetal. Aun hoy día, las tribus indígenas de las remotas selvas tropicales amazónicas son capaces de suministrar un producto vegetal para tratar prácticamente cualquier padecimiento. También en China se practica extensamente y con éxito la medicina herbolaria. La mayor parte de estos fármacos son desconocidos en el mundo occidental. Pero los bosques de los que se obtiene gran parte de este material vegetal están siendo talados para dedicar las tierras a la agricultura. Estamos en peligro de perder muchos de estos posibles fármacos antes de descubrirlos siquiera. ¿Qué medidas sugeriría usted para conservar estos recursos naturales, sin impedir al mismo tiempo a los países dirigir su propio desarrollo económico?
3. Sólo unos pocos centenares de los cientos de miles de especies del reino vegetal han sido domesticadas para uso humano. Un ejemplo de ello es la almendra. La almendra doméstica es nutritiva e inocua; en cambio, su precursora silvestre produce intoxicación por cianuro. El roble elabora semillas (bellotas) potencialmente nutritivas que contienen taninos de sabor muy amargo. Si pudiésemos eliminar por cultivo los taninos de las bellotas, éstas podrían llegar a ser un manjar. ¿A qué cree usted que se deba el hecho de que no hayamos conseguido domesticar los robles?

Para mayor información

Cox, P.A. y Balick, M.J. "The Ethnobotanical Approach to Drug Discovery." *Scientific American*, junio de 1994. Los biólogos buscan nuevos compuestos farmacéuticos analizando las plantas que las culturas indígenas usan como medicamentos.

Diamond, J. "How to Tame a Wild Plant." *Discover*, septiembre de 1994. Las plantas cultivadas tienen propiedades ecológicas y genéticas que las hacen idóneas para la agricultura.

Doyle, J. "DNA, Phylogeny, and the Flowering of Plant Systematics." *BioScience*, junio de 1993. El DNA de los cloroplastos se utiliza para reconstruir relaciones evolutivas, pero todos los métodos en uso presentan dificultades.

Grant, M.C. "The Trembling Giant." *Discover*, 1993. El ser vivo más grande es un clon de 47 000 árboles que abarca 43 hectáreas en los montes Wasatch de Utah.

Joyce, C. *Earthly Goods: Medicine-Hunting in the Rainforest*. Boston: Little, Brown, 1994. La ciencia y la aventura se mezclan en este relato acerca de la búsqueda de nuevos medicamentos y de las personas que la llevan a cabo.

Kaufman, P.B. *Plants—Their Biology and Importance*. Nueva York: Harper & Row, 1989. Cobertura completa y de fácil lectura de todos los aspectos de la taxonomía, fisiología y evolución de las plantas.

Milot, V. "Blueprint for Conserving Plant Diversity." *BioScience*, junio de 1989. Señala la importancia de preservar la diversidad genética en las especies vegetales en peligro de extinción.

Nicholson, R. "Death and Taxus." *Natural History*, septiembre de 1992. La corteza del tejo contiene compuestos que se usan para tratar el cáncer.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. c 2. a 3. d 4. a 5. c 6. b

TUTOR MULTIMEDIA
El reino vegetal

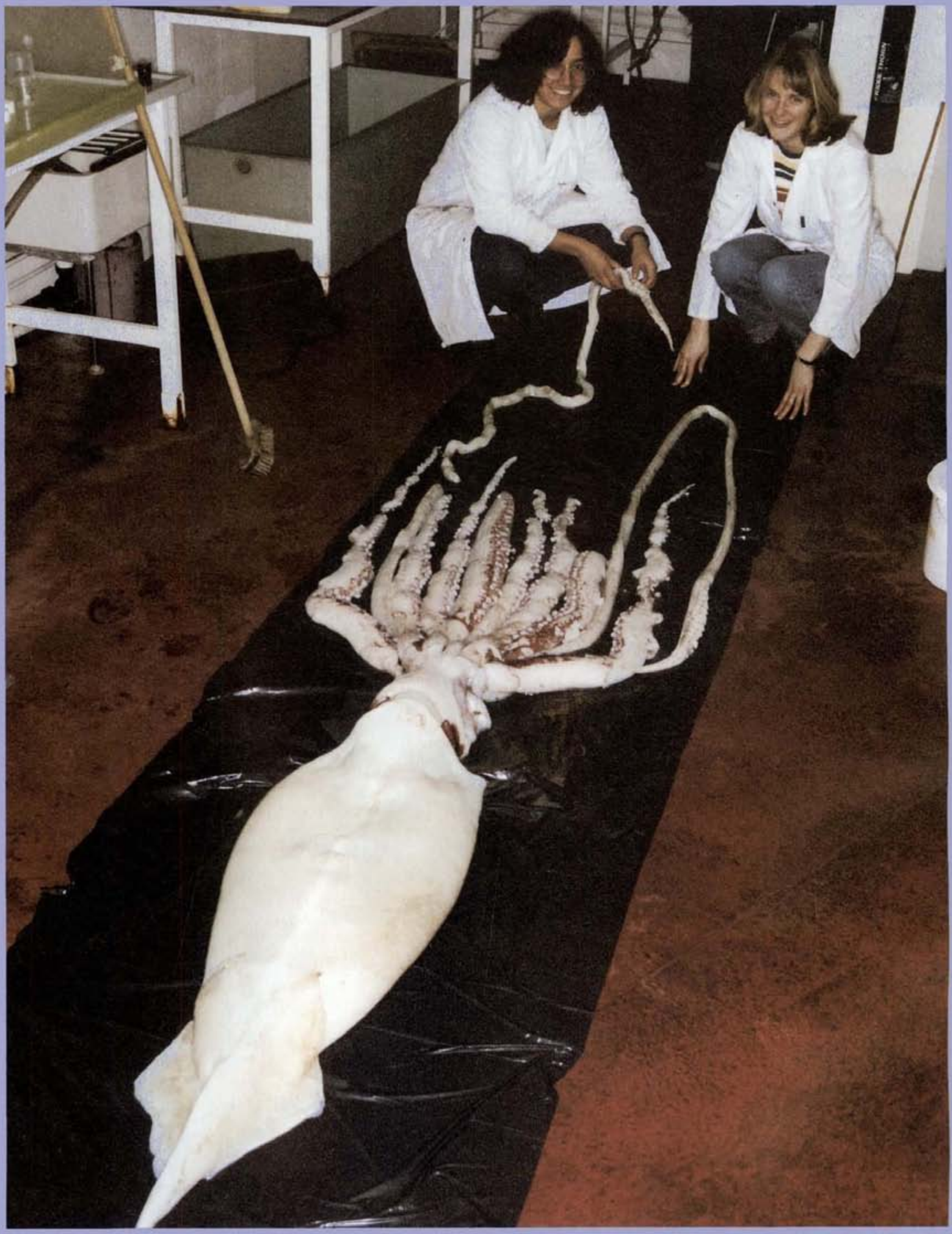
Investigaciones en la red

Estudio de caso: En busca de tesoros medicinales

Tiempo estimado: 10 minutos

Por cada medicamento milagroso derivado de una planta, se prueban miles de plantas sin efectos terapéuticos. En este ejercicio examinaremos algunos productos farmacéuticos importantes derivados de plantas, cómo se descubrieron y qué lecciones nos enseñan los procedimientos que se siguen hoy en día para descubrirlos.

Dirijase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione el Chapter 21 y luego Web Investigation para comenzar.



El calamar gigante es el animal invertebrado más grande de la Tierra, pero ningún ser humano ha observado jamás un calamar gigante vivo en su hábitat natural.

9 El reino animal

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Búsqueda de un monstruo marino

1) ¿Cuáles son las características que definen a los animales?

2) ¿Qué características anatómicas identifican los puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales?

La carencia de tejidos distingue a las esponjas de todos los demás animales

Los animales con tejidos presentan simetría ya sea radial o bilateral

En ciertos animales bilateralmente simétricos se formaron cavidades corporales

Los celomados incluyen dos líneas evolutivas distintas

3) ¿Cuáles son los principales fila animales?

Esponjas

Hidras, anémonas y medusas

Gusanos planos

Gusanos redondos

Gusanos segmentados

Insectos, arácnidos y crustáceos

Caracoles, almejas y calamares

Estrellas, erizos y pepinos de mar

Tunicados, anfioxos y vertebrados

Conexiones evolutivas: ¿Son los seres humanos un éxito biológico?

Otro vistazo al estudio de caso: Búsqueda de un monstruo marino

ESTUDIO DE CASO

Búsqueda de un monstruo marino

Todo el mundo se siente atraído por un buen misterio y uno en el que intervenga un depredador gigante y temible es aún mejor. Considérese el enigma del *Architeuthis*, el calamar gigante. El calamar gigante es el animal invertebrado más grande del mundo, pues alcanza longitudes de 18 metros o más. Cada uno de sus enormes ojos, los más grandes del reino animal, puede llegar a ser tan grande como una cabeza humana. Los diez tentáculos del calamar, dos de ellos más largos que los restantes, están cubiertos de potentes ventosas, las cuales contienen afilados ganchos semejantes a garras que le sirven al calamar para sujetar mejor a la presa y llevársela luego a la boca, donde un pico dotado de fuertes músculos desgarra el alimento. El calamar gigante es uno de los organismos más imponentes del planeta y, sin embargo, nada sabemos respecto a sus hábitos y forma de vivir. ¿Qué come? ¿Nada con la cabeza alzada o dirigida hacia abajo? ¿Cómo se aparea? ¿Vive solo o en grupos? Incluso estas preguntas tan básicas acerca del comportamiento del calamar gigante carecen aún de respuesta, porque nadie ha visto jamás un calamar gigante en su hábitat natural, ni siquiera en un acuario.

Nuestro limitado conocimiento científico acerca del calamar gigante proviene en su totalidad de especímenes que han sido hallados muertos o moribundos, arrojados a las playas por el oleaje, atrapados en redes de pescadores o presentes en el estómago de los cachalotes (que consumen cantidades enormes de calamares, ocasionalmente incluso el gigante). Se ha informado de más de 200 de estos especímenes a lo largo del último siglo, y las descripciones por escrito de cadáveres de calamares se remontan hasta el siglo XVI. Los calamares vivos, no obstante, siguen siendo esquivos porque habitan en aguas oceánicas profundas, fuera del alcance de los buzos humanos.

Clyde Roper, un biólogo del Instituto Smithsoniano, ha dedicado gran parte de su vida profesional a un esfuerzo por ver y estudiar calamares gigantes vivos. Describiremos algunos de los métodos de búsqueda submarina del doctor Roper, así como su esfuerzo más reciente por encontrar el calamar gigante, al final de este capítulo, después de examinar la extraordinaria diversidad de la vida animal. ■

1 ¿Cuáles son las características que definen a los animales?

Es difícil formular una definición concisa del término *animal*. No hay un rasgo individual que caracterice cabalmente a los animales, así que definiremos el grupo con base en una lista de características. Ninguna de ellas es exclusiva de los animales, pero, en conjunto, permiten distinguir a los animales de los miembros de otros reinos:

1. Los animales son multicelulares.
2. Los animales son heterótrofos, es decir, obtienen su energía consumiendo el cuerpo de otros organismos.
3. Por lo regular, los animales se reproducen sexualmente. Aunque las especies presentan una enorme diversidad de estilos reproductivos, casi todos son capaces de llevar a cabo la reproducción sexual.
4. Las células animales carecen de pared celular.
5. Los animales tienen motilidad (pueden trasladarse) durante alguna etapa de su vida. Incluso las esponjas estacionarias tienen una etapa *larvaria* (una forma juvenil) que nada libremente.
6. La mayor parte de los animales pueden responder rápidamente a los estímulos externos como resultado de la actividad de las células nerviosas, el tejido muscular o ambos.

2 ¿Qué características anatómicas identifican los puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales?

Ya para el periodo cámbrico, que se inició hace 544 millones de años, casi todos los *fila* animales que pueblan hoy en día la Tierra estaban presentes. Lamentablemente, el registro fósil precámbrico no contiene representantes de los antepasados directos de los animales modernos; por esta razón, los fósiles no nos ayudan a descubrir el orden en el que surgieron los *fila* animales. A cambio de ello, los sistematistas especializados en animales han buscado pistas acerca de la historia evolutiva de éstos en sus características anatómicas y su desarrollo embriológico. Algunas de estas características parecen señalar importantes puntos de bifurcación en el árbol evolutivo animal y representan hitos en la evolución de los diferentes planes corporales de los animales modernos. En las secciones siguientes describiremos estos hitos evolutivos y su legado en el cuerpo de los animales modernos.

La carencia de tejidos distingue a las esponjas de todos los demás animales

Una de las primeras innovaciones importantes de la evolución animal fue la aparición de **tejidos**, esto es, de grupos de células similares integradas en una unidad funcional, como un músculo, por ejemplo. Hoy en día, casi todos los animales tienen un cuerpo con tejidos. Los únicos que han conservado la primitiva ausencia de tejidos son las esponjas. En las esponjas, las células individuales pueden tener funciones especializadas, pero actúan de modo más o menos independiente y no están organizadas en verdaderos tejidos. Esta peculiar característica de las esponjas sugiere que la bifurcación entre las esponjas y la rama evolutiva que dio origen a todos los demás *fila* animales debe haber tenido lugar en una etapa muy temprana de la historia de los animales. Un antepasado común sin tejidos, muy antiguo, dio origen tanto a las esponjas como a los demás *fila* con tejidos.

Los animales con tejidos presentan simetría ya sea radial o bilateral

El advenimiento evolutivo de los tejidos coincide con la primera aparición de simetría corporal; todos los animales con tejidos verdaderos también tienen cuerpos simétricos. Se dice que un animal es simétrico si se puede bisecar a lo largo de al menos un plano, de tal manera que las mitades resultantes sean imágenes en espejo una de la otra. Adviértase que, a diferencia de las esponjas asimétricas, todo animal simétrico tiene una superficie superior, o **dorsal**, y una superficie inferior, o **ventral**.

Los animales con tejidos y simétricos se dividen en dos grupos: uno que comprende animales con **simetría radial** (Fig. 9-1a) y otro con animales que presentan **simetría bilateral** (Fig. 9-1b). En el caso de la simetría radial, cualquier plano que pase por un eje central divide el objeto en mitades aproximadamente iguales. En cambio, un animal bilateralmente simétrico puede dividirse en mitades aproximadamente como imágenes en espejo sólo a lo largo de un plano individual específico que pasa por el eje central.

La diferencia entre los animales con simetría radial y bilateral refleja otro punto de bifurcación importante del árbol evolutivo animal. Esta bifurcación separó a los antepasados de los cnidarios (medusas, anémonas y corales) y ctenóforos (medusas con peines), radialmente simétricos, de los ancestros de los demás *fila* animales, todos los cuales tienen simetría bilateral.

Los animales radialmente simétricos tienen dos capas tisulares embrionarias; los animales bilateralmente simétricos tienen tres

La distinción entre la simetría radial y la bilateral en los animales está estrechamente ligada a una diferencia correspondiente en el número de capas de tejido, llamadas **capas germinales**, que se forman durante el desarrollo embrionario. Los animales con simetría radial tienen dos capas germinales: una capa interior de **endodermo** (que constituye el revestimiento de casi todos los órganos huecos) y una capa exterior de **ectodermo** (que forma el tejido que cubre el cuerpo y reviste sus cavidades internas y tejidos nerviosos). Los animales con simetría bilateral forman una tercera capa germinal. Entre el endodermo y el ectodermo hay una capa de **mesodermo** (que forma el músculo y, cuando están presentes, los sistemas circulatorio y esquelético).

La evolución paralela del tipo de simetría y el número de capas germinales nos ayudan a entender el caso potencialmente enigmático de los equinodermos (estrellas de mar, pepinos de mar y erizos de mar). Los equinodermos adultos tienen simetría radial; sin embargo, nuestro árbol evolutivo los sitúa de lleno en el grupo bilateralmente simétrico. Resulta, no obstante, que los equinodermos tienen tres capas germinales, así como varias características adicionales, algunas de las cuales se describen más adelante, que los agrupan con los animales bilateralmente simétricos. Así pues, los antepasados inmediatos de los equinodermos debieron haber sido bilateralmente simétricos y, más tarde, el grupo adquirió por evolución una

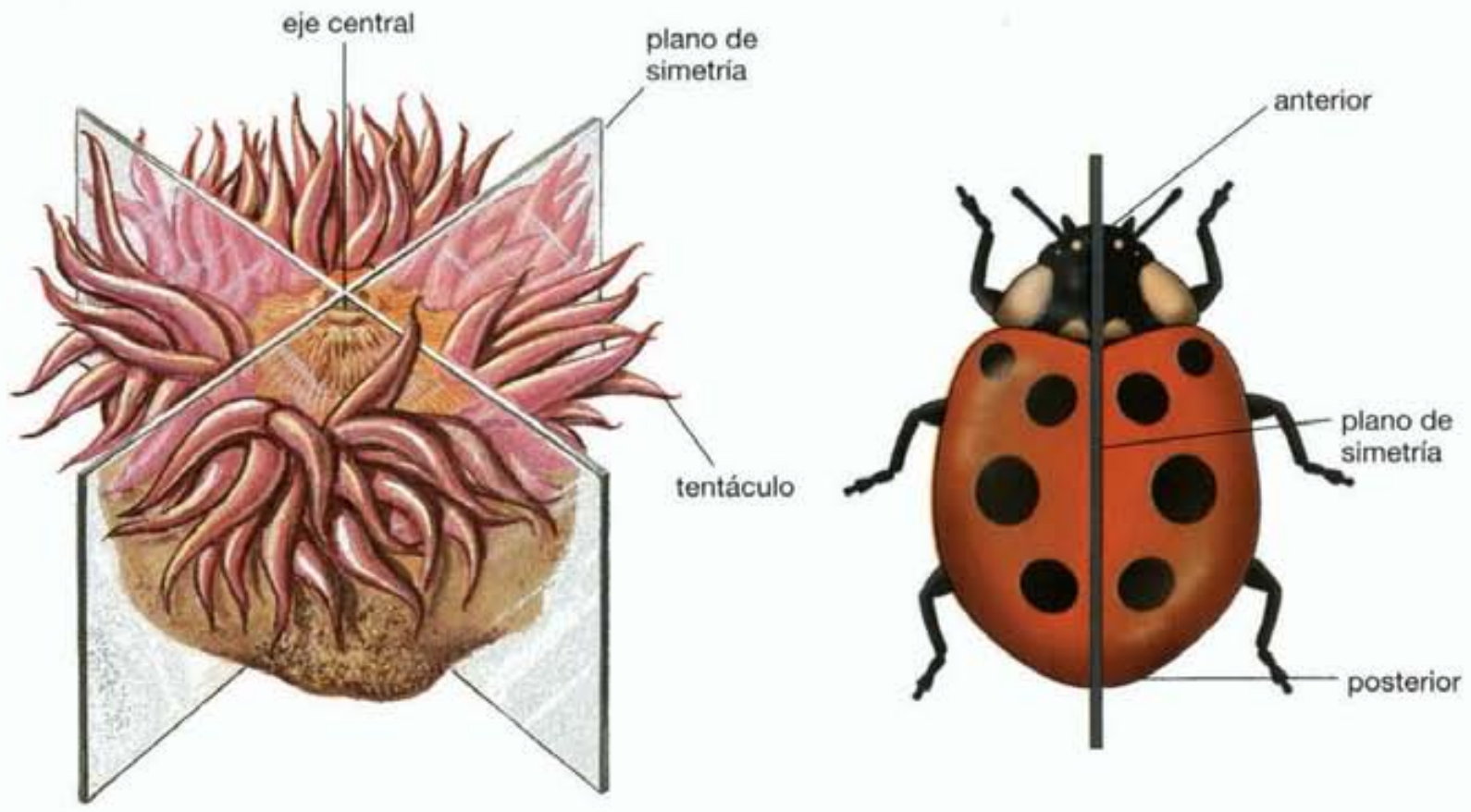


Figura 9-1 Simetría corporal y cefalización
(a) Cuerpo con simetría radial. Todo plano que atraviese el eje central dividirá el cuerpo en mitades que son imágenes en espejo. Los animales de estos grupos carecen de una cabeza bien definida. ***(b)*** Simetría bilateral. El cuerpo se divide en dos mitades que son imágenes en espejo sólo a lo largo de un plano específico que pasa por la línea media. Los animales con este tipo de simetría tienen un extremo anterior (cabeza) y un extremo posterior (cola).

simetría radial (un caso de evolución convergente; véase la p. 277). Sin embargo, incluso hoy en día los equinodermos larvarios conservan la simetría bilateral.

La evolución de la simetría bilateral se dio acompañada de cefalización

Los animales con simetría radial tienden a ser **sésiles** (fijos en un punto, como las anémonas de mar) o a vagar a la deriva arrastrados por las corrientes (como las medusas). Estos animales pueden toparse con alimento o peligros provenientes de cualquier dirección, por lo que un cuerpo que básicamente "mira" en todas direcciones a la vez constituye una ventaja. En cambio, la mayor parte de los animales con simetría bilateral se desplazan por medios propios en una dirección determinada. La parte del cuerpo del animal más próxima a la dirección del movimiento es la que tiene más probabilidades de encontrar recursos. Por consiguiente, la evolución de la simetría bilateral estuvo acompañada de **cefalización**, esto es, de concentración de los órganos sensoriales y un encéfalo en una región delantera definida. La cefalización produce un extremo **anterior** (cabeza), donde se concentran células y órganos sensoriales, grupos de células nerviosas y órganos para ingerir alimento. El otro extremo de un animal cefalizado se designa como **posterior** y por lo regular incluye una cola (Fig. 9-1b).

En ciertos animales bilateralmente simétricos se formaron cavidades corporales

Después de la aparición de la simetría bilateral, la siguiente característica anatómica importante que surgió durante la evolución de los animales fue una cavidad llena de líquido *entre* el tubo digestivo (o intestino, donde se digiere y absorbe el alimento) y la pared corporal externa. Esta característica apareció algún tiempo después de la división entre los animales con simetría radial y bilateral. Algunos *fila* de animales con simetría bilateral conservan la primitiva carencia de cavidad corporal. Por ejemplo, los gusanos planos no tienen cavidad alguna entre el intestino y la pared corporal; el espacio está lleno de tejido sólido (Fig. 9-2a).

En los *fila* que surgieron después de la aparición de cavidades corporales, el intestino y la pared corporal estaban separados por un espacio que creaba un plan corporal de "tubo dentro de un tubo". Este plan corporal liberaba al intestino de las restricciones impuestas por la sujeción directa a la pared corporal y creaba un espacio donde podían evolucionar nuevos órganos.

Los animales con cavidades corporales pertenecen a dos grupos, con base en la estructura de la cavidad. Los integrantes de ciertos *fila* tienen una cavidad corporal conocida como **pseudoceloma**, y se les conoce colectivamente como *pseudocelomados* (Fig. 9-2b). Un pseudoceloma es una cavidad corporal que *no* está rodeada en su totalidad por tejido derivado del mesodermo. Los gusanos redondos (**nematodos**) son el grupo más grande de pseudocelomados. Los *fila* cuyos miembros tienen un tipo de cavidad corporal conocido como **celoma** (Fig. 9-2c) reciben el nombre de *celomados*. Un celoma es una cavidad corporal llena de líquido que está revestida en su totalidad de una capa delgada de tejido que se desarrolla a partir del mesodermo. Los anélidos (gusanos segmentados), los artrópodos (insectos, arañas, crustáceos), los moluscos (almejas y caracoles), los equinodermos y los cordados (que incluyen a los seres humanos) constituyen los *fila* celomados. Los sistematistas han tenido desde hace largo tiempo la convicción de que la distinción entre los pseudocelomados y

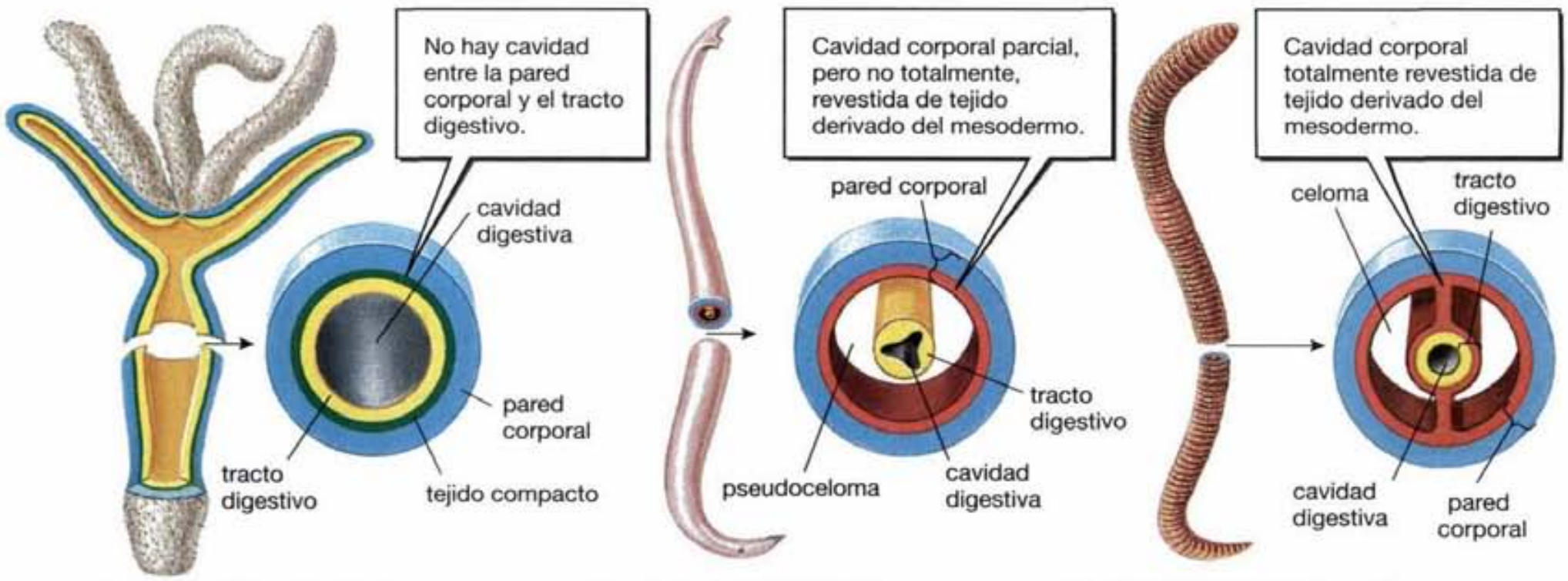


Figura 9-2 Cavidades corporales
(a) Los cnidarios y los gusanos planos carecen de cavidad entre la pared corporal y el tracto digestivo. ***(b)*** Los gusanos redondos son pseudocelomados. ***(c)*** Los anélidos tienen celoma verdadero.

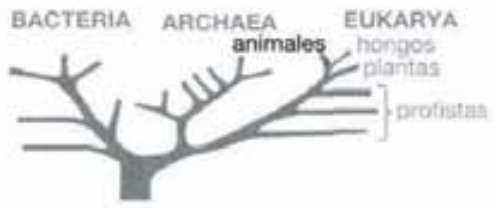
los celomados representa otra bifurcación importante del árbol evolutivo de los animales, pero datos moleculares recientes (comparaciones de DNA de diferentes *fila*) sugieren que quizá los *fila* pseudocelomados representa distintas ramas dentro del grupo de los celomados. Si tal conclusión es correcta, entonces el pseudoceloma no es un precursor del celoma, sino una modificación de éste.

Una cavidad corporal puede desempeñar diversas funciones. En la lombriz de tierra, el celoma actúa como una especie de esqueleto que brinda sostén al cuerpo y constituye un armazón en el que se apoya la acción de los músculos. En otros animales celomados, los órganos internos están suspendidos en el líquido celómico, que sirve como un amortiguador protector entre los órganos internos y el mundo exterior. El celoma también ha hecho posible que los órganos internos, como el corazón y el tracto digestivo, se muevan con independencia de la pared corporal. Gracias a nuestro celoma, podemos permanecer externamente inactivos después de una comida, aun cuando nuestro tracto digestivo se agita con energía.

Los celomados incluyen dos líneas evolutivas distintas

Entre los *fila* animales cuyos miembros tienen un celoma verdadero, el desarrollo embriológico sigue diversos caminos. Estas variadas vías de desarrollo, sin embargo, pueden agruparse en dos categorías conocidas como desarrollo de **protostoma** y de **deuterostoma**. En el desarrollo de protostoma, el celoma se forma dentro del espacio comprendido entre la pared corporal y la cavidad digestiva. En el desarrollo de deuterostoma, el celoma se forma como producto de la cavidad digestiva. Los dos tipos de desarrollo difieren asimismo en cuanto a la modalidad de división celular inmediatamente después de la fecundación y al método de formación de la boca y el ano. Los protostomas y los deuterostomas representan ramas evolutivas distintas dentro de los animales celomados. Los anélidos, los artrópodos y los moluscos presentan desarollo de protostoma; los equinodermos y los cordados tienen deuterostomas.

3 ¿Cuáles son los principales fila animales?



Es fácil pasar por alto las diferencias entre la multitud de animales pequeños y sin huesos que existen en el mundo. Incluso Carl von Linné, el creador de la taxonomía moderna, reconocía únicamente dos *fila* de animales sin espina dorsal (los insectos y los "gusanos"). De la época de Linné a la fecha, sin embargo, los taxonomistas han llegado a comprender que el linaje animal sufrió muchas divisiones en la antigüedad. Algunas de las ramas principales del árbol evolutivo animal se resumen en la figura 9-3 y en la tabla 9-1 (p. 168).

Por comodidad, los biólogos suelen asignar los animales a una de dos categorías principales: (1) los **vertebrados**, esto es, los que tienen espina dorsal, o columna vertebral, y (2) los **invertebrados**, que carecen de espina dorsal. Los vertebrados —peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos— son quizá los animales más llamativos desde el punto de vista humano, pero menos de 3% de todos los animales conocidos del planeta son vertebrados. La inmensa mayoría de los animales son invertebrados.

Los primeros animales tuvieron probablemente su origen en colonias de protistas cuyos miembros se habían especializado en la ejecución de distintas funciones dentro del cuerpo colonial. Comenzaremos nuestro estudio del reino Animalia con las esponjas, cuyo plan corporal es el que más se asemeja a las probables colonias ancestrales de protozoarios. Proseguiremos nuestro análisis a lo largo de una serie de *fila* de invertebrados representativos, y concluiremos con los vertebrados del filo Chordata.

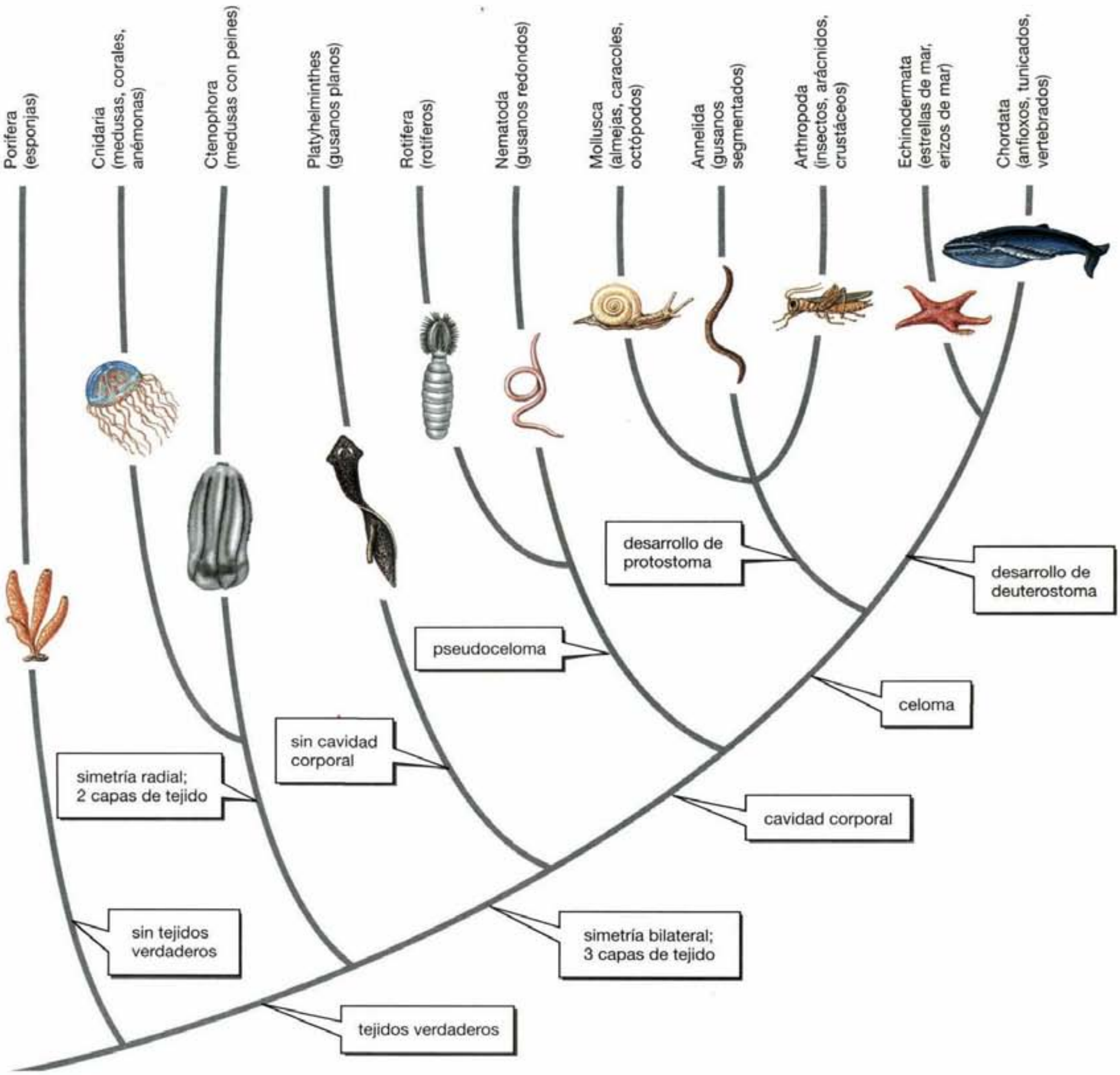


Figura 9-3 Árbol evolutivo de algunos de los principales *fila* animales

Esponjas

Las *esponjas* (filo Porifera) carecen de tejidos y órganos verdaderos. En ciertos aspectos, una esponja se asemeja a una colonia de organismos unicelulares, y unos pocos sistematistas piensan que se podría clasificar a las esponjas como el grupo de protistas más estrechamente emparentado con los animales, en vez de ubicarlas dentro del reino animal. Las propiedades de las esponjas que las asemejan a colonias quedaron de manifiesto en un experimento realizado por el embriólogo H.V. Wilson en 1907. Wilson machacó una esponja y la hizo pasar a través de un pedazo de tela de seda, con lo cual la desintegró en células individuales y grupos de células; después, colocó estos diminutos fragmentos de esponja en agua de mar y esperó tres semanas. Al término del experimento, las células se habían juntado de nuevo para formar una esponja en buenas condiciones, con lo cual se demostró que las células individuales de la esponja habían conseguido sobrevivir y llevar a cabo sus funciones de forma independiente.

Todas las esponjas tienen un plan corporal similar. El cuerpo tiene muchos poros diminutos por los que el agua entra y, en menor número, aberturas grandes (llamadas *ósculos*) por donde se expele. En el interior de la esponja, el agua viaja por canales. A su paso, se le extrae oxígeno, se filtran los microorganismos que contiene y se llevan a células indi-

Tabla 9-1 Comparación de los principales *fila* animales

Nombre común (*Filo*)		Esponjas (*Porifera*)	Hidras, anémonas, medusas (*Cnidaria*)	Gusanos planos (*Platyhelminthes*)	Gusanos redondos (*Nematoda*)
Arreglo corporal	**Nivel de organización**	Celulares; carecen de tejidos y órganos	Tejido; carecen de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos
	Capas germinales	Ausentes	Dos	Tres	Tres
	Simetría	Ausente	Radial	Bilateral	Bilateral
	Cefalización	Ausente	Ausente	Presente	Presente
	Cavidad corporal	Ausente	Ausente	Ausente	Pseudoceloma
	Segmentación	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Sistema interno	**Sistema digestivo**	Intracelular	Cavidad gastrovascular; en algunos intracelular	Cavidad gastrovascular	Boca y ano separados
	Sistema circulatorio	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
	Sistema respiratorio	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
	Sistema excretor (regulación de líquidos)	Ausente	Ausente	Canales con células ciliadas	Células glandulares excretoras
	Sistema nervioso	Ausente	Red nerviosa	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos longitudinales	Ganglios en la cabeza con cordones nerviosos dorsales y ventrales
	Reproducción	Sexual; asexual (gemación)	Sexual; asexual (gemación)	Sexual (algunos hermafroditas); asexual (división del cuerpo)	Sexual (algunos hermafroditas)
	Sostén	Endoesqueleto de espículas	Esqueleto hidrostático	Ausente	Esqueleto hidrostático
	Número de especies conocidas	5000	9000	12 000	12 000

viduales donde son digeridos, y se expulsan los residuos (Fig. 9-4).

Las esponjas tienen tres tipos principales de células (véase la figura 9-4), cada una especializada en una función. Las **células epiteliales** aplanadas cubren las superficies externas del cuerpo. Algunas células epiteliales modificadas constituyen las *células de poro*, que rodean a los poros, controlan su tamaño y regulan el flujo de agua. Los poros se cierran en presencia de sustancias nocivas. Las **células en collar** mantienen un flujo de agua a través de la esponja agitando un flagelo que penetra en el canal interior. El collar que rodea el flagelo actúa como un tamiz fino que filtra los microorganismos que luego serán ingeridos por la célula. Parte del alimento se hace llegar a las **células ameboides**. Estas células vagan libremente entre las células epiteliales y en collar, digiriendo y distribuyendo nutrimentos, produciendo células reproductoras y secretando pequeñas protuberancias esqueléticas llamadas **espículas**.

Hay esponjas de diversas formas y tamaños. Algunas especies tienen una forma bien definida, pero otras crecen en formas libres sobre las rocas subacuáticas (Fig. 9-5). Las esponjas más grandes llegan a crecer a más de 1 metro de altura. Un esqueleto interno, compuesto de espículas de carbonato de calcio (greda), sílice (vidrio) o proteína, proporciona sostén al cuerpo (véase la figura 9-4). La esponja de baño natural, ahora sustituida en gran medida por imitaciones de celulosa elaboradas en fábricas, es en realidad un esqueleto proteínico de esponja.

Todas las esponjas viven en agua, principalmente en ambientes de agua salada. En general, las esponjas adultas son sésiles: se adhieren a rocas o a otras superficies subacuáticas. Las esponjas pueden reproducirse asexualmente por **gemación**, durante la cual la esponja adulta produce versiones en miniatura de sí misma que se desprenden y adoptan una existencia independiente, o bien sexualmente por fusión de espermatozoides y óvulos. Los óvulos fecundados se desarrollan

Gusanos segmentados *(Annelida)*	**Insectos, arácnidos, crustáceos** *(Arthropoda)*	**Caracoles, almejas, calamares** *(Mollusca)*	**Estrellas de mar, erizos de mar** *(Echinodermata)*	**Vertebrados** *(Chordata)*
Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos	Sistema de órganos
Tres	Tres	Tres	Tres	Tres
Bilateral	Bilateral	Bilateral	Bilateral en las larvas, radial en los adultos	Bilateral
Presente	Presente	Presente	Ausente	Presente
Celoma	Celoma	Celoma	Celoma	Celoma
Presente	Presente	Ausente	Ausente	Presente (pero reducida)
Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados	Boca y ano separados (normalmente)	Boca y ano separados
Cerrado	Abierto	Abierto	Ausente	Cerrado
Ausente	Tráqueas, agallas o pulmones en libro	Branquias, pulmones	Pies tubulares, branquias cutáneas, árbol respiratorio	Branquias, pulmones
Nefridios	Glándulas excretoras semejantes a nefridios	Nefridios	Ausente	Riñones
Ganglios en la cabeza con pares de cordones ventrales; ganglios en cada segmento	Ganglios en la cabeza con pares de cordones ventrales; ganglios en los segmentos, algunos fusionados	Cerebro bien desarrollado en algunos cefalópodos; varias parejas de ganglios principalmente en la cabeza; red nerviosa en la pared corporal	Sin ganglios en la cabeza; anillo nervioso y nervios radiales; red nerviosa en la piel	Encéfalo bien desarrollado; cordón nervioso dorsal
Sexual (algunos hermafroditas)	Normalmente sexual	Sexual (algunos hermafroditas)	Sexual (algunos hermafroditas); asexual por regeneración (poco frecuente)	Sexual
Esqueleto hidrostático	Exoesqueleto	Esqueleto hidrostático	Endoesqueleto de placas debajo de la piel externa	Endoesqueleto de cartílago o hueso
9000	1 000 000	50 000	6 500	40 000

en el interior de la esponja adulta hasta convertirse en larvas activas que escapan a través de los ósculos. Las corrientes acuáticas dispersan las larvas hacia nuevas zonas, donde se establecen y se convierten en esponjas adultas.

Hidras, anémonas y medusas

Los *cnidarios* (*filo* Cnidaria) adoptan una increíble diversidad de hermosas formas (Fig. 9-6), todas las cuales son de hecho variaciones sobre dos planes corporales básicos: el **pólipo** (Fig. 9-7a) y la **medusa** (Fig. 9-7b). El pólipo, generalmente tubular, está adaptado a pasar su vida adherido tranquilamente a las rocas. El pólipo tiene **tentáculos**, esto es, extensiones que se alzan para sujetar, picar e inmovilizar a su presa. Aunque la medusa ("aguamar" o "aguamala") nada débilmente contrayendo su cuerpo con forma de campana, su principal medio de transporte consiste en dejarse llevar por las corrientes marinas, al mismo tiempo que arrastra sus tentáculos tras de sí como múltiples cañas de pescar. Tanto el pólipo como la medusa se desarrollan a partir de sólo dos capas germinales: el endodermo interior y el mesodermo exterior; entre estas capas hay una **mesoglea** que parece gelatina. Los pólipos y las medusas tienen simetría radial: sus partes corporales están dispuestas en círculo en torno a la boca y la cavidad digestiva (véase la figura 9-1a). Esta ordenación de partes es idónea para estos animales, que son sésiles o se dejan arrastrar al azar por las corrientes de agua, porque les permite estar preparados para responder a presas o a peligros provenientes de cualquier dirección.

Las células de los cnidarios están organizadas en tejidos definidos, incluso en tejido contráctil que se comporta como un músculo. Las neuronas están organizadas en un tejido que se conoce como **red nerviosa**, que se ramifica por todo el cuerpo y controla el tejido contráctil para generar movimiento y comportamientos de alimentación. Sin embargo, casi todos los cnidarios carecen de órganos verdaderos y no tienen cerebro.

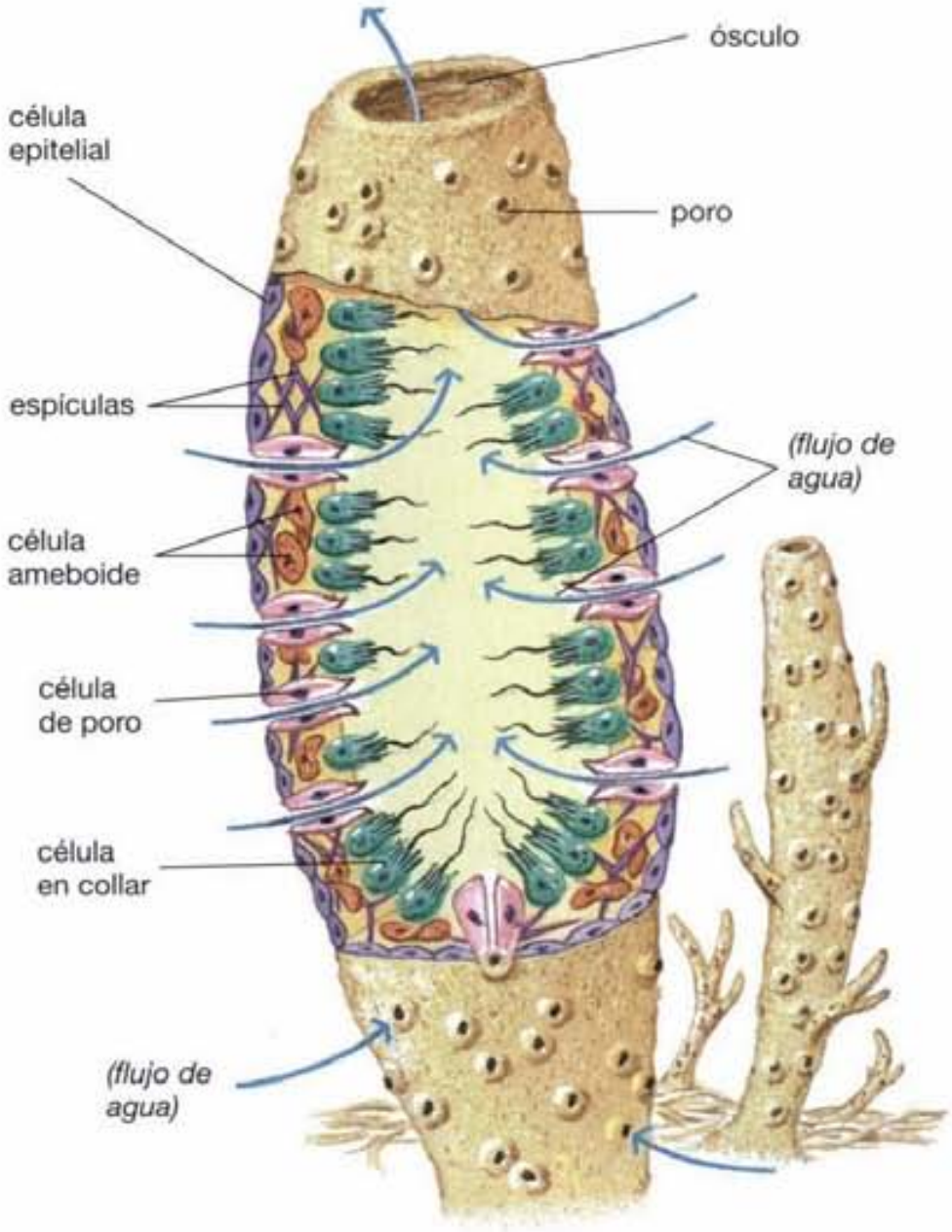


Figura 9-4 Plan corporal de las esponjas
Todas las esponjas tienen un plan corporal similar. Las corrientes que las células en collar crean introducen agua a través de numerosos poros diminutos. Las células en collar separan por filtración las partículas de alimento, que se comparten entre los diversos tipos de células. El agua sale por unos poros más grandes: los ósculos. Las espículas constituyen un esqueleto interno de sostén.

(a)

(b)

(c)

Figura 9-5 Diversidad de las esponjas
Las esponjas se dan en extensa variedad de tamaños, formas y colores. Algunas alcanzan más de un metro de altura; otras, como ***(a)*** esta esponja de fuego, crecen con una distribución de forma libre sobre rocas submarinas. ***(b)*** Esta esponja tubular se fija a las rocas mediante diminutos apéndices, en tanto que ***(c)*** esta esponja de los arrecifes, con aberturas tubulares ensanchadas, se adhiere a un arrecife de coral.

Los tentáculos de los cnidarios están armados de **cnidocitos**, unas células con ciertas estructuras que, cuando son estimuladas por contacto, inyectan explosivamente filamentos tóxicos o viscosos en su presa (Fig. 9-8). El veneno de ciertos cnidarios provoca dolorosas picaduras en las personas que tienen la mala suerte de entrar en contacto con ellos, y las picaduras de unas pocas especies de medusas llegan incluso a poner en peligro la vida. La más mortífera de estas especies es la "avispa de mar", *Chironex fleckeri*, que habita en las aguas próximas a las costas del norte de Australia y del sudeste asiático. La cantidad de veneno presente en una avispa de mar podría matar hasta a 60 personas, y la víctima de una picadura grave puede morir en cuestión de minutos después de sufrirla.

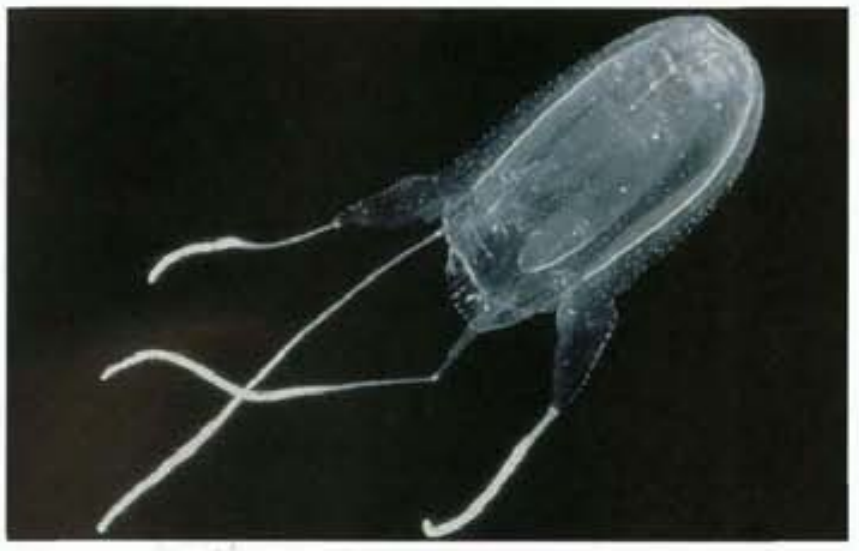
La función de los cnidocitos, empero, no es la de inyectar veneno a los nadadores humanos sino capturar presas. Aunque todos los cnidarios son depredadores, ninguno de ellos caza activamente, sino que dependen de que sus víctimas tropiecen por accidente con sus tentáculos envolventes. Luego de picarla y sujetarla con firmeza, la medusa la hace pasar a través de una boca expansible al interior de un saco digestivo: la **cavidad gastrovascular**. Las enzimas digestivas que se secretan en esta cavidad descomponen parte del alimento, y la digestión prosigue dentro de las células que revisten la cavidad. Debido a que la cavidad gastrovascular tiene una sola abertura, al terminar la digestión la medusa expulsa por la boca el material no digerido. Aunque este tránsito en dos sentidos impide que la alimentación sea continua, resulta adecuado para satisfacer las escasas demandas de energía de estos animales.

Al igual que las esponjas, los cnidarios se limitan a hábitats acuosos y casi todas las especies son marinas. Un grupo de cnidarios, los corales, tienen una importancia ecológica especial (véase la figura 9-6c). Los pólipos de coral forman grandes colonias y cada miembro de la colonia secreta un esqueleto duro de carbonato de calcio. Los esqueletos persisten durante largo tiempo después de la muerte de los corales y sirven como base a la que se fijan otros corales. El ciclo continúa hasta que, al cabo de miles de años, se forman gigantescos arrecifes de coral. Los corales habitan exclusivamente en las aguas tibias y transparentes del trópico, donde sus arrecifes forman hábitats submarinos que son la base de un ecosistema de pasmosa diversidad y belleza sin paralelo (véase el capítulo 17).

(a)

(b)

(c)



(d)

Figura 9-6 Diversidad de los cnidarios
(a) Una anémona con manchas rojas extiende sus tentáculos para capturar presas. ***(b)*** Medusa pequeña. ***(c)*** Este acercamiento a un coral permite observar los pólipos de color amarillo brillante en diversas etapas de extensión de sus tentáculos. Abajo a la derecha, en las zonas donde el coral ha muerto queda expuesto el esqueleto de carbonato de calcio que sostiene los pólipos y forma el arrecife. Un cangrejo con un dibujo soprendente (*filo* Arthropoda, clase Crustacea) reposa sobre el coral mientras sujeta pequeñísimas anémonas blancas con sus tenazas. Los tentáculos urticantes protegen al cangrejo. ***(d)*** Avispa de mar, un cnidario cuyas células urticantes contienen uno de los venenos más tóxicos que se conocen.

Gusanos planos

El filo Platyhelminthes (los *gusanos planos*) constituye uno de los linajes de bifurcación más antigua de los animales con simetría bilateral, en vez de simetría radial (véase la figura 9-1). Este arreglo corporal y la cefalización concomitante son adaptaciones que favorecen el movimiento activo. Los animales cefalizados y bilateralmente simétricos poseen un extremo anterior, que es la primera parte de un animal en movimiento que se topa con el medio hacia el que avanza. Los órganos sensoriales se concentran en la parte anterior del cuerpo. Esta disposición aumenta la capacidad del animal para responder apropiadamente a los estímulos que encuentra (por ejemplo, ingerir alimentos y retirarse de los obstáculos).

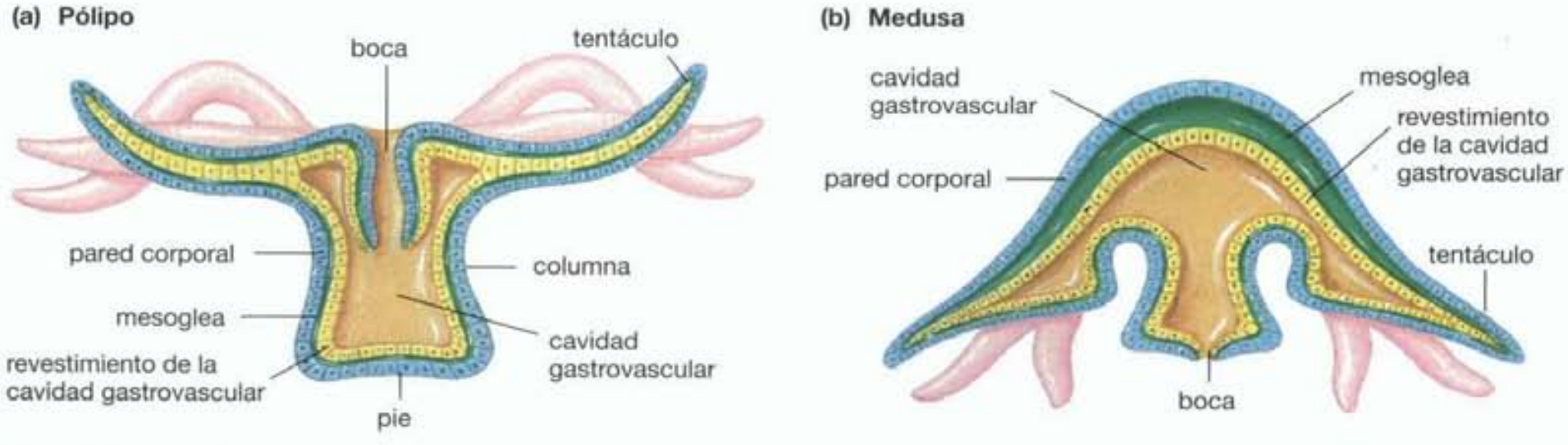


Figura 9-7 Pólipo y medusa
Las dos formas corporales básicas de los cnidarios son en realidad variaciones sobre un solo tema simple. ***(a)*** La forma de pólipo se observa en las hidras (véase la figura 22-8), en las anémonas (Fig. 22-6a) y en los pólipos individuales del interior de un coral (Fig. 22-6c). ***(b)*** La forma de medusa, que se observa en las medusas o aguamares (Fig. 22-6b), parece un pólipo invertido. Ambas formas presentan simetría radial, con sus partes corporales dispuestas en círculo alrededor de un eje central.

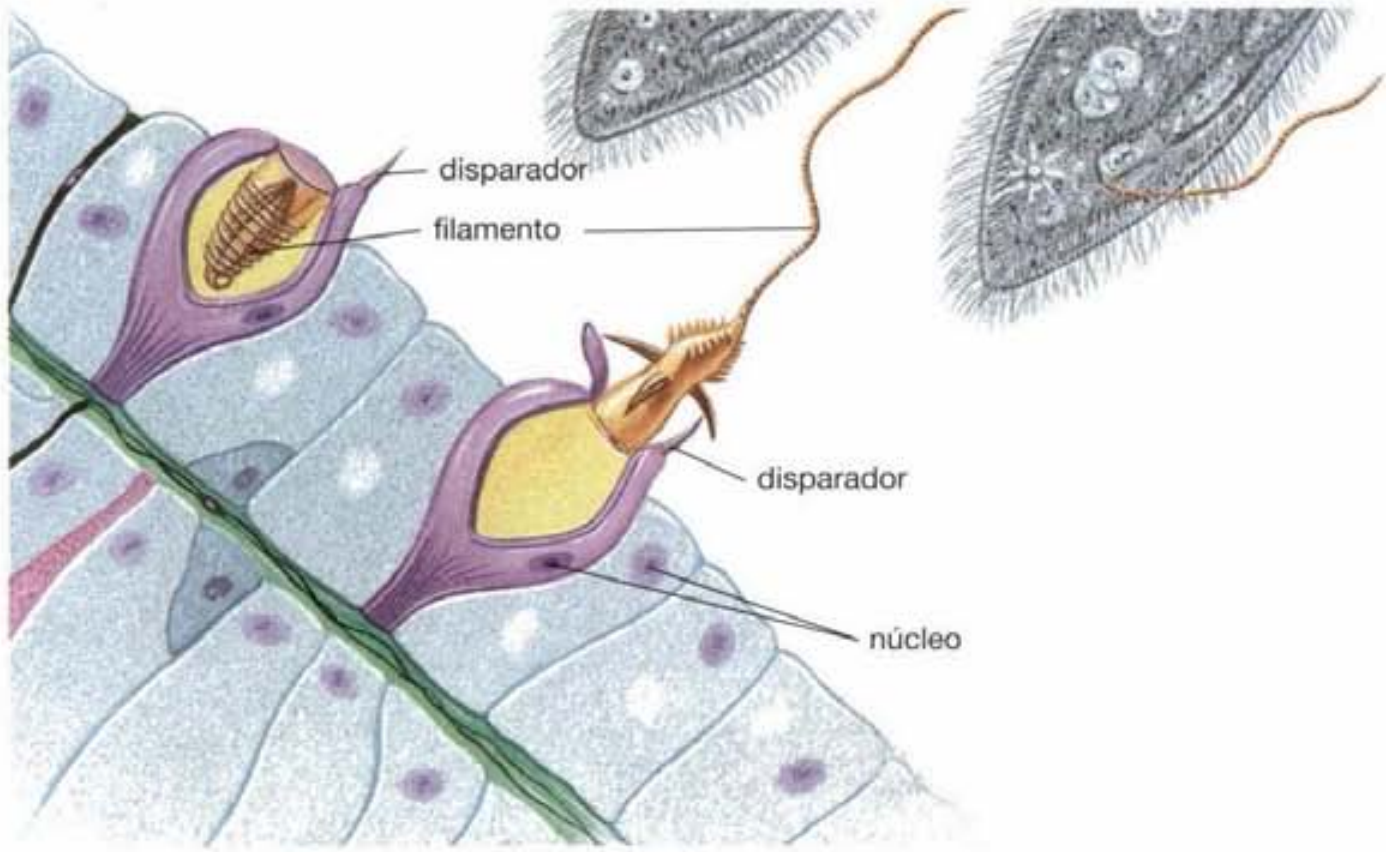


Figura 9-8 Armamento de los cnidarios: el cnidocito
Al más ligero contacto con el disparador de una estructura especial de sus cnidocitos, los cnidarios, como esta hidra, expelen violentamente un filamento envenenado. El filamento hueco se voltea de adentro hacia afuera, atraviesa la presa e inyecta un veneno paralizante. Estas estructuras son microscópicas. Sólo unas pocas especies inyectan el veneno suficiente para hacer daño a un ser humano.

A diferencia de los integrantes de los *fila* con simetría radial, los gusanos planos tienen órganos bien desarrollados donde los tejidos se agrupan en unidades funcionales. Por ejemplo, los gusanos planos como las *planarias* de agua dulce (Fig. 9-9) tienen órganos sensoriales que incluyen manchas oculares para percibir la luz y la oscuridad, así como células que responden a estímulos químicos y táctiles. Para procesar la información, los gusanos planos tienen en la cabeza grupos de neuronas llamados **ganglios** que forman un cerebro sencillo. Unas estructuras neuronales pares, llamadas **cordones nerviosos**, conducen las señales nerviosas hacia y desde los ganglios.

Pese a la presencia de algunos órganos, los gusanos planos carecen de sistemas respiratorio y circulatorio. En ausencia de sistema respiratorio, el intercambio de gases se lleva a cabo por difusión directa entre las células corporales y el medio. Esta modalidad de respiración es posible porque el reducido tamaño y la forma plana del cuerpo de los gusanos planos asegura que ninguna célula corporal esté muy lejos del medio circundante. En ausencia de un sistema circulatorio, los nutrimentos pasan directamente del tracto digestivo a las células corporales. La cavidad digestiva tiene una estructura ramificada (véase la figura 9-9a) que llega a todas las partes del cuerpo y permite que los nutrimentos digeridos se difundan al interior de las células cercanas. La cavidad digestiva tiene una sola abertura hacia el medio, por lo que los residuos no digeridos deben salir por la misma abertura que hace las funciones de boca.

Los gusanos planos pueden ser parásitos o **de vida libre**. Los **parásitos** son organismos que viven dentro de, o sobre el cuerpo, de otro organismo, llamado *huésped*, que sufre daños a consecuencia de la relación, en tanto que los organismos de vida libre no viven en asociaciones íntimas de este tipo con miembros de otras especies. Ciertos gusanos planos parásitos infectan a los seres humanos. Por ejemplo, las *tenias* infectan a las personas que comen carne de res, de cerdo o pescado mal cocida que han sido infectados por los gusanos. Las larvas de los gusanos forman estructuras latentes encapsuladas, llamadas **quistes**, en los músculos de estos animales. Los quistes eclosionan en el tracto digestivo humano, donde las tenias jóvenes se fijan al revestimiento del intestino y crecen hasta alcanzar longitudes de más de 7 metros. Ahí absorben nutrimentos digeridos directamente a través de su superficie externa, y a veces liberan paquetes de huevecillos que son expulsados en las heces del huésped. Si los cerdos, las vacas o los peces comen alimento contaminado con heces humanas infectadas, los hue-

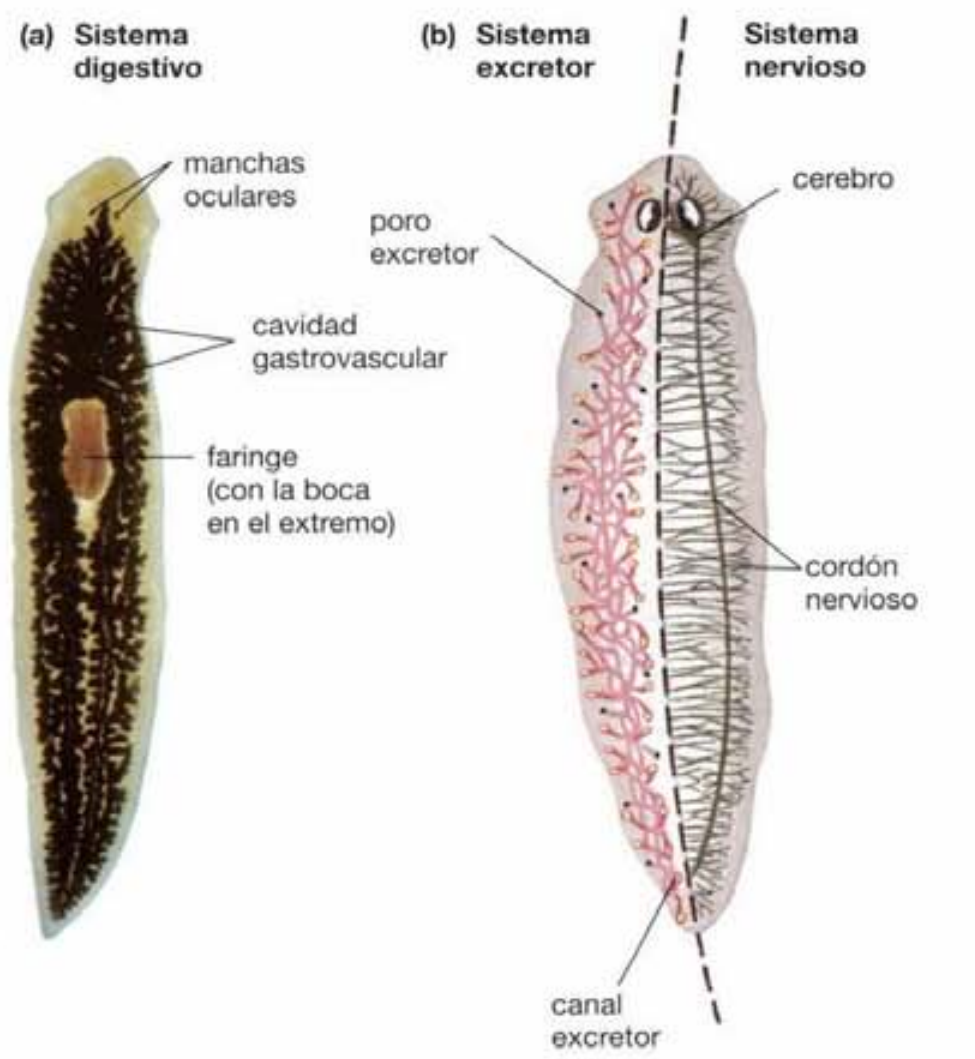


Figura 9-9 Sistemas de órganos de los gusanos planos
Los gusanos planos como las planarias, por ejemplo, tienen sistemas de órganos bien desarrollados. ***(a)*** Se observan claramente el sistema digestivo de complicadas ramificaciones, la faringe ventral situada al centro y las manchas oculares de la cabeza. ***(b)*** (Izquierda) El sistema excretor consiste en tubos ramificados que conducen el líquido excedente al exterior a través de numerosos poros. Los cilios mantienen el líquido en movimiento. (Derecha) El sistema nervioso de los gusanos planos muestra una clara cefalización, con ojos y un cerebro compuesto de células ganglionares en una cabeza bien definida. Unos cordones nerviosos que parecen escaleras transportan señales por todo el resto del cuerpo.

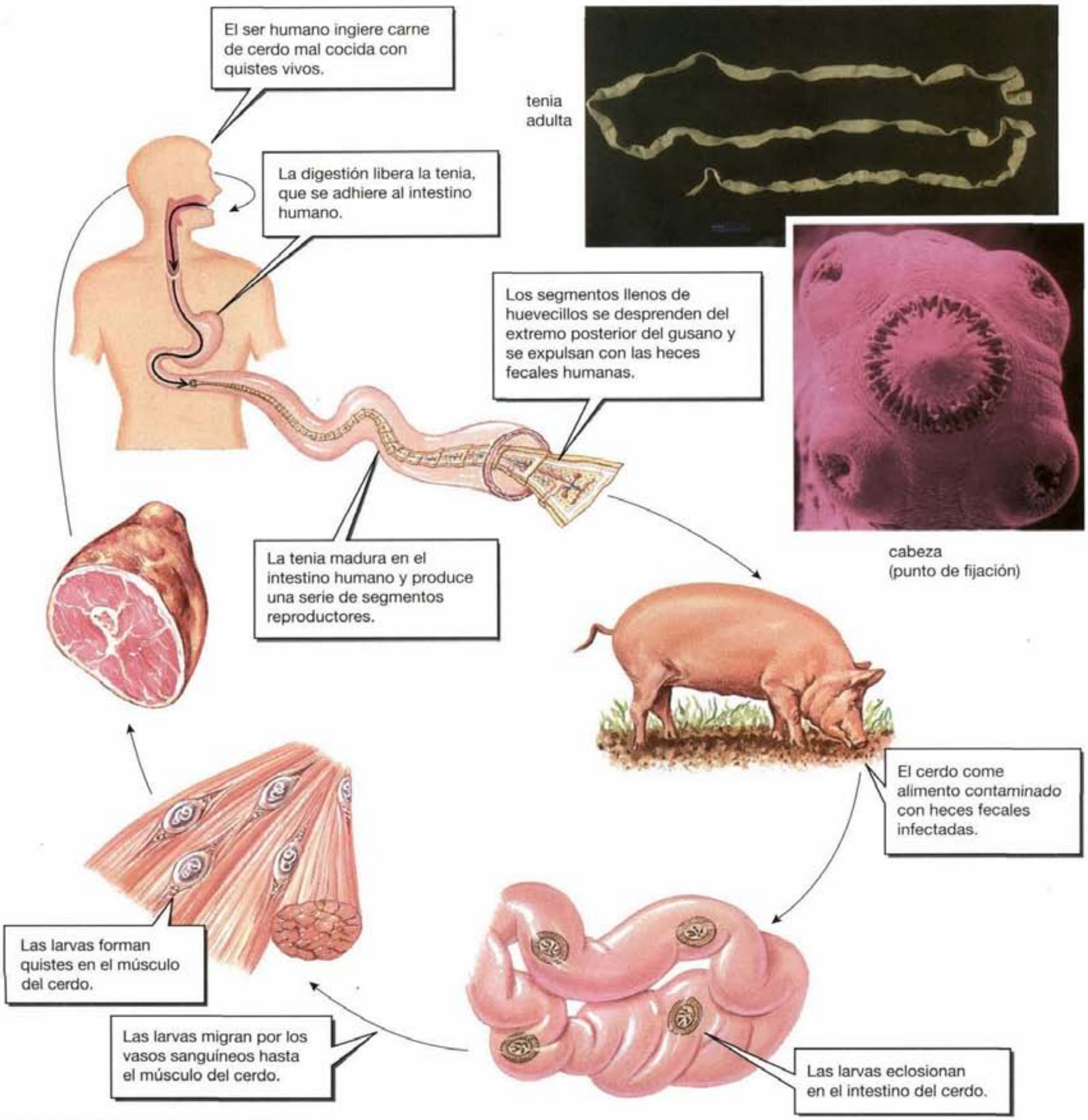


Figura 9-10 Ciclo vital de la tenia del cerdo humana
Cada unidad reproductiva, o proglotidio, es una fábrica reproductora autosuficiente que incluye tanto órganos sexuales masculinos como femeninos.

vecillos eclosionan en el tracto digestivo del animal y liberan larvas que horadan los músculos y forman quistes, con lo cual prosigue el ciclo infeccioso (Fig. 9-10).

Otro grupo de gusanos planos parásitos es el de los *trematodos* (duelas). De éstos, los de efectos más devastadores son los trematodos hepáticos (comunes en Asia) y los trematodos de la sangre, como los que pertenecen al género *Schistosoma* y causan la enfermedad llamada esquistosomiasis. Al igual que la mayoría de los parásitos, los trematodos tienen un ciclo vital complejo que incluye un huésped intermedio (un caracol en el caso del *Schistosoma*). Se estima que la esquistosomiasis, frecuente en África y en partes de América del Sur, afecta a 200 millones de personas en todo el mundo. Sus síntomas incluyen diarrea, anemia y posible daño cerebral. En ocasiones, los esfuerzos por contener la diseminación de la esquistosomiasis se ven impedidos por las consecuencias no intencionales de otras actividades humanas. En Egipto, por ejemplo, las acequias de irrigación que llenó la presa de Asuán, terminada en 1968, han contribuido a la diseminación de la esquistosomiasis al crear un extenso hábitat nuevo para el caracol huésped.

Los gusanos planos se reproducen tanto sexual como asexualmente. Las formas de vida libre pueden reproducirse haciéndose angostas por la mitad hasta separarse en dos mitades, cada una de las cuales regenera las partes que le faltan. Todas las formas se reproducen sexualmente; casi todas son **hermafroditas**, es decir, poseen órganos sexuales tanto masculinos como femeninos (véase la figura 9-10). Esta característica constituye una gran ventaja para las formas parásitas porque cada gusano se reproduce por autofecundación, aun cuando sea el único individuo presente en su huésped.

Gusanos redondos

Aunque por lo general, y felizmente, no nos damos cuenta de su presencia, los *gusanos redondos* (filo Nematoda) están prácticamente por todas partes. Los gusanos redondos, también conocidos como *nematodos*, han colonizado casi todos los hábitats del planeta y desempeñan un importante papel en la descomposición de la materia orgánica. Estos gusanos son extraordinariamente numerosos; una sola manzana podrida puede contener hasta 100 000 *nematodo*s y miles de millones de ellos prosperan en cada hectárea de suelo fértil. Asimismo, casi todas las especies vegetales y animales brindan alojamiento a varias especies de *nematodo*s parásitos.

Además de ser abundantes y omnipresentes, los *nematodo*s son muy variados. Aunque sólo se ha dado nombre a alrededor de 12 000 especies de gusanos redondos, podrían existir hasta 500 000. La mayoría de ellas son microscópicas, como la que se muestra en la figura 9-11, pero algunas formas parásitas alcanzan hasta un metro de largo.

Los nematodos tienen un arreglo corporal bastante simple, con un intestino tubular que va de la boca al ano. Este tipo de tracto digestivo, con dos aberturas y una vía digestiva de un solo sentido, es mucho más eficiente que los sistemas digestivos de una abertura de los cnidarios y gusanos planos. Los gusanos redondos tienen además un pseudoceloma lleno de líquido que rodea a los órganos y forma un **esqueleto hidrostático**, el cual constituye una armazón de apoyo para la acción de los músculos. Una cutícula inanimada resistente y flexible encierra y protege el delgado cuerpo alargado (véase la figura 9-11). Los órganos sensoriales de la cabeza transmiten información a un "cerebro" simple, compuesto de un anillo nervioso.

Al igual que los gusanos planos, los nematodos carecen de sistemas circulatorio y respiratorio. Debido a que casi todos los nematodos son sumamente delgados y necesitan poca energía, la difusión basta para el intercambio de gases y la distribución de nutrimentos. La mayor parte de los nematodos se reproducen sexualmente y los sexos están separados: el macho (que normalmente es más pequeño) fecunda a la hembra introduciendo espermatozoides en el cuerpo de ésta.

Durante nuestra vida es posible que nos parasite alguna de las 50 especies de gusanos redondos que infectan a los seres humanos. La mayoría de estos gusanos son relativamente inocuos, pero hay excepciones importantes. Por ejemplo, las larvas del anquilostoma presentes en el suelo pueden introducirse en los pies humanos, pasar al torrente sanguíneo y viajar al intestino, donde provocan un sangrado continuo. Otro nematodo parásito peligroso, *Trichinella*, produce la enfermedad conocida como triquinosis. Los gusanos de *Trichinella* infectan

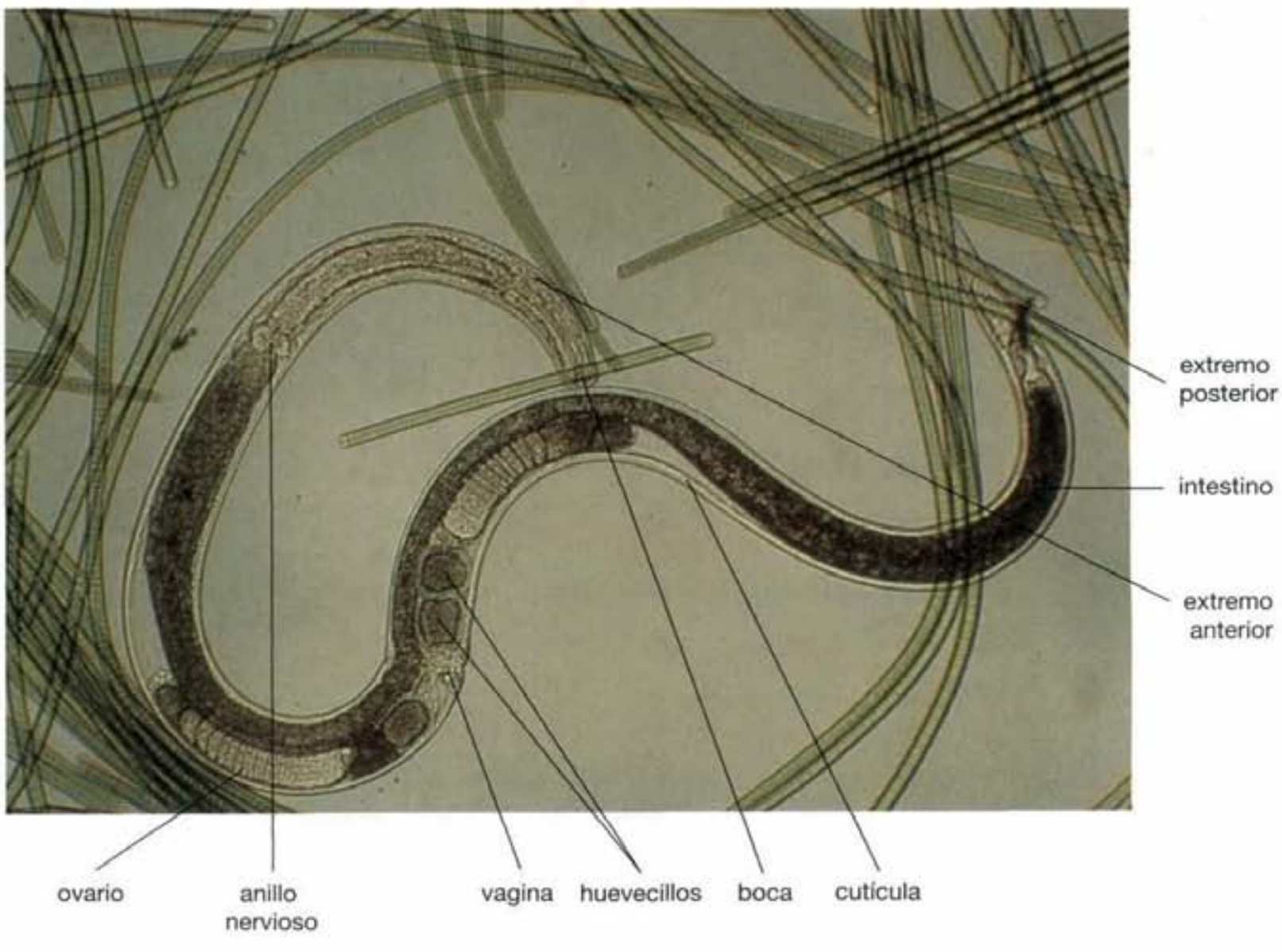


Figura 9-11 Nematodo de agua dulce
Se observan los huevecillos en el interior de este nematodo de agua dulce hembra, que se alimenta de algas.

(a) (b)

Figura 9-12 Algunos nematodos parásitos
(a) Larva del gusano *Trichinella* enquistada en el tejido muscular de un cerdo, donde puede vivir hasta 20 años. ***(b)*** Lombrices del corazón adultas en el corazón de un perro. Las formas juveniles entran en el torrente sanguíneo, donde pueden ser ingeridas por mosquitos y transmitidas a otro perro por la picadura de un mosquito infectado.

a las personas que ingieren carne de puerco mal cocida, la cual puede contener hasta 15 000 quistes larvarios por gramo (Fig. 9-12a). Los quistes eclosionan en el tracto digestivo humano e invaden los vasos sanguíneos y los músculos, con las consecuentes hemorragias y daño a los músculos.

Los nematodos parásitos también representan un peligro para los animales domésticos. Los perros, por ejemplo, son susceptibles a la lombriz del corazón, que es transmitida por mosquitos (Fig. 9-12b). En el sur de Estados Unidos, y cada vez más en otras partes de ese país, la lombriz del corazón representa una grave amenaza para la salud de las mascotas no protegidas.

Gusanos segmentados

Una característica sobresaliente de los gusanos segmentados, o *anélidos* (filo Annelida), es la división de su cuerpo en una serie de segmentos que se repiten. Por fuera, estos segmentos se manifiestan como depresiones anulares de la superficie. Internamente, la mayor parte de los segmentos contienen copias idénticas de ganglios nerviosos, estructuras excretoras y músculos. La **segmentación** representa una ventaja en materia de locomoción, porque los compartimentos corporales, cada uno de los cuales está gobernado por músculos independientes, son colectivamente capaces de movimientos más complejos que los que se observan en los gusanos no segmentados. Otro elemento que distingue a los anélidos de los gusanos planos y de los redondos es un celoma verdadero lleno de líquido entre la pared corporal y el tracto digestivo (véase la figura 9-2c). El líquido no comprimible del celoma de muchos anélidos está confinado por los tabiques que separan los segmentos y sirve como esqueleto hidrostático que hace posible actos tales como horadar el suelo.

En contraste con los nematodos, los anélidos tienen un **sistema circulatorio cerrado** bien desarrollado que distribuye gases y nutrimentos a todo el cuerpo. En los sistemas circulatorios cerrados (incluso en el nuestro), la sangre permanece confinada en el corazón y los vasos sanguíneos. En la lombriz de tierra, por ejemplo, la sangre con hemoglobina, que transporta el oxígeno, es bombeada a través de vasos bien desarrollados por cinco pares de "corazones" (Fig. 9-13). Estos corazones son en realidad segmentos cortos de vasos sanguíneos especializados que se contraen rítmicamente. Unos órganos excretores llamados **nefridios**, que están presentes en muchos de los segmentos, filtran la sangre y retiran los desechos. Los nefridios se asemejan a los túbulos individuales del riñón de los vertebrados. El sistema nervioso de los anélidos se compone de un cerebro ganglionar simple situado en la cabeza y una serie de pares de ganglios segmentarios que se repiten, unidos por un par de cordones nerviosos ventrales que recorren el cuerpo longitudinalmente.

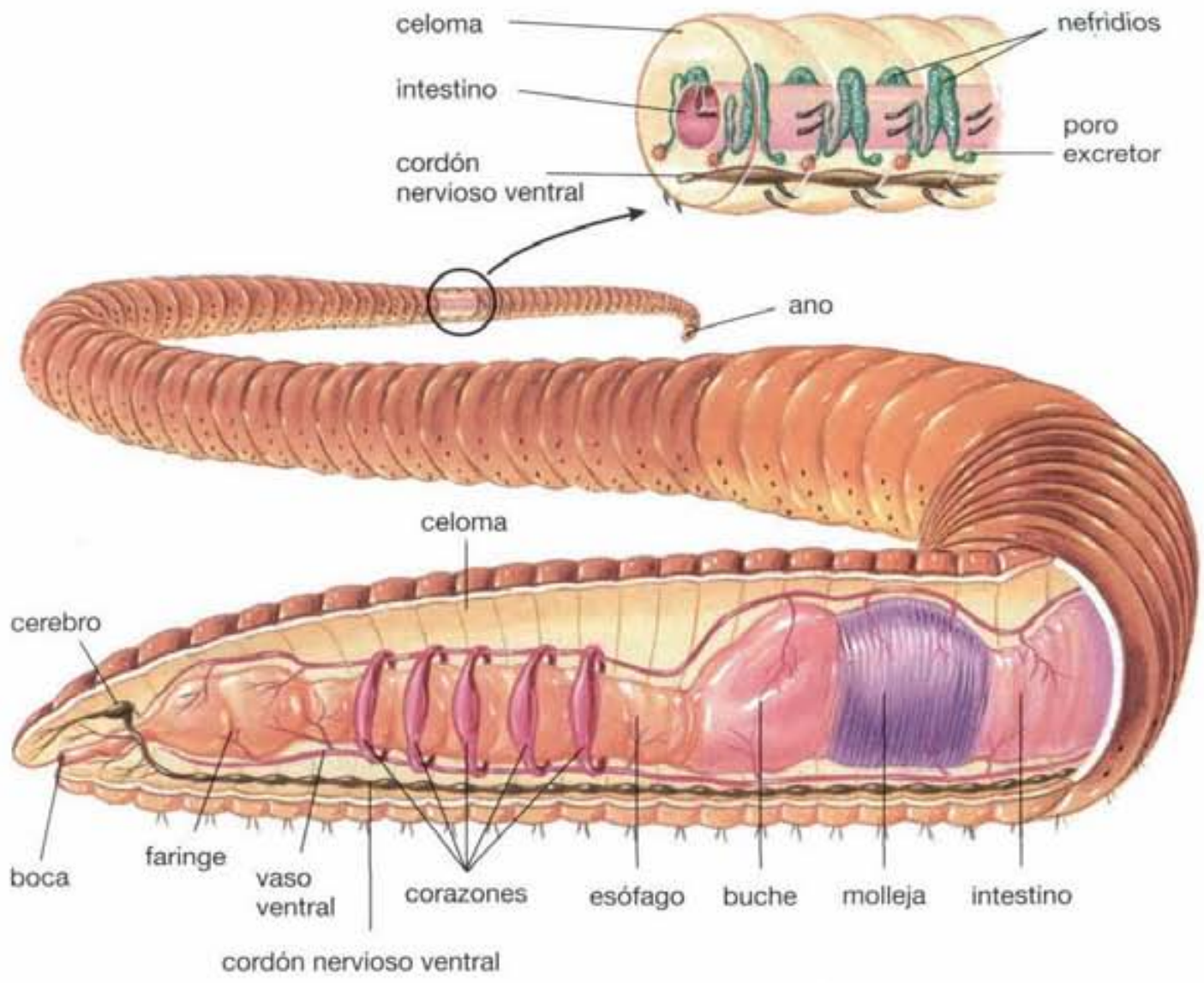
En los anélidos la digestión se lleva a cabo en una serie de compartimentos, cada uno especializado en una fase distinta del proceso (véase la figura 9-13). Por ejemplo, en la lombriz de tierra una **faringe** muscular introduce el alimento, que consiste en fragmentos de residuos vegetales y animales en descomposición mezclados con tierra. El alimento pasa por el esófago hacia una cámara de almacenamiento, el *buche*, y luego se vacía poco a poco en la *molleja* muscular, donde las contracciones musculares de la molleja y los granos de arena de bordes afilados que ésta contiene lo disgregan en partículas muy pequeñas. El alimento pasa después al intestino, donde es digerido y se absorben los nutrimentos. El alimento sin digerir, junto con la tierra, sale por el ano.

El filo Annelida incluye tres subgrupos principales: los *oligoquetos*, los *poliquetos* y las *sanguijuelas*. Entre los oligoquetos se cuentan la conocida lombriz de tierra y sus parientes. Los poliquetos viven principalmente en el mar. Algunos poliquetos tienen pares de remos carnosos en la mayor parte de sus segmentos que tienen funciones locomotoras. Otros viven en tubos desde los cuales proyectan branquias plumosas que intercambian gases y también tamizan partículas microscópicas de alimento del agua (Fig. 9-14a, b). Las sanguijuelas (Fig. 9-14c) viven en agua dulce o en hábitats terrestres húmedos y son carnívoras o parásitas: algunas se alimentan de invertebrados pequeños y otras chupan la sangre de animales más grandes.

Insectos, arácnidos y crustáceos

Los *artrópodos* son los animales predominantes del planeta. En términos tanto de número de individuos como de número de especies, ningún otro filo se acerca al filo Arthropoda.

Figura 9-13 Un anélido: la lombriz de tierra
Este diagrama muestra una ampliación de los segmentos, muchos de los cuales son unidades similares repetidas, separadas por tabiques. El sistema digestivo, que tiene boca y ano, está dividido en una serie de compartimentos especializados a fin de procesar el alimento siguiendo una secuencia ordenada.



(a)

(b)

(c)

Figura 9-14 Diversos anélidos
(a) Un anélido poliqueto proyecta sus brillantes branquias en espiral desde un tubo adherido a la roca. Cuando las branquias se retraen, el tubo queda cubierto por el escotillón que se observa abajo a la derecha. ***(b)*** El poliqueto "gusano de fuego" nada mediante paletas que tiene en cada segmento. Las cerdas de las paletas producen una picadura muy dolorosa. ***(c)*** Esta sanguijuela, un anélido de agua dulce, muestra numerosos segmentos. La ventosa que rodea su boca le permite adherirse a su presa. Los médicos utilizaron sanguijuelas con fines medicinales hasta el siglo XIX, para extraer la sangre "contaminada" de los pacientes; incluso hoy en día, algunos cirujanos utilizan sanguijuelas para impedir que se acumule sangre alrededor de las heridas en proceso de curación.

Se ha descubierto alrededor de un millón de especies de artrópodos, y los científicos estiman que quizá hasta nueve millones permanecen sin describir. Este filo incluye una enorme colección de formas, como los insectos (clase Insecta), las arañas y sus parientes (clase Arachnida) y los cangrejos y camarones y sus parientes (clase Crustacea).

El éxito de los artrópodos es imputable a varias adaptaciones importantes que les han permitido explotar prácticamente todos los hábitats de la Tierra. Estas adaptaciones incluyen un exoesqueleto, segmentación, mecanismos eficientes de intercambio de gases y sistemas circulatorios, sensoriales y nerviosos bien desarrollados.

El **exoesqueleto** (*exo* significa "afuera" en griego) es un esqueleto externo que encierra el cuerpo del artrópodo como una armadura. En algunas partes este esqueleto es delgado y flexible, lo que hace posible el movimiento de pares de *apéndices articulados*. La *epidermis* (capa externa de la piel) es la encargada de secretar el exoesqueleto, compuesto principalmente de proteína y de un polisacárido llamado **quitina**. Este esqueleto externo brinda protección contra los depredadores y confiere a los artrópodos su agilidad mucho mayor en comparación con la de sus antepasados semejantes a los gusanos. Mediante los apéndices duros pero flexibles y los puntos rígidos de fijación para los músculos que proporciona, el exoesqueleto hace posible el vuelo del abejorro y las manipulaciones delicadas e intrincadas que la araña ejecuta para tejer su tela (Fig. 9-15). Asimismo, el exoesqueleto contribuyó en alto grado a la invasión de hábitats terrestres secos por los artrópodos (los artrópodos fueron los primeros animales terrestres; véase el capítulo 4) al brindar una cubierta impermeable para los tejidos húmedos y delicados, como los que se utilizan para el intercambio de gases, por ejemplo.

Al igual que una armadura, el exoesqueleto de los artrópodos plantea algunos problemas peculiares. En primer lugar,

Figura 9-15 El exoesqueleto permite realizar movimientos de precisión
Una araña de jardín, luego de inmovilizar a su presa con un veneno paralizante, la envuelve rápidamente en su tela. Estas ágiles manipulaciones son posibles gracias al exoesqueleto y a los apéndices articulados que son característicos de los artrópodos.

Figura 9-16 Es necesario mudar el exoesqueleto periódicamente
Esta mantis religiosa, que es un insecto depredador, cuelga junto al exoesqueleto que ha debido mudar recientemente debido a su crecimiento.

debido a que no puede expandirse a medida que el animal crece, periódicamente es necesario desechar, o **mudar**, el exoesqueleto para sustituirlo por uno más grande (Fig. 9-16). La muda consume energía y deja al animal temporalmente vulnerable hasta que el nuevo esqueleto se endurece. (Los cangrejos "de caparazón blando" son simplemente cangrejos normales "de caparazón duro" atrapados y consumidos durante este delicado periodo.) Además, el exoesqueleto es pesado; su peso aumenta de forma exponencial a medida que el animal crece. No es simple coincidencia que los artrópodos más grandes sean crustáceos (cangrejos y langostas), cuyo hábitat acuoso sostiene gran parte de su peso.

La segmentación de los artrópodos es indicio de que comparten un antepasado común con los anélidos. Sin embargo, los segmentos de los artrópodos tienden a ser pocos y menos definidos, unos respecto a otros, y a especializarse en diversas funciones por ejemplo, la percepción del ambiente, la alimentación y el movimiento (Fig. 9-17). Por ejemplo, en los insectos las estructuras sensoriales y de alimentación se concentran en el segmento más anterior, conocido como la **cabeza**, y las estructuras digestivas están confinadas en su mayor parte al **abdomen**, que es el segmento del extremo posterior del animal. Entre la cabeza y el abdomen está el **tórax**, el segmento al que están unidas las estructuras que se usan en la locomoción, como las alas y las patas para caminar.

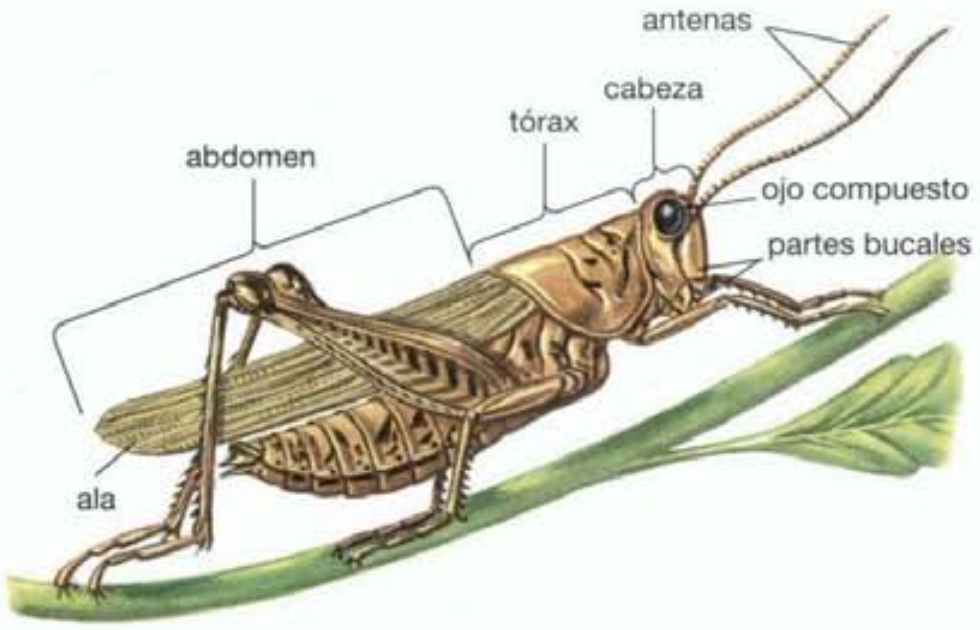


Figura 9-17 En los insectos los segmentos están fusionados y especializados
Los insectos, como este saltamontes, presentan fusión y especialización de segmentos corporales para formar una cabeza, un tórax y un abdomen definidos. Los segmentos son visibles debajo de las alas, en el abdomen.

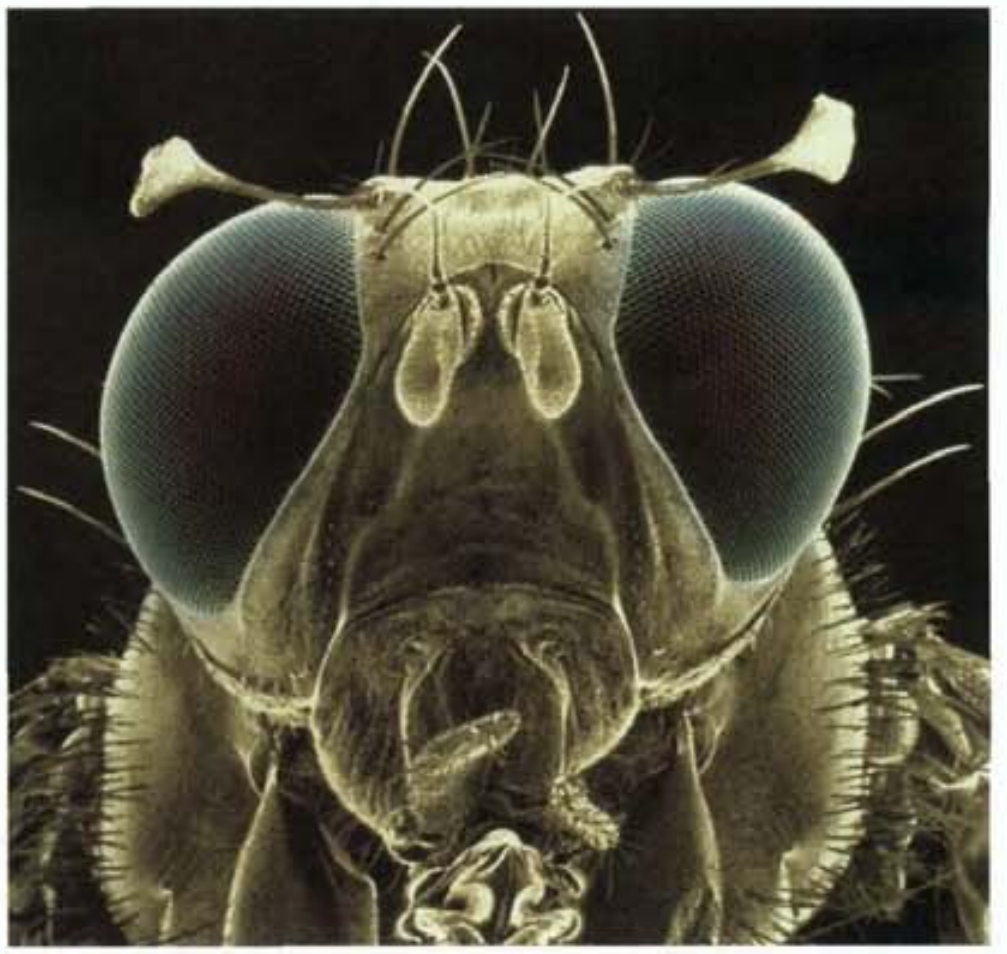


Figura 9-18 Los artrópodos tienen ojos compuestos
Esta micrografía electrónica de barrido muestra el ojo compuesto de una mosca de la fruta. Los ojos compuestos consisten en un conjunto de elementos recolectores y sensores de luz cuya orientación proporciona al artrópodo una vista panorámica del mundo. Los insectos tienen una razonable capacidad para formar imágenes y buena discriminación del color.

Se necesita un eficiente intercambio de gases para suministrar suficiente oxígeno a los músculos que hacen posible el vuelo rápido, la natación o la carrera que ejercitan muchos artrópodos. El intercambio de gases se lleva a cabo mediante **branquias** (membranas respiratorias externas delgadas), en las formas acuáticas como los crustáceos, y por medio de **tráqueas** (una red de tubos respiratorios estrechos y ramificados) o **pulmones en libro** (estructuras respiratorias especializadas de los arácnidos) en las formas terrestres. Los artrópodos tienen asimismo sistemas circulatorios bien desarrollados, con un componente que no se observa en los anélidos: el **hemoceloma**, o cavidad sanguínea. La sangre no sólo viaja por los vasos, sino que además se vacía en el hemoceloma, donde baña los órganos internos directamente. Esta organización, conocida como **sistema circulatorio abierto**, también está presente en casi todos los moluscos.

La mayor parte de los artrópodos poseen un sistema sensorial bien desarrollado que incluye **ojos compuestos**, que tienen múltiples detectores de luz (Fig. 9-18) y sentidos químicos y táctiles agudos. El sistema nervioso de los artrópodos es similar en cuanto a organización al de los anélidos, aunque es más complejo; consta de un cerebro compuesto de ganglios fusionados que está en la cabeza y comunicado con una serie de ganglios vinculados a lo largo del cuerpo por un cordón nervioso ventral. La capacidad de realizar movimientos finamente coordinados, aunada a destrezas sensoriales refinadas y a un sistema nervioso bien desarrollado, ha hecho posible la evolución de comportamientos complejos. De hecho, el comportamiento social de ciertas especies de insectos, como la abeja, por ejemplo, es tan intrincado y complejo como el de cualquier vertebrado. No obstante que muchas personas asocian la comunicación y el aprendizaje con los vertebrados, ambas actividades desempeñan papeles importantes en las sociedades de insectos.

Insectos

El número de especies descritas de *insectos* (miembros de la clase Insecta; figura 9-19) es de alrededor de 850 000, aproximadamente tres veces el número total de especies conocidas de todas las demás clases de animales juntas. Los insectos tienen tres pares de patas, normalmente complementadas con uno o dos pares de alas. La capacidad de volar de los insectos los distingue de todos los demás invertebrados y ha contribuido a su enorme éxito (Fig. 9-19c). Como lo puede atestiguar cualquiera que haya perseguido infructuosamente a una mosca, el vuelo ayuda a escapar de los depredadores. Esta facultad también permite al insecto buscar alimento que se encuentra muy disperso. Se ha seguido el rastro de enjambres de langostas (Fig. 9-19d) durante todo su recorrido desde Saskatchewan, Canadá, hasta el estado de Texas en busca de alimento. El vuelo exige un intercambio de gases rápido y eficiente que los insectos consiguen por medio de tráqueas. La red de tráqueas conduce aire a todas las partes del cuerpo.

Durante su desarrollo, los insectos sufren una **metamorfosis**, que por lo regular implica un cambio radical de forma corporal, de la juvenil a la adulta. En los insectos con metamorfosis completa, la forma inmadura, llamada **larva**, tiene apariencia de gusano (por ejemplo, el gusano de la mosca doméstica o la oruga de una polilla o de una mariposa; véase la figura 9-19e). La larva eclosiona de un huevecillo, crece comiendo con voracidad, muda su exoesqueleto varias veces y luego se convierte en una forma que no se alimenta, llamada **pupa**. Encerrada en una cubierta exterior, la pupa sufre un cambio radical de forma corporal para surgir en su forma adulta alada. Los adultos se aparean y depositan huevecillos, con lo cual prosigue el ciclo. La metamorfosis puede incluir un cambio de dieta además del cambio de forma, con lo cual se elimina la competencia por el alimento entre adultos y jóvenes y en ciertos casos permite al insecto explotar diferentes alimentos cuando son más abundantes. Por ejemplo, una oruga que se alimenta de brotes verdes en primavera se transforma en una mariposa que bebe néctar de las flores que se abren en el verano. Ciertos insectos

(a)

(b)

(c)

(d)

(e)

Figura 9-19 Diversidad de los insectos
(a) El áfido de la rosa chupa el jugo de las plantas rico en azúcar. ***(b)*** Apareamiento de dos escarabajos Hércules. Sólo el macho tiene "cuernos" grandes. ***(c)*** Un escarabajo de junio exhibe sus dos pares de alas mientras se prepara para aterrizar. Las alas exteriores protegen el abdomen y las alas interiores, que son relativamente delgadas y frágiles. ***(d)*** Los insectos como esta langosta causan grandes estragos tanto en los cultivos como en la vegetación natural. ***(e)*** Las orugas son formas larvarias de palomillas o mariposas. Esta oruga de la palomilla australiana chupadora de frutos ostenta dibujos de grandes manchas oculares que ahuyentan a los depredadores potenciales que las toman por ojos de un animal grande.

sufren una metamorfosis gradual (llamada *metamorfosis incompleta*): eclosionan en formas juveniles que tienen algún parecido con los adultos y después adquieren poco a poco más rasgos de adulto a medida que crecen y mudan.

Arácnidos

Los *arácnidos* comprenden las arañas, los ácaros, las garrapatas y los escorpiones (Fig. 9-20). Todos los miembros de la clase Arachnida tienen ocho patas para caminar y casi todos son carnívoros; muchos subsisten con base en una dieta líquida de sangre o de presas predigeridas. Por ejemplo, las arañas, que son los arácnidos más numerosos, primero inmovilizan a su presa con un veneno paralizante y luego inyectan enzimas digestivas en la víctima inerme (por lo regular un insecto) y chupan la sopa resultante. Los arácnidos respiran ya sea mediante tráqueas, pulmones en libro, que son exclusivos de los arácnidos, o ambas cosas. Los arácnidos tienen ojos simples, cada uno con una sola lente, en contraste con los ojos compuestos de los insectos y crustáceos. Los ojos son particularmente sensibles al movimiento y es probable que en algunas especies formen imágenes. La mayor parte de las arañas tienen ocho ojos dispuestos de modo tal que ofrecen una vista panorámica de depredadores y presas.

Crustáceos

Los *crustáceos*, que comprenden los cangrejos, langostinos, langostas, camarones y percebes, constituyen la única clase de artrópodos (Crustácea) cuyos integrantes viven principalmente en el agua (Fig. 9-21). Los crustáceos fluctúan en cuanto a tamaño desde los maxilópodos microscópicos que habitan en los espacios que dejan entre sí los granos de arena, hasta el más grande de todos los artrópodos, el cangrejo japonés, con patas que abarcan casi 4 metros. Los crustáceos tienen dos pares de *antenas* sensoriales, pero el resto de sus apéndices varían mucho en cuanto a forma y número, según el hábitat y la forma de vida de la especie. En su mayoría, los crustáceos tienen ojos compuestos, similares a los de los insectos, y casi todos respiran por medio de branquias.

Caracoles, almejas y calamares

Los *moluscos* comparten un antepasado común con otros protostomas como ellos: los anélidos y los artrópodos. En términos de diversidad de especies, los moluscos sólo son superados (aunque con mucho) por los artrópodos. Los miembros del *filo* Mollusca tienen un cuerpo muscular húmedo soste-

(a)

(b)

(c)

Figura 9-20 Diversidad de los arácnidos
(a) La tarántula es una de las arañas más grandes, pero es relativamente inofensiva. *(b)* Los escorpiones, que habitan en climas cálidos como el de los desiertos del suroeste de Estados Unidos, paralizan a su presa con el veneno del aguijón que tienen en la punta del abdomen. Unas pocas especies hacen daño a los seres humanos. *(c)* Dos garrapatas antes (izquierda) y después (derecha) de alimentarse de sangre. El exoesqueleto desinflado es flexible y está plegado, lo que permite al animal hincharse grotescamente cuando se alimenta.

Figura 9-21 Diversidad de los crustáceos
(a) La microscópica pulga de agua, *Daphnia*, es común en los estanques de agua dulce. Adviértanse los huevecillos que se desarrollan en el interior del cuerpo. *(b)* La cochinilla, que habita en lugares húmedos y oscuros por ejemplo, debajo de rocas, hojas y troncos en descomposición, es uno de los pocos crustáceos que han logrado invadir la tierra con éxito. *(c)* El cangrejo ermitaño protege su blando abdomen ocupando una concha de caracol abandonada. *(d)* El percebe cuello de ganso se vale de un tallo resistente y flexible para anclarse a rocas, botes o incluso animales, como las ballenas, por ejemplo. Otros tipos de percebes se adhieren mediante conchas que parecen volcanes en miniatura (véase la figura 9-24b). Los primeros naturalistas pensaron que los percebes eran moluscos hasta que observaron sus patas articuladas extendidas en el agua.

(a)

(b)

(c)

(d)

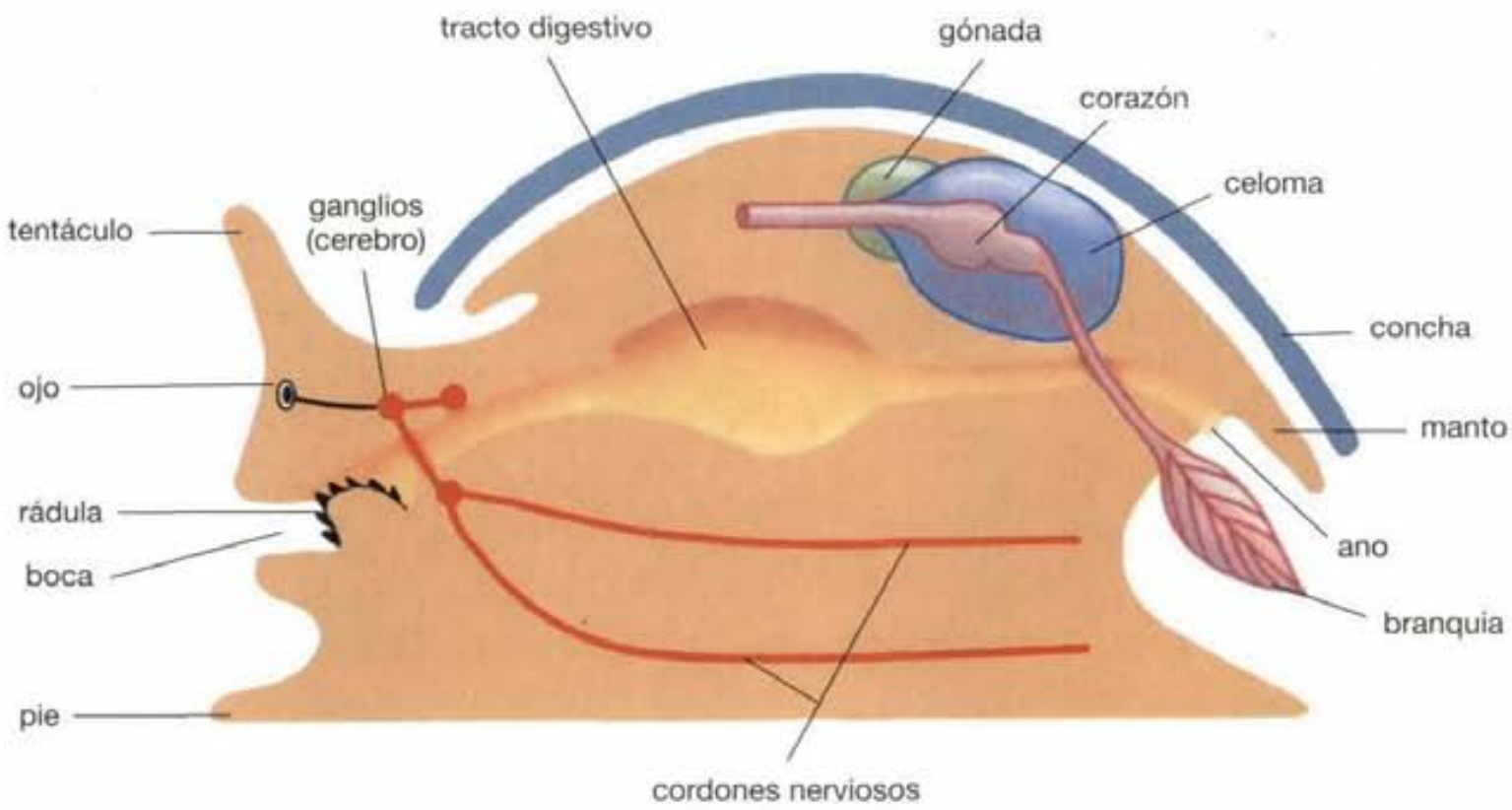


Figura 9-22 Forma general de los moluscos
Arreglo corporal general de un molusco en el que se muestra el manto, el pie, las branquias, la concha, la rádula y otros elementos que se observan en la mayor parte de las especies de moluscos (pero no en todas).

nido por un esqueleto hidrostático. Algunos de ellos protegen su cuerpo con una concha de carbonato de calcio; otros escapan de sus depredadores moviéndose con celeridad o, cuando son atrapados, valiéndose de su horrible sabor. Los moluscos tienen un **manto**, que es una extensión de la pared corporal que forma una cámara para las branquias y secreta la concha en las especies que la tienen. En su mayoría, los moluscos tienen un sistema circulatorio abierto, como el de los artrópodos, en el que la sangre baña directamente los órganos contenidos en un hemoceloma. El sistema nervioso, como el de los anélidos y los artrópodos, se compone de ganglios enlazados por nervios, pero en el cerebro se concentra un número mucho mayor de ganglios. La reproducción es sexual; algunas especies tienen sexos separados y otras son hermafroditas. Aunque los moluscos son sumamente variados, en la figura 9-22 se muestra un diagrama simplificado del arreglo corporal de un molusco.

De entre las numerosas clases de moluscos estudiaremos tres con más detenimiento: los caracoles y sus parientes (clase Gastropoda), las almejas y sus parientes (clase Bivalvia) y los pulpos y sus parientes (clase Cephalopoda).

Caracoles y babosas

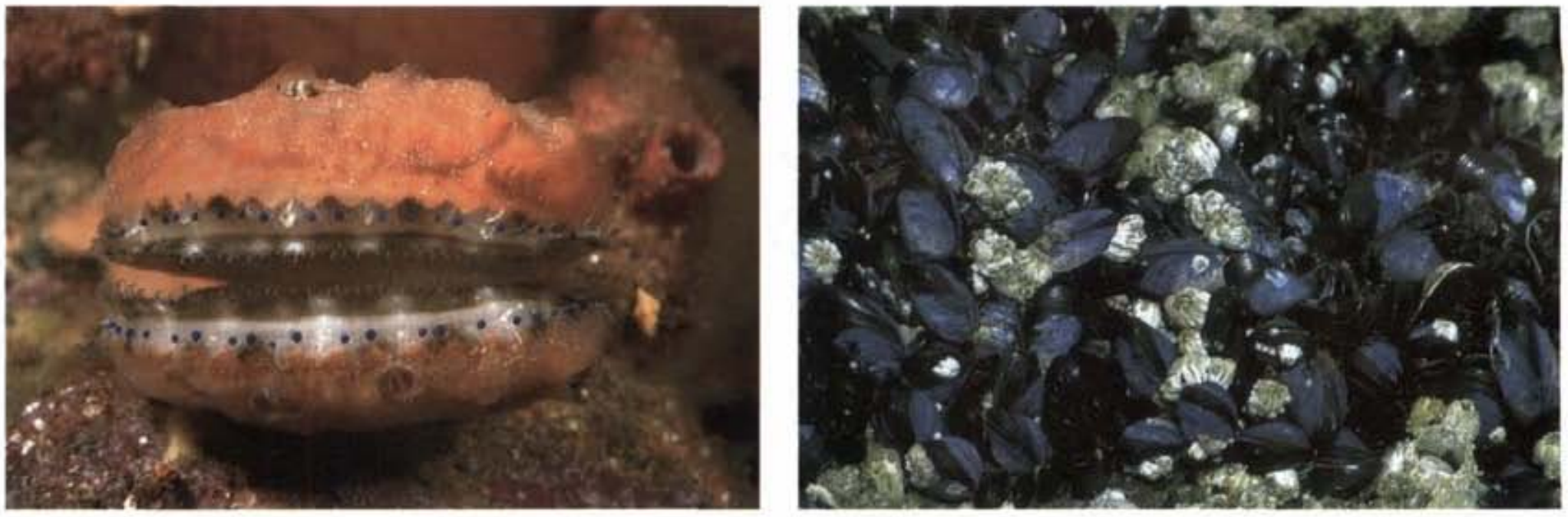
Los caracoles y las babosas, conocidos en conjunto por el nombre de *gasterópodos*, se arrastran sobre un *pie* muscular y muchos están protegidos por conchas que varían extensamente en cuanto a forma y color (Fig. 9-23a). Sin embargo, no todos los gasterópodos tienen concha. Las babosas de mar, por ejemplo, carecen de concha, pero sus brillantes colores advierten a los posibles depredadores que son venenosas o que al menos tienen mal sabor (Fig. 9-23b).

Los gasterópodos se alimentan por medio de una **rádula**, una banda flexible de tejido cubierto de espinas con la que raspan algas de las rocas o sujetan plantas más grandes o presas (véase la figura 9-22). La mayor parte de los caracoles respiran por medio de branquias, que por lo regular están encerradas en una cavidad bajo la concha. Los gases también se difunden con facilidad a través de la piel de casi todos los gasterópodos, y la mayoría de las babosas de mar dependen de esta modalidad de intercambio de gases. Las pocas especies de gasterópodos que viven en hábitats terrestres, entre ellas los destructivos caracoles y babosas de jardín, respiran por medio de un pulmón simple.

(a)

(b)

Figura 9-23 Diversidad de los moluscos gasterópodos
(a) El caracol arbóreo de Florida ostenta una concha con rayas de brillante colorido y ojos en la punta de pedúnculos que se retraen instantáneamente si se les toca. ***(b)*** Dos babosas de mar de mantilla española se aprestan a aparearse. Los brillantes colores de muchas babosas de mar advierten a los depredadores potenciales que su sabor es desagradable.



(a) (b)

Figura 9-24 Diversidad de los moluscos bivalvos
(a) Esta vieira nadadora separa sus conchas unidas por una bisagra. La concha superior está cubierta de una esponja incrustada. ***(b)*** Los mejillones se adhieren a las rocas en densos agregados que quedan al descubierto durante la bajamar. Se observan percebes blancos adheridos a las conchas de los mejillones y a la roca de los alrededores.

Vieiras, almejas, mejillones y ostras

Se clasifican dentro de los *bivalvos* (clase Bivalvia) las vieiras, las ostras, los mejillones y las almejas (Fig. 9-24). Los miembros de esta clase no sólo aportan una exótica variedad a la dieta humana, sino que además son importantes miembros de la comunidad marina próxima al litoral. Los bivalvos poseen dos conchas unidas por una bisagra flexible. Un fuerte músculo cierra bruscamente las conchas en respuesta al peligro; este músculo es lo que nos sirven cuando ordenamos vieiras en un restaurante.

Las almejas utilizan un pie muscular para escarbar en la arena o el lodo. En los mejillones, que son sésiles, el pie es más pequeño y ayuda a secretar hebras que anclan el animal a las rocas. Las vieiras carecen de pie y se desplazan mediante una especie de caprichosa propulsión a chorro que consiguen batiendo sus conchas. Los bivalvos se alimentan por filtración: usan sus branquias como estructuras tanto respiratorias como de alimentación. El agua circula sobre las branquias, que están cubiertas de una capa mucosa que atrapa las partículas microscópicas de alimento. La agitación de los cilios que recubren las branquias envía el alimento a la boca. Probablemente debido a que se alimentan por filtración y no se desplazan mucho, los bivalvos han "perdido la cabeza" en el curso de su evolución.

Pulpos, calamares y sepias

Los *cefalópodos* son un grupo fascinante que incluye los pulpos, nautilos, sepias y calamares (Fig. 9-25), entre los cuales se cuenta el invertebrado más grande: el calamar gigante. Todos los cefalópodos son carnívoros depredadores, y todos son marinos. En estos moluscos, el pie se ha transformado en tentáculos con capacidades quimiosensoriales bien desarrolladas y ventosas con las que perciben y sujetan a sus presas. En ciertos casos, las presas atrapadas por los tentáculos son inmovilizadas por un veneno paralizante presente en la saliva antes que las mandíbulas como picos las desgarren.

Los cefalópodos se desplazan rápidamente por propulsión a chorro, que se logra mediante la expulsión forzada de agua desde la cavidad del manto. Los pulpos también recorren el lecho marino utilizando sus tentáculos como múltiples patas ondulantes. Los rápidos movimientos y, en general, la activa vida de los cefalópodos son posibles gracias, en parte, a su sistema circulatorio cerrado. Los cefalópodos son los únicos moluscos con circulación cerrada, que transporta oxígeno y nutrimentos con más eficiencia que los sistemas circulatorios abiertos.

El cerebro y los sistemas sensoriales de los cefalópodos están muy desarrollados. El ojo de los cefalópodos rivaliza con el nuestro en complejidad y lo supera en cuanto a eficiencia de diseño. El cerebro de los cefalópodos, especialmente el del pulpo, es excepcionalmente grande y complejo en comparación con el cerebro de otros invertebrados. Está encerrado en un estuche de cartílago parecido a un cráneo y dota al pulpo de capacidades de aprendizaje y memoria muy desarrolladas. En el laboratorio, los pulpos aprenden rápidamente a asociar ciertos símbolos con su alimento y a abrir un frasco de tapa roscada para obtenerlo.

Estrellas, erizos y pepinos de mar

Los *equinodermos* habitan sólo en ambientes marinos y sus nombres comunes tienden a evocar sus hábitats de agua salada. Los dólares de mar, erizos de mar, estrellas de mar, pepinos de mar y lirios de mar se cuentan entre los miembros del filo Echinodermata (Fig. 9-26). El nombre de *equinodermo* ("piel de erizo" en griego) se debe a las protuberancias o espinas que sobresalen de la piel de casi todos los equinodermos. Estas espinas aparecen especialmente bien desarrolladas en los erizos de mar y son mucho más pequeñas en las estrellas y pepinos de mar. Las protuberancias y espinas de los equinodermos son en realidad extensiones de un **endoesqueleto** (esqueleto interno) compuesto de placas de carbonato de calcio situadas debajo de la piel externa.

(a)

(b)

(c)

Figura 9-25 Diversidad de los moluscos cefalópodos
(a) Un pulpo se arrastra con rapidez mediante sus ocho tentáculos con ventosas. El pulpo puede alterar su color y la textura de la piel para confundirse con su entorno. En caso de emergencia, este molusco retrocede impulsándose con el chorro que produce al contraer vigorosamente su manto. Los pulpos y los calamares emiten nubes de tinta de color púrpura oscuro para confundir a los depredadores que los persiguen. ***(b)*** El calamar se desplaza exclusivamente contrayendo su manto para generar una propulsión a chorro que empuja al animal hacia atrás en el agua. El calamar gigante es el invertebrado más grande; alcanza una longitud de 15 metros, incluidos los tentáculos. ***(c)*** El nautilo con celdas secreta una concha con celdas internas llenas de gas que le sirven para flotar. Adviértanse los ojos bien desarrollados y los tentáculos con los que el nautilo captura presas.

Los equinodermos presentan desarrollo de deuterostoma y están ligados por una ascendencia común con los demás *fila* de deuterostomados, incluso con los cordados, que se describen más adelante. Los deuterostomados constituyen un grupo de ramas del árbol evolutivo mayor de los animales bilateralmente simétricos, pero la simetría bilateral de los equinodermos se expresa sólo en los embriones y en las larvas de nado libre. Un equinodermo adulto, en cambio, tiene simetría radial y carece de cabeza. Esta ausencia de cefalización es congruente con la existencia de ritmo lento o (en ciertas formas) sésil de los equinodermos. En su mayoría, los equinodermos se mueven con gran lentitud mientras se alimentan de algas o pequeñas partículas que tamizan de la arena o el agua. Algunos equinodermos son predadores a cámara lenta. Las estrellas de mar, por ejemplo, persiguen a presas que se desplazan aún más lentamente que ellas, como los moluscos bivalvos.

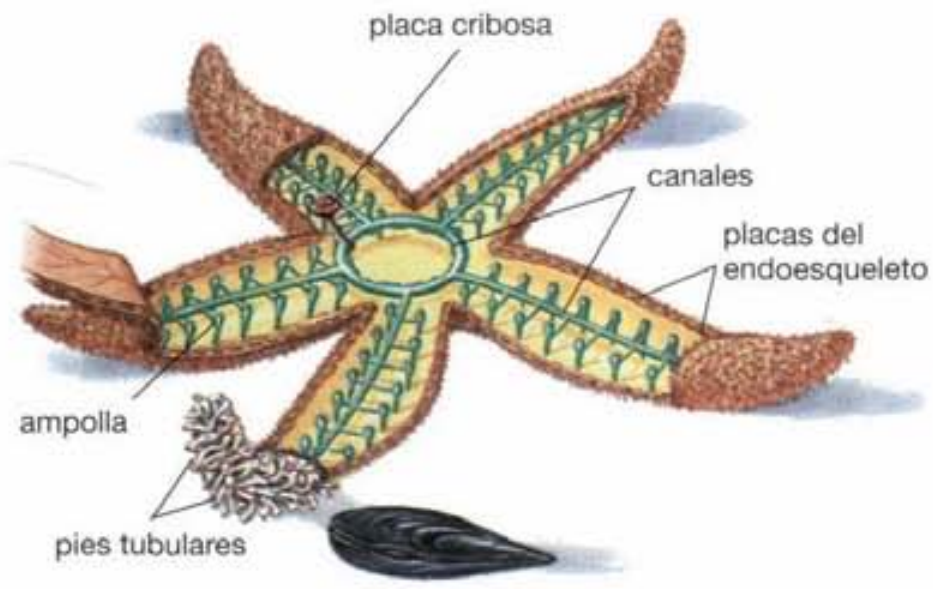
Los equinodermos se desplazan sobre numerosos y diminutos **pies tubulares**, unas delicadas protuberancias cilíndricas que se extienden a partir de la superficie inferior del cuerpo y terminan en una ventosa. Los pies tubulares son parte de un componente exclusivo de los equinodermos, el **sistema vascular acuoso**, que interviene en la locomoción, la respiración y la captura de alimento (Fig. 9-27). El agua de

(a)

(b)

(c)

Figura 9-26 Diversidad de los equinodermos
(a) Un pepino de mar se alimenta de desechos que encuentra en la arena. ***(b)*** Las espinas del erizo de mar son en realidad extensiones del esqueleto interno. ***(c)*** La estrella de mar tiene espinas más pequeñas y por lo regular cuenta con cinco brazos.



(a)

(b)

Figura 9-27 Sistema vascular acuoso de los equinodermos
(a) El agua de mar se introduce a través de la placa cribosa y es transportada al canal central circular, cuyas ramificaciones distribuyen el agua a todos los brazos. El agua infla unas ampollas semejantes a bulbos exprimidores que se expanden y se contraen para extender o retraer los pies tubulares. Las placas del endoesqueleto están incrustadas en la pared corporal. ***(b)*** La estrella de mar suele alimentarse de moluscos, como este mejillón. Para alimentarse, la estrella de mar adhiere muchos pies tubulares a las conchas del mejillón y tira de ellas inexorablemente. Después, la estrella de mar voltea de adentro hacia afuera el delicado tejido de su estómago, extendiéndolo a través de su boca ventral situada en el centro. Una abertura de las conchas del mejillón de menos de un milímetro es suficente para que el estómago pueda comenzar a entrar. Una vez que lo consigue, el tejido gástrico secreta enzimas digestivas que debilitan al molusco y lo obligan a abrirse más. El alimento parcialmente digerido es transportado a la parte superior del estómago, donde se completa la digestión.

mar ingresa por una abertura (la **placa cribosa**) de la superficie superior del animal y pasa por un canal circular central, del cual parten varios canales radiales. Estos canales llevan agua a los pies tubulares, cada uno de los cuales está gobernado por un bulbo exprimidor muscular (**ampolla**). La contracción del bulbo provoca la entrada de agua en el pie tubular, con lo cual éste se extiende. La ventosa se puede comprimir contra el lecho marino o un objeto comestible, al cual se adhiere firmemente hasta que se libera la presión.

Los equinodermos tienen un sistema nervioso relativamente simple, sin cerebro definido. Sus movimientos son coordinados sin mucha precisión por un sistema consistente en un anillo nervioso que circunda el esófago, nervios radiales hacia el resto del cuerpo y una red nerviosa a través de la epidermis. En las estrellas de mar, unos receptores simples de luz y sustancias químicas se concentran en las puntas de los brazos, y hay células sensoriales dispersas por toda la piel. Los equinodermos carecen de sistema circulatorio, aunque el movimiento del líquido ef su bien desarrollado celoma cumple esta función. El intercambio de gases se lleva a cabo a través de los pies tubulares y, en ciertas formas, mediante numerosas "agallas cutáneas" pequeñísimas que se proyectan a través de la epidermis. Casi todas las especies tienen sexos separados y se reproducen derramando espermatozoides y óvulos en el agua, donde se lleva a cabo la fecundación.

Muchos equinodermos tienen la facultad de regenerar partes corporales que han perdido y estos poderes de regeneración son especialmente notables en las estrellas de mar. De hecho, un solo brazo de estrella de mar es capaz de transformarse en un animal completo, siempre y cuando esté unido a un fragmento del cuerpo central. Cuando esta facultad aún no era ampliamente conocida, un grupo de pescadores de mejillones intentó eliminar las estrellas de mar que atacaban los criaderos de mejillones partiéndolas en pedazos y devolviendo éstos al mar. Por supuesto, su estrategia resultó contraproducente.

Tunicados, anfioxos y vertebrados

Es difícil creer que los seres humanos tenemos algo en común con una ascidia. Sin embargo, compartimos el filo Chordata no sólo con las aves y los monos, sino además con los tunicados (ascidias) y las pequeñas criaturas con apariencia de peces llamadas *anfioxos*. ¿Qué características nos unen a estas criaturas al parecer tan diferentes? Todos los cordados comparten el desarrollo de deuterostoma (que también es característico de los equinodermos) y los unen además cuatro elementos que todos ellos poseen en alguna etapa de su vida:

1. Un **notocordio.** Un cilindro rígido, pero flexible, que se extiende a lo largo del cuerpo y brinda puntos de fijación para los músculos.
2. Un **cordón nervioso dorsal hueco.** Dispuesto en relación dorsal respecto al tracto digestivo, esta estructura neuronal hueca forma una parte más gruesa en su extremo anterior que se convierte en cerebro.
3. **Hendiduras branquiales faríngeas.** Situadas en la faringe (la cavidad que está detrás de la boca), estas hendiduras pueden formar aberturas respiratorias activas o bien aparecer sólo como surcos en una etapa temprana del desarrollo.
4. Una **cola post-anal**. Una extensión del cuerpo después del ano.

Esta lista podría parecer extraña porque, aunque los seres humanos somos cordados, a primera vista parecería que nos faltan todos estos elementos salvo el cordón nervioso. Pero a veces las relaciones evolutivas se ven con más claridad durante las primeras etapas del desarrollo; es durante nuestra vida embrionaria cuando formamos, y perdemos, nuestro notocordio, nuestras hendiduras branquiales y nuestra cola (Fig. 9-28). Los seres humanos compartimos estos elementos de cordados con todos los demás vertebrados y con dos grupos de cordados invertebrados: los anfioxos y los tunicados.

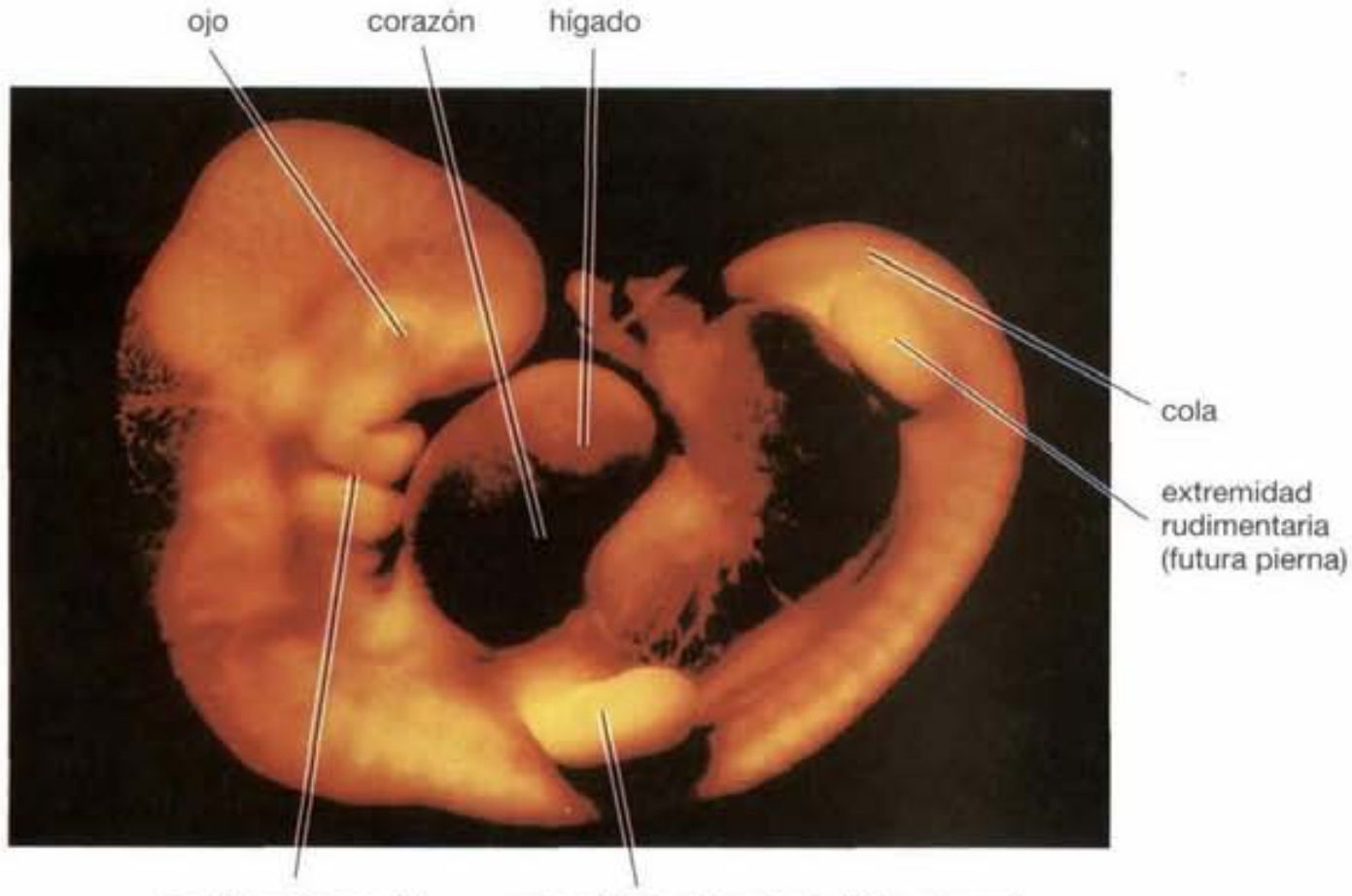


Figura 9-28 Elementos de los cordados en el embrión humano
Este embrión humano de 5 semanas tiene alrededor de 1 centímetro de largo y muestra claramente sus hendiduras branquiales externas (llamadas surcos con más propiedad, puesto que no penetran la pared corporal) y una cola. Aunque la cola desaparecerá totalmente, los surcos branquiales contribuyen a la formación de la mandíbula inferior.

Cordados invertebrados

Los cordados invertebrados carecen de espina dorsal, el elemento que define a los vertebrados. Estos cordados comprenden dos grupos de organismos: los *anfioxos* y los *tunicados*. El pequeño anfioxo, semejante a un pez y de unos 5 centímetros de largo, pasa la mayor parte del tiempo semienterrado en la arena del lecho marino, filtrando diminutas partículas de alimento del agua. Como se ve en la figura 9-29a, el anfioxo adulto posee todos los elementos característicos de los cordados.

Los tunicados constituyen un grupo más grande de cordados invertebrados marinos que incluye las ascidias. Es difícil imaginar un pariente de los seres humanos tan poco parecido a ellos como la ascidia, que es sésil, se alimenta por filtración y tiene forma de jarrón (Fig. 9-29b). Su capacidad de movimiento se limita a enérgicas contracciones de su cuerpo con forma de bolsa, capaz de lanzar un chorro de agua de mar al rostro de cualquiera que lo arranque de su hogar submarino; de ahí su nombre común en inglés de jeringa de mar. Si bien las ascidias adultas son inmóviles, las larvas, en cambio, nadan activamente y poseen todos los elementos característicos de los cordados (véase la figura 9-29b).

Vertebrados

Durante el desarrollo de los vertebrados el notocordio embrionario se sustituye por una espina dorsal, o **columna vertebral**. La columna vertebral se compone de hueso o de **cartílago**, un tejido parecido al hueso, aunque menos frágil y más flexible. Esta columna sostiene el cuerpo, brinda puntos de fijación para los músculos y protege el delicado cordón nervioso y el cerebro; además, es parte de un endoesqueleto vivo que crece y se repara a sí mismo. Debido a que este esqueleto interno proporciona sostén sin el peso como de armadura del exoesqueleto de los artrópodos, ha permitido a los vertebrados alcanzar gran tamaño y movilidad y les ha facilitado la invasión de la tierra y el aire.

Los vertebrados presentan otras adaptaciones que han contribuido a su éxito en la invasión de casi todos los hábitats. Una de ellas es la presencia de parejas de apéndices. Éstos aparecieron primero como aletas en los peces y servían como estabilizadores al nadar. En el transcurso de millones de años, la selección natural transformó ciertas aletas en patas que permitían a los animales arrastrarse sobre la tierra seca y, más tarde, en alas con las que pudieron levantar el vuelo. Otra adaptación que ha contribuido al éxito de los vertebrados es el mayor tamaño y complejidad de su cerebro y sus estructuras sensoriales, que les permiten percibir su entorno con todo detalle y responder a él de diversas maneras.

La serie de sucesos evolutivos que dieron origen a los primeros vertebrados semejantes a peces a partir de cordados invertebrados permanece envuelta en el misterio, porque nunca se han descubierto fósiles de las formas intermedias. Hoy en día, los vertebrados están representados por los peces sin mandíbula, los peces cartilaginosos, los peces óseos, los anfibios, los reptiles, las aves y los mamíferos.

Peces sin mandíbula Los primeros fósiles de vertebrados son los de unos extraños *peces sin mandíbula* protegidos por una armadura de placas óseas. Hoy en día sobreviven dos grupos de peces sin mandíbula: los *mixinos* (clase Myxinoidea) y las *lampreas* (clase Petromyzontiformes). Aunque tanto los mixinos como las lampreas tienen cuerpo de anguila y piel lisa y sin escamas, los dos grupos representan ramas primitivas distintas del árbol evolutivo de los cordados. La rama que dio origen a los mixinos modernos es la más antigua de las dos. Un notocordio imparte rigidez al cuerpo del mixino, pero el "esqueleto" se limita a unos pocos elementos de cartílago, uno de los cuales forma una caja encefálica rudimentaria. Debido a que los mixinos carecen de elementos esqueléticos que rodeen y protejan el cordón nervioso, la mayoría de los sistematistas no los consideran como vertebrados, sino como representantes del grupo de cordados más estrechamente emparentado con los vertebrados.

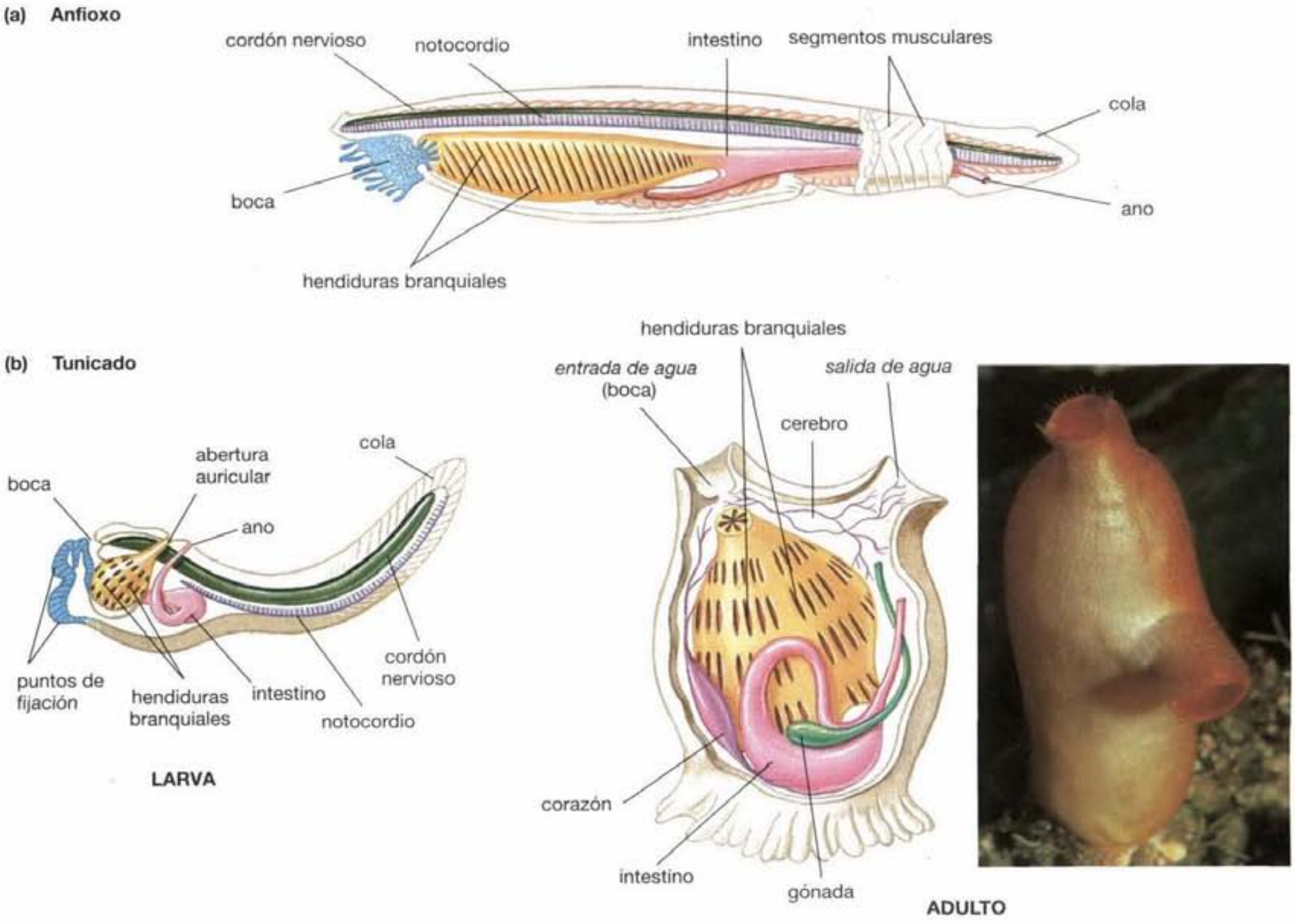


Figura 9-29 Cordados invertebrados
(a) Un anfioxo, que es un cordado invertebrado con apariencia de pez. El organismo adulto presenta todos los elementos que identifican a los cordados. ***(b)*** Las larvas de la ascidia (izquierda) también presentan todos los elementos propios de los cordados. La ascidia adulta (un tipo de tunicado, al centro) ya no tiene cola ni notocordio y adopta una vida sedentaria, como se muestra en la fotografía (derecha).

Los mixinos son exclusivamente marinos (Fig. 9-30a): viven cerca del lecho marino, donde suelen excavar en el lodo y se alimentan principalmente de gusanos poliquetos; sin embargo, también atacan con avidez a los peces muertos o moribundos con sus dientes que parecen tenazas y con los cuales horadan el cuerpo de su presa y consumen los órganos internos blandos. Los pescadores miran a los mixinos con mucho desagrado porque secretan grandes cantidades de una sustancia mucilaginosa como defensa contra los depredadores. Pese a su bien ganada reputación de "bolas de moco del mar", los mixinos son buscados ávidamente por muchos pescadores comerciales porque la industria del cuero de ciertas partes del mundo constituye un mercado para la piel de mixino. La mayor parte de los objetos de cuero que se ostentan como de "piel de anguila" se elaboran en realidad con piel de mixino curtida.

La médula espinal de las lampreas está protegida por segmentos de cartílago, razón por la cual se las considera como auténticos vertebrados. Las lampreas viven en aguas tanto dulces como saladas, pero las formas marinas deben regresar a aguas dulces para procrear. Ciertas especies de lampreas son parásitas. Las lampreas parásitas tienen una boca parecida a una ventosa y cubierta de dientes, que utilizan para adherirse a peces más grandes (Fig. 9-30b). Por medio de los dientes raspadores de su lengua, la lamprea practica un orificio en la pared corporal de su huésped, a través del cual succiona sangre y líquidos corporales. A partir de la década de 1920, las lampreas se diseminaron en los Grandes Lagos donde, en ausencia de depredadores eficaces, se han multiplicado enormemente y han reducido en gran medida las poblaciones de peces comerciales, entre ellas la de la trucha lacustre. Las vigorosas medidas adoptadas para contener la población de lampreas han permitido que las otras poblaciones de peces de los Grandes Lagos se recuperen en alguna medida.

Hace alrededor de 425 millones de años, a mediados del periodo silúrico, los peces sin mandíbula, que fueron los antepasados de los mixinos y las lampreas, dieron origen a un grupo de peces que poseían una importante estructura nueva: mandíbulas. Con las mandíbulas, los peces pudieron sujetar y masticar su alimento, lo que les permitió explotar una variedad mucho mayor de fuentes de alimento en comparación con los peces sin mandíbula. Aunque las formas más primitivas de peces con mandíbula se extinguieron hace 230 millones de años, dieron origen a las dos clases principales de peces con mandíbula que sobreviven hoy en día: los peces cartilaginosos (clase Chondrichthyes) y los peces óseos (clase Osteichtyes).

(a)

(b)

Figura 9-30 Peces sin mandíbula
(a) Los pintorescos mixinos viven en madrigueras compartidas en el lodo y se alimentan de gusanos poliquetos. ***(b)*** Algunas lampreas son parásitas; se adhieren a los peces (como esta carpa) con su boca parecida a una ventosa y recubierta de dientes raspadores (recuadro).

Peces cartilaginosos La clase Chondrychthyes, cuyo nombre significa "peces de cartílago" en griego, incluye 625 especies marinas, entre ellas los tiburones, las rayas y las mantarrayas (Fig. 9-31). Los *peces cartilaginosos* son elegantes depredadores que carecen de hueso y cuyo esqueleto es de cartílago en su totalidad. El cuerpo está protegido por una piel correosa a la que unas diminutas escamas imparten aspereza. Los miembros de este grupo respiran por branquias. Aunque algunos necesitan nadar para que el agua circule por sus branquias, la mayor parte de ellos bombean agua a través de sus órganos respiratorios. Al igual que todos los peces, los cartilaginosos tienen un corazón de dos cámaras.

Muchas especies de tiburón ostentan varias hileras de dientes afilados como navajas; las hileras posteriores avanzan hacia adelante a medida que los dientes anteriores se pierden por la edad y el uso (Fig. 9-31a). Aunque unas pocas especies nos consideran como presas potenciales, en su

(a)

(b)

Figura 9-31 Peces cartilaginosos
(a) Un tiburón tigre muestra varias hileras de dientes. A medida que los dientes más externos se pierden, son sustituidos por los nuevos que se forman detrás. Tanto los tiburones como las rayas carecen de vejiga natatoria y tienden a hundirse hacia el fondo cuando dejan de nadar. ***(b)*** La mantarraya tropical de manchas azules nada mediante gráciles ondulaciones de las extensiones laterales del cuerpo.

mayoría los tiburones evitan a los seres humanos. Las rayas y mantarrayas (Fig. 9-31b) también son criaturas retraídas, aunque algunas infligen peligrosas heridas con una espina próxima a su cola y otras producen un potente choque eléctrico que aturde a su presa. Algunos peces cartilaginosos son muy grandes. El tiburón ballena, por ejemplo, llega a alcanzar los 15 metros de longitud.

Peces óseos Del mismo modo que nuestra parcialidad por el tamaño nos induce a pasar por alto los grupos de invertebrados de máxima diversidad, así nuestra parcialidad por el há-

(a)

(b)

(c)

(d)

Figura 9-32 Diversidad de los peces óseos
Los peces óseos han colonizado casi todos los hábitats acuáticos. ***(a)*** Este pejesapo hembra de aguas profundas atrae a sus presas con un señuelo vivo que se extiende inmediatamente arriba de su boca. El pez es de un blanco fantasmal porque, a los 2000 metros de profundidad donde habitan los pejesapos, la luz no penetra y, por tanto, los colores son superfluos. Los pejesapos machos son muy pequeños y se adhieren a la hembra como parásitos permanentes, siempre a su disposición para fecundar los huevecillos. Se observan dos machos parásitos adheridos a esta hembra. ***(b)*** Esta morena verde tropical vive en las grietas de las rocas. Un pequeño pez (un gobi rayado limpiador) que está sobre su mandíbula inferior devora los parásitos que se aferran a la piel de la morena. ***(c)*** El caballito de mar tropical se ancla con su cola prensil (adaptada para agarrarse firmemente) mientras se alimenta de pequeños crustáceos. ***(d)*** Fotografía poco común de un celacanto, pez que se creía extinto desde hace mucho tiempo, en su hábitat natural frente a la costa de Sudáfrica.

bitat no nos permite advertir los vertebrados más diversos. Los vertebrados más variados y abundantes no son las aves ni los mamíferos, predominantemente terrestres. Los vertebrados que ocupan el primer lugar en diversidad son los señores de los océanos y del agua dulce, los *peces óseos* de la clase Osteichthyes, cuyo esqueleto se compone de hueso en vez de cartílago. De la morena con apariencia de serpiente a los extraños habitantes luminiscentes de las profundidades marinas y al aerodinámico atún, este grupo enormemente exitoso ha ocupado prácticamente todos los hábitats acuosos posibles, tanto de agua dulce como marinos (Fig. 9-32). Aunque se han identificado alrededor de 17 000 especies, los científicos predicen la existencia probable de aproximadamente el doble, si se tienen en cuenta las especies aún no descritas de las aguas profundas y de zonas remotas. El potencial del océano para ocultar especies quedó de manifiesto de forma espectacular al conocerse el caso del *celacanto*, un pez óseo del que se tenía conocimiento únicamente por sus fósiles de 75 millones de años de antigüedad. En 1939 se encontraron celacantos vivos y en buen estado de salud en aguas profundas próximas al litoral de Sudáfrica (Fig. 9-32d). A partir de ese descubrimiento inicial, se han encontrado celacantos en otras localidades, incluso en aguas cercanas a Madagascar e Indonesia.

Los antepasados de los peces óseos modernos tenían probablemente pulmones en vez de branquias (la *vejiga natatoria*, una especie de globo interno que permite a casi todos los peces óseos flotar sin esfuerzo a cualquier nivel, evolucionó posiblemente a partir de estos pulmones ancestrales). Además, ciertos grupos de peces óseos primitivos formaron aletas carnosas modificadas que podían servirles como patas (en una emergencia) para arrastrarse de un charco que se estaba desecando a un estanque más profundo. Los fósiles indican que al menos una especie llegó a tener incluso extremidades verdaderas, aunque no se sabe con certeza cuál podría ser la función de las extremidades en un organismo acuático. Finalmente, estos antepasados dieron origen a los primeros vertebrados que llevaron a cabo la invasión tentativa inicial de la tierra: los anfibios.

Anfibios Para los animales que se arrastraron fuera del agua por primera vez, la vida en la tierra ofrecía muchas ventajas, por ejemplo, alimento en abundancia y ausencia de depredadores acuáticos. Pero el precio que había que pagar era alto. Privado del sostén del agua, el cuerpo resultaba pesado y torpe para cargar con él sobre aletas modificadas o patas débiles y mal desarrolladas. Al no estar sostenidas por el agua, las branquias se colapsaban y quedaban inutilizadas. El aire seco y el sol implacable arrebataban el agua indispensable a la piel y a los huevos sin protección; las temperaturas terrestres fluctuaban enormemente en comparación con las condiciones ambientales relativamente constantes del mar. Gran parte del cambio evolutivo que acompañó a la transición a la vida terrestre se compone de modificaciones que ayudaron a los organismos a vencer estas dificultades.

(a)

(b)

(c)

Figura 9-33 Anfibio significa "doble vida"
Una ilustración de la doble vida de los anfibios es la transición de ***(a)*** el renacuajo larvario totalmente acuático a ***(b)*** la rana mugidora adulta que lleva una vida semiterrestre. ***(c)*** La salamandra roja vive exclusivamente en hábitats húmedos de la parte oriental de Estados Unidos. Las salamandras eclosionan en una forma que se asemejan mucho a la adulta.

Las especies de la clase Amphibia constituyen un puente entre la existencia acuática y la terrestre (Fig. 9-33). Las extremidades de los anfibios muestran diversos grados de adaptación al movimiento sobre la tierra, desde las salamandras que se arrastran con el vientre pegado al suelo hasta los largos saltos de las ranas y sapos. Un corazón de tres cámaras (en contraste con el corazón de dos cámaras de los peces) hace circular la sangre con más eficiencia y la mayor parte de las formas adultas tienen pulmones en vez de branquias. Los pulmones de los anfibios, sin embargo, están poco desarrollados y necesitan el complemento aportado por la piel, que sirve como órgano respiratorio adicional. Esta función respiratoria exige que la piel se conserve húmeda, una limitante que restringe considerablemente la variedad de hábitats terrestres para los anfibios.

Los anfibios también están atados a los hábitats húmedos por su comportamiento de apareamiento, que necesita del agua. La fecundación es normalmente externa y, por tanto, debe tener lugar en agua para que los espermatozoides naden hacia los óvulos. Éstos deben conservarse húmedos, pues su única protección es un recubrimiento gelatinoso que los deja inermes ante la pérdida de agua por evaporación. Los medios para conservar la humedad de los óvulos varían considerablemente entre las diferentes especies de anfibios, pero muchas de ellas aseguran la humedad necesaria mediante el sencillo recurso de depositar los óvulos en agua. En el caso de ciertas especies de anfibios, los óvulos fecundados se transforman en larvas acuáticas, como los renacuajos de ciertas ranas y sapos. A la espectacular transformación de estas larvas acuáticas en adultos semiterrestres debe esta clase su nombre, Amphibia, que significa "doble vida". Su doble vida y su piel delgada y permeable ha hecho a los anfibios especialmente vulnerables a los contaminantes y a la degradación del ambiente, como se describe en la sección "Conservación de la Tierra: Ranas en peligro".

Reptiles y aves Entre los reptiles se cuentan los lagartos y serpientes (con mucho, el grupo moderno que más éxito ha alcanzado) y las tortugas, los caimanes y los cocodrilos (Fig. 9-34). Los reptiles evolucionaron a partir de un antepasado anfibio hace alrededor de 250 millones de años. Los primeros reptiles —los dinosaurios— dominaron la Tierra durante cerca de 150 millones de años.

Ciertos reptiles, en particular los habitantes del desierto como las tortugas y lagartos, son totalmente independientes de sus orígenes acuáticos. Esta independencia se consiguió mediante una serie de adaptaciones evolutivas, entre las cuales sobresalen tres: (1) una piel dura y escamosa que impide la pérdida de agua y protege el cuerpo; (2) la fecundación interna, en la que el macho deposita esperma dentro del cuerpo de la hembra; y (3) un **huevo amniótico** con cascarón, que puede enterrarse en la arena o la tierra, lejos del agua y sus hambrientos depredadores. El cascarón impide la desecación del huevo en la tierra. Una membrana interna, el **amnios**, encierra al embrión en el medio acuoso que todo animal en desarrollo necesita (Fig. 9-35).

Además de estos elementos, los pulmones de los reptiles son más eficientes que los de los vertebrados más primitivos, por lo que ya no es necesaria la piel como órgano respiratorio. El corazón de tres cámaras se modificó para permitir una mejor separación de la sangre oxigenada y desoxigenada, y las extremidades y el esqueleto adquirieron características que brindan mejor sostén y aumentan la eficiencia de los movimientos en tierra.

Conservación de la Tierra

Ranas en peligro

Las ranas y los sapos han frecuentado los estanques y pantanos de la Tierra durante cerca de 150 millones de años y de algún modo sobrevivieron a la catástrofe del cretácico que provocó la extinción de los dinosaurios y de tantas otras especies hace alrededor de 65 millones de años. Su longevidad evolutiva, sin embargo, no parece ofrecer una defensa adecuada contra los cambios ambientales generados por las actividades humanas. A lo largo de la última década, los *herpetólogos* (biólogos que estudian los reptiles y anfibios) de todo el mundo han documentado una alarmante reducción de las poblaciones de anfibios. Miles de especies de ranas, sapos y salamandras están experimentando una impresionante disminución en términos de números y, al parecer, muchas se han extinguido.

Este fenómeno no es de carácter local; se ha informado de caídas de población en todas partes del planeta. Los sapos de Yosemite y las ranas de patas amarillas están desapareciendo de las montañas de California; las salamandras tigre han sido prácticamente exterminadas en las Rocosas de Colorado. Las ranas leopardo, perseguidas con entusiasmo por los niños del campo, se están convirtiendo en una rareza en Estados Unidos. La tala de árboles destruye los hábitats de los anfibios desde el noroeste del Pacífico hasta el trópico (Fig. E9-1), pero incluso los anfibios de las zonas protegidas están muriendo. En la Reserva de Bosque Nuboso de Monteverde, en Costa Rica, el sapo dorado era común a principios de la decada de 1980, pero no ha sido visto desde 1989. La rana de incubación gástrica de Australia fascinaba a los biólogos porque se tragaba sus huevos, los incubaba en el estómago y más tarde regurgitaba crías totalmente formadas. Esta especie era abundante y parecía estar a salvo en un parque nacional. De improviso, en 1980, la rana de incubación gástrica desapareció y no ha sido vista desde entonces.

Las causas de la disminución mundial de la diversidad de los anfibios no se conocen con certeza, pero los investigadores han descubierto recientemente que las ranas y los sapos de muchos lugares están sucumbiendo ante una infección por un hongo patógeno. Se ha encontrado el hongo en la piel de ranas muertas y moribundas en localidades muy distantes unas de otras, como en Australia, América Central y el oeste de Estados Unidos. En esos lugares, el descubrimiento del hongo ha coincidido con mortandades masivas de ranas y sapos, y casi todos los herpetólogos están de acuerdo en que el hongo está provocando las muertes. Sin embargo, parece poco probable que el hongo por sí solo sea la causa de la mengua mundial de los anfibios. Para empezar, se han producido mortandades en lugares donde no se ha encontrado el hongo. Además, muchos herpetólogos piensan que la epidemia micótica no habría surgido si las ranas y sapos no hubiesen sido debilitados pre-

Figura E9-1 Anfibios en peligro
El sapo corroborí, que aquí se muestra con sus huevos, está desapareciendo rápidamente de su Australia nativa. Los renacuajos se desarrollan dentro de los huevos. La delgada piel del adulto y la cubierta gelatinosa que envuelve los huevos, ambas permeables al agua y a los gases, hacen vulnerables tanto al adulto como a los huevos a los contaminantes del aire y del agua.

(a) (b) (c)

Figura 9-34 Diversidad de los reptiles
(a) La víbora real de montaña tiene un motivo coloreado muy semejante al de la venenosa coralillo, cuyos posibles depredadores evitan. Esta imitación ayuda a la inofensiva víbora real a eludir a los depredadores. ***(b)*** La apariencia externa del caimán americano, que habita en las regiones pantanosas del Sur, es casi idéntica a la de los caimanes fósiles de 150 millones de años de antigüedad. ***(c)*** Las tortugas de las islas Galápagos, en Ecuador, llegan a vivir más de 100 años.

viamente por otras tensiones. Así pues, si no es el hongo por sí solo la causa de todo el daño, ¿cuáles son las otras causas posibles de la disminución de los anfibios? Todas las causas más probables tienen que ver con la modificación de la biosfera —la parte de la Tierra en la que hay vida— por los seres humanos.

La destrucción de hábitats, especialmente el drenado de hábitats pantanosos que son especialmente hospitalarios para la vida de los anfibios, es una de las causas principales de la disminución. La singular biología de los anfibios también los hace particularmente vulnerables a las sustancias tóxicas del ambiente. En particular, el cuerpo de los anfibios, en todas las etapas de su vida, está protegido sólo por una piel delgada y permeable que los contaminantes penetran con facilidad. Para empeorar las cosas, la doble vida de muchos anfibios expone su piel permeable a una extensa variedad de hábitats acuáticos y terrestres, y a una gama también amplia, en consecuencia, de toxinas ambientales. Por ejemplo, los huevos y larvas de muchos anfibios de clima templado se desarrollan en estanques y arroyos durante la primavera, época en que la fusión de la nieve y el hielo formados a partir de lluvia ácida genera una oleada de intensa acidez en los ecosistemas de agua dulce. Por añadidura, muchos anfibios son herbívoros como larvas e insectívoros en su forma adulta, por lo que se exponen a la presencia tanto de herbicidas como de insecticidas en su alimento conforme su dieta cambia.

También la luz ultravioleta (UV) daña los huevos de los anfibios, según una investigación reciente realizada por Andrew Blaustein, ecologista de la Universidad Estatal de Oregón. Blaustein demostró que la luz UV daña los huevos de ciertas especies de ranas del noroeste del Pacífico, y que las especies más sensibles son las que están disminuyendo de modo más drástico. Por desgracia, muchas partes del planeta están sujetas a niveles cada vez más intensos de radiación UV, porque los contaminantes de la atmósfera han provocado un adelgazamiento de la capa de ozono, como veremos en el capítulo 16.

Es posible que el aumento en la radiación UV esté ligado a otra preocupante tendencia que se observa en las ranas y sapos: la creciente incidencia de individuos con deformaciones grotescas. Estas deformidades parecen ser consecuencia de causas ambientales, no genéticas, pues se presentan en diversas especies y en regiones geográficas muy separadas unas de otras. Algunos investigadores piensan que las deformidades pueden deberse a los plaguicidas de reciente creación que han sido aplicados en gran escala en años recientes. Otros biólogos, entre ellos Stanley Sessions del Hartwick College, citan datos que sugieren que ciertas deformidades —especialmente la más común: extremidades adicionales— se deben a infecciones parasitarias durante el desarrollo embrionario. Sessions ha descubierto que muchas ranas con patas adicionales están infestadas de un gusano plano parásito, y otros investigadores han demostrado que los renacuajos infectados experimentalmente con el gusano plano se convierten en adultos deformes. ¿Cuál es la relación de esto con la luz UV? Resulta que la radiación UV puede dañar a las ranas al inhibir la respuesta inmunitaria. En opinión de Sessions, un sistema inmunitario debilitado podría aumentar la vulnerabilidad del renacuajo en desarrollo a la infección parasitaria.

Muchos científicos piensan que las dificultades por las que los anfibios atraviesan son señal de un deterioro general de la capacidad del planeta para sustentar vida. Según este razonamiento, los muy sensibles anfibios están aportando una advertencia temprana de la degradación ambiental que terminará por afectar también a organismos más resistentes. Igualmente preocupante es la observación de que los anfibios no son sólo indicadores sensibles de la salud de la biosfera; también son componentes importantísimos de muchos ecosistemas: mantienen las poblaciones de insectos bajo control y, a su vez, sirven de alimento a carnívoros más grandes. Su disminución trastornará aún más el equilibrio de estas delicadas comunidades. La ecologista Margaret Stewart, de la Universidad Estatal de Nueva York, en Albany, resume acertadamente el problema: "Hay un dicho famoso entre los ecologistas y ambientalistas: 'Todo está relacionado con todo lo demás.'... No se puede exterminar un componente del sistema sin observar cambios impresionantes en otras partes del sistema."

Figura 9-35 El huevo amniótico
Una lagartija anole lucha para salir de su huevo. El huevo amniótico encapsula al embrión en desarrollo en una membrana llena de líquido (el amnios) para asegurar que se desarrolle en un medio acuoso, incluso cuando el huevo está lejos del agua.

(a)

(b)

(c)

Figura 9-36 Diversidad de las aves
(a) El delicado colibrí bate sus alas aproximadamente 60 veces por segundo y pesa alrededor de 4 gramos. ***(b)*** Este pájaro fragata joven, que se alimenta de peces y vive en las islas Galápagos, ya casi no cabe en el nido. ***(c)*** El avestruz es el ave más grande de todas y pesa más de 136 kilogramos; sus huevos pesan más de 1500 gramos.

Un grupo muy característico de "reptiles" es el que comprende las aves (Fig. 9-36). Aunque estos animales han sido clasificados tradicionalmente como un grupo aparte de los reptiles (clase Aves en vez de clase Reptilia), los sistematistas modernos han demostrado que las aves son en realidad un subconjunto de un grupo evolutivo que incluye tanto a las aves como a los grupos a los que la tradición designa como reptiles (véase una explicación más completa en el capítulo 5). Las primeras aves aparecen en el registro fósil hace aproximadamente 150 millones de años (Fig. 9-37), y se distinguen de los demás reptiles por la presencia de plumas, que son en esencia una versión sumamente especializada de las escamas del cuerpo de los reptiles. Las aves modernas tienen todavía escamas en las patas, un testimonio de la ascendencia que comparten con el resto de los reptiles.

Figura 9-37 *Archeopteryx*: el "eslabón perdido" entre los reptiles y las aves
El ave más antigua que se conoce es el *Archeopteryx*, conservado aqui en piedra caliza de 150 millones de años de antigüedad. Se ven claramente sus plumas, una caracteristica exclusiva de las aves, pero también es evidente que tuvo antepasados reptiles: al igual que los reptiles modernos (pero a diferencia de las aves modernas), el *Archeopteryx* tenía dientes, cola y garras.

En la anatomía y fisiología de las aves predominan las adaptaciones que ayudan a satisfacer las rigurosas exigencias del vuelo. En particular, las aves son excepcionalmente ligeras en relación con su tamaño. Sus huesos huecos reducen el peso del esqueleto a una fracción de lo que pesa el esqueleto de otros vertebrados, y muchos huesos que están presentes en los demás reptiles, en las aves se han perdido o se han fusionado con otros huesos. Los órganos reproductores se reducen considerablemente de tamaño durante los periodos en que no hay apareamiento, y las aves hembras tienen un solo ovario, con lo cual se reduce aún más el peso. El huevo con cascarón que contribuyó al éxito de los reptiles en tierra libera al ave madre de la necesidad de transportar en su interior a sus crías en desarrollo. Las plumas constituyen extensiones ligeras de las alas y de la cola que brindan la sustentación y el control necesarios para el vuelo, además de proporcionar una protección ligera y aislamiento térmico al cuerpo. El sistema nervioso de las aves satisface las exigencias especiales del vuelo con una extraordinaria coordinación y equilibrio combinados con agudeza visual.

Las aves también consiguen mantener su temperatura corporal a un nivel suficientemente alto para que sus músculos y procesos metabólicos trabajen con máxima eficiencia a fin de suministrar la potencia necesaria para volar, cualquiera que sea la temperatura exterior. Esta capacidad fisiológica para mantener una temperatura interna, que por lo regular es más alta que la del medio circundante, es característica tanto de las aves como de los mamíferos, animales a los que, por tanto, se suele describir como *de sangre caliente*. En cambio, la temperatura corporal de los invertebrados, peces, anfibios y reptiles fluctúa con la temperatura ambiental, aunque estos animales ejercen cierto control sobre su temperatura corporal por medio de su comportamiento (tomando el sol o buscando la sombra, por ejemplo).

Los animales de sangre caliente como las aves tienen una elevada tasa metabólica, lo que aumenta su demanda de energía y exige una oxigenación eficiente de los tejidos. Por consiguiente, las aves deben comer frecuentemente y poseen adaptaciones circulatorias y respiratorias que ayudan a satisfacer la necesidad de eficiencia. El corazón de las aves tiene cuatro cámaras, lo cual impide que la sangre oxigenada se

mezcle con la sangre desoxigenada (los caimanes y cocodrilos también tienen corazón de cuatro cámaras). El sistema respiratorio de las aves se complementa con sacos de aire que aportan una provisión constante de aire oxigenado a los pulmones, incluso cuando el ave exhala.

Mamíferos Una rama del árbol evolutivo de los reptiles dio origen a un grupo con pelo en la piel que divergió para formar los mamíferos. Éstos aparecieron por primera vez hace aproximadamente 250 millones de años, pero no se diversificaron ni alcanzaron preeminencia en los medios terrestres hasta después de la extinción de los dinosaurios, hace alrededor de 65 millones de años. Al igual que las aves, los mamíferos son de sangre caliente y tienen altas tasas metabólicas. Casi todos los mamíferos cuentan con un pelaje que protege y aísla su cuerpo tibio. Como las aves, los caimanes y los cocodrilos, los mamíferos tienen un corazón de cuatro cámaras que envía más oxígeno a los tejidos. Las patas proyectadas para correr, ya no para reptar, confieren rapidez y agilidad a muchos mamíferos. En contraste con las aves, cuyo cuerpo está moldeado de modo casi uniforme para adaptarse a las necesidades del vuelo, la evolución ha dotado a los mamíferos de una notable diversidad de formas. El murciélago, el topo, el impala, la ballena, la foca, el mono y el guepardo ejemplifican la irradiación de los mamíferos a prácticamente todos los hábitats, con cuerpos finamente adaptados a sus diversos estilos de vida (Fig. 9-38).

Los mamíferos deben su nombre a las **glándulas mamarias** productoras de leche con las que todas las hembras de esta clase amamantan a sus crías (Fig. 9-38c). Además de estas singulares glándulas, el cuerpo de los mamíferos está dotado de glándulas sudoríparas, odoríferas y sebáceas (productoras de aceite), ninguna de las cuales se encuentra en los reptiles. A excepción de los **monotremas**, como el ornitorrinco y el equidna (Fig. 9-39a), que ponen huevos, los embriones de los mamíferos se desarrollan en el *útero*, un órgano muscular del tracto reproductor femenino. En un grupo de mamíferos, el de los **marsupiales**, que incluye las zarigüeyas, los koalas y los canguros, el periodo de desarrollo uterino es breve y las crías nacen en una etapa de desarrollo muy inmadura. Inmediatamente después de nacer las crías se arrastran hasta un pezón, lo sujetan con firmeza y completan su desarrollo nutridos por la leche. En la mayor parte de las especies de marsupiales, aunque no en todas, este desarrollo posnatal se lleva a cabo en una bolsa protectora (Fig. 9-39b). En su mayoría,

(a)

(b)

(c)

(d)

Figura 9-38 Diversidad de los mamíferos
(a) Esta ballena jorobada impulsa a su cría. ***(b)*** Un murciélago, el único mamífero verdaderamente capaz de volar, se orienta de noche mediante una especie de sonar. Sus largas orejas le ayudan a percibir los ecos de sus agudos gritos que rebotan en los objetos cercanos. ***(c)*** Los mamíferos deben su nombre a las glándulas mamarias con que las hembras amamantan a sus crías, como lo hace esta madre guepardo. ***(d)*** El orangután macho llega a pesar 75 kilogramos. Estos simios inteligentes y agradables ocupan los bosques pantanosos de ciertas regiones del trópico y están en peligro de extinción debido a la caza de que son objeto y a la destrucción de su hábitat.

(a)

(b)

Figura 9-39 Mamíferos no placentarios
(a) Los monotremas, como este ornitorrinco australiano, ponen huevos correosos como los de los reptiles. Los pequeños recién salidos del cascarón toman leche de las aberturas tipo ranura del abdomen de la madre. ***(b)*** Los marsupiales, como el wallaby, dan a luz crías sumamente inmaduras que inmediatamente se aferran a un pezón y se desarrollan dentro de la bolsa protectora de la madre (recuadro).

las especies de mamíferos son **placentarias** y conservan sus crías en el útero durante un periodo mucho más prolongado. El término *placentario* se refiere a la **placenta**, la estructura uterina que se encarga del intercambio de gases, nutrimentos y residuos entre los sistemas circulatorios respectivos de la madre y del embrión.

El sistema nervioso de los mamíferos ha contribuido de forma importante al éxito de los mamíferos al hacer posible la adaptación del comportamiento a medios cambiantes y variados. El encéfalo está mucho más desarrollado que en cualquier otra clase y dota a los mamíferos de curiosidad y capacidad de aprendizaje sin paralelo. El encéfalo altamente desarrollado permite a los mamíferos alterar su comportamiento sobre la base de la experiencia y les ayuda a sobrevivir en un ambiente que cambia. Los periodos relativamente prolongados de cuidados por parte de los progenitores después del nacimiento hacen posible para ciertos mamíferos un extenso aprendizaje con la guía de sus padres; los seres humanos y otros primates son buenos ejemplos de esto. De hecho, el gran encéfalo de los seres humanos ha sido uno de los factores principales del dominio humano de la Tierra, como veremos en la sección siguiente.

Conexiones evolutivas

¿Son los seres humanos un éxito biológico?

En términos físicos, los seres humanos son especímenes biológicos muy poco impresionantes. Para ser unos animales tan grandes, no somos muy fuertes ni rápidos y carecemos de las armas naturales que son el colmillo y la garra. Es el encéfalo humano, con su corteza cerebral enormemente desarrollada, lo que verdaderamente nos distingue de los demás animales. El encéfalo genera nuestra mente, la cual, mediante chispazos de solitaria brillantez y la búsqueda colectiva de metas comunes, ha creado maravillas. Ningún otro animal es capaz de esculpir las gráciles columnas del Partenón y mucho menos de reflexionar sobre la belleza de este antiguo templo griego. Sólo nosotros podemos erradicar la viruela y la poliomielitis, domesticar otras formas de vida, penetrar en el espacio con cohetes y volar a las estrellas en nuestra imaginación.

¿Somos, entonces, como parece a primera vista, los seres vivos que más éxito han alcanzado? La duración de la existencia humana es un mero instante de los 3500 millones de años que ha durado la vida en la Tierra. Sin embargo, en los últimos 300 años la población humana ha crecido de 500 millones a 6000 millones y ahora crece a razón de un millón de personas cada 4 días. ¿Es esto una medida de nuestro éxito? A medida que hemos expandido nuestros dominios por todo el planeta, hemos llevado a la extinción al menos a 300 especies importantes. En el tiempo en que nos toca vivir, la rápida destrucción de las selvas tropicales y de otros hábitats muy variados puede borrar de la faz de la Tierra millones de especies de plantas, invertebrados y vertebrados, la mayor parte de los cuales no llegaremos a conocer. Muchas de nuestras actividades han alterado el ambiente de formas que son hostiles para la vida, incluso la nuestra. El ácido de las centrales de energía y los automóviles se precipita con la lluvia sobre

la Tierra, poniendo en peligro nuestros bosques y lagos además de erosionar el mármol del Partenón. Los desiertos se extienden a medida que las tierras quedan desnudas a causa del pastoreo excesivo y la demanda de madera. Nuestras tendencias agresivas, acicateadas por las presiones debidas a carencias y necesidades cada vez mayores, con su alcance amplificado por nuestras proezas tecnológicas, nos han dado la capacidad de destruirnos a nosotros mismos junto con casi todas las demás formas de vida.

La mente humana es la fuente de nuestros problemas más urgentes y, al mismo tiempo, nuestra mayor esperanza de resolverlos. ¿Dedicaremos ahora nuestros poderes mentales a mitigar las consecuencias de nuestros actos, a regular nuestro número y a conservar los ecosistemas que nos sustentan a nosotros y a otras formas de vida? ¿Somos acaso un éxito biológico fenomenal, o bien una brillante catástrofe? Quizá en los próximos siglos lo sabremos.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Búsqueda de un monstruo marino

La búsqueda del calamar gigante que ha emprendido Clyde Roper lo ha llevado a organizar tres importantes expediciones en años recientes. La primera comenzó en 1996 cerca de las islas Azores, en el Atlántico. En virtud de que, como es sabido, los cachalotes se alimentan de calamares gigantes, Roper consideró que los cachalotes podrían conducirlo hasta los calamares. A fin de poner a prueba su idea, Roper y su equipo de científicos fijaron cámaras de vídeo en algunos cachalotes con el propósito de observar lo que los cachalotes veían. Estas cámaras aportaron gran cantidad de información acerca de la conducta de los cachalotes, pero, por desgracia, nada sobre los calamares gigantes.

La siguiente expedición encabezada por Roper se llevó a cabo al año siguiente en el Cañón de Kaikoura, una región de aguas muy profundas (1000 metros) cerca de la costa de Nueva Zelanda. Se eligió este punto porque unos barcos de pesca de altura habían capturado recientemente varios calamares gigantes en los alrededores. Una vez más, se dotó de cámaras a unos cachalotes, pero esta vez se complementaron las cámaras móviles con una cámara fija con cebo y un submarino sin tripulación dirigido por control remoto. Sin embargo, tampoco esta gran inversión de tiempo, dinero y equipo permitió avistar ningún calamar.

En 1999, Roper reunió un equipo de científicos para volver al Cañón de Kaikoura. Esta vez, el grupo pudo utilizar el Deep Rover, un submarino para una sola persona capaz de llevar a un observador a profundidades de 650 metros. Por medio del Deep Rover, los científicos exploraron el cañón siguiendo a los cachalotes, con la esperanza de que los enormes mamíferos los condujeran hasta los calamares gigantes.

Pese a 30 días de intentos, de nuevo el equipo expedicionario no logró avistar el calamar gigante. Se recopilaron abundantes datos acerca de un ecosistema de profundidades marinas prácticamente desconocido, pero ninguna pista nueva acerca del misterioso "monstruo marino". La vida del calamar gigante sigue siendo un misterio. El doctor Roper afirma que "probablemente sabemos más sobre los dinosaurios que acerca del calamar gigante".

Si usted estuviera a cargo del proyecto del calamar gigante, ¿qué método sugeriría para encontrar y gbservar esta especie en su hábitat natural?

Resumen de conceptos clave

1) ¿Cuáles son las características que definen a los animales?

Los animales son organismos multicelulares y heterótrofos que se reproducen sexualmente. En su mayoría, los animales perciben los estímulos ambientales y reaccionan a ellos con rapidez y tienen motilidad en alguna etapa de su vida. Sus células carecen de pared celular.

2) ¿Qué características anatómicas identifican los puntos de bifurcación en el árbol evolutivo de los animales?

Los primeros animales carecían de tejidos, característica que conservan las esponjas modernas. Todos los demás animales modernos tienen tejidos. Los animales con tejidos se dividen en dos grupos, uno con simetría radial y el otro con simetría bilateral. Durante el desarrollo embrionario los animales radialmente simétricos tienen dos capas germinales, en tanto que los animales bilateralmente simétricos tienen tres. Los animales con simetría bilateral también tienden a concentrar sus órganos sensoriales y agrupamientos de neuronas en la cabeza, proceso que se conoce como cefalización. Algunos fila de animales bilateralmente simétricos carecen de cavidades corporales, pero el resto, que son la mayoría, tienen pseudocelomas o celomas verdaderos. Los animales celomados se dividen en dos grupos principales, uno de los cuales se desarrolla como protostoma y el otro como deuterostoma.

3) ¿Cuáles son los principales fila animales?

La forma del cuerpo de las esponjas (filo Porifera) es por lo regular libre y sésil. Las esponjas tienen relativamente pocos tipos de células. Pese a la división del trabajo entre los tipos de células, existe poca coordinación de la actividad. Las esponjas carecen de los músculos y nervios necesarios para el movimiento coordinado, y la digestión se lleva a cabo exclusivamente en el interior de las células individuales.

Las hidras, anémonas y medusas (filo Cnidaria) tienen tejidos. Una sencilla red de células nerviosas dirige la actividad de las células contráctiles, lo que permite ejecutar movimientos coordinados con poca precisión. La digestión es extracelular: se lleva a cabo en una cavidad gastrovascular central que tiene una sola abertura. Los cnidarios presentan simetría radial, una adaptación tanto a la vida de flotación libre de la medusa como a la existencia sedentaria del pólipo.

Los gusanos planos (filo Platyhelminthes) tienen una cabeza definida, con órganos sensoriales y un cerebro simple. Un sistema de conductos que forma una red a través del cuerpo facilita la excreción. Los gusanos planos carecen de cavidad corporal.

Los gusanos redondos pseudocelomados (filo Nematoda) poseen boca y ano separados.

Los gusanos segmentados (filo Annelida) son los más complejos entre todos los gusanos, con un sistema circulatorio cerrado bien desarrollado y órganos excretores que se asemejan

a la unidad básica del riñón de los vertebrados. Los gusanos segmentados tienen un sistema digestivo compartimentado, como el de los vertebrados, que procesa el alimento con arreglo a una secuencia. Los anélidos también tienen celoma verdadero, que es un espacio lleno de líquido entre la pared corporal y los órganos internos.

Los artrópodos, es decir, los insectos, arácnidos y crustáceos (filo Arthropoda) son los organismos más variados y abundantes del planeta. Han invadido casi todos los hábitats terrestres y acuáticos disponibles. Sus apéndices articulados y su sistema nervioso bien desarrollado hacen posible un comportamiento complejo y finamente coordinado. El exoesqueleto (que conserva el agua y brinda sostén) y las estructuras respiratorias especializadas (que se conservan húmedas y protegidas) permiten a los insectos y arácnidos habitar en terrenos secos. La diversificación de los insectos es aún mayor en virtud de su capacidad de volar. Los crustáceos, entre los que se cuentan los artrópodos más grandes, están limitados a hábitats húmedos, generalmente acuáticos, y respiran por medio de branquias.

Los caracoles, almejas y calamares (filo Mollusca) carecen de esqueleto; algunas formas protegen el cuerpo muscular blando y húmedo mediante una sola concha (muchos gasterópodos y unos pocos cefalópodos) o un par de conchas unidas por una bisagra (los bivalvos). La ausencia de una cubierta externa impermeable restringe este filo a hábitats acuáticos y terrestres húmedos. Aunque el plan corporal de los gasterópodos y bivalvos limita la complejidad de su comportamiento, los tentáculos de los cefalópodos son capaces de realizar movimientos controlados con precisión. El pulpo tiene el cerebro más complejo y la capacidad de aprendizaje más desarrollada de todos los invertebrados.

Las estrellas de mar, erizos de mar y pepinos de mar (filo Echinodermata) son un grupo exclusivamente marino. Al igual que otros invertebrados y cordados complejos, las larvas de los equinodermos son bilateralmente simétricos; sin embargo, los adultos presentan simetría radial. Esto, junto con un sistema nervioso primitivo que carece de cerebro definido, los adapta a llevar una existencia relativamente sedentaria. El cuerpo de los equinodermos está sostenido por un esqueleto interno inanimado que proyecta extensiones a través de la piel. El sistema vascular acuoso, que interviene en la locomoción, la alimentación y la respiración, es una característica exclusiva de los equinodermos.

El filo Chordata comprende dos grupos de invertebrados, los anfioxos y los tunicados, además de los conocidos vertebrados. Todos los cordados poseen un notocordio, un cordón nervioso dorsal hueco, hendiduras branquiales faríngeas y una cola post-anal en alguna etapa de su desarrollo. Los vertebrados son un subfilo de los cordados, que tienen una espina dorsal que forma parte de un endoesqueleto vivo. Se piensa que la evolución de los vertebrados siguió la vía de los peces a los anfibios y de ahí a los reptiles, que dieron origen tanto a las aves como a los mamíferos. El corazón se torna cada vez más complejo: de las dos cámaras que tiene en los peces, a tres cámaras en los anfibios y casi todos los reptiles y a cuatro en las aves y mamíferos de sangre caliente. La evolución de un transporte de oxígeno eficiente constituyó un apoyo para llevar estilos de vida activos y mantener altas tasas metabólicas y temperaturas corporales constantes.

Durante el paso de los peces a los anfibios y de ahí a los reptiles, la evolución creó una serie de adaptaciones que ayudaron a los vertebrados a colonizar terrenos secos. Todos los anfibios tienen patas y la mayoría cuentan con pulmones simples para respirar en el aire, no en el agua. Casi todos los anfibios están limitados a hábitats terrestres relativamente húmedos debido a la necesidad de mantener su piel húmeda, al uso de la fecundación externa y al hecho de que sus óvulos y larvas se desarrollan en agua. Los reptiles, con pulmones bien desarrollados, una piel seca cubierta de escamas relativamente impermeables, fecundación interna y el huevo amniótico con su propia provisión de agua, están bien adaptados a los hábitats terrestres más secos. Las aves y los mamíferos también son completamente terrestres y tienen otras adaptaciones, como una temperatura corporal elevada, por ejemplo, que permite a sus músculos responder con rapidez cualquiera que sea la temperatura ambiental. El cuerpo de las aves está hecho para volar, con plumas, huesos huecos, sistemas circulatorios y respiratorios eficientes y ojos bien desarrollados. Los mamíferos cuentan con pelo aislante y dan a luz crías vivas que se nutren de leche. El sistema nervioso de los mamíferos es el más complejo del reino animal y confiere a los mamíferos una mayor capacidad de aprendizaje que les ayuda a adaptarse a los ambientes que cambian.

Términos clave

abdomen *p. 177*
amnios *p. 189*
ampolla *p. 184*
anterior *p. 165*
branquia *p. 178*
cabeza *p. 177*
capa germinal *p. 164*
cartílago *p. 185*
cavidad gastrovascular *p. 170*
cefalización *p. 165*
celoma *p. 165*
célula ameboide *p. 168*
célula en collar *p. 168*
célula epitelial *p. 168*
cnidocito *p. 170*
cola post-anal *p. 184*
columna vertebral *p. 185*
cordón nervioso *p. 172*
cordón nervioso dorsal hueco *p. 184*
de vida libre *p. 172*
deuterostoma *p. 166*
dorsal *p. 164*
ectodermo *p. 164*
endodermo *p. 164*
endoesqueleto *p. 182*
espícula *p. 168*
esqueleto hidrostático *p. 174*
exoesqueleto *p. 177*
faringe *p. 175*
ganglio *p. 172*
gemación *p. 168*
glándula mamaria *p. 193*
hemoceloma *p. 178*
hendidura branquial faríngea *p. 184*
hermafrodita *p. 174*
huevo amniótico *p. 189*
invertebrado *p. 166*
larva *p. 178*
manto *p. 181*
marsupial *p. 193*
medusa *p. 169*
mesodermo *p. 164*
mesoglea *p. 169*
metamorfosis *p. 178*
monotrema *p. 193*
mudar *p. 177*
nefridio *p. 175*
nematodo *p 165*
notocordio *p. 184*
ojo compuesto *p. 178*
parásito *p. 172*
pie tubular *p. 183*
placa cribosa *p. 184*
placenta *p. 194*
placentario *p. 194*
pólipo *p. 169*
posterior *p. 165*
protostoma *p. 166*
pseudoceloma *p. 165*
pulmón en libro *p. 178*
pupa *p. 178*
quiste *p. 172*
quitina *p. 177*
rádula *p. 181*
red nerviosa *p. 169*
segmentación *p. 175*
sésil *p. 165*
simetría bilateral *p. 164*
simetría radial *p. 164*
sistema circulatorio abierto *p. 178*
sistema circulatorio cerrado *p. 175*
sistema vascular acuoso *p. 183*
tejido *p. 164*
tentáculo *p. 169*
tórax *p. 177*
tráquea *p. 178*
ventral *p. 164*
vertebrado *p. 166*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *¿Cuáles de los animales siguientes tienen simetría radial?*
   a. medusas
   b. estrellas de mar
   c. anémonas de mar
   d. erizos de mar
   e. todos los anteriores
2. *¿A cuál de los fila siguientes pertenecen lgs animales que tienen células en collar?*
   a. Porifera
   b. Cnidaria
   c. Anelida
   d. Gasterópoda
   e. Chordata
3. *¿Qué es una rádula?*
   a. un cilindro flexible de la superficie dorsal de los cordados con funciones de sostén
   b. una célula urticante que sirve a las anémonas para capturar presas
   c. una estructura intercambiadora de gases de los insectos
   d. un listón espinoso de tejido que sirve a los caracoles para alimentarse
   e. una estructura locomotora de las estrellas de mar
4. *¿Cuál de los grupos de animales siguientes incluye los primeros vertebrados que aparecieron en la Tierra?*
   a. los peces sin mandíbula
   b. los peces cartilaginosos
   c. los peces óseos
   d. los cefalópodos
   e. ninguno de los anteriores
5. *¿Cuál de los animales siguientes muda su exoesqueleto para poder crecer?*
   a. el cangrejo azul
   b. la estrella de mar murciélago
   c. la vieira
   d. el erizo de mar
   e. la almeja de Venus
6. *¿Cuáles de los animales siguientes tienen una cavidad digestiva con una sola abertura?*
   a. esponjas
   b. estrellas de mar
   c. nemátodos
   d. gusanos planos
   e. lombrices de tierra

? Preguntas de repaso

1. Enumere las características distintivas de cada uno de los fila estudiados en este capítulo y cite un ejemplo de cada filo.
2. Describa brevemente cada una de las adaptaciones siguientes y explique su importancia adaptativa: huevo amniótico, simetría bilateral, cefalización, sistema circulatorio cerrado, celoma, placenta, simetría radial, segmentación.
3. Describa y compare los sistemas respiratorios de las tres clases principales de artrópodos.
4. Describa las ventajas y desventajas del exoesqueleto de los artrópodos.
5. Indique en cuál de las tres clases principales de moluscos se encuentra cada una de las características siguientes:
   a. dos conchas con bisagra
   b. una rádula
   c. tentáculos
   d. algunos miembros sésiles
   e. el cerebro más desarrollado
   f. numerosos ojos
6. Cite tres funciones del sistema vascular acuoso de los equinodermos.
7. ¿Para qué estilo de vida es una adaptación la simetría radial? ¿Y la simetría bilateral?
8. Enumere los grupos de vertebrados que tienen cada uno de los elementos siguientes:
   a. esqueleto de cartílago
   b. corazón de dos cámaras
   c. huevo amniótico
   d. sangre caliente
   e. corazón de cuatro cámaras
   f. placenta
   g. pulmones complementados con sacos de aire
9. Explique la diferencia entre los vertebrados y los invertebrados. Enumere los fila principales que pertenecen a cada agrupamiento amplio.
10. Enumere cuatro características distintivas de los cordados.
11. Describa cómo se han adaptado los anfibios a la vida en tierra. ¿En qué aspectos están los anfibios todavía restringidos a un medio acuoso o húmedo?
12. Enumere las adaptaciones que distinguen a los reptiles de los anfibios y ayudan a los primeros a adaptarse a la vida en ambientes terrestres secos.
13. Enumere las adaptaciones de las aves que contribuyen a su capacidad para volar.
14. ¿En qué difieren los mamíferos de las aves y qué adaptaciones comparten?
15. ¿De qué modo ha contribuido el sistema nervioso de los mamíferos al éxito de estos animales?

Aplicación de conceptos

1. La clase Insecta es el taxón más grande de animales de la Tierra. Su máxima diversidad se halla en el trópico, donde se están destruyendo hábitats y extinguiendo especies a un ritmo alarmante. ¿Qué argumentos de índole biológica, económica y ética puede usted esgrimir para persuadir a la gente y a los gobiernos de conservar esta diversidad biológica?
2. En la investigación médica se utilizan mucho los animales, en particular las ratas de laboratorio. ¿Qué ventajas y desventajas tienen las ratas de laboratorio como sujetos de investigación en medicina? ¿Cuáles son las ventajas y desventajas de utilizar animales con un parentesco más cercano con los seres humanos?
3. Comente al menos tres formas en que la capacidad de volar de la mosca ha contribuido al éxito y a la diversidad de los insectos.
4. Comente y defienda los atributos que utilizaría para definir el éxito biológico entre los animales. ¿Constituyen los seres humanos un éxito biológico según estos criterios? ¿Por qué?

Para mayor información

Blaustein, A. "Amphibians in a Bad Light." *Natural History*, octubre de 1994. La reciente disminución del tamaño de las poblaciones de anfibios y de su diversidad en general están ligadas a posibles daños ocasionados por la luz ultravioleta que penetra una capa de ozono agotada.

Brusca, R.C. y Brusca, G.J. *Invertebrates*, Sunderland, MA: Sinauer, 1990. Examen exhaustivo de los animales invertebrados en un formato de libro de texto, que sin embargo es de lectura amena y contiene abundantes dibujos bellos e informativos.

Chadwick, D.H. "Planet of the Beetles." *National Geographic*, marzo de 1998. Se describen en texto y fotografías la belleza y la diversidad de los escarabajos, que constituyen un tercio de los insectos del mundo.

Diamond, J. "Stinking Birds and Burning Books." *Natural History*, octubre de 1994. Reseña de una especie de ave recientemente descrita (el pitohuis) y su peculiar ecología química.

Duellman, W.E. "Reproductive Strategies of Frogs." *Scientific American*, julio de 1992. Los renacuajos de vida libre son sólo una de las formas en que estos anfibios transitan del huevo al adulto.

Hamner, W. "A Killer Down Under." *National Geographic*, agosto de 1994. Entre los animales más venenosos del mundo se cuenta la avispa de mar, una medusa que habita cerca de la costa del norte de Australia.

Horridge, G.A. "The Compound Eye of Insects." *Scientific American*, julio de 1977. Examen pormenorizado de los ojos de múltiples facetas de los insectos.

Luoma, J.R. "Vanishing Frogs." *Audubon*, mayo-junio de 1997. Breve resumen de las menguantes poblaciones de anfibios, acompañado de extraordinarias fotografías de algunas de las especies de ranas afectadas.

McMenamin, M.A.S. y McMenamin, D.L.S. *The Emergence of Animals: The Cambrian Breakthrough*. Nueva York: Columbia University Press, 1990. Un vistazo a la irradiación adaptativa que dio origen a una explosión de formas animales al comenzar el periodo cámbrico.

Montgomery, S. "New Terror of the Deep." *International Wildlife*, julio-agosto de 1992. Descripción de la amenaza que la pesca excesiva por parte de los seres humanos representa para las poblaciones de tiburones.

Morell, V. "Life on a Grain of Sand." *Discover*, abril de 1995. La arena bajo las aguas poco profundas es el hogar de una variedad increíble de criaturas microscópicas.

Rahn, H. Ar, A. y Paganelli, C.V. "How Bird Eggs Breathe." *Scientific American*, febrero de 1979. (Separata Núm. 1420.) Descripción de las notables adaptaciones del huevo amniótico para el intercambio de gases.

Rennie. J. "Living Together." *Scientific American*, enero de 1992. La mayoría de los parásitos no matan a sus huéspedes, y la interacción de parásito y huésped aporta algunas ideas fascinantes sobre la evolución de la vida en la Tierra.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. c 2. a 3. d 4. a 5. a 6. d

TUTOR MULTIMEDIA

El reino animal

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Búsqueda de un monstruo marino

Tiempo estimado: 10 minutos

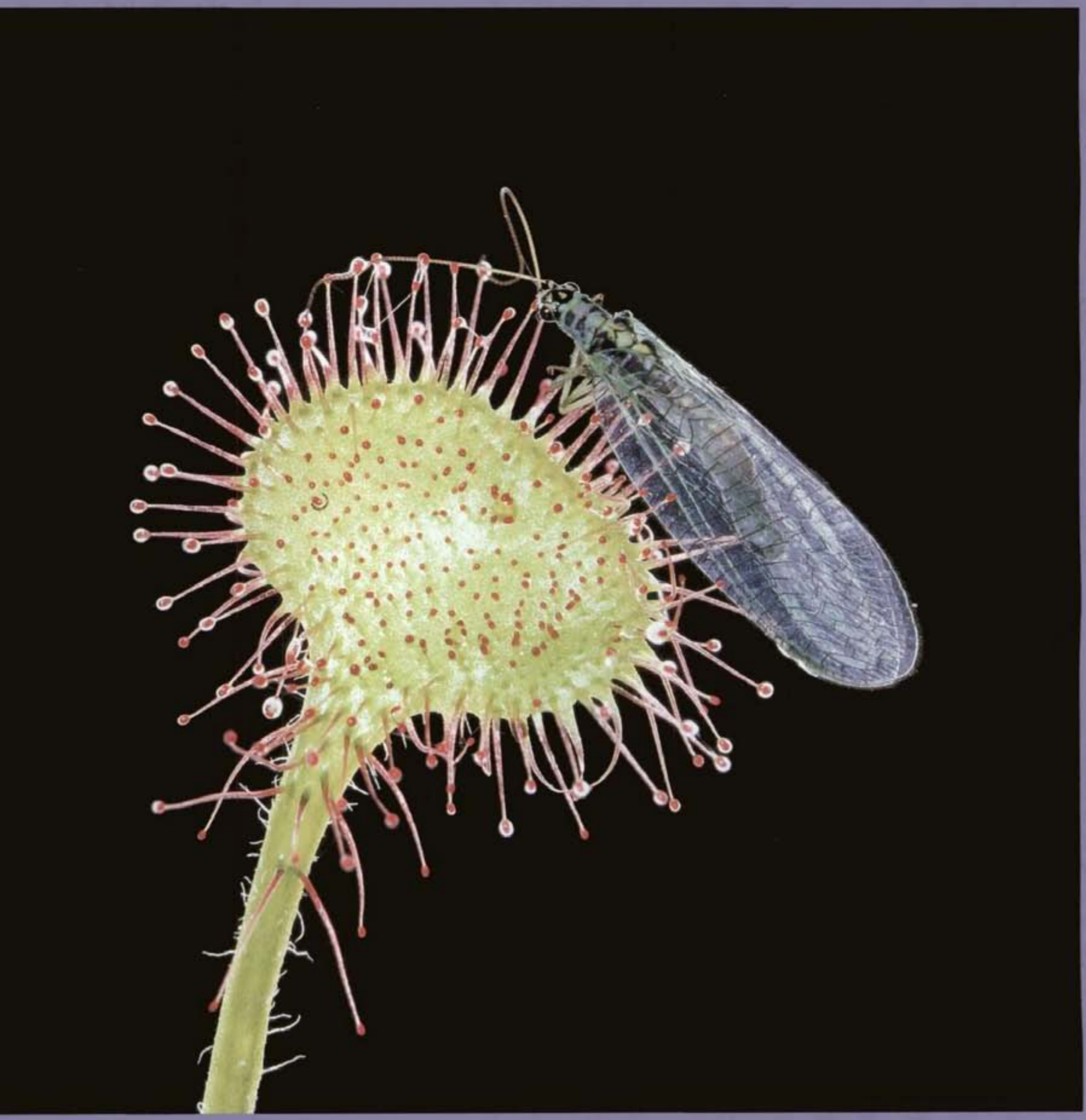
Hay muchas criaturas fascinantes en las profundidades del océano. En este ejercicio se examina la relativamente limitada información disponible acerca de algunas de las especies mejor conocidas.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione el Chapter 22 y luego Web Investigation para comenzar.

UNIDAD DOS

Anatomía y fisiología de las plantas

Pradera alfombrada con lupinos de Texas en primavera. Aparte de ofrecer un hermoso paisaje, las flores como éstas están adaptadas para atraer a polinizadores. En realidad, se trata de hojas con complejas modificaciones.



Una drosera (*Drosera rotundifolia*) captura una mosca crisopa con vellos pegajosos, saturados de enzimas. Los nutrimentos del cuerpo del insecto ayudan a las droseras a medrar en suelos deficientes en nitrógeno. El nombre del género *Drosera* proviene del griego y significa "planta de rocío": una referencia a sus refulgentes gotitas. El nombre de la especie, *rotundifolia*, es muy apropiado, pues significa "hojas redondas".

10 Forma y función de las plantas

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Una hermosa trampa mortal

1 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas y cómo crecen?

Las fanerógamas consisten en un sistema de raíces y un sistema de vástago

Durante el crecimiento de una planta, células meristemáticas producen células diferenciadas

2 ¿Qué tejidos y tipos de células tienen las plantas?

El sistema de tejido dérmico cubre el cuerpo de la planta

El sistema de tejido fundamental constituye casi todo el cuerpo de las plantas jóvenes

El sistema de tejido vascular consiste en xilema y floema

3 Raíces: Anclaje, absorción y almacenamiento

El crecimiento primario hace que las raíces se alarguen

La epidermis de la raíz es muy permeable al agua

La corteza constituye buena parte del interior de las raíces jóvenes

El cilindro vascular contiene tejidos conductores

4 Tallos: En busca de la luz

El tallo comprende cuatro tipos de tejidos

Las ramas del tallo se forman a partir de yemas laterales que constan de células meristemáticas

El crecimiento secundario produce tallos más gruesos y fuertes

5 Hojas: Los colectores solares de la Naturaleza

Las hojas tienen dos partes principales: El limbo, o lámina, y el peciolo

6 ¿Cómo obtienen nutrimentos las plantas?

Las raíces obtienen minerales en un proceso de cuatro pasos

Las relaciones simbióticas ayudan a las plantas a obtener nutrimentos

7 ¿Cómo obtienen agua las plantas y cómo transportan agua y minerales?

El movimiento del agua en el xilema se explica con la teoría de cohesión-tensión

El agua entra en las raíces principalmente debido a diferencias de presión creadas por la transpiración

Estomas ajustables controlan la intensidad de transpiración

8 ¿Cómo transportan azúcares las plantas?

La teoría de flujo-presión explica el movimiento de azúcares en el floema

Conexiones evolutivas: Adaptaciones especiales de raíces, tallos y hojas

Otro vistazo al estudio de caso: Una hermosa trampa mortal

ESTUDIO DE CASO

Una hermosa trampa mortal

Es pleno verano en una ciénaga de Georgia (Estados Unidos). Una mosca crisopa está suspendida silenciosamente en el aire, al acecho de insectos que comer. Su cuerpo azul iridiscente relumbra al Sol. Fatigada, la crisopa se posa en una planta de aspecto inocente, pero de inmediato inicia una frenética lucha por escapar al sentir sus patas atrapadas por vellos pegajosos que salen de las hojas. La crisopa se posó en una drosera, o rocío de sol. Mientras el desventurado insecto batalla por soltarse, los zarcillos de la planta se flexionan de forma lenta e insidiosa hacia el cuerpo de la mosca, atascada en pegajosas gotitas rojas. Sin embargo, las gotas no sólo son pegajosas: están saturadas de enzimas que digieren las proteínas y el exoesqueleto quitinoso del insecto. Las enzimas que digieren el exoesqueleto no provienen de la planta, sino de bacterias que medran en las gotitas. En el transcurso de los próximos días, el cuerpo de la crisopa se convertirá en alimento para la planta. ¿Qué fuerzas de selección natural han llevado a esta pequeña planta de las ciénagas a volverse carnívora? ¿Cómo pueden los vellos glandulares de la planta moverse hacia el insecto? Encontrará respuestas al final del capítulo. ■

1 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas y cómo crecen?

Las fanerógamas consisten en un sistema de raíces y un sistema de vástago

Las plantas con flores, llamadas fanerógamas o angiospermas, tienen dos regiones principales, el *sistema de raíces* y el *sistema de vástago* (Fig. 10-1). El **sistema de raíces** consta de todas las raíces de la planta. Las **raíces** son porciones ramificadas del cuerpo de la planta que por lo regular están enterradas en el suelo. Sus funciones principales son: (1) anclar a la planta en el suelo, (2) absorber agua y minerales del suelo, (3) almacenar azúcares excedentes fabricados durante la fotosíntesis, (4) transportar agua, minerales, azúcares y hormonas entre la raíz y el vástago, (5) producir algunas hormonas y (6) interactuar con hongos y microorganismos del suelo que proporcionan nutrimentos a la planta.

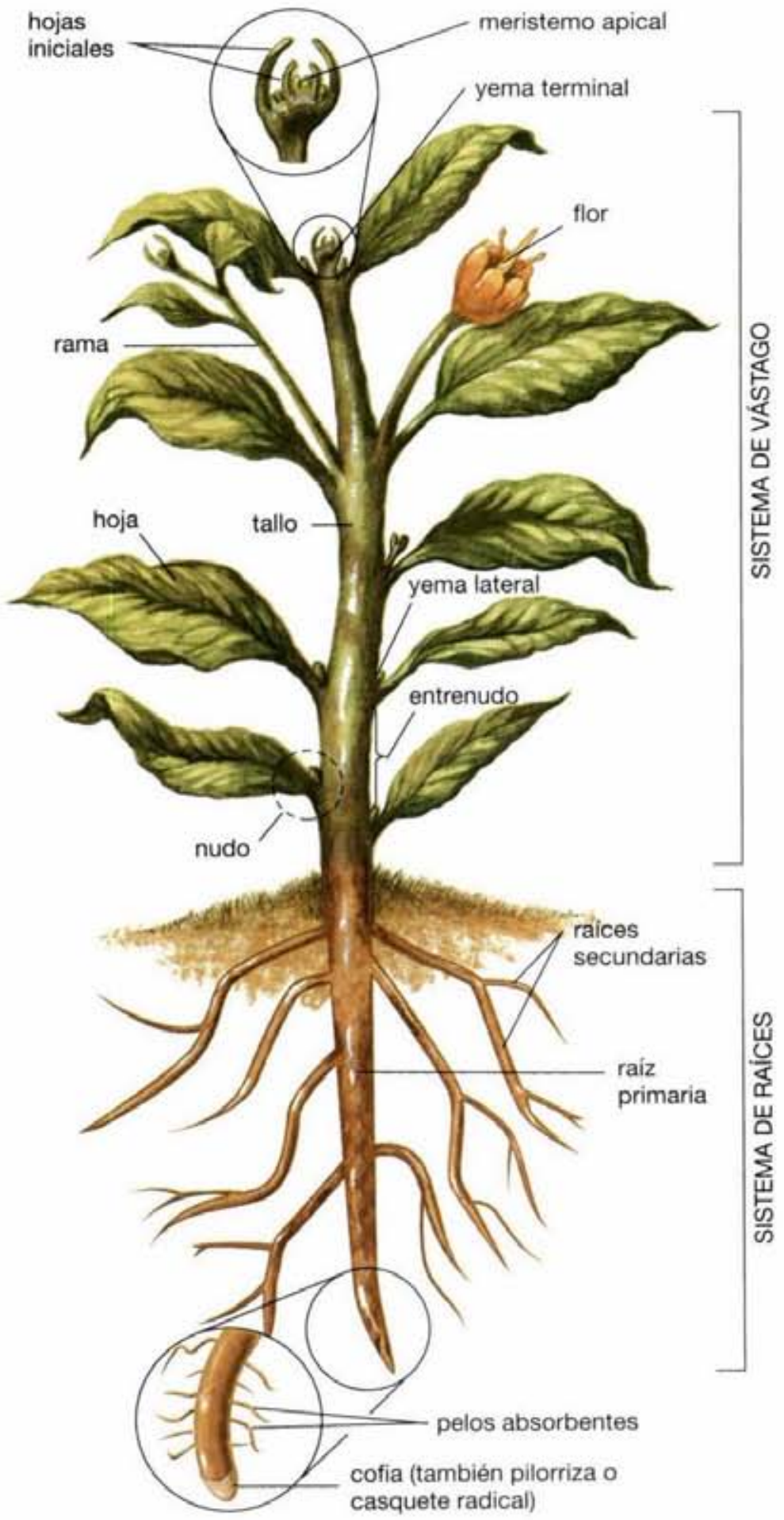


Figura 10-1 Estructura de las fanerógamas
Una fanerógama consiste en el sistema de raíces y el sistema de vástago. El primero suele tener muchas ramificaciones. Los pelos radiculares, normalmente microscópicos, aumentan el área superficial para absorber nutrimentos. El sistema de vástago incluye tallos (de los que crecen ramas), con yemas y hojas. En la estación apropiada, el vástago podría tener flores y frutos. Nuestra planta modelo es una dicotiledónea.

El resto de la planta es el **sistema de vástago**, casi siempre situado arriba del suelo. Este sistema consta de *hojas*, *yemas* y (en temporada) *flores* y *frutos*, todo sostenido por **tallos**, que por lo regular tienen ramificaciones. Las funciones del vástago son, entre otras: (1) fotosíntesis, principalmente en las hojas y tallos verdes jóvenes; (2) transporte de materiales entre las hojas, flores, frutos y raíces; (3) reproducción; y (4) síntesis de hormonas.

La figura 10-2 ilustra los dos grupos amplios de las fanerógamas o angiospermas: las **monocotiledóneas**, que comprenden los pastos, lirios, palmas y orquídeas, y las **dicotiledóneas**, que comprenden los árboles caducifolios (que pierden sus hojas en invierno), los arbustos y muchas flores de jardín. Como veremos en el capítulo 11, las primeras estructuras tipo hoja que un embrión de angiosperma produce se llaman *cotiledones*, u *hojas de semilla*, y dan su nombre a estos dos grupos amplios. Las monocotiledóneas y dicotiledóneas difieren en la estructura de sus flores, hojas, tejido vascular, patrón de raíces y semillas. No se preocupe por los términos desconocidos; por ahora, examine la figura 10-2 y consúltela después cuando examinemos las partes de las fanerógamas con mayor detalle.

Durante el crecimiento de una planta, células meristemáticas producen células diferenciadas

Los animales y las plantas se desarrollan de forma radicalmente distinta. Una diferencia es los tiempos y la distribución del crecimiento. Cuando un bebé crece hasta hacerse adulto, todas las partes de su cuerpo se vuelven más grandes. Al llegar a nuestra estatura adulta, dejamos de crecer (¡al menos hacia arriba!). En contraste, las fanerógamas crecen toda su vida y nunca alcanzan una forma corporal "adulta" estable. Además, casi todas las plantas sólo crecen longitudinalmente en las puntas de sus ramas y raíces, y las estructuras que se desarrollaron antes permanecen exactamente en el mismo lugar; un columpio atado a una rama de árbol no se aleja del suelo cada año. ¿Por qué crecen así las plantas?

Desde el momento en que germinan, las plantas se componen de dos categorías fundamentalmente distintas de células: meristemáticas y diferenciadas. Las **células meristemáticas** embriónicas, no diferenciadas, pueden dividirse por mitosis. Algunas de las células hijas de las células meristemáticas pierden la capacidad para dividirse y pasan a formar parte de las porciones del cuerpo de la planta que no crecen. Estas **células diferenciadas** se especializan en cuanto a estructura y función. Así, la división continuada de las células meristemáticas puede hacer que la planta siga creciendo durante toda su vida, mientras que sus células hijas diferenciadas

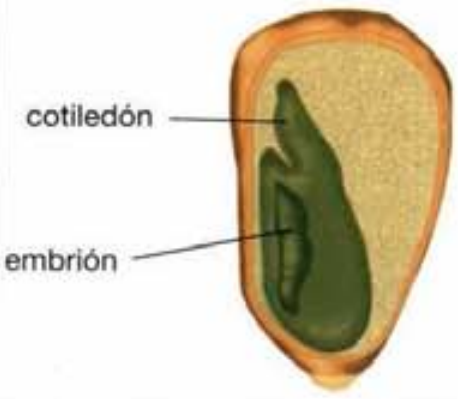
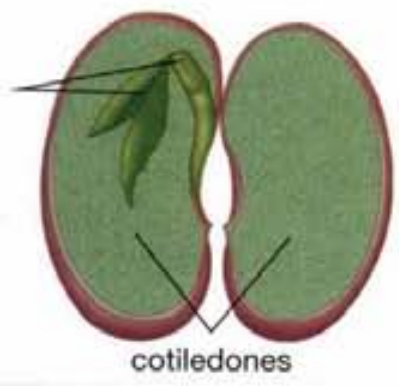
	MONOCOTILEDÓNEA	DICOTILEDÓNEA
FLORES	Sus partes vienen en grupos de tres o múltiplos de tres.	Sus partes vienen en grupos de cuatro o cinco o múltiplos de cuatro o cinco.
HOJAS	Bordes lisos, forma a menudo angosta con venas paralelas.	Forma ovalada o palmeada (en forma de mano) con venas en red.
TEJIDO VASCULAR	Haces dispersos por todo el tallo.	Haces dispuestos en un anillo.
PATRÓN DE LA RAÍZ	Las monocotiledóneas tienen un sistema de raíz fibroso.	Las dicotiledóneas tienen un sistema de raíz primaria.
EMBRIÓN EN LA SEMILLA	 Tiene un solo cotiledón (hoja de semilla).	 Tiene dos cotiledones (hojas de semilla).

Figura 10-2 Comparación de monocotiledóneas y dicotiledóneas
Rasgos característicos de las dos clases principales de plantas con flores, monocotiledóneas y dicotiledóneas. La palabra *monocotiledónea* indica que el embrión de la semilla tiene un solo ("mono") cotiledón, u hoja de semilla; *dicotiledónea* significa "dos cotiledones".

forman partes más estables o permanentes de la planta, como hojas maduras o troncos de árbol.

Las plantas crecen mediante la división y diferenciación de dos tipos principales de células meristemáticas: meristemos apicales y meristemos laterales. Los **meristemos apicales** ("de la punta") están situados en los extremos de las raíces y los vástagos, lo que incluye los tallos principales y ramas (véanse las figuras 10-1 y 10-9). Los **meristemos laterales**, también llamados **cambia** (singular, **cambium**) forman cilindros que corren paralelos al eje longitudinal de las raíces y los tallos (véase la figura 10-15).

El crecimiento de las plantas adopta dos formas: (1) *crecimiento primario* y (2) *crecimiento secundario.* El **crecimiento primario** se da por la división mitótica de las células de los meristemos apicales seguida de la diferenciación de las células hijas resultantes. Este tipo de crecimiento se da en las puntas de las raíces y los vástagos de las plantas. El crecimiento primario da pie tanto a un aumento en la longitud como al desarrollo de las estructuras especializadas de la planta. El alargamiento de las raíces y los tallos por crecimiento primario les permite ingresar en espacios nuevos desde los cuales recolectan luz, nutrimentos y agua. También explica por qué un columpio nunca se aleja del suelo.

El **crecimiento secundario**, que causa el aumento en diámetro, tiene lugar por la división de células del meristemo lateral y la diferenciación de sus células hijas. El crecimiento secundario hace que las raíces y los tallos de casi todas las coníferas (árboles de hoja perenne que producen conos) y las dicotiledóneas se engrosen y vuelvan más leñosos al envejecer. Aunque más adelante trataremos el crecimiento secundario sólo en tallos, hay que tener presente que también se da en las raíces.

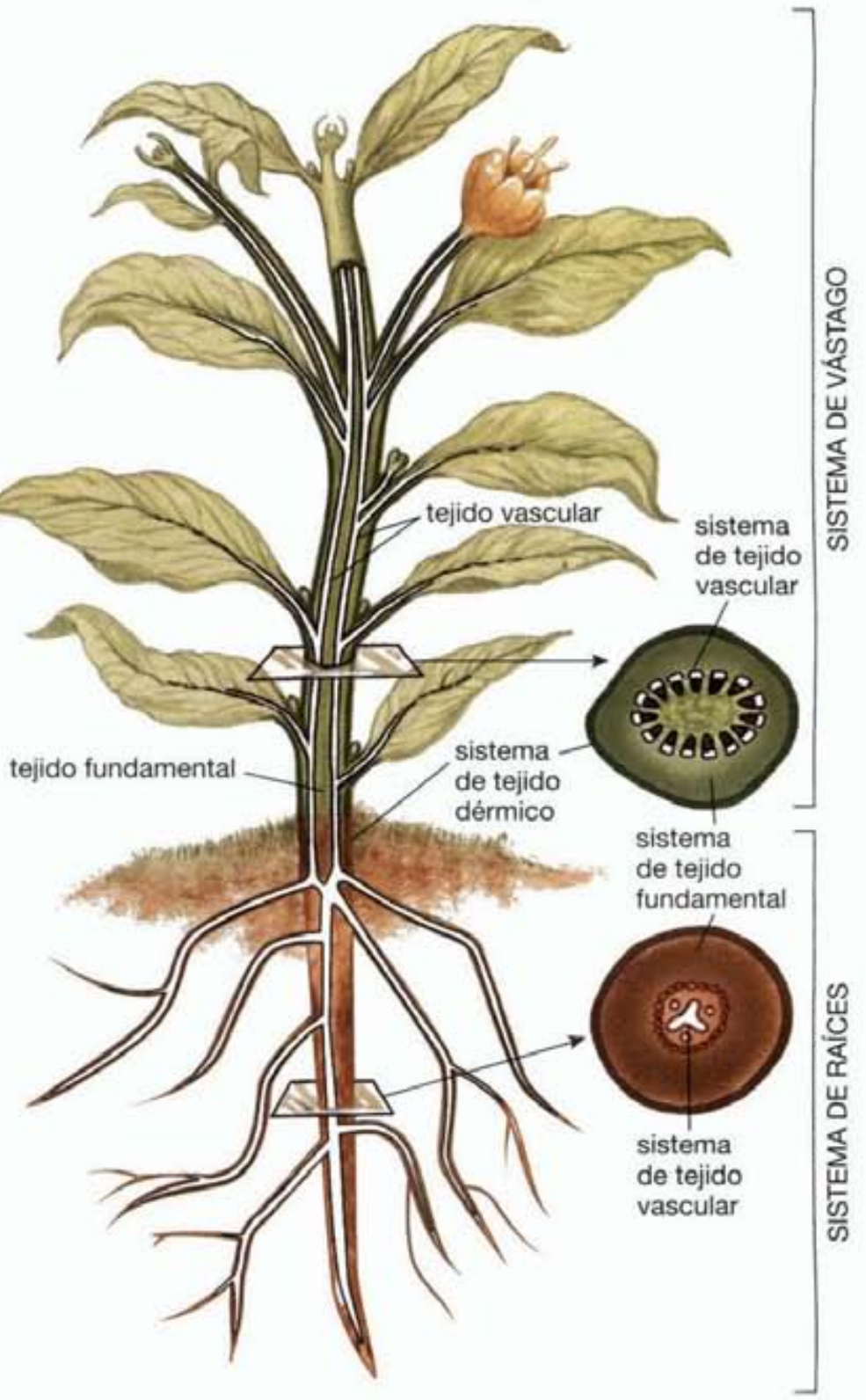


Figura 10-3 Estructura de la raíz y el vástago
Tanto la raíz como el vástago de una fanerógama constan de tres sistemas tisulares: sistemas de tejidos dérmico, fundamental y vascular. (La estructura de las hojas, el sistema de tejido vascular y las raíces indica que la planta del ejemplo es una dicotiledónea.)

2 ¿Qué tejidos y tipos de células tienen las plantas?

Las principales estructuras de las plantas terrestres, incluidas las raíces, tallos y hojas, constan de tres *sistemas tisulares* —sistemas de tejidos (1) dérmico, (2) fundamental y (3) vascular— cada uno de los cuales contiene más de un tipo de tejido. A su vez, cada tejido se compone de uno o más tipos de células especializados (Fig. 10-3). El **sistema de tejido dérmico** cubre las superficies externas del cuerpo de la planta. El **sistema de tejido fundamental**, que consiste en todos los tejidos que no son dérmicos o vasculares, integra la mayor parte del cuerpo de las plantas jóvenes. Sus funciones incluyen fotosíntesis, soporte y almacenamiento. El **sistema de tejido vascular** transporta agua, minerales, azúcares y hormonas vegetales por toda la planta. Algunas fanerógamas, que se describen como herbáceas, tienen cuerpo blando y tallos flexibles; entre las plantas herbáceas están la lechuga, los frijoles y los pastos. Tales plantas por lo regular sólo viven un año. Otras plantas, como los árboles y arbustos, se describen como leñosas; casi todas son perennes (viven muchos años) y desarrollan tallos duros, gruesos y leñosos como resultado del crecimiento secundario. Como habremos de ver, las plantas herbáceas y leñosas contienen tipos de tejidos distintos.

El sistema de tejido dérmico cubre el cuerpo de la planta

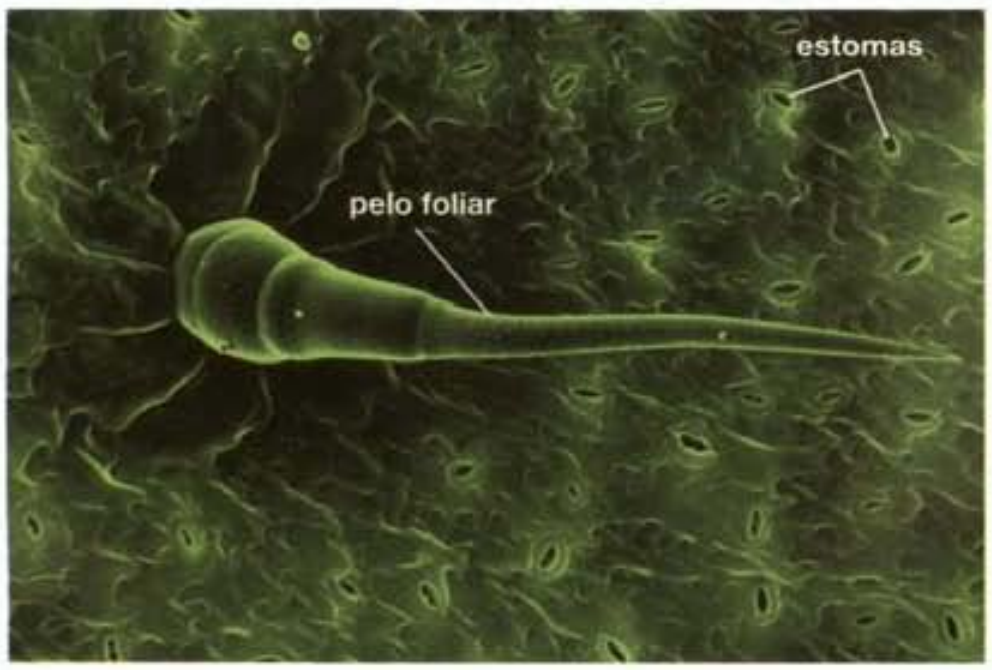
El sistema de tejido dérmico es la cubierta exterior del cuerpo de la planta. Hay dos tipos de tejido dérmico: (1) *tejido epidérmico* y (2) *peridérmico.*

El **tejido epidérmico** forma la **epidermis**, la capa celular más exterior que cubre las hojas, tallos y raíces de todas las plantas jóvenes (Fig. 10-4a). El tejido epidérmico también cubre las flores, semillas y frutos. En las plantas herbáceas, la epidermis se conserva como cubierta exterior de todo el cuerpo de la planta durante toda su vida. El tejido epidérmico de las partes de la planta que están sobre el suelo generalmente se compone de células de pared delgada, muy apretadas, cubiertas de una **cutícula** cerosa impermeable. La cutícula, secretada por las células epidérmicas, reduce la evaporación de agua de la planta y ayuda a protegerla contra la invasión de microorganismos patógenos. En contraste, las células epidérmicas de las raíces no están cubiertas por cutícula,

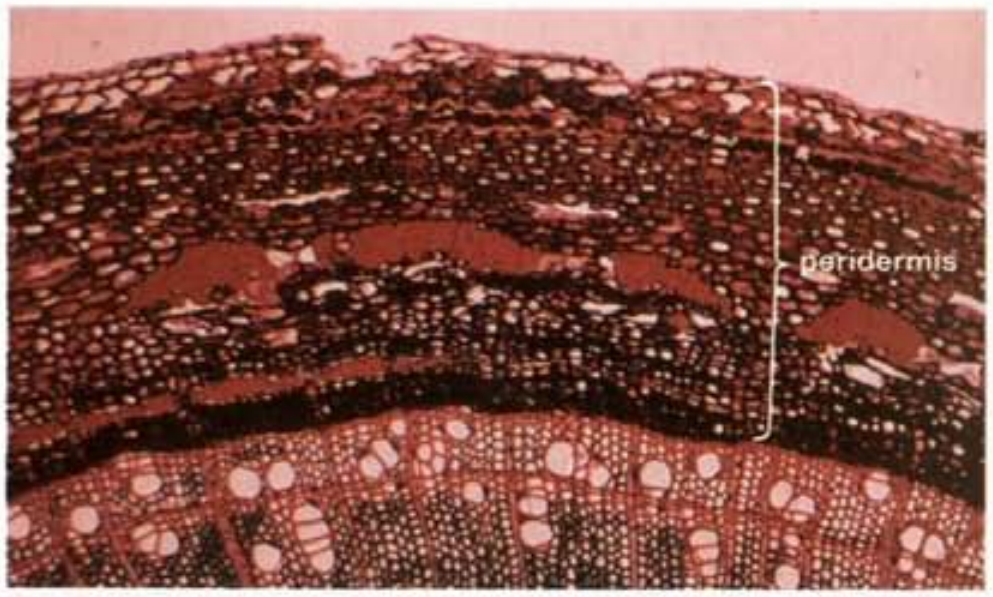
pues ésta, al ser impermeable, impediría la absorción de agua y minerales.

Algunas células epidérmicas producen extensiones finas llamadas *pelos.* Muchas células epidérmicas de la raíz tienen **pelos absorbentes**: proyecciones largas que aumentan considerablemente el área superficial de absorción de la raíz. Los pelos epidérmicos de los tallos y hojas de plantas desérticas reducen la pérdida de agua por evaporación al reflejar la luz solar y crear una zona de aire inmóvil cerca de la superficie de la planta. En contraste, algunas plantas tropicales utilizan sus hojas velludas para capturar y retener agua.

La **peridermis** reemplaza al tejido epidérmico en las raíces y tallos de las plantas leñosas conforme envejecen. Este tejido dérmico se compone primordialmente de **células suberosas (de corcho)**, las cuales tienen paredes gruesas e impermeables y al alcanzar la madurez mueren (Fig. 10-4b). Las células suberosas forman las capas protectoras externas de la corteza de los árboles y arbustos leñosos y la cubierta resistente de sus raíces.



(a)



(b)

Figura 10-4 Los tejidos dérmicos cubren las superficies de las plantas
(a) La epidermis de una raíz o de un vástago joven suele ser una sola capa de células. En la epidermis del vástago, como la de esta hoja de zinnia, las superficies exteriores de las células están cubiertas de cutícula, un recubrimiento ceroso e impermeable que reduce la evaporación de agua. El "pelo foliar" que se proyecta de la epidermis también reduce la evaporación al frenar el movimiento del aire sobre la superficie de la hoja. ***(b)*** Los tallos y raíces leñosos desarrollan una peridermis densa, resistente e impermeable, que consiste principalmente en células suberosas de paredes gruesas.

El sistema de tejido fundamental constituye casi todo el cuerpo de las plantas jóvenes

El sistema de tejido fundamental, que constituye el grueso de una planta joven, consiste en todos los tejidos no dérmicos ni de los vasos. Hay tres tipos de tejidos fundamentales: (1) *parénquima,* (2) *colénquima* y (3) *esclerénquima.*

El **parénquima** es el más abundante de los tejidos fundamentales. Sus células tienen paredes delgadas, están vivas en la madurez y por lo regular realizan la mayor parte de las actividades metabólicas de la planta (Fig. 10-5a). Dependiendo de su ubicación en el cuerpo de la planta, las células parenquimatosas tienen funciones tan diversas como fotosíntesis, almacenamiento de azúcares y almidones, o secreción de hormonas. En las condiciones apropiadas, muchas células parenquimatosas pueden dividirse por mitosis. Las raíces adaptadas para almacenamiento, como las zanahorias y los camotes o boniatos, están llenas de células parenquimatosas que almacenan carbohidratos como almidón y azúcar. La papa blanca también contiene parénquima lleno de almidón.

El **colénquima** consiste en células alargadas poligonales (de varias caras) con paredes de espesor irregular (Fig. 10-5b). Las células colenquimatosas están vivas en la madurez, pero generalmente no pueden dividirse. Aunque fuertes, las paredes celulares del colénquima conservan cierta flexibilidad. En las plantas herbáceas y en los pedúnculos de las hojas y tallos jóvenes en crecimiento de todas las plantas, el tejido colenquimatoso es un sostén importante. Los "hilos" de los tallos de apio, por ejemplo, son en su mayor parte células colenquimatosas asociadas a tejido vascular.

El tejido de **esclerénquima** consiste en células con paredes celulares secundarias (entre la pared primaria exterior y la membrana plasmática) gruesas y endurecidas, reforzadas por una sustancia que confiere rigidez, la *lignina* (Fig. 10-5c). Al igual que el colénquima, las células esclerenquimatosas dan sostén y fortaleza al cuerpo de la planta, pero, a diferencia de las colenquimatosas, mueren después de diferenciarse. Las paredes celulares endurecidas siguen sirviendo como sostén. Se puede hallar tejido esclerenquimatoso en muchas partes del cuerpo de la planta, incluso en el xilema y el floema (que describiremos a continuación). Las células esclerenquimatosas constituyen las fibras del cáñamo y el yute, que se utilizan para hacer cuerdas. Otros tipos de células esclerenquimatosas forman la cáscara de las nueces, y la cubierta exterior del hueso de los duraznos y confieren a las peras su textura granulosa.

El sistema de tejido vascular consiste en xilema y floema

El sistema de tejido vascular consta de dos tejidos conductores complejos: (1) *xilema* y (2) *floema.* La principal función de ambos tejidos es el transporte de materiales. El xilema transporta agua y minerales de las raíces al resto de la planta; el floema lleva agua, azúcares, aminoácidos y hormonas a toda la planta.

El xilema lleva agua y minerales disueltos de las raíces al resto de la planta

El **xilema** lleva agua y minerales de las raíces al vástago por tubos hechos de traqueidas y *elementos de los vasos* (Fig. 10-6). Las **traqueidas** son células delgadas tubulares con paredes

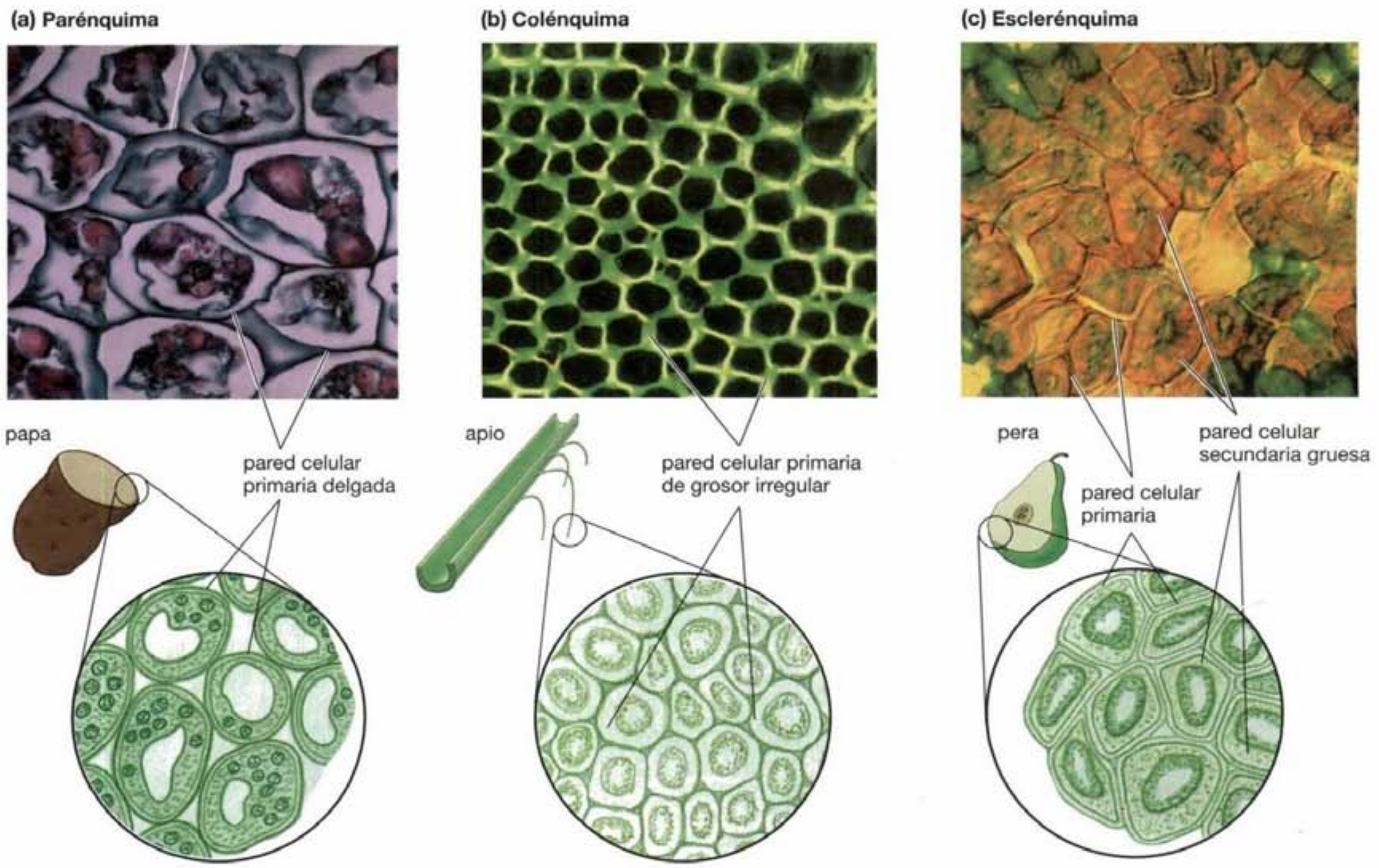


Figura 10-5 Estructura del tejido fundamental
El tejido fundamental consta de tres tipos de células: parénquima, colénquima y esclerénquima. ***(a)*** Las células parenquimatosas están vivas y tienen pared celular delgada y flexible; se utilizan para almacenar almidón en las papas. ***(b)*** Las células colenquimatosas, como éstas de un tallo de apio, están vivas y tienen paredes irregularmente engrosadas, aunque todavía un tanto flexibles. Confieren sostén al cuerpo de la planta. ***(c)*** Las células esclerenquimatosas, como estas "células pétreas" que confieren a la pulpa de una pera su textura un tanto arenosa, tienen paredes celulares gruesas y rígidas. La cáscara de las nueces también consiste en células de esclerénquima.

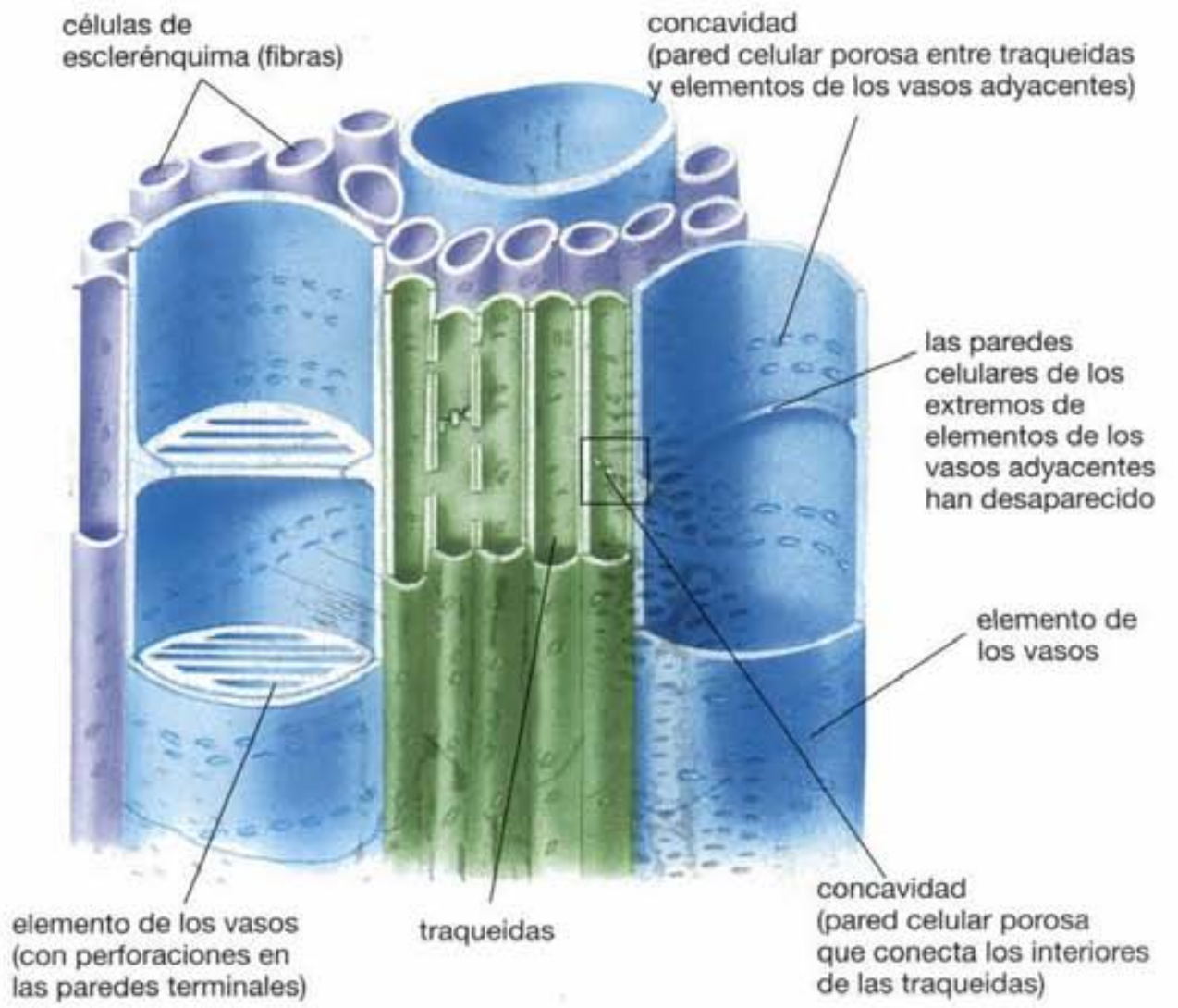


Figura 10-6 Estructura del xilema
El xilema es una mezcla de tipos celulares que incluyen fibras de parénquima y de esclerénquima (tejido fundamental) y dos tipos de células conductoras, traqueidas y elementos de los vasos. Las traqueidas son delgadas, con extremos ahusados y traslapados que se comunican mediante concavidades. Las concavidades no son agujeros; consisten en una pared celular primaria permeable al agua que separa los interiores de células adyacentes. Los vasos constan de elementos vasculares apilados uno arriba del otro. Las paredes de extremo de algunos elementos de los vasos están ausentes y otras tienen aberturas angostas que conectan elementos vasculares adyacentes. Tanto las traqueidas como los elementos de los vasos tienen concavidades en sus paredes laterales, lo que permite el movimiento de agua y minerales disueltos entre los tubos conductores adyacentes.

celulares gruesas; sus extremos inclinados semejan la punta de una aguja hipodérmica. Las traqueidas están apiladas una arriba de otra y sus extremos inclinados se traslapan. Estas paredes traslapadas de los extremos contienen **concavidades**, secciones porosas carentes de pared celular, los cuales permiten el paso de agua y minerales de una traqueida a la siguiente, o de una traqueida a un elemento de los vasos adyacente, cruzando sólo la pared celular primaria, que es delgada y permeable al agua.

Los **elementos de los vasos** también están unidos por sus extremos, pero tienen mayor diámetro que las traqueidas. Sus extremos pueden ser planos o traslapados y ahusados, con perforaciones que conectan elementos adyacentes. En algunos casos, los extremos de los elementos de los vasos se desintegran totalmente para dejar un tubo abierto (véase la figura 10-6). Así, los elementos de los vasos forman tuberías de diámetro amplio y relativamente despejadas, llamadas **vasos**, que van desde la raíz hasta las hojas.

Casi todas las coníferas tienen únicamente traqueidas; las plantas con flores suelen tener tanto traqueidas como elementos de los vasos. Al diferenciarse estas células, desarrollan paredes celulares gruesas que ayudan a sostener el peso de la planta. En algunos árboles (como los pinos), el grueso del tronco consiste en las paredes celulares gruesas de traqueidas. El paso final de la diferenciación tanto de las traqueidas como de los elementos de los vasos es la muerte: el citoplasma y la membrana plasmática se desintegran para dejar tras de sí un tubo hueco de pared celular.

El floema conduce agua, azúcares, aminoácidos y hormonas por toda la planta

El **floema** lleva agua con sustancias disueltas sintetizadas por la planta, como azúcares, aminoácidos y hormonas. Entre las células esclerenquimatosas que dan sostén al floema hay **tubos cribosos** formados por una sola hebra de células llamadas **elementos de tubo criboso** (Fig. 10-7). Al madurar estos elementos, casi todo su contenido interno se desintegra para dejar sólo una capa delgada de citoplasma que reviste la membrana plasmática. En los extremos de los elementos de tubo criboso, donde se unen células adyacentes, se forman agujeros en la pared celular primaria para crear estructuras denominadas **placas cribosas.** Los interiores de elementos adyacentes se conectan por las aberturas de la placa cribosa. Se crea un sistema conductor continuo gracias a esta conexión de extremo a extremo de los elementos de tubo criboso.

Un elemento de tubo criboso tiene una membrana plasmática, unas cuantas mitocondrias pequeñas y algo de retículo endoplásmico. Por tanto, se le considera vivo, aunque generalmente carece de ribosomas, aparatos de Golgi y núcleo. ¿Cómo, entonces, puede mantenerse vivo el elemento? Cada uno es nutrido por una **célula acompañante** adyacente, más pequeña. Las células acompañantes están conectadas a los elementos de tubo criboso por canales llenos de citoplasma llamados *plasmodesmos*, los cuales describimos en el capítulo 4. Las células acompañantes mantienen la integridad de los elementos de tubo criboso donando compuestos de alta energía y quizá incluso reparando la membrana plasmática del tubo. Como habremos de ver, las células acompañantes también regulan el transporte de azúcares hacia adentro y hacia afuera de los tubos cribosos.

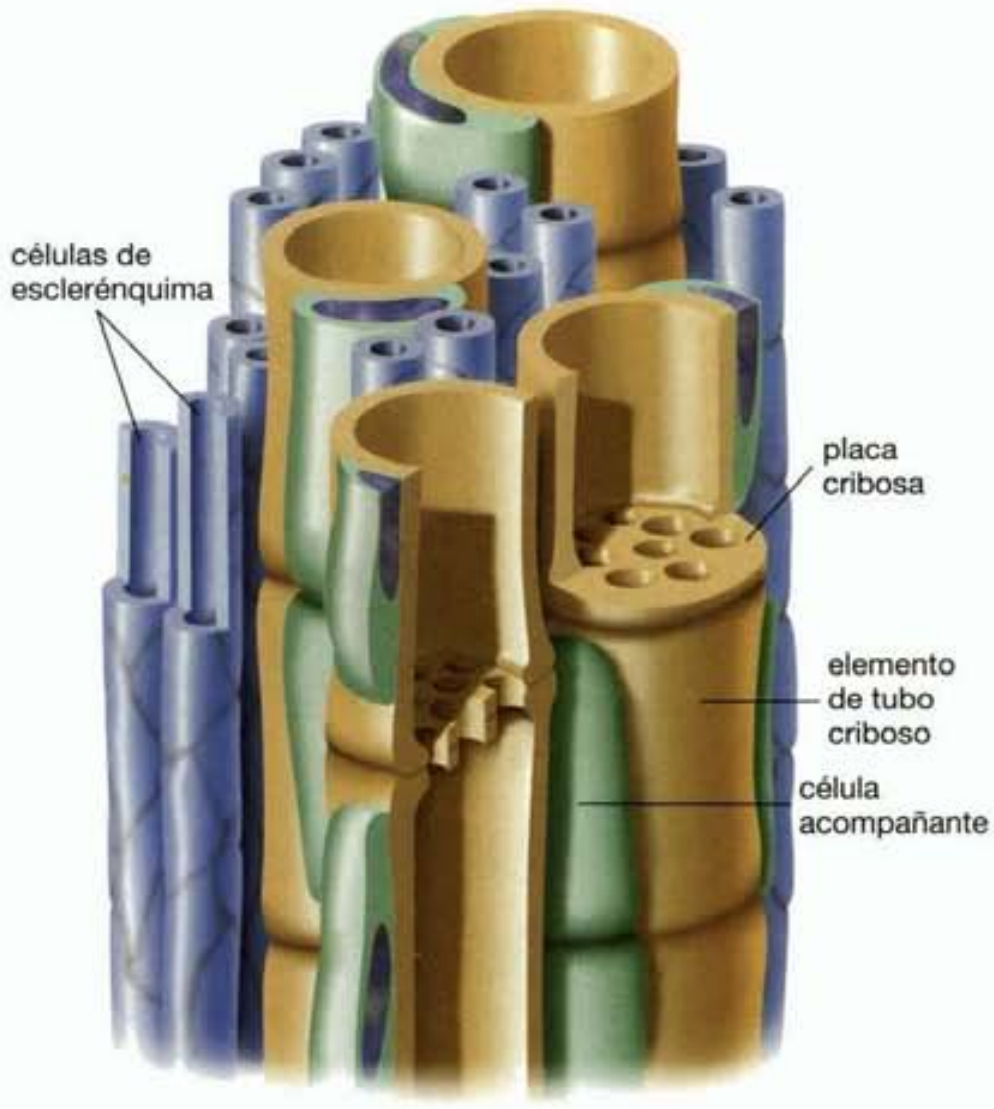


Figura 10-7 Estructura del floema
El floema es una combinación de tipos celulares que incluye esclerénquima, elementos de tubo criboso y células acompañantes. Los elementos de tubo criboso tienen pared celular primaria y una delgada capa de citoplasma alrededor de un centro lleno de líquido. Estos elementos, apilados extremo con extremo, forman el sistema conductor del floema. Donde se unen, los elementos forman placas cribosas, en las que poros revestidos de membrana permiten el paso de líquidos de una célula a otra. Cada elemento de tubo criboso tiene una célula acompañante que lo nutre y regula su función.

3 Raíces: Anclaje, absorción y almacenamiento

Al germinar una semilla, la **raíz primaria** —la primera en desarrollarse— penetra en el suelo. Muchas dicotiledóneas, como las zanahorias y los dientes de león, desarrollan un sistema de raíz primaria o típica. Un **sistema de raíz primaria** consiste en la raíz primaria, que normalmente se vuelve más larga y gruesa con el tiempo, y muchas raíces más pequeñas que crecen de los costados de la raíz primaria (Fig. 10-8a). En contraste, en monocotiledóneas como los pastos y las palmas, la raíz primaria pronto se extingue y es sustituida por muchas raíces nuevas que salen de la base del tallo. Estas raíces secundarias tienen casi todas el mismo tamaño y forman un **sistema de raíz fibrosa** (Fig. 10-8b).

El crecimiento primario hace que las raíces se alarguen

En las raíces jóvenes de los sistemas de raíz tanto primaria como fibrosa, las divisiones del meristemo apical dan origen a cuatro regiones distintas (Fig. 10-9). En la punta misma de la raíz, células hijas generadas en el "lado del suelo" del meristemo apical se diferencían para formar la **cofia**, la cual protege

Figura 10-8 Sistemas de raíz característicos de dicotiledóneas y monocotiledóneas
(a) Las dicotiledóneas suelen tener un sistema de raíz primaria que consta de una raíz central larga y muchas raíces secundarias pequeñas que salen de ella. ***(b)*** Las monocotiledóneas normalmente tienen un sistema de raíz fibrosa, con muchas raíces del mismo tamaño.

al meristemo apical contra raspaduras cuando la raíz se clava entre las partículas rocosas del suelo. Las células de la cofia tienen paredes celulares gruesas y secretan un lubricante que ayuda a penetrar entre las partículas del suelo. No obstante, estas células se desgastan y se deben reponer continuamente con células nuevas del meristemo.

Las células hijas producidas en el "lado del vástago" (porción superior) del meristemo apical se diferencian para formar una de tres partes: una envoltura de epidermis; un *cilindro vascular* en el centro de la raíz; y, entre las dos, una *corteza* (Fig. 10-9).

La epidermis de la raíz es muy permeable al agua

Las células que recubren el exterior de la raíz constituyen la epidermis, que está en contacto con el suelo y con el aire y el agua atrapados entre sus partículas. Las paredes celulares de la epidermis son muy permeables al agua. Por tanto, el agua puede penetrar en la raíz ya sea atravesando las membranas de las células epidérmicas o pasando entre esas células a través de sus paredes porosas. Muchas células epidérmicas tienen pelos que penetran en el suelo (Fig. 10-10). Al incrementar el área superficial, los pelos radiculares aumentan la capacidad de la raíz para absorber agua y minerales. Esos pelos radiculares podrían añadir docenas de metros cuadrados de área superficial a las raíces incluso de plantas pequeñas.

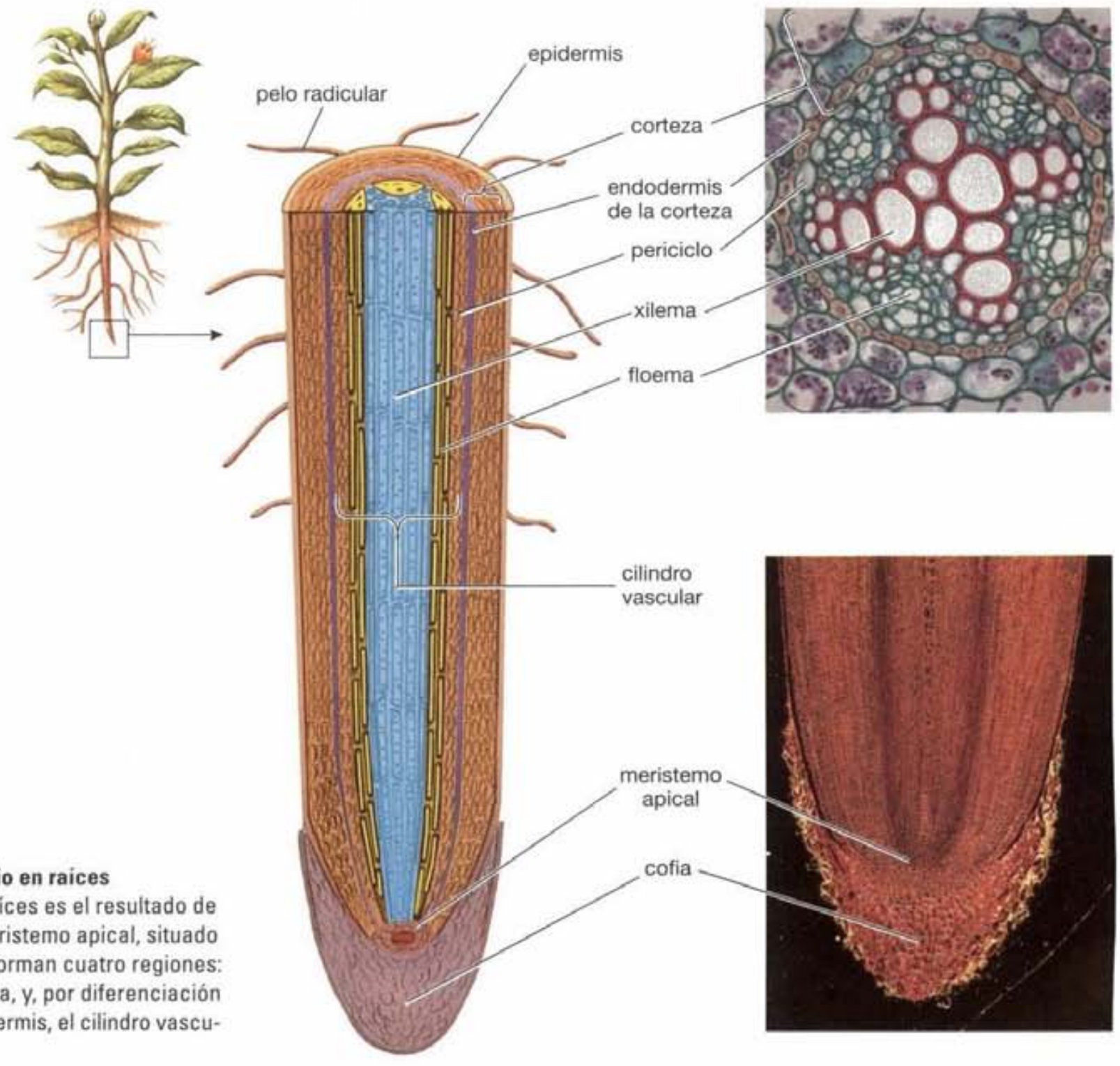


Figura 10-9 Crecimiento primario en raíces
El crecimiento primario de las raíces es el resultado de las divisiones celulares en el meristemo apical, situado cerca de la punta de la raíz. Se forman cuatro regiones: la cofia, en el extremo de la punta, y, por diferenciación posterior de células hijas, la epidermis, el cilindro vascular y la corteza.

Figura 10-10 Pelos radiculares
Los pelos radiculares, que se observan aquí en un rábano germinado, incrementan enormemente el área superficial de la raíz para absorber agua y minerales del suelo.

La corteza constituye buena parte del interior de las raíces jóvenes

La **corteza** ocupa la mayor parte del exterior de las raíces jóvenes y consiste en una masa exterior de células parenquimatosas grandes y poco apretadas que están inmediatamente abajo de la epidermis y una capa interior de células más pequeñas y apretadas que forman un anillo llamado **endodermis** en torno al cilindro vascular (véase la figura 10-9). Los azúcares producidos por fotosíntesis en el vástago son transportados a las células parenquimatosas de la corteza, donde se convierten en almidón y se almacenan. Estas células son especialmente abundantes en raíces especializadas para almacenar carbohidratos, como las de las zanahorias y dientes de león.

La endodermis es una capa de células con paredes muy especializadas. En el punto de contacto entre células endodérmicas, las paredes se llenan de un material ceroso que forma la **banda de Caspari.** Esta banda es como el mortero de una pared de ladrillos: el impermeabilizante ceroso está arriba, abajo y en los extremos de las células endodérmicas, como el mortero en torno a cada ladrillo, pero no cubre las superficies celulares que dan al resto de la corteza o las que dan al cilindro vascular. El agua y los minerales disueltos pueden desplazarse *alrededor* de las células parenquimatosas tanto de la epidermis como de la corteza atravesando sus paredes celulares porosas. En contraste, la banda de Caspari cerosa sella las paredes celulares del cilindro vascular y obliga al agua y los minerales que ingresan en el cilindro a atravesar las membranas vivas de las células endodérmicas (Fig. 10-11). Estas membranas regulan los tipos y las cantidades de los materiales que las raíces pueden absorber.

El cilindro vascular contiene tejidos conductores

El **cilindro vascular** contiene los tejidos conductores del xilema y el floema, que transportan agua y materiales disueltos dentro de la planta. La capa más exterior del cilindro vascular, llamada **periciclo**, es un residuo del meristemo que retiene la capacidad para dividirse. Por la influencia de hormonas vegetales, las células del periciclo se dividen y forman el meristemo apical de una **raíz secundaria**, es decir, una ramificación de una raíz existente (Fig. 10-12). El desarrollo de raíces secundarias es similar al de la raíz primaria con la excepción de que la raíz secundaria primero debe romper la corteza y

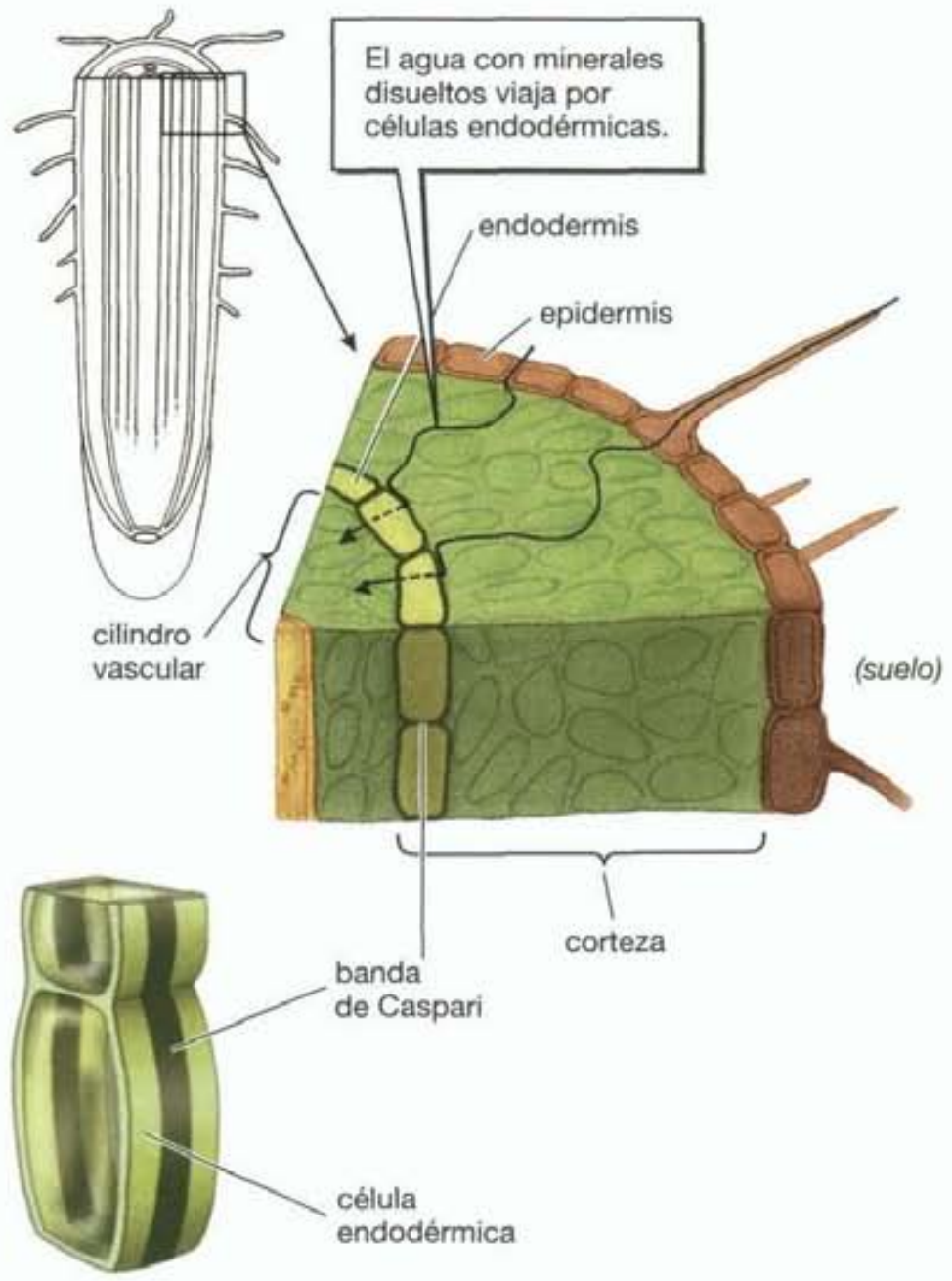


Figura 10-11 Función de la banda de Caspari
La banda de Caspari es una franja de material impermeable en las paredes que separan a las células de la endodermis. Esta banda, dispuesta como el mortero en un muro de ladrillos, sella las caras superior, inferior y de extremo de las células endodérmicas y obliga al agua a pasar a través de las células, no entre ellas.

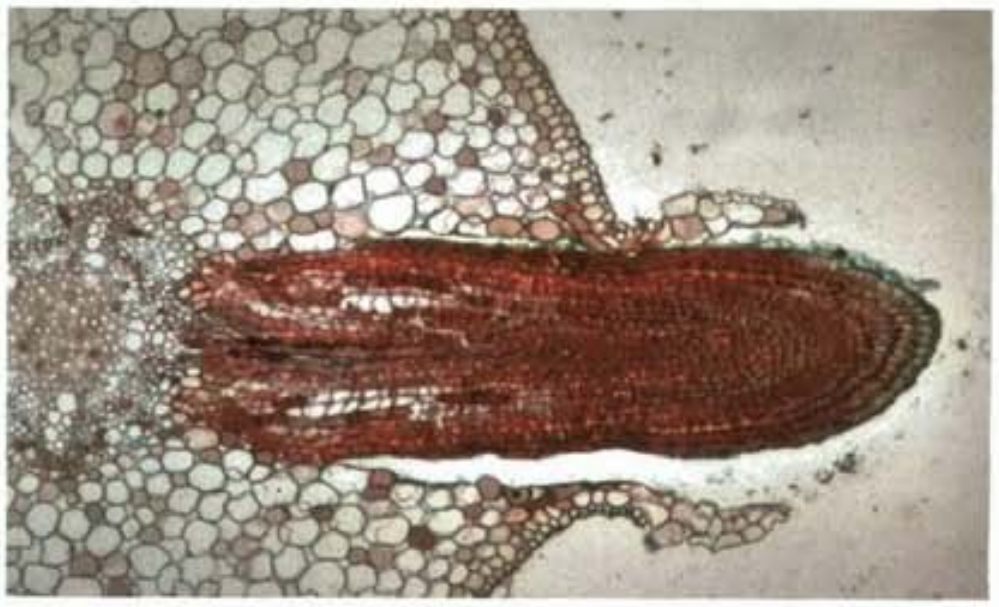


Figura 10-12 Raíces secundarias
Las raíces secundarias emergen del periciclo de una raíz. El eje central de esta raíz secundaria ya se está diferenciando para formar tejido vascular.

la epidermis de la raíz primaria. Esto lo hace aplastando las células que están en su camino y secretando enzimas que las digieren. Los tejidos vasculares de la raíz secundaria están conectados a los tejidos vasculares de la raíz primaria.

4 Tallos: En busca de la luz

El tallo comprende cuatro tipos de tejidos

Al igual que las raíces, los tallos se desarrollan a partir de un grupo pequeño de células que se dividen activamente, el meristemo apical, situado en la punta del vástago joven. El meristemo apical está dentro de la **yema terminal**, la cual consiste en tejido meristemático rodeado por hojas en desarrollo llamados **primordios de hoja**, en la punta del vástago. Las células hijas del meristemo apical se diferencian para convertirse en los tipos celulares diferenciados de tallo, yemas, hojas y flores.

Al crecer el vástago, va dejando atrás pequeños cúmulos de células meristemáticas en la superficie del tallo. Estas células forman los primordios foliares que al desarrollarse producen las hojas maduras características de cada especie de planta. Las células meristemáticas también producen **yemas laterales** que, en condiciones apropiadas, se convierten en ramas. (Trataremos en breve el crecimiento de las ramas.) Los primordios foliares y las yemas laterales aparecen en puntos característicos del tallo, llamados **nudos**; las regiones de tallo entre esos nudos se llaman **entrenudos** (Fig. 10-13).

Casi todos los tallos jóvenes se componen de cuatro tipos de tejidos: (1) epidermis (tejido dérmico), (2) corteza (tejido fundamental), (3) médula (tejido fundamental) y (4) tejidos vasculares. Como se aprecia en la figura 10-2, las monocotile-

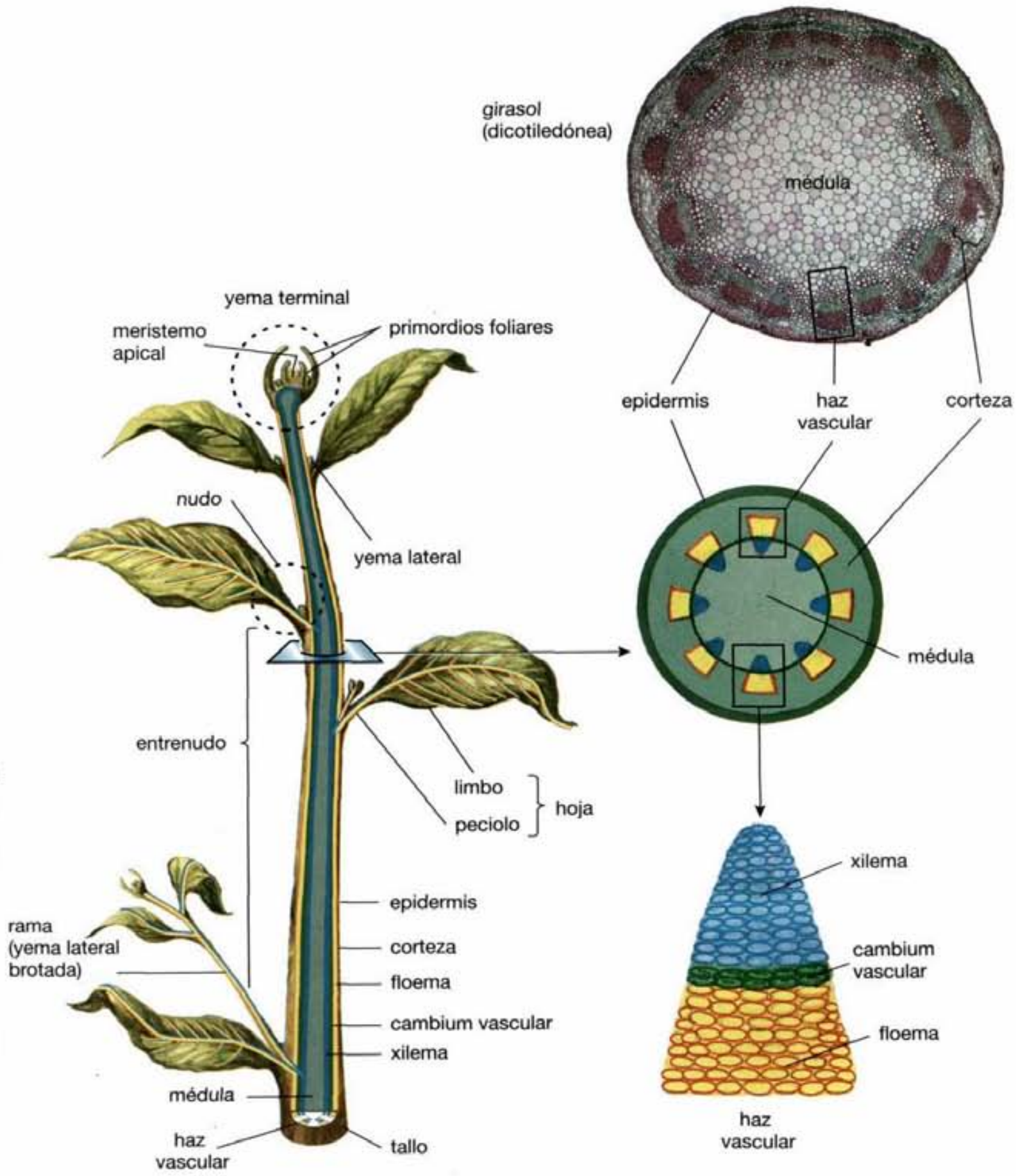


Figura 10-13 Estructura de un tallo de dicotiledónea joven
En la punta del tallo, la yema terminal comprende el meristemo apical y varios primordios foliares producidos por el meristemo. Otras células hijas del meristemo apical se diferencian para convertirse en epidermis, corteza, médula y tejidos vasculares. Al crecer el joven tallo, los primordios foliares se convierten en hojas maduras. Mientras tanto, las células epidérmicas, corticales, medulares y vasculares se alargan entre los puntos de sujeción de las hojas al tallo, separando las hojas. Queda una yema lateral (un residuo de tejido meristemático) entre cada hoja y el tallo. Las yemas laterales pueden dar origen a ramas. Los puntos del vástago donde hay hojas y yemas laterales se llaman nudos; el tallo desnudo entre dos nudos es un entrenudo. En corte transversal, el tejido vascular forma un anillo de haces vasculares en las dicotiledóneas, como el girasol que se muestra en la fotomicrografía.

dóneas y las dicotiledóneas difieren un tanto en la disposición de los tejidos vasculares. Aquí sólo veremos los tallos de las dicotiledóneas.

La epidermis del tallo se especializa para retardar la pérdida de agua y permitir el ingreso de dióxido de carbono

En el tallo (y las hojas), la epidermis queda expuesta al aire seco, por lo que es una vía potencial de pérdida de agua. Las células epidérmicas del tallo, a diferencia de las de la raíz, secretan un recubrimiento ceroso, la cutícula, que reduce la evaporación de agua. Sin embargo, la cutícula también reduce la difusión de dióxido de carbono y oxígeno hacia dentro y hacia fuera de la planta. Por ello, la epidermis suele tener poros ajustables llamados **estomas** que regulan este intercambio. Trataremos los estomas más a fondo en una sección posterior del capítulo.

La corteza y la médula sostienen al tallo, almacenan alimento y podrían realizar fotosíntesis

La corteza (situada entre la epidermis y los tejidos vasculares) y la **médula** (dentro de los tejidos vasculares en el centro del tallo) son similares en casi todos sus aspectos; de hecho, en algunos tallos es difícil distinguir dónde termina la corteza y comienza la médula. La corteza y la médula desempeñan tres funciones principales: sostén, almacenamiento y, en algunos casos, fotosíntesis.

1. *Sostén.* En tallos muy jóvenes, el agua que llena las vacuolas centrales de las células corticales y medulares genera presión de turgencia (véase el capítulo 5). Esta presión confiere rigidez a las hojas, como hace el aire de un neumático. Si olvidamos regar nuestras plantas caseras, sus puntas marchitas ponen de manifiesto la importancia de la presión de turgencia para mantener erguidos los tallos jóvenes. Los tallos un poco más viejos también tienen células de colénquima o esclerénquima con paredes celulares engrosadas, que no dependen de la presión de turgencia para su fortaleza.
2. *Almacenamiento.* Las células parenquimatosas tanto de la corteza como de la médula convierten azúcares en almidón, el cual guardan como reserva alimentaria.
3. *Fotosíntesis.* En muchos tallos, las capas exteriores de células corticales contienen cloroplastos y efectúan fotosíntesis. En algunas plantas del desierto, como los cactos, las hojas son pocas o están ausentes, y la corteza del tallo es la única parte verde fotosintética de la planta.

Los tejidos vasculares de los tallos transportan agua, nutrimentos disueltos y hormonas

Los tejidos vasculares de los tallos, igual que los de las raíces, transportan agua, minerales, azúcares y hormonas. Los tejidos vasculares son continuos en la raíz, el tallo y las hojas, e interconectan todas las partes de la planta. El **xilema primario** y el **floema primario** de los tallos jóvenes tienen su origen en el meristemo apical. En los tallos jóvenes de dicotiledóneas, el xilema primario, el **cambium vascular** (tejido meristemático que produce *xilema secundario* y *floema secundario*) y el floema primario podrían formar cilindros concéntricos o aparecer como un anillo de haces que corren tallo arriba, cada uno de los cuales contiene tanto floema como xilema (véase la figura 10-13). El crecimiento secundario en los tallos de dicotiledóneas, como veremos a continuación, siempre produce cilindros concéntricos de xilema y floema.

Las ramas del tallo se forman a partir de yemas laterales que constan de células meristemáticas

Las ramas crecen de yemas laterales. Una yema lateral es un cúmulo de células meristemáticas latentes que el meristemo apical deja tras de sí al crecer el tallo. Las yemas laterales se encuentran inmediatamente arriba de los puntos de sujeción de las hojas, en nudos (véase la figura 10-13). Cuando las estimulan hormonas apropiadas (como veremos en el capítulo 12), las células meristemáticas de una yema lateral se activan y la yema brota para convertirse en una rama (Fig. 10-14). Al dividirse las células meristemáticas, liberan hormonas que modifican el destino de desarrollo de las células entre la yema y los tejidos vasculares del tallo. Las células parenquimatosas de la corteza se diferencian para dar xilema y floema que luego se conectan con los sistemas vasculares principales del tallo. Al crecer la rama, imita el desarrollo del tallo: tiene un meristemo apical en la punta y produce sus propios primordios foliares y yemas laterales.

El crecimiento secundario produce tallos más gruesos y fuertes

En las coníferas y dicotiledóneas perennes, los tallos podrían sobrevivir hasta cientos de años, volviéndose más gruesos y fuertes cada año. Este crecimiento secundario del grosor del tallo es resultado de la división celular en dos meristemos laterales: el cambium vascular y el *cambium suberoso* (corcho) (Fig. 10-15).

El cambium vascular produce xilema y floema secundarios

El cambium vascular es un cilindro de células meristemáticas situadas entre el xilema primario y el floema primario. Las células hijas del cambium vascular que se producen hacia el interior del tallo se diferencian para dar **xilema secundario**; las que se producen hacia el exterior se diferencian para dar **floema secundario** (véase la figura 10-15). Puesto que el centro del tallo ya está lleno de médula y xilema primario, el xilema secundario recién formado empuja al cambium vascular y a todos los demás tejidos hacia afuera, incrementando el diámetro del tallo. Este xilema secundario, con sus gruesas paredes celulares, forma la madera que constituye casi todo el tronco de un árbol. El xilema joven, llamado **albura** (ubicado justo dentro del cambium vascular) transporta agua y minerales; el xilema más viejo, llamado **duramen**, sólo contribuye a la fortaleza del tronco, pero ya no transporta agua ni solutos. El duramen sirve como sitio de acumulación de desechos metabólicos del árbol, como gomas, resinas y aceites. Estos desechos aumentan la densidad del duramen, contribuyen a oscurecer su color y lo ayudan a resistir la descomposición.

Las células del floema son mucho más débiles que las del xilema. Al morir con el tiempo, los elementos de tubo criboso y las células acompañantes quedan aplastadas entre el duro

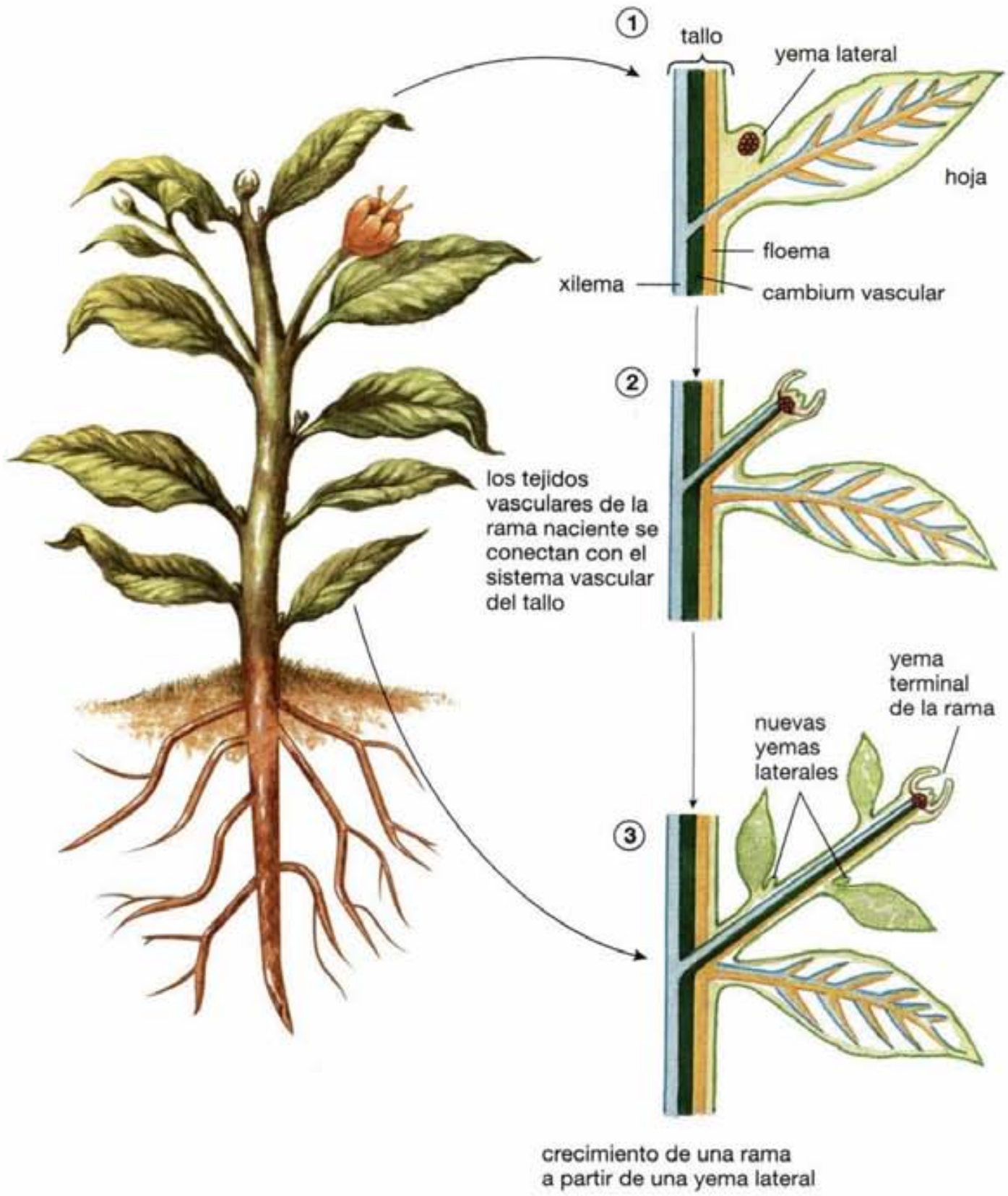


Figura 10-14 Cómo se forman las ramas
Las ramas del tallo crecen de yemas laterales situadas en la superficie exterior del tallo. El meristemo apical de la yema genera una rama que crece hacia afuera y reproduce el patrón de nudos y entrenudos característico de cada tipo de planta. Mientras tanto, las células de la corteza bajo la yema brotante se diferencian para producir tejidos vasculares que se conectan al sistema vascular del tallo.

xilema del interior del tronco y el tenaz súber (corcho) del exterior (véase más adelante). Sólo una franja delgada de floema recién formado sigue vivo y funcional.

En los árboles adaptados a latitudes templadas, como los robles y los pinos, la división celular en el cambium vascular cesa durante el invierno. En primavera, las células del cambium se dividen para formar xilema y floema nuevos. Las células jóvenes crecen absorbiendo agua e hinchándose mientras que las paredes celulares recién formadas no se endurecen. Al madurar las células, las paredes celulares se engrosan y endurecen e impiden un crecimiento ulterior. El agua es abundante en la primavera; por ello, las células del xilema joven se hinchan considerablemente y son grandes al madurar. Al continuar el verano y comenzar a escasear el agua, las células de xilema nuevo absorben menos agua y por tanto son más pequeñas al madurar. El resultado es que los troncos de los árboles en sección transversal muestran un patrón de regiones pálidas (células grandes formadas en la primavera) que se alternan con regiones oscuras (células pequeñas formadas en verano), como se muestra en la figura 10-16 . Este patrón forma los conocidos **anillos anuales** de crecimiento en los árboles de zonas templadas. Es posible determinar la edad aproximada de un árbol talado contando los anillos de crecimiento oscuros. Los científicos también pueden utilizar el espesor de cada anillo para reconstruir el clima en el pasado. Los años húmedos producen más crecimiento y anillos más anchos. Empleando esta técnica y los anillos de árboles antiguos, entre ellos un ciprés de 1000 años de edad, los investigadores han elaborado un registro climático de 800 años para Virginia (Estados Unidos) y han propuesto la hipótesis de que una sequía de siete años, entre 1606 y 1612, registrada en los anillos de los árboles, acabó con la colonia de Jamestown, fundada en Virginia en 1607.

El crecimiento secundario hace que la epidermis sea reemplazada por corcho (súber) leñoso

Recordemos que la epidermis se compone de células maduras, diferenciadas, que ya no pueden dividirse. Por tanto, conforme se añaden xilema y floema secundarios año con año, la epidermis no puede expandirse para cubrir la creciente circunferencia. La epidermis se parte, separa y muere. Al parecer estimuladas por hormonas, algunas células parenquimatosas

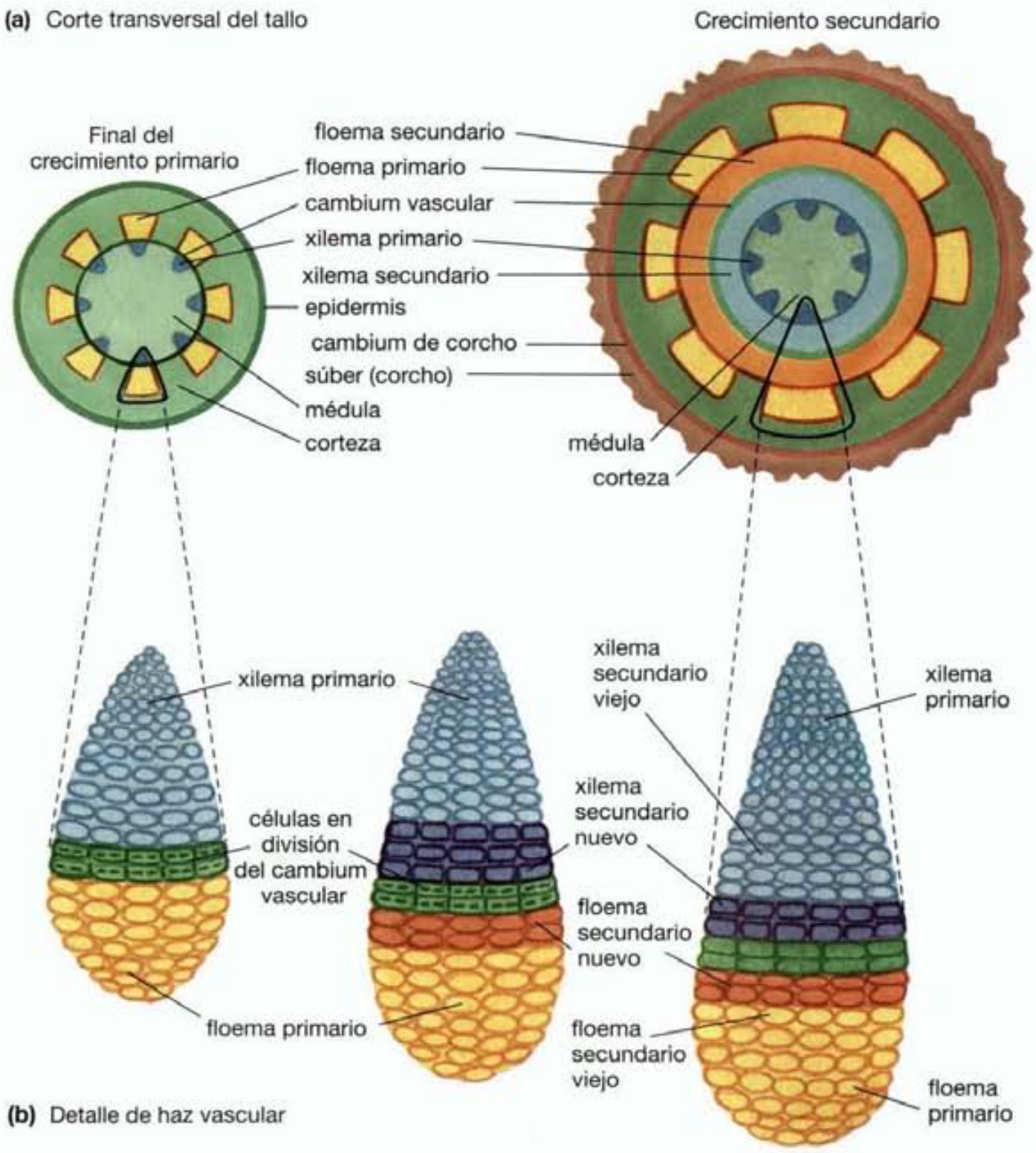


Figura 10-15 Crecimiento secundario en un tallo de dicotiledónea
(a) Corte transversal de un tallo de dicotiledónea al final del crecimiento primario (izq.) y durante el crecimiento secundario temprano (der.). ***(b)*** Detalles anatómicos de un haz vascular durante el crecimiento secundario. Se forma un cambium vascular entre el xilema primario y el floema primario. Cuando las células del cambium vascular se dividen, las células hijas que se forman en el lado de adentro del cambium vascular se diferencian para producir xilema secundario; las que se forman en el lado de afuera se diferencian para producir floema secundario. Puesto que el interior del tallo ya está lleno de xilema y médula, el xilema secundario recién formado empuja hacia afuera al cambium, al floema y a todos los tejidos externos, aumentando el diámetro del tallo. El cambium de corcho produce células de corcho que cubren el exterior del tallo.

de la corteza se rejuvenecen y forman un nuevo meristemo lateral, el **cambium de corcho** (o **suberígeno**) (véase la figura 10-15). Estas células se dividen y forman células hijas hacia el exterior del tallo. Dichas células hijas, llamadas **células de corcho**, o **suberígenas**, o simplemente corcho, desarrollan paredes celulares resistentes e impermeables que protegen al tronco tanto contra la desecación como contra daños físicos. Las células suberígenas mueren al madurar y podrían formar una capa protectora de medio metro de espesor en algunas especies de árboles, como la secoya resistente al fuego (Fig. 10-17). Al expandirse el tronco año con año, las capas más exteriores de corcho se parten o despegan para dar cabida al crecimiento. Los corchos empleados para taponar botellas se hacen con la capa exterior de cierto tipo de roble, el alcornoque, que los cosechadores despegan con cuidado. El corcho del alcornoque se separa del cambium de corcho, de modo que el árbol no se dañe. El término común corteza incluye todos los tejidos que están afuera del cambium vascular: floema, cambium de corcho y células de corcho. La eliminación de una franja de corteza en toda la circunferencia de un árbol, la llamada **decorticación anular**, siempre es fatal para el árbol porque cercena el floema. Al eliminarse el floema, los azúcares sintetizados en las hojas no pueden llegar a las raíces. Éstas, privadas de energía, no pueden absorber agua y minerales, y el árbol muere.

5 Hojas: Los colectores solares de la Naturaleza

Sólo estructuras con clorofila pueden realizar la fotosíntesis y elaborar valioso azúcar a partir de ingredientes ampliamente disponibles: luz solar, dióxido de carbono y agua. Las **hojas** son las principales estructuras fotosintéticas de la mayor parte de las plantas. El agua se obtiene del suelo y se transporta a la hoja por el xilema, y el dióxido de carbono (CO_2) debe difundirse del aire al interior de la hoja. Una hoja ideal debe tener un área superficial grande para captar luz y ser porosa para que el CO_2 pueda entrar desde el aire y se efectúe la fotosíntesis. Sin embargo, una hoja grande y porosa también perdería grandes cantidades de agua por evaporación, así que la hoja también debe ser razonablemente impermeable. Las hojas de las fanerógamas representan un elegante término medio entre estas dos exigencias opuestas (Fig. 10-18).

Las hojas tienen dos partes principales: El limbo, o lámina, y el peciolo

Una hoja de angiosperma representativa consiste en una porción ancha y plana, el **limbo**, conectada al tallo por un

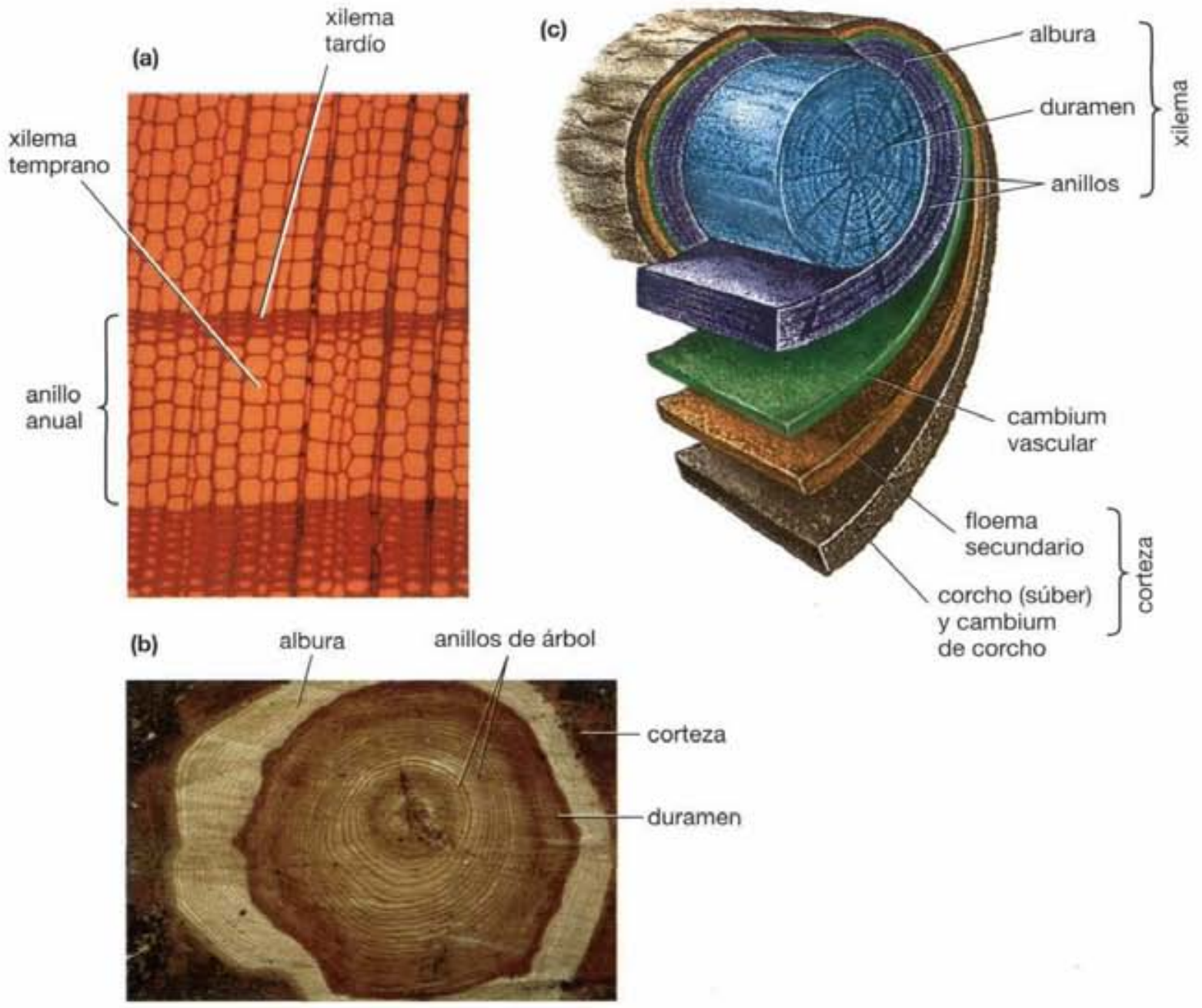


Figura 10-16 Cómo se forman los anillos de los árboles
Muchos árboles forman anillos anuales de xilema. ***(a)*** Esta micrografía muestra cómo las células de xilema secundario formadas durante la húmeda primavera son grandes, mientras que las formadas durante el verano, más caliente y seco, son pequeñas. ***(b)*** Los anillos se pueden ver claramente en esta sección del tronco de un alerce (abeto). La proporción de pared celular a "hueco" (el interior, ahora seco, de la célula) determina el color de la madera: la madera temprana, formada durante la primavera, con mucho hueco, es clara; la madera tardía, formada en verano, con mucha pared, es oscura. El xilema de la albura, que transporta agua, forma una capa más clara afuera, junto a la corteza. El xilema del duramen, más viejo, donde pueden verse mejor los anillos, ya no transporta agua ni minerales. ***(c)*** Las capas del tronco de un árbol.

Figura 10-17 El corcho constituye la capa exterior de la corteza
Una antigua secoya de la Sierra Nevada de California. El cambium de corcho de las secoyas produce nuevas capas de corcho cada año y llega a producir una cubierta exterior resistente al fuego de medio metro o más de espesor. Esta enorme capa de corcho contribuye a la gran longevidad de las secoyas; incendios forestales que matan a árboles menores simplemente queman unas cuantas pulgadas del corcho de la secoya y no dañan las partes vivas del árbol que están adentro. Las pequeñas áreas ennegrecidas de este corcho se deben a incendios del pasado.

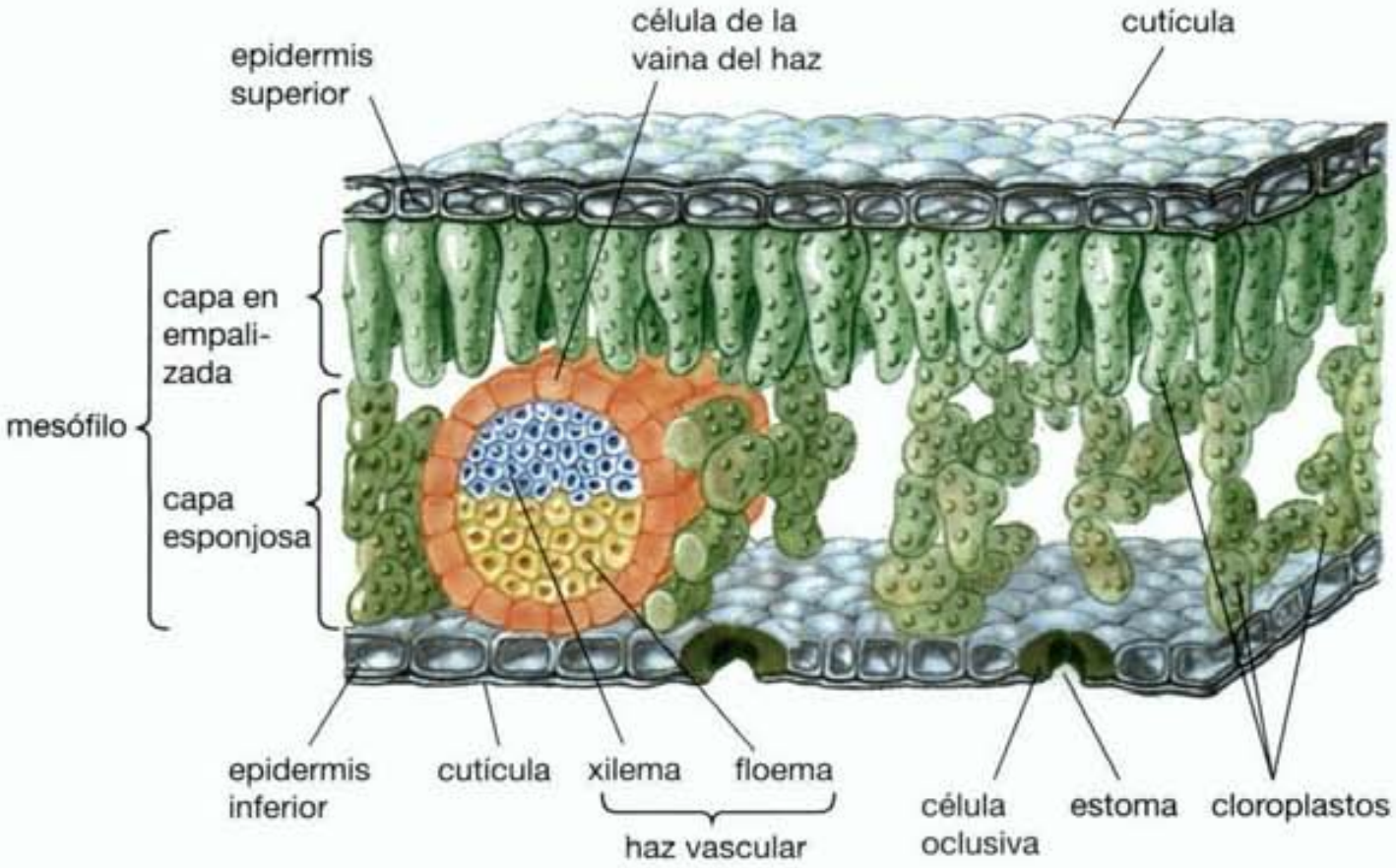


Figura 10-18 Estructura de una hoja representativa de dicotiledónea
Las células de la epidermis no tienen cloroplastos y son transparentes, de modo que permiten a la luz solar penetrar hasta las células mesofílicas de abajo que sí contienen cloroplastos. Los estomas que perforan la epidermis y la disposición holgada y abierta de las células mesofílicas garantizan la difusión del CO_2 del aire al interior de la hoja para llegar a todas las células fotosintéticas.

pedúnculo llamado **peciolo** (véase la figura 10-13). El peciolo determina la posición de la hoja en el espacio, casi siempre orientándola de modo que su exposición al Sol sea máxima. Dentro del peciolo hay tejidos vasculares de xilema y floema que son continuación de los del tallo, la raíz y el limbo. Dentro del limbo, los tejidos vasculares se ramifican para formar **haces vasculares**, también llamados **venas**.

La epidermis de la hoja consiste en una capa de células transparentes, no fotosintéticas, que secretan al exterior una cutícula cerosa impermeable, la cual reduce la evaporación. La epidermis y su cutícula están perforadas por poros ajustables, los estomas, que regulan la difusión de CO_2 y agua hacia el interior y el exterior de la hoja. Cada estoma está rodeado por dos **células guarda** o **células oclusivas**, con forma de salchicha, las cuales regulan el tamaño de la abertura hacia el interior de la hoja (véase la figura 10-18). A diferencia de las células epidérmicas circundantes, las células oclusivas contienen cloroplastos y pueden realizar la fotosíntesis. Como habremos de ver, la fotosíntesis en las células oclusivas contribuye a su capacidad para ajustar el diámetro del poro.

Bajo la epidermis, nada apretadas, están las células parenquimatosas del **mesófilo** ("parte media de la hoja"). En muchas hojas, las células mesofílicas son de dos tipos: una capa de **células en empalizada** columnares inmediatamente abajo de la epidermis superior y una capa de **células esponjosas**, de forma irregular, arriba de la epidermis inferior. Ambos tipos de células contienen cloroplastos y realizan casi toda la fotosíntesis de la hoja. La estructura abierta del interior de la hoja (véase la figura 10-18) facilita la difusión del CO_2 a todas las células del mesófilo. Embebidos en el mesófilo hay haces vasculares, cada uno de los cuales contiene tanto xilema como floema, y venas finas llegan muy cerca de cada célula fotosintética. Así, cada célula del mesófilo recibe energía de la luz solar transmitida a través de la epidermis transparente, dióxido de carbono del aire que entra por los estomas y agua del xilema. Los azúcares que produce son llevados al resto de la planta por el floema.

6 ¿Cómo obtienen nutrimentos las plantas?

Los **nutrimentos** son elementos indispensables para la vida normal y difieren para los distintos organismos. Las plantas requieren cantidades relativamente grandes de los nutrimentos siguientes: carbono (obtenido del CO_2), hidrógeno (del agua), oxígeno (del aire y el agua), fósforo (de iones fosfato del suelo), nitrógeno (de iones nitrato y amonio del suelo) y magnesio, calcio y potasio (como iones en el suelo). Además, las plantas necesitan cantidades muy pequeñas de hierro, cloro, cobre, manganeso, zinc, boro y molibdeno. El dióxido de carbono y el oxígeno suelen entrar en la planta por difusión desde el aire hacia las hojas, tallo y raíces. Las raíces extraen del suelo agua y todos los demás nutrimentos, que en conjunto se denominan **minerales**.

Las raíces obtienen minerales en un proceso de cuatro pasos

El suelo consiste en fragmentos de roca pulverizada, aire, agua y materia orgánica (Fig. 10-19). Aunque tanto las partículas de roca como la materia orgánica contienen nutrimentos indispensables, sólo los minerales disueltos en el agua del suelo están accesibles para las raíces. La concentración de minerales en el agua del suelo es muy baja, por lo regular mucho más baja que la concentración dentro de las células y líquidos vegetales. Por ejemplo, la concentración de iones potasio (K^+) en las células de la raíz es por lo menos 10 veces mayor que en el agua del suelo, así que la difusión no puede introducir potasio en la raíz. En general, casi todos los minerales se introducen en la raíz en contra de sus gradientes de concentración por transporte activo. Azúcar sintetizado en las hojas por fotosíntesis se transporta a través del floema a las raíces, donde mitocondrias de las células lo utilizan para producir ATP (trifosfato de adenosina) por respiración celular. Parte de este ATP impulsa el transporte activo de minerales. Puesto que la producción de ATP en las mitocondrias

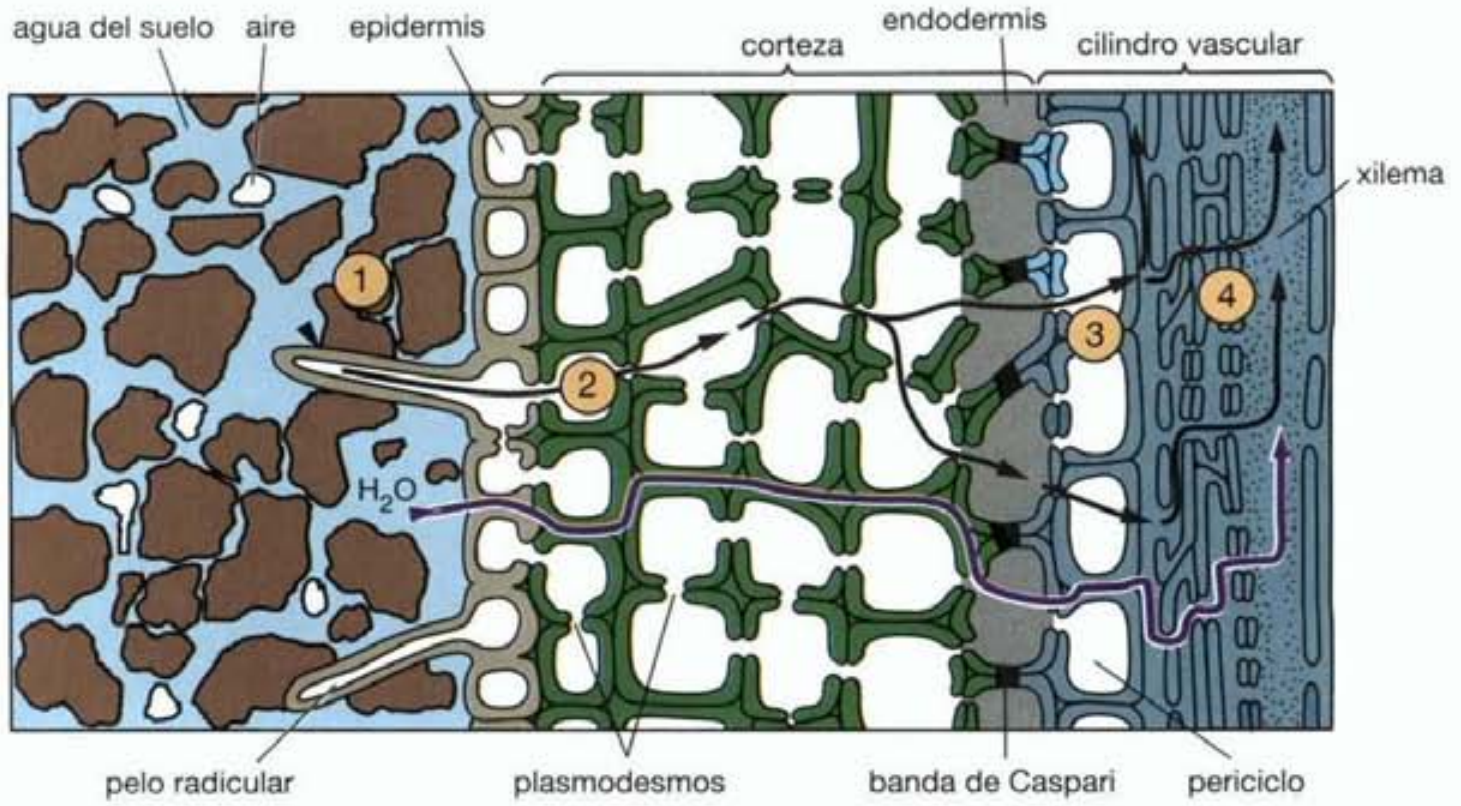


Figura 10-19 Captación de minerales y agua por las raíces
La línea negra es un camino tanto para el agua como para los minerales; la azul sólo es un camino para el agua. ① Proteínas de transporte activo bombean minerales hacia el citoplasma de los pelos radiculares; el agua los sigue por ósmosis. ② Los minerales se difunden hacia el interior a través de los plasmodesmos; el agua los sigue por ósmosis. ③ Las células del periciclo transportan activamente minerales, de su citoplasma al espacio extracelular que rodea al xilema; el agua los sigue por ósmosis. ④ El ingreso de los minerales eleva la concentración de minerales en el espacio extracelular, por lo que se difunden hacia las células del xilema y arrastran agua por ósmosis. El agua también puede moverse libremente (camino azul) a través de las paredes celulares porosas de la epidermis y la corteza hasta llegar a la banda de Caspari. Ahí, se ve obligada a pasar por el interior de las células endodérmicas para ingresar en el cilindro vascular.

requiere oxígeno, el suelo debe contener espacios de aire. La inundación (o el riego excesivo) puede matar a las plantas al privar a sus raíces de oxígeno.

La absorción de minerales por la raíz generalmente sigue un proceso de cuatro pasos que se diagrama en la figura 10-19:

① *Transporte activo hacia los pelos radiculares.* Los pelos radiculares que salen de las células epidérmicas representan la mayor parte del área superficial de la raíz y están en contacto íntimo con el agua del suelo. Las membranas plasmáticas de los pelos utilizan energía de ATP para transportar minerales del agua del suelo al citoplasma de los pelos, donde se concentran.

② *Difusión a través del citoplasma a las células del periciclo.* El citoplasma de las células vegetales vivas adyacentes está interconectado por los plasmodesmos. Los minerales se pueden difundir por ellos desde las células epidérmicas hacia las de la corteza, la endodermis y el periciclo.

③ *Transporte activo al espacio extracelular del cilindro vascular.* En el centro del cilindro vascular está el xilema, al cual deben transportarse en última instancia los minerales. Las traqueidas y elementos de los vasos del xilema están muertos y carecen de citoplasma y membrana plasmática; son sólo un esqueleto de pared celular perforada (véase la figura 10-6). Los minerales que logran llegar al espacio extracelular que rodea al xilema pueden difundirse fácilmente hacia las células del xilema a través de los agujeros de sus paredes. Por tanto, las células del periciclo transportan activamente minerales, de su propio citoplasma al espacio extracelular en torno al xilema.

④ *Difusión hacia el xilema.* El transporte activo de minerales hacia el expacio extracelular del cilindro vascular eleva la concentración de minerales en dicho espacio. Esto crea un gradiente que promueve la difusión de minerales del espacio extracelular a las traqueidas y elementos de los vasos del xilema.

Ahora el lector puede apreciar una de las funciones de la banda de Caspari impermeable que sella los espacios entre las células endodérmicas que rodean al cilindro vascular. Si el agua y los minerales disueltos pudieran atravesar el espacio extracelular *entre* las células endodérmicas, los minerales saldrían otra vez del espacio extracelular del cilindro vascular tan rápidamente como entran en él por bombeo. Estas fugas desperdiciarían la energía que se gastó para transportar activamente los minerales al interior de la raíz y reducirían el gradiente de concentración que permite a los minerales difundirse hacia las células conductoras del xilema. La banda de Caspari, empero, sella eficazmente al cilindro vascular y retiene la solución concentrada de minerales dentro del cilindro vascular.

Las relaciones simbióticas ayudan a las plantas a obtener nutrimentos

Muchos minerales son demasiado escasos en el agua del suelo como para sustentar el crecimiento de las plantas, aunque sean abundantes en las partículas de roca del suelo. Un nutrimento, el nitrógeno, casi siempre escasea tanto en las partículas de roca como en el agua del suelo. La mayoría de las plantas ha establecido relaciones benéficas con otros organismos que les ayudan a adquirir nutrimentos escasos como nitratos, fosfatos y otros minerales. Ejemplos de ello son las relaciones con hongos de las raíces, llamadas *micorrizas,* y con bacterias en los nódulos de las leguminosas.

Los hongos de las micorrizas ayudan a las plantas a obtener minerales

En condiciones normales, los minerales solubles en agua se liberan muy lentamente de las partículas de roca. Además, las formas químicas de los minerales podrían no ser apropiadas para la captación por parte de la membrana plasmática de las células de la raíz. Casi todas las plantas terrestres establecen relaciones simbióticas con hongos para formar complejos raíz-hongo, llamados **micorrizas**, los cuales ayudan a la planta a extraer y absorber minerales. Filamentos de los hongos se tejen entre las células de la raíz y se extienden al suelo (Fig. 10-20). De alguna manera que todavía no se entiende, el hongo hace a nutrimentos como fósforo y ciertos minerales susceptibles de ser captados por las raíces, quizá convirtiendo a minerales unidos a la roca en compuestos solubles simples que las membranas plasmáticas de la raíz pueden transportar. El hongo recibe a cambio azúcares, aminoácidos y vitaminas de la planta. Así, tanto el hongo como la planta pueden crecer en lugares en los que ninguno podría sobrevivir solo, como desiertos y suelos rocosos a gran altura que tienen bajo contenido de nutrimentos.

Investigaciones recientes han revelado que, en algunos bosques, las micorrizas forman una extensa red subterránea que vincula los árboles, incluso árboles de diferentes especies. Esta red de hongos transfiere compuestos de carbono producidos por un árbol a otro. Los árboles con acceso a abundante luz solar subsidian a vecinos que están a la sombra y las micorrizas (como un Robin Hood subterráneo) transfieren productos fotosintéticos de los ricos a los pobres. Los investigadores especulan que la transferencia de nutrimentos entre árboles por micorrizas podría ser una factor importante para la salud general del bosque, la cual a su vez beneficia a las micorrizas.

Nódulos llenos de bacterias en las raíces de las leguminosas ayudan a esas plantas a obtener nitrógeno

Los aminoácidos, ácidos nucleicos y la clorofila contienen nitrógeno, así que las plantas necesitan grandes cantidades de este elemento. Aunque el nitrógeno gaseoso (N_2) constituye cerca de 79% de la atmósfera, las plantas sólo pueden captar nitrógeno a través de sus raíces, en forma de ion amonio (NH_4^+) o ion nitrato (NO_3^-).

Aunque el nitrógeno (N_2) se difunde de la atmósfera a los espacios de aire en el suelo, las plantas no pueden aprovecharlo porque carecen de las enzimas necesarias para efectuar la **fijación de nitrógeno**: la conversión de N_2 en amonio o en nitrato, aunque diversas **bacterias fijadoras de nitrógeno** sí poseen esas enzimas. Algunas de esas bacterias viven libremente en el suelo. Sin embargo, la fijación de nitrógeno es muy costosa en términos de energía, pues consume al menos 12 moléculas de ATP por cada ion amonio sintetizado. Por ello, las bacterias no suelen fabricar mucho amonio extra que iría a dar al suelo.

Algunas plantas, sobre todo las **leguminosas** (chícharos, trébol y soya), forjan una relación mutuamente benéfica con ciertas especies de bacterias fijadoras de nitrógeno. Al secretar sustancias químicas al suelo, las leguminosas atraen a bacterias fijadoras de nitrógeno hacia sus raíces. Una vez ahí, las bacterias entran en los pelos radiculares y digieren canales a través del citoplasma de las células epidérmicas y dentro de las células subyacentes de la corteza. Al multiplicarse tanto las bacterias como sus células huéspedes de la corteza, se forma un **nódulo**: un abultamiento que alberga los complejos raíz-bacterias (Fig. 10-21). Se desarrolla una relación cooperativa. La planta transporta azúcares de sus hojas a la corteza, como hace normalmente para almacenarlos. Las bacterias que están en las células de la corteza toman el azúcar y utilizan su energía para todos sus procesos metabólicos, entre ellos la fijación de nitrógeno. Las bacterias obtienen tanta energía que producen más amonio del que necesitan. El exceso de amonio se difunde al citoplasma de sus células huéspedes y proporciona a la planta un abasto constante de nitrógeno utilizable. El exceso de amonio también se difunde por el suelo circundante y lo hace más propicio para el crecimiento de otros tipos de plantas. Los agricultores plantan leguminosas no sólo por su valor comercial, sino también para enriquecer el suelo con amonio para cosechas futuras.

(a)

(b)

Figura 10-20 Micorrizas, una simbiosis raíz-hongo
(a) Una maraña de hebras fungales rodea la raíz y la penetra. *(b)* Vástagos que crecieron en condiciones idénticas con (derecha) y sin (izquierda) micorrizas ponen de manifiesto la importancia de las micorrizas en la nutrición de las plantas. Las plantas que participan en esta singular relación tienden a crecer más y con mayor vigor que las que no tienen el hongo.

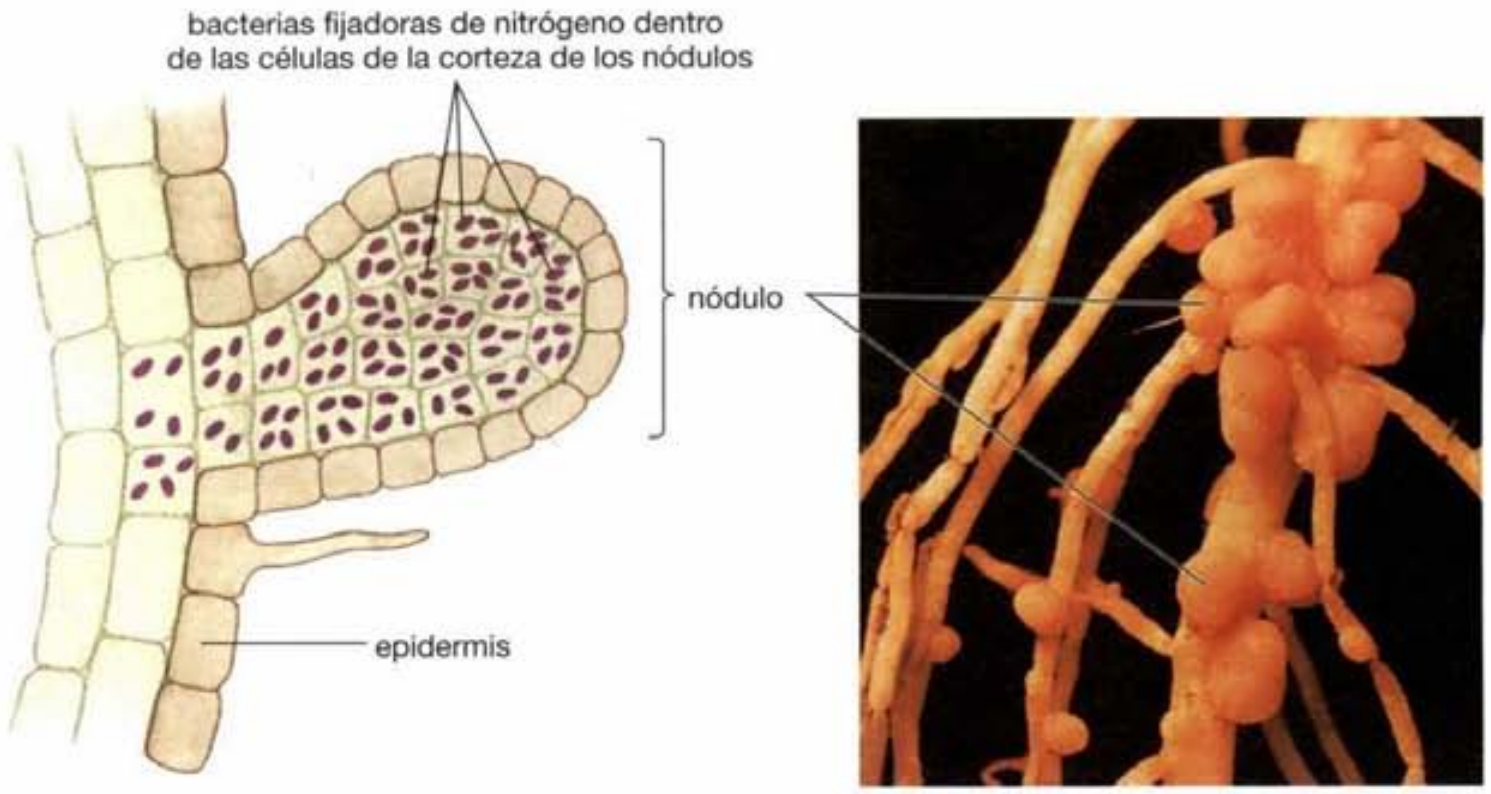


Figura 10-21 Fijación de nitrógeno en leguminosas
Diagrama y fotografía de nódulos en raíces de leguminosas; los nódulos contienen bacterias fijadoras de nitrógeno.

7 ¿Cómo obtienen agua las plantas y cómo transportan agua y minerales?

Casi 99% del agua absorbida por las raíces de las plantas se evapora a través de los estomas de las hojas y, en menor grado, a través de los estomas de los tallos en un proceso llamado **transpiración.** Como veremos a continuación, la transpiración impulsa el movimiento de agua por el cuerpo de la planta. Para entender cómo ingresa agua en las raíces, primero es necesario entender cómo la transpiración, junto con las propiedades del agua, puede subir agua a través del xilema de las raíces y el tallo hasta las hojas. Una vez entendido este proceso, volveremos a la pregunta de cómo entra el agua en las raíces.

El movimiento del agua en el xilema se explica con la teoría de cohesión-tensión

Después de entrar en el xilema de las raíces, el agua y los minerales deben subir a las regiones más altas de la planta. (En una secoya, la distancia puede ser de ¡hasta 100 metros!) El **flujo en masa** hace que los líquidos suban por el xilema de la raíz al tallo y las hojas en las plantas terrestres. Puesto que los minerales están disueltos en el agua, son transportados pasivamente al fluir el agua hacia arriba. ¿Cómo vencen las plantas la fuerza de la gravedad para que el agua fluya hacia arriba? La *teoría de cohesión-tensión* da una explicación.

Según la **teoría de cohesión-tensión**, el agua sube por el xilema impulsada por la transpiración: la evaporación de agua de las hojas (Fig. 10-22). Como sugiere su nombre, esta teoría tiene dos partes fundamentales:

1. *Cohesión.* La atracción entre las moléculas de agua las mantiene juntas, formando una columna continua, semejante a una cadena, dentro de los tubos del xilema.
2. *Tensión*. Se tira de esta "cadena de agua" para subirla por el xilema; la evaporación proporciona la energía necesaria.

Examinemos someramente estos dos factores.

Los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua producen cohesión

El agua es una molécula polar y el oxígeno tiene una leve carga negativa, mientras que los hidrógenos tienen una leve carga positiva. Por ello, las moléculas de agua cercanas se atraen y forman débiles enlaces llamados puentes de hidrógeno. Así como débiles hilos de algodón individuales juntos forman la resistente tela de unos *jeans,* la red de puentes de hidrógeno del agua, individualmente débiles, produce colectivamente una cohesión, es decir, una tendencia a resistir la separación, muy elevada. Experimentos han demostrado que la columna de agua dentro del xilema es por lo menos tan fuerte —y tan irrompible— como un alambre de acero del mismo diámetro. Ésta es la parte de la "cohesión" de la teoría: los puentes de hidrógeno entre las moléculas de agua proporcionan la cohesión que mantiene unida a una cadena de agua que se extiende por toda la altura de la planta dentro del xilema. La cohesión entre las moléculas de agua se complementa con la adhesión entre dichas moléculas y las paredes del xilema. La atracción entre las moléculas de agua y las paredes celulares de los delgados tubos del xilema ayuda al agua a moverse lentamente hacia arriba, igual que el agua tiende a subir por un tubo de vidrio muy angosto.

La transpiración produce la tensión que tira del agua hacia arriba

La transpiración proporciona la fuerza para mover el agua: la parte de la "tensión" de la teoría. Al transpirar una hoja, la concentración de agua en el mesófilo disminuye. Esta disminución hace que pase agua por ósmosis del xilema a las células del mesófilo que se están deshidratando. Las moléculas de agua que salen del xilema están unidas por puentes de hidrógeno a otras moléculas de agua del mismo tubo de xilema. Por tanto, al salir una molécula de agua, tira de las moléculas de agua adyacentes y las hace subir por el xilema. Al subir estas moléculas, otras que están más abajo en el tubo suben para reemplazarlas. Este proceso se propaga hasta las raíces, donde el agua que está en el espacio extracelular alrededor

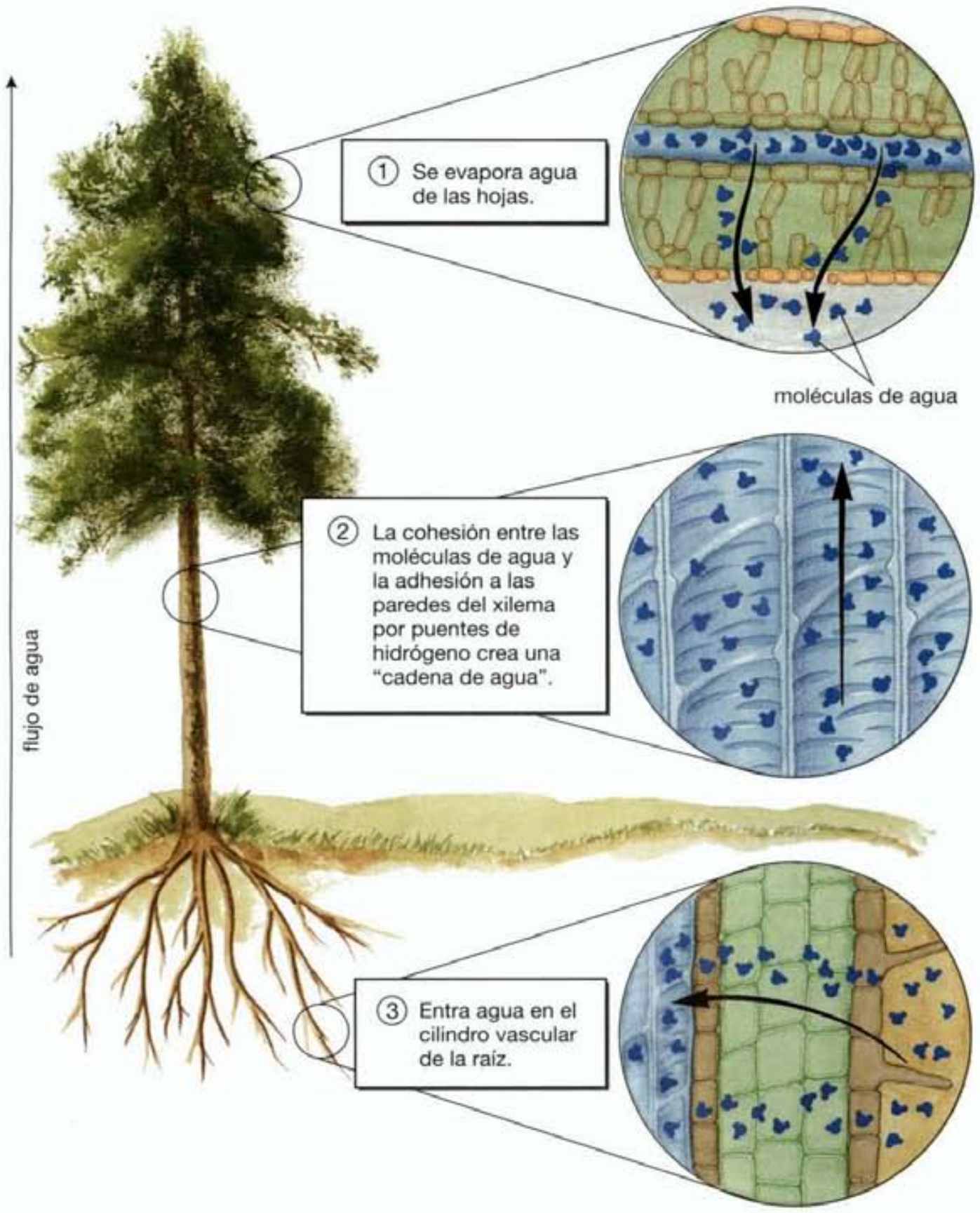


Figura 10-22 Teoría de cohesión-tensión para el flujo de agua de la raíz a las hojas por el xilema
① Al evaporarse moléculas de agua de las hojas por transpiración, otras moléculas de agua las sustituyen desde el xilema de la nervadura de las hojas. ② Cuando la evaporación tira de la parte superior de la "cadena de agua", sube toda la cadena, que se extiende hasta las raíces. ③ Al retirarse las moléculas de la cadena de agua por el xilema de las raíces, la baja en la presión hidrostática dentro del xilema y en el espacio extracelular circundante hace que ingrese agua del suelo para reabastecer continuamente la parte inferior de la cadena.

del xilema es atraída a través de los agujeros en las paredes de los elementos de los vasos y traqueidas. En última instancia, este movimiento de agua hacia arriba y hacia adentro hace que el agua del suelo atraviese las células endodérmicas e ingrese en el cilindro vascular por ósmosis. La fuerza incluso se propaga hasta el suelo y atrae agua hacia el interior de la raíz. Esta fuerza generada por la evaporación de agua de las hojas, transmitida por el xilema hasta las raíces, es tan intensa que permite absorber agua incluso de suelos muy secos. ¿Esta teoría de cohesión-tensión puede explicar el movimiento de agua desde el suelo hasta las hojas más altas de una secoya gigante? Empleando un aparato especial, los botánicos han medido tensiones de agua en el xilema que bastan para subir agua más de 200 metros.

El agua entra en las raíces principalmente debido a diferencias de presión creadas por la transpiración

El agua puede seguir dos rutas en su camino al cilindro vascular. Primero, el agua puede seguir a los minerales que se bombean activamente al interior de las células epidérmicas, ingresando en esas células por ósmosis (vía negra en la figura 10-19). Segundo, el agua también se desplaza fácilmente por flujo en masa *entre* las células de la epidermis y las capas exteriores de la corteza, atravesando sus muy porosas paredes celulares, pero sin penetrar las membranas plasmáticas hasta que el agua llega a la endodermis (vía azul en la figura 10-19). En la endodermis, la banda de Caspari impermeable bloquea el movimiento ulterior del agua por los espacios entre las células, así que en los dos caminos el agua cruza las membranas de las células endodérmicas. Después de salir de las células endodérmicas, el agua pasa al cilindro vascular e ingresa en las traqueidas y elementos vasculares del xilema por las concavidades porosas de sus paredes celulares.

El movimiento del agua al interior de las raíces por ósmosis debida al gradiente químico de minerales podría ser un mecanismo importante en ciertas plantas cuando la transpiración es baja, como de noche cuando se reduce la evaporación desde las hojas. Cuando la intensidad de transpiración es alta, como sucede durante el día, el segundo mecanismo domina. El agua penetra por flujo en masa en la epidermis y las capas exteriores de la corteza de la raíz, pasando entre las células

Conservación de la Tierra

Las plantas ayudan a regular la distribución del agua

La diversidad de las plantas terrestres es extraordinaria. La distribución de las plantas en el planeta está limitada por factores ambientales y por las adaptaciones de las plantas. Tal vez el factor ambiental más importante que afecta la distribución de las plantas sea el agua. Los cactos habitan en los desiertos porque pueden resistir la sequía; las orquídeas y las caobas necesitan los frecuentes aguaceros de la selva tropical. Sin embargo, a menudo pasamos por alto la otra cara de esta relación plantas-agua: las plantas, mediante la transpiración, ayudan a regular la cantidad y la distribución de la precipitación pluvial, el agua en el suelo e incluso el flujo de los ríos.

Consideremos la selva tropical del Amazonas (Fig. E10-1). Un acre de suelo (unos 4400 m^2) sustenta cientos de árboles gigantes, cada uno de los cuales tiene millones de hojas. El área superficial de las hojas es inconmensurablemente mayor que la del suelo, así que 75% del agua que se evapora del acre de bosque proviene de la transpiración de las hojas. Esta transpiración eleva la humedad del aire y hace que llueva. De hecho, casi la mitad del agua transpirada por las hojas vuelve a caer como lluvia. El resultado global es que cerca de un tercio de la precipitación total es agua reciclada por transpiración. Así, en un sentido muy real, la elevada humedad y frecuentes aguaceros que la selva necesita para sobrevivir ¡en parte *son creados por la selva misma*! Si se talan áreas extensas de la selva, menos agua se evapora en esa área, por lo que llueve menos y los nuevos vástagos de los árboles no pueden crecer. Lo más probable es que se establezca una comunidad de plantas totalmente distinta en los terrenos perturbados, la cual podría hacerse *permanente*.

Figura E10-1 La selva tropical amazónica
La comunidad selvática ayuda a moldear su propio ambiente.

La transpiración de las plantas incluso podría tener una influencia moderadora sobre algunos aspectos del calentamiento global causado por los cada vez más altos niveles de CO_2 en la atmósfera, producidos en su mayor parte por la quema de combustibles fósiles (como carbón y petróleo) durante la actividad industrial y por la tala de bosques (como veremos en el capítulo 40). Según las predicciones de calentamiento global, los niveles más altos de CO_2 elevarán las temperaturas del planeta, lo cual aumentaría la evaporación de agua. Esto, a su vez, resecaría los suelos y los desiertos se expandirían. Los estomas, empero, se abren en parte como respuesta a niveles bajos de CO_2 dentro de las células oclusivas. La elevación de los niveles de CO_2 en la atmósfera también eleva el CO_2 dentro de esas células y causa un cierre parcial de los estomas. Además, un estudio reciente reveló que plantas cultivadas en una atmósfera rica en CO_2 tienen menos estomas por unidad de área foliar que las cultivadas en niveles de CO_2 bajos (preindustriales). Si hay menos estomas, y si crónicamente están parcialmente cerrados, cabría esperar una menor transpiración de las plantas que crezcan en un futuro más cálido que la de las plantas preindustriales. Algunos investigadores sugieren que, como resultado de la menor transpiración, la humedad de los suelos y el caudal de los ríos en el suroeste de Estados Unidos podría *subir* como respuesta al aumento en el CO_2 atmosférico. Estos ejemplos muestran que las plantas influyen considerablemente sobre lo que normalmente vemos como los aspectos inanimados de la biosfera, como la humedad, la precipitación pluvial, el agua del suelo y el caudal de los ríos. Las respuestas de las plantas a las actividades humanas no son simples ni fáciles de predecir y pueden tener un importante impacto sobre los ecosistemas.

por un camino creado por los poros de las paredes celulares y luego cruza las células endodérmicas por ósmosis. La fuerza impulsora de este flujo en masa es la baja presión hidrostática en el cilindro vascular creada por pérdidas de agua debidas a la transpiración de las hojas. Puesto que las plantas absorben el grueso de su agua durante periodos de alta transpiración, este mecanismo de flujo en masa impulsado por la presión es la forma primordial en que el agua entra en las raíces.

Resumen

Transporte de agua en el xilema

La transpiración de las hojas elimina agua de la parte superior de un tubo de xilema. El agua transpirada se repone con agua de más abajo en el tubo, así que el agua sigue subiendo por el xilema por flujo en masa. Este flujo ascendente retira agua del xilema de la raíz y del espacio extracelular circundante, lo que promueve el movimiento de agua por ósmosis del suelo hacia el cilindro vascular de la raíz. *El flujo de agua es unidireccional, de la raíz al vástago, porque sólo el vástago puede transpirar.*

Estomas ajustables controlan la intensidad de la transpiración

Aunque la transpiración proporciona la fuerza que transporta agua y minerales a las hojas en lo alto de la planta, también es la principal vía de pérdida de agua, pérdida que podría poner en riesgo la supervivencia misma de la planta, sobre todo en tiempos de calor y de sequía. Casi toda el agua se transpira a través de los estomas de las hojas y el tallo, así que podríamos pensar que basta con que la planta cierre los estomas para no perder agua. Sin embargo, no hay que olvidar que la fotosíntesis requiere dióxido de carbono del aire, el cual se

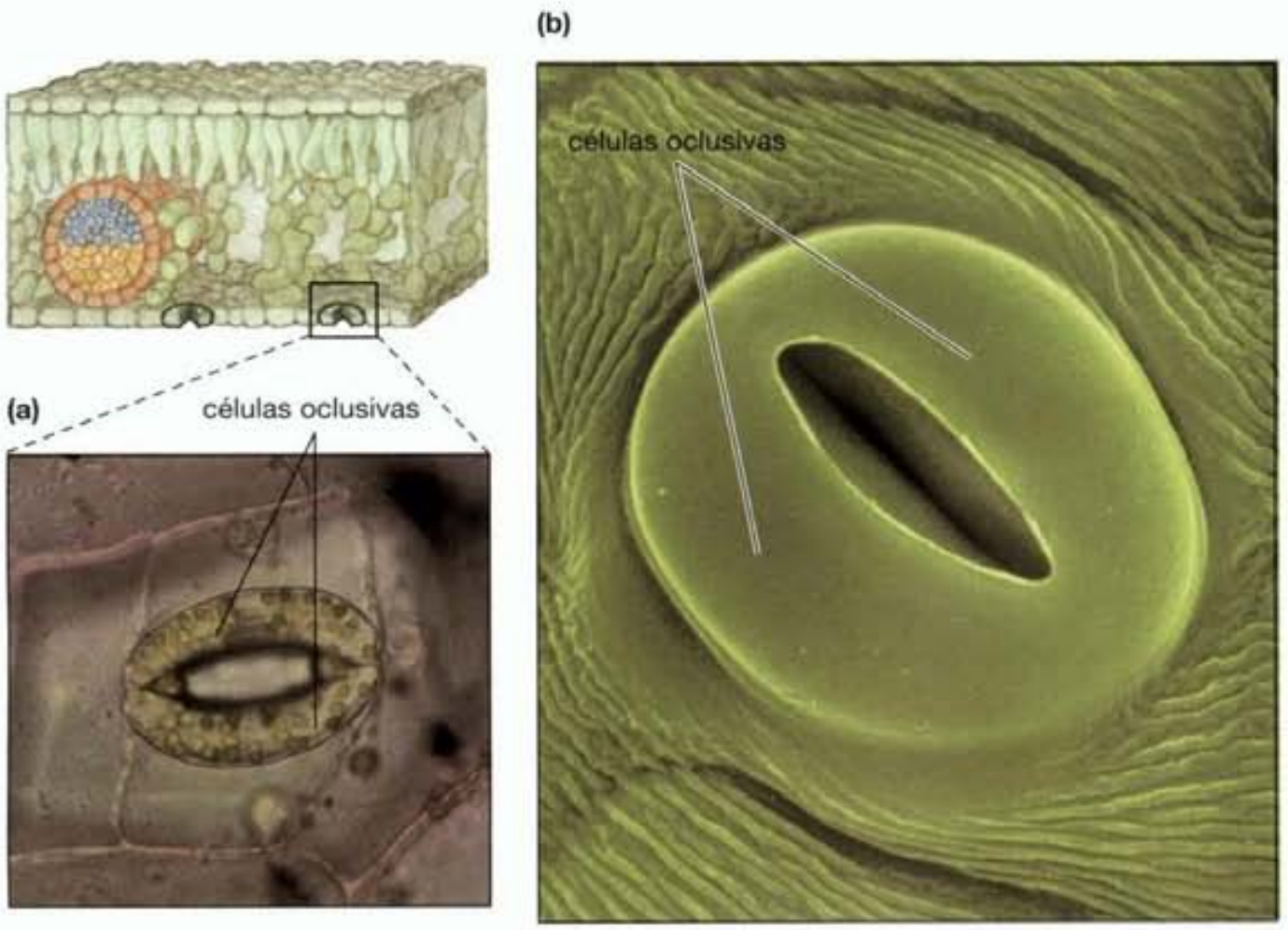


Figura 10-23 Estomas
Estomas vistos a través de ***(a)*** un microscopio óptico y ***(b)*** un microscopio electrónico de barrido. En la fotomicrografía puede verse que las células oclusivas contienen cloroplastos (los óvalos verdes dentro de las células), pero las demás células epidérmicas no.

difunde al interior de la hoja primordialmente a través de los estomas abiertos. *Por tanto, la planta debe lograr un equilibrio entre la captación de dióxido de carbono y la pérdida de agua abriendo y cerrando sus estomas.*

Un estoma consiste en una abertura central rodeada de dos células oclusivas fotosintéticas en forma de salchicha, las cuales regulan el diámetro de la abertura (Fig. 10-23). Salvo algunas excepciones, los estomas se abren durante el día, cuando la luz solar permite la fotosíntesis y se cierran de noche para no perder agua. También se cierran en la luz si la planta está perdiendo demasiada agua. Las plantas con hojas de orientación horizontal generalmente tienen más estomas en la superficie inferior, que está a la sombra, a fin de reducir la evaporación.

¿Cómo regulan las plantas la abertura y el cierre de los estomas? Los estomas se abren cuando las células oclusivas absorben agua y se alargan, arqueándose hacia afuera y ensanchando el espacio entre ellas. Los estomas se cierran cuando las células oclusivas pierden agua y se encogen, cerrando el espacio entre ellas. A su vez, el ingreso de agua está regulado por cambios en el contenido de potasio de las células oclusivas. La planta abre sus estomas bombeando activamente potasio al interior de las células oclusivas; el agua sigue al potasio por ósmosis. Al salir potasio de las células oclusivas, también sale agua por ósmosis y los estomas se cierran.

Varios factores regulan la concentración de potasio dentro de las células oclusivas. Los tres más importantes son la disponibilidad de luz y dióxido de carbono y los niveles de agua dentro de la hoja. Estos factores ayudan a la planta a establecer un equilibrio entre la necesidad de hacer fotosíntesis y la de conservar agua:

1. *Recepción de luz.* Cuando incide luz sobre pigmentos especiales contenidos en las células oclusivas, se inicia una serie de reacciones que hacen que se transporte activamente potasio al interior de las células oclusivas. El agua lo sigue por ósmosis y los estomas se abren. De noche, cuando no hay luz que active los pigmentos, el bombeo de potasio cesa. El potasio "sobrante" dentro de las células oclusivas sale por difusión y los estomas se cierran, conservando agua.
2. *Concentración de dióxido de carbono.* Las concentraciones bajas de CO_2 (como las que se presentan durante el día cuando la fotosíntesis excede la respiración celular) estimulan el transporte activo de potasio a las células oclusivas. Esto hace que se abran los estomas y entre CO_2 por difusión. De noche, la respiración celular en ausencia de fotosíntesis eleva los niveles de CO_2, lo que detiene el transporte de potasio al interior de las células oclusivas y permite que éstas se cierren.
3. *Agua.* Si una hoja pierde agua con mayor rapidez de la que puede reponerla del xilema, comienza a marchitarse y las células del mesófilo excretan una hormona, llamada **ácido abscísico**, la cual inhibe intensamente el transporte activo de potasio a las células oclusivas, contrarrestando los efectos estimuladores de la luz y los niveles bajos de CO_2; por tanto, cesa el bombeo de potasio. Al salir el potasio de las células oclusivas por difusión, éstas se encogen y los estomas se cierran. Como cabría suponer, cuando las plantas del jardín se ponen marchitas, no pueden alcanzar los niveles normales de fotosíntesis.

8 ¿Cómo transportan azúcares las plantas?

Los azúcares sintetizados en las hojas deben llevarse a otras partes de la planta, donde nutren estructuras no fotosintéticas como raíces y flores, y pueden almacenarse en las células de corticales de la raíz y el tallo. El transporte de azúcar es la función del floema.

Los botánicos que estudian el contenido del floema se valen de un ayudante de laboratorio de lo más extraño: el *áfido*.

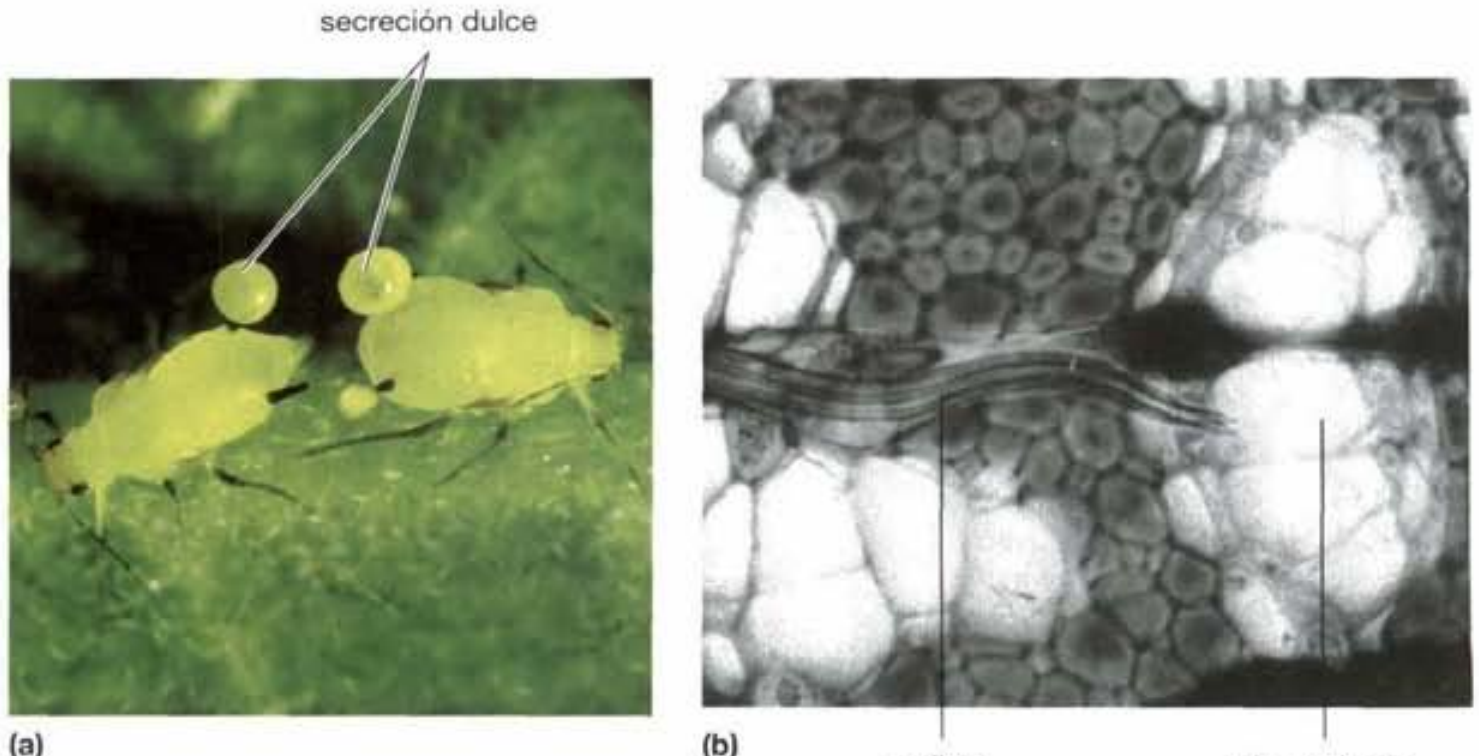


Figura 10-24 Los áfidos se alimentan del líquido azucarado de los tubos cribosos del floema
(a) Cuando un áfido perfora un tubo criboso, la presión en el tubo empuja el líquido a su tracto digestivo. La presión puede ser tan grande, que el líquido llega a atravesar el áfido y sale por el ano como "secreción dulce". Ciertas especies de hormigas actúan como "pastores" de los áfidos, defendiéndolos de depredadores a cambio de la secreción dulce. *(b)* El flexible estilete de un áfido, que atraviesa muchas capas de células hasta penetrar un elemento de tubo criboso.

Los áfidos o pulgones son insectos que se alimentan del líquido contenido en los tubos cribosos del floema. El áfido inserta su *estilete*, un tubo aguzado y hueco, a través de la epidermis y la corteza de un tallo joven hasta un tubo criboso (Fig. 10-24). Ahora el áfido sólo tiene que dejar que la planta realice el trabajo. El líquido de los tubos cribosos está a presión y fluye por el estilete hasta el tracto digestivo del áfido (¡a veces con tanta presión que sale por el otro extremo!). Los botánicos cortan el áfido pero dejan el estilete clavado, y así pueden recolectar líquido del tubo criboso, que consiste principalmente en sacarosa y agua. El contenido de sacarosa puede variar entre 10 y casi 25% por peso del líquido. ¿Cómo se transporta esta solución concentrada de azúcar por la planta?

La teoría de flujo-presión explica el movimiento de azúcares en el floema

El movimiento del líquido en el floema depende de la producción y el consumo de azúcar. Cualquier estructura que sintetiza azúcar activamente es una **fuente** desde la cual se transportará líquido de floema. En cambio, cualquier estructura que consume azúcar o la convierte en almidón es un **sumidero** hacia el que fluyen los líquidos del floema. Una hoja en formación será un sumidero durante su desarrollo y recibirá líquidos de floema de hojas más maduras. Al madurar, la hoja hará la fotosíntesis, producirá azúcar y se convertirá en una fuente de flujo de floema a otras hojas en desarrollo, flores o frutos o a las raíces. Por tanto, el líquido del floema puede subir o bajar por la planta, dependiendo de las necesidades metabólicas de las distintas partes en un momento dado.

El mecanismo más ampliamente aceptado para el transporte de azúcar en el floema es la **teoría de flujo-presión** (Fig. 10-25), que depende de diferencias de presión hidrostática (presión de agua) para desplazar líquido por los tubos cribosos. Ilustraremos esta teoría siguiendo el flujo de sacarosa de una hoja madura a un fruto en desarrollo:

① *Fuente de sacarosa: fotosíntesis.* Cuando una hoja fotosintetiza rápidamente, fabrica mucha glucosa, que en buena parte se convierte en sacarosa, una molécula mayor.

② *Carga de tubos cribosos del floema.* Gran parte de esta sacarosa se transporta activamente a células acompañantes del floema en las nervaduras de la hoja. Este movimiento eleva la concentración de sacarosa dentro de dichas células, por lo que la sacarosa se difunde por gradiente de concentración a través de plasmodesmos a elementos de tubo criboso adyacentes. A su vez, esta difusión eleva la concentración de sacarosa en el tubo criboso de la hoja.

③ *Ósmosis al interior del tubo criboso en la hoja.* La alta concentración de sacarosa en el tubo criboso reduce la concentración de agua en el tubo y hace que entre agua en él por ósmosis desde el xilema cercano. La presión hidrostática aumenta a medida que entran moléculas de agua en el tubo.

④ *Sumidero de sacarosa:* fruto en desarrollo. Mientras tanto, a cierta distancia por ese mismo tubo criboso, se está transportando activamente sacarosa, de los elementos de tubo criboso y células acompañantes a las células de un fruto. La concentración de azúcar se eleva en el fruto y se reduce en los tubos.

⑤ *Ósmosis desde el tubo criboso.* El agua sale del tubo criboso por ósmosis y sigue al azúcar hacia el fruto. La presión hidrostática en el tubo baja.

⑥ *Flujo en masa impulsado por un gradiente de presión hidrostática.* El agua que entra por ósmosis tras la sacarosa en el tubo criboso cerca de la hoja hace que aumente la presión hidrostática en esa porción del tubo. Mientras, el agua que entra en el fruto por ósmosis hace que baje la presión en el tubo cerca del fruto. Este gradiente de presión hace que fluya agua de la porción del floema que está en las hojas a la porción que está en los frutos, llevando consigo el azúcar disuelto.

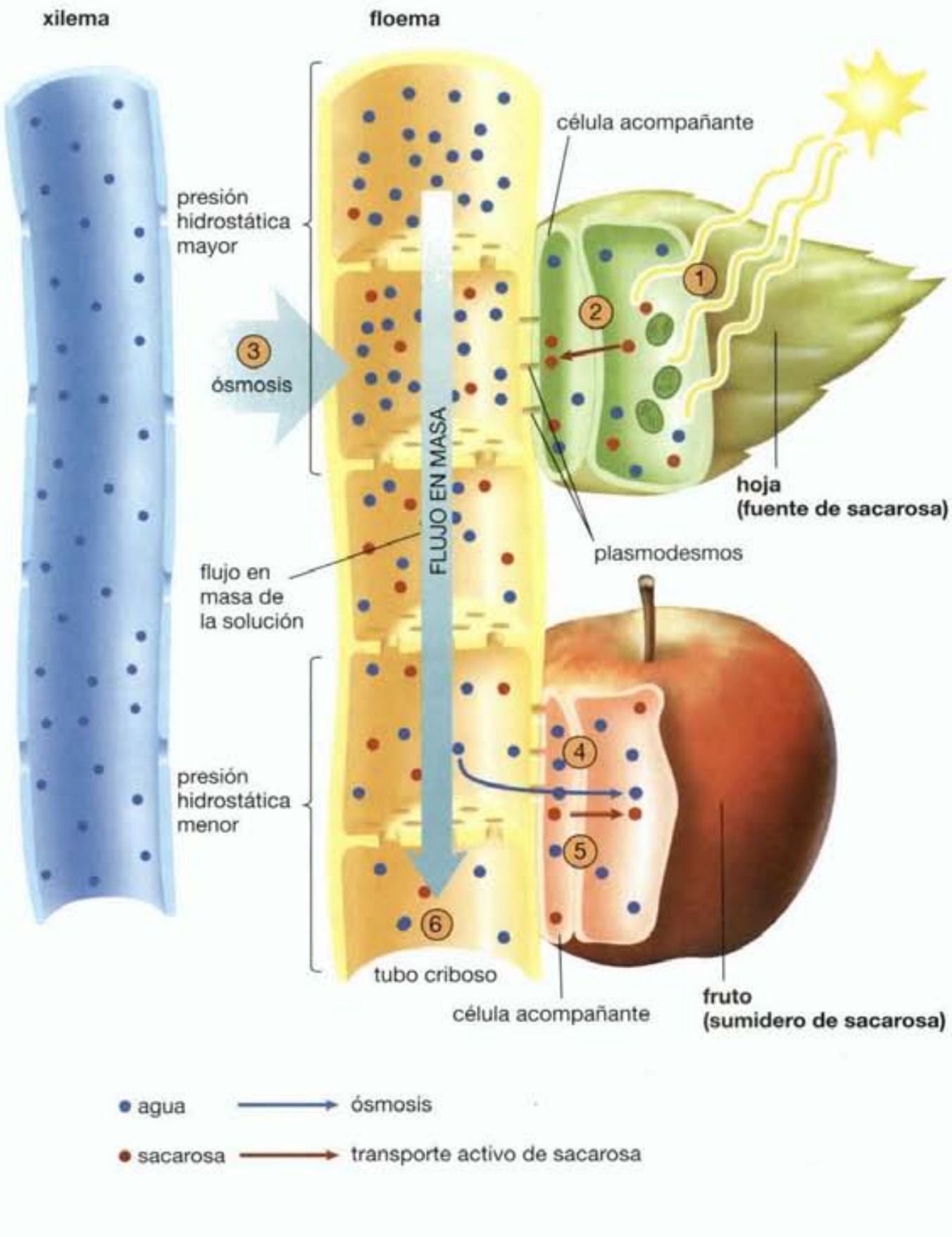


Figura 10-25 Teoría de flujo-presión
Según esta teoría, diferencias de presión hidrostática desplazan líquido por los tubos cribosos del floema. ① Una hoja que hace fotosíntesis fabrica sacarosa (puntos rojos) que se transporta activamente a una célula acompañante del floema. ② La sacarosa se difunde hacia el elemento de tubo criboso adyacente por plasmodesmos y eleva la concentración de sacarosa en el elemento. ③ Agua (puntos azules) sale del xilema cercano y pasa al "extremo foliar" del tubo criboso por ósmosis (flecha azul), elevando la presión hidrostática porque cada vez más moléculas de agua entran en el volumen fijo del tubo. ④ El mismo tubo criboso conduce a un fruto en desarrollo. En el "extremo fructífero" del tubo, la sacarosa pasa a las células acompañantes por difusión a través de plasmodesmos, y de ahí se transporta activamente a las células del fruto. ⑤ Sale agua del tubo por ósmosis y reduce la presión hidrostática en su interior. ⑥ La presión alta en el extremo foliar del floema y la presión baja en el extremo fructífero hacen que fluya agua en masa, junto con cualesquier soluto, de la hoja al fruto.

Conexiones evolutivas

Adaptaciones especiales de raíces, tallos y hojas

No todas las raíces son fibras sinuosas, no todos los tallos son lisos y erguidos y no todas las hojas son planas ni semejan abanicos. Así como la evolución ha modificado la forma básica de las extremidades de los vertebrados para adaptarla a las exigencias de correr, nadar y volar, también las fuerzas de la selección natural han alterado las partes de las plantas en respuesta a exigencias ambientales. Quizá sorprenda al lector enterarse de que muchas estructuras conocidas se derivan de partes insospechadas de una planta.

Aunque destacaremos las adaptaciones inusitadas, no hay que olvidar que *todas las plantas están adaptadas a su entorno.* La hoja "típica" de un roble o un arce es una adaptación tan especial como la espina de un cacto o el bulbo de un narciso.

Algunas raíces especializadas almacenan alimento; otras fotosintetizan

Las raíces quizá hayan sufrido menos modificaciones raras de su estructura básica que los tallos o las hojas. Algunas raíces tienen especializaciones extremas para almacenamiento, como la remolacha, la zanahoria o el camote. Algunas de las adaptaciones más estrambóticas de las raíces se presentan en ciertas orquídeas que crecen sobre árboles. Algunas de esas orquídeas aéreas tienen raíces verdes que efectúan fotosíntesis; de hecho, en algunas orquídeas las raíces verdes son la única parte de la planta capaz de fotosintetizar (Fig. 10-26).

Algunos tallos especializados producen plantas nuevas, almacenan agua o alimento, o producen espinas o zarcillos

Muchas plantas tienen tallos modificados que desempeñan funciones muy distintas de la función original de levantar hojas hacia la luz. Las fresas, por ejemplo, producen **estolones** o

Figura 10-26 Una adaptación de las raíces
Esta orquídea *Cattleya* crece en un árbol de la cuenca del Amazonas. Sus raíces penden bajo la rama del árbol.

guías rastreras que se extienden sobre el suelo y de los que brotan nuevas plantas de fresa donde los nudos tocan el suelo (Fig. 10-27a). Estas nuevas plantas están conectadas a la planta "madre", pero una vez que forman raíces pueden vivir de forma independiente.

Algunas plantas, como el baobab (Fig. 10-27b), almacenan agua en tallos sobre el suelo. Muchas otras almacenan carbohidratos en tallos subterráneos. La papa blanca común es en realidad un tallo de almacenaje: cada "ojo" es una yema lateral, lista para sacar una rama al año siguiente, utilizando la energía almacenada como almidón en la papa para impulsar el crecimiento de la rama. Los lirios tienen tallos subterráneos horizontales llamados **rizomas**, que almacenan carbohidratos producidos durante el verano. Los lirios pueden propagarse con trozos de rizoma; si un trozo con nudo contiene suficiente alimento almacenado, puede generar una planta completa.

Muchos tallos aéreos producen ramas modificadas con funciones especiales. Una adaptación común de las ramas es la **espina**, que por lo general crece en la ubicación normal de las ramas justo arriba del punto de sujeción de una hoja. Las espinas duras y puntiagudas disuaden a los animales que quisieran comerse las ramas. Algunas de las ramas de la vid y de la enredadera de Boston se han modificado para formar **zarcillos**, los cuales se enredan en árboles, enrejados o edificios para que la planta, que de otro modo estaría tendida en el suelo, tenga mejor acceso a la luz solar.

Hojas especializadas conservan y almacenan agua, almacenan alimentos o incluso capturan insectos

Los factores ambientales más importantes que afectan el crecimiento de las hojas son la temperatura y la disponibilidad de luz y agua. Por ejemplo, las plantas que crecen en el piso de una selva tropical tienen abundante agua todo el año pero muy poca luz, debido a la espesa sombra de las varias capas de árboles que hay arriba. Por ello, sus hojas tienden a crecer mucho: una adaptación exigida por el bajo nivel de luz y permitida por la abundante agua.

En el otro extremo, los desiertos reciben abundante luz solar prácticamente todos los días, pero el agua está limitada

(a)

(b)

Figura 10-27 Algunas adaptaciones de los tallos
(a) *La fresa playera puede reproducirse por estolones:* tallos horizontales que se extienden sobre la arena. Si un nodo de un estolón toca el suelo, le brotarán raíces y se convertirá en una planta completa. ***(b)*** El baobab desarrolla un tronco muy grueso que almacena agua. Este árbol crece en regiones áridas; cuando llueve, al árbol le conviene almacenar toda el agua que pueda. Algunos baobabs tienen troncos tan grandes que han sido ahuecados para usarse como pequeñas casas y, en un caso, ¡como cárcel!

y la temperatura es ardiente. Las plantas desérticas han desarrollado dos adaptaciones drásticamente distintas a esta situación. Algunas tienen hojas muy gruesas con células grandes que almacenan agua de las escasas lluvias, en preparación para los inevitables largos periodos de sequía (Fig. 10-28a). Tales hojas están cubiertas de una gruesa cutícula que reduce considerablemente la evaporación de agua. Los cactos utilizan la estrategia opuesta: reducen las hojas a delgadas espinas que protegen a las plantas contra los herbívoros y reducen la pérdida de agua (Fig. 10-28b). En los cactos, la fotosíntesis se efectúa en las células corticales de los verdes tallos almacenadores de agua.

Las hojas modificadas de otras plantas tienen funciones no relacionadas con la fotosíntesis ni con la conservación de agua. El chícharo común, por ejemplo, se sujeta a cercas, postes u otras plantas con zarcillos trepadores. A diferencia de los zarcillos de la vid, que se derivan de ramas, los del chícharo son pequeñas hojas delgadas y flexibles. Algunas plantas, como las cebollas, narcisos y tulipanes, emplean hojas gruesas y carnosas como órganos de almacenamiento. Un bulbo de narciso consiste en un tallo corto rodeado por gruesas hojas traslapantes que almacenan nutrimentos durante el invierno (Fig. 10-28c).

Por último, unas cuantas plantas han volteado la tortilla a los animales y se han convertido en depredadores. Por ejemplo, tanto la atrapamoscas como la drosera (véase la foto con que abre el capítulo) tienen hojas modificadas que actúan como trampas para capturar insectos desprevenidos.

Pese a lo variadas y, en algunos casos, estrambóticas que son estas especializaciones de las hojas, la más extrema e importante es la flor. Como veremos en el capítulo 11, estas "hojas reproductoras" permitieron a las fanerógamas convertirse en las plantas dominantes en tierra.

(a)

(b)

(c)

Figura 10-28 Algunas adaptaciones de las hojas
(a) Las plantas del desierto reciben abundante luz, pero muy poca agua. Algunas han desarrollado hojas carnosas que almacenan agua de las lluvias ocasionales, como el baobab hace en su tronco. ***(b)*** Las espinas de los cactos del desierto son hojas cuya área superficial se ha reducido al mínimo para disminuir la evaporación y proteger a la planta contra animales ramoneadores. ***(c)*** Los bulbos de narciso consisten en tallos centrales cortos rodeados por gruesas hojas que almacenan agua y alimento. Al igual que otras monocotiledóneas, estos bulbos forman raíces como excrecencias de la base del tallo.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Una hermosa trampa mortal

¿Por qué atrapa insectos la drosera? Como hemos visto, las bacterias fijadoras de nitrógeno del suelo son una importante fuente de este crucial nutrimento para las plantas. Los suelos de los pantanos suelen ser muy ácidos y las condiciones ácidas son hostiles para las bacterias fijadoras de nitrógeno. Por ello, los suelos cenagosos suelen contener muy poco nitrógeno y son los hábitats preferidos de las plantas carnívoras como la drosera. Los cuerpos ricos en proteínas de animales como los insectos son excelentes fuentes de nitrógeno; sólo hay que atraparlos y digerirlos, cosa nada fácil para una planta. La drosera resuelve este problema utilizando pelos glandulares en sus hojas. Estas curiosas estructuras secretan una compleja mezcla de sustancias. El dulce y pegajoso néctar y un mucílago adhesivo, cual papel atrapamoscas biológico, atraen y luego sujetan a insectos desprevenidos. Luego, varias enzimas distintas contenidas en las gotitas atacan el exoesqueleto y las proteínas internas del insecto, descomponiéndolos en sus componentes ricos en nitrógeno, los cuales son absorbidos por las hojas a través de las mismas glándulas que secretan las enzimas. Los pelos de la drosera incluso se mueven hacia el insecto en respuesta a las vibraciones causadas por su forcejeo. Las vibraciones hacen que se abran canales especiales para iones en las células de los pelos, los cuales permiten el ingreso de iones cargados. Esta señal eléctrica, por un mecanismo que sigue siendo un tanto misterioso, hace que los pelos se flexionen.

En un paseo, usted encuentra una planta cuyas hojas tienen la forma de una taza honda. Al asomarse al interior, ve una sopa de insectos muertos en diversas etapas de descomposición que flotan en un líquido. Con la linterna y lupa que siempre lleva consigo en sus excursiones, examina las paredes internas de la taza y ve pequeños pelos, todos angulados en la misma dirección. ¿A qué dirección apuntan los pelos y por qué? ¿Qué tipos de sustancias podría descubrir en el líquido del interior de la taza si pudiera analizarlo? ¿Qué cree que esté sucediendo ahí? ¿En qué tipo de suelo es probable que esté creciendo esta planta?

Resumen de conceptos clave

1 ¿Cómo está organizado el cuerpo de las plantas y cómo crecen?

El cuerpo de una planta terrestre consta de raíz y vástago. Las raíces normalmente son subterráneas y tienen seis funciones: (1) anclan la planta en el suelo; (2) absorben agua y minerales del suelo; (3) almacenan productos excedentes de la fotosíntesis; (4) transportan agua, minerales, productos de la fotosíntesis y hormonas; (5) producen algunas hormonas; y (6) interactúan con hongos y microorganismos del suelo que proporcionan nutrimentos. Los vástagos suelen estar sobre el suelo y constan de tallo, hojas, yemas y (en temporada) flores y frutos. Las principales funciones del tallo son (1) fotosíntesis, (2) transporte de materiales, (3) reproducción y (4) síntesis de hormonas.

El cuerpo de una planta se compone de dos clases principales de células: meristemáticas y diferenciadas. Las células meristemáticas son células no diferenciadas que aún pueden efectuar división celular mitótica. Las células diferenciadas surgen de divisiones de las células meristemáticas, se especializan para realizar funciones específicas y por lo regular no se dividen. Casi todas las células meristemáticas se encuentran en meristemos apicales en las puntas de las raíces y el vástago y en meristemos laterales en las paredes de las raíces y el vástago. El crecimiento primario (aumento de longitud y diferenciación de las partes) es resultado de la división y diferenciación de células de los meristemos apicales; el crecimiento secundario (aumento de diámetro) es resultado de la división y diferenciación de células de meristemos laterales.

2 ¿Qué tejidos y tipos de células tienen las plantas?

El cuerpo de una planta consta de tres sistemas de tejidos: dérmico, fundamental y vascular. El primero forma la cubierta exterior del cuerpo de la planta y en las hojas y raíces y tallos primarios generalmente es una capa monocelular de epidermis. Después del crecimiento secundario, el tejido dérmico es una cubierta de corcho que tiene varias capas.

El sistema de tejidos fundamentales consiste en varios tipos de células que incluyen el parénquima, el colénquima y el esclerénquima. Casi todos intervienen en funciones de fotosíntesis, sostén o almacenamiento. El tejido fundamental constituye la mayor parte de una planta joven durante el crecimiento primario. Durante el crecimiento secundario de tallos y raíces, el tejido fundamental es una parte cada vez más pequeña del cuerpo de la planta.

El sistema de tejido vascular consiste en xilema, que transporta agua y minerales de las raíces al vástago, y floema, que transporta agua, azúcares, aminoácidos y hormonas a todo el cuerpo de la planta.

3 Raíces: Anclaje, absorción y almacenamiento

El crecimiento primario de las raíces produce una estructura que consta de una epidermis exterior, un cilindro vascular interno de tejidos conductores y una corteza entre los dos. El meristemo apical cerca de la punta de la raíz está protegido por la cofia. Las células de la epidermis de la raíz absorben agua y minerales del suelo. Los pelos radiculares son proyecciones de las células epidérmicas que incrementan el área superficial para la absorción. Casi todas las células corticales almacenan azúcares excedentes (casi siempre en forma de almidón) producidos por la fotosíntesis. La capa más interna de células corticales es la endodermis, que controla el movimiento de agua y minerales del suelo al cilindro vascular. Este último contiene los tejidos conductores: xilema y floema.

4 Tallos: En busca de la luz

El crecimiento primario de los tallos de dicotiledóneas produce una estructura que consiste en una epidermis exterior impermeable; células de sostén y fotosintéticas en la corteza bajo la epidermis; tejidos vasculares de xilema y floema; y células de sostén y almacenamiento en la médula al centro. Las hojas y yemas laterales se encuentran en nudos en la superficie del tallo. En las condiciones hormonales apropiadas, una yema lateral puede brotar para formar una rama.

El crecimiento secundario de los tallos es resultado de divisiones celulares en el cambium vascular y el cambium de corcho. El cambium vascular produce xilema secundario y floema

secundario, e incrementa el diámetro del tallo. El cambium de corcho produce células impermeables de corcho que cubren el exterior del tallo.

5 Hojas: Los colectores solares de la Naturaleza

Las hojas son los principales órganos fotosintéticos de las plantas. El limbo de una hoja consiste en una epidermis impermeable que rodea a células del mesófilo, las cuales contienen cloroplastos y llevan a cabo la fotosíntesis, y a haces vasculares de xilema y floema, que transportan agua, minerales y productos de la fotosíntesis entre la hoja y el resto de la planta. La epidermis está perforada por poros ajustables llamados *estomas* que regulan el intercambio de gases y agua.

6 ¿Cómo obtienen nutrimentos las plantas?

Casi todos los minerales se toman del agua del suelo por transporte activo en los pelos radiculares. Esos minerales se difunden al interior de la raíz a través de plasmodesmos hasta llegar al periciclo, junto al cilindro vascular. Ahí, se les transporta activamente al expacio extracelular del cilindro vascular, de donde pasan por difusión a las traqueidas y elementos de los vasos del xilema.

Muchas plantas tienen hongos llamados *micorrizas* asociados a sus raíces que les ayudan a absorber nutrimentos del suelo. El nitrógeno sólo puede absorberse como amonio o nitrato, formas que son escasas en casi todos los suelos. Las leguminosas han desarrollado una relación de cooperación con bacterias fijadoras de nitrógeno que invaden las raíces de la planta. La planta proporciona azúcares a las bacterias y éstas utilizan parte de la energía de esos azúcares para convertir nitrógeno atmosférico en amonio, que luego la planta absorbe.

7 ¿Cómo obtienen agua las plantas y cómo transportan agua y minerales?

La teoría de cohesión-tensión explica la función del xilema: la cohesión entre las moléculas de agua debida a puentes de hidrógeno mantiene unidas esas moléculas dentro de los tubos del xilema casi como si fuera una cadena sólida. A medida que se evaporan moléculas de agua de las hojas durante la transpiración, los puentes de hidrógeno tiran de otras moléculas y las suben por el xilema para reponer la pérdida. Este movimiento se transmite por el xilema hasta la raíz, donde la pérdida de agua del cilindro vascular promueve el movimiento de agua del suelo a través de la endodermis por ósmosis. Puesto que las células de la epidermis y la corteza de la raíz no están apretadas y tienen paredes porosas, el agua del suelo dispone de un camino ininterrumpido a través de las capas exteriores de la raíz hasta la capa impermeable de la banda de Caspari entre las células endodérmicas. Tanto la captación de minerales como el movimiento ascendente de agua por el xilema, impulsado por la transpiración, contribuyen a un gradiente de concentración del agua entre ambos lados de las células endodérmicas, siendo mayor la concentración de moléculas de agua libre en el espacio extracelular afuera de la endodermis que en el espacio extracelular adentro de la endodermis. Por ello, el agua cruza por ósmosis las membranas plasmáticas de las células endodérmicas e ingresa en el espacio extracelular del cilindro vascular. El gradiente de presión hidrostática creado por la pérdida de agua por transpiración es la fuerza primaria que introduce agua en la raíz.

8 ¿Cómo transportan azúcares las plantas?

La teoría de flujo-presión explica el transporte de azúcar en el floema: las partes de la planta que sintetizan azúcar (las hojas, por ejemplo) exportan azúcar al tubo criboso. El aumento en la concentración de azúcar hace que entre agua por ósmosis, lo que eleva la presión hidrostática en esa parte del floema. Las partes de la planta que consumen azúcar (los frutos, por ejemplo) sacan azúcar del tubo criboso. La pérdida de azúcar causa pérdida de agua por ósmosis y reduce la presión hidrostática. El agua y el azúcar disuelto se mueven por flujo en masa dentro del tubo criboso, de las zonas de presión alta a las de presión baja.

Términos clave

ácido abscísico *p. 221*
albura *p. 211*
anillo anual *p. 212*
bacteria fijadora de nitrógeno *p. 217*
banda de Caspari *p. 209*
cambium (cambia) *p. 204*
cambium suberígeno (o de corcho) *p. 213*
cambium vascular *p. 211*
célula acompañante *p. 207*
célula de corcho *p. 213*
célula diferenciada *p. 202*
célula en empalizada *p. 215*
célula esponjosa *p. 215*
célula guarda (o eclusiva) *p. 215*
célula meristemática *p. 202*
célula suberosa *p. 205*
cilindro vascular *p. 209*
cofia *p. 207*
colénquima *p. 205*
concavidad *p. 207*
corteza *p. 209*
crecimiento primario *p. 204*
crecimiento secundario *p. 204*
cutícula *p. 204*
decorticación anular *p. 213*
dicotiledónea *p. 202*
duramen *p. 211*
elemento de tubo criboso *p. 207*
elemento de los vasos *p. 207*
endodermis *p. 209*
entrenudo *p. 210*
epidermis *p. 204*
esclerénquima *p. 205*
espina *p. 224*
estolón (o guía rastrera) *p. 223*
estoma *p. 211*
fijación de nitrógeno *p. 217*
floema *p. 207*
floema primario *p. 211*
floema secundario *p. 211*
flujo en masa *p. 218*
fuente *p. 222*
haz vascular *p. 215*
hoja *p. 213*
leguminosa *p. 217*
limbo *p. 213*
médula *p. 211*
meristemo apical *p. 204*
meristemo lateral *p. 204*
mesófilo *p. 215*
micorriza *p. 217*
mineral *p. 215*
monocotiledónea *p. 202*
nódulo *p. 217*
nudo *p. 210*
nutrimento *p. 215*
parénquima *p. 205*
peciolo *p. 215*
pelo absorbente *p. 205*
periciclo *p. 209*
peridermis *p. 205*
placa cribosa *p. 207*
primordio de hoja *p. 210*
raíz *p. 202*
raíz primaria *p. 207*
raíz secundaria *p. 209*
rizoma *p. 224*
sistema de raíces fibrosas *p. 207*
sistema de raíces *p. 202*
sistema de raíces primarias *p. 207*
sistema de tejido dérmico *p. 204*
sistema de tejido fundamental *p. 204*
sistema de tejido vascular *p. 204*
sistema de vástago *p. 202*
sumidero *p. 222*
tallo *p. 202*
tejido epidérmico *p. 204*
teoría de cohesión-tensión *p. 218*
teoría de flujo-presión *p. 222*
transpiración *p. 218*
traqueida *p. 205*
tubo criboso *p. 207*
vaso *p. 207*
vástago *p. 202*
vena *p. 215*
xilema *p. 205*
xilema primario *p. 211*
xilema secundario *p. 211*
yema lateral *p. 210*
yema terminal *p. 210*
zarcillo *p. 224*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *En una relación de micorriza, la raíz de una planta tiene una relación simbiótica con*
   a. un hongo que ayuda a obtener minerales del suelo
   b. un hongo que ayuda a fijar nitrógeno del aire y convertirlo en una forma que la planta pueda aprovechar
   c. bacterias que ayudan a obtener minerales del suelo
   d. bacterias que ayudan a fijar nitrógeno del aire y convertirlo en una forma que la planta pueda aprovechar
   e. un alga que ayuda a efectuar la fotosíntesis
2. *¿Qué de lo siguiente interviene en la teoría de cohesión-tensión que explica el movimiento de agua en las plantas?*
   a. la presencia de puentes de hidrógeno que mantienen unidas a las moléculas de agua
   b. la atracción entre las moléculas de agua y las paredes del xilema
   c. la difusión de agua desde células de la raíz hasta células del vástago
   d. la evaporación de agua por los estomas
   e. todo lo anterior interviene en la teoría
3. *Usted y un amigo tallan sus iniciales a metro y medio del suelo en un árbol del campus. En ese momento el árbol tiene 13 metros de altura. Cuando usted regrese para su vigesimoquinta reunión de ex alumnos, el árbol tendrá 33 metros de altura. ¿A qué altura sobre el suelo deberá buscar sus iniciales?*
   a. 1.5 m
   b. 13 m
   c. 20 m
   d. 31.5 m
   e. 33 m
4. *Si quisiera demostrar a un amigo lo mucho que ha aprendido en clase de biología, ¿qué de lo siguiente NO usaría para identificar una planta como dicotiledónea?*
   a. hojas con venas dispuestas como una red
   b. hojas con forma de mano
   c. seis pétalos
   d. raíz primaria o típica
   e. semilla con dos cotiledones
5. *Cuando el agua entra en la raíz de una planta, una capa cerosa la obliga a atravesar las células endodérmicas. Dicha capa es:*
   a. la cutícula
   b. la epidermis
   c. la peridermis
   d. el xilema
   e. la banda de Caspari
6. *¿Cuál de las siguientes NO ES una adaptación especial de ciertas raíces, tallos u hojas?*
   a. raíces—fotosíntesis
   b. tallos—almacenamiento de agua
   c. hojas—defensa
   d. raíces—captura de presas
   e. tallos—producir nuevas plantas

? Preguntas de repaso

1. Describa la ubicación y funciones de los tres sistemas de tejidos de las plantas terrestres.
2. Distinga entre crecimiento primario y secundario y describa los tipos de células que intervienen en cada uno.
3. Distinga entre células meristemáticas y diferenciadas. ¿Qué meristemos dan origen al crecimiento primario? ¿Y al secundario? ¿Dónde está cada tipo de células?
4. Diagrame la estructura interna de una raíz después del crecimiento primario, rotulando y describiendo la función de la epidermis, la corteza, la endodermis, el periciclo, el xilema y el floema. ¿Qué tejidos hay en el cilindro vascular?
5. ¿En qué difieren el xilema y el floema?
6. ¿Qué función principal tienen las raíces, los tallos y las hojas?
7. ¿Qué tipos de células forman los pelos radiculares? ¿Qué función tienen esos pelos?
8. Diagrame la estructura interna de las hojas. ¿Qué estructuras regulan la pérdida de agua y la absorción de CO_2 en las hojas?
9. ¿Qué papel desempeña el ácido abscísico en el control de la apertura y cierre de los estomas? Describa el ciclo diario de apertura y cierre de las células oclusivas. ¿Cómo intervienen en este proceso las diversas condiciones ambientales?

Aplicación de conceptos

1. Una forma mutante de áfido, el cháfido, inserta su estilete en los elementos vasculares del xilema. ¿Qué materiales hay en los líquidos del xilema? ¿Podría un áfido subsistir con esos líquidos? ¿El líquido del xilema fluiría al áfido? Explique sus respuestas.
2. Una de las metas más importantes de los botánicos moleculares es insertar los genes para fijación de nitrógeno, o la capacidad de establecer relaciones simbióticas con bacterias fijadoras de nitrógeno, en cultivos como el maíz y el trigo. ¿Por qué sería útil la inserción de tales genes? ¿Qué cambios en las prácticas agrícolas serían posibles con esta técnica?
3. Comente varias formas en que la evolución de las plantas vasculares acusa gran influencia de las características especiales del agua.
4. Un importante problema ecológico es la desertificación, en la que el pastoreo excesivo de ganado u otros animales reduce demasiado el número de plantas en un área. Indique cómo lo aprendido acerca de los movimientos del agua dentro de las plantas permite entender este proceso en el que hay menos agua en la atmósfera, menos lluvia y por tanto condiciones áridas y desérticas.
5. Las selvas tropicales contienen muchas plantas aún no identificadas, muchas de las cuales tienen usos como medicinas o alimentos. Si le encargaran buscar productos útiles en cierta porción de la selva tropical, ¿cómo usaría la información de este capítulo para hacer más concreta la búsqueda? ¿Qué tipos de tejidos u órganos vegetales sería más probable que contuvieran tales productos?
6. El desierto tiende a tener dos tipos de plantas en lo que respecta a sus sistemas de raíces: pastos o hierbas pequeñas y arbustos o árboles pequeños. Los pastos y las hierbas suelen tener raíces fibrosas; los arbustos y árboles, raíces típi-

cas. ¿Qué ventajas se le ocurre que tenga cada sistema? ¿Cómo permite cada tipo de raíz sobrevivir en un entorno desértico?

7. Los pastos (monocotiledóneas) forman su meristemo primario cerca del suelo, no en las puntas de las ramas como las dicotiledóneas. ¿Cómo permite esto tener un prado y podarlo semanalmente en el verano? ¿Qué sucedería si se tuviera un prado de dicotiledóneas y se intentara podarlo?

8. Comente las estructuras y adaptaciones que podrían darse en las hojas de plantas que viven en hábitats (a) secos y soleados, (b) húmedos y soleados, (c) secos y con sombra y (d) húmedos y con sombra. ¿Cuál de esos hábitats cree que sería el más inhóspito (por ejemplo, en cuál sería más difícil diseñar una hoja funcional)?

Para mayor información

Baskin, Y. "Forests in the Gas." *Discover*, octubre de 1994. Al aumentar el dióxido de carbono en la atmósfera, las relaciones de las plantas en el entorno natural cambiarán.

Day, S. "A Shot in the Arm for Plants." *New Scientist*, 9 de enero de 1993. Las plantas expuestas a insectos o enfermedades podrían producir sustancias que se transportan por todo el cuerpo para protegerlas de ataques futuros.

Line, L. "The Return of an American Classic." *Audubon*, septiembre/octubre de 1997. La enfermedad del olmo holandés casi ha acabado con el majestuoso olmo americano, pero unos cuantos tenaces supervivientes con resistencia a este hongo se están propagando para venderse en el año 2000.

Weiss, R. "When Plants Act Like Animals." *National Wildlife*, diciembre de 1994-enero de 1995. Un divertido vistazo a los movimientos de las plantas.

Zimmer, C. "The Processing Plant." *Discover*, septiembre de 1995. La planta jarra púrpura complementa su dieta digiriendo moscas, con la sorprendente ayuda de larvas de insectos que medran en la "cámara digestiva" de la planta.

Zimmer, C. "The Web Below." *Discover*, noviembre de 1997. Una red subterránea de micorrizas transfiere nutrimentos entre los árboles y ayuda a mantener la salud del bosque.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. a 2. c 3. a 4. c 5. e 6. d

TUTOR MULTIMEDIA
Forma y función de las plantas

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Una hermosa trampa mortal

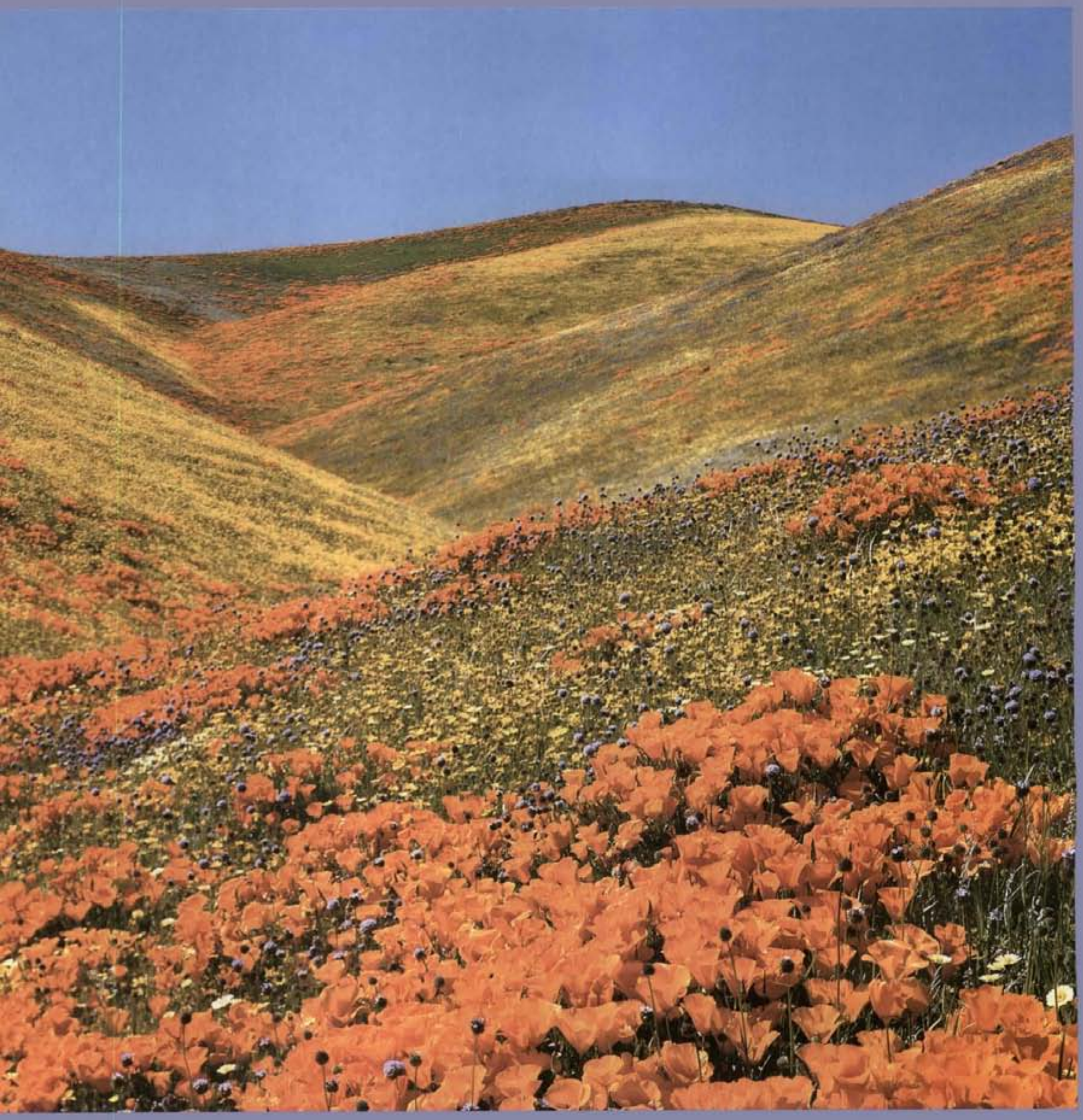
Tiempo estimado: 15 minutos

¿Recuerda la planta Seymour en "La pequeña tienda de los horrores"? ¡Ésa sí es una planta carnívora! Las plantas carnívoras reales tal vez no sean tan espectaculares, pero han desarrollado fascinantes mecanismos para atraer, capturar y digerir su presa. Este ejercicio da un vistazo a los "parientes de Seymour".

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 23 y luego Web Investigation para comenzar.

"Para cuando llego al bosque, llevo todo tipo de semillas enganchadas en mi saco o enredadas en los calcetines o adheridas por ingeniosas artimañas a los cordones de mis zapatos. Las dejo que me acompañen. A fin de cuentas, ¿quién soy yo para oponerme a tanta inventiva? Es evidente que la Naturaleza, o alguna parte de ella encarnada en estas semillas, tiene intenciones que van más allá de este campo y ha hecho planes para viajar conmigo."

Loren Eiseley en* The Immense Journey *(1957)



El Valle del Antílope en California se cubre de amapolas después de las lluvias primaverales. Las flores silvestres del desierto florecen y producen semillas rápidamente, aprovechando la efímera humedad de la primavera previa a la sequía y el calor del verano. Los colores brillantes, la forma y el aroma de las flores atrae a polinizadores animales.

11 Reproducción y desarrollo de las plantas

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Paseo por una pradera

1 ¿En qué consiste el ciclo de vida de las plantas?

2 ¿Cómo evolucionaron las flores?

Las flores completas tienen cuatro partes principales

3 ¿Cómo se desarrollan los gametofitos en las fanerógamas?

El polen es el gametofito masculino

El saco embrionario es el gametofito femenino

4 ¿Cómo da pie la polinización a la fecundación?

5 ¿Cómo se desarrollan las semillas y frutos?

La semilla se desarrolla a partir del óvulo y el saco embrionario

El fruto se desarrolla a partir de la pared del ovario

El estado de latencia de las semillas ayuda a garantizar la germinación en el momento apropiado

6 ¿Cómo germinan y crecen las semillas?

La punta del vástago debe protegerse

Los cotiledones nutren a la semilla germinante

Control del desarrollo de la plántula

Conexiones evolutivas: Adaptaciones para la polinización y la diseminación de las semillas

Los frutos ayudan a dispersar las semillas

Otro vistazo al estudio de caso: Paseo por una pradera

ESTUDIO DE CASO

Paseo por una pradera

Imagine que camina por una pradera cubierta de flores silvestres o por las laderas alfombradas de amapolas y lupinos del Valle del Antílope en el sur de California, que se aprecia en la fotografía que abre este capítulo. Podría pensar que estos despliegues florales fueron creados únicamente para el disfrute humano. La realidad es que las plantas han desarrollado flores llamativas para los pájaros y las abejas y para escarabajos, polillas e incluso murciélagos. Quizá la verdadera maravilla es que también nosotros nos sintamos atraídos hacia las flores. ¿Por qué tienen un colorido tan diverso y llamativo? ¿No sería más sencillo y eficiente para la planta que las flores fueran verdes y pudieran realizar la fotosíntesis?

Si comenzó a estornudar nada más al imaginarse que camina por un campo en flor o cubierto de pasto en el verano, podría interesarle especialmente el polen. ¿Qué es el polen y por qué el aire del verano está tan lleno de él? Si pudiera regresar al Valle del Antílope en otoño, donde en primavera se mecían las flores de amapola encontraría vainas alargadas en diversos tonos de verde y marrón, algunas llenos de diminutas semillas negras, otras abiertas y vacías. Camine por cualquier pradera silvestre en el otoño y sus calcetines le picarán por los pequeños abrojos y semillas de pasto que (parafraseando a Loren Eiseley) han hecho planes para viajar con usted. Aunque las plantas están muriendo, sabemos que el campo florecerá otra vez en la primavera. ¿Cómo opera el ciclo de la vida en las plantas? Averigüémoslo. ■

1 ¿En qué consiste el ciclo de vida de las plantas?

¿Tienen actividad sexual las plantas? Sin duda. Muchas plantas se pueden reproducir de forma sexual o bien asexual. En la reproducción asexual de las plantas, por lo regular una parte de una planta (digamos, un tallo) da origen a una nueva planta. Las células de la planta progenitora sufren mitosis para producir su descendencia asexualmente. Por tanto, la descendencia es genéticamente idéntica al progenitor. En el capítulo 10 se mencionaron varios métodos de reproducción asexual, como los estolones de las fresas, los bulbos de los narcisos y los rizomas de los lirios. La reproducción asexual suele ser muy eficaz y permite a las plantas colonizar toda un área en la que la planta original encontró condiciones óptimas.

No obstante, si la descendencia es genéticamente idéntica a la progenitora, estará bien adaptada al ambiente como ella. ¿Y si el entorno cambia? Casi toda la descendencia producida sexualmente combina genes de ambos progenitores y por tanto podría diferir de ambos. Esta nueva combinación de características podría ayudar a la descendencia a enfrentar entornos cambiantes o a sobrevivir en hábitats ligeramente distintos. Por ello, casi todos los organismos, entre ellos las plantas, se reproducen sexualmente, al menos una parte del tiempo.

Durante el ciclo de vida animal que ya conocemos, los animales con células diploides ($2n$) producen gametos haploides (n) (espermatozoides u óvulos) mediante meiosis. Los gametos se fusionan para formar una nueva célula diploide que al desarrollarse se convierte en el organismo adulto mediante divisiones celulares mitóticas repetidas. El ciclo de vida de las plantas es un poco más complejo. Las plantas tienen dos formas multicelulares distintas, una diploide y una haploide, que dan origen una a la otra. Por ello, decimos que el ciclo de vida de las plantas es una **alternancia de generaciones**: plantas diploides *(llamadas esporofitas)* se alternan con plantas haploides *(llamadas gametofitas)*.

Las plantas en las que la alternancia de generaciones es más visible (los musgos y helechos, por ejemplo) no producen flores. Para ilustrar la alternancia de generaciones, examinemos el ciclo de vida de un helecho (Fig. 11-1), partiendo de la forma diploide adulta. Esta etapa del ciclo de vida, el **esporofito** ("planta de esporas", en griego) produce células reproductoras, las cuales sufren meiosis para producir células haploides que son **esporas**, no gametos. La diferencia entre esporas y gametos es que las esporas no se fusionan para formar una célula diploide. Más bien, el viento hace que las esporas se separen de la hoja progenitora y vayan a dar al suelo, donde cada espora **germina** (comienza a crecer y desarrollarse), dividiéndose una y otra vez por mitosis para formar un organismo multicelular haploide. Este organismo produce gametos y por tanto se llama **gametofito** ("planta de gametos", en griego). Dado que sus células son haploides, el gametofito puede producir espermatozoides y óvulos sin necesidad de meiosis. Por lo regular, un solo gametofito produce tanto espermatozoides como óvulos, pero suele hacerlo en épocas diferentes, con lo que se evita la autofecundación. Los espermatozoides y óvulos se fusionan para formar un cigoto que al desarrollarse produce una nueva planta esporofito diploide.

Hay alternancia de generaciones en todas las plantas. En las plantas terrestres primitivas, como musgos y helechos, el gametofito es una planta independiente, aunque por lo general pequeña. Libera espermatozoides móviles que llegan a un óvulo ya sea nadando por delgadas películas de agua que cubren a los gametofitos adyacentes o impulsados por el salpicar de gotas de lluvia de una planta a otra. Por ello, los helechos y musgos sólo pueden reproducirse en hábitats húmedos.

Sin embargo, muchos ambientes terrestres son relativamente secos. En los hábitats más secos, la planta puede reproducirse envolviendo sus espermatozoides en paquetes impermeables. Esos paquetes se pueden transportar a otra planta, donde los espermatozoides se liberan directamente en las estructuras portadoras de óvulos de la segunda planta. Las plantas de semilla (tanto angiospermas como gimnosper-

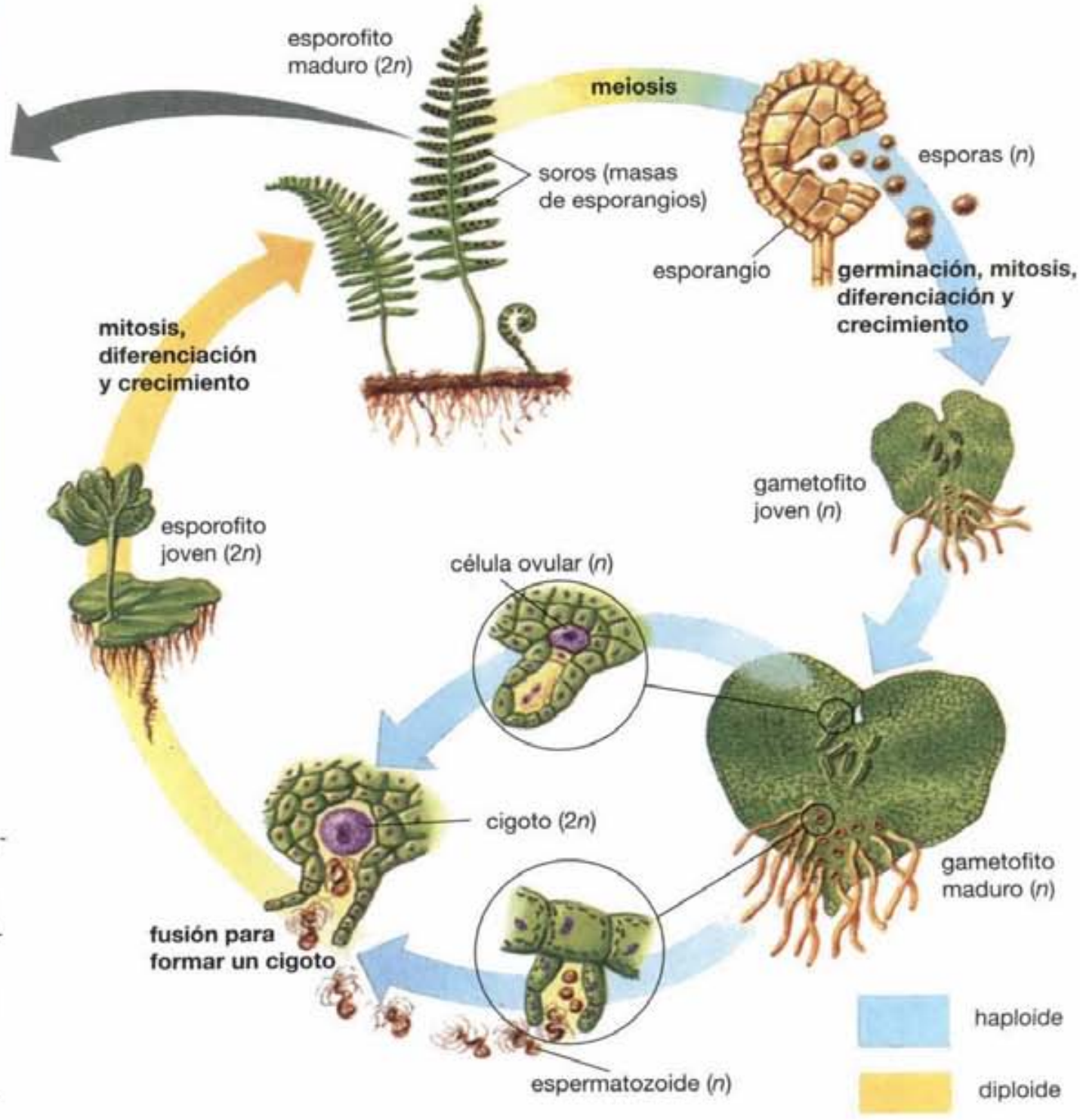


Figura 11-1 Ciclo de vida de un helecho: una planta sin flores
Los helechos tipifican el ciclo de vida de alternancia de generaciones que se observa en todas las plantas. Organismos multicelulares haploides y diploides distintos existen en diferentes partes del ciclo de vida. (En el texto se describen las etapas del ciclo de vida.) La letra n se refiere al estado haploide y $2n$, al estado diploide. Al encontrar un helecho, busque en la cara inferior de las hojas cúmulos de esporangios pardos (fotografía).

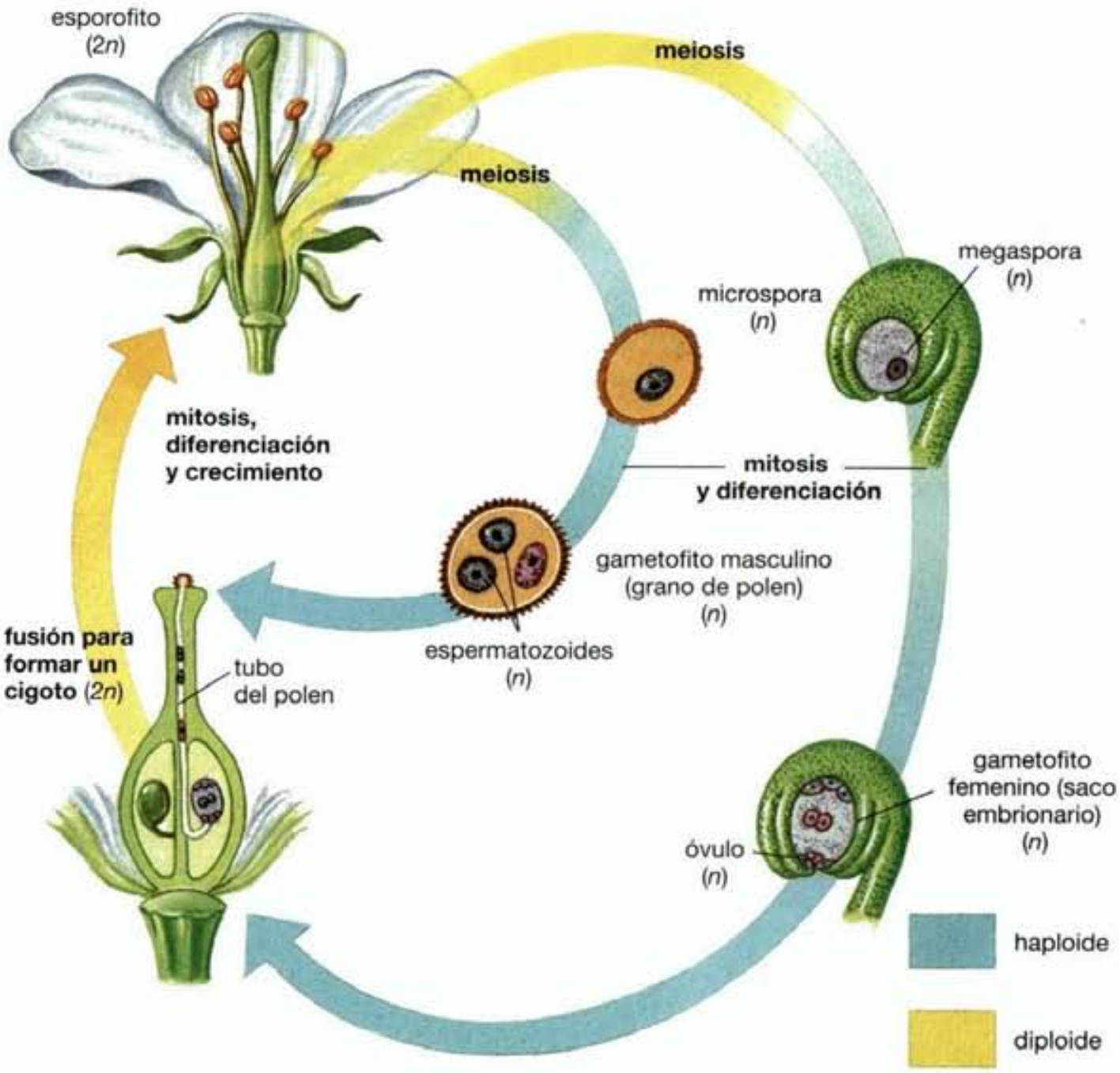


Figura 11-2 Ciclo de vida de una fanerógama Aunque este ciclo tiene las mismas etapas básicas que el de un helecho (Fig. 11-1), las etapas haploides son mucho más pequeñas y no pueden vivir independientemente de la planta diploide.

mas) hacen precisamente eso. En las angiospermas o fanerógamas, se forman dos tipos de esporas por meiosis dentro de las flores producidas por la generación esporofítica (Fig. 11-2). Estas esporas haploides se desarrollan para producir gametofitos *dentro de la flor,* no en el suelo. Las **flores** son las estructuras reproductoras de las fanerógamas. Los gametofitos son microscópicos y no viven independientemente del esporofito. Un tipo de espora, la *megaspora,* sufre unas cuantas divisiones mitóticas y se convierte en el gametofito femenino: un pequeño cúmulo de células que se guarda siempre dentro de la flor. El otro tipo de espora, la *microspora,* se convierte en el gametofito masculino: un **grano de polen** resistente e impermeable que contiene (por lo regular) dos espermatozoides. El grano de polen es llevado por el viento o por un animal de una flor a otra. En la flor que lo recibe, el grano de polen se alarga y penetra los tejidos de la flor hasta llegar al gametofito femenino que está en su interior. Este pequeño gametofito masculino libera sus espermatozoides dentro del gametofito femenino, donde se efectúa la fecundación. El cigoto queda envuelto en una **semilla** que es resistente a la sequía. La semilla, que incluye una planta embrionaria y una reserva alimentaria dentro de una cubierta protectora externa, podría mantenerse en *estado de latencia* (sin germinar) durante meses o años, en espera de condiciones favorables para el crecimiento.

En las secciones que siguen examinaremos la reproducción sexual en las fanerógamas, desde la evolución de la flor hasta la formación de la semilla y el desarrollo de la nueva plántula.

2 ¿Cómo evolucionaron las flores?

La flor es en realidad un despliegue sexual que promueve el éxito reproductivo de la planta. Al incitar a los animales a que transfieran polen de una planta a otra, las flores permiten a plantas estacionarias "cortejar" a miembros distantes de su misma especie. Esta ventaja crucial ha permitido a las fanerógamas convertirse en las plantas terrestres dominantes.

Las primeras plantas de semilla fueron las gimnospermas o criptógamas, representadas en la actualidad principalmente por las coníferas, grupo que incluye a los pinos, abetos y piceas. Como vimos en el capítulo 8, las coníferas no producen flores; en vez de ello, llevan gametofitos masculinos y femeninos en conos distintos. En la primavera, los pequeños conos masculinos sueltan millones de granos de polen que son llevados por la brisa (Fig. 11-3). Hay tantos granos flotando en el aire que algunos entran en las cámaras del polen situadas en las escamas de los conos femeninos, donde son capturados por recubrimientos pegajosos de azúcares y resinas. Los granos de polen germinan y hacen un túnel hasta los gametofitos femeninos que están en la base de cada escama del cono. Los espermatozoides se liberan y fecundan a los óvulos dentro del gametofito femenino, con lo cual nace una nueva generación.

Es evidente que la polinización por el viento es una operación ineficiente, porque la mayor parte de los granos de polen se pierde. En un mundo de plantas estacionarias y animales móviles, si una gimnosperma pudiera lograr que un

Figura 11-3 Las coníferas se polinizan por viento
Hasta las brisas más suaves sacan espesas nubes de polen de los conos masculinos maduros. Esos "conos blandos" pueden verse en racimos cerca de las puntas de las ramas de los pinos, piceas y abetos, sobre todo a fines de la primavera. Los conos se desintegran después de soltar su polen. Los conos leñosos son femeninos.

animal llevara su polen de los conos masculinos a los femeninos, mejoraría considerablemente su tasa de reproducción y por tanto su éxito evolutivo. Da la casualidad que las gimnospermas y los insectos estaban a punto de establecer precisamente una relación así hace 150 millones de años.

Los insectos, y en especial los escarabajos, se cuentan entre los animales más abundantes del planeta. Aprovechan casi todos los recursos alimentarios posibles en tierra, incluidas las partes reproductoras de las gimnospermas. Hace unos 150 millones de años, algunos escarabajos se alimentaban tanto del polen de los conos masculinos, rico en proteínas, como de las secreciones azucaradas de los conos femeninos. Los escarabajos no son muy aseados al comer y los que se alimentan de polen a menudo quedan espolvoreados de polen por todo el cuerpo. Si el mismo escarabajo visita una planta y come polen y luego se dirige a otra planta de la misma especie por un postre de secreciones azucaradas de los conos femeninos, es muy probable que un poco del polen suelto se embarre en el cono femenino.

El escenario estaba listo para la evolución de las plantas con flores. Para que la polinización por insectos sea eficiente, es necesario que un insecto dado visite varias plantas de la misma especie y las polinice en su camino. Para las plantas, dos adaptaciones clave eran necesarias. Primera, se debía producir suficiente polen o *néctar* (secreciones azucaradas) dentro de las estructuras reproductoras para que los insectos las visitaran con regularidad en busca de alimento. Segunda, había que anunciar a los insectos la ubicación y riqueza de estas fuentes de polen y néctar, tanto para indicarles a dónde ir como para animarlos a especializarse en esa especie de planta en particular. Cualquier mutación que contribuyera a estas adaptaciones mejoraría el éxito reproductivo de la planta que tuviera la mutación y la selección natural la favorecería. Hace unos 130 millones de años la evolución produjo flores con precisamente estas adaptaciones. Las ventajas de las flores son tan grandes que en las zonas templadas y tropicales ahora dominan abrumadoramente las plantas con flores y numerosos animales, entre ellos abejas, polillas, mariposas, colibríes e incluso algunos mamíferos, se alimentan en las flores y las polinizan (véase Conexiones evolutivas: Adaptaciones para la polinización y la diseminación de las semillas").

Las flores completas tienen cuatro partes principales

Hemos visto que las flores son las estructuras reproductoras de las fanerógamas. La evolución suele producir nuevas estructuras, modificando estructuras anteriores, y las partes de las flores son en realidad hojas muy modificadas, moldeadas por la mutación y la selección natural hasta adquirir una forma que promueve la polinización. Las **flores completas**, como las de las petunias, rosas y azucenas, consisten en un eje central al cual están unidos cuatro juegos sucesivos de hojas modificadas (Fig. 11-4). Estas hojas modificadas forman los *sépalos, pétalos, estambres* y *carpelos.* Los **sépalos** están en la base de la flor. En las dicotiledóneas, los sépalos suelen ser verdes y tienen aspecto de hoja; en las monocotiledóneas, casi todos los sépalos se parecen a los pétalos (véase la figura 11-4b). En ambos casos, los sépalos rodean y protegen al capullo de la flor mientras las otras tres estructuras se desarrollan. Justo arriba de los sépalos están los **pétalos**, que suelen tener colores brillantes y estar perfumados, a fin de anunciar la ubicación de la flor.

Las estructuras reproductoras masculinas, los **estambres**, están sujetos inmediatamente arriba de los pétalos. Casi todos los estambres consisten en un **filamento** largo y delgado que sostiene una **antera**, la estructura que produce polen. Las estructuras reproductoras femeninas, los **carpelos**, ocupan la posición más alta en la flor. Un carpelo idealizado tiene forma aproximada de jarrón, con un **estigma** pegajoso para atrapar polen montado sobre un **estilo** alargado. El estilo conecta al estigma con el **ovario**, que es bulboso. Dentro del ovario hay uno o más **óvulos**, en los que los gametofitos femeninos se desarrollan. Al madurar, cada óvulo se convertirá en una semilla y el ovario dará pie a una envoltura protectora, adhesiva o comestible, el **fruto.**

Como saben quienes tienen experiencia en jardinería, no todas las flores son completas. Las **flores incompletas** carecen de una o más de las cuatro partes florales. Por ejemplo, muchas plantas, como los pepinos y calabazas, tienen flores masculinas y flores femeninas, que podrían estar en la misma planta (Fig. 11-5). O bien, las flores masculinas y femeninas podrían estar en plantas distintas, como en el acebo americano: las flores masculinas no tienen carpelos y las femeninas no tienen estambres. Las flores incompletas también podrían carecer de sépalos o pétalos.

3 ¿Cómo se desarrollan los gametofitos en las fanerógamas?

La planta floreciente que observamos comúnmente en las praderas, jardines y granjas es el esporofito diploide, ilustrado en la figura 11-2. El grano de polen (masculino) y el **saco embrionario** (femenino) son los gametofitos haploides que se desarrollan dentro de las flores del esporofito. Los gametofi-

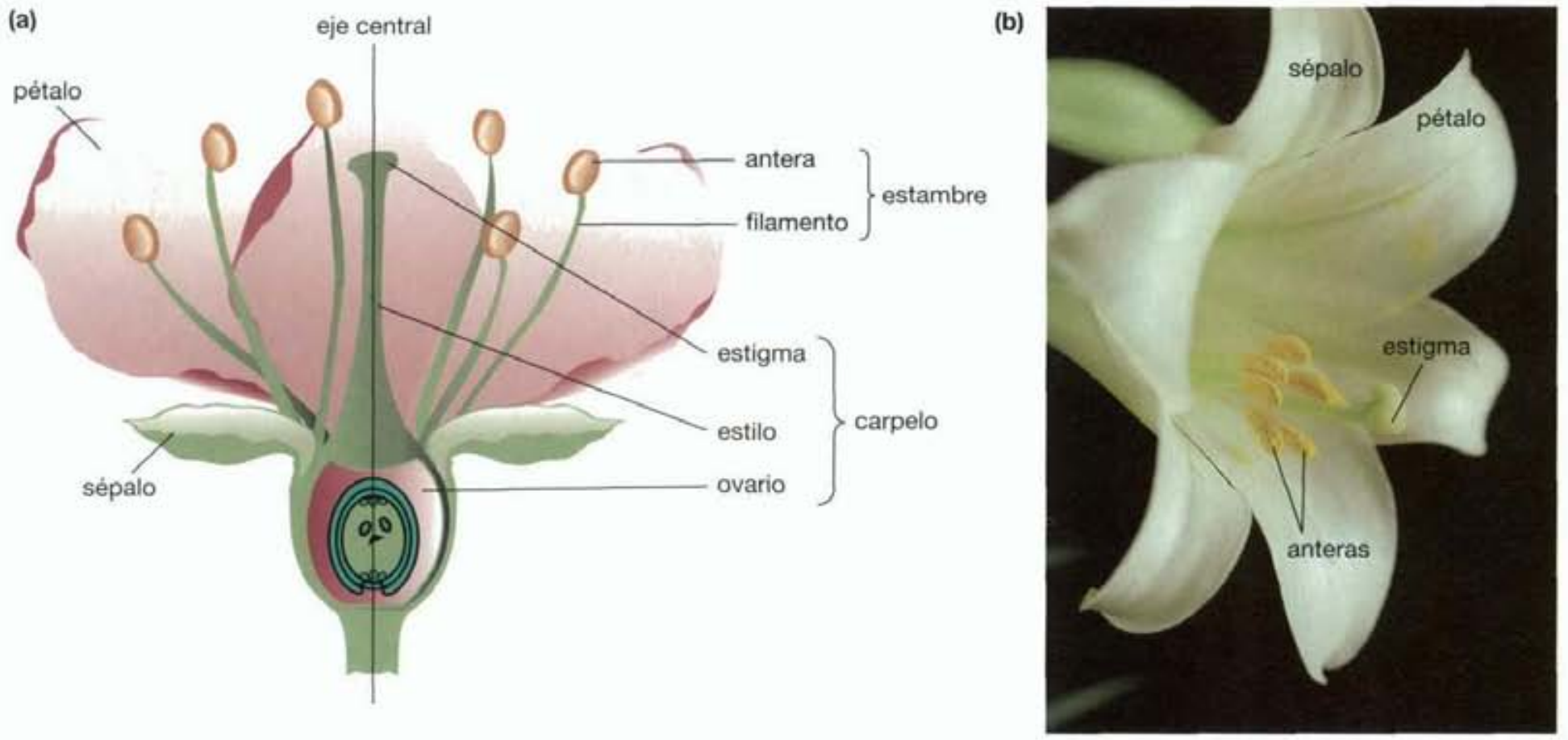


Figura 11-4 Una flor completa
(a) Una flor completa tiene cuatro partes: sépalos, pétalos, estambres (las estructuras reproductoras masculinas) y por lo menos un carpelo (la estructura reproductora femenina). Este dibujo muestra una flor completa de dicotiledónea. ***(b)*** La azucena es una flor completa de monocotiledónea, con tres sépalos (prácticamente idénticos a los pétalos), tres pétalos, seis estambres y tres carpelos fusionados. Cada estambre consiste en un filamento que lleva una antera en la punta. Los carpelos consisten en un ovario oculto en la base de la flor, un estilo largo que sale de él y un estigma pegajoso. Las anteras están muy por debajo del estigma, probablemente para evitar la autopolinización: el polen no puede simplemente caer de la antera al estigma.

Figura 11-5 Algunas plantas tienen flores masculinas y femeninas separadas
Las plantas de la familia de las calabazas, como estas calabacitas, producen flores femeninas (izquierda) y masculinas (derecha) distintas. Aunque las flores individuales no pueden autopolinizarse, la planta sí podría hacerlo si un insecto lleva polen de una flor masculina a una flor femenina de la misma planta. Sin embargo, cada planta produce inicialmente sólo flores masculinas, con lo cual se garantiza cierta polinización cruzada entre plantas que florecen de manera desfasada.

tos de las fanerógamas son mucho más pequeños que los de los helechos y musgos y no pueden vivir independientemente del esporofito.

El polen es el gametofito masculino

Cada antera consiste en cuatro cámaras llamadas *sacos polínicos* (Fig. 11-6). Dentro de cada saco se desarrollan de cientos a miles de **células madres de microsporas**, que son diploides. Cada una de esas células sufre meiosis para producir cuatro **microsporas** haploides. Cada microspora se divide una vez, por mitosis, para producir un gametofito masculino, o grano de polen. En muchas especies, cada grano de polen inmaduro consta de sólo dos células: una **célula tubo** grande y una **célula generadora** más pequeña que reside dentro del citoplasma de la célula tubo. Conforme el grano de polen madura, la célula generadora se divide por mitosis para producir dos espermatozoides haploides (véase la figura 11-6). Se desarrolla una cubierta resistente en torno al grano de polen para proteger a las células del interior durante su viaje hacia el carpelo (Fig. 11-7).

Una vez que ha madurado el polen, los sacos polínicos de la antera se abren. En las flores polinizadas por el viento, como las de los pastos y los robles, los granos de polen se derraman y las corrientes de aire los dispersan ampliamente. Unos cuantos de esos granos llegan a otras flores de la misma especie y las polinizan. En las flores polinizadas por ani-

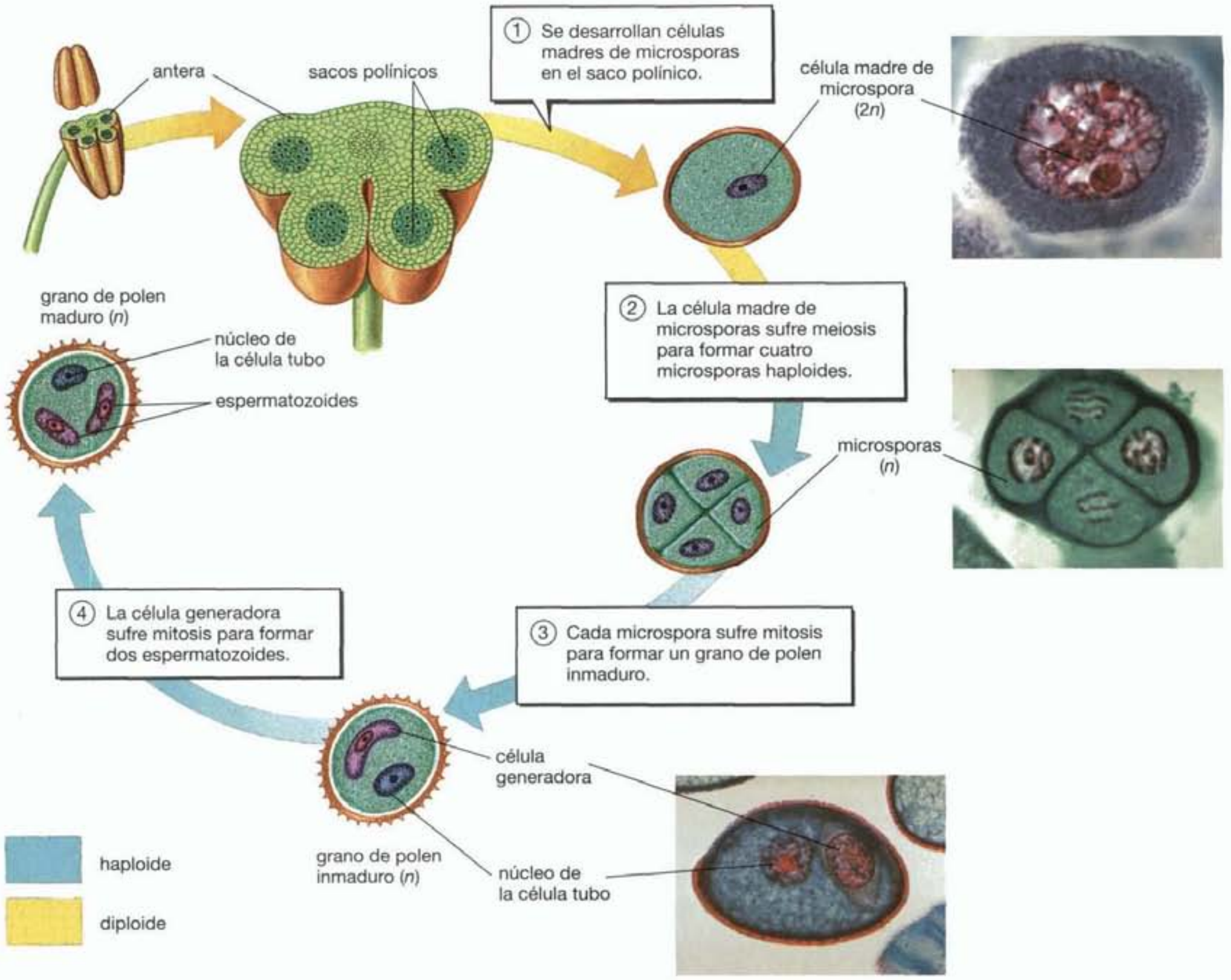


Figura 11-6 Desarrollo del polen en las fanerógamas

Figura 11-7 Granos de polen
La resistente cubierta exterior de muchos granos de polen adopta complejas formas y patrones que son específicos para cada especie. Los granos de color intensificado de esta fotografía por microscopia electrónica de barrido (SEM, por sus siglas en inglés) son de un geranio (anaranjados), una azucena tigre (rojo) y un diente de león (amarillo).

males, el polen se adhiere débilmente a la caja de la antera hasta que pasa por ahí el polinizador y los recoge o se le adhieren.

El saco embrionario es el gametofito femenino

En un ovario, una o más masas de células con forma de domo se diferencian para formar óvulos. Cada óvulo consiste en capas exteriores de células protectoras llamadas **integumentos**, los cuales rodean a una sola **célula madre de megasporas** diploide (Fig. 11-8). Esa célula se divide por meiosis para producir cuatro **megasporas** haploides grandes. Tres megasporas sufren degeneración y una sobrevive. Esta megaspora restante sufre una serie poco común de divisiones mitóticas. Tres divisiones nucleares producen un total de ocho núcleos haploides. Luego, las membranas plasmáticas dividen el citoplasma en *siete* células, no ocho: tres células pequeñas en cada extremo, cada una de las cuales contiene un núcleo, y una célula grande en medio que contiene dos núcleos, llamados **núcleos polares.** Este organismo de siete células, llamado

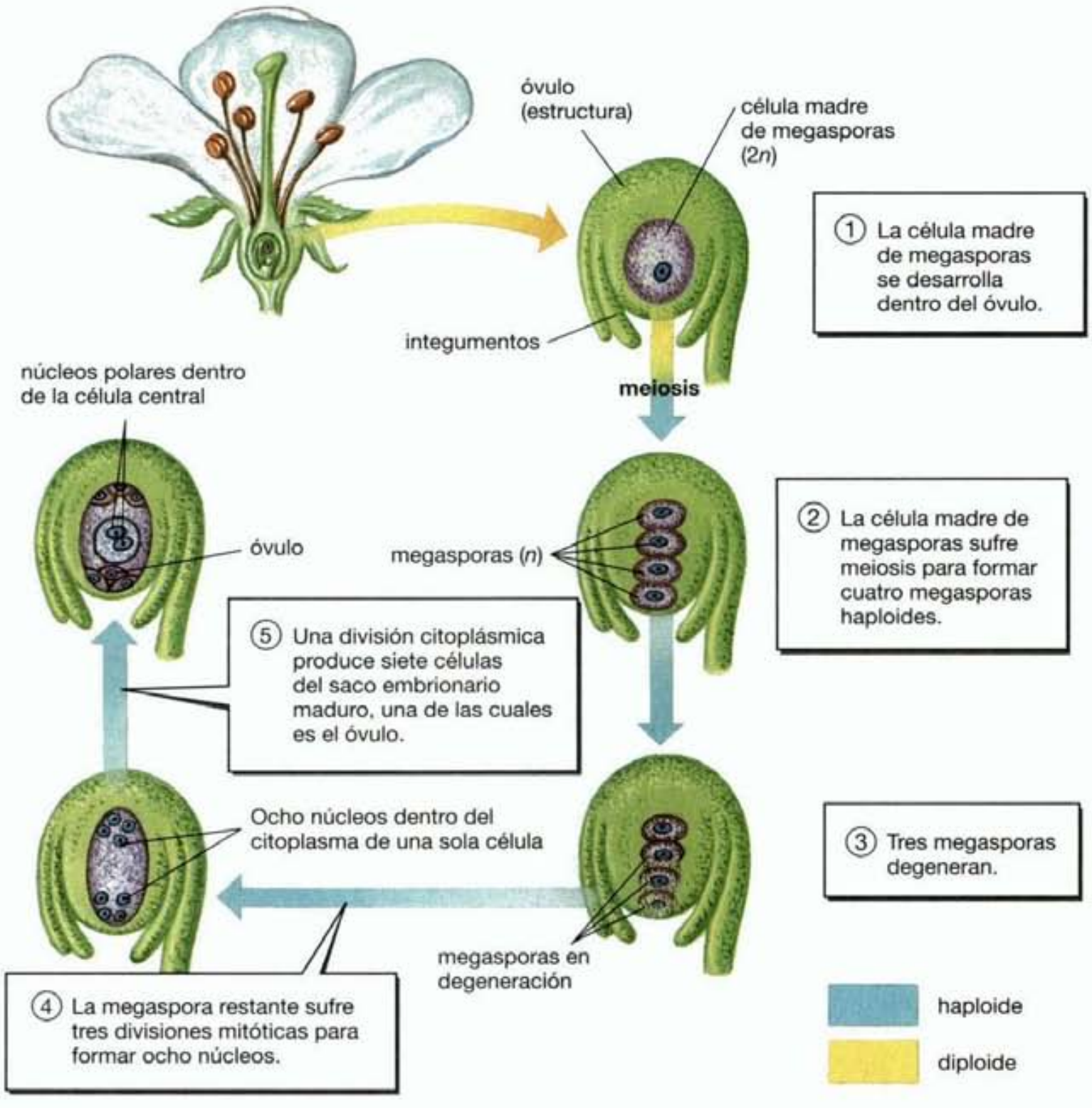


Figura 11-8 Desarrollo del gametofito femenino

saco embrionario (porque es ahí donde se desarrollará el embrión), es el gametofito femenino haploide. La célula central pequeña en el fondo del saco embrionario, situado cerca de una abertura en los integumentos del óvulo, también se llama **óvulo**, o huevo.

4 ¿Cómo da pie la polinización a la fecundación?

Cuando un grano de polen llega al estigma de una flor de la misma especie de planta, se inicia una notable cadena de sucesos (Fig. 11-9). El grano de polen absorbe agua del estigma. La célula tubo se alarga y crece por el estilo hacia un óvulo del ovario. Mientras tanto, la célula generadora se divide mitóticamente para formar dos espermatozoides.

Si todo sale bien, el tubo polínico llegará al poro del integumento de un óvulo y penetrará en el saco embrionario. La punta del tubo se rompe y libera los dos espermatozoides. Uno de ellos fertiliza al óvulo para formar el cigoto diploide que al desarrollarse producirá el embrión y finalmente un nuevo esporofito. El segundo espermatozoide entra en la célula central grande y su núcleo se fusiona con *ambos* núcleos polares para formar un núcleo triploide (con tres juegos de cromosomas). Después de varias divisiones mitóticas, esta célula dará origen al **endospermo** triploide ($3n$), un tejido que almacena alimento dentro de la semilla. La fusión del óvulo con un espermatozoide y de los núcleos polares con el segundo espermatozoide se conoce como **doble fecundación**, proceso que es exclusivo de las fanerógamas. Las otras cinco células del saco embrionario sufren degeneración poco después de la fecundación.

La distinción entre polinización y fecundación es importante. Hay **polinización** cuando un grano de polen llega a un estigma; la **fecundación** es la fusión del espermatozoide y el óvulo. Aunque la polinización es necesaria para la fecundación, se trata de dos sucesos distintos. Por ejemplo, la polinización no dará pie a fecundación si la célula tubo no logra crecer correctamente, si el saco embrionario no contiene un óvulo o si un espermatozoide de otro grano de polen ya llegó al óvulo.

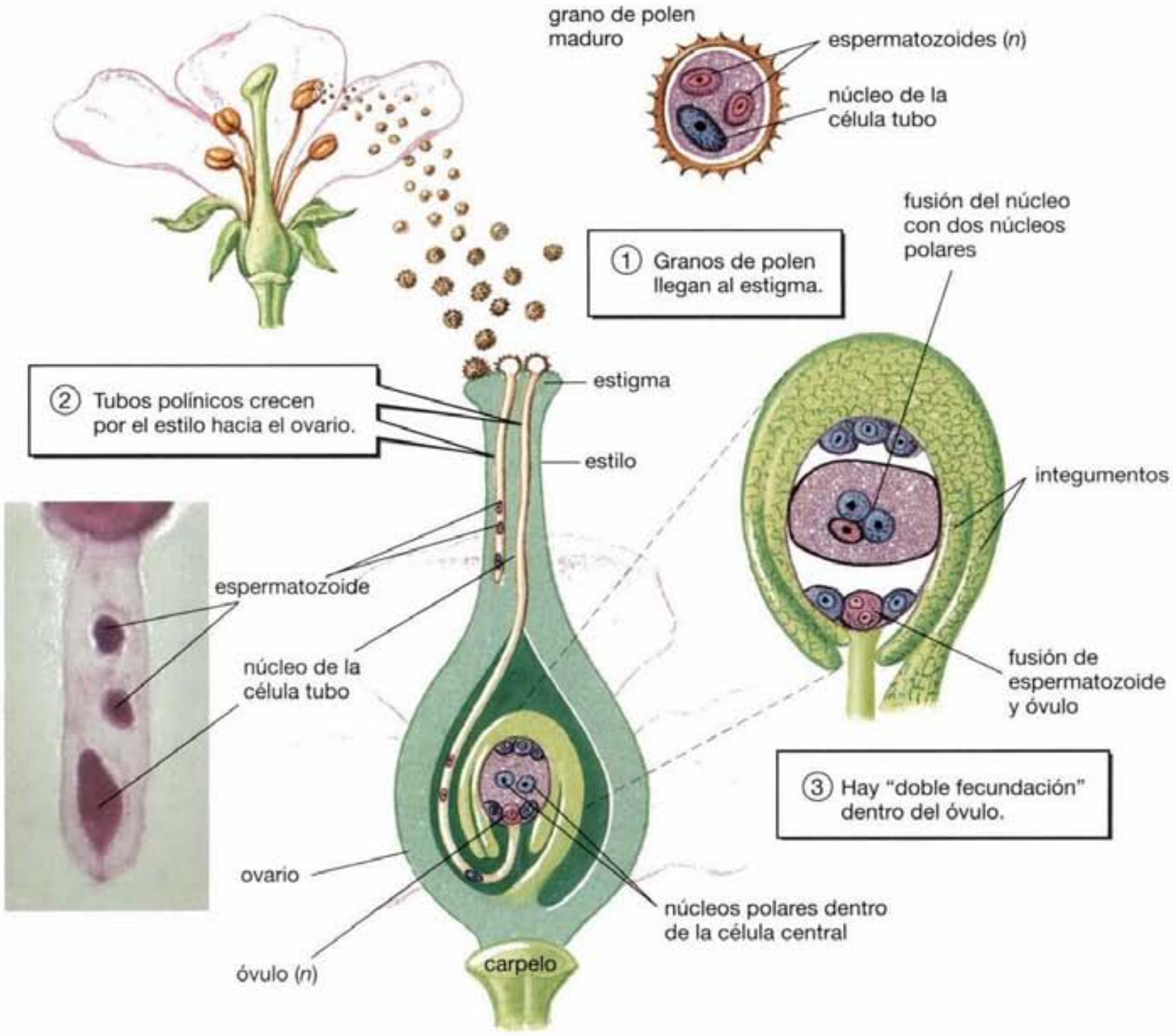


Figura 11-9 Polinización y fecundación de una flor

5 ¿Cómo se desarrollan las semillas y frutos?

Aprovechando los recursos de la planta progenitora, el saco embrionario y los integumentos del óvulo que lo rodean se desarrollan para producir una semilla. La semilla está rodeada por el ovario, que se desarrolla para formar un fruto (Fig. 11-10). Habiendo cumplido con su misión de atraer polinizadores y producir polen, los pétalos y los estambres se marchitan y caen a medida que el fruto crece. Así, cuando comemos un fruto, estamos consumiendo el ovario maduro de una planta.

La semilla se desarrolla a partir del óvulo y el saco embrionario

Los integumentos del óvulo se convierten en el **tegumento de la semilla**, la cubierta exterior de la semilla. Como habremos de ver, en muchas plantas las características del tegumento de la semilla determinan en parte cuándo germinará la semilla. Mientras tanto, dentro de los integumentos se llevan a cabo dos procesos de desarrollo distintos (Fig. 11-11a). Primero, la célula endospérmica triploide se divide rápidamente. Sus células hijas absorben nutrimentos de la planta progenitora y forman un endospermo grande, lleno de alimento. Segundo, el cigoto se convierte en el embrión. Tanto en las monocotiledóneas como en las dicotiledóneas, el embrión consta de tres partes: el vástago, la raíz y los **cotiledones**, u *hojas de semilla*. Los cotiledones absorben moléculas de alimento del endospermo y las transfieren a otras partes del embrión.

En las dicotiledóneas ("dos cotiledones"), los cotiledones suelen absorber la mayor parte del endospermo durante el desarrollo de las semillas, de modo que la semilla madura prácticamente se llena con el embrión (Fig. 11-11b, izquierda). En las monocotiledóneas ("un cotiledón"), el cotiledón absorbe parte del endospermo durante el desarrollo de la semilla, pero la mayor parte del endospermo se conserva en la semilla madura (Fig. 11-11b, derecha). Los cereales, como el trigo, el maíz y el arroz, son monocotiledóneas. Nosotros (al igual que la planta en desarrollo) usamos el endospermo como alimento. En el caso del trigo, molemos el endospermo para producir harina y a veces consumimos el embrión de la semilla como "germen de trigo".

La futura raíz primaria se desarrolla en un extremo del embrión. El futuro vástago, en el otro extremo, normalmente se divide en dos regiones en el punto de unión de los cotiledones. Abajo de los cotiledones, pero arriba de la raíz, está el **hipocótilo** (*hipo* en griego significa "debajo" o "inferior"); arriba de los cotiledones, el vástago se denomina **epicótilo** (*epi* significa "arriba"). En la punta del epicótilo está el meriste-

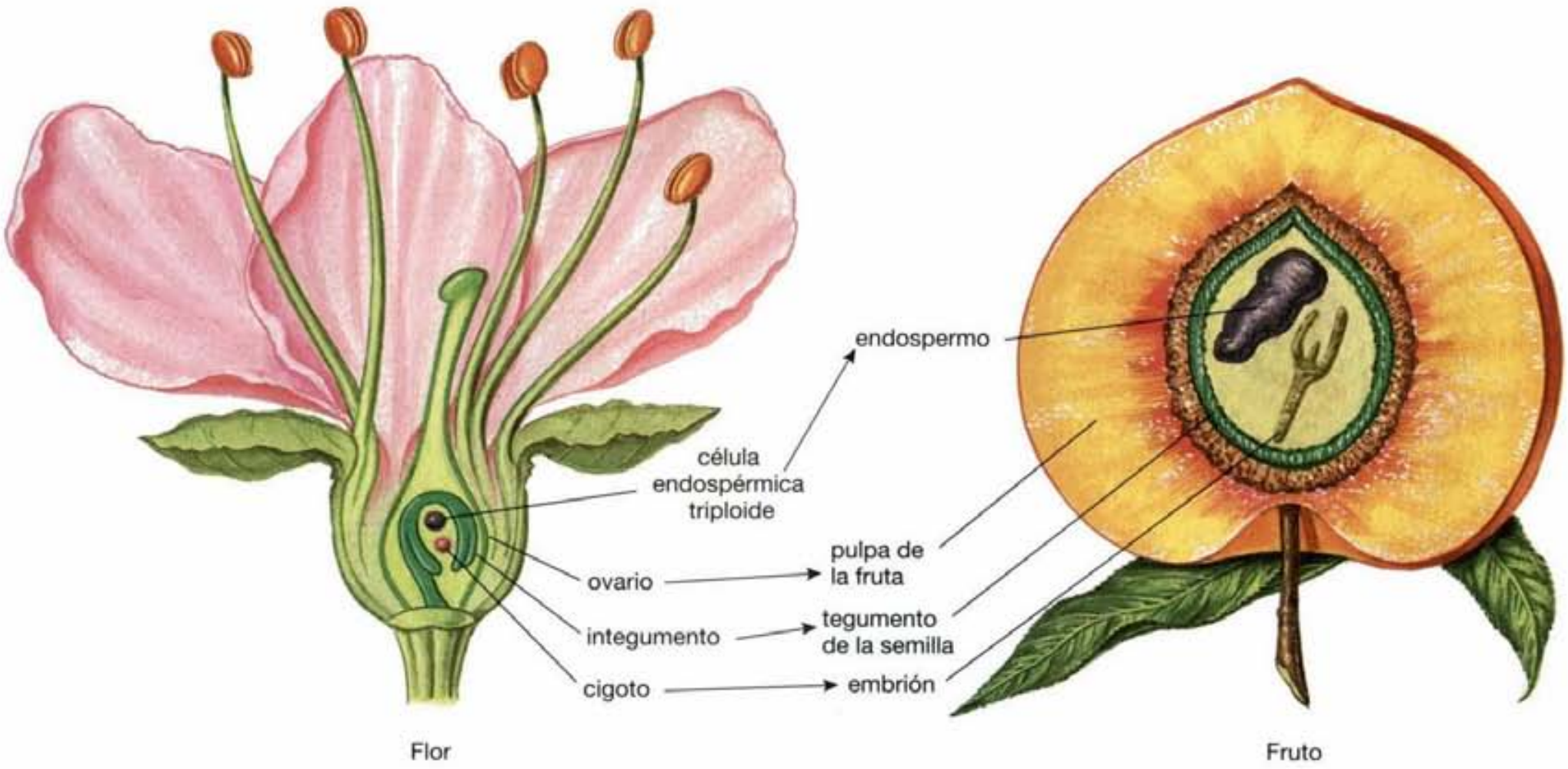


Figura 11-10 Desarrollo del fruto y las semillas a partir de las partes de la flor
El fruto y el tegumento de la semilla se derivan de la planta esporofita progenitora. La pared del ovario madura para convertirse en la pulpa del fruto, que podría ser blanda y sabrosa, como la del durazno, o dura, con ganchos o con pelusa para facilitar la dispersión. Los integumentos de cada óvulo, que rodean al saco embrionario, forman el tegumento de la semilla. Dentro de la semilla, la célula endospérmica triploide se divide repetidamente, absorbe nutrimentos de la planta progenitora y se convierte en el endospermo. El cigoto, que también está dentro de la semilla, da origen al embrión.

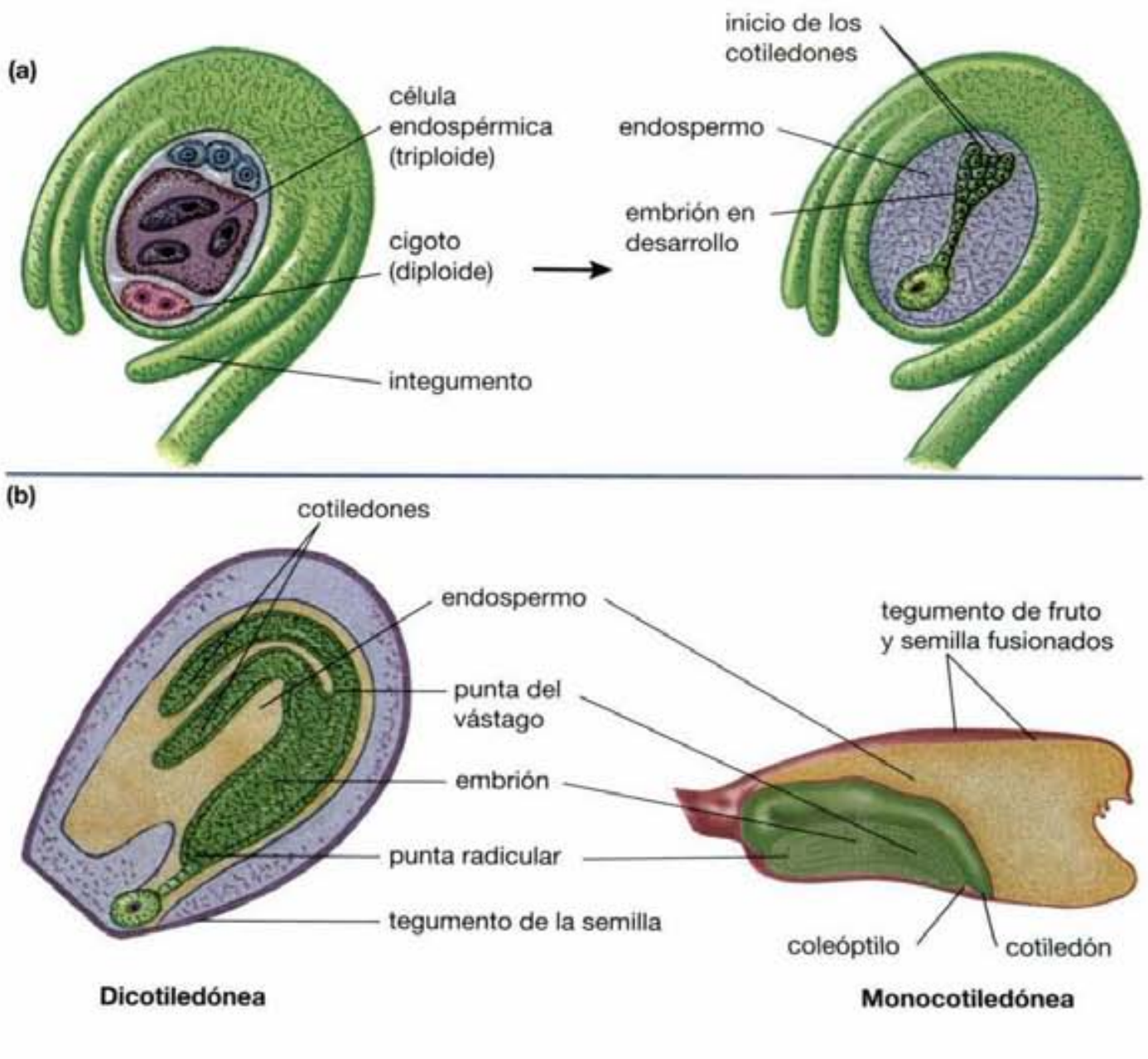


Figura 11-11 Desarrollo de la semilla
(a) En una semilla generalizada, el endospermo se desarrolla primero y absorbe nutrimentos de la planta progenitora. El embrión se desarrolla posteriormente, absorbiendo nutrimentos del endospermo para crecer. ***(b)*** Las semillas de las monocotiledóneas y dicotiledóneas difieren en el número de cotiledones y el destino del endospermo. (*izquierda*) Las semillas de dicotiledónea, como las de la planta llamada bolsa de pastor, tienen dos cotiledones, que por lo regular absorben casi todo el endospermo durante su desarrollo; por ello, la semilla madura es en su mayor parte cotiledón. (*derecha*) Las semillas de monocotiledónea, como los granos de maíz, conservan un endospermo grande. (La harina de maíz es el endospermo molido de semillas de maíz.) El embrión produce un solo cotiledón. Al germinar la semilla, el cotiledón absorbe las reservas alimentarias del endospermo y las transfiere al embrión en crecimiento.

Conservación de la Tierra

Dodós, murciélagos y ecosistemas perturbados

Las fanerógamas dominan los ecosistemas terrestres en gran medida gracias a las relaciones mutuamente benéficas que han establecido con los animales que polinizan sus flores y dispersan sus semillas. Algunas especies de plantas y animales, como la yuca y las polillas de la yuca, se han vuelto totalmente dependientes una de la otra. Dentro de ecosistemas complejos, estas relaciones mutuamente benéficas sostienen a las poblaciones tanto de plantas como de animales y en última instancia al ecosistema mismo.

En la isla Mauricio, en el Océano Índico, el árbol calvaria, al igual que la mayoría de las plantas nativas de la isla, está en peligro de extinción. Los calvarias producen un fruto grande y comestible parecido a un durazno, con un hueso muy duro rodeado por pulpa. Hoy en día, los árboles que quedan producen frutos sanos que caen al suelo y rápidamente se pudren en el clima tropical. Las semillas del interior son muy susceptibles a las infecciones de hongos y bacterias, que la putrefacción del fruto promueve. Antes de la llegada del hombre, la isla era el hogar del dodó (Fig. E11-1a). Los primeros marineros que llegaron no tenían dificultad para capturar a los grandes y lentos dodós, y para 1681 su cacería había extinguido la especie. Otros animales nativos, como las tortugas de tierra gigantes, los loros de pico grande y el skink gigante (un reptil grande), también fueron llevados a la extinción cuando los seres humanos introdujeron monos, cerdos y venados en Mauricio y destruyeron sus hábitats naturales al despejar terrenos para el cultivo. Los científicos creen que algunos de esos animales desaparecidos comían el fruto del calvaria antes de que tuviera tiempo de pudrirse, con lo que las semillas se limpiaban perfectamente y quedaban protegidas contra el ataque de los hongos que ahora las destruyen. Además, los animales dispersaban las semillas por toda la isla, garantizando que algunas de ellas llegaran a hábitats favorables para la germinación. Al desaparecer los animales nativos, las plantas que evolucionaron junto con ellos también están en peligro y el ecosistema natural que evolucionó a lo largo de milenios se derrumba.

En la isla de Madagascar frente a las costas de África, una floreciente población humana está desplazando hábitats naturales y los lémures (primates arbóreos) están desapareciendo rápidamente. Los investigadores han identificado más de 20 especies de árboles que dependen primordialmente de los lémures para la diseminación de sus semillas. Donde están desapareciendo los lémures, también están desapareciendo esos árboles.

En muchos bosques tropicales, los murciélagos son los más importantes agentes diseminadores de semillas (Fig. E11-1b). Los murciélagos pueden volar más de 30 kilómetros en una noche y consumir hasta el doble de su peso en frutas cuyas semillas expulsan al defecar durante el vuelo. El biólogo Donald Thomas comparó las proporciones de germinación de las semillas antes y después de su paso por el tracto digestivo de los murciélagos. Después de pasar por un murciélago, casi todas las semillas germinaron; las que se plantaron directamente de la fruta, empero, sólo tuvieron una proporción de germinación de 10%. Actualmente, en las selvas tropicales del sur de México, animales que comen fruta, como monos, tapires y venados, han sido objeto de una cacería excesiva. Las frutas tropicales se están pudriendo en el piso del bosque o produciendo vástagos destinados a morir bajo la sombra de sus progenitores; la diseminación ha cesado. Según Alejandro Estrada de la Universidad de México, "La supervivencia de los bosques tropicales cuyos primates y... aves y murciélagos han sido cazados es tan precaria como si los árboles hubieran sido talados y arrancados". La red de seres vivos interdependientes vinculados por interacciones forjadas a lo largo de milenios es frágil y fácil de perturbar. Sólo si entendemos y preservamos las complejas y cruciales interacciones de las plantas y animales tendremos esperanzas de conservar ecosistemas diversos y funcionales.

(a) (b)

Figura E11-1 Los animales diseminadores de semillas son cruciales para algunos ecosistemas
(a) El dodó, cazado hasta la extinción a fines del siglo XVII, probablemente ayudó a dispersar y promover la germinación de los árboles calvaria de Mauricio. Ahora los árboles están en grave peligro y casi nunca germinan en el bosque. ***(b)*** Un murciélago de hombreras de Wahlberg en Kenia come un higo maduro. Sin murciélagos y otros animales diseminadores de semillas, algunas comunidades de los bosques tropicales quizá no podrían sobrevivir.

mo apical del vástago; sus células hijas se diferencian para dar los tipos celulares especializados del tallo, las hojas y las flores. Podrían estar presentes ya una o dos hojas en desarrollo.

El fruto se desarrolla a partir de la pared del ovario

La pared del ovario se desarrolla para dar origen a un fruto (véase la figura 11-10). Hay una asombrosa variedad de frutos, con cubiertas carnosas, duras, aladas o incluso con púas como una maza medieval. Sin embargo, las fuerzas selectivas que favorecen a la evolución de todos los frutos son similares: los frutos ayudan a dispersar las semillas a lugares distantes de la planta progenitora. (Véase "Conservación de la Tierra: Dodós, murciélagos y ecosistemas perturbados" y "Conexiones evolutivas: Adaptaciones para la polinización y la diseminación de las semillas".)

El estado de latencia de las semillas ayuda a garantizar la germinación en el momento apropiado

Todas las semillas necesitan calor y humedad para germinar, pero muchas semillas que recién han madurado no

germinan de inmediato, aunque las condiciones sean ideales. En vez de ello, entran en un **estado de latencia** durante el cual no germinarán. El estado de latencia por lo regular se caracteriza por una baja en la actividad metabólica y una resistencia a las condiciones ambientales adversas.

El estado de latencia de las semillas resuelve dos problemas, uno intrínseco a la planta misma y otro relacionado con factores ambientales. En primer lugar, si una semilla germinara mientras está encerrada todavía en un fruto y cuelga de un árbol o una guía, podría agotar sus reservas de alimento antes de tocar el suelo. Además, si nacieran plántulas dentro de un fruto que contiene muchas semillas, crecerían en un cúmulo apretado, compitiendo entre sí por nutrimentos y luz. En segundo lugar, las condiciones ambientales que son apropiadas para el crecimiento de las plántulas (como humedad y temperatura apropiadas) podrían no coincidir con la maduración de las semillas. Las semillas que maduran a fines del verano en climas templados, por ejemplo, enfrentan el frío invierno inminente. A todas luces, es preferible pasar el invierno como semilla en estado latente que morir congelado como tierno vástago joven. En los tibios y húmedos trópicos, la latencia de las semillas es mucho menos común que en las regiones templadas porque las condiciones ambientales son apropiadas para la germinación durante todo el año.

Los mecanismos para mantener y romper el estado de latencia son adaptaciones a los distintos ambientes

Las plantas han desarrollado muchos mecanismos que producen estado de latencia en las semillas y las semillas de cada especie tienen sus propios requisitos (además de suficiente humedad y temperatura apropiada) que deben satisfacerse para que haya germinación. Quizá los tres requisitos más comunes sean desecación, exposición al frío y fractura del tegumento de la semilla.

1. *Desecación*. Muchas semillas necesitan secarse para poder germinar. La desecación impide que la semilla germine mientras está aún en el fruto. Muchas semillas de este tipo son diseminadas por animales que comen los frutos, pero no pueden digerir las semillas, las cuales se excretan después con las heces.
2. *Frío.* Las semillas de muchas plantas de climas templados y fríos no germinan si antes no quedan expuestas a temperaturas bajo cero durante un tiempo prolongado, seguidas de suficiente calor y humedad. Este requisito garantiza que las semillas permanecerán en estado de latencia durante los días tibios del otoño y sólo germinarán cuando el invierno ceda ante la primavera.
3. *Fractura del tegumento de la semilla.* El tegumento mismo puede ser una barrera para su germinación. Muchos tegumentos son impermeables al agua y al oxígeno o aprietan tanto al embrión en desarrollo que simplemente no puede crecer; otros contienen sustancias que inhiben la germinación (como veremos en el capítulo 12). En los desiertos, por ejemplo, la lluvia no es abundante frecuente. Pueden pasar años sin que haya suficiente agua para que las plantas germinen, crezcan, florezcan y produzcan más semillas. Por ello, la semilla no debe brotar si la precipitación no es suficiente para que la planta complete su ciclo vital, pues es posible que no vuelva a llover a tiempo. Las cubiertas seminales de casi todas las plantas desérticas tienen sustancias solubles en agua que inhiben la germinación. Sólo una lluvia intensa puede llevarlas suficientemente lejos de los inhibidores como para permitir que broten las plantas.

6 ¿Cómo germinan y crecen las semillas?

Durante la germinación, el crecimiento y el desarrollo de una semilla, el embrión que estaba en estado latente continúa su crecimiento y sale de la semilla. El embrión absorbe agua, lo que hace que se hinche y rompa el tegumento. La raíz suele ser la primera estructura en emerger del tegumento; crece con rapidez y absorbe agua y minerales del suelo. Gran parte del agua se transporta a las células del vástago. Al alargarse sus células, el tallo se extiende y sale del suelo.

La punta del vástago debe protegerse

El vástago en crecimiento enfrenta un grave problema: debe empujar el suelo para salir sin raspar el meristemo apical y las tiernas hojas de la punta. Las raíces, naturalmente, siempre deben combatir la abrasión de la punta; su meristemo apical está protegido por una cofia (véase la figura 10-9). Los vástagos, en cambio, pasan casi toda su vida en el aire y no desarrollan cofias protectoras permanentes. Los vástagos en germinación tienen otros mecanismos para evitar la abrasión inicial. En las monocotiledóneas, el **coleóptilo**, una vaina resistente, envuelve la punta del vástago como un guante (Fig. 11-12a). Este "guante" hace a un lado las partículas del suelo al crecer. Una vez que sale al aire, la punta del coleóptilo se degenera para que pueda salir el vástago tierno. Las dicotiledóneas no tienen coleóptilo. En vez de ello, el vástago forma una curvatura en el hipocótilo o el epicótilo (Fig. 11-12b). El dorso de esta curvatura, cubierto por células epidérmicas con paredes celulares resistentes, abre camino en el suelo para el meristemo apical y sus tiernas hojas nuevas, que apuntan hacia abajo.

Los cotiledones nutren a la semilla germinante

El alimento almacenado en la semilla proporciona la energía para la germinación. Recordemos que los cotiledones de las dicotiledóneas ya habían absorbido al endospermo durante el desarrollo de la semilla y por tanto se han hinchado y llenado de alimento. En las dicotiledóneas con hipocótilo curvo, como en los miembros de la familia de las calabazas, el vástago, al alargarse, saca los cotiledones del suelo. Estos cotiledones al aire suelen ponerse verdes y realizar la fotosíntesis y transfieren tanto el alimento almacenado como azúcares recién sintetizadas al vástago (Fig. 11-13). En las dicotiledóneas con epicótilo curvado, los cotiledones permanecen enterrados, marchitándose a medida que el embrión absorbe su alimento almacenado. Las monocotiledóneas conservan casi toda su reserva de alimento en el endospermo has-

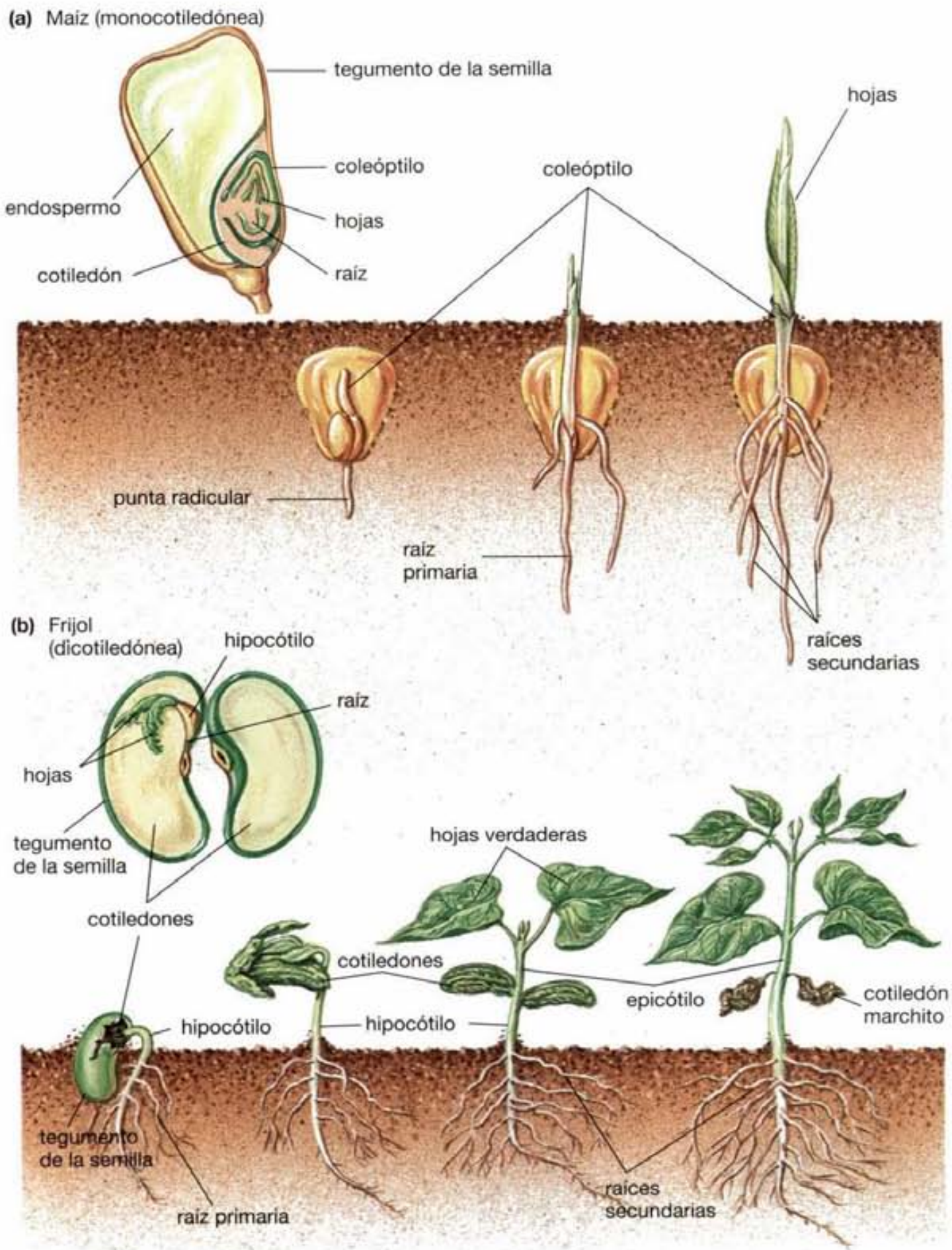


Figura 11-12 Germinación de las semillas
La germinación de las semillas del *(a)* maíz, una monocotiledónea, y *(b)* del frijol común, una dicotiledónea, difiere en los detalles pero se ajusta a los mismos principios: (1) uso de alimento almacenado para obtener la energía que la plántula necesita para crecer hasta que la fotosíntesis se haga cargo; (2) crecimiento y ramificación rápidos de la raíz para absorber agua y nutrimentos; y (3) protección de la delicada punta del vástago al salir del suelo. En las monocotiledóneas (a), la punta se protege con una vaina resistente, el coleóptilo, que empuja la tierra cuando la semilla germina. En las dicotiledóneas (b), el hipocótilo (que se muestra aquí) o el epicótilo forman una curvatura que sale primero del suelo, protegiendo la punta del vástago.

ta la germinación, cuando el cotiledón la digiere y absorbe al crecer el embrión. El cotiledón permanece enterrado en el residuo de la semilla.

Control del desarrollo de la plántula

Una vez salido al aire, el vástago extiende rápidamente sus hojas al sol. Simultáneamente, el sistema de raíces penetra en el suelo. Las células de meristemo apical del vástago y de la raíz se dividen, dando origen a las estructuras maduras que vimos en el capítulo 10. Finalmente, esta planta también madurará, florecerá y producirá semillas, renovando el ciclo de vida. La regulación de este ciclo —por qué los vástagos crecen hacia arriba mientras las raíces crecen hacia abajo, y cómo las plantas producen flores en la época correcta del año— es el tema del capítulo 12.

Conexiones evolutivas

Adaptaciones para la polinización y la diseminación de las semillas

La coevolución aparea plantas y polinizadores

Aunque hemos hecho hincapié en las flores polinizadas por animales, las plantas han utilizado con gran éxito el viento para dispersar su polen. Este método funciona bien en el ca-

Figura 11-13 Los cotiledones nutren a la planta en desarrollo
En la familia de las calabazas, una curvatura en el hipocótilo saca a los cotiledones del suelo. Los cotiledones se expanden para formar hojas fotosintéticas (el par de hojas ovaladas lisas). La primera hoja verdadera (la hoja sola y un poco arrugada) se desarrolla un poco después. Finalmente, los cotiledones se marchitan y mueren.

so de plantas que crecen cercanas unas a otras, como los pastos y muchos árboles. Casi todas las flores polinizadas por el viento, como las de los pastos y los robles, pasan desapercibidas y carecen de aroma; muchas son casi exclusivamente estambres desnudos que liberan polen al viento (Fig. 11-14). Las hermosas flores que tanto admiramos, en cambio, son polinizadas por animales.

Las formas, colores y olores distintivos de las flores polinizadas por animales, así como las capacidades sensoriales y estilos de vida de sus polinizadores, son un ejemplo de **coevolución**: la evolución de dos especies que interactúan ampliamente entre sí, de modo que cada una actúa como una fuerza principal de selección natural sobre la otra (véase el capítulo 2). Las flores polinizadas por animales deben atraer a polinizadores útiles y rechazar a visitantes indeseables que podrían comer néctar o polen sin fecundar la flor a cambio. Los animales, a su vez, se han visto obligados por el entorno a localizar flores rápidamente, identificar las que ofrecen una nutrición adecuada y extraer el néctar o polen gastando un mínimo de energía.

Las flores polinizadas por animales se pueden agrupar a grandes rasgos en tres categorías, dependiendo de los beneficios (reales o imaginarios) que ofrecen a los polinizadores en potencia: (1) alimento, (2) sexo o (3) un criadero.

Algunas flores proporcionan alimento a los polinizadores

Muchas flores proporcionan alimento a animales como escarabajos, abejas, polillas, mariposas y colibríes. A cambio, los animales reparten sin querer el polen de flor en flor.

Podemos agradecer a las abejas la existencia de casi todas las flores de olor agradable, porque los dulces olores "florales" atraen a estos polinizadores. Las abejas también tienen buena visión del color, pero no ven exactamente la misma gama de colores que los seres humanos (Fig. 11-15a). Para atraer a una abeja desde lejos, las flores polinizadas por esos insectos deben presentar colores brillantes *a las abejas* (Fig. 11-15b). Por lo regular, esas flores son blancas, azules, amarillas o anaranjadas y muchas tienen otras marcas, como manchas centrales o líneas que apuntan hacia el centro, las cuales reflejan la luz ultravioleta. Examine con detenimiento los colores de las flores que cubren las colinas en la fotografía que abre este capítulo. ¿Qué método de polinización cree que usen?

Figura 11-14 Flor polinizada por el viento
Las flores de los pastos y muchos árboles de hoja caduca son polinizados por el viento y tienen las anteras (estructuras amarillas que cuelgan bajo las flores) expuestas al aire. Los pétalos suelen estar reducidos o ausentes.

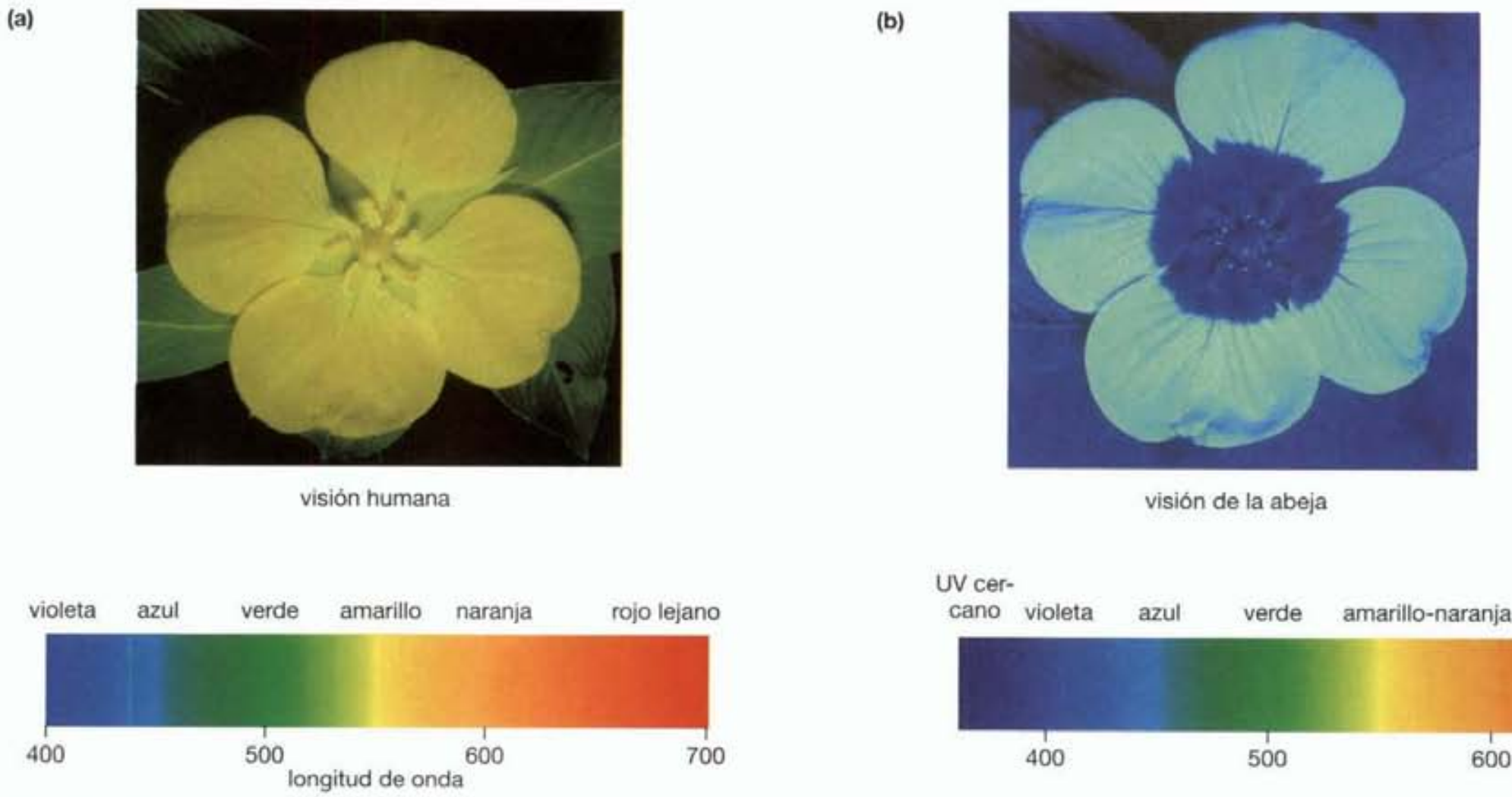


Figura 11-15 Patrones de luz ultravioleta guían a las abejas hacia el néctar
Los espectros de la visión del color de ***(a)*** los seres humanos y (***b)*** las abejas tienen un traslapo considerable en las zonas del azul, verde y amarillo, pero difieren en los extremos. Los seres humanos son sensibles al rojo, que las abejas no perciben; las abejas pueden ver la luz ultravioleta, que es invisible para el ojo humano. Muchas flores fotografiadas bajo luz de día ordinaria (en la parte *a*) y bajo luz UV (en la parte *b*) muestran notables diferencias en los patrones de color. Las abejas pueden ver patrones UV que posiblemente las conducen a los centros llenos de néctar y polen de las flores.

Las flores polinizadas por abejas tienen adaptaciones estructurales que ayudan a garantizar la transferencia de polen. Muchas, como las capuchinas y las dedaleras, producen néctar en el fondo de un tubo; en la flor escoba escocesa, el néctar se forma en una grieta entre pétalos ingeniosamente desarrollados (Fig. 11-16). Los estambres cargados de polen (en las flores recién abiertas) o bien el pegajoso estigma del carpelo (en las flores más viejas) sobresalen de la boca del tubo o salen de su encierro cuando el peso de la abeja dobla los pétalos hacia abajo. Cuando una abeja visita una flor joven, los estambres salpican de polen su dorso. Luego, la abeja podría visitar una flor más vieja y repetir su conducta de búsqueda de alimento. En esta ocasión, ella dejará polen embarrado en el estigma.

Muchas flores adaptadas a la polinización por polillas y mariposas tienen tubos llenos de néctar en los que puede entrar la larga lengua de esos insectos. Las flores polinizadas por polillas nocturnas se abren únicamente al anochecer; casi todas son blancas y algunas despiden fuertes olores de almizcle que ayudan a la polilla a encontrar la flor en la oscuridad.

Muchos escarabajos y moscas prefieren alimentarse de materia animal, y las flores polinizadas por escarabajo suelen oler a estiércol o carne en descomposición, cosa que atrae a estos insectos carroñeros. Sus nombres, como "flor de carroña", "repollo mofeta" (simplocarpo) y "flor cadáver" (Fig. 11-17) describen su olor. La flor cadáver y el simplocarpo, que abunda en los pantanos estadounidenses, son especies relacionadas. Ambas comparten otra adaptación: ¡sus flores se calientan! Las flores del simplocarpo oriental pueden, metabolizando alimento almacenado, que en su mayor parte es grasa, alcanzar temperaturas hasta 25°C más altas que el aire que las rodea. El calor probablemente atrae a polinizadores y sin duda ayuda a difundir aromas desagradables (para nosotros). Estas flores engañan a sus polinizadores: huelen a carne en descomposición, rica en nutrimentos, pero en realidad no ofrecen alimento.

Los colibríes se cuentan entre los pocos polinizadores vertebrados, aunque varios mamíferos también visitan flores (Fig. 11-18). Puesto que el sentido del olfato de las aves es notablemente deficiente, las flores polinizadas por colibríes casi nunca sintetizan sustancias perfumadas; en cambio, estas flores suelen producir más néctar que otras, pues los colibríes necesitan más energía que los insectos y prefieren las flores que la proporcionan. Estas flores deben proteger su abundante abasto de néctar de los insectos que se hartarían con el abundante azúcar y no transferirían polen a otra flor. Entre las adaptaciones a la polinización por colibrí está una forma tubular profunda congruente con los largos picos y lenguas de esas aves, y no ofrecen un lugar para que los insectos se posen y descansen mientras comen. Además, casi todas las flores polinizadas por colibríes son de color rojo o anaranjado. El rojo tiene un atractivo especial para los colibríes, mientras que las abejas lo ven gris o negro.

Engaños sexuales atraen a polinizadores

A fin de polinizar sus flores, unas cuantas plantas, entre las que destacan las orquídeas, aprovechan el instinto de apareo

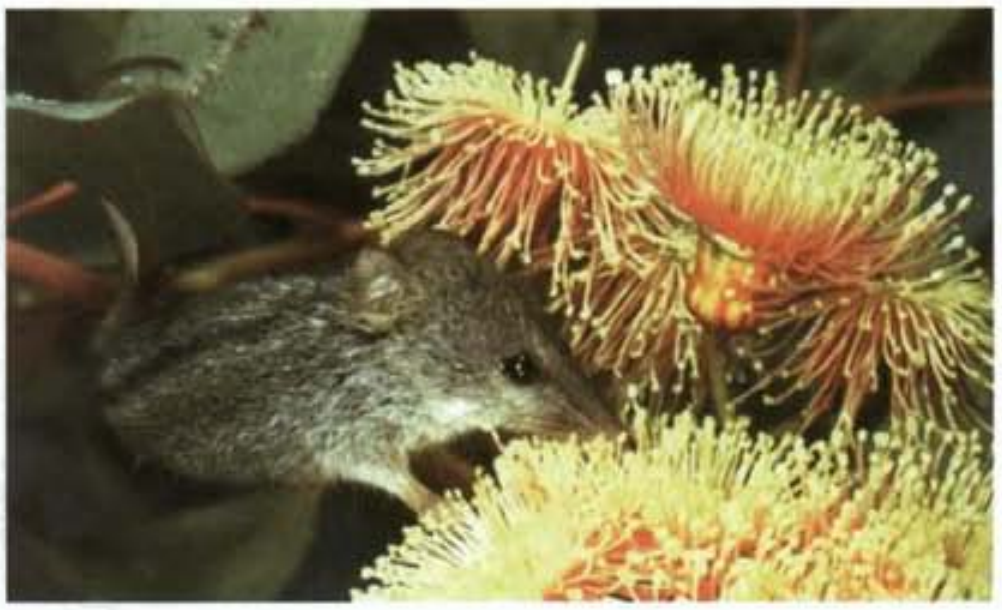
(a)

(b)

Figura 11-16 Un polinizador es "polinizado"
(a) En las flores escoba escocesa, la abeja halla néctar en la unión de los pétalos superiores e inferiores. ***(b)*** El peso de la abeja dobla los pétalos inferiores hacia abajo y hace que salgan estambres curvos cargados de polen que cubren el peludo dorso del insecto con polen. La abeja llevará polen a otras flores escoba escocesa y dejará un poco en los estigmas preparados.

Figura 11-17 La flor cadáver tiene un tamaño y un aroma que impresionan
Los insectos carroñeros como las moscas y los escarabajos son atraídos por el olor a carne en descomposición que algunas de las flores más grandes del mundo producen. Hasta la fecha, sólo se ha logrado que florezcan 11 flores cadáver (*Amorphophallus titanum,* una especie nativa de Sumatra, llamada también "lengua del diablo") en Estados Unidos. La primera lo hizo en 1937. Miles de visitantes acudieron para ver y oler el asombroso espécimen (de casi dos metros de altura) que floreció en los Jardines Botánicos Huntington de California en agosto de 1999. En realidad, la "flor" contiene cientos de flores masculinas y femeninas individuales, que (en Sumatra) son polinizadas por grandes escarabajos carroñeros.

(a)



(b)

Figura 11-18 Algunos polinizadores vertebrados
(a) Un murciélago tropical se alimenta de un racimo de flores tubulares con estambre y estigma salientes. Mientras el murciélago se cierne sobre las flores, la parte superior de su cabeza toca las anteras o el estigma, o ambas cosas, y poliniza la flor. ***(b)*** Cuando la zarigüeya mielera husmea en esta flor, granos de polen se pegan a su hocico y sus bigotes. Una visita a otra flor transferirá el polen.

Figura 11-19 El engaño sexual promueve la polinización
Esta avispa macho intenta aparearse con la flor de una orquídea. El resultado es una reproducción fructífera, ¡pero para la orquídea, no para la avispa!

y los comportamientos estereotipados de las avispas macho. Algunas flores de orquídeas imitan a las avispas o abejas hembra tanto en su olor (las orquídeas liberan un atrayente sexual similar al producido por el insecto hembra) como en su forma (Fig. 11-19). Los machos se posan sobre estas "hembras falsas" e intentan aparearse, aunque lo único que consiguen es un paquete de polen. Al repetir su intento con otras orquídeas de la misma especie, las avispas transfieren el paquete de polen.

Algunas plantas ofrecen criaderos para los polinizadores
Tal vez las relaciones más complejas entre plantas y polinizadores se den en unos cuantos casos en que los insectos fertilizan una flor y luego ponen sus huevecillos en el ovario de la flor. Este arreglo se presenta entre el algodoncillo y la chinche del algodoncillo, entre la higuera y ciertas avispas y entre la yuca y la polilla de la yuca (Fig. 11-20). El extraordinario comportamiento de la polilla de la yuca da como resultado la polinización de la yuca y una alacena bien surtida para su prole. Una polilla hembra visita una flor de yuca, recoge polen y forma con él una bola compacta, vuela llevando la bola de polen hasta llegar a otra flor de yuca, hace un agujero en la pared del ovario y pone sus huevecillos dentro del ovario. Luego toma la bolita de polen y la embarra en el estigma de la flor, ejecutando de manera impecable este comportamiento programado genéticamente. Al polinizar la yuca, la polilla garantiza que la planta producirá semillas en desarrollo para las orugas que son su prole. Dado que las orugas sólo consumen una fracción de las semillas, la yuca también logra su reproducción. La adaptación mutua de la yuca y la polilla es total y ninguna puede reproducirse sin la otra.

Los frutos ayudan a dispersar las semillas

Una especie vegetal tendrá más éxito si sus semillas se dispersan la distancia suficiente como para que las plantas jóvenes no compitan con sus progenitores por luz y nutrimentos. También, las plantas tendrán más éxito y se extenderán más si sus miembros envían semillas a hábitats lejanos. En las plantas con flores, la diseminación de las semillas es responsabilidad de los frutos. La evolución ha producido una amplia variedad de frutos, los cuales dispersan semillas de diversas maneras.

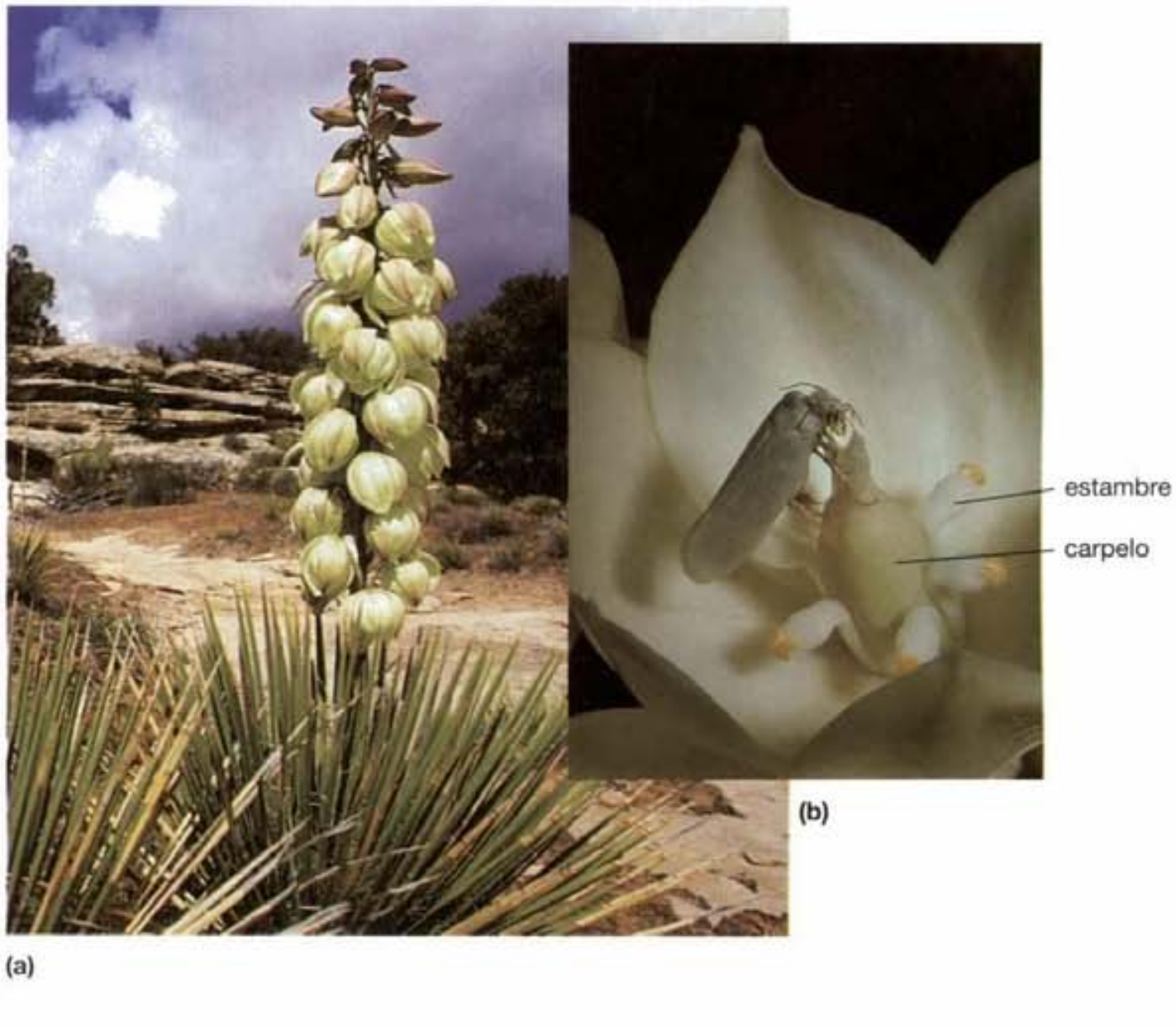


Figura 11-20 Una relación de dependencia mutua
(a) Las yucas florecen en las áridas llanuras del este de Colorado a principios del verano. ***(b)*** dentro de muchas de las flores de la yuca, polillas de yuca cumplen con su parte de esta relación cooperativa.

(a)

(b)

Figura 11-21 Frutos dispersados por el viento
Estos frutos suelen contener sólo una o dos semillas ligeras. Algunos, como ***(a)*** el diente de león, tienen pelusas filamentosas que captan las brisas. Otras, como ***(b)*** los frutos del arce, son planeadores-helicópteros en miniatura, cuyo giro los aleja del árbol cuando caen. Para ver cómo las alas ayudan a dispersar las semillas, tome dos frutos de arce y quite el ala a uno. Sostenga ambos arriba de su cabeza y déjelos caer. El fruto sin ala caerá a sus pies; el alado caerá a cierta distancia.

Los frutos explosivos efectúan una dispersión "de escopeta"

Unas cuantas plantas desarrollan frutos explosivos que expulsan sus semillas de modo que caigan a varios metros de la planta progenitora. Los muérdagos, parásitos comunes de los árboles, producen frutos que disparan semillas pegajosas. Si una semilla golpea un árbol cercano, se adhiere a la corteza y germina, introduciendo en los tejidos vasculares del huésped fibras que actúan como raíces para extraer alimento. Dado que el sitio apropiado para la germinación de una semilla de muérdago no es el suelo sino un árbol, es obvia la utilidad de disparar las semillas en vez de dejarlas caer.

Los frutos ligeros hacen posible la dispersión eólica

El diente de león y el arce (Fig. 11-21) producen frutos ligeros cuya superficie atrapa el viento. (Sí, cada penachito peludo de la cabeza de un diente de león es un fruto individual.) Por lo regular, cada fruto contiene una sola semilla pequeña; ello reduce el peso y permite que el fruto permanezca en el aire más tiempo. Estos frutos tan ligeros ayudan a que la semilla viaje lejos de la planta progenitora, desde unos pocos metros en el caso del arce hasta kilómetros en el de un algodoncillo o un diente de león en un día ventoso.

Los frutos flotantes permiten la dispersión por agua

Muchos frutos pueden flotar en agua durante un tiempo y podrían ser dispersados por arroyos o ríos. El fruto del cocotero es el campeón de los flotadores. Redondo, flotante e impermeable, el coco cae de la planta progenitora, rueda hasta el mar y flota durante semanas o meses hasta llegar a tierra en alguna isla distante (Fig. 11-22). Ahí, germina y tal vez establece una nueva colonia de cocoteros en una isla donde antes no crecía nada.

Figura 11-22 Fruto dispersado por agua
Después de un largo viaje por mar, una tormenta depositó este coco en una playa a buena distancia del agua. El gran tamaño y las abundantes reservas de alimento de los cocos probablemente son adaptaciones necesarias para lograr la germinación y el crecimiento de árboles de pie en playas arenosas y estériles.

Los frutos que se pegan o son sabrosos permiten la dispersión por animales

Es posible que la mayoría de los frutos utilice animales como agentes para diseminar sus semillas. Se han desarrollado dos estrategias muy distintas para la dispersión por animales: (1) sujetarse de un animal al paso o (2) incitarlo para que coma el fruto pero sin digerir las semillas.

Quien lleva a un perro de pelo largo de paseo por un campo abandonado conoce los frutos que usan el pelaje de los animales para viajar. Las bardanas, el trébol de abrojo, el rabo de zorra y los bidentes desarrollan frutos con ganchos, horquillas, espinas o pelos adhesivos (Fig. 11-23). Las plantas progenitoras sujetan muy débilmente a estos frutos para que el más leve contacto con un pelaje arranque al fruto de la planta y quede pegado al animal. Algunos de esos frutos podrían caerse cuando el animal roce un árbol o una piedra, o cuando el animal se acicale.

A diferencia de los frutos que se cuelgan de los animales, los frutos comestibles benefician tanto al animal como

Figura 11-23 El fruto de la bardana menor usa espinas con ganchos para viajar gratis en animales peludos.

a la planta. La planta almacena azúcares y sabores en un fruto carnoso que rodea a las semillas e incita a animales hambrientos a que coman el fruto (Fig. 11-24). Algunos frutos, como los duraznos y las ciruelas, contienen semillas grandes y duras que los animales por lo regular no comen. Después de consumir la pulpa de la fruta, los animales desechan las semillas. Otros frutos, como las zarzamoras, frambuesas, fresas y tomates, tienen semillas pequeñas que son deglutidas junto con la pulpa. Luego, las semillas pasan por el tracto digestivo del animal sin sufrir daños. En algunos casos, el paso por el intestino de un animal incluso podría ser indispensable para la germinación de las semillas porque así se elimina por abrasión o digestión una parte del tegumento. Hace poco, un estudiante de posgrado en ecología descubrió el secreto de la diseminación de las semillas de los chiles. El sabor picante desanima a los mamíferos locales, como los ratones del desierto y las ratas neotoma, los que podrían comer la fruta, pero no a las aves que no perciben el sabor. El investigador descubrió que el tracto digestivo de los posibles mamíferos consumidores destruiría las semillas del chile, pero el paso a través del tracto digestivo de las aves eleva la tasa de germinación al triple en comparación con las semillas que simplemente caen al suelo. Además de ser transportada lejos de su progenitora, una semilla que se desglute y excreta obtiene otro beneficio: ¡recibe su propio abasto de fertilizante!

Figura 11-24 Los colores de las frutas maduras atraen a los animales El fruto rojo brillante de una frambuesa ha atraído a un esplendoroso quetzal en Costa Rica. Sólo los frutos maduros con semillas maduras en su interior son dulces y tienen color llamativo. Casi todas las frutas inmaduras son incomibles: verdes, duras y amargas. Esto también es una adaptación evolutiva. Las semillas inmaduras dentro de los frutos verdes quizá no sobrevivirían al paso por el intestino de un animal.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Paseo por una pradera

Confiamos en que la próxima vez que el lector camine por una pradera o por un lote desierto en el que medren plantas silvestres las verá con otros ojos. Los pastos que florecen no producen flores llamativas, pero en la época correcta puede verse que sus "cabezas" están amarillas de polen. ¿Hay abejas en los pastos? Busque detenidamente polinizadores en las flores y observe los colores y formas de las flores que están siendo visitadas por abejas o mariposas. Encuentre una abeja en busca de alimento y examínela de cerca: ¿hay polen en su cuerpo? ¿Las anteras o el estigma de la flor tocan el cuerpo de la abeja? Si lo hacen, está usted viendo una relación simbiótica en acción. ¿Se han pegado semillas de pasto o abrojos a sus calcetines? Lo están usando a usted como agente diseminador de semillas. ¿A dónde las llevará?

Aunque muchas personas tienen alergias a diversos tipos de polen, las más comunes son al polen de los pastos. Con base en lo que sabe acerca de la forma en que los pastos transfieren polen, idee una hipótesis que explique por qué el polen de los pastos es tan importante en la "temporada de alergias".

Resumen de conceptos clave

1 ¿En qué consiste el ciclo de vida de las plantas?

El ciclo de vida sexual de las plantas, llamado *alternancia de generaciones* comprende una forma multicelular diploide (la generación de esporofito) como una forma multicelular haploide (la generación de gametofito).

En las plantas de semilla, la etapa de gametofito es muy reducida. El gametofito masculino es el grano de polen, una estructura resistente a la sequía que puede ser llevada de planta en planta por el viento o por animales. El gametofito femenino también es reducido y se conserva en el cuerpo de la etapa de esporofito. Así, las plantas de semilla se pueden reproducir con independencia del agua líquida.

2 ¿Cómo evolucionaron las flores?

Las angiospermas evolucionaron a partir de las gimnospermas. En las gimnospermas, el viento lleva polen de los conos masculinos a los femeninos. La polinización por viento es ineficiente. En muchos hábitats, las plantas con flores tienen una ventaja selectiva sobre las gimnospermas porque muchos tipos de flores atraen insectos que llevan polen de una planta a otra.

Las flores completas constan de cuatro partes: sépalos, pétalos, estambres (las estructuras reproductoras masculinas) y carpelos (las estructuras reproductoras femeninas). Los sépalos forman la cubierta exterior del capullo de la flor. Casi todos los pétalos (y, en algunos casos, los sépalos) tienen colores

brillantes y atraen polinizadores a la flor. El estambre consiste en un filamento que lleva en la punta una antera en la que se desarrolla el polen (el gametofito masculino). El carpelo consiste en el ovario, en el que se desarrollan uno o más sacos embrionarios (los gametofitos femeninos) y un estilo. El estilo tiene en la punta un estigma pegajoso al cual se adhiere el polen durante la polinización.

Las flores incompletas carecen de una o más de las cuatro partes de las flores.

3 ¿Cómo se desarrollan los gametofitos en las fanerógamas?

El polen se desarrolla en las anteras. La célula madre de microsporas, que es diploide, sufre meiosis para producir cuatro microsporas haploides. Cada una de éstas se divide por mitosis para formar granos de polen. Un grano de polen inmaduro consta de dos células: la célula tubo y la célula generadora. La célula generadora se divide una vez para producir dos espermatozoides.

El saco embrionario se desarrolla dentro de los óvulos del ovario. Una célula madre de megasporas, que es diploide, sufre meiosis para formar cuatro megasporas haploides. Tres de éstas sufren degeneración; la cuarta se divide tres veces por mitosis para producir los ocho núcleos del saco embrionario. Estos ocho núcleos residen en sólo siete células. Una de ellas, con un solo núcleo, es el óvulo; otra, con dos núcleos, es la célula endospérmica primaria. Estas dos células participan en la formación de las semillas; las demás células sufren degeneración.

4 ¿Cómo da pie la polinización a la fecundación?

La polinización es la transferencia de polen de antera a estigma. Cuando un grano de polen se posa en un estigma, su célula tubo crece a través del estilo hasta el saco embrionario. La célula generadora se divide para formar dos espermatozoides que bajan por el estilo dentro de la célula tubo, ingresando finalmente en el saco embrionario. Un espermatozoide se fusiona con el óvulo para formar un cigoto diploide, que dará origen al embrión. El otro espermatozoide se fusiona con la célula endospérmica primaria binucleada para producir una célula triploide. Esta célula dará origen al endospermo, un tejido para almacenar alimento dentro de la semilla.

5 ¿Cómo se desarrollan las semillas y frutos?

El embrión desarrolla una raíz, un vástago y cotiledones. Los cotiledones digieren y absorben alimento del endospermo y lo transfieren al embrión en crecimiento. Los embriones de monocotiledóneas tienen un cotiledón y los de dicotiledóneas, dos. La semilla está encerrada en un fruto, que se desarrolla a partir de la pared del ovario. La función del fruto es dispersar las semillas lejos de la planta progenitora. Las semillas normalmente permanecen en estado de latencia durante cierto tiempo después de la maduración del fruto. Entre las condiciones ambientales que pueden romper el estado de latencia están desecación inicial, exposición al frío y fractura del tegumento de la semilla.

6 ¿Cómo germinan y crecen las semillas?

La germinación de las semillas requiere calor y humedad. La energía para la germinación proviene del alimento almacenado en el endospermo; los cotiledones transfieren ese alimento al embrión.

Términos clave

alternancia de generaciones *p. 232*
antera *p. 234*
carpelo *p. 234*
célula generadora *p. 235*
célula madre de megasporas *p. 236*
célula madre de microsporas *p. 235*
célula tubo *p. 235*
coevolución *p. 243*
coleóptilo *p. 241*
cotiledón *p. 238*
doble fecundación *p. 237*
endospermo *p. 237*
epicótilo *p. 238*
espora *p. 232*
esporofito *p. 232*
estado de latencia *p. 241*
estambre *p. 234*
estigma *p. 234*
estilo *p. 234*
fecundación *p. 237*
filamento *p. 234*
flor completa *p. 234*
flor incompleta *p.234*
flor *p. 233*
fruto *p. 234*
gametofito *p. 232*
germinación *p. 232*
grano de polen *p. 233*
hipocótilo *p. 238*
integumento *p. 236*
megaspora *p. 236*
microspora *p. 235*
núcleos polares *p. 236*
ovario *p. 234*
óvulo (célula) *p. 237*
óvulo (estructura) *p. 234*
pétalo *p. 234*
polinización *p. 237*
saco embrionario *p. 234*
semilla *p. 233*
sépalo *p. 234*
tegumento de semilla *p. 238*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *Cuando una abeja obtiene néctar de una flor, la abeja recoge polen de _____ y lo lleva a otra flor.*
   a. el estigma
   b. el ovario
   c. los sépalos
   d. las anteras
   e. el filamento

2. *En las plantas, el gametofito produce óvulos y espermatozoides por*
   a. mitosis
   b. meiosis
   c. formación de esporas
   d. fecundación
   e. germinación

3. *Si encontramos cerca del suelo una flor oscura que huele a podrido, lo más probable es que sea polinizada por*
   a. murciélagos
   b. abejas
   c. mariposas
   d. polillas
   e. escarabajos
4. *La reproducción en las fanerógamas se llama doble fecundación porque*
   a. un núcleo tubular se fusiona con un óvulo y un núcleo espermático se fusiona con otro óvulo
   b. dos núcleos espermáticos se fusionan con un óvulo
   c. un espermatozoide se fusiona con dos óvulos
   d. un núcleo espermático se fusiona con un óvulo y otro núcleo espermático se fusiona con los dos núcleos haploides de la célula endospérmica primaria
   e. dos núcleos polares se fusionan con un núcleo de óvulo
5. *En un durazno, el fruto se deriva de*
   a. la pared del ovario
   b. el endospermo
   c. megasporas
   d. los sépalos
   e. los pétalos
6. *La inflorescencia en la punta de una planta de maíz consiste en flores masculinas que carecen de estructuras femeninas. Esta flor es*
   a. el esporofito
   b. el gametofito
   c. incompleta
   d. completa
   e. homóloga

? Preguntas de repaso

1. Diagrame el ciclo de vida de las plantas, comparando los helechos con las plantas de flores. ¿Qué etapas son haploides y qué etapas son diploides? ¿En qué etapa se forman gametos?
2. ¿Qué ventajas tienen las etapas de gametofito reducidas de las fanerógamas, en comparación con los gametofitos más sustanciales de los helechos?
3. Haga un diagrama de una flor completa. ¿Dónde se forman los gametofitos masculino y femenino? ¿Qué nombre reciben esos gametofitos?
4. ¿Cómo se desarrolla un óvulo dentro de un saco embrionario? ¿Cómo permite esta estructura que se realice la doble fecundación?
5. ¿Qué implica decir que el polen es el gametofito masculino? ¿Cómo se forma el polen?
6. ¿De qué partes se compone una semilla y cómo contribuye cada parte al desarrollo de una plántula?
7. Describa las características que esperaría encontrar en flores polinizadas por el viento, escarabajos, abejas y colibríes, respectivamente. En cada caso, explique por qué.
8. ¿Qué es el endospermo? ¿De qué célula del saco embrionario se deriva? ¿El endospermo es más abundante en la semilla madura de una monocotiledónea o de una dicotiledónea?
9. Describa tres mecanismos por los que se rompe el estado de latencia en diferentes tipos de semillas. ¿Qué relación tienen esos mecanismos con el ambiente normal de la planta?
10. ¿Cómo protegen las plántulas de las monocotiledóneas y las dicotiledóneas la delicada punta del vástago durante la germinación de la semilla?
11. Describa tres tipos de frutos y los mecanismos con que ayudan a dispersar sus semillas.

Aplicación de conceptos

1. Un amigo le da unas semillas para sembrarlas en su patio. Usted las siembra, pero nada sucede. ¿Qué podría probar para lograr que germinen las semillas?
2. En áreas en las que las granjas se han dejado de trabajar varios años, es frecuente ver ciertos tipos de árboles que crecen en línea recta, donde antes había cercas en las que los pájaros se posaban y depositaban semillas que habían comido. ¿Por qué es más probable que germinen tales semillas, que otras de la misma especie que no han pasado por el tracto digestivo de un ave? ¿Cómo podría un antropólogo usar esas líneas de árboles para estudiar los antiguos habitantes de un área?
3. Charles Darwin describió en cierta ocasión una flor que producía néctar en el fondo de un tubo de 25 centímetros de profundidad y predijo que debía haber una polilla u otro animal con una lengua de 25 cm de longitud. Tenía razón. Tal especialización casi con toda seguridad implica que esta flor en particular sólo podía ser polinizada por esa polilla. ¿Qué ventajas y desventajas tiene semejante especialización?
4. Muchas plantas que llamamos *yerbas* fueron traídas de otro continente de forma accidental o bien deliberada. En un entorno nuevo, tienen pocos competidores o depredadores animales, por lo que tienden a crecer en tales cantidades que se les llega a considerar yerbas. Piense en todas las formas que se le ocurran en que los seres humanos podrían participar en la dispersión de las plantas. ¿Hasta qué grado cree que los seres humanos hayan alterado las distribuciones de las plantas? ¿En qué sentidos ha sido útil este cambio para el hombre? ¿En qué sentidos es una desventaja?
5. En los trópicos hay varias relaciones de coevolución planta-animal en las que ambos dependen de la relación. Dada la rapidez con que se están destruyendo los ecosistemas tropicales, ¿cómo hace este tipo de relaciones que ambos organismos sean especialmente vulnerables a la extinción? ¿Qué problemas económicos y políticos podría crear esta tasa acelerada de extinción?

Para mayor información

Eiseley, L. "How Flowers Changed the World." *National Wildlife,* abril/mayo de 1996. El desaparecido filósofo y naturalista Loren Eiseley explica con elocuencia cómo la evolución de las flores ha modificado la historia de la vida en la Tierra. Bellamente escrito y profusamente ilustrado.

Fleming, T.H. "Cardon and the Night Visitors." *Natural History,* octubre de 1994. Una mirada bellamente ilustrada a la forma en que los murciélagos polinizan el cacto más grande el mundo y podrían ayudar a determinar los números de los tres tipos sexuales de la planta.

Handel, S.N. y Beattie, A.J. "Seed Dispersal by Ants." *Scientific American,* agosto de 1990. Muchas plantas dependen de hormigas para la diseminación de sus semillas, e incluso forman depósitos de grasa en el exterior de la semilla como carnada para las hormigas. La dispersión no es el único beneficio para la semilla: parece ser que al ser "plantada" en un hormigero queda en un entorno ideal para germinar y crecer.

Kearns, C.A. e Inouye, D.W. "Pollinators, Flowering Plants and Conservation Biology." *Bioscience,* mayo de 1997. Para preservar las especies vegetales, debemos preservar sus polinizadores y la maraña de vida que sustenta a esos polinizadores.

Milius, S. "The Science of Big, Weird Flowers." *Science News,* 11 de septiembre de 1999. Muchas flores gigantes emiten un olor a carroña con objeto de engañar a moscas y escarabajos para que las polinicen.

Moore, P.D. "The Buzz About Pollination." *Nature,* 7 de noviembre de 1996. El zumbido de las abejas podría hacer que se desprenda el polen de ciertas flores con adaptaciones especiales, una especie de "polinización por sonido".

Murawski, D.A. "A Taste for Poison." *National Geographic*, diciembre de 1993. Ciertas mariposas de la enredadera de la pasión producen cianuro, al parecer al alimentarse de polen de esa enredadera. Otras mariposas imitan el aspecto de las que son venenosas.

Seymour, R.S. y Schultz-Motel, P. "Thermoregulating Lotus Flowers." *Nature,* 26 de septiembre de 1996. La flor de loto genera una cantidad considerable de calor y regula eficazmente su propia temperatura. El calor podría atraer polinizadores.

Simons, P. "An Explosive Start for Plants." *New Scientist,* 2 de enero de 1993. Movimientos explosivos en algunas plantas diseminan semillas y esporas y lanzan polen a las abejas.

Sunquist, F. "Blessed Are the Fruit Eaters." *International Wildlife,* mayo/junio de 1992. Especialmente en los trópicos, los mamíferos y aves que comen fruta son cruciales para la dispersión y germinación de las semillas. La caza excesiva pone en peligro no sólo a los animales sino también a las plantas que dependen de ellos.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. d 2. a 3. e 4. d 5. a 6. c

TUTOR MULTIMEDIA

Reproducción y desarrollo de las plantas

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Paseo por una pradera

Tiempo estimado: 15 minutos

Para casi toda la gente, el polen no es más que parte de una planta, pero para quienes padecen alergias representa problemas. ¿Por qué un objeto biológico tan pequeño causa tantos problemas? El tema aquí es el polen y las alergias al polen.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 24 y luego Web Investigation para comenzar.

En la batalla entre las plantas y sus depredadores, las plantas parecen inermes, pero la realidad es que cuentan con sutiles formas de defensa.

12 Respuestas de las plantas al medio ambiente

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Un grito químico que pide ayuda

1 ¿Qué son las hormonas vegetales y cómo actúan?

2 ¿Cómo regulan las hormonas el ciclo de vida de las plantas?

El ácido abscísico mantiene el estado latente de las semillas; la giberelina estimula la germinación

La auxina controla la orientación de la plántula que brota

La forma genéticamente determinada de la planta adulta es resultado de interacciones hormonales

La duración del día controla la floración

Las hormonas coordinan el desarrollo de semillas y frutos

El envejecimiento (senectud) y el estado de latencia preparan a la planta para el invierno

Conexiones evolutivas: Ráfaga de respuestas vegetales

Otro vistazo al estudio de caso: Un grito químico que pide ayuda

ESTUDIO DE CASO

Un grito químico que pide ayuda

Las plantas de tomate de su jardín están siendo atacadas; algunos tallos han quedado sin hojas y en muchas de las hojas que han quedado se aprecian mordidas grandes. Al examinar de cerca los daños, le sorprende ver una oruga verde, del tamaño de su dedo índice, que come vorazmente. La planta de tomate parece indefensa contra el gusano cornudo del tomate (la fase de oruga de la polilla esfinge), pero la guerra entre las plantas y sus parásitos y depredadores animales, que ya ha durado cientos de millones de años, ha dado pie al desarrollo de avanzadas defensas vegetales que sorprenden a quienes están acostumbrados a ver las plantas como organismos pasivos e indefensos. Quienes investigan cómo las plantas responden a los ataques de los depredadores o de virus patógenos descubrieron hace poco que las plantas atacadas se protegen en parte (e incluso protegen a las plantas vecinas) liberando al aire sustancias volátiles. Los gusanos cornudos del tomate que se alimentan de las plantas son a su vez presa de algunos insectos. Si examina detenidamente muchas de esas orugas, podría encontrar una con pequeños cilindros blancos pegados a la piel; se trata de los capullos de una avispa parásita (véase la ilustración que abre el capítulo). La avispa encuentra una oruga e inyecta huevecillos en su cuerpo. Los huevecillos se convierten en larvas que se alimentan dentro de la oruga y luego salen perforando la piel. Una vez ahí, forman capullos que pegan a la piel de la oruga y dentro de ellos sufren metamorfosis para convertirse en pequeñas avispas. ¿Cómo hace la avispa para hallar una oruga? ¿La planta es realmente una víctima pasiva? ■

1 ¿Qué son las hormonas vegetales y cómo actúan?

Las células de las plantas, igual que las de los animales, son fábricas en miniatura llenas de diversas sustancias que permiten a la planta responder correctamente a su ambiente. Algunas comunican mensajes dentro de la planta y otras incluso permiten la comunicación entre plantas, como veremos al regresar a nuestro estudio de caso. Los fisiólogos animales reconocieron desde hace mucho que las células de una parte del organismo producen sustancias llamadas **hormonas**, las cuales se transportan a otras partes del cuerpo donde tienen efectos específicos. De forma análoga, las sustancias que regulan a las plantas se denominan **hormonas vegetales.** Hasta ahora, los fisiólogos botánicos han identificado cinco clases principales de hormonas vegetales: (1) auxinas, (2) giberelinas, (3) citocininas, (4) etileno y (5) ácido abscísico (Tabla 12-1). Se cree que existen otros diferentes tipos de hormonas, pero éstas son las que mejor se conocen. Cada hormona puede sucitar diversas respuestas de las células de la planta, dependiendo de factores como el tipo de célula blanco, la etapa de desarrollo de la planta, la concentración de la hormona y la presencia de otras hormonas. Además, el papel que desempeñan ciertas hormonas vegetales varía dependiendo de la especie. Esto no debe extrañarnos; en los animales, una sola hormona puede intervenir en acciones tan diversas como la transición que sufre un salmón del agua dulce al agua salada, la metamorfosis de un renacuajo a una rana adulta y el cambio de piel de una serpiente.

Tabla 12-1 Acciones hormonales en las plantas

Hormona	Función
Ácido abscísico	Cierre de estomas; estado latente de semillas y yemas
Auxinas	Alargamiento de las células de coleóptilos y vástagos (brotes); fototropismo; gravitropismo en vástagos y raíces; crecimiento y ramificación de raíces; dominancia apical; desarrollo de tejidos vasculares; desarrollo de frutos; retraso de la senectud en las hojas y frutos; producción de etileno en frutos
Citocininas	Promoción del vástago de yemas laterales; prevención de senectud de las hojas; promoción de la división celular; estimulación del desarrollo de frutos, endospermo y embrión
Etileno	Maduración de los frutos; abscisión de frutos, flores y hojas; inhibición del alargamiento del tallo; formación de curvatura en plántulas de dicotiledóneas
Giberelinas	Germinación de semillas y vástago de yemas; alargamiento de tallos; estimulación de la floración; desarrollo del fruto

Las **auxinas** promueven el alargamiento de las células de los coleóptilos y otras partes del vástago; una concentración alta hace que las células se alarguen (véase "Investigación científica: ¿Cómo se descubrieron las hormonas vegetales?"). En las raíces, que difieren de los tallos en su respuesta a la auxina, una concentración baja estimula el alargamiento, mientras que una concentración un poco más alta inhibe el alargamiento. Tanto la luz como la gravedad afectan a la distribución de auxinas en las raíces y en los vástagos, así que la auxina desempeña un papel importante tanto en el **fototropismo** (crecimiento hacia la luz) y el **gravitropismo** (crecimiento direccional respecto a la gravedad). Las auxinas afectan también a muchos otros aspectos del desarrollo de las plantas, como la diferenciación de los tejidos conductores (xilema y floema) y el desarrollo de los frutos. La auxina también podría evitar el vástago de yemas laterales. Estimula la ramificación de las raíces y se le puede utilizar para hacer que los tallos de las plantas produzcan raíces, lo cual es útil cuando se desea reproducir una planta con estacas.

Las **giberelinas** forman un grupo de moléculas químicamente similares que, al igual que la auxina, promueven el alargamiento de las células de los tallos. En algunas plantas, las giberelinas estimulan la floración, el desarrollo de frutos, la germinación de la semillas y el vástago de las yemas.

Las **citocininas** promueven la división celular en muchos tejidos vegetales; por ello, estimulan el vástago de yemas y el desarrollo del fruto, el endospermo y el embrión. También estimulan el metabolismo de la planta e impiden o al menos retrasan el envejecimiento de sus partes, sobre todo las hojas.

El **etileno** es una hormona vegetal inusitada en cuanto a que es un gas a las temperaturas normales del ambiente. Su función más conocida, y la más valiosa comercialmente, es la maduración de los frutos. También estimula la separación de las paredes celulares para formar *capas de abscisión* que, como pronto veremos, hacen que las hojas, flores y frutos se caigan en el momento apropiado sin causar daños a la planta.

El **ácido abscísico** es una hormona que ayuda a las plantas a resistir condiciones ambientales adversas. Como vimos en el capítulo 10, este compuesto hace que los estomas se cierren cuando escasea el agua. Inhibe la actividad de las giberelinas, así que ayuda a mantener el estado latente de las yemas y semillas cuando la germinación sería peligrosa.

En el resto del capítulo describiremos un año en la vida de una planta, ilustrando cómo las hormonas regulan su crecimiento y desarrollo.

2 ¿Cómo regulan las hormonas el ciclo de vida de las plantas?

El ciclo de vida de una planta es resultado de una compleja interacción de su información genética y su ambiente. Las hormonas median muchos de los determinantes genéticos del crecimiento y el desarrollo, así como casi todas las respuestas a los factores ambientales. En cada etapa de su ciclo de vida, la planta produce un conjunto característico de hormonas que interactúan para dirigir el crecimiento del cuerpo de la planta.

El ácido abscísico mantiene el estado latente de las semillas; la giberelina estimula la germinación

Como señalamos en el capítulo 11, una semilla que madura dentro de un fruto jugoso en un tibio día de otoño experimenta condiciones ideales para germinar; no obstante, permanece en estado latente hasta la primavera siguiente. En muchas semillas, *el ácido abscísico impone el estado latente.* Este ácido frena el metabolismo del embrión dentro de la semilla e impide su crecimiento. Las semillas de algunas plantas desérticas tienen altas concentraciones de ácido abscísico; se necesita una lluvia muy intensa para lavarles el ácido y liberar al embrión de sus efectos inhibidores para que la semilla pueda germinar. Las semillas de casi todas las plantas de altas latitudes requieren un periodo prolongado de frío, como el que prevalece durante el invierno, para romper el estado latente; en esas semillas, el enfriamiento induce la destrucción del ácido abscísico.

Otras hormonas, especialmente la giberelina, estimulan la germinación. Las mismas condiciones ambientales que descomponen el ácido abscísico promueven la síntesis de giberelina. En las semillas en germinación, la giberelina inicia la síntesis de enzimas que digieren las reservas alimentarias del endospermo y los cotiledones y proporcionan azúcares, lípidos y aminoácidos al embrión en crecimiento.

La auxina controla la orientación de la plántula que brota

Cuando el embrión en crecimiento rompe el tegumento de la semilla, de inmediato enfrenta un problema crucial: ¿qué dirección es "arriba"? Las raíces deben cavar hacia abajo, mientras que el vástago debe crecer hacia arriba para hallar la luz. Sea que la semilla haya sido enterrada por una ardilla o haya caído fortuitamente al suelo, la probabilidad de que

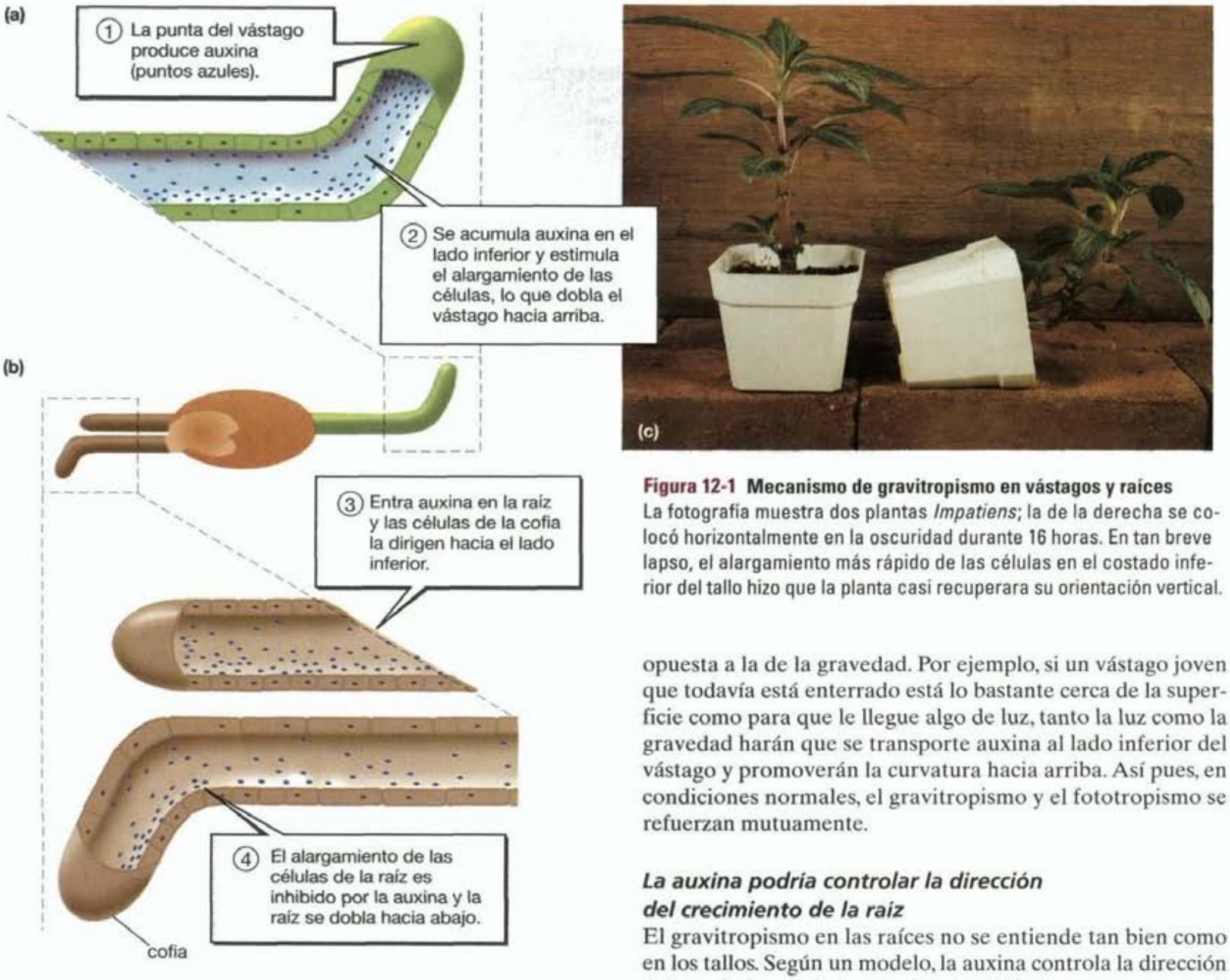


Figura 12-1 Mecanismo de gravitropismo en vástagos y raíces
La fotografía muestra dos plantas *Impatiens*; la de la derecha se colocó horizontalmente en la oscuridad durante 16 horas. En tan breve lapso, el alargamiento más rápido de las células en el costado inferior del tallo hizo que la planta casi recuperara su orientación vertical.

esté "de cabeza" es elevada. Al parecer, la auxina controla las respuestas tanto de la raíz como el vástago a la luz y la gravedad.

La auxina estimula el alargamiento del vástago en oposición a la gravedad y hacia la luz

Examinemos el crecimiento de un vástago recién que emerge de la semilla, que está enterrada. La auxina se sintetiza en la punta del vástago, baja por el tallo y estimula el alargamiento de las células. Si el tallo no está exactamente vertical, organelos en las células del tallo detectan la dirección de la gravedad y hacen que se acumule auxina en el lado inferior del tallo (Fig. 12-1a). Por tanto, las células inferiores se alargan rápidamente y obligan al tallo a curvarse hacia arriba. Una vez que la punta del vástago está vertical, la distribución de auxina se vuelve simétrica y el tallo crece verticalmente para salir del suelo y llegar a la luz (Fig. 12-1c).

La auxina media el fototropismo además del gravitropismo. Normalmente, la distribución de la auxina causada por la luz es la misma que la causada por la gravedad, porque la dirección de luz más brillante (el Sol) es aproximadamente opuesta a la de la gravedad. Por ejemplo, si un vástago joven que todavía está enterrado está lo bastante cerca de la superficie como para que le llegue algo de luz, tanto la luz como la gravedad harán que se transporte auxina al lado inferior del vástago y promoverán la curvatura hacia arriba. Así pues, en condiciones normales, el gravitropismo y el fototropismo se refuerzan mutuamente.

La auxina podría controlar la dirección del crecimiento de la raíz

El gravitropismo en las raíces no se entiende tan bien como en los tallos. Según un modelo, la auxina controla la dirección del crecimiento de la raíz (Fig. 12-1b). Se transporta auxina del vástago a la raíz. Si la raíz no tiene orientación vertical, la cofia detecta la dirección de la gravedad y hace que se acumule auxina en el lado inferior de la raíz. A diferencia de los vástagos, donde concentraciones moderadas de auxina *estimulan* el alargamiento de las células, en las raíces esas mismas concentraciones de auxina *inhiben* el alargamiento de las raíces. Por tanto, se inhibe el alargamiento de las células que están en el lado inferior de la raíz, donde se acumula la auxina, mientras que en el lado superior de la raíz el alargamiento no se ve afectado. Esto hace que la raíz se doble hacia abajo. Una vez que la punta radicular apunta directamente hacia abajo, la distribución de auxina se equilibra en todos lados y la raíz sigue creciendo hacia abajo. Cabe señalar que *la auxina reduce pero no detiene el alargamiento de las células de la raíz*: una raíz vertical sigue creciendo.

Las plantas podrían detectar la gravedad mediante plástidos llenos de almidón

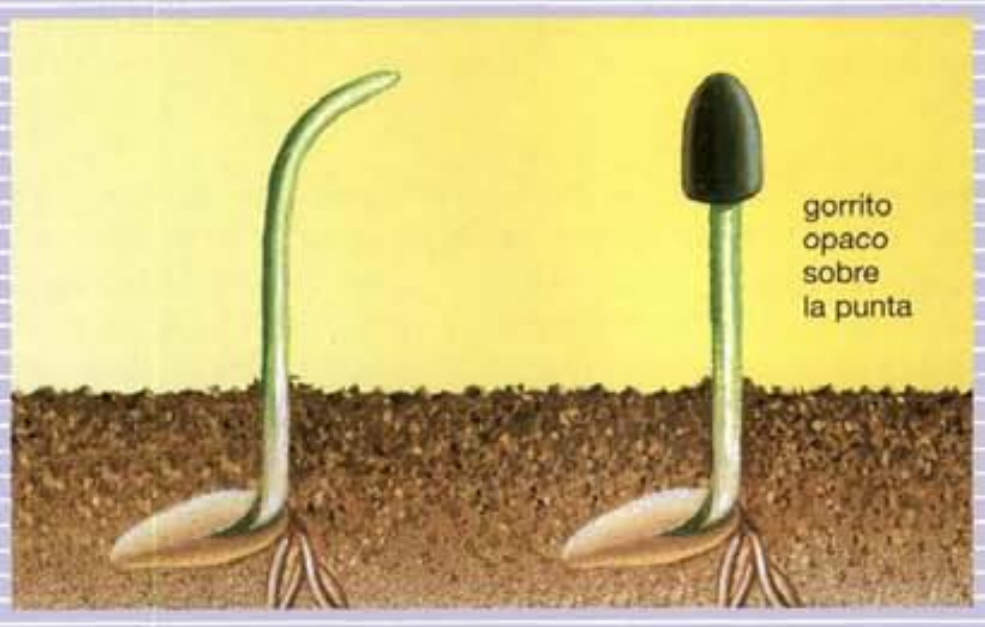
Aunque la auxina desempeña un papel primordial en los índices de crecimiento celular desiguales que hacen que el vástago se oriente en oposición a la gravedad y la raíz, hacia la gravedad, la auxina misma no puede detectar la gravedad. Células especializadas en los tallos y las cofias contienen

Investigación científica
¿Cómo se descubrieron las hormonas vegetales?

Quien tiene en su casa plantas cerca de una ventana sabe que las plantas se inclinan hacia la ventana al crecer, como respuesta a la luz solar que penetra por ella. Hace más de cien años, Charles Darwin y su hijo, Francis, estudiaron este fenómeno de crecimiento hacia la luz, o fototropismo.

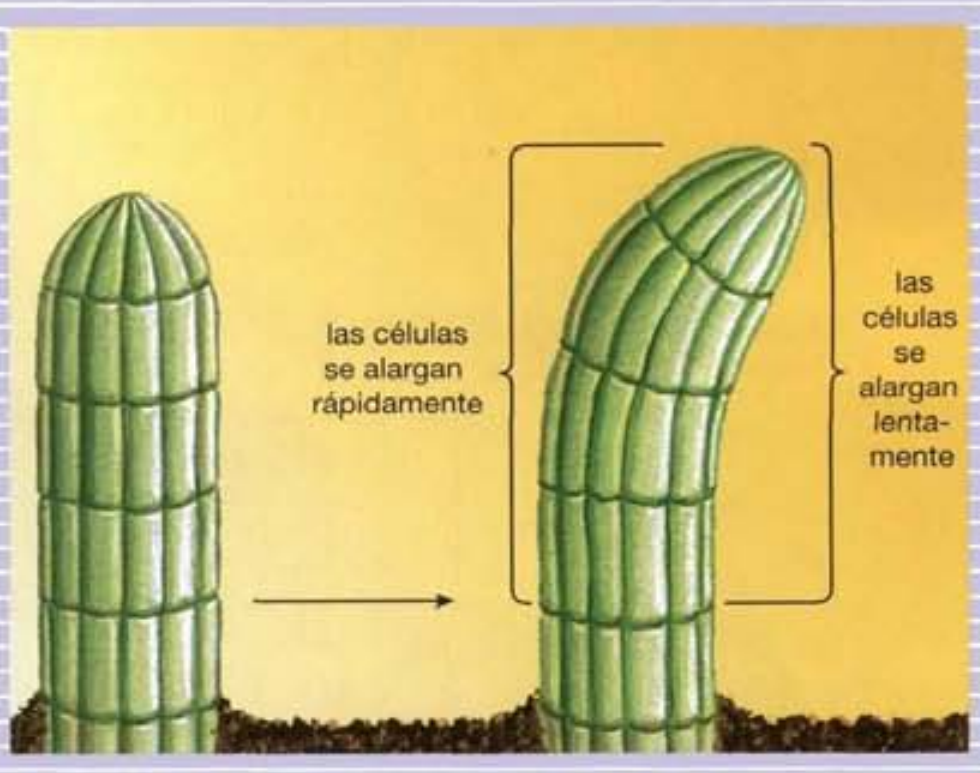
Primero, los Darwin determinaron la dirección de la transferencia de información

Los Darwin iluminaron coleóptilos (vainas protectoras que envuelven a las plántulas de las monocotiledóneas) de pasto desde diversos ángulos. Observaron que una región del coleóptilo unos cuantos milímetros abajo de la punta se curvaba hacia la luz y hacía que la punta se orientara hacia la fuente de luz. Cuando cubrieron la punta del coleóptilo con un gorrito opaco, el coleóptilo no se inclinó.



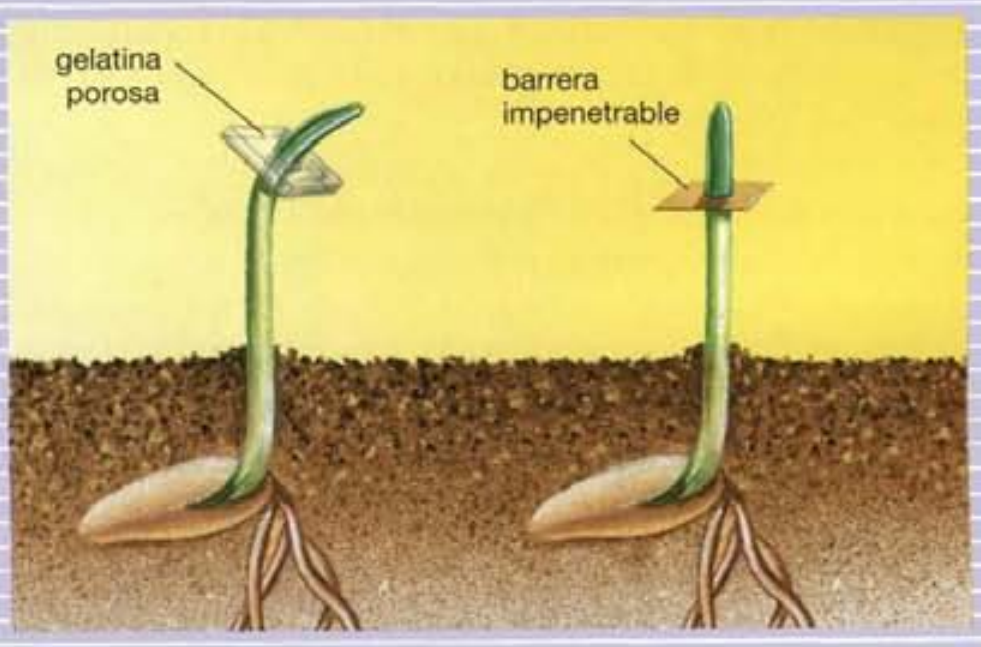
Un gorrito transparente permitía que el tallo se doblara y también se doblaba si los Darwin cubrían la región curva bajo la punta con un manguito opaco.

Los Darwin concluyeron que (1) la punta del coleóptilo percibe la dirección de la luz y (2) la flexión se efectúa más abajo en el coleóptilo; por tanto, (3) la punta transmite información acerca de la dirección de la luz a la región que se dobla. ¿Cómo se dobla el coleóptilo? Aunque los Darwin no lo sabían, la flexión era resultado de un alargamiento desigual de las células en lados opuestos del tallo. Las células del lado menos iluminado se alargaban más rápidamente que las del lado iluminado y doblaban el tallo hacia la luz. Así, la información transmitida de la punta a la región curva hace que las células se alarguen de forma desigual.



Luego, Peter Boysen-Jensen demostró que la información en la Naturaleza es química

Unos 30 años después de los experimentos de los Darwin, Peter Boysen-Jensen cortó las puntas de los coleóptilos y vio que el resto del tallo ni se alargaba ni se inclinaba hacia la luz. Si volvía a pegar la punta y colocaba el coleóptilo parchado en la oscuridad, se alargaba hacia arriba. En la luz, mostraba un fototropismo normal. Cuando insertó una capa delgada de gelatina porosa que impedía el contacto directo, pero permitía la difusión de sustancias entre la punta cercenada y el tallo, seguía observando alargamiento y flexión. En contraste, una barrera impenetrable eliminaba esas respuestas.

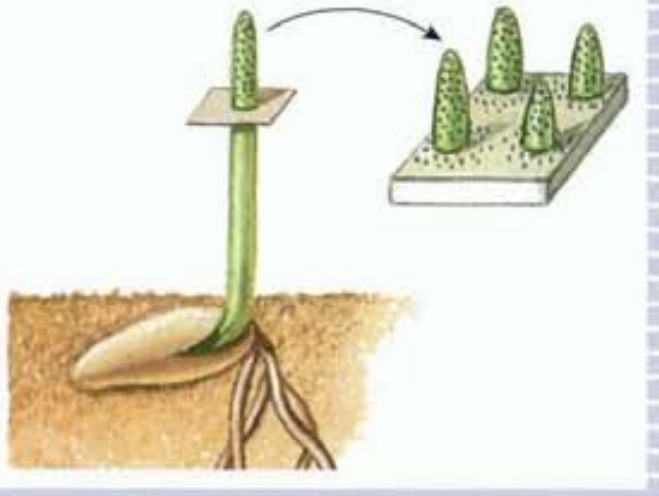


Boysen-Jensen concluyó que en la punta se produce una sustancia que baja por el tallo y causa el alargamiento de las células. En la oscuridad, esa sustancia se difunde verticalmente hacia abajo desde la punta y hace que el coleóptilo se alargue verticalmente hacia arriba. Era de suponer que la luz hace que la sustancia se concentre en el lado del tallo que está a la sombra, con lo que las

células de ese lado se alargan más rápidamente que las del lado soleado; esto hace que el tallo se incline hacia la luz.

Por fin, se identificó el compuesto auxina

El siguiente paso fue aislar e identificar la sustancia. En la década de los veinte, Frits Went ideó una forma de recolectar la sustancia que promueve el alargamiento. Recortó las puntas de coleóptilos de avena y las colocó en un bloque de agar (un material gelatinoso poroso) durante unas horas. La hipótesis de Went era que la sustancia saldría de los coleóptilos y penetraría en el agar.



Luego, Went cortó trocitos del agar, ahora supuestamente cargado de la sustancia, y los colocó en las puntas de plántulas a las que antes había cortado el coleóptilo y que estaban creciendo en la oscuridad. Cuando colocó un trozo de agar bien centrado en el tallo, éste se alargaba verticalmente. Todas las células del tallo recibían cantidades iguales de la sustancia y se alargaban al mismo ritmo. Si colocaba un trocito en un lado del tallo cortado, éste siempre se inclinaba hacia el lado opuesto.

Era evidente que las células que estaban bajo el agar recibían más de la sustancia y por tanto más estímulo para alargarse. Went llamó a la sustancia *auxina*, de un vocablo griego que significa "crecimiento". Posteriormente, Kenneth Thimann purificó la auxina y determinó su estructura molecular.

plástidos llenos de almidón. Los fisiólogos botánicos han teñido estos plástidos y los han observado al microscopio y han descubierto que se asientan en el lado de la célula que da hacia abajo apenas minutos después de que la planta se pone de lado (Fig. 12-2). El tiempo que los plástidos tardan en asentarse es similar al tiempo que la raíz tarda en iniciar su alargamiento celular desigual para dirigirse otra vez hacia abajo. Todavía se está investigando la forma exacta en que el desplazamiento de los plástidos inicia la respuesta a la gravedad en los tallos y raíces. Una hipótesis es que los plástidos están enredados en fibras del citoesqueleto que las conectan a canales de iones. Cuando la gravedad tira de los plástidos hacia abajo, la tracción abre los canales de iones, lo que permite el ingreso de iones, como el calcio, en la célula. Así, un estímulo mecánico (movimiento de plástidos en respuesta a la gravedad) se puede convertir en un estímulo químico. Esta señal química podría iniciar una serie de reacciones que hacen que se acumule auxina en el lado inferior de la cofia.

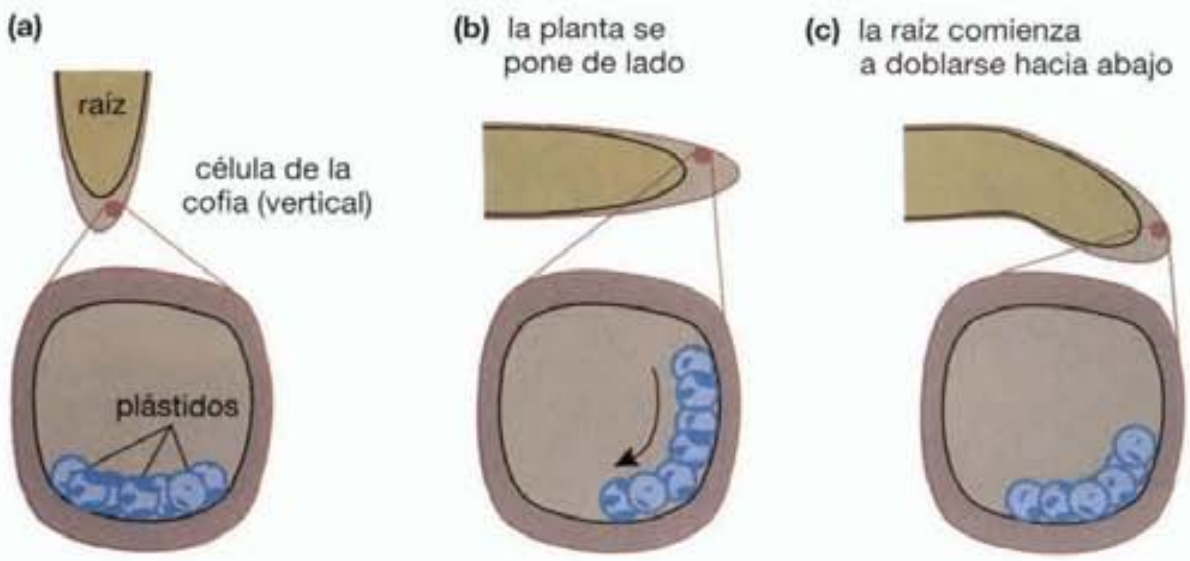


Figura 12-2 Plástidos llenos de almidón permiten a las plantas detectar la gravedad
(a) Orientación normal de plástidos llenos de almidón en una célula de la cofia. ***(b)*** Cuando la planta se coloca de lado (como en la figura 12-1c), los plástidos comienzan a bajar ***(c)*** hasta descansar en la nueva superficie inferior. Este cambio hace que la raíz se doble hacia abajo.

La forma genéticamente determinada de la planta adulta es resultado de interacciones hormonales

Conforme crece una planta, tanto su raíz como su vástago desarrollan patrones de ramificación que en buena medida están determinados por su herencia genética. Por ejemplo, los tallos de algunas plantas, como los girasoles, casi no se ramifican; otras, como los robles y los chopos, se ramifican profusamente y de forma aparentemente aleatoria; otras más se ramifican siguiendo un patrón muy regular, como el que produce la forma cónica de los abetos y piceas.

También se debe equilibrar la cantidad de crecimiento en los sistemas de raíz y de vástago. El vástago debe ser lo bastante grande como para abastecer a las raíces de azúcares; las raíces deben ser lo bastante grandes para proporcionar al vástago agua y minerales. Las interacciones entre auxina y citocinina regulan la ramificación de la raíz y el tallo y así regulan los tamaños relativos de los sistemas de raíz y de vástago.

En la ramificación del tallo influye la punta en crecimiento del vástago

Los jardineros saben que si podan o aplastan la punta de una planta en crecimiento, ésta se volverá más frondosa. La explicación botánica de esta práctica es que la punta en crecimiento suprime el vástago de yemas laterales para formar ramas, fenómeno llamado **dominancia apical.** El mecanismo de control para el vástago de yemas laterales sigue siendo tema de investigación, pero hay indicios de que deben estar presentes niveles y proporciones apropiados de auxina y citocinina (Fig. 12-3). La auxina se produce en la punta del vástago (su concentración es máxima ahí) y es transportada tallo abajo, disminuyendo su concentración gradualmente. La citocinina se produce en las raíces (donde su concentración es máxima) y es transportada tallo arriba. Por tanto, las concentraciones relativas de estas dos hormonas varían a lo largo del tallo. Las yemas en las distintas posiciones experimentarán diferentes influencias hormonales.

La auxina por sí sola al parecer inhibe el brote de las yemas laterales, mientras que la auxina y la citocinina juntas lo estimulan. Las yemas laterales más cercanas a la punta del vástago reciben una gran cantidad de auxina, quizá suficiente para inhibir su crecimiento, pero reciben muy poca citocinina porque están muy lejos de las raíces. Por ello, permanecen en estado latente. Las yemas más bajas reciben menos auxina y mucha más citocinina. Las concentraciones óptimas de ambas hormonas estimulan esas yemas, las cuales brotan

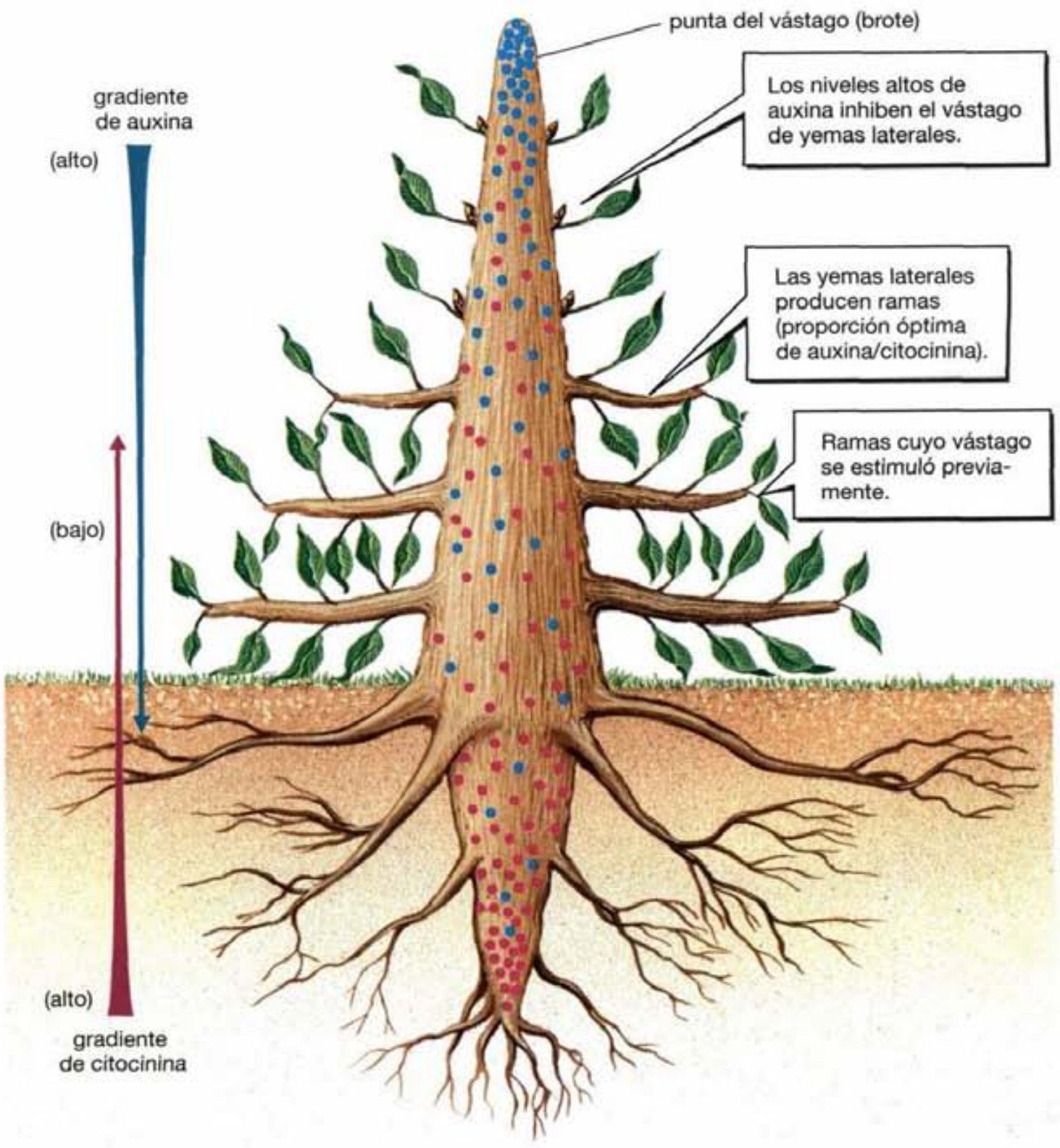


Figura 12-3 El papel de la auxina y la citocinina en el vástago de yemas laterales
Diagrama simplificado de la combinación de *auxina (puntos azules) y citocinina* (puntos rojos) en el control del vástago de yemas laterales. La auxina se produce en las puntas del vástago y se desplaza hacia abajo; la citocinina se produce en las puntas de las raíces y sube.

(véase la figura 12-3). En muchos tipos de plantas, esta interacción entre la auxina y la citocinina produce una sucesión ordenada de brote de yemas desde la base del árbol hasta la punta del vástago. La razón exacta de citocinina a auxina que promueve el vástago varía según la especie.

La auxina estimula la ramificación de la raíz

Incluso en concentraciones extremadamente bajas, la auxina estimula la ramificación de las raíces. Como explicamos en el capítulo 10, las raíces secundarias se originan en la capa de pericíclo del cilindro vascular. La auxina, transportada hacia abajo desde el tallo, estimula las células del pericíclo para que se dividan y formen una raíz secundaria. Los jardineros también están familiarizados con otro efecto de la auxina: hacer que los tallos produzcan raíces cuando se colocan en la tierra. Preparados comerciales de auxinas permiten producir nuevas plantas a partir de un trozo de tallo de una planta deseable.

Gradientes de auxina y citocinina crean un equilibrio entre los sistemas de raíz y de vástago

Mediante la interacción de auxina y citocinina, los sistemas de raíz y de vástago regulan el crecimiento mutuo. Esta interacción es importante porque esos sistemas proporcionan nutrimentos complementarios. Un sistema de raíz en crecimiento sintetiza grandes cantidades de citocinina, las cuales estimulan yemas laterales para que salgan del estado de latencia y broten. Si el sistema radicular no está creciendo al ritmo que lo requiere el sistema de vástago en crecimiento, produce menos citocinina. Se retrasa el brote de yemas laterales y se frena el crecimiento del sistema de vástago. Simultáneamente, conforme el tallo crece y se ramifica, produce grandes cantidades de auxina, que estimula la ramificación y el crecimiento de las raíces. Así pues, ni la raíz ni el tallo pueden crecer desproporcionadamente uno respecto al otro y la planta cuenta con un abasto suficiente para todas sus necesidades.

La duración del día controla la floración

En algún momento, la planta madura lo suficiente para reproducirse. Los tiempos de floración y producción de semillas están precisamente coordinados con la fisiología de la planta y los rigores de su ambiente. En climas templados, las plantas deben florecer en una época del año lo bastante temprana como para que sus semillas puedan madurar antes de las letales heladas del otoño. Dependiendo de la rapidez con que se desarrollan las semillas y frutos, la floración podría presentarse en la primavera, como sucede con los robles; en el verano, como es el caso de la lechuga; o incluso en el otoño, como los ásteres.

¿Qué indicios ambientales usan las plantas para determinar la estación del año? Casi todos, como la temperatura o la disponibilidad de agua, son muy variables: puede hacer calor en octubre, y podría caer una nevada tardía en mayo, o el verano podría ser inusitadamente frío y húmedo. *El único indicador confiable es la duración del día*: días más largos siempre implican que se acercan la primavera y el verano; días más cortos auguran la llegada del otoño y el invierno.

Con respecto a la floración, las plantas se clasifican como neutrales respecto al día, de día largo o de día corto (Fig. 12-4). Una **planta de día neutro** florece tan pronto como ha crecido y se ha desarrollado lo suficiente, sin importar qué duración tenga el día. Este grupo incluye el tomate, el maíz y los dragoncillos. Una **planta de día largo** florece cuando el día *dura más que cierto tiempo crítico específico para la especie.* Una **planta de día corto** florece cuando el día *dura menos que cierto tiempo crítico específico para la especie.* Así, la espinaca se clasifica como planta de día largo porque sólo florece si el día *dura más* de 13 horas y la bardana (lampazo) menor es una planta de día corto porque sólo florece si el día *dura menos* de 15.5 horas. Obsérvese que ambas florecen si hay 14 horas de luz; la espinaca, empero, también florece en días mucho más largos (digamos, de 16 horas de luz), pero la bardana no. En cambio, la bardana florece en días mucho más cortos (digamos, 12 horas), pero la espinaca no.

Si injertamos una rama de una planta de bardana (de día corto) que se ha mantenido bajo un régimen de día corto, en una planta de bardana que se ha mantenido bajo un régimen de día largo, induciremos la floración. De hecho, fisiólogos botánicos han podido inducir la floración en la bardana exponiendo una *sola hoja* a días cortos en una cámara especial mientras el resto de la planta experimenta días largos. Es evidente que se está enviando una señal de la hoja a una yema. Estudios en diversas plantas sugieren que sustancias aún no identificadas pueden activar y también inhibir la floración. Estas sustancias hipotéticas, que podrían diferir según la especie, reciben el nombre genérico de **florígenas** (literalmente, "productoras de flores"). La duración del día es un estímulo crucial para estas sustancias, pero ¿cómo detectan las plantas la duración del día?

Pigmentos llamados fitocromos miden la duración del día ajustando el reloj biológico

Para medir la duración del día, una planta necesita dos cosas: (1) algún tipo de *reloj* metabólico para medir el tiempo (cuanto tiempo ha habido luz o ha estado oscuro) y (2) un *sistema detector de luz* para ajustar el reloj. Prácticamente todos los organismos tienen un **reloj biológico** interno que mide el tiempo incluso sin indicios ambientales. No obstante, indicios ambientales, y particularmente la luz, pueden "poner en cero" el reloj. En casi ningún caso se entiende bien el mecanismo por el que opera el reloj biológico.

El sistema detector de luz de las plantas es un pigmento llamado **fitocromo** (que significa simplemente "color de planta") que se encuentra en las hojas. Hay dos formas intercambiables del fitocromo. Una absorbe intensamente la luz roja y se denomina P_r; la otra forma absorbe luz del extremo del rojo (casi infrarroja) y se le denomina P_{fr} (Fig. 12-5). En casi todas las plantas, P_{fr} es la forma activa del fitocromo; es decir, una concentración apropiada de P_{fr} estimula o inhibe procesos fisiológicos, como la floración o el ajuste del reloj biológico. P_r, la forma inactiva, no tiene efecto sobre esos mismos procesos.

El fitocromo cambia de una forma a otra cuando absorbe luz del color apropiado: al absorber luz roja, P_r se convierte en P_{fr}; cuando P_{fr} absorbe luz roja extrema, se vuelve a convertir en P_r. La luz de día contiene todas las longitudes de onda de la luz visible, entre ellas la roja y la roja extrema. Por tanto, durante el día, las hojas contienen ambas formas del fitocromo. En la oscuridad, P_{fr} se descompone rápidamente o se revierte a P_r.

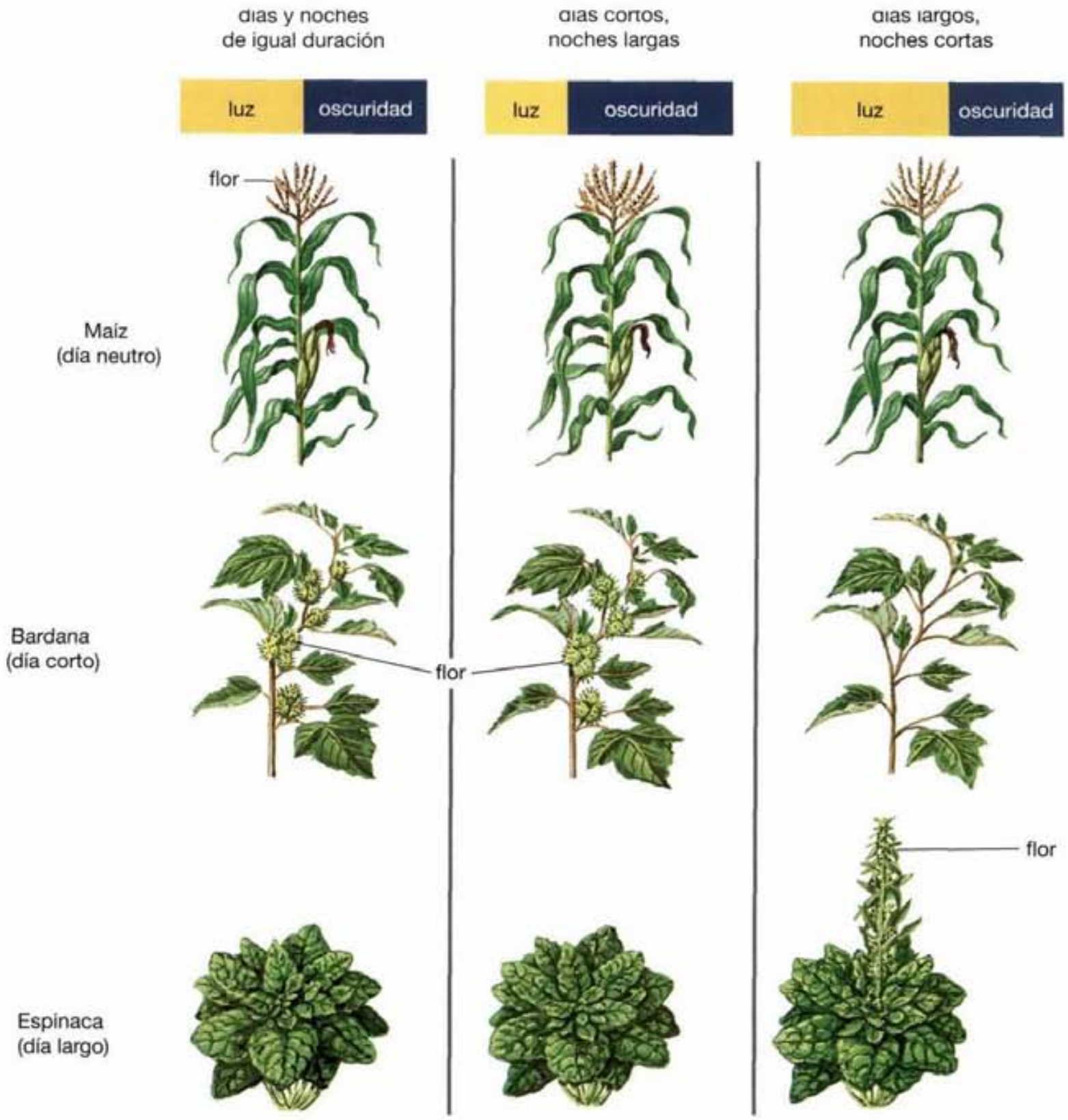


Figura 12-4 Efectos de la duración del día sobre la floración

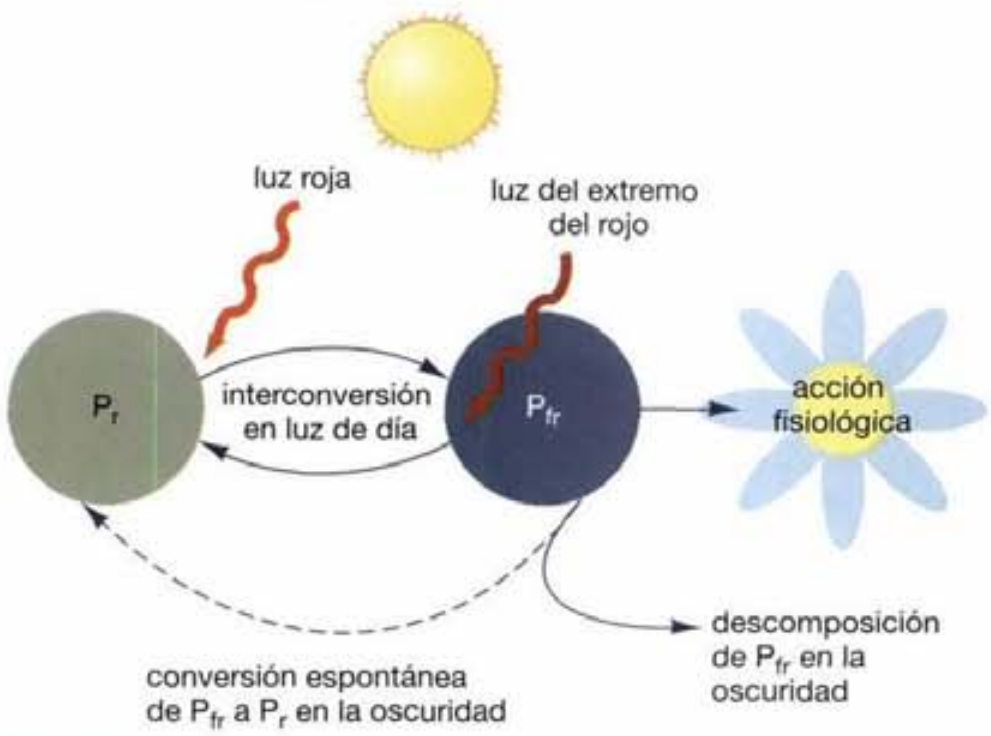


Figura 12-5 *El fitocromo pigmento fotosensible*
El fitocromo existe en dos formas, inactiva (P_r) y activa (P_{fr}). La luz roja convierte a P_r en P_{fr}, el cual entonces podría participar en respuestas fisiológicas, convertirse en P_r por la acción de luz del extremo del rojo, revertirse espontáneamente a P_r o descomponerse para dar otros compuestos que son inactivos.

Al parecer, las plantas utilizan el sistema de fitocromo y su reloj biológico interno para detectar la duración del día. Las bardanas, por ejemplo, florecen bajo un régimen de iluminación de 8 horas de luz y 16 horas de oscuridad, pero, si el periodo oscuro se interrumpe con apenas uno o dos minutos de luz, no hay floración. Así, aunque la bardana normalmente se clasifica como planta de día corto, podría ser más correcto decir que es una planta "de noche larga", porque lo que realmente importa es la duración del periodo de oscuridad continua.

El color de la luz empleada para la breve iluminación nocturna también es importante. Un destello a media noche de luz roja inhibe la floración, pero uno de luz del extremo del rojo permite la floración. Desde luego, esta observación implica al fitocromo en el control de la floración, aunque los científicos siguen investigando la forma en que la respuesta del fitocromo a la luz determina si una planta producirá flores o no. Parece probable que el reloj biológico mida la duración de la noche y que la recepción de luz por el fitocromo indique al reloj que ya salió o ya se puso el sol, pero no hay

certeza al respecto. La forma en que los fitocromos afectan la producción de florígenas es otro campo de investigación activo.

Los fitocromos influyen en otras respuestas de las plantas a su ambiente

El fitocromo interviene en muchas respuestas de las plantas. Por ejemplo, P_{fr} inhibe el alargamiento de las plántulas. Puesto que P_{fr} se descompone o se revierte a P_r en la oscuridad, las plántulas que germinan en la oscuridad del suelo no contienen P_{fr} y por tanto se alargan con gran rapidez para salir a la luz. Las plántulas que crecen a la sombra de otras plantas estarán expuestas primordialmente a luz del extremo del rojo, porque la clorofila verde de las otras plantas absorbe casi toda la luz roja pero deja pasar la luz del extremo del rojo. Esta luz convierte P_{fr} en P_r, así que las plántulas en la sombra crecen rápidamente y así podrían salir de la sombra. Una vez que la planta sale a la luz, se forma P_{fr}, el cual hace más lento el alargamiento; esto evita que la plántula se vuelva excesivamente larga y delgada.

Otras respuestas de las plantas estimuladas por P_{fr} son el crecimiento de las hojas, la síntesis de clorofila y el enderezamiento de la curvatura del epicótilo o hipocótilo en las plántulas de dicotiledóneas. Al igual que el alargamiento del tallo, estas respuestas son adaptaciones relacionadas con el enterrado en el suelo o el sombreado por las hojas de otras plantas. Por ejemplo, un vástago que recién germina necesita conservar su curvatura protectora mientras está en la tierra (es decir, en la oscuridad), y enderezarse sólo hasta que sale al aire, donde la luz solar convierte P_r en P_{fr}.

Las hormonas coordinan el desarrollo de semillas y frutos

Cuando una flor es polinizada, la auxina o la giberelina liberadas por el polen estimulan el ovario para que comience a convertirse en fruto. Si también hay fecundación, las semillas en desarrollo liberan todavía más auxina o giberelina, o ambas, a los tejidos circundantes del ovario. Las células del ovario se multiplican y crecen y suelen almacenar almidón y otros materiales alimentarios hasta formar un fruto maduro. Así, la planta coordina el desarrollo de las semillas y el fruto.

Las semillas y frutos obtienen de su planta progenitora nutrimentos para crecer y desarrollarse. Si la semilla se separa demasiado pronto de su progenitora, podría no completar su desarrollo. No debe extrañar que la maduración de las semillas y de los frutos estén muy coordinadas. Casi todos los frutos verdes tienen colores que pasan desapercibidos (normalmente verde como el resto de la planta) y son duros, amargos e incluso, en algunos casos, venenosos. Por ello, los animales casi nunca comen frutos verdes.

Una vez que las semillas maduran, también lo hace el fruto: se vuelve más dulce porque los almidones se convierten en azúcar, más blando y de color más brillante, lo que lo hace más notorio y atractivo para los animales (Fig. 12-6). Si caminamos por un campo en el otoño y examinamos las frutas silvestres que cuelgan de las plantas moribundas, veremos que unas cuantas son azules y muchas son rojas, como las "manzanitas" de las rosas silvestres. Casi ninguna es de color verde cuando está madura. También podemos asomarnos a la sección de frutas y verduras del supermercado; veremos frutas de colores brillantes, adaptadas para atraer animales diseminadores de semillas. Resulta interesante que si un fruto como la toronja se rocía con giberelina, la cáscara se mantiene verde y correosa, aunque el interior siga madurando. Los cultivadores de cítricos de Florida utilizan esta técnica para desalentar a las moscas de la fruta, que son atraídas por el color amarillo y deben penetrar la cáscara madura para poner sus huevecillos.

La maduración es estimulada por el etileno, que también descompone la clorofila verde para revelar los pigmentos atractivos que indican una fruta madura. Las células del fruto sintetizan etileno como respuesta a una elevación del nivel de auxina liberada por las semillas (otro mecanismo para coordinar el desarrollo de las semillas y los frutos). Dado que el etileno es gaseoso, una fruta madura emite continuamente etileno al aire. En la Naturaleza es probable que el efecto de esto sea insignificante, pero si se guardan frutas en un recipiente cerrado, el etileno liberado por una acelerará la maduración de las demás. El descubrimiento del papel del etileno en la maduración revolucionó la comercialización moderna de frutas y verduras. La toronja verde (pero madura) rociada con giberelina que describimos antes adquirirá su color amarillo normal si se le expone a etileno. Los plátanos que se cultivan en América Central se pueden cortar cuando están verdes y duros y enviarse a los mercados norteamericanos. Al exponerlos a etileno en su destino, los comerciantes pueden vender fruta perfectamente madura. Lamentable-

Figura 12-6 Los frutos maduros se vuelven atractivos para los animales diseminadores de semillas
El fruto de la higuera chumba es verde, duro y amargo antes de madurar, lo que desalienta a los animales que podrían comerlo. Una vez que las semillas maduran, el fruto se vuelve blando, rojo y sabroso, y atrae animales como esta tortuga del desierto. El tracto digestivo del animal no daña a las semillas maduras, que se dispersan con las heces.

mente, no todos los frutos maduran correctamente si se les separa de la planta. Las uvas, fresas y tomates no son sensibles al etileno, así que es preciso dejar que maduren en la planta y es muy difícil lograr que lleguen a los mercados sin deteriorarse.

El envejecimiento (senectud) y el estado de latencia preparan a la planta para el invierno

La estación es otoño y ha llegado el momento de dejar que todos los frutos que no han sido comidos caigan al suelo. En el caso de las plantas perennes de hoja ancha, también es necesario perder las hojas porque en invierno representarían una carga: no podrían efectuar fotosíntesis pero sí permitirían la evaporación del agua. Las hojas, frutos y flores sufren un envejecimiento rápido llamado **senectud**. La culminación de la senectud es la formación de la **capa de abscisión** en la base del peciolo (Fig. 12-7). El etileno estimula esta capa de células de pared delgada para que produzcan una enzima que digiere la pared celular que sujeta la hoja, fruto o flor al tallo, la cual entonces se cae. Las células que están más adentro de la abscisión permanecen intactas.

La senectud y la abscisión son procesos complejos controlados por varias hormonas distintas. En casi todas las plantas, las hojas sanas y las semillas en desarrollo producen auxina, que ayuda a mantener la salud de la hoja o fruto. Simultáneamente, las raíces sintetizan citocinina, que sube por el tallo y llega a las ramas. La citocinina también evita la senectud: si cortamos una hoja de un árbol y la ponemos a flotar en agua en la que se ha disuelto citocinina, se mantendrá verde durante semanas.

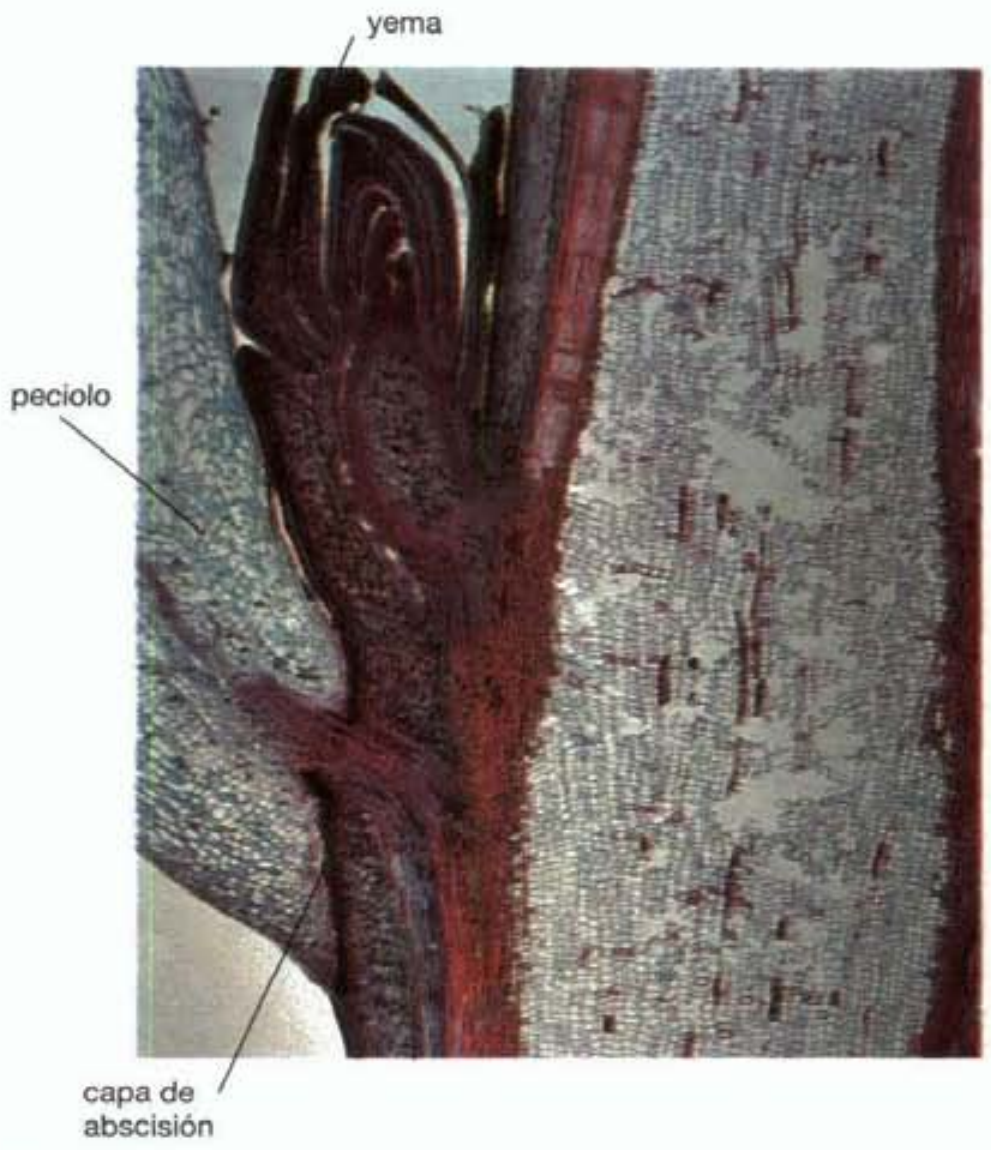


Figura 12-7 La capa de abscisión
Esta sección transversal muestra la formación de la capa de abscisión en la base de una hoja de arce. Puede verse una nueva yema foliar arriba de la hoja muerta.

Al acercarse el invierno, la producción de citocinina en las raíces disminuye y los frutos y hojas producen *menos* auxina. Tal vez impulsado por estos cambios hormonales, buena parte del material orgánico de las hojas se descompone para formar moléculas más simples que se transportan a las raíces donde se almacenarán durante el invierno. Mientras tanto, las hojas viejas y los frutos maduros liberan etileno, el cual estimula la producción de enzimas que destruyen las paredes celulares que mantienen la integridad de la capa de abscisión en la base del peciolo. Cuando la capa de abscisión se debilita, la hoja o fruto cae de las ramas.

Se presentan también otros cambios que preparan a la planta para el invierno. Las yemas, que dieron origen a hojas y ramas nuevas durante la primavera y el verano, se envuelven apretadamente y entran en estado de latencia, en espera de que pase el invierno. El estado de latencia de las yemas, como el de los frutos, está determinado por el ácido abscísico. El metabolismo se hace en extremo lento y la planta inicia su largo sueño invernal, en espera de las señales de calor y días más largos de la primavera para volver a despertar.

Conexiones evolutivas

Ráfaga de respuestas vegetales

Todas las plantas están vivas, pero algunas son más activas que otras. Cuando una mosca roza los pelos sensoriales de una planta atrapamoscas, la respuesta es casi animal en cuanto a su propósito y rapidez de movimiento (Fig. 12-8). ¿Por qué resulta útil para una atrapamoscas capturar insectos y cómo logra hacerlo?

Como vimos en el capítulo 10, algunos suelos, y en particular los de los pantanos, son deficientes en nitrógeno. Como respuesta evolutiva a la escasez crónica de nitrógeno, varias plantas de regiones cenagosas, como la atrapamoscas, la hoja utricular y el rosolí o drosera, han recurrido a los insectos como alimento. Al atrapar un insecto de vez en cuando, la planta obtiene nitrógeno de la quitina (del exoesqueleto), las proteínas y los ácidos nucleicos de su presa. Aunque la ventaja evolutiva parece clara, el *mecanismo* del movimiento rápido de la planta es mucho menos obvio. ¿Cómo percibe la planta el contacto con una mosca y cómo mueve sus hojas con suficiente rapidez para atraparla?

En este capítulo vimos que hormonas como la auxina pueden causar la expansión de células, pero las hormonas no transportan señales con la suficiente rapidez como para atrapar una mosca. Las plantas atrapamoscas han evolucionado de modo que puedan transmitir señales parecidas a los impulsos nerviosos de los animales y esto hace posible su comportamiento depredador casi animal. Cada una de las hojas atrapadoras de la planta, bordeadas con pestañas, tiene tres "pelos" sensoriales en su superficie interior (en la figura 12-8a se pueden ver las sombras de esos pelos y sus pequeños puntos de sujeción blancos).

Los insectos son atraídos por el néctar que secretan las hojas. Si un insecto en busca de alimento toca un pelo dos veces en rápida sucesión, o toca dos pelos, los pelos inician un cambio en potencial eléctrico análogo al potencial de acción

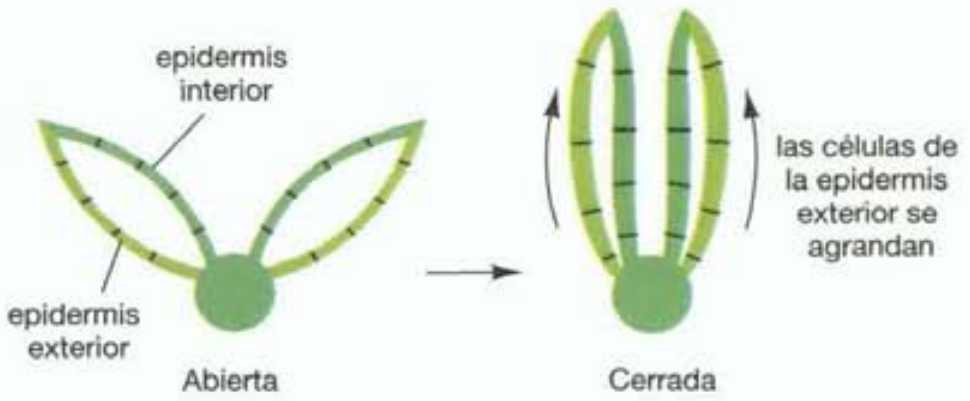
(a)

(b)

Figura 12-8 Una planta atrapamoscas captura a su presa

de las células nerviosas animales. El potencial eléctrico inicia una rápida serie de sucesos que hacen que la trampa se cierre (Fig. 12-8b).

En una hermosa serie de experimentos, los botánicos Stephen Williams y Alan Bennett descubrieron que la hoja de la atrapamoscas se cierra porque sufre una *expansión diferencial irreversible de sus células.* La forma más sencilla de visualizar las hojas de la planta es como dos capas de células, la epidermis exterior e interior, como se ilustra en seguida. El potencial eléctrico generado por el movimiento de los pelos estimula a las células de la capa exterior para que bombeen rápidamente iones hidrógeno (H^+) al interior de sus paredes celulares. Las condiciones ácidas (que se crean cuando hay una concentración alta de H^+) activan a enzimas de las paredes celulares que aflojan las fibras de celulosa de las mismas. Al debilitarse las paredes, la elevada presión osmótica en el interior hace que las células absorban agua de los líquidos extracelulares y sufran un crecimiento rápido de cerca de 25%. Dado que la capa exterior se expande pero la interior no, la hoja se cierra.



Aunque la reapertura de la trampa tarda varias horas, el mecanismo fundamental es similar: las células del interior de la hoja se expanden y separan las partes de la trampa. Las bombas de ion hidrógeno consumen tanta energía que el cierre de la trampa requiere casi un tercio de todo el ATP que hay en la hoja. Por ello, es muy importante que haya algo digerible en la hoja antes de que se cierre la trampa. Por ello, "azuzar" a una planta atrapamoscas tocando sus pelos puede ser muy perjudicial para su salud.

Aunque se sabe mucho acerca de los mecanismos que producen movimiento en la planta atrapamoscas, quedan algunos misterios. ¿Cómo transforman los pelos sensoriales el contacto en un estímulo eléctrico? ¿En qué consiste el cambio de potencial eléctrico? ¿Cómo hace la señal eléctrica que las células comiencen a bombear iones hidrógeno? Como sucede a menudo en biología, la respuesta a una pregunta de inmediato hace surgir varias preguntas nuevas, casi siempre más difíciles de contestar.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Un grito químico que pide ayuda

Hace poco, los investigadores descubrieron que, al ser atacadas, algunas plantas emiten un "grito químico de ayuda". Trabajando con maíz, esos investigadores descubrieron una avanzada forma de comunicación entre las plantas y los animales: la planta llama a un depredador para que ataque a una oruga que se está comiendo sus hojas. La planta responde al ataque de la oruga liberando una mezcla de sustancias volátiles que atraen a una avispa parásita, la cual pone sus huevecillos en el cuerpo de la oruga. Esta "bomba de tiempo biológica" mata a la oruga cuando las larvas eclosionan y consumen a su huésped desde adentro. Los científicos descubrieron que simplemente rasgar las hojas como hace la oruga no provoca la señal química de alarma; el ataque tiene que provenir de una oruga verdadera. Hace poco se descubrió por qué: se requiere una sustancia llamada *volicitina*, contenida en la saliva de la oruga, para causar la respuesta (Fig. E12-1).

Las plantas también pueden defenderse contra enfermedades. Muchas plantas producen *ácido salicílico*, el compuesto del cual se deriva la aspirina. Ilya Raskin y sus colaboradores en la Rutgers University descubrieron que las plantas de tabaco infectadas con un virus vegetal producen grandes cantidades de ácido salicílico. Éste activa una respuesta inmunológica en las plantas y les ayuda a combatir el ataque viral. La planta también convierte una parte del ácido salicílico en *salicilato de metilo* (la sustancia empleada como saborizante en los dulces sabor "gaulteria"). Este compuesto, altamente volátil, se difunde al aire desde los tejidos de la planta infectados por virus y es absorbido por otras plantas cercanas. Las plantas vecinas sanas vuelven a convertir el salicilato de metilo en ácido salicílico para fortalecer sus defensas y ayudarlas a resistir la infección viral. Estos descubrimientos sugieren que los agricultores del futuro podrían tratar a sus plantas con aspirina o sustancias similares en vez de plaguicidas tóxicos para protegerlos contra enfermedades y depredadores. Ilya Raskin explica: "Las plantas no pueden huir ni hacer ruido, pero son químicas maravillosas."

¿Su planta de tomate está pidiendo ayuda? Suponga que trabaja en un laboratorio provisto de un invernadero bien equipado, plantas de tomate sanas, docenas de gusanos cornudos del tomate y de las avispas parásitas que atacan a esas orugas. Diseñe un estudio controlado que apoye o refute la hipótesis de que las plantas de tomate, como las de maíz, pueden llamar a las avispas cuando un gusano cornudo las ataca. No olvide excluir mediante controles otros tipos de ataque.

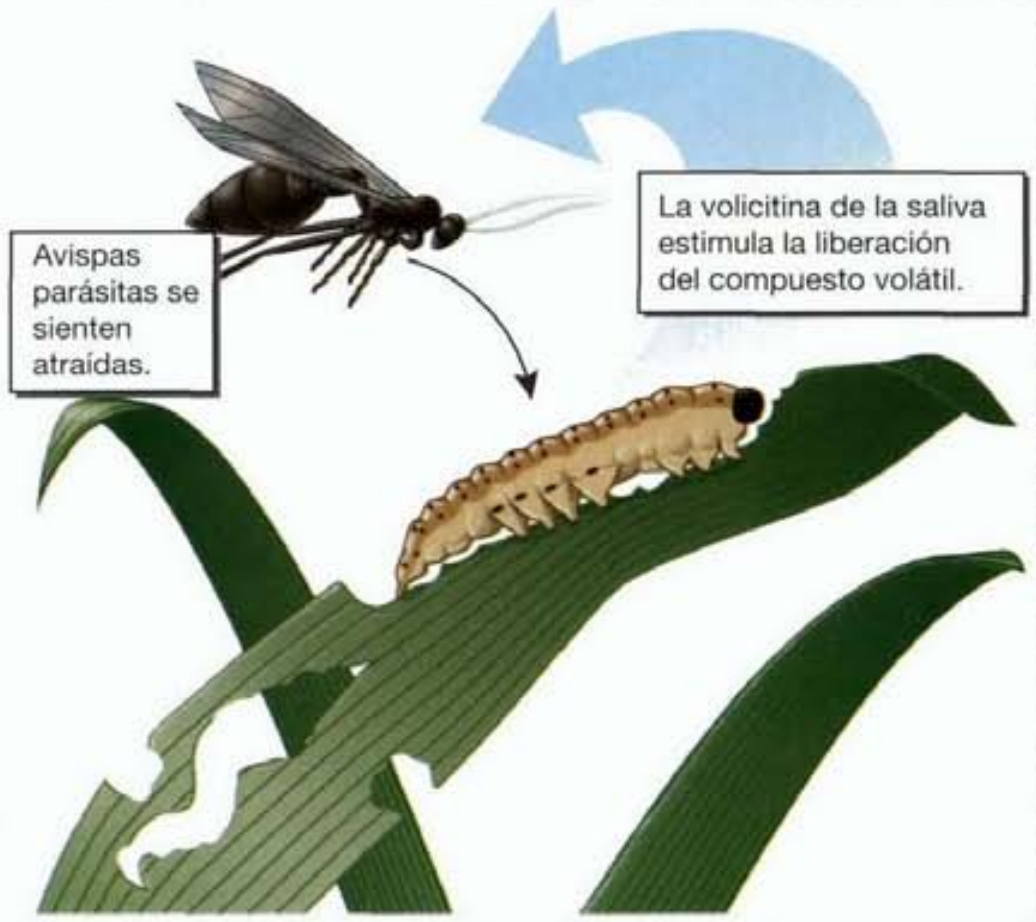


Figura E12-1 Un grito químico que pide ayuda

Resumen de conceptos clave

1 ¿Qué son las hormonas vegetales y cómo actúan?

Las hormonas vegetales son sustancias producidas por las células de una parte de la planta y transportadas a otras partes donde ejercen efectos específicos. Las cinco clases principales de hormonas vegetales son auxinas, giberelinas, citocininas, etileno y ácido abscísico. Las principales funciones de estas hormonas se resumen en la tabla 12-1.

2 ¿Cómo regulan las hormonas el ciclo de vida de las plantas?

El ácido abscísico impone el estado de latencia de las semillas. Niveles descendentes de ácido abscísico y niveles ascendentes de giberelina activan la germinación. A medida que crece la plántula, muestra crecimiento diferencial respecto a la dirección de la luz (fototropismo) y la gravedad (gravitropismo). La auxina media el fototropismo y el gravitropismo en los vástagos y el gravitropismo en las raíces. En los vástagos, la auxina estimula el alargamiento de las células. En las raíces, concentraciones similares de auxina inhiben el alargamiento. Al parecer, las plantas detectan la gravedad mediante organelos llamados plástidos.

La ramificación de los tallos es resultado de la interacción de dos hormonas, auxina (que se produce en las puntas del vástago y se transporta hacia abajo) y citocinina (que se sintetiza en las raíces y se transporta hacia arriba). Concentraciones elevadas de auxina inhiben el crecimiento de las yemas laterales. Una concentración óptima de ambas sustancias, auxina y citocinina, estimula el crecimiento de esas yemas. La auxina también estimula el crecimiento de las raíces secundarias.

Los tiempos de la floración normalmente se controlan con base en la duración de los días. Hormonas llamadas *florígenas* estimulan y también inhiben la floración. Al parecer, las plantas detectan la luz y la oscuridad a través de cambios en el fitocromo, un pigmento de las hojas. Entre los procesos de

la planta en los que influyen las respuestas del fitocromo a la luz están la floración, el enderezamiento de la curvatura del epicótilo o hipocótilo, el alargamiento de las plántulas, el crecimiento de las hojas y la síntesis de clorofila.

Las semillas en desarrollo producen auxina, la cual se difunde hacia los tejidos circundantes del ovario y causa el desarrollo del fruto. Un incremento en la producción de auxina cuando la semilla madura estimula las células del fruto para que liberen otra hormona, el etileno, que hace que el fruto madure. Ello incluye la conversión de almidones en azúcar, el ablandamiento del fruto, la aparición de colores llamativos y, comúnmente, la formación de una capa de abscisión en la base del peciolo.

Varios cambios preparan a las plantas perennes de climas templados para el invierno. Las hojas y frutos sufren un proceso de envejecimiento rápido llamado *senectud,* que incluye la formación de una capa de abscisión. La senectud es resultado de una baja en los niveles de auxina y citocinina y, quizá, una elevación en las concentraciones de etileno. Otras partes de la planta, como las yemas, entran en estado de latencia, obligadas por concentraciones altas de ácido abscísico.

Términos clave

ácido abscísico *p. 254*
auxina *p. 254*
capa de abscisión *p. 262*
citocinina *p. 254*
dominancia apical *p. 258*
etileno *p. 254*
fitocromo *p. 259*
florígena *p. 259*
fototropismo *p. 254*
giberelina *p. 254*
gravitropismo *p. 254*
hormona *p. 253*
hormona vegetal *p. 253*
planta de día corto *p. 259*
planta de día largo *p. 259*
planta de día neutro *p. 259*
reloj biológico *p. 259*
senectud *p. 262*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *Si coloca un plátano verde en una bolsa con una manzana, el plátano se madurará rápidamente debido a la hormona _____ producida por la manzana.*
   a. auxina
   b. citocinina
   c. giberelina
   d. ácido abscísico
   e. etileno
2. *Las raíces se doblan hacia abajo por un proceso llamado*
   a. fototropismo
   b. abscisión
   c. dominancia apical
   d. gravitropismo
   e. estado de latencia
3. *Si se cultivan plantas coleus, es preciso podar o aplastar la yema superior con frecuencia para evitar que la planta crezca alta y delgada. La eliminación de la yema reduce la producción de _____ y permite que la planta se vuelva más frondosa.*
   a. auxina
   b. citocinina
   c. giberelina
   d. ácido abscísico
   e. etileno
4. *En un invernadero, las flores de nochebuena actúan como plantas de día corto que se ponen rojas cuando el día dura menos de 12 horas. Si queremos que una de estas plantas esté lista para Navidad, ¿cuál procedimiento de los siguientes funcionaría mejor?*
   a. Iluminarla continuamente
   b. Tenerla continuamente en la oscuridad
   c. Mantenerla en la oscuridad, pero iluminarla durante una hora cada 13 horas
   d. Mantenerla iluminada, pero apagando la luz una vez al día durante una hora
   e. Ninguna de estas tácticas hará que se ponga roja
5. *Si una semilla se forma en el otoño, por lo regular no germinará porque primero es necesario que una lluvia intensa lave el (la) _____ o que un ciclo de congelamiento y descongelación lo(a) descomponga.*
   a. auxina
   b. citocinina
   c. giberelina
   d. ácido abscísico
   e. etileno
6. *La semilla de la pregunta 5 germinará cuando aumenten los niveles de _____.*
   a. auxina
   b. citocinina
   c. giberelina
   d. ácido abscísico
   e. etileno

? Preguntas de repaso

1. ¿Qué contribuyeron individualmente los Darwin, Boysen-Jensen y Went a nuestro entendimiento del fototropismo? Sus experimentos realmente demuestran que la auxina es la hormona que controla el fototropismo? ¿Qué otros experimentos cree que convendría efectuar?
2. ¿Cómo interactúan las hormonas para causar la dominancia apical? ¿Y para controlar el estado de latencia de las semillas?
3. ¿Cómo puede una hormona, la auxina, hacer que el vástago crezca hacia arriba y la raíz crezca hacia abajo?
4. ¿Qué es el sistema de fitocromo? ¿Por qué existe esta sustancia en dos formas? ¿Cómo interactúan las dos formas para controlar el ciclo de vida de las plantas?
5. ¿Qué hormonas causan el desarrollo de los frutos? ¿Dónde se originan esas hormonas? ¿Qué hormona causa la maduración de los frutos?
6. ¿Qué es un reloj biológico?
7. Describa el papel del fitocromo en el alargamiento del tallo de plántulas que crecen a la sombra de otras plantas. ¿Qué importancia adaptativa es probable que tenga esta respuesta?
8. ¿Qué es dominancia apical? ¿Cómo interactúan la auxina y la citocinina para determinar el crecimiento de yemas laterales?
9. ¿Qué hormona(s) participa(n) en la caída de las hojas y los frutos? ¿En el estado de latencia de las yemas?

Aplicación de conceptos

1. Suponga que consigue trabajo en un invernadero cuyo dueño está tratando de iniciar la floración de crisantemos (una planta de día corto) para el día de las madres. Usted enciende sin querer la luz a media noche. ¿Es probable que pierda su empleo? ¿Por qué sí o por qué no? ¿Qué sucedería si encendiera las luces durante el día?
2. Una estudiante, en su informe de un proyecto, dijo que una de sus semillas no creció adecuadamente porque se le plantó de cabeza y, confundida, trató de crecer hacia abajo. ¿Cree que el profesor haya aceptado la explicación? ¿Por qué sí o por qué no? ¿Qué hormona u hormonas vegetales intervendrían?
3. El agente Naranja, una combinación de dos auxinas sintéticas, se usó en Vietnam para defoliar la selva tropical lluviosa durante la Guerra de Vietnam. Si son similares a las hormonas de crecimiento naturales, ¿cómo pueden dañar o matar a las plantas las auxinas sintéticas? ¿Qué cree que sucedería si se usaran auxinas naturales en grandes cantidades en las plantas?
4. Los germinados de frijol (soya), como los que a veces comemos en ensaladas, se deben cultivar en la oscuridad para que formen los tallos largos y amarillentos que conocemos. Decimos que tales tallos están descoloridos. Si se cultivaran en la luz, serían cortos y verdes. ¿Por qué crecen descoloridas las plántulas en la oscuridad? ¿En qué condiciones se da el descolorimiento en la Naturaleza? ¿Cómo permiten las hormonas vegetales que las plántulas adquieran esta forma?
5. Suponga que, el 4 de julio, descubre que tanto una planta de día corto como una de día largo han floreado en su jardín. Comente ¿cómo es posible que ambas floreen?

Para mayor información

Farmer, E.E. "New Fatty Acid-Based Signals: A Lesson from the Plant World." *Science,* 9 de mayo de 1997. Describe las investigaciones que llevaron al descubrimiento de la volicitina, que atrae avispas parásitas a plantas atacadas por orugas.

Mlot, C. "Where There's Smoke, There's Germination." *Science News*, 31 de mayo de 1997. Los investigadores recién han descubierto que el dióxido de nitrógeno producido por los incendios puede inducir la germinación en plantas que viven en ecosistemas donde los incendios son comunes.

Moffatt, A.S. "How Plants Cope with Stress." *Science*, 1 de noviembre de 1994. Una hormona recién descubierta, "sistemina", similar a las hormonas animales, permite a las plantas responder a las tensiones.

Saunders, F. "Keep the Aspirin Flying." *Discover,* enero de 1998. Describe cómo las plantas usan salicilato de metilo para ayudar a las plantas cercanas a resistir una infección.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. e 2. d 3. a 4. c 5. d 6. c

TUTOR MULTIMEDIA

Respuestas de las plantas al medio ambiente

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Un grito químico que pide ayuda

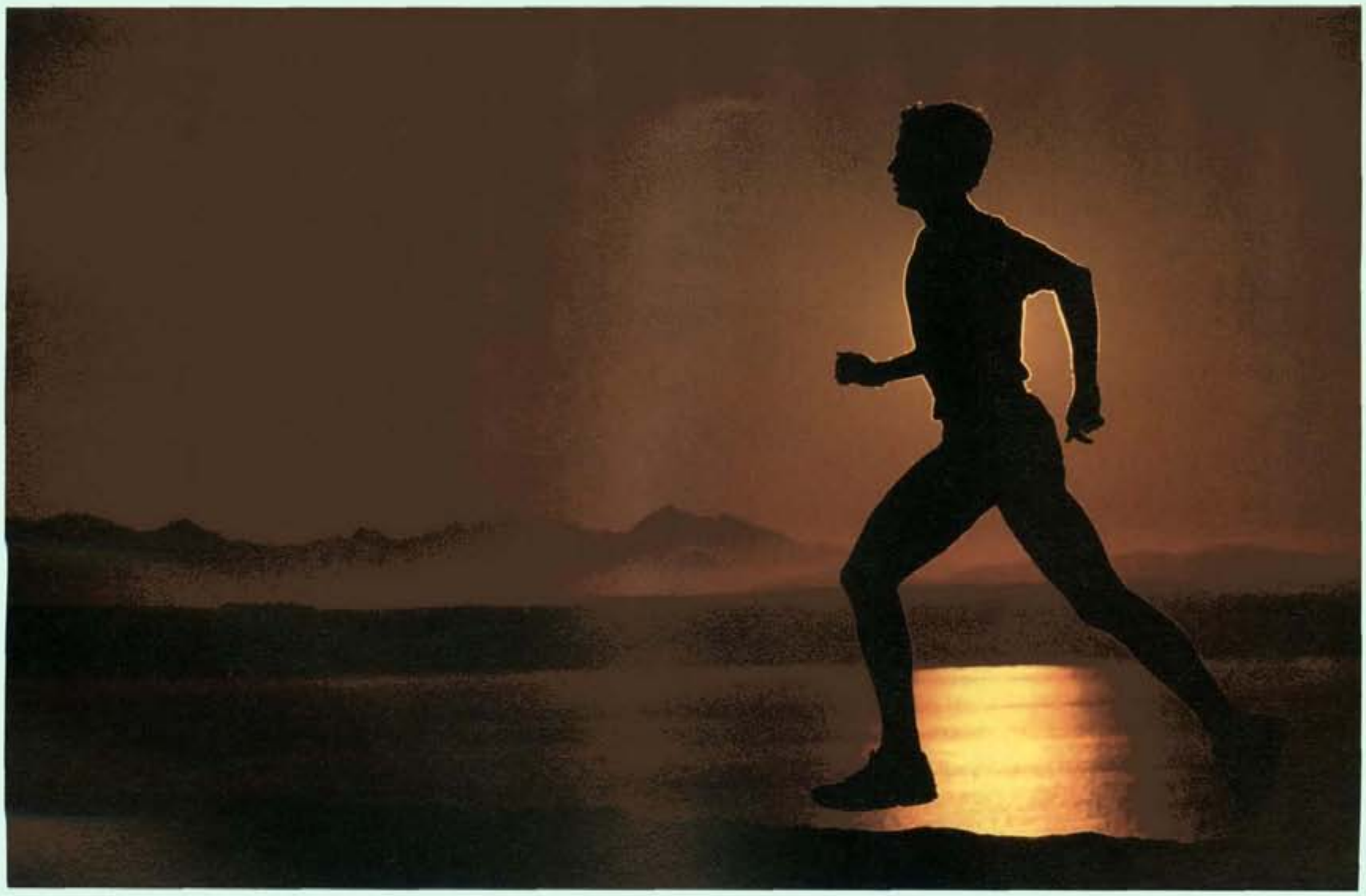
Tiempo estimado: 10 minutos

Las plantas han desarrollado varios sistemas complicados para protegerse de los herbívoros y otros peligros. Este ejercicio examina algunos de esos mecanismos de defensa.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 25 y luego Web Investigation para comenzar.

UNIDAD TRES

Anatomia y fisiología de los animales



El cuerpo animal es una exquisita expresión de la elegancia con que la evolución ha enlazado la forma a la función. Todos los sistemas del cuerpo animal operan en concierto para mantener la vida.

"Al observar los gansos, me pareció poco menos que milagroso que un científico riguroso y escéptico pudiera haber establecido una verdadera amistad con esos animales salvajes e independientes, y darme cuenta de ello me hizo sentir extrañamente feliz. Sentí como si la expulsión del hombre del Jardín del Edén hubiera perdido con ello algo de su amargura."

Konrad Lorenz en* King Solomon's Ring *(1952)

Tanto esta mosca escorpión macho como este hombre son excepcionalmente atractivos para la hembra de su especie. El secreto de su *sex appeal* podría ser que ambos tienen un cuerpo altamente simétrico.

13 Comportamiento animal

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Sexo y simetría

1) ¿En qué difieren los comportamientos innatos y aprendidos?

Los comportamientos innatos no requieren experiencia previa

Los comportamientos aprendidos se modifican con la experiencia

No hay una distinción importante entre comportamientos innatos y aprendidos

2) ¿Cómo se comunican los animales?

La comunicación visual es la más eficaz a distancias cortas

La comunicación por sonido es eficaz a distancias más largas

Los mensajes químicos persisten más tiempo, pero es difícil variarlos

La comunicación por tacto ayuda a establecer lazos sociales

3) ¿Cómo compiten por recursos los animales?

Un comportamiento agresivo ayuda a obtener y conservar recursos

Las jerarquías de dominancia ayudan a controlar las interacciones agresivas

Los animales podrían defender territorios que contienen recursos

4) ¿Cómo encuentran pareja los animales?

Señales vocales y visuales codifican el sexo, la especie y la calidad individual

Las señales químicas juntan a las parejas

5) ¿Qué tipos de sociedades forman los animales?

La vida en grupos tiene ventajas y desventajas

Las abejas forman complejas sociedades de insectos

Los bagres cabeza de toro forman una sociedad simple de vertebrados

Las ratas topo desnudas forman una sociedad compleja de vertebrados

6) ¿Puede la biología explicar el comportamiento humano?

El comportamiento de los recién nacidos tiene un componente innato importante

Los comportamientos comunes a culturas diversas podrían ser innatos

Las personas podrían responder a feromonas

Comparaciones de gemelos idénticos y fraternos revelan los componentes genéticos del comportamiento

Conexiones evolutivas: ¿Por qué juegan los animales?

Otro vistazo al estudio de caso: Sexo y simetría

ESTUDIO DE CASO

Sexo y simetría

Para una mosca escorpión japonesa macho, hallar pareja puede representar una ardua lucha. La hembra de la especie sólo se aparea con machos que puedan ofrecerle un manjar apetitoso (por lo regular, un insecto muerto). La competencia por insectos muertos es feroz y un macho generalmente debe defender de otros machos un insecto que haya capturado. La competencia a menudo estalla en combates encarnizados que se caracterizan por topes repetidos y dolorosos abrazos con filosas garras genitales.

En la competencia para obtener acceso a parejas, no todas las moscas escorpión macho pueden tener el mismo éxito. Los machos de mayor éxito deben poseer cualidades que les ayuden a derrotar a otros machos en combate y que sean especialmente atractivas para la hembra. El biólogo Randy Thornhill descubrió que una cualidad en particular predice con exactitud el éxito en el apareamiento de las moscas escorpión macho: la simetría. En los experimentos y observaciones de Thornhill, los machos de mayor éxito fueron aquellos cuyas alas derecha e izquierda tenían la misma o casi la misma longitud. Los machos con un ala más larga que otra tenían menos posibilidades de salir victoriosos en las peleas o de copular; cuanto mayor era la diferencia entre las dos alas, menor era la probabilidad de éxito.

Los trabajos de Thornhill con estos insectos lo hicieron preguntarse si las ventajas de la simetría se extenderían al ser humano. En colaboración con el psicólogo Steven Gangestad, ideó algunos estudios fascinantes que sugieren que la simetría masculina sí desempeña un papel importante en las relaciones sexuales humanas. A las mujeres les parecen más atractivos los hombres simétricos, y parece ser que los hombres altamente simétricos sí obtienen algunas de las ventajas que tienen las moscas escorpiones simétricas. Las preferencias de las mujeres se parecen, al menos en este aspecto, a las de las moscas escorpión hembra. Casi podríamos decir que los insectos y el ser humano tienen una norma de belleza en común. ■

1 ¿En qué difieren los comportamientos innatos y aprendidos?

Los comportamientos innatos no requieren experiencia previa

Un **comportamiento** es cualquier actividad observable de un animal. Si colocamos una mosca de la fruta en un túnel con luz en un extremo y oscuridad en el otro, la mosca volará hacia la luz; si tocamos un lado de la boca de un bebé humano recién nacido hambriento, el bebé girará la cabeza hacia ese lado y tratará de mamar. Éstos son ejemplos de comportamientos **innatos.** Un comportamiento innato se efectúa de manera razonablemente completa incluso la primera vez que un animal de la edad correcta en el estado de motivación apropiado se encuentra con un estímulo dado. (Por ejemplo, el estado de motivación apropiado para alimentarse sería tener hambre.)

Los científicos pueden demostrar que un comportamiento es innato privando al animal de la oportunidad de aprenderlo. Por ejemplo, las ardillas rojas silvestres entierran nueces adicionales en otoño y las buscan durante el invierno. Es posible criar ardillas rojas desde que nacen en una jaula simple con una dieta líquida, de modo que no tengan ninguna experiencia con las nueces ni con las actividades de escarbar o enterrar. Si presentamos nueces por primera vez a una ardilla así, ésta (después de comerse varias) llevará una a la esquina de su jaula y realizará movimientos de cubrir y aplanar con las patas delanteras. Es evidente que el comportamiento de enterrar nueces es innato.

También podemos reconocer los comportamientos innatos si se presentan inmediatamente después del nacimiento, antes de que haya oportunidad de aprenderlos. El cuclillo, por ejemplo, pone sus huevos en el nido de otra especie de pájaro, para que los críe, sin darse cuenta, su progenitor adoptivo. Inmediatamente después de eclosionar, el polluelo del cuclillo empuja del nido los huevos (o los polluelos) del dueño del nido y así elimina a quienes competirían con él por alimento (Fig. 13-1).

Los comportamientos aprendidos se modifican con la experiencia

La selección natural podría favorecer los comportamientos innatos en muchas circunstancias. Por ejemplo, para el polluelo de una gaviota argéntea obviamente es ventajoso poder picotear el pico de su progenitor lo antes posible después de eclosionar, porque el picoteo estimula al progenitor para que alimente al polluelo. No obstante, en otras circunstancias los patrones de comportamiento rígidos podrían ser menos útiles. Por ejemplo, si un mirlo de alas rojas macho copula con un muñeco que imita a la hembra obviamente no producirá prole como resultado de ese comportamiento. En muchas situaciones, un mayor grado de flexibilidad en el comportamiento resulta ventajoso. La capacidad para efectuar *cambios* en el comportamiento, con base en la experiencia, se denomina **aprendizaje.** Esta definición al parecer sencilla abarca una gama enorme de fenómenos distintos. Una rana aprende a evitar insectos con sabor desagradable, una musaraña recién nacida aprende a distinguir a su madre entre otros adultos, un ser humano aprende a hablar un idioma, un mirlo aprende a usar las estrellas para orientarse. Cada uno de los numerosos ejemplos de aprendizaje animal representa el resultado de una historia evolutiva singular y de un conjunto de necesidades ecológicas, de modo que los procesos de aprendizaje son tan diversos como los animales mismos. No obstante, puede ser útil clasificar los tipos de aprendizaje, en tanto tengamos presente que las categorías no son más que guías burdas y que muchos ejemplos de aprendizaje no pertenecen claramente a ninguna categoría.

(a) (b)

Figura 13-1 Comportamiento innato
(a) El polluelo del cuclillo, apenas horas después de eclosionar y antes de abrir los ojos, desaloja del nido los huevos de sus padres adoptivos. *(b)* Los progenitores, ante el estímulo de la boca abierta de par en par del polluelo de cuclillo, lo alimentan sin darse cuenta de que no es hijo suyo.

La habituación es una disminución en la respuesta a un estímulo repetido

Una forma común de aprendizaje simple es la **habituación**, que se define como una disminución en la respuesta a un estímulo repetido. La capacidad para habituarse evita que un animal derroche su energía y su atención en estímulos sin importancia. Esta forma de aprendizaje se observa incluso en los animales más simples. Por ejemplo, una anémona de mar retrae sus tentáculos cuando se le toca, pero gradualmente deja de retraerlos si se le toca continuamente (Fig. 13-2).

Es obvio que la capacidad para habituarse es adaptativa. Si una anémona de mar se replegara cada vez que la roza un filamento de un alga marina que ondea en las aguas, el animal desperdiciaría gran cantidad de energía y su postura retraída le impediría atrapar alimento. El ser humano se habitúa a muchos estímulos: quienes viven en ciudades se acostumbran al ruido del tráfico nocturno, y quienes viven en el campo, al coro de grillos y ranas arborícolas. Es posible que al principio ambos encuentren al hábitat del otro insoportablemente ruidoso, pero se habituarán con el tiempo.

El condicionamiento es una asociación aprendida entre un estímulo y una respuesta

Una forma más compleja de aprendizaje es el **aprendizaje por ensayo y error**, en el que los animales adquieren nuevas respuestas apropiadas a los estímulos gracias a la experiencia. Muchos animales enfrentan recompensas y castigos naturales y pueden aprender a modificar sus respuestas a ellos. Por ejemplo, un sapo hambriento que captura a una abeja pronto aprende a evitar encuentros futuros con las abejas (Fig. 13-3). Basta una experiencia con el aguijón de la abeja en la lengua para que el sapo modifique su respuesta a los insectos voladores a modo de excluir a las abejas (e incluso otros insectos parecidos a ellas).

El aprendizaje por ensayo y error es un aspecto importante del desarrollo del comportamiento en muchas especies animales, y a menudo se presenta durante el juego y el comportamiento de exploración (véase "Conexiones evolutivas: ¿Por qué juegan los animales?"). Este tipo de aprendizaje desempeña un papel clave en el comportamiento humano; permite a un niño aprender qué alimentos saben bien o mal, que una estufa puede estar caliente y que no debe tirar de la cola de un gato.

Una técnica de laboratorio llamada **condicionamiento operante** ha revelado algunas propiedades interesantes del aprendizaje por ensayo y error. Durante el condicionamiento operante, el animal aprende a realizar un comportamiento (como empujar una palanca o picotear un botón) para recibir una recompensa o evitar un castigo. Esta técnica se asocia principalmente al psicólogo comparativo estadounidense B.F. Skinner, quien diseñó la "caja de Skinner", en la que se aísla a un animal y se le permite adiestrarse a sí mismo. La caja podría contener una palanca que, al presionarse, expulsa una bolita de alimento. Si el animal empuja accidentalmente la palanca, aparecerá alimento como recompensa. Después de repetirse varias veces este suceso, el animal aprende el vínculo entre oprimir la palanca y recibir alimento y pronto comienza a oprimir la palanca una y otra vez.

Se ha utilizado condicionamiento operante para adiestrar a animales de modo que realicen tareas mucho más complejas que oprimir una palanca, pero quizá la revelación más interesante de esta técnica ha sido que las especies difieren en su propensión a aprender asociaciones específicas. En particular, las especies parecen estar predispuestas a aprender comportamientos que son pertinentes para sus necesidades. Por ejemplo, si se da a una rata un alimento con sabor distintivo al que se ha añadido una sustancia que hace que la rata enferme, el animal se negará posteriormente a comer ese alimento. En contraste, es muy difícil adiestrar a una rata para que se yerga sobre sus patas traseras como respuesta a una señal auditiva o visual dada. La diferencia puede explicarse preguntando cuál tarea de aprendizaje tiene mayor probabilidad de beneficiar a una rata de Noruega silvestre (la especie de la que descienden las ratas de laboratorio). Es evidente que la capacidad de evitar alimentos que inducen malestar es benéfica para un animal como la rata de Noruega, que come una variedad enorme de alimentos. En cambio, aprender a erguirse como respuesta a un ruido no tiene ninguna ventaja

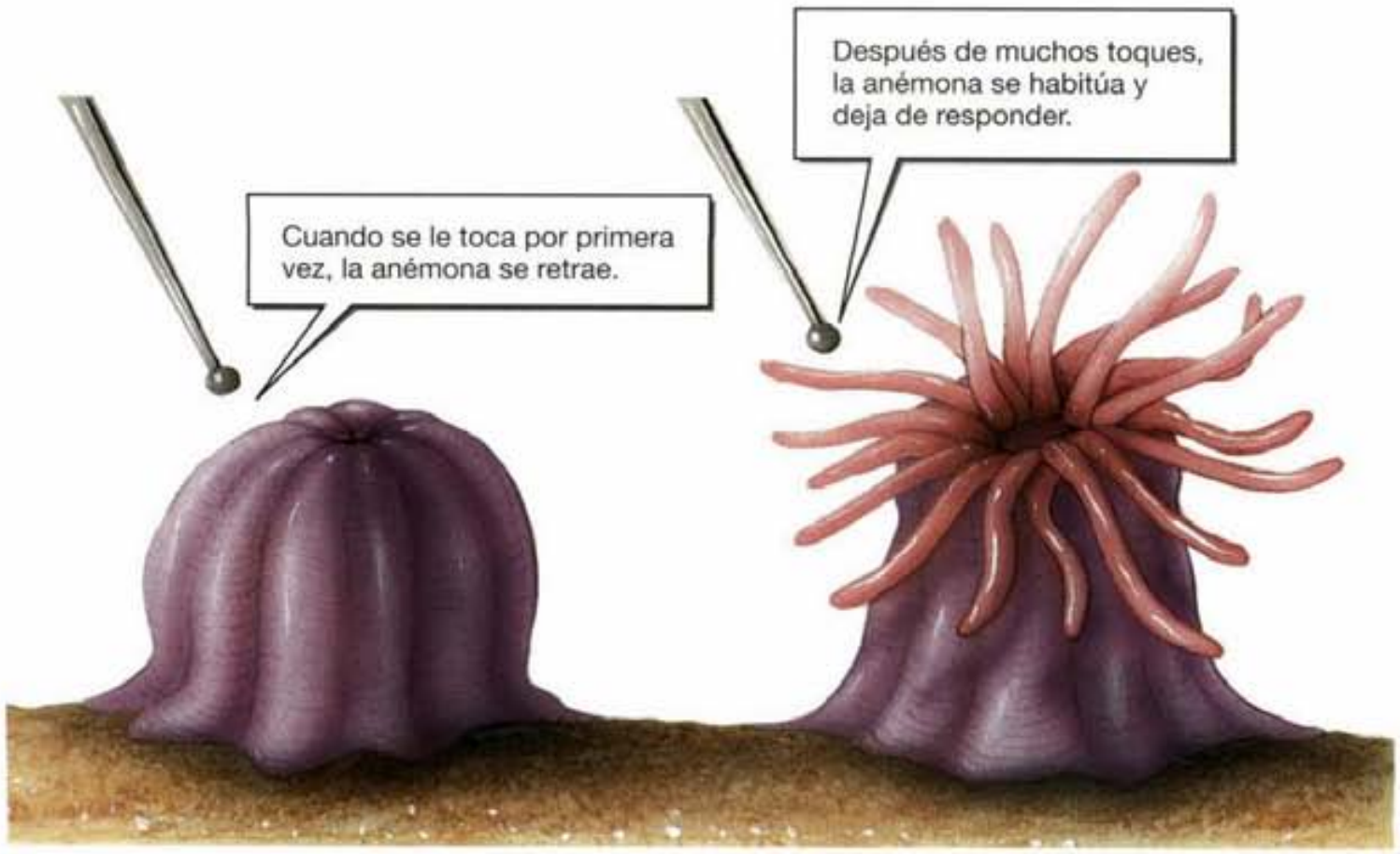
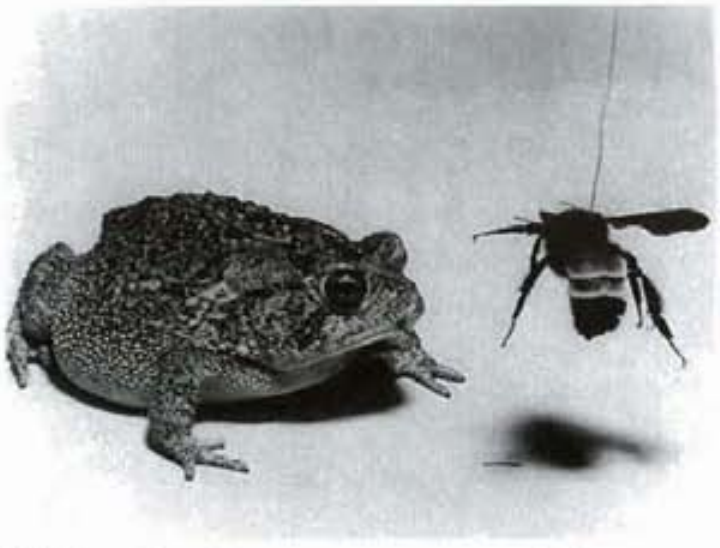


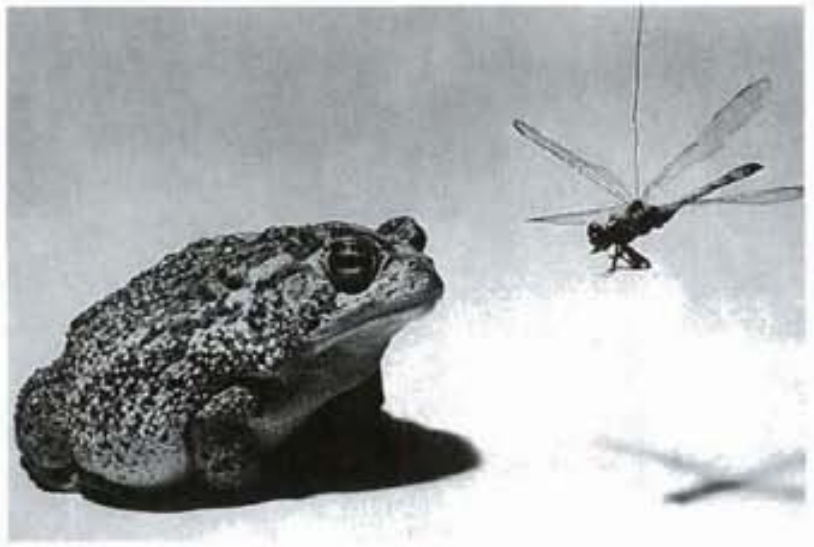
Figura 13-2 Habituación en una anémona de mar

(a) Se presenta una abeja a un sapo sin experiencia.

(b) Al tratar de comerse a la abeja, el sapo sufre una dolorosa picadura en la lengua.



(c) Cuando se le presenta una mosca ladrona inocua, el sapo se encoge.



(d) Se presenta una libélula al sapo.

(e) El sapo se come de inmediato la libélula y demuestra que la aversión aprendida es específica para las abejas e insectos parecidos a ellas.

Figura 13-3 Aprendizaje por ensayo y error en un sapo

obvia. En general, cabe esperar que las capacidades de aprendizaje particulares de cada especie hayan evolucionado para apoyar su respectivo modo de vida.

El discernimiento es resolución de problemas sin ensayo y error

En ciertas situaciones, los animales parecen capaces de resolver problemas repentinamente, sin haber tenido experiencia previa. Este tipo de resolución repentina de problemas se conoce como **aprendizaje por discernimiento** porque se asemeja, al menos superficialmente, al proceso por el cual el ser humano manipula conceptos mentalmente para llegar a una solución. Desde luego, no podemos saber a ciencia cierta si los animales no humanos experimentan estados mentales similares al resolver problemas.

En 1917, el estudioso del comportamiento animal Wolfgang Kohler demostró que un chimpancé hambriento, sin adiestramiento alguno, apila cajas para alcanzar un plátano colgado del techo (Fig. 13-4). En otros tiempos se creyó que este tipo de resolución mental de problemas estaba limitado a especies animales muy inteligentes como los primates, pero animales que solemos considerar menos inteligentes podrían contar con capacidades similares. Por ejemplo, R. Epstein y colaboradores realizaron un experimento que demostró que las palomas podrían aprender por discernimiento. En el experimento, primero se adiestró a palomas (cuyas alas se habían recortado para que no pudieran volar) para que realizaran dos tareas sin relación entre sí a cambio de recompensas alimentarias. Las tareas eran (1) empujar una caja pequeña por el piso de la jaula y (2) picotear a un pequeño plátano de plástico. Después, se presentó a las aves adiestradas una situación novedosa: un plátano de plástico que colgaba, fuera de su alcance, del techo de una jaula que también contenía una caja pequeña. Muchas de las palomas empujaron la caja hasta colocarla bajo el plátano de plástico y treparon en la caja para picotear la fruta artificial. Al parecer, una paloma adiestrada para ejecutar los movimientos físicos necesarios puede resolver el problema del plátano colgado, igual que un chimpancé.

No hay una distinción importante entre comportamientos innatos y aprendidos

Aunque los términos *innato* y *aprendido* pueden ser de utilidad para describir y entender los comportamientos, estas palabras también podrían tentarnos a simplificar excesivamente nuestra perspectiva del comportamiento animal. En la práctica, ningún comportamiento es inequívocamente instintivo o aprendido; todos son una mezcla inseparable de los dos tipos.

Una conducta aparentemente innata se puede modificar con la experiencia

Los comportamientos que al parecer se realizan correctamente al primer intento, sin experiencia previa, se pueden modi-

Figura 13-4 Discernimiento
(a) Un perro, que carece de discernimiento en esta situación, no puede resolver un problema de desviación al primer intento. Finalmente aprenderá a hacerlo por ensayo y error. ***(b)*** Al ver que los plátanos están fuera de su alcance, el chimpancé muestra discernimiento al apilar cajas bajo los plátanos para extender su alcance.

ficar después por la experiencia. Por ejemplo, un polluelo de gaviota argéntea que recién salió del cascarón puede picotear una mancha roja en el pico de su progenitor (Fig. 13-5). Éste es un comportamiento estereotipado que hace que el progenitor regurgite alimento para que el polluelo lo coma. El biólogo Niko Tinbergen estudió esta conducta de picoteo y descubrió que la respuesta de picoteo de polluelos muy jóvenes se activaba por la forma larga y delgada y por el color rojo del pico del progenitor. Cuando Tinbergen presentó a los polluelos una varilla roja delgada en la que se habían pintado franjas blancas, la picotearon con mayor frecuencia que a un pico verdadero. Sin embargo, después de unos cuantos días los polluelos aprendieron más acerca del aspecto de sus progenitores y comenzaron a picotear con mayor frecuencia modelos que se parecían más a los progenitores. Después de una semana, las jóvenes gaviotas habían aprendido lo suficiente acerca del aspecto de sus progenitores como para preferir modelos de su propia especie a modelos de una especie estrechamente emparentada. Finalmente, los polluelos aprendieron a pedir alimento únicamente a sus progenitores.

Figura 13-5 La experiencia puede modificar comportamientos innatos
Un polluelo de gaviota argéntea picotea la mancha roja del pico de su madre para que ésta regurgite comida. Niko Tinbergen y otros han mostrado que los polluelos recién eclosionados picotean instintivamente cualquier objeto que presente los estímulos apropiados, como un palo delgado con una mancha contrastante pintada. Sin embargo, a medida que el polluelo crece, modifica gradualmente esta respuesta innata hasta que sólo picotea el pico de su progenitor.

La habituación (disminución de la respuesta a un estímulo repetido) también puede afinar las respuestas innatas de un organismo a los estímulos ambientales. Por ejemplo, las aves jóvenes se agazapan cuando un halcón vuela sobre ellas, pero no hacen caso de aves inofensivas como los gansos. Los primeros observadores postularon que sólo la forma muy específica de las aves de presa suscitaba el agazapamiento. Con la ayuda de un ingenioso modelo, Niko Tinbergen y Konrad Lorenz (dos de los fundadores de la **etología**, el estudio del comportamiento animal) probaron esta hipótesis (Fig. 13-6). Cuando el modelo se movía en una dirección, se parecía a un ganso y los polluelos no le hacían caso. En cambio, cuando su movimiento se invertía, el modelo semejaba un halcón y suscitaba agazapamiento. Investigaciones ulteriores revelaron que los polluelos sin experiencia se agazapan instintivamente cuando *cualquier* objeto se mueve arriba de ellos. Con el tiempo, su respuesta se habitúa a las cosas que pasan por arriba sin hacer daño y con frecuencia, como hojas de árbol, pajarillos y gansos. Los depredadores son mucho menos comunes, y la forma novedosa de un halcón sigue suscitando el agazapamiento instintivo. Así, el aprendizaje modifica la respuesta innata y la hace más adaptativa.

El aprendizaje podría regirse por restricciones innatas

El aprendizaje siempre se efectúa dentro de límites que ayudan a aumentar la probabilidad de que sólo se adquirirá el comportamiento apropiado. Por ejemplo, los tordos jóvenes normalmente aprenden su canto de los tordos adultos a los que escuchan, pero casi nunca copian el canto de los gorrio-

Figura 13-6 La habituación modifica respuestas innatas
Modelo usado por Konrad Lorenz y su estudiante Niko Tinbergen para investigar la respuesta de polluelos a la forma de los objetos que vuelan sobre ellos. La respuesta dependió de la dirección en la que se movía el modelo. Si se mueve hacia la derecha, el modelo semeja un halcón en busca de presa, pero cuando se mueve hacia la izquierda semeja un inofensivo ganso.

Figura 13-7 Konrad Lorenz y la *impronta*
Konrad Lorenz, a quien se ha llamado "el padre de la etología", es seguido por gansos jóvenes que se hicieron la impronta con él poco después de eclosionar. Ahora lo siguen como seguirían a su madre.

nes, currucas, pinzones u otras especies a las que también escuchan. La ilustración más impresionante de las restricciones innatas del aprendizaje podría ser la **impronta** (o *imprinting*), una forma especial de aprendizaje que está rígidamente programado de modo que sólo se efectúe durante cierto periodo crítico del desarrollo. Se forma una asociación fuerte durante una etapa dada, llamada **periodo sensible**, de la vida del animal. Durante esa etapa, el animal está preparado para aprender un tipo específico de información, que después se incorpora en un comportamiento que las experiencias ulteriores no alteran fácilmente. La impronta es muy común en aves como los gansos, patos y pollos. Estas aves aprenden a seguir al animal u objeto que con mayor frecuencia encuentran durante un periodo sensible temprano. En la naturaleza, la madre es el objeto con mayor probabilidad de estar cerca durante el periodo sensible, así que las jóvenes aves realizan la impronta con ella. En el laboratorio, empero, puede hacerse que estas aves lo hagan con un tren de juguete u otro objeto móvil (Fig. 13-7), aunque si se les ofrece la opción escogen a un adulto de su especie.

Todos los comportamientos surgen de una interacción entre los genes y el entorno

Muchos de los primeros etólogos supusieron que los comportamientos innatos estaban bajo el control rígido de factores genéticos y que el entorno del animal determinaba exclusivamente los comportamientos aprendidos. Hoy en día, esta falsa dicotomía ha cedido ante la comprensión de que, así como ningún comportamiento es totalmente innato o totalmente aprendido, ninguno puede estar determinado estrictamente por los genes o estrictamente por el entorno. Más bien, todos los comportamientos surgen de una interacción entre los genes y el entorno. Las aportaciones relativas de la herencia y el aprendizaje varían, dependiendo de la especie animal, y no son iguales para todos los comportamientos de un individuo.

La naturaleza exacta del vínculo entre genes, entornos y comportamientos no se conoce bien en casi ningún caso. La cadena de sucesos que tienen lugar entre la transcripción de los genes y la ejecución de un comportamiento complejo, podría ser tan intrincada que nunca podremos lograr descifrarla cabalmente. No obstante, hay muchos indicios de la existencia de componentes tanto genéticos como ambientales en el desarrollo de incluso los comportamientos más complejos. Consideremos el caso de la migración de las aves. Aunque es bien sabido que las aves migratorias deben aprender por experiencia cómo orientarse con base en puntos de referencia en el cielo, este proceso de aprendizaje no es el único factor que interviene.

Al final del verano, muchas aves desaparecen de los hábitats donde han pasado la época de apareamiento y se dirigen a un hogar invernal situado a cientos o incluso miles de kilómetros al sur. Muchas de las aves que inician la migración están efectuando el recorrido por primera vez, porque apenas eclosionaron unos meses antes. Resulta asombroso que estas aves sin experiencia partan en el momento y en la dirección correctos y encuentren el lugar correcto para pasar el invierno, aunque no pueden seguir simplemente a aves más experimentadas (que por lo regular parten unas cuantas semanas

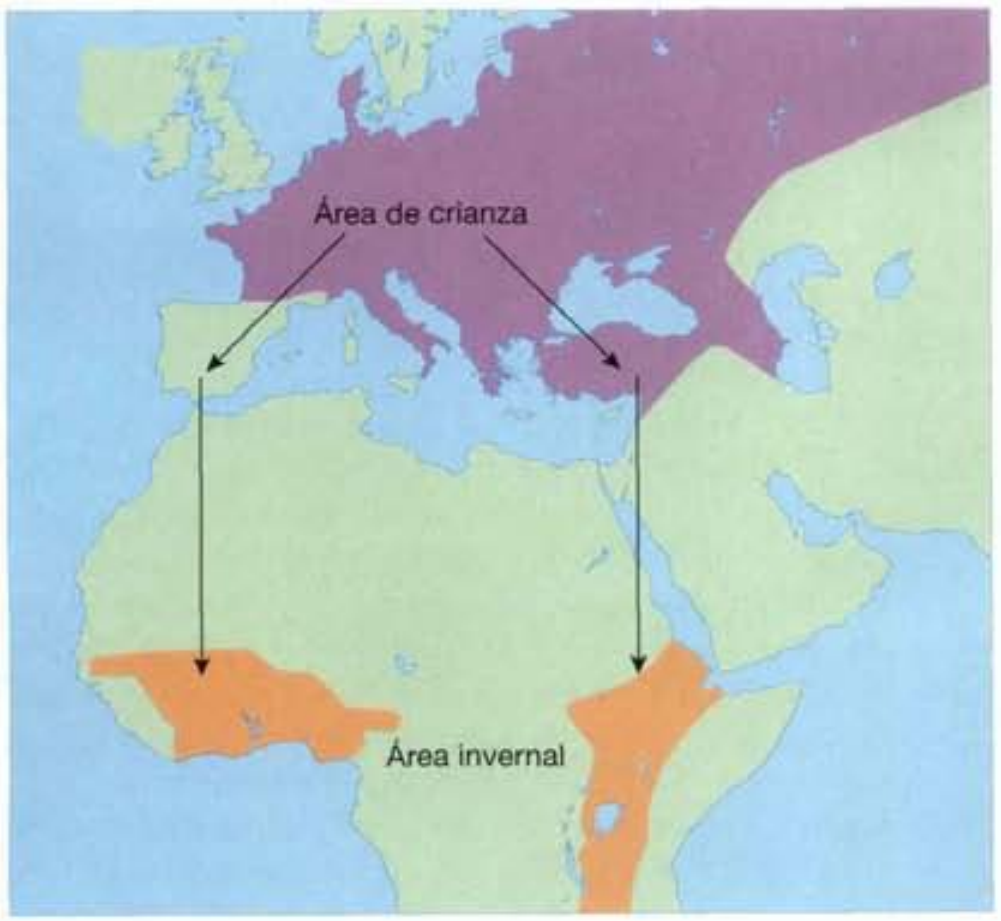


Figura 13-8 Los genes influyen en el comportamiento migratorio
Las currucas de gorra negra de Europa occidental inician su migración otoñal volando en dirección suroeste, pero las de Europa oriental vuelan al sureste cuando inician su migración. Si se cruzan miembros de las dos poblaciones en cautiverio, la prole híbrida se orienta en una dirección intermedia entre las direcciones migratorias de los progenitores. Este resultado sugiere que el comportamiento migratorio tiene un componente heredable.

antes que las aves de primer año). De alguna manera, estas jóvenes aves pueden ejecutar una tarea muy difícil la primera vez que la intentan. Parece ser que las aves nacen con la capacidad migratoria; debe estar "en sus genes". Y, efectivamente, aves que eclosionan en un laboratorio y se crían aisladas en interiores, se orientan en la dirección migratoria correcta cuando llega el otoño, al parecer sin necesidad de aprendizaje ni experiencia.

La conclusión de que las aves cuentan con una capacidad genéticamente controlada para migrar en la dirección correcta recibió apoyo adicional por experimentos de hibridación con currucas de gorro negro. Esta especie se cría en Europa y migra al África, pero las poblaciones de diferentes áreas siguen rutas distintas. Las currucas de Europa occidental viajan al suroeste para llegar a África, mientras que las de Europa oriental deben viajar al sureste (Fig. 13-8). Si aves de las dos poblaciones se cruzan en cautiverio, la prole híbrida exhibe una orientación migratoria directamente hacia el sur, intermedia entre las de los dos progenitores. Este resultado sugiere que los progenitores tenían genes que influyen en la dirección migratoria y que los híbridos heredaron una mezcla de esos genes.

2 ¿Cómo se comunican los animales?

Es común que los animales compartan información. Los sonidos emitidos, movimientos realizados y sustancias secretadas por los animales pueden revelar su ubicación física, nivel de agresión, preparación para aparearse, etc. Si esa información evoca una respuesta de otros individuos, y si esa respuesta tiende a beneficiar al que la envía y al que la recibe, se puede formar un canal de comunicación. **Comunicación** se define como la producción de una señal por un organismo, la cual hace que otro organismo modifique su comportamiento de una forma que beneficia a uno de ellos o a ambos.

Aunque animales de diferentes especies pueden comunicarse (como cuando un gato, con la cola erguida y el pelo erizado, gruñe hacia un perro que no conoce), casi siempre la comunicación se efectúa entre miembros de la misma especie. Las parejas en potencia deben comunicarse, lo mismo que los progenitores y su prole. Al mismo tiempo, son los miembros de la misma especie quienes compiten de forma más directa por alimentos, espacio y parejas. Se suele utilizar comunicación para resolver tales conflictos con un mínimo de daños.

Los mecanismos por los que los animales se comunican son asombrosamente diversos y aprovechan todos los sentidos. En las secciones que siguen, examinaremos la comunicación por exhibiciones visuales, sonido, sustancias químicas y el tacto.

La comunicación visual es la más eficaz a distancias cortas

Los animales con ojos bien desarrollados, desde insectos hasta mamíferos, utilizan señales visuales para comunicarse. Dichas señales pueden ser *activas*, cuando un movimiento (como enseñar los dientes) o una postura (como bajar la cabeza) específicos, comunican un mensaje (Fig. 13-9). O bien, las señales visuales pueden ser *pasivas*, en cuyo caso el tamaño, la forma o el color del animal comunican información importante, por lo regular acerca de su sexo y estado de reproducción. Por ejemplo, cuando las mandriles hembra están listas para aparearse, desarrollan abultamientos muy coloreados en sus nalgas (Fig. 13-10). Las señales activas y pasivas se pueden combinar, como ilustra el lagarto de la figura 37-11 y el com-

Figura 13-9 Una señal visual activa
El lobo indica agresión bajando la cabeza, erizando el pelaje del cuello y la espalda, enfrentando a su oponente con una mirada directa y enseñando los dientes. La intensidad de estas señales puede variar para comunicar diferentes niveles de agresión.

Figura 13-10 Una señal visual pasiva
Las coloreadas e hinchadas nalgas del mandril hembra sirven como señal visual pasiva de que es fértil y está lista para aparearse.

portamiento de cortejo del pez espinoso de tres púas (véase la figura 13-24).

Al igual que todas las formas de comunicación, las señales visuales tienen ventajas y desventajas. En el lado positivo, son instantáneas, y es posible modificar rápidamente las señales activas para comunicar diversos mensajes en un periodo corto. La comunicación visual es silenciosa y hay poca probabilidad de poner sobre aviso a depredadores distantes, aunque el animal sí se vuelve llamativo para los que están cerca. En el lado negativo, las señales visuales suelen ser poco eficaces en la oscuridad y donde la vegetación es densa, aunque las luciérnagas hembra envían señales a parejas potenciales utilizando patrones de destellos específicos para cada especie. Por último, las señales visuales están limitadas a la comunicación a distancias cortas.

Figura 13-11 Combinación de señales visuales activas y pasivas
El lagarto sudamericano *Anolis* levanta la cabeza (una señal visual activa) para revelar una bolsa de color brillante en la garganta (una señal visual pasiva) y advertir a otros que guarden sus distancias.

La comunicación por sonido es eficaz a distancias más largas

El uso de sonido supera muchas de las deficiencias de las exhibiciones visuales. Al igual que éstas, las señales sonoras llegan a los que las reciben casi instantáneamente, pero, a diferencia de las señales visuales, el sonido se puede transmitir en la oscuridad, en bosques densos y en aguas turbias. También, las señales sonoras pueden ser eficaces a distancias más grandes que las visuales. Por ejemplo, los graves y retumbantes bramidos del elefante africano pueden ser escuchados por elefantes que están a varios kilómetros de distancia, y el canto de las ballenas jorobadas puede oírse a cientos de kilómetros de su origen. Así mismo, los aullidos de una jauría de lobos se escuchan a muchos kilómetros en una noche tranquila. Incluso la pequeña rata canguro produce un sonido (golpeando el suelo con sus patas traseras) que se escucha a 45 metros de distancia.

Las señales auditivas son similares a las exhibiciones visuales en cuanto a que pueden variarse para comunicar mensajes que cambian rápidamente. (Pensemos en las palabras y en los matices emocionales que la voz humana comunica durante una conversación.) Los cambios de motivación se pueden indicar con un cambio en la intensidad o el tono del sonido. Un individuo puede comunicar diferentes mensajes mediante variaciones en el patrón, el volumen y el tono del sonido producido. El etólogo Thomas Struhsaker estudió a los monos vervet de Kenya en la década de 1960 y descubrió que producían diferentes gritos como respuesta a amenazas de cada uno de sus principales depredadores: serpientes, leopardos y águilas. En 1980, otros investigadores informaron que la respuesta de otros monos vervet a cada uno de esos gritos es apropiada para el depredador de que se trata. El "ladrido" que advierte de un leopardo u otro carnívoro cuadrúpedo hace que los monos que están en el suelo trepen a los árboles y los que ya están en los árboles, trepen más alto. El grito "raup" que avisa de un águila u otra ave de presa hace que los monos en el suelo miren hacia arriba y busquen cobijo, mientras que los monos que ya están en los árboles bajan al abrigo de ramas más bajas y densas. El grito de "traqueteo" avisa de una serpiente y hace que los monos se pongan de pie y busquen en el suelo a este depredador, que es más lento y bajo.

El uso de sonido de ninguna manera está limitado a las aves y los mamíferos. Los grillos macho producen cantos específicos para cada especie que atraen a las hembras apropiadas. El molesto zumbido del mosquito hembra cuando se prepara para picar avisa a los machos cercanos que pronto habrá ingerido la sangre necesaria para poner huevecillos. Los patinadores de agua machos hacen vibrar sus patas y envían patrones de vibraciones, específicos para cada especie, a través del agua con el fin de atraer hembras y repeler a otros machos (Fig. 13-12). Desde estas señales más bien simples hasta el virtuosismo de la voz humana, el sonido es una de las formas más importantes de comunicación.

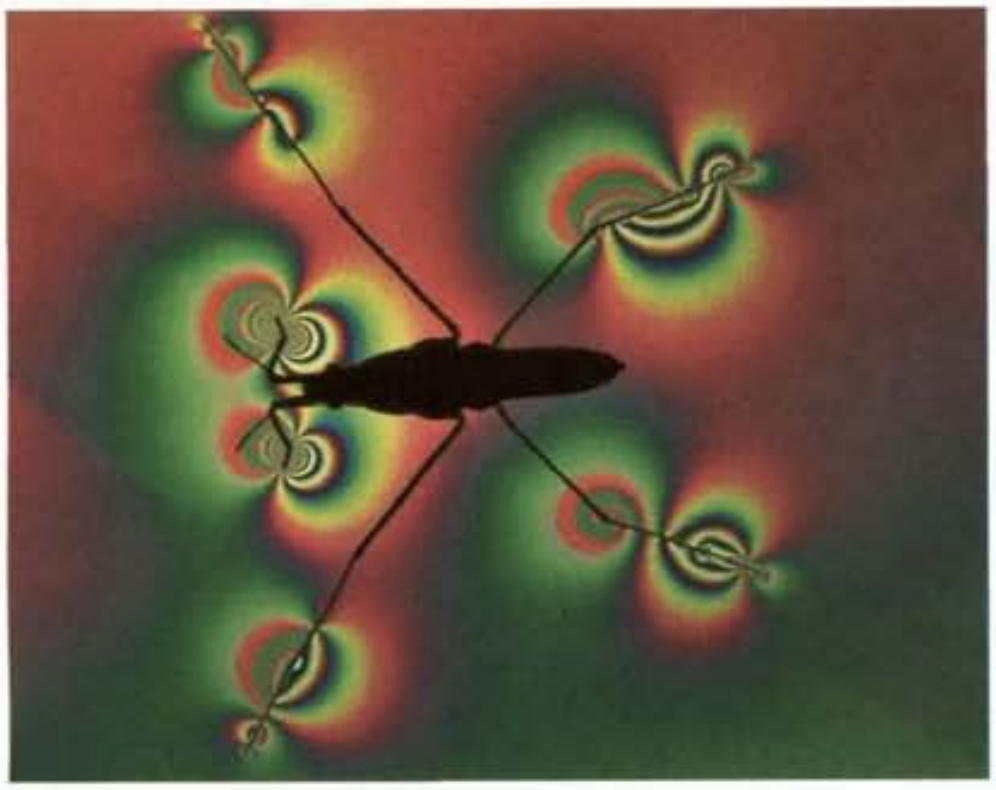


Figura 13-12 Comunicación por vibración
El patinador de agua aprovecha la tensión superficial del agua para sostener su peso. Al vibrar sus patas, el insecto envía señales que se propagan radialmente por la superficie del agua. Estas vibraciones anuncian la especie y el sexo del patinador a otros insectos cercanos.

Los mensajes químicos persisten más tiempo, pero es difícil variarlos

Las sustancias químicas producidas por un individuo que influyen en el comportamiento de otros de su especie se denominan **feromonas**. Las sustancias pueden transmitir mensajes a largas distancias y, a diferencia del sonido, su producción requiere muy poca energía. Es posible que otras especies, como depredadores que podrían ser atraídos por señales visuales o auditivas, ni siquiera detecten las feromonas. Como si fueran letreros, las feromonas persisten cierto tiempo y pueden comunicar un mensaje después de que el animal se ha ido. Las jaurías de lobos, que cazan en áreas de hasta 1000 kilómetros cuadrados, marcan los límites de sus correrías con feromonas de la orina y advierten a otras jaurías de su presencia. Como sabe cualquiera que ha paseado a un perro, los perros domesticados revelan su linaje lupino al marcar su vecindario con orina que lleva un mensaje químico: "yo vivo en esta área".

Tal comunicación requiere que el animal sintetice y responda a una sustancia diferente para cada mensaje. Por ello, en general, se comunican menos mensajes en forma química que visual o auditivamente. Además, las señales feromónicas carecen de la diversidad y los matices de las señales visuales o auditivas. No obstante, las sustancias químicas comunican con gran fuerza unos cuantos mensajes sencillos, pero cruciales.

Las feromonas actúan de una de dos maneras. Algunas suscitan un comportamiento inmediato y observable en el animal que las detecta. Comunican mensajes como "esta área es mía" o "estoy lista para aparearme". Por ejemplo, las hormigas y termitas que buscan alimento y lo encuentran dejan un rastro de feromonas, secretadas por glándulas abdominales, desde el alimento hasta el nido (Fig. 13-13). Su mensaje: "por aquí se llega a la comida".

Figura 13-13 Comunicación por mensajes químicos
Para guiar a otros miembros de la colonia a una fuente de alimento, las termitas tienden un rastro de feromonas secretadas por glándulas de su abdomen.

Otras feromonas estimulan un cambio fisiológico en el animal que las detecta; el cambio suele ser en el estado reproductor del receptor. Por ejemplo, la abeja reina produce una feromona llamada **sustancia de la reina** que evita que otras hembras de la colmena maduren sexualmente. De forma similar, los machos maduros de algunas especies de ratones producen orina que contiene una feromona que influye en la fisiología reproductora de la hembra, pues la estimula para que se vuelva fértil y sexualmente receptiva. La feromona también hace que una hembra recién preñada por otro macho aborte su camada y se vuelva sexualmente receptiva hacia el nuevo macho.

Se han sintetizado las feromonas de atracción sexual de algunas plagas agrícolas como el escarabajo japonés y la palomilla lagarta. Estas feromonas sintéticas pueden servir para interrumpir el apareamiento o atraer esos insectos hacia trampas. El control de plagas con feromonas tiene importantes ventajas ecológicas respecto a los plaguicidas convencionales. Los plaguicidas matan insectos tanto benéficos como perjudiciales y propician la evolución de insectos resistentes a plaguicidas. En cambio, cada feromona es específica para una sola especie, y las feromonas no promueven el desarrollo de resistencia, porque los insectos resistentes a la atracción de sus propias feromonas no logran reproducirse.

La comunicación por tacto ayuda a establecer lazos sociales

La comunicación por contacto físico entre individuos a menudo sirve para establecer y mantener lazos sociales entre los miembros de un grupo. Esta función es muy evidente en los primates, incluido el ser humano, que tienen muchos gestos y ademanes —como besar, acurrucarse, acariciar, dar palmaditas y espulgar— que cumplen con funciones sociales importantes (Fig. 13-14a). El tacto podría incluso ser indispensable para el bienestar humano. Investigaciones recientes muestran que si las extremidades de bebés prematuros se acarician y mueven durante 45 minutos al día, los bebés se vuelven más activos, responsivos y emocionalmente estables, y aumentan

(a) (b)

Figura 13-14 Comunicación por tacto ***(a)*** Un babuino oliváceo adulto acicala a uno joven. Esto no sólo refuerza relaciones sociales, sino que también elimina basuras y parásitos del pelaje. ***(b)*** El tacto también es importante en la comunicación sexual. Estos caracoles terrestres (*Helix*) se enfrascan en un cortejo que culminará en el apareamiento.

de peso con mayor rapidez que los bebés prematuros que reciben la atención estándar de los hospitales.

La comunicación por tacto no está limitada a los primates; está muy generalizada. En muchas otras especies de mamíferos, un contacto físico cercano ayuda a afianzar el lazo entre un progenitor y su prole. En todo el reino animal encontramos especies en las que la actividad sexual va precedida o acompañada por contacto físico (Fig. 13-14b).

3 ¿Cómo compiten por recursos los animales?

La lucha darwiniana por sobrevivir y reproducirse tiene su origen en la escasez de recursos relativa al potencial reproductor de las poblaciones. La competencia resultante es la base de muchos de los tipos más frecuentes de interacciones entre los animales.

Un comportamiento agresivo ayuda a obtener y conservar recursos

Una de las manifestaciones más obvias de la competencia por recursos como alimentos, espacio o parejas, es la **agresión**, o comportamiento antagónico, entre miembros de la misma especie. Aunque la expresión "supervivencia del más apto" evoca imágenes del animal más fuerte que sale triunfante de entre los cadáveres de sus competidores, en realidad la mayor parte de los encuentros agresivos entre miembros de la misma especie terminan sin que los participantes sufran daños físicos. La selección natural ha favorecido la evolución de exhibiciones simbólicas o rituales para resolver conflictos. Durante los combates, incluso el animal victorioso puede sufrir lesiones, de modo que quienes pelean en serio tal vez no sobrevivan para transmitir sus genes. Las *exhibiciones* agresivas, en cambio, permiten a los competidores evaluarse mutuamente y reconocer al ganador con base en su tamaño, fuerza y motivación, más que por las heridas que puede infligir.

Durante las exhibiciones agresivas, los animales podrían mostrar sus armas, como garras y colmillos (Fig. 13-15a), y a menudo adoptan comportamientos que los hacen parecer más grandes (Fig. 13-15b). Los competidores a menudo se yerguen y erizan su pelaje, plumas, orejas o aletas (véase la figura 13-9). Las exhibiciones suelen ir acompañadas por sonidos intimidantes (gruñidos, graznidos, rugidos, gorjeos), cuya intensidad puede ayudar a decidir al ganador. Los combates suelen ser el último recurso cuando las exhibiciones no logran resolver la disputa.

Además de las exhibiciones visuales y vocales agresivas, muchas especies animales se enfrascan en combates ritualizados. Las armas mortales podrían chocar inofensivamente (Fig. 13-16) o ni siquiera usarse. En muchos casos, estos encuentros implican empujones, sin cortaduras. Así, el ritual permite a los competidores evaluar la fuerza y la motivación de sus rivales, y el perdedor se aleja adoptando una postura sumisa que reduce al mínimo el tamaño de su cuerpo.

Las jerarquías de dominancia ayudan a controlar las interacciones agresivas

Las interacciones agresivas consumen mucha energía y pueden causar lesiones e interrumpir otras tareas importantes, como buscar alimento, vigilar a los depredadores o criar a la prole. Por ello, resulta ventajoso resolver los conflictos con un mínimo de agresión. En una **jerarquía de dominancia**, cada animal establece un rango que determina su acceso a los recursos. Después de reñir, las gallinas domésticas se organizan en un "orden de picoteo" relativamente estable. En adelante, cuando hay competencia por el alimento, todas las gallinas ceden ante el ave dominante, todas menos el ave dominante ceden ante la segunda, y así. El conflicto se reduce al mínimo porque cada ave conoce su lugar. La dominancia entre los borregos cimarrones se refleja en el tamaño de su cornamenta (Fig. 13-17). En las jaurías de lobos, un miembro de cada sexo es el individuo dominante, o "alfa", al que todos los demás se subordinan. Aunque son frecuentes los encuentros agresivos en tanto se establece la jerarquía de dominancia, una vez que cada animal conoce su lugar, las disputas se reducen al mínimo. Los individuos dominantes obtienen el mayor acceso a los recursos que necesitan para la reproducción, lo que incluye alimento, espacio y parejas.

(a)

(b)

Figura 13-15 Exhibiciones agresivas
(a) Exhibición amenazante del babuino macho. Pese a la prominente exhibición de colmillos que podrían ser letales, los encuentros agresivos entre babuinos raras veces causan lesiones. ***(b)*** La exhibición agresiva de muchos peces macho (en este caso, roncos listados), incluye elevar las aletas y extender los opérculos con el fin de que el cuerpo parezca más grande.

Tal vez la jerarquía de dominancia más exhaustivamente estudiada sea la de los chimpancés. La etóloga Jane Goodall (Fig. 13-18) ha dedicado más de 30 años a observar meticulosamente el comportamiento de los chimpancés silvestres en el Parque Nacional Gombe de Tanzania, y ha descrito y documentado la compleja organización social de estos animales. Los chimpancés viven en grupos, y las jerarquías de dominancia entre los machos son un aspecto clave de su vida social. Muchos machos dedican una cantidad considerable de su tiempo a mantener su posición en la jerarquía, en gran parte mediante una *exhibición de arremetida* agresiva en la que un macho se abalanza contra los machos rivales, avienta piedras, salta para sacudir la vegetación y trata de otras maneras de intimidarlos. Sin embargo, no queda claro de qué ventajas disfrutan los machos dominantes. Según Goodall, los machos de baja categoría logran obtener acceso al alimento y copular (aunque no con tanta facilidad como los de alta categoría). Goodall opina que el macho dominante no obtiene mucha ventaja evolutiva, y que la función de las jerarquías de dominancia en los chimpancés requiere otra explicación.

Figura 13-16 Exhibiciones de fuerza
Combate ritualizado de cangrejos violinistas. Las pinzas crecidas, que podrían herir gravemente a otro animal, se trenzan inofensivamente. Tarde o temprano uno de los cangrejos sentirá que su oponente es más fuerte y se retirará, generalmente sin sufrir daño.

Figura 13-17 Una jerarquía de dominancia
La jerarquía de dominancia del borrego cimarrón macho se indica con el tamaño de los cuernos. La categoría de estos carneros aumenta de derecha a izquierda. La cornamenta, con su curva hacia atrás, obviamente no está diseñada para infligir heridas y sólo se usa en combates ritualizados.

Figura 13-18 Jane Goodall observa el juego de chimpancés

Los animales podrían defender territorios que contienen recursos

En muchas especies animales, la competencia por los recursos adopta la forma de **territorialidad:** la defensa de un área en la que se encuentran recursos importantes. Los recursos defendidos podrían incluir lugares para aparearse, criar la prole, alimentarse o almacenar alimentos. Los animales territoriales generalmente restringen todas o casi todas sus actividades al área defendida y anuncian su presencia ahí. Los territorios podrían ser defendidos por machos, hembras, una pareja apareada o grupos sociales enteros (como los insectos sociales que defienden su nido). No obstante, es más común ver un comportamiento territorial en los machos adultos, y los territorios normalmente se defienden contra miembros de la misma especie, que son quienes más directamente compiten por los recursos que se están protegiendo. Los territorios son tan diversos como los animales que los defienden. Por ejemplo, un territorio puede ser un árbol en el que un pájaro carpintero almacena bellotas (Fig. 13-19), pequeñas depresiones en la arena que los peces cíclidos utilizan como "nidos", un agujero en la arena que sirve de hogar a un cangrejo, o un área del bosque que proporciona alimento a una ardilla.

Adquirir y defender un territorio requiere tiempo y energía considerables; pese a ello, se observa territorialidad en animales tan diversos como gusanos, artrópodos, peces, aves y mamíferos. El hecho de que organismos tan distintos como los gusanos y el ser humano hayan desarrollado de manera independiente un comportamiento similar, sugiere que la territorialidad ofrece ciertas ventajas importantes. Aunque los beneficios concretos dependen de la especie y del tipo de territorio que defiende, podemos hacer algunas generalizaciones. Primera (al igual que con las jerarquías de dominancia), una vez que se establece un territorio mediante interacciones agresivas, prevalece una paz relativa cuando se reconocen y respetan las fronteras. El dicho "buenas cercas hacen buenos vecinos" también es válido para los territorios no humanos. Una razón es que el animal se siente muy motivado para defender su territorio y a menudo derrota a animales incluso más grandes y fuertes que intentan invadirlo. Por otra parte, un animal que está fuera de su territorio se siente mucho menos seguro y se le puede derrotar con mayor facilidad. Niko

Figura 13-19 Un territorio de alimentación
Los pájaros carpinteros belloteros viven en grupos comunales que hacen agujeros del tamaño de una bellota en árboles muertos y los llenan con bellotas verdes para alimentarse durante los meses de escasez invernal. El grupo defiende los árboles vigorosamente contra otros grupos de carpinteros belloteros y contra aves de otras especies que también se alimentan de bellotas, como los grajos.

Tinbergen demostró este principio en un experimento con peces espinosos (Fig. 13-20).

Para los machos de muchas especies, el éxito en la defensa de su territorio tiene un impacto directo sobre su éxito en la reproducción. En esas especies, las hembras se sienten atraídas hacia un territorio de cría de alta calidad, que podría distinguirse por su gran extensión, abundante alimento y áreas de anidación protegidas. Los machos que defienden con éxito los territorios más deseables tienen mayor probabilidad de aparearse y transmitir sus genes. Por ejemplo, ciertos experimentos han demostrado que los peces espinosos macho que defienden territorios grandes atraen a más hembras que los que defienden territorios pequeños. Las hembras que escogen machos con los mejores territorios incrementan su propio éxito en la reproducción y transmiten sus rasgos genéticos (que por lo regular incluyen sus preferencias en la selección de pareja) a sus descendientes.

Los territorios se anuncian a la vista, el oído y el olfato. Si el territorio es lo bastante pequeño, la mera presencia de su dueño, reforzada por exhibiciones agresivas frente a los intrusos puede ser suficiente defensa. Un mamífero que posee un territorio, pero que tal vez no siempre pueda estar presente, podría usar feromonas para marcar sus fronteras territo-

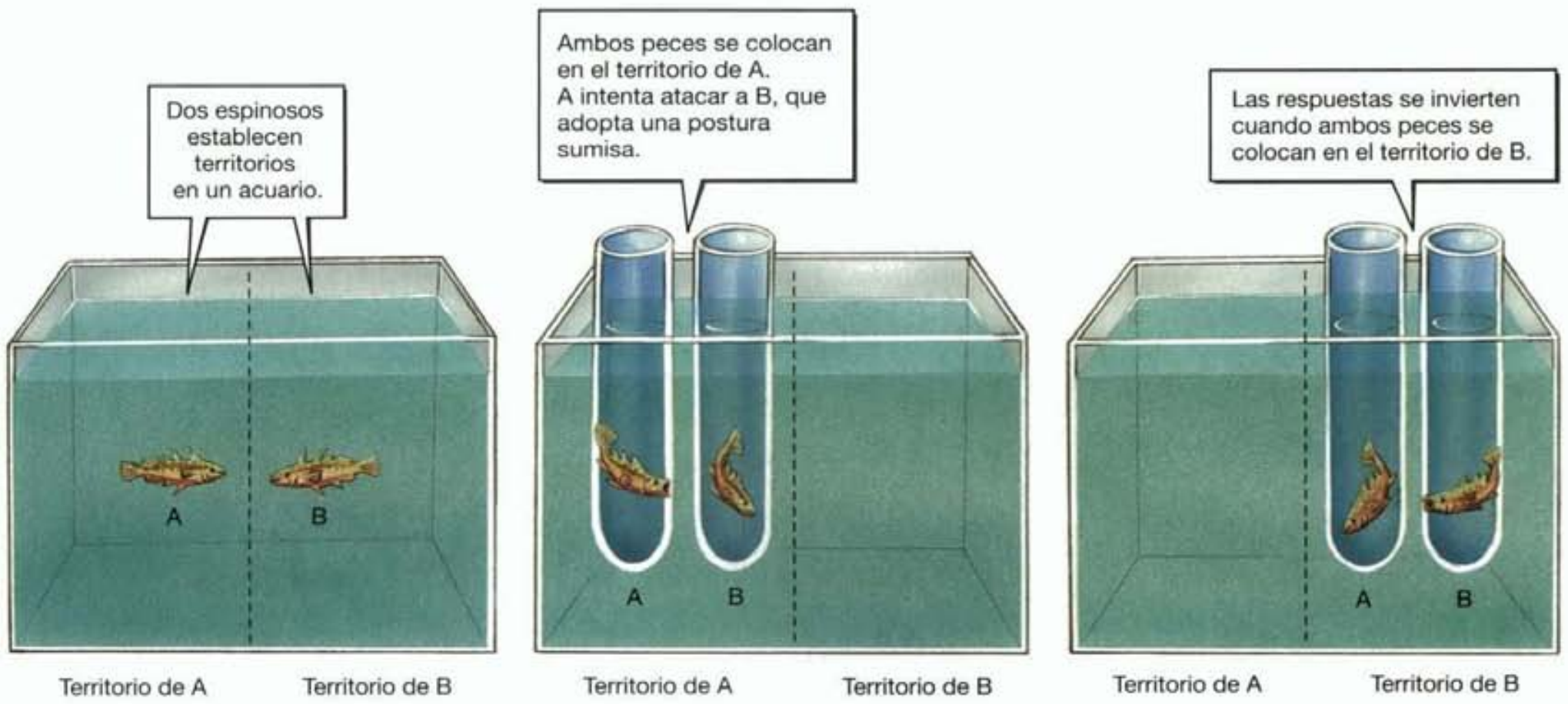


Figura 13-20 Propiedad territorial y agresión
Experimento de Niko Tinbergen que demuestra el efecto de la propiedad territorial sobre la motivación agresiva.

riales. Los conejos macho utilizan feromonas secretadas por glándulas de su mentón y glándulas anales para marcar sus territorios. Los hámsters frotan las áreas en torno a sus guaridas con secreciones de glándulas especiales en sus costados.

Las exhibiciones vocales son una forma común de anuncio territorial. Los leones marinos macho defienden una franja de playa nadando de un lado a otro frente a ella y bramando continuamente. Los grillos macho producen un patrón específico de chirridos para advertir a otros machos que se alejen de su guarida. El canto de las aves es un notable ejemplo de defensa territorial. El grave gorjeo del gorrión costero macho forma parte de una exhibición agresiva y advierte a otros machos que se alejen de su territorio (Fig. 13-21). De hecho, los gorriones macho que no pueden cantar no pueden defender territorios. La ornitóloga M. Victoria McDonald demostró de forma elegante la importancia del canto para la defensa territorial del gorrión costero, capturando machos territoriales y realizando una operación que temporalmente les impidió cantar, aunque sí podían emitir las otras señales, más cortas y calladas, de su repertorio vocal. Los machos sin canto no pudieron defender territorios ni atraer pareja, pero recuperaron sus territorios perdidos una vez que pudieron cantar otra vez.

Figura 13-21 Defensa de un territorio mediante canto
Un gorrión costero macho anuncia que un territorio le pertenece.

4 ¿Cómo encuentran pareja los animales?

En muchas especies animales que se reproducen sexualmente, el apareamiento implica cópula u otro contacto cercano entre el macho y la hembra. Antes de que pueda haber apareamiento, los animales se deben identificar mutuamente como miembros de la misma especie, como miembros del sexo opuesto y como sexualmente receptivos. En muchas especies, hallar una pareja potencial apropiada es sólo el primer paso, porque el macho debe demostrar su calidad para que la hembra lo acepte como pareja. La necesidad de cumplir con todos estos requisitos ha dado origen a una gama muy diversa y fascinante de comportamientos de cortejo.

Señales vocales y visuales codifican el sexo, la especie y la calidad individual

Los individuos que desperdician energía y gametos apareándose con miembros del sexo o la especie equivocados, están en desventaja en la lucha por reproducirse. Por ello, la selección natural favorece los comportamientos mediante los cuales los animales comunican su sexo y su especie a las parejas

(a) (b)

Figura 13-22 Exhibiciones sexuales
(a) Durante el cortejo, el pájaro satinado de enramada construye una enramada con varitas y la decora con objetos coloreados que junta. ***(b)*** Un pájaro fragata macho infla el saco escarlata de su papada para atraer a las hembras que pasan.

potenciales. Un resultado de esta selección es que muchos excursionistas no pueden pegar el ojo por el bullicio nocturno de las ranas arborícolas, cuyos cantos son específicos para cada especie. Los saltamontes y grillos machos también anuncian su sexo y su especie con sus chirridos, lo mismo que el mosquito hembra con su agudo zumbido.

Las señales que codifican el sexo y la especie también podrían servir a las parejas potenciales como base para comparar pretendientes rivales. Por ejemplo, el pájaro campana macho utiliza su ensordecedor canto para defender territorios grandes y atraer hembras desde muy lejos. Las hembras vuelan de un territorio a otro, posándose cerca del macho en su árbol. El macho, con el pico bien abierto, se inclina directamente encima de la encogida hembra y emite una nota estruendosa. Al parecer, la hembra aguanta este ruido con el fin de comparar el volumen de los distintos machos y escoge como pareja al que más fuerte canta (que también será el mejor defensor de un territorio).

Muchas especies utilizan exhibiciones visuales para cortejar. La luciérnaga, por ejemplo, destella un mensaje que codifica su sexo y su especie. Las lagartijas macho mueven verticalmente la cabeza con un ritmo específico para cada especie y las hembras distinguen y prefieren el ritmo de su propia especie. Los intrincados proyectos de construcción del pájaro satinado de enramada y la garganta color escarlata del pájaro fragata macho sirven como llamativos anuncios que indican el sexo, la especie y la calidad del macho (Fig. 13-22). La exhibición de tan extravagantes señales es riesgosa, pues hace que para los depredadores sea más fácil localizar su origen. Para los machos, el riesgo es una necesidad evolutiva, pues las hembras no se aparean con machos que no presentan la señal apropiada. En contraste, las hembras por lo regular no necesitan atraer a los machos ni asumir el riesgo asociado a una señal llamativa, por lo que las hembras de muchas especies son poco atrayentes en comparación con el macho (Fig. 13-23).

Las funciones interrelacionadas de reconocimiento del sexo y reconocimiento de la especie, el anuncio de la calidad individual y la sincronización del comportamiento reproductor, generalmente requieren una serie compleja de señales, tanto activas como pasivas, por parte de ambos sexos. Una bella ilustración de tales señales es el complejo "ballet" subacuático que ejecutan los peces espinosos de tres púas macho y hembra (Fig. 13-24).

Las señales químicas juntan a las parejas

Las feromonas pueden desempeñar un papel importante en el comportamiento reproductor. Cuando una polilla de la seda hembra, por ejemplo, está lista para aparearse, deja de moverse y emite un mensaje químico tan potente que los machos pueden detectarlo a una distancia de hasta 5 kilómetros. Los receptores de las antenas de la polilla macho, exquisitamente sensibles y selectivos, responden a unas cuantas moléculas de la sustancia y le permiten seguir el gradiente de concentración viento arriba para hallar a la hembra (Fig. 13-25a).

Figura 13-23 Dimorfismo sexual en los guppies
Al igual que en muchas otras especies animales, el guppy macho (izquierda) suele tener colores mucho más brillantes que la hembra.

(a) Un macho, sin colores llamativos, abandona el cardumen de machos y hembras para establecer un territorio de cría.

(b) El vientre del macho adopta el color rojo que indica su deseo de aparearse, y el pez presenta exhibiciones agresivas a otros machos de vientre rojg, mostrando esa área de su cuerpo.

(c) Habiendo establecido un territorio, el macho comienza a construir un nido excavando una fosa somera que llena con trozos de alga aglutinados con una secreción pegajosa de sus riñones.

(d) Después de hacer un túnel dentro del nido con su cuerpo, el dorso del macho comienza a adquirir el color azul de cortejo que lo hace atractivo para la hembra.

(e) Una hembra que lleva huevecillos muestra al macho su vientre distendido asumiendo una postura vertical. Su vientre hinchado y sus colores de cortejo son exhibiciones visuales pasivas.

(f) Con una danza zigzagueante, el macho conduce a la hembra al nido.

(g) Una vez que la hembra entra, el macho la estimula para que deposite sus huevecillos con empujones en la base de la cola.

(h) El macho entra en el nido cuando ella sale y deposita espermatozoides, que fecundan a los huevecillos.

Figura 13-24 Cortejo del pez espinoso de tres púas

El agua es un excelente medio para dispersar señales químicas, y los peces suelen utilizar una combinación de feromonas y complejos movimientos de cortejo para asegurar la sincronía en la liberación de gametos. Los mamíferos, con su sentido del olfato tan desarrollado, a menudo utilizan feromonas liberadas por la hembra durante sus periodos fértiles como atrayentes para el macho (Fig. 13-25b). La irresistible atracción de una perra en celo hacia los machos cercanos es un ejemplo; la feromona en la orina del ratón macho es otro.

5 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales?

El comportamiento social es una característica generalizada de la vida animal. Casi todos los animales tienen alguna interacción con otros individuos de su especie; muchos pasan casi toda su vida en compañía de otros; y unas cuantas especies han desarrollado sociedades complejas y altamente estructuradas. La interacción social puede ser cooperativa o competitiva y por lo regular es una mezcla de las dos formas.

(a)

(b)

Figura 13-25 Detectores de feromonas
(a) La polilla de la seda macho encuentra a las hembras no visualmente sino siguiendo feromonas liberadas por ellas al aire. Estos olores se detectan con receptores en las enormes antenas del macho, cuya extensa área superficial aumenta al máximo la posibilidad de detectar el aroma femenino. *(b)* Cuando los perros se encuentran, por lo regular se olisquean mutuamente cerca de la base de la cola. Las glándulas aromáticas que están ahí difunden información acerca del sexo (tanto el tipo como el interés) y *status*.

La vida en grupos tiene ventajas y desventajas

Vivir en un grupo tiene tanto costos como beneficios, y el grado de socialización de una especie dada depende de la importancia relativa de los factores positivos y negativos en la situación particular de esa especie. Una especie no desarrollará una conducta social si los beneficios de hacerlo no superan a los costos.

En el lado negativo, los animales sociales podrían enfrentar:

- Mayor competencia por recursos limitados dentro del grupo
- Mayor riesgo de infección de enfermedades contagiosas
- Mayor riesgo de que otros miembros del grupo maten a la prole
- Mayor riesgo de ser detectados por los depredadores

Los beneficios que obtienen los animales sociales incluyen:

- Mayor capacidad para detectar, repeler y confundir a los depredadores
- Mayor eficiencia al cazar o mayor capacidad para encontrar recursos alimentarios localizados
- Ventajas como resultado del potencial para la división del trabajo dentro del grupo
- Mayor probabilidad de encontrar pareja

El grado de cooperación entre animales de la misma especie varía considerablemente de una especie a otra. Algunos tipos de animales, como el puma, son básicamente solitarios; las interacciones de los adultos consisten en breves encuentros agresivos y en apareamiento. Otros tipos de animales cooperan dependiendo de cómo cambien las necesidades. Por ejemplo, el coyote es solitario cuando abunda el alimento, pero caza en jaurías en invierno, cuando el alimento escasea.

Los agrupamientos sociales con lazos débiles, como los grupos de delfines, los cardúmenes de peces, las parvadas de aves y las manadas de toros almizcleros (Fig. 13-26), ofrecen diversos beneficios. Por ejemplo, el espaciado característico de los peces en los cardúmenes o el patrón con forma de V que adoptan los gansos al volar proporciona una ventaja hidrodinámica o aerodinámica a cada individuo del grupo, pues reduce la energía necesaria para nadar o volar. Algunos biólogos han postulado que las manadas de antílopes y los cardúmenes de peces confunden a los depredadores: la multitud de cuerpos dificulta que el depredador se concentre en un individuo y lo persiga.

En el otro extremo del espectro social están unas cuantas sociedades cooperativas altamente integradas que se observan primordialmente entre los insectos y los mamíferos. Al leer la sección que sigue, el lector notará que algunas sociedades cooperativas se basan en comportamientos que aparentemente sacrifican al individuo por el bien del grupo. Hay muchos ejemplos: los grajos de matorral de Florida jóvenes, pero sexualmente maduros, podrían permanecer en el nido de sus progenitores y ayudarles a criar nidadas subsiguientes en vez de tener sus propias crías; las ardillas terrestres de Belding podrían sacrificar su vida para advertir al resto de su grupo de un depredador que se aproxima. Estos comportamientos son ejemplos de **altruismo**: una conducta que reduce el éxito en la reproducción de un individuo en beneficio de otro.

¿Cómo pudo la evolución producir tales comportamientos? ¿Por qué los individuos que realizan estos actos de sacrificio no quedan eliminados de la población, perdiéndose así los genes que contribuyen al comportamiento? Una posibilidad es que, al ser muy probable que individuos estrechamente emparentados compartan algunos genes, los individuos pueden promover la supervivencia de sus propios genes me-

Figura 13-26 Cooperación en grupos sociales débilmente organizados Una manada de toros almizcleros funciona como una unidad al ser amenazada por depredadores como los lobos. Los machos forman un círculo con los cuernos hacia afuera y rodean a las hembras y sus crías.

diante conductas que promueven la supervivencia de sus parientes cercanos. Este concepto se denomina **selección de linaje*** y ayuda a explicar diversos comportamientos altruistas. En "Conexiones evolutivas. Conoce a tus familiares: Selección de linaje y altruismo" (capítulo 2) se exploran las bases evolutivas de los comportamientos de autosacrificio que contribuyen al éxito de las sociedades cooperativas. En la sección que sigue presentaremos ejemplos de sociedades complejas en especies de insectos, peces y mamíferos que ilustran de forma vívida los comportamientos cooperativos.

Las abejas forman complejas sociedades de insectos

Las sociedades animales más desconcertantes de todas podrían ser las de las abejas, hormigas y termitas. Desde hace mucho, los científicos han batallado por explicar la evolución de una estructura social en la que la mayor parte de los individuos nunca se reproduce y en vez de ello trabaja servilmente para alimentar y proteger a la prole de un individuo distinto. Sea cual sea su explicación evolutiva, la intrincada organización de una colonia de insectos sociales resulta muy interesante. En estas comunidades, el individuo no es más que un engranaje de una compleja máquina que opera perfectamente y que no podría sobrevivir por sí solo.

Los insectos sociales individuales nacen dentro de una de varias castas dentro de la sociedad. Estas castas son grupos de individuos similares que desempeñan una función específica. Cuando las abejas salen de su etapa larvaria, asumen uno de tres papeles principales preestablecidos. Un papel es el de *reina.* En una colmena sólo se tolera la existencia de una reina a la vez. Sus funciones consisten en producir óvulos (hasta 1000 al día durante una vida de 5 a 10 años) y regular la vida de las obreras. Las abejas macho, llamadas *zánganos,* sólo sirven como parejas para la reina. Atraídos por sus feromonas sexuales, los zánganos se aparean con la reina, quizá hasta 15 veces durante la primera semana de vida de la reina. Esta "orgía", relativamente breve, proporciona a la reina suficientes espermatozoides para fertilizar a más de 3 millones de óvulos, de modo que alcanzan para toda su vida. Habiendo cumplido con su tarea sexual, los zánganos se vuelven superfluos y finalmente serán expulsados de la colmena o muertos.

La operación de la colmena corre por cuenta de la tercera clase de abejas: hembras estériles llamadas *obreras.* Las tareas de una obrera dependen de su edad y de las condiciones en la colonia. Una obrera recién salida del estado larvario trabaja como camarera: lleva alimento —miel y polen— a la reina, a otras obreras y a las larvas en desarrollo. Al madurar, ciertas glándulas especiales comienzan a producir cera y la obrera se convierte en constructora, moldeando celdas de cera perfectamente hexagonales donde la reina depositará sus huevos y las larvas se desarrollarán. También cumplirá turnos como sirvienta, aseando la colmena y sacando cadáveres, y como guardia, protegiendo a la colmena contra intrusos. Su último papel en la vida es el de recolectora, recogiendo polen y néctar como alimento para la colmena. La obrera dedicará casi la mitad de su vida de dos meses a esta función. Al actuar como recolectora y exploradora, buscará nuevas y abundantes fuentes de néctar y, al hallar una, volverá a la colmena y comunicará su ubicación a otras recolectoras. Dicha comunicación consiste en una **danza ondulante:** una elegante forma de expresión simbólica (Fig. 13-27). Karl von Frisch descifró una buena parte de la danza ondulante durante 35 años de estudios iniciados en 1915.

Las feromonas desempeñan un papel importante en la regulación de la vida de los insectos sociales. Los zánganos son atraídos irresistiblemente por la feromona sexual (*sustancia de la reina*) que la reina libera durante sus vuelos de apareamiento. Una vez que regresa a la colmena, la abeja utiliza la misma sustancia para mantener su posición como única hembra fértil. Algunas obreras lamen esta sustancia del cuerpo de la reina y la distribuyen entre todas las demás, con lo que se vuelven estériles. La presencia y salud de la reina se manifiestan por su producción continuada de sustancia de la reina; una baja en la producción (que es normal en la primavera) altera el comportamiento de las obreras. Casi de inmediato, comienzan a construir "celdas reales" extragrandes y alimentan a las larvas que crecen en esas celdas con una secreción glandular especial llamada "jalea real". Este singular alimento altera el desarrollo de las larvas y produce una o más nuevas reinas, en vez de obreras. La antigua reina dejará entonces la colmena, llevándose consigo un enjambre de obreras para establecer su residencia en otro lugar. Si hay más de una nueva

* Como ya dijimos en el capítulo 2, el término "selección de linaje" se conoce también, en Biología, como "selección por parentesco". (*N. de los revisores.*)

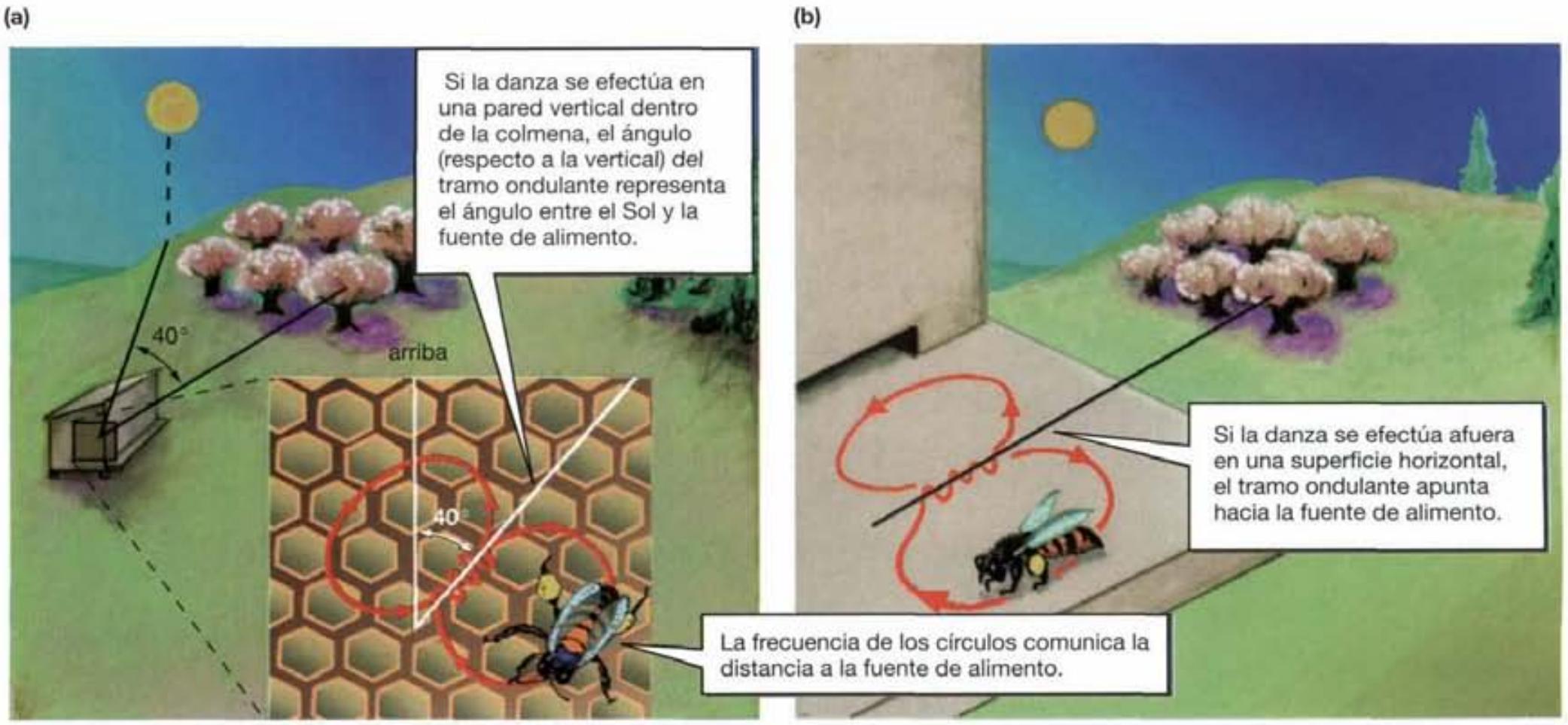


Figura 13-27 El lenguaje de las abejas: la danza ondulante
Una recolectora, habiendo encontrado una rica fuente de néctar, regresa e inicia una danza ondulante que comunica la distancia y la dirección en la que está la fuente de alimento, mientras otras obreras se agolpan a su alrededor y la tocan con sus antenas. La abeja se mueve en línea recta, mientras sacude su abdomen hacia los lados y vibra sus alas, y repite los movimientos una y otra vez en el mismo lugar, alternando la dirección del círculo que describe al regresar.

reina, se enfrascarán en un combate a muerte y la reina victoriosa se hará cargo de la colmena.

Los bagres cabeza de toro forman una sociedad simple de vertebrados

El sistema nervioso de los vertebrados es mucho más complejo que el de los insectos y, por ello, cabría esperar que las sociedades de los vertebrados fueran proporcionalmente más complejas. Sin embargo, con la excepción de las sociedades humanas, no es así. Quizá precisamente porque el cerebro de los vertebrados *es* más complejo, las sociedades de vertebrados tienden a ser más simples que las de insectos sociales como las abejas, hormigas guerreras y termitas. La precisión de autómatas que hace posible las complejas sociedades de insectos raras veces se observa entre los vertebrados, que en general exhiben una flexibilidad de comportamiento mayor que la de los insectos y, por tanto, mayor variación en los comportamientos individuales.

Las interacciones sociales de los bagres cabeza de toro, descritas por John Todd de la Woods Hole Oceanographic Institution de Massachusetts, ofrecen una ilustración fascinante de un vertebrado cuyas complejas relaciones sociales se basan casi exclusivamente en feromonas. Todd observó a estos peces nocturnos en grandes acuarios en el laboratorio y descubrió que, cuando se alojaba a un grupo en un mismo tanque, se marcaban territorios y se establecía una jerarquía de dominancia en la que el pez dominante defendía el área más grande y mejor protegida del tanque. Los enfrentamientos entre compañeros de tanque consistieron en exhibiciones agresivas con la boca abierta. Una vez que un pez se volvía dominante, sus exhibiciones agresivas hacían que los subordinados huyeran. Sólo se presentaba violencia real cuando se introducía un pez extraño en un tanque con una jerarquía establecida. En este caso, el grupo establecido exhibía un comportamiento cooperativo. El pez dominante permitía que otros se refugiaran en su territorio protegido y luego combatía con el intruso (Fig. 13-28). Una vez derrotado el recién llegado, el pez dominante corría a los demás de su territorio.

Todd descubrió que cegar a los bagres no alteraba apreciablemente sus interacciones sociales, pero, cuando se bloqueaba temporalmente su sentido del olfato, los peces actuaban como extraños permamentes, interactuando agresivamente durante semanas hasta que recuperaban la capacidad para oler. Tanto la categoría de un individuo como los cambios de categoría se comunicaban por el olfato. Si se sacaba a un pez dominante de su tanque y después se le devolvía, sus compañeros de tanque casi siempre recordaban y respetaban tanto su territorio como su categoría; pero si se le sacaba y se le colocaba en el tanque de un pez más agresivo, donde sufría una derrota, sus feromonas sufrían una alteración. Al regresar a su tanque original, era atacado por sus antiguos subordinados.

Si muchos bagres cabeza de toro recién capturados se colocan en un mismo tanque, pueden formar una comunidad densa y pacífica sin territorios ni jerarquías de dominancia. Todd estableció una comunidad así en un tanque y colocó un par de peces rivales agresivos en un tanque adyacente. Si se bombeaba agua continuamente del "tanque comunitario" al tanque adyacente, los bagres agresivos se volvían pacíficos y reanudaban sus enfrentamientos sólo cuando se suspendía el flujo de agua. Al parecer, en las condiciones de sobrepoblación del tanque comunitario se produce una "feromona antiagresión" que reduce al mínimo los conflictos.

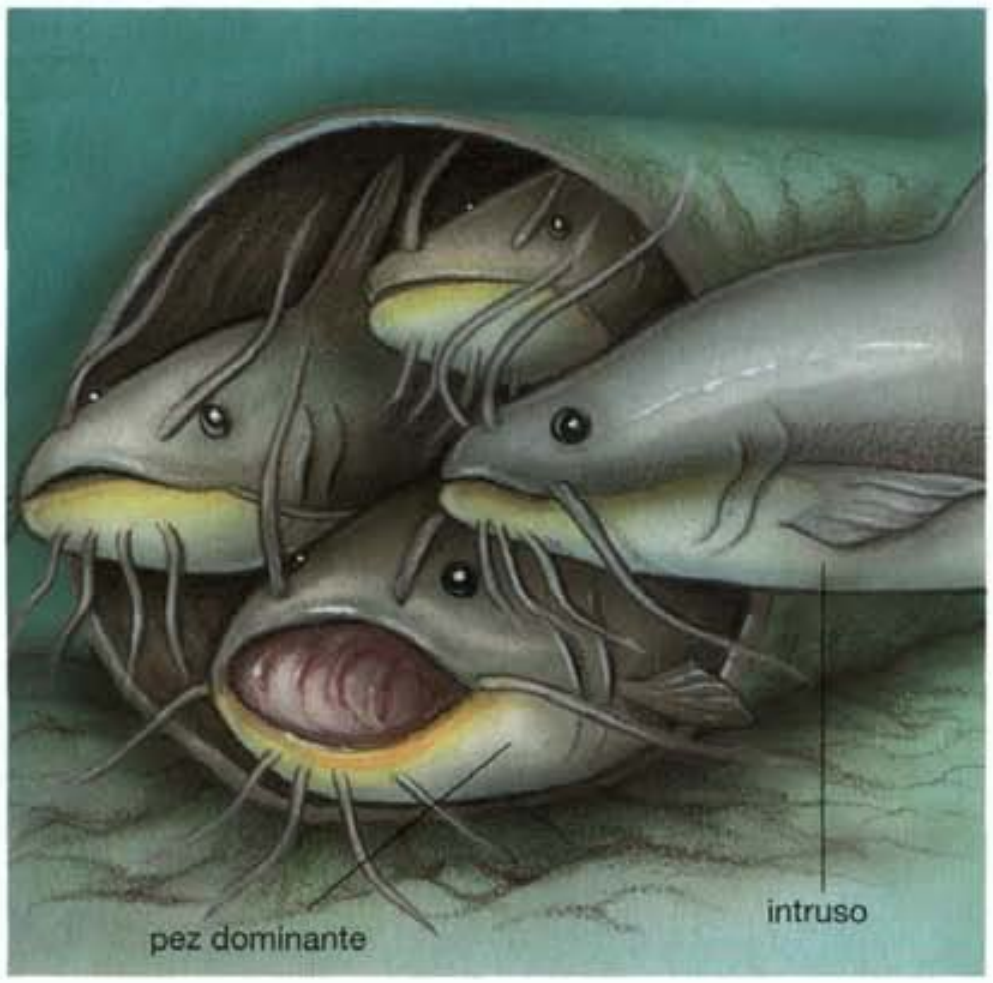


Figura 13-28 Cooperación entre bagres cabeza de toro
Tres bagres cabeza de toro ocupan un tramo de tubo en un tanque de laboratorio. El pez dominante es por lo regular el único ocupante del tubo, que forma parte de su territorio. Cuando se introduce un intruso en el tanque, el pez dominante permite que dos subordinados se refugien en el tubo y reacciona agresivamente frente al intruso.

Figura 13-29 La rata topo desnuda reina
Al encontrar un obrero perezoso en uno de los túneles subterráneos de la colonia, la reina lo empuja y tira a fin de estimularlo para que se esfuerce más.

Las ratas topo desnudas forman una sociedad compleja de vertebrados

Quizá la sociedad más extraña entre mamíferos no humanos sea la de la rata topo desnuda. Estos parientes del cobayo, casi ciegos y casi sin pelo, viven en grandes colonias subterráneas en el sur de África y exhiben una forma de organización social parecida a la de una colonia de hormigas o termitas. Una reina domina la colonia: una sola hembra reproductora a la cual están subordinados todos los demás miembros. La reina es el individuo más grande de la colonia y mantiene su categoría mediante un comportamiento agresivo que consiste principalmente en empujones. La reina empuja a los obreros perezosos, estimulándolos para que se vuelvan más activos (Fig. 13-29). Al igual que en las colmenas de abejas, los obreros se reparten el trabajo, en este caso con base en el tamaño. Las ratas pequeñas jóvenes limpian los túneles, reúnen alimento y escarban. Al hacer túneles, las ratas forman una fila y desplazan la tierra excavada por el túnel ya terminado hasta una abertura. Justo abajo de la abertura, una rata topo más grande avienta la tierra hacia arriba, añadiéndola a un montículo cónico. Los biólogos que observaron este comportamiento desde la superficie lo llamaron "hacer volcanes". Además de hacer volcanes, las ratas topo grandes defienden a la colonia contra depredadores y miembros de otras colonias.

Si otra hembra comienza a volverse fértil, la reina al parecer detecta cambios en los niveles de estrógeno de la orina de la hembra subordinada. Entonces, la reina empuja selectivamente a su rival y le causa tensiones que impiden que ovule. Los machos grandes tienen mayores posibilidades de aparearse con la reina que los pequeños, aunque todos los machos adultos son fértiles. Cuando la reina muere, unas cuantas de las hembras aumentan de peso y comienzan a empujarse mutuamente. La agresión podría intensificarse hasta que una de las rivales muere. Al final una sola hembra se vuelve dominante. Su cuerpo se alarga, se convierte en reina y comienza a reproducirse, produciendo camadas de 14 crías en promedio unas cuatro veces al año. Durante el primer mes, la reina amamanta a sus crías y los obreros alimentan a la reina. Luego los obreros comienzan a alimentar a las crías con comida sólida.

No queda nada claro por qué únicamente las ratas topo desnudas, de entre todos los mamíferos, han desarrollado un orden social en el que casi todos los individuos sacrifican su potencial reproductor. Un factor probable es que la reina produce las crías que crecen para formar su colonia, de modo que todos los miembros de la colonia están estrechamente emparentados. (Ayudar a parientes cercanos a reproducirse puede ser adaptativo; véase "Conexiones evolutivas. Conoce a tus familiares: Selección de linaje y altruismo", en el capítulo 2.) Otro factor que podría haber favorecido la evolución de esta estructura social comunal es el elevado costo de dejar la colonia. Es poco probable que una sola rata topo desnuda pueda construir la compleja madriguera subterránea en la que la especie habita.

6 ¿Puede la biología explicar el comportamiento humano?

Puesto que el ser humano es un animal cuyos comportamientos, al igual que los de todos los demás animales, tienen una historia evolutiva, las técnicas y conceptos de la etología pueden ayudarnos a entender y explicar la conducta humana. No obstante, la etología humana es, y seguirá siendo, una ciencia menos rigurosa que la etología animal. No podemos tratar a las personas como animales de laboratorio, ideando experi-

mentos que controlen y manipulen los aspectos que influyen en nuestras actitudes y acciones. Además, algunos observadores afirman que la cultura humana se liberó de las restricciones de su pasado evolutivo hace tanto tiempo que no es posible explicar nuestra conducta actual en términos de evolución biológica. No obstante, muchos científicos han adoptado un enfoque etológico evolutivo para estudiar el comportamiento humano y sus trabajos han tenido un impacto importante sobre la perspectiva de nosotros mismos.

El comportamiento de los recién nacidos tiene un componente innato importante

Cabe suponer que gran parte del comportamiento de bebés muy pequeños tiene un importante componente innato, porque los bebés no han tenido mucho tiempo para aprender. El movimiento rítmico de la cabeza de un bebé en busca del pecho de la madre es un comportamiento innato que se expresa en los primeros días después de nacer. La acción de chupar, que se puede observar incluso en el feto humano, también es innata (Fig. 13-30). Otros comportamientos que se observan en los recién nacidos e incluso en bebés prematuros incluyen asir con las manos y los pies y movimientos de caminar cuando el cuerpo está suspendido. Otro ejemplo es la sonrisa, que puede presentarse poco después del nacimiento. En un principio, casi cualquier objeto que se cierna sobre el recién nacido podría suscitar una sonrisa, pero la experiencia pronto modifica este comportamiento inicial indiscriminado. Bebés de hasta 2 meses de edad sonríen en respuesta a un estímulo que consta de dos manchas oscuras, del tamaño de un ojo, sobre un fondo claro, que en esa etapa del desarrollo es un estímulo más potente para sonreír que una representación exacta de un rostro humano. Sin embargo, a medida que el niño se desarrolla, el aprendizaje y un desarrollo ulterior del sistema nervioso interactúan para limitar la respuesta a representaciones más correctas de un rostro.

Una de las ideas más importantes que han surgido de los estudios del aprendizaje animal es que los animales de una especie dada tienden a tener una predilección innata por tipos específicos de aprendizaje que son importantes para el modo de vida de esa especie. En el ser humano, una de esas predilecciones innatas parece ser por la adquisición de lenguaje. Los niños pequeños pueden adquirir lenguaje rápidamente y casi sin esfuerzo; por lo regular adquieren un vocabulario de 28 000 palabras antes de los 8 años de edad. Un gran número de investigaciones sugieren que, al nacer, nuestro cerebro ya cuenta con esta facilidad temprana para el lenguaje. Por ejemplo, el feto humano comienza a responder a sonidos durante el tercer trimestre del embarazo, y los investigadores han demostrado que los bebés pueden distinguir diversos sonidos de consonantes a las seis semanas de nacidos. Esta última observación proviene de un ingenioso experimento que aprovecha la capacidad de un bebé para efectuar movimientos de succión, para estimar la capacidad del bebé para distinguir sonidos. En el experimento, un bebé respondió a la presentación de diversos sonidos de consonante succionando un chupón que contenía un transductor de fuerza para registrar la velocidad de succión. Cuando se presentaba de forma repetida un sonido (digamos, "ba"), el bebé se habituaba y reducía su velocidad de succión. En cambio, cuando se presentaba un sonido nuevo (como "pa"), la velocidad de succión aumentaba, revelando que el bebé percibía el nuevo sonido como diferente.

Figura 13-30 Un instinto humano
La succión del pulgar es un hábito difícil de erradicar en los niños pequeños porque chupar objetos del tamaño apropiado es un comportamiento instintivo de búsqueda de alimento. Este feto se chupa el pulgar a los cuatro y medio meses de su desarrollo.

La técnica de medir la succión también se ha utilizado para demostrar que los recién nacidos en sus primeros tres días de vida se pueden condicionar de modo que produzcan ciertos ritmos de succión utilizando la voz de su madre como refuerzo. En un experimento realizado por William Fifer del New York State Psychiatric Institute, los bebés prefirieron claramente la voz de su madre a otras voces femeninas y lo manifestaron con su ritmo de succión (Fig. 13-31). La capacidad del bebé para aprender la voz de su madre y responder positivamente a ella unos cuantos días después de nacer tiene importantes paralelos con la impronta y podría ayudar a forjar los lazos con la madre.

Los comportamientos comunes a culturas diversas podrían ser innatos

Otra forma de estudiar las bases innatas del comportamiento humano es comparar actos sencillos realizados por personas de diferentes culturas. Este enfoque comparativo, adoptado inicialmente por el etólogo Irenaus Eibl-Eibesfeldt, ha revelado varios gestos y ademanes que al parecer constituyen un sistema humano de señales universal y probablemente innato. Esto incluye diversas expresiones faciales para indicar placer, ira y desdén, así como movimientos de *saludo como* la mano levantada o el "destello ocular" (en el que los ojos se abren de par en par y las cejas se elevan rápidamente). Es de suponer que la evolución de estos mensajes visuales "interconstruidos" dependió de las ventajas que obtenían tanto quienes los enviaban como quienes los recibían, al compartir

Figura 13-31 Los recién nacidos prefieren la voz de su madre
Utilizando un chupón conectado a una computadora que reproduce cintas de audio, el investigador William Fifer demostró que es posible condicionar a los recién nacidos para que succionen con ritmos específicos a cambio del privilegio de escuchar la voz de su madre a través de audífonos. Por ejemplo, si el bebé succiona con mayor rapidez que la normal, se reproduce la voz de su madre; si succiona más lentamente, se reproduce la voz de otra mujer. Los investigadores descubrieron que los bebés aprendían fácilmente y estaban dispuestos a esforzarse en esta tarea nada más para escuchar la voz de su madre, quizá porque se acostumbraron a ella cuando estaban en su vientre. Esta respuesta podría ser una versión humana de la impronta.

información acerca del estado emocional y las intenciones del que envía el mensaje. Es probable que, antes de la aparición del lenguaje, haya sido muy importante contar con un método de comunicación general para toda la especie y después haya seguido siendo útil durante encuentros entre individuos que no tenían un lenguaje común.

Los comportamientos sociales complejos también pueden estar muy extendidos entre culturas diversas. Por ejemplo, el tabú contra el incesto (evitar aparearse con parientes cercanos) parece ser universal en todas las culturas humanas (e incluso en muchas especies de primates no humanos). A pesar de la universalidad del tabú, parece poco probable que algo tan sutil y complejo como una creencia común pudiera estar codificado en nuestros genes. Algunos biólogos han sugerido que el tabú es más bien una expresión cultural de un comportamiento adaptativo evolucionado. Según esta hipótesis, un contacto cercano entre miembros de la familia en los primeros años de vida suprime el deseo sexual y este efecto surgió debido a las consecuencias perjudiciales de la endogamia (por ejemplo, una mayor incidencia de enfermedades genéticas). La hipótesis no nos obliga a suponer una creencia social innata, sino más bien propone que heredamos un programa de aprendizaje que nos hace pasar por una especie de impronta en los primeros años de vida.

Las personas podrían responder a feromonas

Aunque los principales canales de comunicación humana son visuales y auditivos, parece ser que las personas también responden a mensajes químicos. La posible existencia de feromonas humanas se sugirió a principios de la década de 1970, cuando la bióloga Martha McClintock descubrió que el ciclo menstrual de compañeras de cuarto y amigas íntimas tendía a sincronizarse. McClintock sugirió que la sincronía era resultado de alguna señal química entre las mujeres, pero pasaron casi 30 años antes de que ella y sus colaboradores descubrieran pruebas más concluyentes de que estaba operando una feromona.

En 1998, el grupo de investigación de McClintock pidió a nueve voluntarias que usaran almohadillas de algodón en las axilas ocho horas al día durante todo un ciclo menstrual. Luego las almohadillas se desinfectaron con alcohol y se frotó con ellas la piel arriba de la boca de otro grupo de 20 voluntarias (que dijeron no percibir más olor que el del alcohol en las almohadillas). Las mujeres se expusieron a las almohadillas diariamente durante dos meses; la mitad del grupo olía las secreciones de mujeres que estaban en la parte inicial (previa a la ovulación) del ciclo menstrual, mientras que la otra mitad se expuso a secreciones de una parte posterior del ciclo (posterior a la ovulación). Las mujeres expuestas a secreciones de principios del ciclo tuvieron ciclos menstruales más cortos que lo normal, y las mujeres expuestas a almohadillas de mujeres que ya habían ovulado experimentaron un retraso de la menstruación. Al parecer, las mujeres liberan diferentes feromonas, con diferentes efectos sobre los receptores, en los distintos puntos de su ciclo menstrual.

Aunque el experimento de McClintock ofrece pruebas convincentes de la existencia de feromonas humanas, poco más se sabe acerca de la comunicación química entre las personas. Aún no se ha dilucidado la naturaleza de las moléculas que causaron los efectos documentados por McClintock y tampoco su función (¿de qué podría servir a una mujer influir en el ciclo menstrual de otras mujeres?). Todavía no se han encontrado receptores de mensajes químicos en el ser humano, y no sabemos si las "feromonas menstruales" son el primer ejemplo conocido de un importante sistema de comunicaciones o meramente un caso aislado de una capacidad residual. Pese a los optimistas anuncios de "feromonas de atracción sexual" en los programas de televisión nocturnos, la comunicación química en el ser humano es un misterio científico que todavía no resolvemos.

Comparaciones de gemelos idénticos y fraternos revelan los componentes genéticos del comportamiento

Los gemelos presentan la que quizá sea la mejor oportunidad de examinar la hipótesis de que las diferencias en el comportamiento humano están relacionadas con diferencias genéticas. Si dos gemelos se crían juntos, las influencias ambientales sobre el comportamiento son muy similares para los dos, de modo que las diferencias de comportamiento entre los gemelos deben tener un componente genético considerable. Si en un comportamiento dado influyen de manera importante los factores genéticos, deberíamos observar una expresión similar de ese comportamiento en los *gemelos idénticos* (que provienen de un solo cigoto y por tanto tienen ge-

nes idénticos), pero no en los *gemelos fraternos* (que provienen de cigotos distintos y no son más similares genéticamente que cualesquier otros hermanos). Datos de estudios con gemelos, y de otras investigaciones de la genealogía de los comportamientos, en general han confirmado la heredabilidad de muchos rasgos del comportamiento humano. Dichos estudios han documentado un importante componente genético de rasgos como nivel de actividad, alcoholismo, sociabilidad, ansiedad, inteligencia, dominancia e incluso actitudes políticas. Con base en pruebas diseñadas para medir muchos aspectos de la personalidad, sabemos que los gemelos idénticos tienen personalidades dos veces más parecidas que los fraternos.

Los resultados más fascinantes, aunque tal vez menos rigurosos, obtenidos con gemelos se basan en observaciones anecdóticas de gemelos idénticos separados poco después del nacimiento, criados en entornos distintos y que vuelven a juntarse por primera vez ya adultos. Se ha descubierto que los gemelos idénticos criados por separado tienen personalidades tan parecidas como los criados juntos, lo que indica que las diferencias en sus entornos casi no influyeron sobre el desarrollo de su personalidad. Se ha visto que tienen gustos casi idénticos en cuanto a alhajas, ropa, humor, alimentos y nombres para hijos y mascotas. En algunos casos, estos gemelos que no se conocen comparten idiosincrasias personales como emitir risitas, comerse las uñas, patrones al beber, hipocondria y fobias menores.

El campo de la genética del comportamiento humano es causa de controversias porque desafía la creencia añeja de que el entorno es el más importante determinante del comportamiento humano. Como ya vimos, ahora se acepta que todos los comportamientos tienen alguna base genética y que un comportamiento complejo en animales no humanos por lo regular combina elementos de comportamientos tanto innatos como aprendidos. Por tanto, parece probable que en nuestro propio comportamiento influyan nuestra historia evolutiva y nuestra herencia cultural. El debate acerca de la importancia relativa de la herencia y el entorno para determinar la conducta humana continúa y es poco probable que alguna vez se resuelva cabalmente. La etología humana todavía no se reconoce como una ciencia rigurosa y siempre enfrentará el obstáculo de que no podemos vernos a nosotros mismos con total objetividad ni tratarnos como si fuéramos ratas de laboratorio. Pese a estas limitaciones, hay mucho que aprender acerca de la interacción del aprendizaje y las tendencias innatas en las personas.

Conexiones evolutivas

¿Por qué juegan los animales?

Pigface, una tortuga africana de caparazón blando de 50 años de edad, pasa varias horas del día dando aletazos a una pelota en su tanque del Zoológico Nacional de Washington, D.C., para el deleite de miles de visitantes y la perplejidad de los biólogos del comportamiento. El juego siempre ha sido una especie de misterio. Se ha observado en muchas aves y en la mayoría de los mamíferos, pero, hasta que los cuidadores del zoológico aventaron una pelota a Pigface hace unos años, nunca se había observado en animales tan antiguos, desde el punto de vista evolutivo, como las tortugas.

Los animales que juegan son fascinantes. Los hipopótamos pigmeos se empujan unos a otros, sacuden y avientan la cabeza, chapotean en el agua y hacen piruetas parados sobre sus patas traseras. A las nutrias les encanta efectuar complejas acrobacias. Los delfines hocico de botella equilibran peces sobre su hocico, lanzan objetos y los llevan en la boca mientras nadan. Los murciélagos vampiro bebés se persiguen unos a otros, forcejean y se dan palmadas con las alas. Incluso se ha observado a pulpos jugar a atrapar cosas: empujan un objeto de modo que se aleje y luego una corriente de agua lo regrese, y repiten esto una y otra vez.

Un animal que juega solo por lo regular manipula algún objeto, como un gato con una bola de estambre, o el delfín con su pescado, o un macaco que hace una bola de nieve y juega con ella. El juego también puede ser social. Es común que individuos jóvenes de la misma especie jueguen juntos, pero sus progenitores podrían unírseles (Fig. 13-32a). El juego social por lo regular incluye persecución, huida, forcejeo, patadas y mordidas suaves (Fig. 13-32b, c).

¿Qué características tiene el juego? (1) Aparentemente, carece de una función inmediata clara. (2) El juego se abandona en favor de la alimentación, el cortejo y el escape del peligro. (3) Los animales jóvenes juegan con mayor frecuencia que los adultos. (4) El juego por lo regular implica movimientos que se toman prestados de otros comportamientos (atacar, huir, acechar, etc.). (5) El juego consume considerable energía. (6) El juego puede ser peligroso. Muchos niños pequeños y otros animales jóvenes se lesionan durante el juego y algunos incluso mueren. Además, el juego puede distraer al animal de la presencia de un peligro, al tiempo que lo hace llamativo para los depredadores. Entonces, ¿por qué juegan los animales?

La única conclusión lógica es que el juego debe tener un valor de supervivencia y que la selección natural ha favorecido a los individuos que realizan actividades juguetonas. Una de las mejores explicaciones para el valor de supervivencia del juego es la "teoría de la práctica" propuesta por K. Groos en 1898. Él sugirió que el juego permite a los animales jóvenes adquirir experiencia en diversos comportamientos que usarán de adultos. Al realizar estos actos de forma repetida en un contexto poco serio, el animal practica destrezas que más adelante serán importantes al cazar, huir o tener interacciones sociales.

Investigaciones más recientes apoyan y extienden la propuesta de Groos. El juego es más intenso al principio de la vida cuando el cerebro se está desarrollando y se están formando conexiones neuronales cruciales. John Byers, un zoólogo de la University of Idaho, ha observado que los animales con encéfalo de mayor tamaño suelen ser más juguetones que los que tienen un encéfalo más pequeño. Dado que un encéfalo más grande generalmente está ligado a una mayor capacidad de aprendizaje, esta relación apoya la idea de que las destrezas adultas se aprenden durante el juego juvenil. Si observamos a niños forcejear bruscamente o jugar a la "roña", veremos cómo el juego promueve la fuerza y la coordinación y cómo se desarrollan destrezas que podrían haber ayudado a nuestros antepasados cazadores a sobrevivir. El juego tranquilo con otros niños, con muñecas, cubos y otros juguetes, prepara a los niños para interactuar socialmente, criar a sus propios hijos y enfrentar el mundo físico.

(a)

(b)

(c)

Figura 13-32 Animales jóvenes que juegan

Aunque Shakespeare nos dice que "el juego no necesita excusa", hay pruebas convincentes de que la tendencia a jugar ha evolucionado como un comportamiento adaptativo en animales capaces de aprender. Literalmente, el juego es ¡"diversión en serio"!

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Sexo y simetría

Para determinar si la simetría del cuerpo masculino tiene una correlación con el "éxito en el apareamiento" del ser humano macho, Randy Thornhill, Steven Gangestad y colaboradores comenzaron por medir la simetría en algunos adultos jóvenes. El grado de simetría de cada hombre se evaluó con mediciones de la longitud de las orejas y la anchura de los pies, tobillos, manos, muñecas, codos y orejas. De estas mediciones, los investigadores derivaron un índice que resume el grado en que el tamaño de estas partes del cuerpo difiere entre el lado derecho y el izquierdo.

En un estudio, los investigadores descubrieron que, entre los hombres de su muestra, los más simétricos eran considerados (por un panel de observadoras que desconocían la naturaleza del estudio) más atractivos que otros hombres. Una encuesta de los sujetos del estudio reveló que los hombres más simétricos también tendían a iniciar su vida sexual a una edad menor y a tener un mayor número de parejas sexuales distintas. Al parecer, la actividad sexual de los hombres y la atracción que las mujeres sienten por ellos están correlacionadas con su simetría.

¿Por qué habría de afectar la simetría del cuerpo masculino a su éxito en el apareamiento? La explicación más probable es que la simetría es un indicador de buena condición física. Los biólogos del desarrollo han sabido desde hace mucho que perturbaciones en el desarrollo embrionario normal pueden dar pie a cuerpos asimétricos, por lo que un cuerpo muy simétrico puede ser indicador de un desarrollo sano y normal. También podría indicar un genotipo de alta calidad que pudo superar cualesquier perturbaciones (como enfermedades o exposición a sustancias tóxicas) que puedan haber ocurrido durante el desarrollo. Las hembras que se aparean con individuos cuyo cuerpo simétrico anuncia su salud y vitalidad podrían tener descendientes igualmente sanos y vitales. Así, la selección natural favorecería a las hembras que deciden aparearse con machos simétricos, y ese tipo de comportamiento de apareamiento comenzaría a dominar.

Resumen de conceptos clave

1 ¿En qué difieren los comportamientos innatos y aprendidos?

Aunque en todos los comportamientos animales influyen factores tanto genéticos como ambientales, puede ser de utilidad distinguir entre los comportamientos cuyo desarrollo no depende en gran medida de factores externos y las que requieren estímulos más extensos del entorno para desarrollarse. Los comportamientos de la primera categoría se designan como innatos y pueden realizarse correctamente la primera vez que el animal se topa con el estímulo apropiado. Si un comportamiento cambia en respuesta a las aportaciones del entorno social y físico del animal, decimos que se aprende. El aprendizaje es adaptativo, especialmente en entornos cambiantes e impredecibles, y puede modificar comportamientos innatos para hacerlos más apropiados. El aprendizaje asume una amplia variedad de formas, dependiendo de la historia evolutiva y de las necesidades ecológicas de las especies animales en cuestión.

Entre esta gran diversidad de métodos de aprendizaje están: la impronta, la habituación, el condicionamiento, el ensayo y error, y el discernimiento. La impronta es un tipo especial de aprendizaje que tiene lugar durante un periodo sensible limitado en una etapa temprana de la vida. Esta forma de aprendizaje simple por lo regular implica apego entre el progenitor y la prole o conocimiento de las características de una pareja futura. La habituación es la disminución en la respuesta a un estímulo inocuo que se repite con frecuencia y por lo regular modifica respuestas de escape o de defensa innatas. El aprendizaje por ensayo y error puede modificar un comportamiento innato o producir un comportamiento nuevo como resultado de recompensas y castigos proporcionados por el entorno. Durante el condicionamiento operante, el animal aprende a producir una respuesta nueva, como oprimir un botón, para obtener una recompensa o evitar un castigo. El discernimiento, que es la forma más compleja de aprendizaje, puede considerarse como una forma de aprendizaje por ensayo y error exclusivamente mental. Un animal que muestra discernimiento produce una respuesta nueva y adaptativa a una situación no conocida.

Aunque la distinción entre comportamiento innato y aprendido es útil en lo conceptual, no es muy importante en los comportamientos naturales. En prácticamente todos los comportamientos, el aprendizaje y el instinto interactúan para producir un comportamiento adaptativo. Ciertos tipos de aprendizaje, como la impronta, son instintivos y se efectúan durante un intervalo de tiempo definido rígidamente. Por lo regular, la experiencia modifica las respuestas instintivas. El aprendizaje permite a los animales modificar esas respuestas innatas para que sólo se presenten con los estímulos apropiados.

2 ¿Cómo se comunican los animales?

La comunicación es una acción realizada por un animal que altera el comportamiento de otro y es la base de todos los comportamientos sociales. Permite a animales de la misma especie interactuar eficazmente en su búsqueda de pareja, alimento, abrigo y otros recursos. Los animales se comunican mediante señales visuales, sonidos, sustancias químicas (feromonas) y el tacto.

La comunicación visual es silenciosa y puede comunicar información sutil o que cambia rápidamente. Las señales visuales son activas (movimientos corporales) o pasivas (forma y color del cuerpo). La comunicación sonora también puede transmitir una amplia gama de información que cambia rápidamente y es eficaz en situaciones en que es difícil usar la visión. Aunque el sonido puede atraer depredadores, el animal puede permanecer oculto mientras se comunica.

Algunas señales químicas causan un comportamiento inmediato observable en el animal que las detecta. Otras feromonas alteran el estado fisiológico del animal receptor; otras más influyen en el comportamiento del receptor. Las feromonas pueden detectarse aunque el que las produjo ya se haya ido, de modo que comunican un mensaje durante largo tiempo. El contacto físico refuerza los lazos sociales y ayuda a sincronizar el apareamiento en diversos animales, desde mamíferos hasta caracoles.

3 ¿Cómo compiten por recursos los animales?

Aunque muchas interacciones competitivas se resuelven mediante agresión, las lesiones graves son poco comunes. Casi todos los encuentros agresivos se deciden mediante exhibiciones que comunican la motivación, el tamaño y la fuerza de los combatientes.

Algunas especies establecen jerarquías de dominancia que reducen al mínimo la agresión y regulan el acceso a los recursos. Con base en encuentros iniciales agresivos, cada animal adquiere un rango por el cual cede ante individuos dominantes y domina a los subordinados. Si los recursos son limitados, los animales dominantes obtienen una porción mayor y tienen mayores posibilidades de reproducirse.

La territorialidad, un comportamiento en el que los animales defienden áreas que contienen recursos importantes, también reparte recursos y reduce al mínimo los encuentros agresivos. En general, las fronteras territoriales se respetan, y los individuos mejor adaptados defienden los territorios más ricos y producen el mayor número de descendientes.

4 ¿Cómo encuentran pareja los animales?

El éxito en la reproducción requiere que los animales reconozcan el sexo, la especie y la receptividad sexual de posibles parejas. En muchas especies, los animales también deben evaluar la calidad de sus parejas en potencia. Estas necesidades han dado pie a la evolución de exhibiciones sexuales que utilizan todas las formas de comunicación posibles.

5 ¿Qué tipos de sociedades forman los animales?

La vida en sociedad tiene ventajas y desventajes, y las especies muestran amplias variaciones en el grado de cooperación de sus miembros. Algunas especies forman sociedades cooperativas. Las más rígidas y organizadas son las de los insectos sociales como las abejas, en las que los miembros desempeñan papeles rígidamente definidos durante toda su vida. Estos papeles se mantienen mediante programación genética y la influencia de ciertas feromonas. Los vertebrados no humanos también forman sociedades complejas, aunque normalmente menos rígidas, como las de los bagres cabeza de toro. Las ratas topo desnudas exhiben las interacciones sociales más rígidas y complejas de los vertebrados, parecidas a las de los insectos sociales.

6 ¿Puede la biología explicar el comportamiento humano?

El grado en que la genética influye en el comportamiento humano es un tema muy controvertido. Dado que no podemos experimentar libremente con seres humanos, y puesto que el aprendizaje desempeña un papel importante en casi todos los comportamientos humanos, los investigadores deben depender de estudios realizados con recién nacidos y de estudios culturales comparativos, correlaciones entre ciertos comportamientos y la fisiología (que sugieren la intervención de feromonas) y estudios de gemelos idénticos y fraternos. Cada vez hay más pruebas de que nuestra herencia genética desempeña un papel en la personalidad, la inteligencia, gestos y ademanes simples universales, nuestras respuestas a ciertos estímulos y nuestra tendencia a aprender cosas específicas, como el lenguaje, en ciertas etapas del desarrollo.

Términos clave

agresión *p. 278*
altruismo *p 284*
aprendizaje *p. 270*
aprendizaje por discernimiento *p. 272*
aprendizaje por ensayo y error *p. 271*
comportamiento *p. 270*
comunicación *p. 275*
condicionamiento operante *p. 271*
danza ondulante *p. 285*
etología *p. 273*
feromona *p. 277*
habituación *p. 271*
impronta *p. 274*
innato *p. 270*
jerarquía de dominancia *p. 278*
periodo sensible *p. 274*
selección de linaje (o por parentesco) *p. 254*
sustancia de la reina *p. 277*
territorialidad *p. 280*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *En general, los comportamientos animales*
   a. dependen principalmente de factores genéticos
   b. dependen principalmente de factores ambientales
   c. surgen de una interacción entre los genes y el entorno
   d. no afectan la probabilidad de sobrevivir del individuo
2. *¿Cuál de las siguientes NO ES una característica del juego?*
   a. Los animales jóvenes juegan más a menudo que los adultos
   b. Podría tomar prestados movimientos de otros comportamientos
   c. Consume una energía considerable
   d. Siempre tiene una función clara e inmediata
   e. Podría ser peligroso
3. *Las ratas topo desnudas son únicas entre los mamíferos porque*
   a. viven en colonias
   b. pasan casi toda su vida bajo tierra
   c. incluso los adultos tienen poco pelo corporal
   d. la mayoría de los individuos nunca se reproduce
   e. utilizan feromonas para comunicarse
4. *¿Qué de lo siguiente beneficia a un individuo al formar grupos sociales con otros animales?*
   a. mayor capacidad para detectar, repeler o confundir a los depredadores
   b. mayor eficiencia al cazar
   c. mayor probabilidad de encontrar pareja
   d. mayor eficiencia debido a la división del trabajo
   e. todo lo anterior
5. *¿Cuál de los siguientes pares de formas de comunicación y ventajas NO ES correcto?*
   a. feromonas, duraderas
   b. exhibiciones visuales, instantáneas
   c. comunicación sonora, eficaz de noche
   d. feromonas, comunican información que cambia rápidamente
   e. tacto, mantiene lazos sociales
6. *En una sociedad de insectos, como la de las abejas,*
   a. la división del trabajo se basa en castas determinadas biológicamente
   b. todos los miembros adultos se dividen equitativamente el trabajo
   c. todos los miembros adultos tienen oportunidad de reproducirse
   d. la reproducción se altera por temporada entre los adultos
   e. la organización de la sociedad es flexible y adaptable

? Preguntas de repaso

1. Explique por qué ni el término "innato" ni el término "aprendido" describen satisfactoriamente el comportamiento de un organismo dado.
2. Explique por qué juegan los animales. Mencione las características del juego en su respuesta.
3. Enumere cuatro sentidos por los que los animales se comunican y dé un ejemplo de cada forma de comunicación. Después de cada una, presente las ventajas y desventajas de esa forma de comunicación.
4. Un ave hace caso omiso de una ardilla en su territorio, pero actúa agresivamente hacia un miembro de su propia especie. Explique por qué.
5. ¿Por qué los encuentros agresivos entre miembros de la misma especie suelen ser relativamente inofensivos?
6. Comente las ventajas y desventajas de vivir en grupos.
7. ¿En qué aspectos la sociedad de las ratas topo desnudas se parece a la de las abejas?

Aplicación de conceptos

1. Los mosquitos macho se orientan hacia el agudo zumbido de la hembra, y las hembras (que son las únicas que chupan sangre) se sienten atraídas por el calor, la humedad y el dióxido de carbono que su presa exuda. Utilizando esta información, diseñe una trampa o un exterminador de mosquitos que aproveche los comportamientos innatos de esta especie. Ahora diseñe uno para las polillas.
2. Usted cría abejas, pero no tiene experiencia en ello. En un intento por aumentar la producción de miel, introduce varias reinas en la colmena. ¿Qué es probable que suceda? ¿Qué podría hacer para aumentar la producción?
3. Describa y dé un ejemplo de jerarquía de dominancia. ¿Qué papel desempeña en el comportamiento social? Mencione un paralelo en el ser humano y describa su papel en la sociedad humana. ¿Los dos papeles son similares? ¿Por qué sí o por qué no? Repita este ejercicio para el comportamiento territorial en el ser humano y en otro animal.
4. Usted es gerente de un aeropuerto. Los aviones corren peligro por el gran número de aves que vuelan en el área, pues los motores a reacción pueden succionarlas y dejar de funcionar. Sin perjudicar a las aves, ¿qué podría hacer para apartarlas de que aniden y vuelen cerca del aeropuerto y de sus aviones?

Para mayor información

Brown, S.L. "Animals at Play." *National Geographic,* diciembre de 1994. Descripción muy clara de por qué los animales juegan, acompañada por hermosas fotografías que capturan el juego de los animales.

Dawkins, R. *The Selfish Gene,* 2a. ed., Nueva York: Oxford University Press, 1989. Explicación excepcionalmente clara de la base evolutiva de los comportamientos altruistas, escrita tanto para legos como para científicos.

De Waal, F. "The End of Nature versus Nurture." *Scientific American,* diciembre de 1999. Un eminente etólogo explica por qué debemos adoptar un enfoque biológico minucioso al estudiar el comportamiento humano.

Dugatkin, L. y Godin, J. "How Females Choose Their Mates." *Scientific American,* abril de 1998. Una entretenida mirada a la forma en que los biólogos estudian los procesos por los que las hembras escogen entre los machos disponibles.

Gould, J.L. y Gould, C.G. "The Instinct to Learn." *Science 81*, mayo de 1981. Las aves, las abejas y quizá el ser humano están programados genéticamente para aprender cosas específicas en ciertas etapas de su vida.

Kirchner, W.H. y Towne, W.F. "The Sensory Basis of the Honeybee Dance Language." *Scientific American,* junio de 1994. Combina una retrospectiva histórica de los trabajos de Karl von Frisch con una reseña de investigaciones recientes que han dilucidado casi totalmente los mecanismos de comunicación de las abejas durante la danza ondulante.

Lorenz, K. *King Solomon's Ring: New Light on Animal Ways.* Nueva York: Thomas Y. Crowell, 1952. Hermoso libro lleno de anécdotas interesantes; ofrece atisbos importantes de los primeros etólogos.

Macdonald, D. y Brown, R. "The Smell of Success." *New Scientist,* mayo de 1985. Describe la asombrosa diversidad de las feromonas de los mamíferos.

Phillips, K. "School Riddles." *International Wildlife,* marzo-abril de 1995. Explora investigaciones sobre el comportamiento de los peces que forman cardúmenes y cómo esto les ayuda a evitar la depredación.

Pinker, S. *The Language Instinct.* Nueva York: William Morrow, 1994. Entretenido relato de lo que los lingüistas saben acerca de cómo desarrollamos la capacidad para usar el lenguaje y cómo podría haber evolucionado tal capacidad.

Seeley, T.D. "The Honeybee Colony as a Superorganism." *American Scientist,* noviembre-diciembre de 1989. La sociedad de la abeja ejemplifica el concepto de selección de linaje en el que la sociedad, más que el individuo, sirve como "vehículo para la supervivencia de los genes".

Sherman, P. y Alcock, J. *Exploring Animal Behavior.* Sunderland, MA: Sinauer, 1998. Colección de artículos en los que biólogos del comportamiento describen sus investigaciones y sus conclusiones acerca de los mecanismos, la función y la evolución del comportamiento.

Sherman, P.W., Jarvis, J.U.M. y Braude, S.H. "Naked Mole Rats." *Scientific American,* agosto de 1992. Describe la recién investigada sociedad de la rata topo desnuda, un vertebrado cuyo comportamiento social se parece al de algunos insectos sociales.

Weiner, J. *Time, Love, Memory: A Great Biologist and His Quest for the Origins of Behavior.* Nueva York: Knopf, 2000. Un maravilloso escritor científico hace una crónica del estudio de la genética del comportamiento, en especial la labor de un gran pionero del campo, Seymour Benzer.

Wilson, E.O. "Empire of the Ants." *Discover,* marzo de 1990. Este entretenido artículo examina la diversidad del comportamiento de las hormigas que ha contribuido a su enorme éxito.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. c 2. d 3. d 4. e 5. d 6. a

TUTOR MULTIMEDIA

Comportamiento animal

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Sexo y simetría

Tiempo estimado: 10 minutos

Ya se tienen los resultados de las investigaciones. Las mujeres y las moscas escorpión prefieren machos simétricos. ¿Qué otras características utilizan los animales para evaluar a parejas potenciales? ¿Cómo determinan los biólogos la base para la selección de parejas en los animales?

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 37 y luego Web Investigation para comenzar.

UNIDAD CUATRO

Ecología

Esta obra pictórica que lleva por título "Paraíso", Primera Parte de la "Trilogía de la Tierra" de Suzane Duranceau/Illustratrice, Inc., ilustra la belleza y la interdependencia de la biosfera de nuestro planeta.

"No existen excepciones a la regla de que todo ser orgánico aumenta a un ritmo tan rápido que, si no se le destruye, la Tierra pronto quedaria cubierta por la progenie de una sola pareja."

Charles Darwin en* El origen de las especies *(1859)

Las poblaciones de ratones de patas blancas, ciervos cola blanca, orugas de palomilla lagarta, garrapatas del ciervo y bellotas interactúan de formas complejas en el ecosistema del bosque oriental. Este bosque se encuentra en los montes Pocono de Pensilvania.

14 Crecimiento y regulación de las poblaciones

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Bellotas, ratones, palomillas, ciervos y enfermedades

1 **¿Cómo crecen las poblaciones?**
El potencial biótico genera un crecimiento exponencial

2 **¿Cómo se regula el crecimiento de las poblaciones?**
El crecimiento exponencial no puede continuar por tiempo indefinido
La resistencia ambiental limita el crecimiento de las poblaciones

3 **¿Cómo se distribuyen las poblaciones en el espacio y en el tiempo?**
Las poblaciones presentan diferentes distribuciones espaciales
Las poblaciones presentan tres modalidades básicas de supervivencia

4 **¿Cómo está cambiando la población humana?**
La población humana crece exponencialmente
Los adelantos tecnológicos han incrementado la capacidad de sostenimiento de seres humanos en la Tierra
La estructura de edades de una población predice su crecimiento futuro
La población de Estados Unidos crece rápidamente

Otro vistazo al estudio de caso: Bellotas, ratones, palomillas, ciervos y enfermedades

ESTUDIO DE CASO

Bellotas, ratones, palomillas, ciervos y enfermedades

En otoño de 1995, el bosque de maderas nobles del norte del estado de Nueva York resplandecía con los colores propios de la estación; además, lo animaba la presencia de chicas exploradoras que diligentemente esparcían bellotas en el suelo del bosque. ¿Por qué llevar bellotas a un bosque de robles? Las exploradoras ayudaban a los investigadores Clive Jones y Richard Osfield, del Instituto de Estudios sobre Ecosistemas de Millbrook, Nueva York, quienes vigilaban varios aspectos de este ecosistema forestal: la disponibilidad de bellotas y las poblaciones de ratones de patas blancas, palomilla lagarta, ciervos y garrapata de patas negras del ciervo.

En 1995, los robles no produjeron muchas bellotas; de hecho, los robles dan bellotas en gran número sólo a intervalos de dos a cinco años. Los ratones de patas blancas se alimentan de bellotas; por consiguiente, las poblaciones de estos roedores fluctúan considerablemente en respuesta a la disponibilidad de bellotas. También la población de la palomilla lagarta experimenta importantes fluctuaciones: cada década, más o menos, los robles pierden casi todas sus hojas debido a las epidemias de oruga de lagarta, la forma larvaria de esta plaga importada. ¿Qué es lo que mantiene bajo control las poblaciones de palomilla lagarta? Los ratones de patas blancas son importantes porque se alimentan de las pupas de las palomillas. Los investigadores se proponían poner a prueba la hipótesis de que una cosecha abundante de bellotas haría aumentar la población de ratones, con la consecuente reducción en la palomilla lagarta. Mediante una comparación entre poblaciones de ratones y palomillas en zonas del bosque enriquecidas artificialmente con bellotas en las poblaciones de bosques pobres en bellotas de las cercanías, los investigadores podrían probar este vínculo. Además, los investigadores retiraron ratones de ciertas zonas para probar el efecto de una menor depredación de las palomillas lagartas por parte de los ratones.

¿Por qué vigilaban los biólogos el tamaño de la población de garrapatas de patas negras del ciervo? Estas garrapatas transmiten la enfermedad de Lyme a los seres humanos: se ha informado de más de 150 000 casos a partir de 1980. Estas garrapatas parásitas se alimentan del venado en su forma adulta, pero, durante su etapa larvaria, suelen chupar la sangre de los ratones. Las bellotas atraen tanto a los ciervos como a los ratones. Las garrapatas adultas saciadas de sangre se desprenden de los ciervos y depositan sus huevecillos en el suelo. De los huevecillos salen larvas que se adhieren a los ratones de patas blancas, casi todos los cuales tienen la bacteria que produce la enfermedad de Lyme.

Manipulando el número de ratones y de bellotas y vigilando las respuestas de estas poblaciones que interactúan, los investigadores hicieron algunos descubrimientos sorprendentes y potencialmente importantes. ¿Cuáles fueron esos descubrimientos? Lo sabremos al terminar el capítulo. ■

Con este capítulo se inicia nuestra unidad sobre la **ecología** (término que proviene de la palabra griega *oikos*, "casa"). La ecología estudia las relaciones entre los seres vivos y su ambiente inanimado. El ambiente está integrado por un componente **abiótico** (inanimado), que incluye el suelo, el agua y el clima, y un componente **biótico** (organismos), que incluye todas las formas de vida. El término **ecosistema** se refiere tanto al ambiente inanimado como a todos los organismos presentes en una zona definida, por ejemplo el bosque oriental del Este. Dentro de un ecosistema, todas las poblaciones de organismos que interactúan —por ejemplo, los robles, ratones, ciervos, garrapatas, palomillas, bacterias y todas las demás formas de vida del bosque oriental— constituyen una **comunidad**.

¿Qué es lo que impide que las poblaciones naturales crezcan excesivamente y mueran de hambre? ¿Qué ocurre cuando diferentes organismos compiten por el mismo tipo de alimen-

to, por el espacio o por otros recursos? ¿Por qué la población humana continúa expandiéndose mientras otras fluctúan, permanecen estables o disminuyen? En este capítulo encontraremos respuestas a estas preguntas a lo largo de nuestro estudio acerca del crecimiento de las poblaciones y de su control. En los capítulos del 15 al 17 ascenderemos de las *poblaciones* hacia niveles de complejidad creciente; en primer término a las *comunidades* y a las interacciones que se dan en su interior, luego a la organización de los ecosistemas y finalmente a una exploración de la diversidad de los ecosistemas que constituyen la biosfera, que abarca todas las formas de vida de la Tierra.

1 ¿Cómo crecen las poblaciones?

Una **población** se compone de todos los miembros de una especie determinada que viven dentro de un ecosistema y que, en principio, pueden cruzarse. Los ratones, los robles, las lagartas y las garrapatas de nuestro estudio de caso constituyen cuatro poblaciones individuales.

Los estudios de los ecosistemas no alterados muestran que ciertas poblaciones tienden a conservar un tamaño relativamente estable al paso del tiempo, otras fluctúan de forma cíclica y otras más varían esporádicamente en función de variables ambientales complejas. En contraste con la mayor parte de las poblaciones no humanas, la población humana en conjunto ha experimentado un crecimiento sostenido durante siglos. Examinemos ahora cómo y por qué crecen las poblaciones, para después estudiar las fuerzas que gobiernan este crecimiento.

Son tres los factores que determinan si el tamaño de una población cambia y en qué medida: (1) los nacimientos, (2) los fallecimientos y (3) la migración. Los organismos se incorporan a una población por nacimiento o por **inmigración** (migración hacia adentro) y la abandonan por fallecimiento o por **emigración** (migración hacia afuera). Una población permanecerá estable si, en promedio, tantos individuos se integran a ella como individuos la abandonan. Una población crece cuando el número de nacimientos, más el número de inmigrantes, sobrepasa el número de fallecimientos más el número de emigrantes. La población disminuye cuando ocurre lo contrario. Una ecuación simple del cambio de tamaño de una población en un periodo determinado es la siguiente:

(nacimientos − fallecimientos) + (inmigrantes − emigrantes) = cambio de tamaño de la población

En muchas poblaciones naturales los organismos que llegan o se van representan una contribución relativamente pequeña al cambio de la población; en consecuencia, los índices de natalidad y de mortalidad son los factores primordiales que influyen en su crecimiento.

El tamaño último de toda población (sin contar la migración) es el resultado de un equilibrio entre los dos principales factores opuestos que determinan los índices de natalidad y de mortalidad. El primer factor es el **potencial biótico**, o índice máximo al que la población podría crecer en las condiciones ideales, es decir, aquellas que hacen posible un índice de natalidad máximo y un índice de mortalidad mínimo. A este potencial de crecimiento se oponen los límites que fijan el ambiente vivo e inanimado; en conjunto, estos límites reciben el nombre de **resistencia ambiental**. Imponen una resistencia ambiental la disponibilidad de alimento y de espacio, la competencia con otros organismos y ciertas interacciones entre especies, como los comportamientos de depredadores y el parasitismo. Los sucesos naturales como tormentas, incendios, clima gélido, inundaciones y sequías también pertenecen a esta categoría. La resistencia ambiental reduce los índices de natalidad y aumenta los de mortalidad. Por ejemplo, una sequía podría matar a las plantas directamente y también dañar a las poblaciones animales que dependen de estas plantas, al reducir su reproducción y aumentar el número de fallecimientos por inanición. Normalmente, la interacción entre el potencial biótico y la resistencia ambiental da por resultado un equilibrio entre el tamaño de la población y los recursos disponibles. A fin de entender cómo crecen las poblaciones y cómo se regula su tamaño, examinemos con detenimiento cada una de estas fuerzas.

El potencial biótico genera un crecimiento exponencial

Los cambios en el tamaño de las poblaciones (sin tener en cuenta la migración) dependen del índice de natalidad, del índice de mortalidad y del número de individuos que integran la población original. Las tasas de cambio en el tamaño de las poblaciones suelen medirse como cambios de estas variables por individuo durante una unidad de tiempo determinada. Por ejemplo, el índice de natalidad puede expresarse como el número de nacimientos por organismo y por año.

El **índice de crecimiento** (c) de una población es una medida del cambio de tamaño de la población por individuo y por unidad de tiempo. Este valor se determina restando el índice de mortalidad (m) al índice de natalidad (n):

n	−	m	=	c
(índice de natalidad)		(índice de mortalidad)		(índice de crecimiento)

(Si el índice de mortalidad es mayor que el de natalidad, el índice de crecimiento será negativo y la población disminuirá; aquí concentraremos nuestra atención en las poblaciones en crecimiento.) Para calcular el índice de crecimiento anual de una población humana de 10 000, en la que se producen 1500 nacimientos y 500 fallecimientos cada año, podemos utilizar esta sencilla ecuación:

índice de natalidad n	−	índice de mortalidad m	=	índice de crecimiento c

$$^{1500}/_{10\,000} - {}^{500}/_{10\,000} = 0.1, \text{ o } 10\%$$

0.15 nacimientos por persona por año
− 0.05 fallecimientos por persona por año
= 0.1, o 10% de aumento por persona por año = c

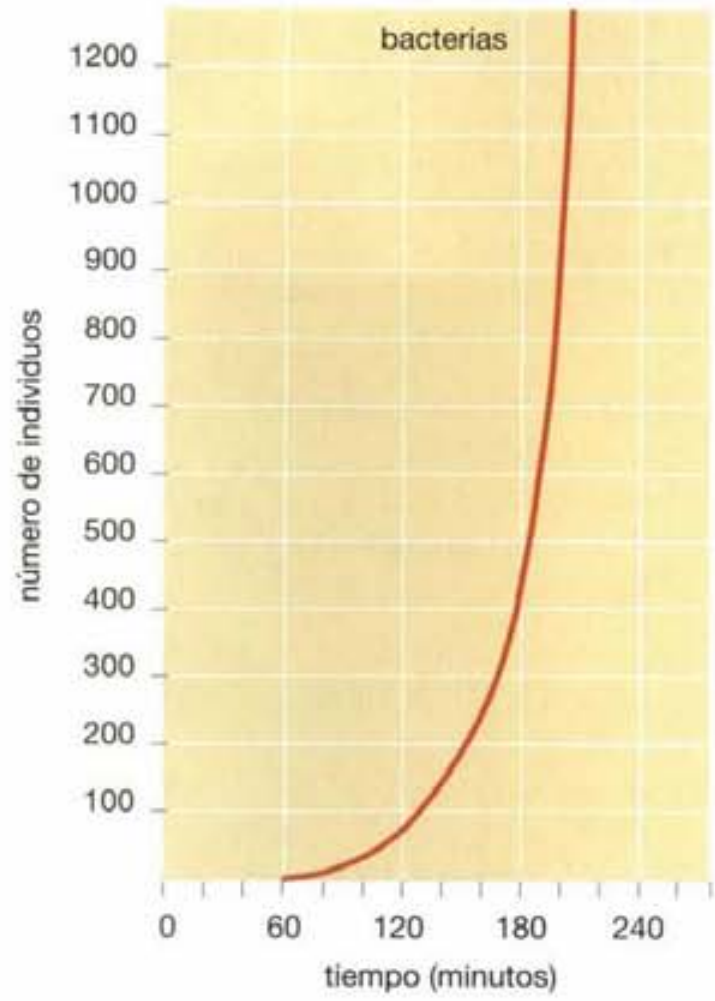
Para calcular el número de individuos que se integran a una población en un periodo determinado, el índice de crecimiento (c) se multiplica por el tamaño de la población original (N):

$$\text{crecimiento de población} = cN$$

En este ejemplo, el crecimiento de población (cN) es igual a $0.1 \times 10\,000 = 1000$ personas en el primer año. Si este índice de crecimiento es constante, entonces al año siguiente c deberá multiplicarse por un tamaño de población aún mayor: ($N + cN = 11\,000$). Por tanto, en el segundo año se integran 1100 nuevos individuos a la población, lo que incrementa aún más el número de individuos que se integran en el tercer año, y así sucesivamente.

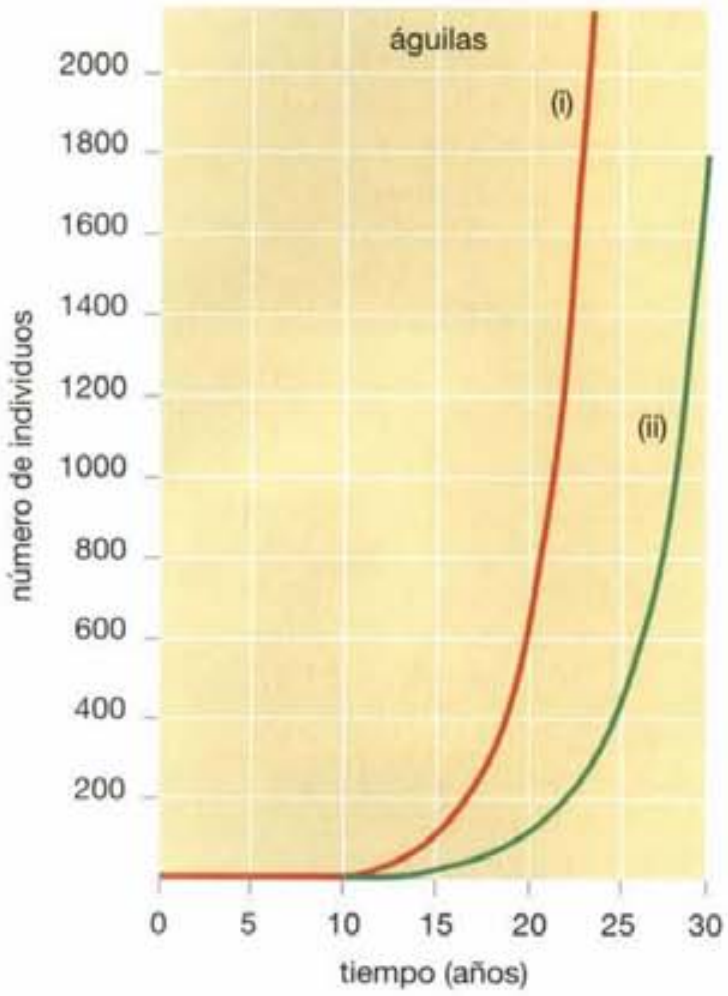
Esta modalidad de aumento continuamente acelerado, del tamaño de población es un **crecimiento exponencial.** Durante el crecimiento exponencial, la población (a lo largo de un periodo determinado) crece en un porcentaje fijo del tamaño que tiene al comenzar ese periodo. Por consiguiente, se agrega a la población un número creciente de individuos durante cada periodo sucesivo, con lo cual el tamaño de la población crece a un ritmo siempre acelerado. La gráfica del crecimiento exponencial de población suele designarse como una *curva de crecimiento en forma de J*, o **curva J**, debido a su forma (Fig. 14-1). El valor c nos permite calcular un valor llamado **tiempo de duplicación**, que es el tiempo que le toma a una población doblar su tamaño a su índice de crecimiento actual (c). El tiempo de duplicación, con base en el cálculo del crecimiento exponen-

(a)



tiempo (minutos)	número de bacterias
0	1
20	2
40	4
60	8
80	16
100	32
120	64
140	128
160	256
180	512
200	1024
220	2048

(b)



tiempo (años)	número de águilas (i)	número de águilas (ii)
0	2	2
2	2	2
4	4	2
6	8	4
8	14	8
10	28	12
12	52	18
14	100	32
16	190	54
18	362	86
20	630	142
22	1314	238
24	2504	392
26	4770	644
28	9088	1066
30	17 314	1764

Figura 14-1 Curvas de crecimiento exponencial
Todas las curvas de este tipo tienen la misma forma de J; la diferencia principal es la escala de tiempo. ***(a)*** Crecimiento de una población de bacterias a partir de un solo individuo y con un tiempo de duplicación de 20 minutos. ***(b)*** Crecimiento de una población de águilas, a partir de un solo par de crías, con edades de primera reproducción de cuatro años (línea roja) y de seis años (línea verde). Adviértase en la tabla que, al cabo de 26 años, la población de águilas que comenzó a reproducirse a los cuatro años es casi siete veces más grande que la de las águilas que comenzaron a reproducirse a los seis.

cial, se determina dividiendo 69.3 (aproximadamente 70) entre c expresado como porcentaje. Por tanto, nuestra población hipotética tiene un tiempo de duplicación de 70/10 = 7 años.

El crecimiento exponencial de la población se da siempre que el número de nacimientos excede sistemáticamente al de fallecimientos. Esto sucede cuando, en promedio, cada individuo produce durante su vida más de un descendiente que sobrevive. Aunque el número de descendientes que un individuo produce cada año varía desde millones, como en el caso de una ostra; hasta uno o menos en el del ser humano, cada organismo —ya sea por sí solo o como parte de una pareja que se reproduce sexualmente— tiene el potencial de reponerse a sí mismo muchas veces durante su vida. Esta capacidad, que es el potencial biótico, ha evolucionado porque contribuye a asegurar que al menos un descendiente sobreviva hasta tener sus propias crías. Entre los diversos factores que influyen en el potencial biótico están los siguientes:

- La edad a la que el organismo se reproduce por primera vez.
- La frecuencia en que ocurre la reproducción.
- El número promedio de crías que se producen cada vez.
- La duración del lapso reproductivo de la vida del organismo.
- El índice de mortalidad de los individuos en condiciones ideales.

Ilustraremos el concepto de crecimiento exponencial mediante algunos ejemplos en los que estos factores difieren. La bacteria *Staphylococcus* (Fig. 14-1a) es normalmente un habitante inofensivo del interior y el exterior del cuerpo humano, donde el crecimiento de su población está restringido por la resistencia ambiental. Sin embargo, en un medio de cultivo ideal, por ejemplo, en natillas tibias, donde el *Staphylococcus* podría introducirse por accidente, cada célula bacteriana se divide cada 20 minutos y la población se duplica tres veces cada hora (y, en este caso, provoca intoxicación por alimentos). Cuanto más crece la población, mayor es el número de células capaces de dividirse. El potencial biótico de las bacterias es tan grande que, hipotéticamente, las descendientes de una sola bacteria inundarían la Tierra con una capa de dos metros de altura ¡en tan sólo 48 horas!

En cambio, el águila dorada es una especie de vida relativamente larga y de reproducción muy lenta (Fig. 14-1b). Supongamos que el águila dorada llegara a vivir 30 años y alcanzara la madurez sexual a los 4 años de edad y que cada pareja de águilas tuviera dos crías cada año durante los 26 años restantes (línea roja). En la figura 14-1 se compara el crecimiento de población potencial de las águilas con el de las bacterias, suponiendo que no hay fallecimientos en ninguna de las dos poblaciones durante el tiempo graficado. Aunque la escala de tiempo es muy diferente, adviértase que la forma de las gráficas es prácticamente idéntica: ambas poblaciones presentan crecimiento exponencial. La figura 14-1b (línea verde) muestra además lo que ocurre si la reproducción de las águilas se inicia a la edad de 6 años en vez de 4. El crecimiento sigue siendo exponencial, pero el tiempo necesario para alcanzar un tamaño específico aumenta considerablemente. Este resultado tiene implicaciones importantes para la población humana: una maternidad más tardía retarda en grado importante el crecimiento de la población. Si cada mujer tiene tres hijos antes de cumplir los 20 años, la población crecerá mucho más rápidamente que si cada mujer tiene cinco hijos, pero comienza a tenerlos a los 30 años.

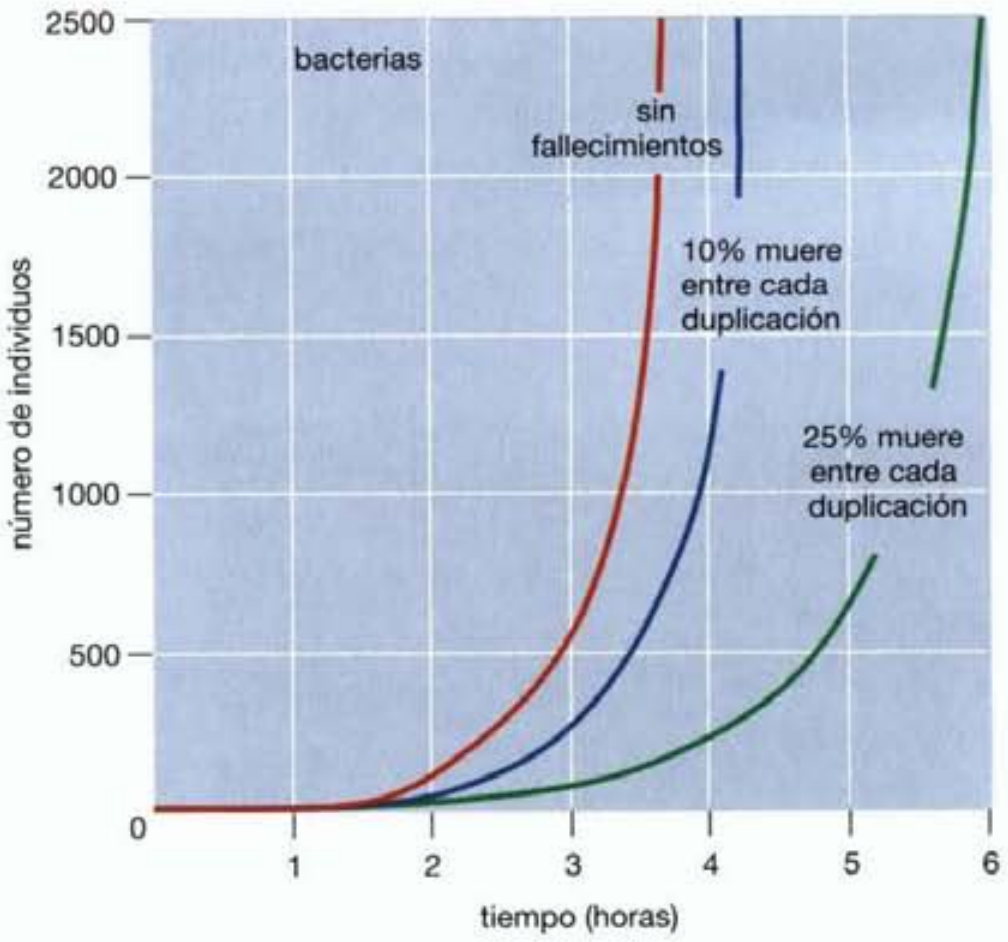


Figura 14-2 Efecto de los índices de mortalidad en el crecimiento de las poblaciones
Las gráficas suponen que una población bacteriana se duplica cada 20 minutos. Adviértase que la población en la que una cuarta parte de las bacterias mueren cada 20 minutos llega a ser de 2500 tan sólo 2 horas y 20 minutos después que la población en la que no hay fallecimientos.

Hasta aquí hemos examinado únicamente los índices de natalidad. Sin embargo, incluso en condiciones ideales los fallecimientos son inevitables. A fin de ilustrar el efecto de los diferentes índices de mortalidad, en la figura 14-2 se comparan tres poblaciones bacterianas. Una vez más, las curvas tienen la misma forma: en cada caso la población se aproxima en un momento dado a un tamaño infinito, pero una mortalidad mayor incrementa el tiempo necesario para alcanzar un tamaño de población determinado.

2 ¿Cómo se regula el crecimiento de las poblaciones?

El crecimiento exponencial no puede continuar por tiempo indefinido

En la Naturaleza el crecimiento exponencial sólo se presenta en circunstancias especiales y por tiempo limitado. Por ejemplo, se observa un crecimiento exponencial en las poblaciones que experimentan ciclos regulares, en los que un crecimiento rápido de la población va seguido de una mortandad masiva. Estos **ciclos de auge y decadencia** se llevan a cabo en diversos organismos por razones variadas y complejas. Muchas especies de vida corta y reproducción rápida, desde algas hasta insectos, tienen ciclos estacionales de población ligados a cambios predecibles de precipitación pluvial, temperatura o disponibilidad de nutrimentos (Fig. 14-3). En los climas templados, las poblaciones de insectos crecen con rapidez durante la primavera y el verano y luego decaen bruscamente con las mortíferas y duras heladas del invierno. Factores más complejos dan origen a ciclos de aproximadamente cuatro años en el

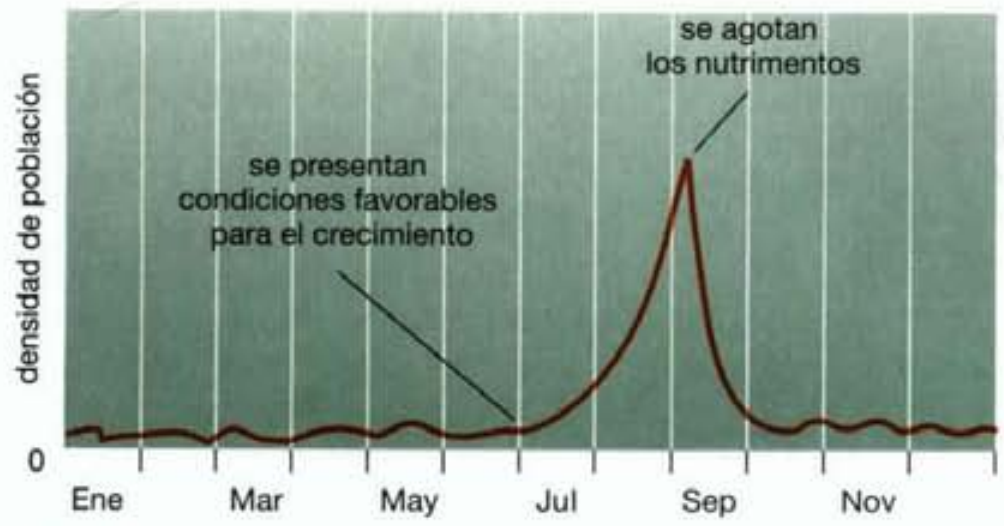


Figura 14-3 Ciclo de población de auge y decadencia
Densidad de población de cianobacterias (antes algas verdeazules) en un ciclo anual de auge y decadencia en un lago. Las algas sobreviven a un nivel bajo a lo largo del otoño, el invierno y la primavera. A principios de julio las condiciones se tornan favorables para el crecimiento y se produce un crecimiento exponencial hasta terminar agosto. Los nutrimentos se agotan pronto y la población decae rápidamente.

caso de pequeños roedores, como el ratón campestre y el lemming, y ciclos de población mucho más largos en la liebre, la rata almizclera y el urogallo.

Las poblaciones de lemmings (ratones escandinavos), por ejemplo, pueden crecer hasta que los roedores consumen en exceso su frágil ecosistema de tundra ártica. La falta de alimento, las crecientes poblaciones de depredadores y la tensión social provocada por la sobrepoblación, pueden favorecer una elevada y súbita mortalidad. Se producen numerosas muertes cuando los lemmings emigran en oleadas desde regiones de alta densidad de población. Durante estos drásticos desplazamientos en masa, los lemmings son presa fácil de los depredadores. Muchos se ahogan; comienzan a nadar cuando se topan con una masa de agua, incluso el mar, pero no consiguen cruzar hasta el otro lado. La menguada población de lemmings origina a la postre una reducción en el número de depredadores (véase la sección "Investigación científica: Ciclos de las poblaciones de presas y depredadores") y una recuperación de la comunidad vegetal que normalmente sirve de alimento a los lemmings. Estas respuestas, a su vez, preparan el escenario para una nueva ronda de crecimiento exponencial de la población de lemmings (Fig. 14-4).

En las poblaciones que no presentan ciclos de auge y decadencia, puede haber temporalmente un crecimiento exponencial en circunstancias especiales: por ejemplo, si se eliminan factores reguladores de la población, como depredadores o parásitos, o si se incrementa la provisión de alimento. Esto ocurre en el caso de las poblaciones de ratones de patas blancas cuando los robles producen bellotas en abundancia. También hay crecimiento exponencial cuando los individuos invaden un nuevo hábitat donde las condiciones son favorables y no hay mucha competencia, como en un predio agrícola que ha sido arado y luego abandonado, por ejemplo. Es común la invasión de nuevos hábitats y el crecimiento exponencial de los invasores cuando la gente introduce especies extrañas, o **exóticas**, en los ecosistemas, en muchos casos con resultados muy dañinos, como lo ilustra la devastación de los bosques de robles por la palomilla lagarta. Como veremos en la próxima sección, tarde o temprano todas las poblaciones que presentan crecimiento exponencial se estabilizan o se derrumban (su tamaño disminuye vertiginosamente).

La resistencia ambiental limita el crecimiento de las poblaciones

A medida que más individuos se integran a la población, se intensifica la competencia por los recursos. Cuando las plantas invaden el predio agrícola abandonado y sus poblaciones crecen, la competencia por el espacio, el agua, la luz solar y los nutrimentos del suelo aumenta hasta que la expansión ya no puede continuar. En respuesta al crecimiento de poblaciones como las de los perros de las praderas, por ejemplo, los depredadores como los halcones pueden aumentar en número, o bien alimentarse en mayor proporción de esta presa que se ha vuelto más abundante. Los parásitos y las enfermedades se propagan con más facilidad debido al debilitamiento y a la aglomeración ocasionados por la falta de alimento o por la tensión provocada por interacciones sociales adversas. Los animales pueden ya sea emigrar, para establecer nuevas poblaciones, o morir. En consecuencia, luego de un periodo de crecimiento exponencial, las poblaciones tienden a estabilizarse en el nú-

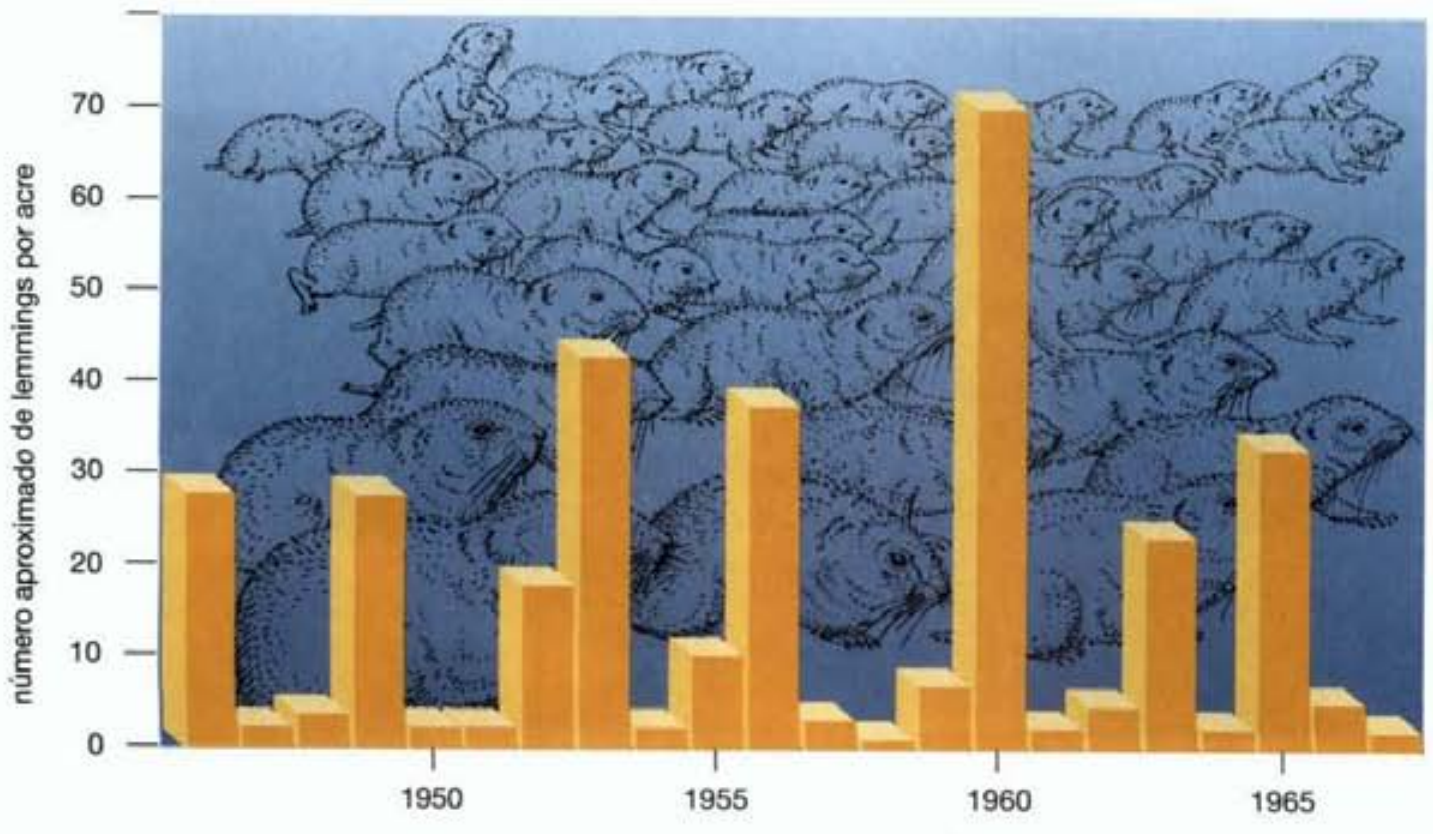


Figura 14-4 Ciclos de población de los lemmings
La densidad de población de los lemmings (ratones escandinavos) sigue aproximadamente un ciclo de cuatro años (datos de Point Barrow, Alaska).

Investigación científica
Ciclos de las poblaciones de presas y depredadores

Si suponemos que las presas, como las liebres, por ejemplo, sirven de alimento exclusivamente a un depredador específico, como el lince, parece lógico pensar que ambas poblaciones podrían presentar cambios cíclicos, donde los cambios de tamaño de la población de depredadores se retrasan respecto a los cambios de tamaño de la población de presas. Por ejemplo, una población grande de liebres proporcionaría alimento en abundancia a los linces y a sus crías, que en tal caso sobrevivirían en gran número. Una mayor población de linces comería más liebres, lo que reduciría la población de éstas. Con menos presas, menos linces sobrevivirían y se reproducirían, por lo que la población de linces disminuiría poco tiempo después.

¿Se da efectivamente en la Naturaleza este ciclo de población desfasado de depredadores y presas? Se puso de manifiesto un ejemplo clásico de este tipo de ciclo utilizando el ingenioso método de contar todas las pieles de lince del norte de Canadá y de liebre americana adquiridas de los tramperos por la Hudson Bay Company entre 1845 y 1935. La disponibilidad de pieles (que supuestamente refleja el tamaño de las poblaciones) mostró ciclos de población sorprendentes y estrechamente ligados de estos depredadores y sus presas (Fig. E14-1). Por desgracia, muchas variables no controladas pudieron haber influido en la relación entre los linces y las liebres. Uno de los problemas es que a veces las poblaciones de liebres fluctúan incluso sin la presencia de linces, posiblemente porque en ausencia de depredadores las liebres sobrepasan su capacidad de sostenimiento y reducen su abasto de alimento. Además, los linces no se alimentan exclusivamente de liebres, pues comen también diversos mamíferos pequeños. Variables ambientales como los inviernos excepcionalmente crudos, por ejemplo, pudieron haber tenido efectos adversos en ambas poblaciones y producido ciclos similares. Hace poco tiempo, unos investigadores pusieron a prueba con más rigor la relación liebre/depredador cercando zonas de 1 kilómetro cuadrado del norte de Canadá para excluir a los depredadores. La caída de la población de liebres se aminoró tanto con la aportación de alimento como con la exclusión de los depredadores, pero, por mucho, el mayor éxito en la prevención de la caída de la población de liebres se consiguió excluyendo a los depredadores y aportando alimento adicional al mismo tiempo.

A fin de poner a prueba la hipótesis del ciclo de depredador y presa de una manera más controlada aún, los investigadores recurrieron a estudios de laboratorio sobre poblaciones de depredadores pequeños y sus presas. En el estudio que se ilustra en la figura E14-2 participaron una avispa bracónida como depredador y su presa, el gorgojo del frijol. De conformidad con lo previsto, las dos poblaciones presentaron ciclos regulares en los que la población de depredadores aumentaba y disminuía un poco más tarde que la población de presas. Las avispas depositan sus huevecillos en las larvas del gorgojo, las cuales sirven de alimento a las avispas recién nacidas. Una población grande de gorgojo asegura una tasa de supervivencia elevada a las crías de avispa, con lo que la población del depredador crece. Después, bajo la intensa presión por efecto del comportamiento depredador, la población de gorgojo desciende bruscamente y se reduce el tamaño de población de la siguiente generación de avispas. La menor abundancia de depredadores permite entonces que la población de gorgojo aumente con rapidez, y así sucesivamente.

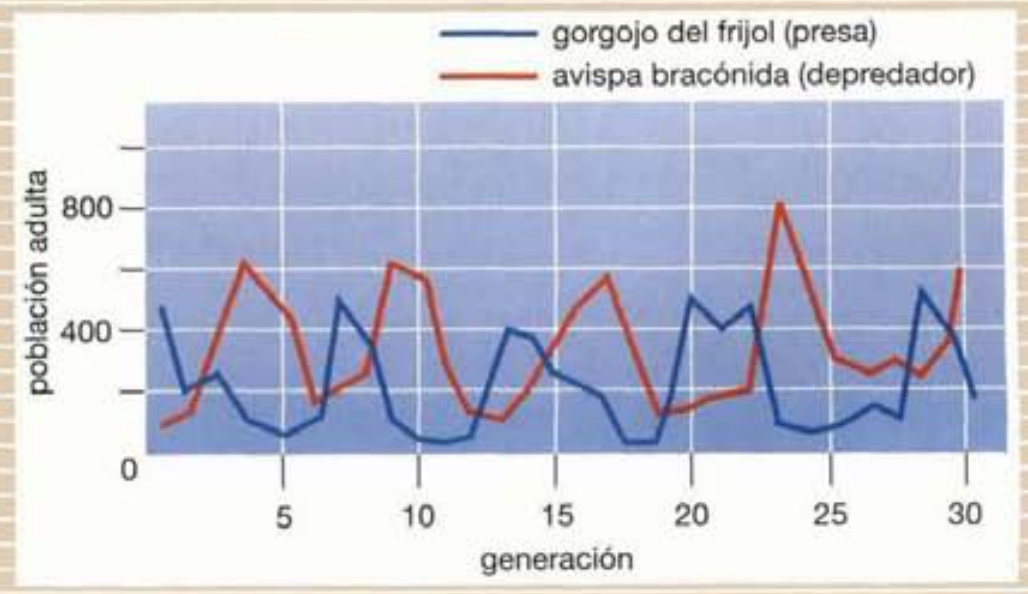


Figura E14-2 Ciclos experimentales de depredadores y presas
Fluctuaciones desfasadas de las poblaciones de laboratorio del gorgojo del frijol y de la avispa bracónida que es su depredador.

Es muy poco probable que se encuentre alguna vez en la Naturaleza un ejemplo tan claro, pero es evidente que este tipo de interacción entre depredador y presa contribuye a las fluctuaciones que se observan en muchas poblaciones naturales.

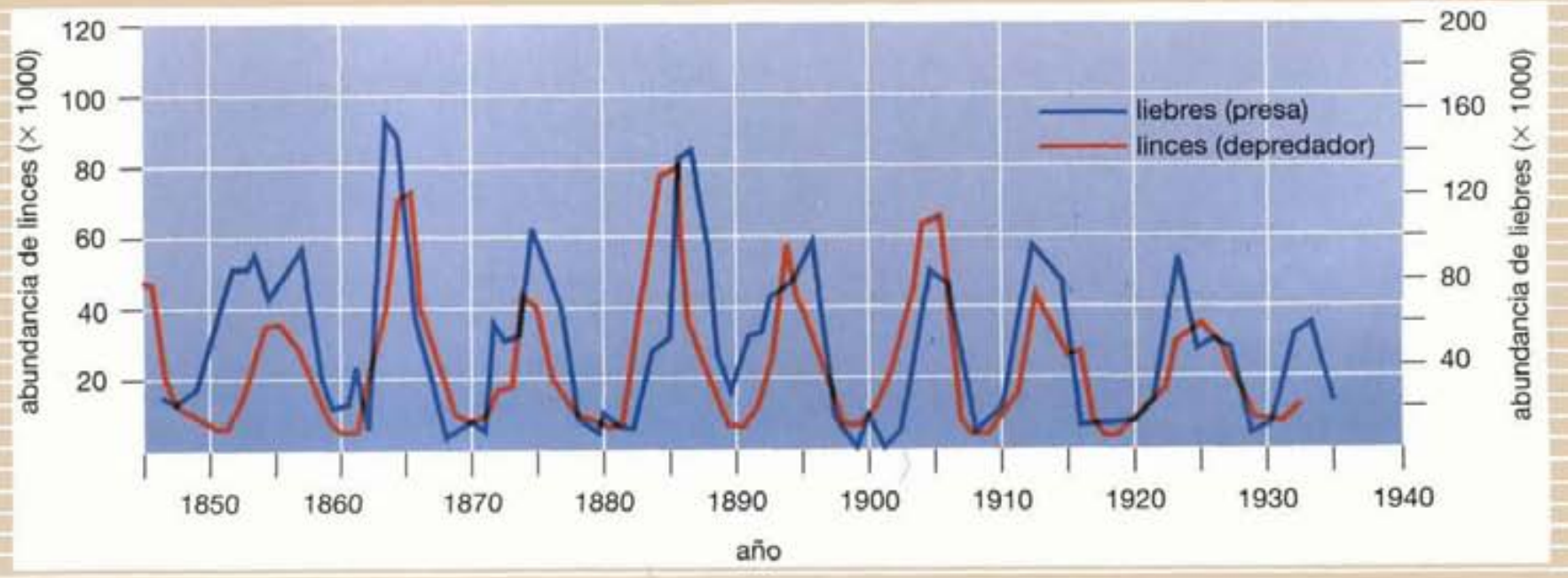


Figura E14-1 Ciclos de población de depredadores y presas
Aquí se han graficado las liebres americanas y los linces que se alimentan de ellas sobre la base del número de pieles recibidas por la Hudson Bay Company.

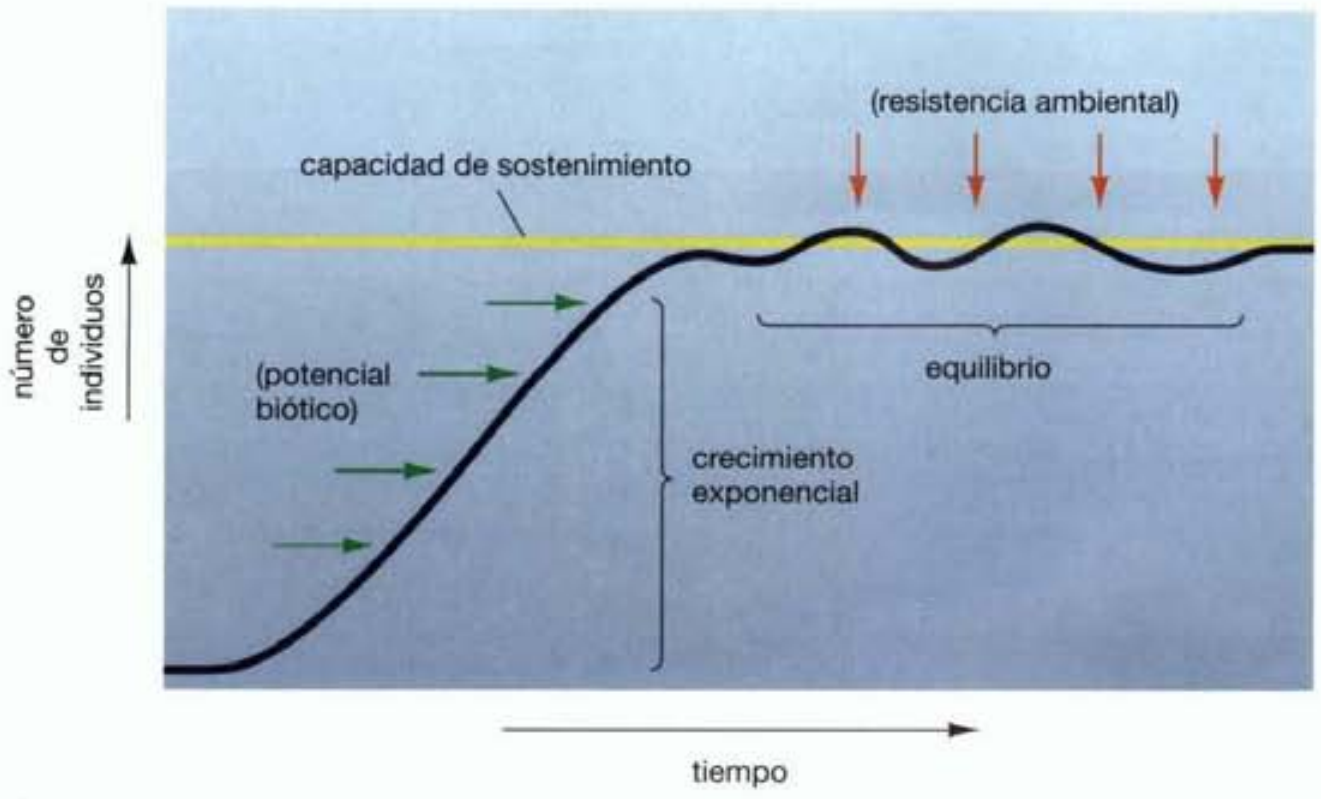


Figura 14-5 Curva S de crecimiento de población La población crece exponencialmente al principio y luego fluctúa en torno a la capacidad de sostenimiento. El potencial biótico impulsa el crecimiento, pero éste se estabiliza debido a la resistencia ambiental.

mero máximo que el medio es capaz de sostener o por debajo de él. El índice de crecimiento disminuye poco a poco y alcanza un estado de equilibrio de largo plazo, fluctuando en torno a un índice de crecimiento de cero. En este equilibrio, el índice de natalidad está compensado por el índice de mortalidad y el tamaño de la población se estabiliza. Este tipo de crecimiento de población, característico de los organismos longevos que colonizan una nueva región, se representa gráficamente como una curva de crecimiento con forma de S, o **curva S** (Fig. 14-5).

Las poblaciones pueden estabilizarse a un nivel igual o inferior a la **capacidad de sostenimiento** del ecosistema. La capacidad de sostenimiento es el tamaño de población máximo que un ecosistema puede sostener por tiempo indefinido y está determinada principalmente por la disponibilidad continua de dos tipos de recursos. El primero de ellos corresponde a los recursos renovables, que se reponen en virtud de procesos naturales y comprenden los nutrimentos, el agua y la luz (la fuente de energía de las plantas). El segundo tipo de recurso es no renovable: el espacio.

Los organismos morirán de hambre si las demandas sobre los recursos renovables son demasiado grandes. Si se exceden las necesidades de espacio, es probable que los animales emigren, pero por lo común lo hacen a zonas menos idóneas donde su índice de mortalidad es más alto. La reproducción disminuye, porque los animales tal vez no encuentren lugares apropiados para procrear o las semillas de las plantas quizá no lleguen a un lugar apropiado para germinar. Si una población sobrepasa su capacidad de sostenimiento, las demandas excesivas sobre los recursos pueden dañar los ecosistemas y reducir *su* capacidad de sostenimiento. El resultado es ya sea una disminución de la población hasta que el ecosistema se recupera, o una reducción permanente de la población. Por ejemplo, el pastoreo excesivo por el ganado en los pastizales secos occidentales de Estados Unidos ha reducido la cubierta de pasto y permitido la proliferación de la artemisa, que el ganado no come. Una vez establecida, la artemisa toma el lugar de los pastos comestibles y reduce la capacidad de sostenimiento de ganado del terreno. Han ocurrido otros casos impresionantes de pastoreo excesivo cuando se han introducido herbívoros, como el reno, por ejemplo, en islas donde no hay depredadores grandes (Fig. 14-6).

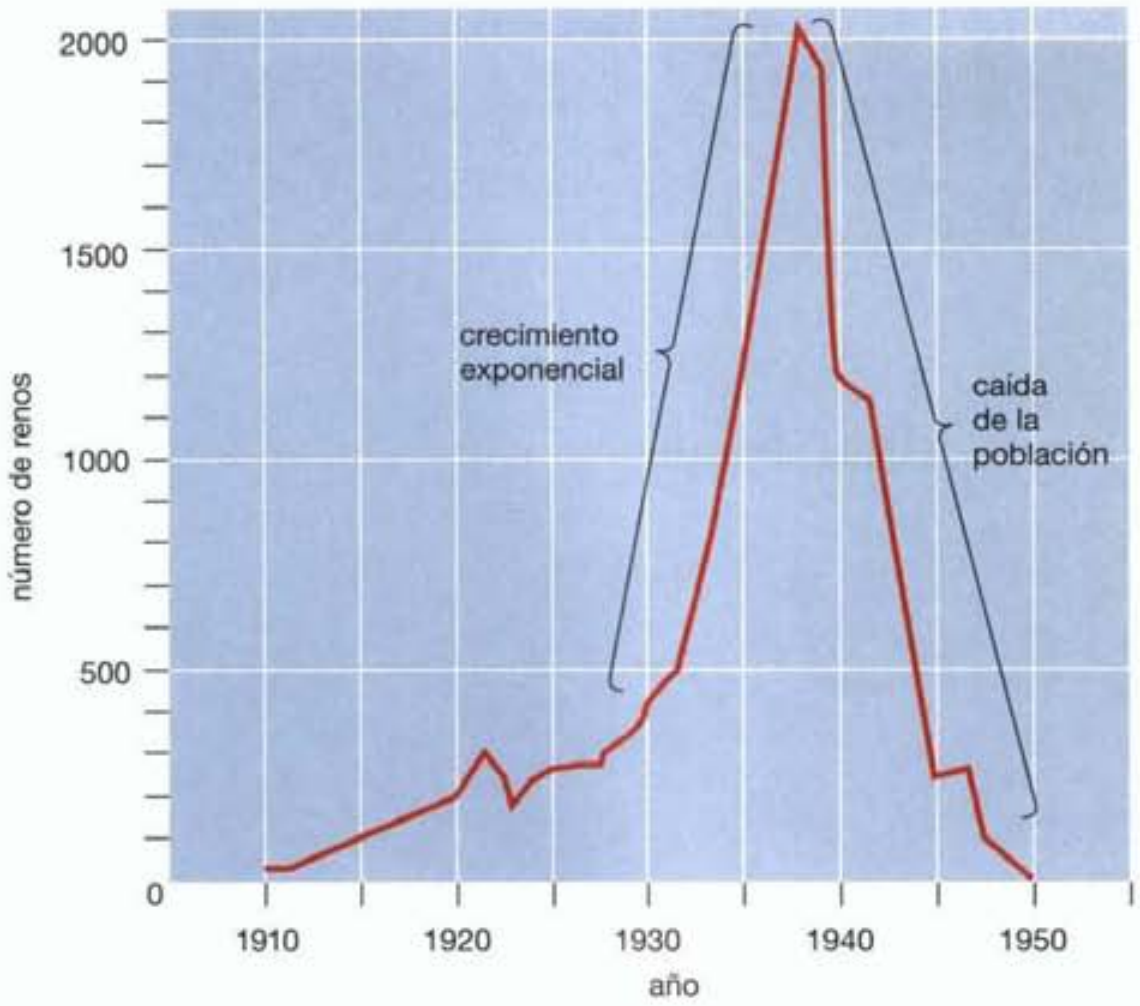
En la Naturaleza, la resistencia ambiental mantiene las poblaciones a la capacidad de sostenimiento de su ambiente o por debajo de ella. Los factores como la resistencia ambiental se clasifican en dos categorías amplias: (1) los factores **independientes de la densidad** limitan el tamaño de población cualquiera que sea la densidad de población (número de individuos por unidad de área); (2) los factores **dependientes de la densidad** son más eficaces a medida que la densidad de población aumenta. En las secciones siguientes examinaremos con más detenimiento estos factores y el modo como regulan el crecimiento de las poblaciones.

Los factores independientes de la densidad limitan las poblaciones cualquiera que sea su densidad

Los sucesos naturales, como los huracanes, sequías, inundaciones e incendios, tienen efectos profundos sobre las poblaciones locales; estos efectos son independientes de la densidad de población. Quizá el factor independiente de la densidad más importante es el clima. Por ejemplo, el tamaño de muchas poblaciones de insectos y de plantas anuales está limitado por el número de individuos que nacen antes de la primera helada fuerte. Por lo regular, las poblaciones de este tipo no alcanzan su capacidad de sostenimiento porque los factores independientes de la densidad intervienen antes de que ello ocurra. El clima es el generador principal de los ciclos de población de auge y decadencia antes descritos.

Los organismos que viven durante varios años han perfeccionado diversos mecanismos que compensan los cambios meteorológicos estacionales, para de esta manera burlar esta forma de regulación de la población independiente de la densidad. Por ejemplo, muchos mamíferos desarrollan gruesas pieles y almacenan grasa para el invierno. Otros animales, entre ellos muchas aves, emigran a grandes distancias para encontrar alimento y un clima hospitalario. Las plantas consiguen sobrevivir a los rigores del invierno entrando en un periodo de latencia, perdiendo sus hojas y reduciendo drásticamente sus actividades metabólicas.

También las actividades humanas limitan el crecimiento de las poblaciones naturales de formas que son independientes de la densidad de población. Los plaguicidas y contaminantes provocan formidables reducciones de las poblaciones naturales.



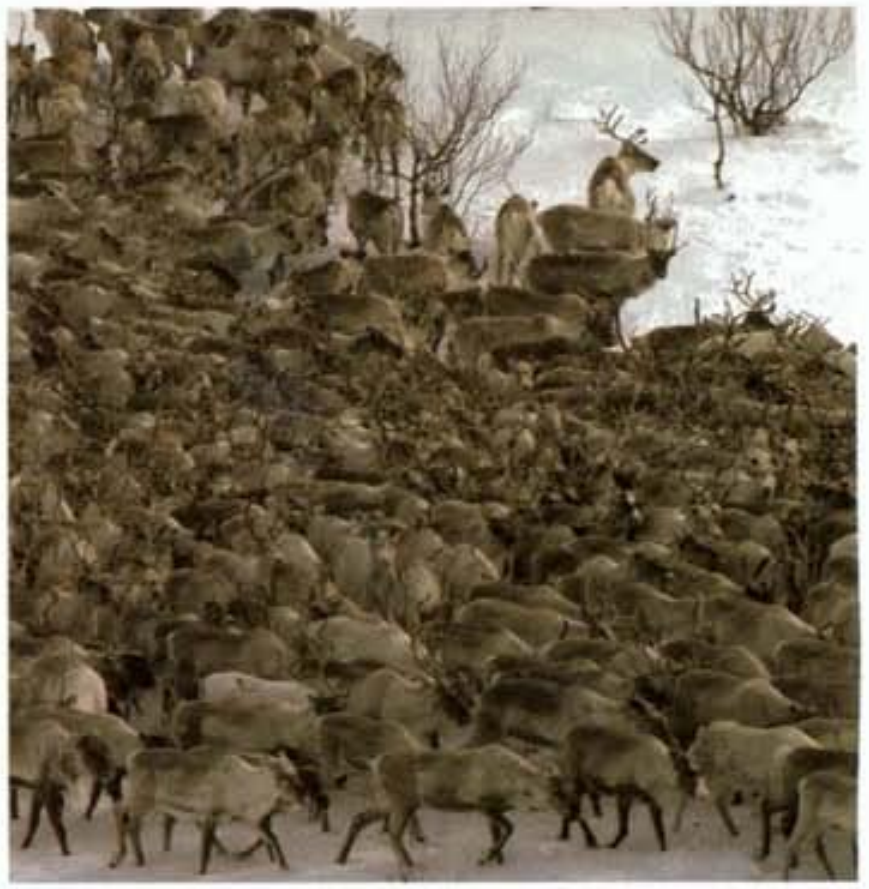


Figura 14-6 Efectos de exceder la capacidad de sostenimiento
Exceder la capacidad de sostenimiento puede dañar el ecosistema y reducir su capacidad para brindar sustento a la población. En 1911 se introdujeron 25 renos en una de las islas Pribilof (St. Paul) del mar de Bering, cerca de Alaska. El alimento era abundante y los renos no encontraron depredadores en la isla. La manada creció exponencialmente (adviértase la forma de J inicial) hasta llegar a 2000 renos en 1938. En este punto, la pequeña isla sufría de pastoreo excesivo, el alimento escaseaba y la población disminuyó espectacularmente. Ya para 1950, sólo quedaban ocho renos con vida.

Antes de 1972, en que se prohibió en Estados Unidos el plaguicida DDT, éste había reducido radicalmente las poblaciones de aves depredadoras, como águilas, quebrantahuesos y pelícanos. La destrucción de hábitats provocada por la construcción de fincas agrícolas, carreteras y complejos habitacionales, ha eliminado en su mayoría las poblaciones grandes de perros de las praderas y puesto a diversas especies, como el cóndor americano y (en China) el panda gigante, al borde de la extinción.

La eficacia de los factores dependientes de la densidad aumenta a medida que la densidad de población crece

En el caso de las especies longevas, por mucho los elementos más importantes de resistencia ambiental son factores dependientes de la densidad. Debido a que su eficacia aumenta a medida que la densidad de población crece, los factores dependientes de la densidad ejercen un efecto de retroalimentación negativa en el tamaño de las poblaciones. Cuanto más crece una población, tantos más cambios se desencadenan que contrarrestan este crecimiento. Los factores dependientes de la densidad incluyen las interacciones con la comunidad, como el comportamiento depredatorio y el parasitismo y también la competencia dentro de la especie o con miembros de otras especies. Estos factores se analizan a continuación y en el capítulo 15.

Los depredadores y los parásitos ejercen controles dependientes de la densidad sobre las poblaciones

Tanto en el *comportamiento depredatorio* como en el *parasitismo,* un organismo se alimenta de otro y lo daña al hacerlo. La relación se denomina conducta depredatoria cuando un organismo (el **depredador**) mata a otro (su **presa**, que suele ser un organismo más pequeño) para comérselo. Hay parasitismo cuando un organismo (el **parásito**) vive en otro (su **huésped**; habitualmente un organismo mucho más grande) y se alimenta del cuerpo del huésped sin matarlo, al menos no de inmediato. En tanto que los depredadores deben matar a su presa para alimentarse, a los parásitos les conviene que su huésped continúe vivo.

Son ejemplos de conducta depredatoria los lobos que colaboran para matar un alce (Fig. 14-7), los ratones que mordisquean bellotas o pupas de lagarta y la drosera que digiere un insecto (como se describe en el capítulo 10). La conducta depredatoria se transforma en un factor cada vez más importante de regulación de poblaciones a medida que las poblaciones de presas aumentan, simplemente porque, cuanto más abundante es la presa, con más frecuencia la encuentran los depredadores. Muchos depredadores se alimentan de diversas presas, dando preferencia a las más abundantes y fáciles de encontrar. Los coyotes devorarán probablemente más ratones cuando la población de éstos es grande, pero optarán por comer más ardillas terrestres a medida que la población de ratones disminuya, lo cual, por cierto, permite que la población de ratones se recupere.

Los depredadores también ejercen efectos dependientes de la densidad al aumentar en número, a medida que crece la población de sus presas. Por ejemplo, los depredadores que consumen lemmings en gran cantidad, como la zorra del Ártico y el búho nival, regulan el número de sus crías en función de la abundancia de lemmings. El búho nival llega a tener hasta 13 polluelos cuando los lemmings abundan, pero no se re-

Figura 14-7 Los depredadores ayudan a regular las poblaciones de sus presas
Estos lobos grises, cazando en manada, atraparon un alce que probablemente había sido debilitado por la vejez o los parásitos.

produce en los años en que los lemmings escasean. En ciertos casos, un incremento en el número de depredadores podría provocar una reducción brusca de la población de la presa. Este comportamiento da por resultado **ciclos de población** desfasados, tanto de depredadores como de presas (véase la sección "Investigación científica: Ciclos de las poblaciones de presas y depredadores").

Algunos depredadores se alimentan principalmente de presas que se han vuelto vulnerables porque sus poblaciones han excedido su capacidad de sostenimiento. Estas presas pueden estar debilitadas por falta de alimento o hallarse expuestas debido a la carencia de abrigo adecuado. En tales casos, la actividad depredatoria mantiene las poblaciones de presas cercanas a una densidad sostenible con los recursos del ecosistema. En otros casos, los depredadores mantienen sus presas muy por debajo de la capacidad de sostenimiento. Un ejemplo espectacular de este fenómeno es el nopal de tuna, oriundo de América Latina e introducido en Australia. Por falta de depredadores naturales, el nopal se propagó de forma incontrolable y destruyó millones de hectáreas de pastizales y praderas valiosas. Finalmente, en la década de 1920 se importó de Argentina una palomilla del nopal (depredadora de su fruto, la tuna) y se dejó en libertad para que se alimentara de los cactos. En unos pocos años los nopales quedaron prácticamente eliminados. Hoy en día la palomilla continúa manteniendo su presa en densidades de población muy reducidas, muy por debajo de la capacidad de sostenimiento del ecosistema.

En contraste con los depredadores, los parásitos se alimentan de organismos más grandes sin matarlos de inmediato o directamente. Son ejemplos de parásitos todos los organismos que producen enfermedades, como ciertas bacterias (las que causan la enfermedad de Lyme, por ejemplo), hongos, lombrices intestinales, garrapatas y protistas como el parásito de la malaria. Los insectos (como la palomilla lagarta) que se alimentan de plantas sin matarlas también son parásitos. El parasitismo depende de la densidad. En su mayoría, los parásitos tienen una motilidad limitada y se propagan más fácilmente de huésped a huésped cuando la densidad de población del huésped es grande. Por ejemplo, las enfermedades de las plantas se propagan sin dificultad en grandes terrenos cultivados densamente, y las enfermedades infantiles se propagan con rapidez en las escuelas y guarderías infantiles. Los parásitos influyen en el tamaño de las poblaciones porque debilitan a sus huéspedes y los hacen más propensos a morir por otras causas. Aunque la muerte del huésped no es provechosa para los parásitos, puede ocurrir, no obstante, que sus actividades maten al huésped. Por ejemplo, la malaria infecta a cerca de 600 millones de personas cada año y mata aproximadamente a dos millones en el mismo lapso. La infección por parásitos favorece la muerte por depredación porque debilita a los organismos huésped y los hace más vulnerables a los depredadores.

Tanto los depredadores como los parásitos pueden tener efectos benéficos en la población de presas en conjunto. Los depredadores, los parásitos y sus presas evolucionan juntos: *coevolucionan.* Los parásitos y los depredadores tienden a destruir las presas menos aptas y a permitir la reproducción de las presas mejor adaptadas. El resultado de esto es un equilibrio en el que se regula, pero no se elimina, la población de presas. El equilibrio de población de los ecosistemas se destruye cuando se introducen depredadores o parásitos en regiones donde éstos no evolucionaron, y donde las especies de presas locales no han tenido oportunidad de crear defensas contra ellos por selección natural. Un ejemplo de esto es el nopal de tuna en Australia, que ya hemos mencionado (este tema se estudiará más a fondo en el capítulo 15). El virus de la viruela, transportado sin querer por los viajeros europeos, causó estragos en la población nativa de Hawai, entre los aborígenes de Argentina y de Australia. Las ratas, serpientes y mangostas que se introdujeron en Hawaii han exterminado muchas de las poblaciones de aves nativas del archipiélago.

La competencia por los recursos contribuye a regular las poblaciones

Los recursos que determinan la capacidad de sostenimiento (espacio, nutrimentos, agua, luz) suelen ser limitados en relación con la demanda. En otras palabras, puede ser que no ha-

ya los recursos suficientes para sostener a todos los organismos que se producen. Además, su uso por parte de un individuo limita su disponibilidad para otros. La **competencia**, definida como la interacción entre individuos que intentan utilizar un recurso limitado, restringe el tamaño de población de un modo dependiente de la densidad. Existen dos formas principales de competencia: (1) la **competencia interespecífica** (entre individuos de especies diferentes; se describe más a fondo en el capítulo 15) y (2) la **competencia intraespecífica** (entre individuos de la misma especie). Debido a que las necesidades de los miembros de una misma especie, en términos de agua y nutrimentos, abrigo, lugares para reproducirse, luz y otros recursos son casi idénticos, la competencia intraespecífica es más intensa que la competencia interespecífica.

Los organismos han perfeccionado varias formas de hacer frente a la competencia intraespecífica. Algunos de ellos, como la mayor parte de las plantas y muchos insectos, practican la **competencia por invasión**, una especie de batalla campal por los recursos como trofeo. Por ejemplo, cuando una planta dispersa sus semillas en una área pequeña, es posible que cientos de ellas germinen. Sin embargo, a medida que crecen, las plantas más grandes comienzan a dar sombra a las más pequeñas; las que tienen los sistemas de raíces más extensos absorben la mayor parte del agua y los individuos más débiles terminan por marchitarse y morir.

Muchos animales (e incluso algunas plantas) han perfeccionado la **competencia por concurso**, en la que se utilizan interacciones sociales o químicas para limitar el acceso a recursos importantes (véase también el capítulo 13). Las especies territoriales —como los lobos, muchos peces, los conejos y las aves canoras— defienden un área que contiene recursos importantes, como alimento o lugares para anidar, por ejemplo. Cuando la población comienza a exceder los recursos disponibles, sólo los individuos mejor adaptados consiguen defender los territorios que necesitan. Los que carecen de territorio probablemente no se reproducirán y son presas fáciles.

A medida que las densidades de población aumentan y la competencia se intensifica, ciertos animales reaccionan emigrando: abandonan en gran número sus hogares para colonizar nuevas regiones y muchos de ellos, algunas veces la mayoría, mueren en el trayecto. Los movimientos en masa de los lemmings, que en algunos casos terminan en marchas hacia el mar, son al parecer una respuesta al hacinamiento. Los enjambres de langostas en migración asolan el continente africano, pues acaban con toda la vegetación a su paso (Fig. 14-8).

Figura 14-8 Emigración
En respuesta a la sobrepoblación y a la falta de alimento, las langostas emigran en enjambres y devoran toda la vegetación a su paso.

El tamaño de una población es el resultado de interacciones complejas entre formas de resistencia ambiental tanto dependientes como independientes de la densidad. Por ejemplo, un pinar debilitado por la sequía (un factor independiente de la densidad) puede ser más fácilmente víctima del escarabajo de la corteza del pino (un parásito dependiente de la densidad). Análogamente, un caribú debilitado por los parásitos (dependientes de la densidad) tiene más probabilidades de morir durante un invierno excepcionalmente frío (un factor independiente de la densidad).

3 ¿Cómo se distribuyen las poblaciones en el espacio y en el tiempo?

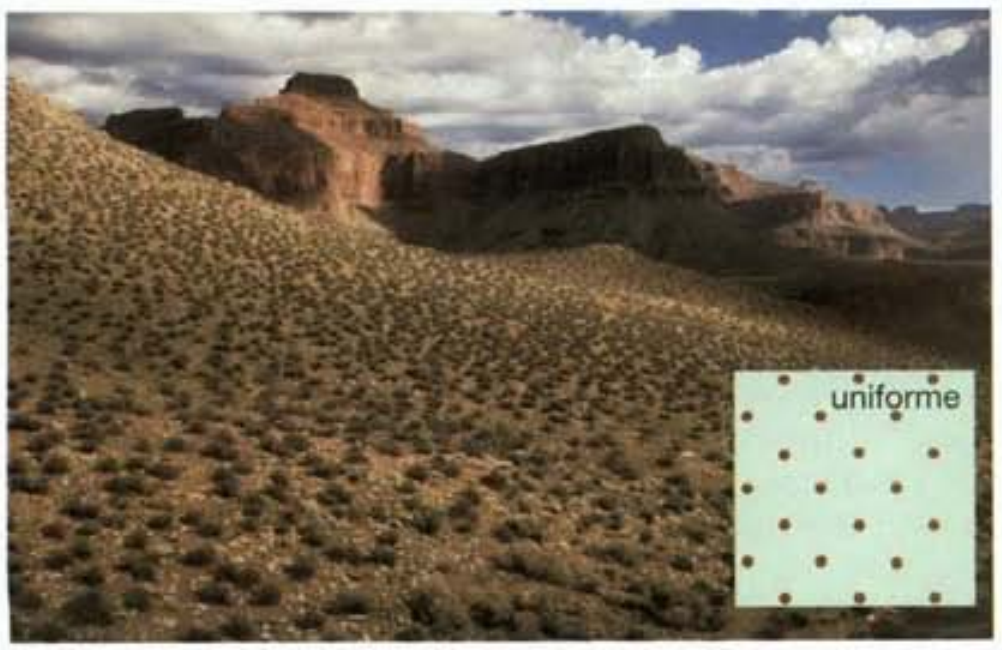
Las poblaciones presentan diferentes distribuciones espaciales

Los organismos pueden vivir en rebaños, manadas o parejas, o como individuos solitarios, o bien pueden agruparse en torno a recursos tales como los abrevaderos. La modalidad espacial de dispersión de los miembros de una población en un área determinada es la *distribución* de esa población. La distribución puede variar con el tiempo; por ejemplo, cuando cambia con la temporada de apareamiento. Los ecologistas reconocen tres tipos principales de distribución espacial: *agrupada, uniforme* y *aleatoria* (Fig. 14-9).

Hay muchas poblaciones cuyos miembros viven en grupos y cuya **distribución** puede describirse como **agrupada** (Fig. 14-9a). Algunos ejemplos son los agrupamientos familiares o sociales, como las manadas de elefantes, lobos o leones, las parvadas de aves y los cardúmenes de peces. ¿Qué ventajas ofrece la agrupación? Las parvadas cuentan con muchos ojos capaces de buscar alimento localizado, como un árbol lleno de fruto o un lago con peces, por ejemplo. Los peces en cardúmenes y las aves en parvadas crean confusión en los depredadores simplemente en virtud de su número. Algunas especies forman grupos temporales para aparearse y cuidar de sus crías. Otras poblaciones vegetales o animales se agrupan, no por razones sociales, sino porque los recursos están localizados. Los álamos americanos, por ejemplo, se agrupan a lo largo de los arroyos y ríos de las praderas.

Los organismos con una **distribución uniforme** conservan una distancia relativamente constante entre individuos. Este tipo de distribución es más común entre los animales que defienden territorios y presentan comportamientos territoriales destinados a proteger recursos escasos. Las iguanas macho de las Galápagos establecen territorios de cría regularmente espaciados. También es frecuente encontrar las aves ribereñas en nidos espaciados uniformemente, apenas fuera del alcance unos de otros. Otras especies territoriales, como el cárabo, se aparean de por vida y ocupan de forma permanente territorios bien definidos y espaciados de modo relativamente uniforme. (En el caso de los animales que permanecen juntos para criar a sus pequeños, el espacio de separación suele referirse a las parejas, no a los individuos.) Ciertas plantas, como la salvia, por ejemplo, depositan en el suelo a su alre-

(a)



(b)

(c)

Figura 14-9 Distribuciones de población
(a) Agrupada: una reunión de orugas. ***(b)*** Uniforme: arbustos de gobernadora en el desierto. ***(c)*** Aleatoria: árboles y plantas en una selva tropical.

dedor sustancias químicas que inhiben la germinación de otras plantas y, de esta manera, se distribuyen con una separación relativamente uniforme (Fig. 14-9b). Una distribución uniforme contribuye a asegurar la disponibilidad de recursos adecuados para cada individuo.

Los organismos con una **distribución aleatoria** son relativamente poco frecuentes. Estos individuos no forman grupos sociales. Los recursos que necesitan están disponibles más o menos por igual en toda la región que habitan, cuyos recursos no son lo suficientemente escasos para ameritar la separación territorial. Los árboles y otras plantas de las selvas tropicales tienen una distribución aproximadamente aleatoria (Fig. 14-9c). Probablemente ninguna especie vertebrada mantiene una distribución aleatoria durante todo el año porque todas deben reproducirse y este comportamiento hace inevitable la interacción social.

Las poblaciones presentan tres modalidades básicas de supervivencia

El comportamiento de las poblaciones también puede considerarse desde una perspectiva temporal, además de espacial. A lo largo del tiempo, las poblaciones presentan modalidades características de fallecimiento o, en términos más optimistas, de supervivencia. Estas modalidades, llamadas **curvas de supervivencia**, se ponen de manifiesto cuando se grafica el número de individuos de cada edad contra la edad correspondiente. En la figura 14-10 se muestran tres tipos de curva de supervivencia, que pueden describirse como de "pérdida tardía", "pérdida constante" y "pérdida temprana", según la parte del ciclo vital en la que ocurre el mayor número de fallecimientos.

Las poblaciones con pérdida tardía producen curvas de supervivencia de forma convexa. Estas poblaciones tienen índices de mortalidad infantil relativamente bajos, y la mayoría de los individuos sobrevive hasta una edad avanzada. Las curvas de supervivencia de pérdida tardía son características de los seres humanos y de muchos otros animales grandes y longevos, como el carnero de Dall. Estas especies tienen relativamente pocas crías, de cuya protección se encargan sus progenitores.

Las poblaciones con curvas de supervivencia de pérdida constante tienen un índice de mortalidad relativamente constante; sus gráficas de supervivencia dan líneas más o menos rectas. En estas poblaciones, los individuos tienen la misma probabilidad de morir en cualquier momento de su vida. Este fenómeno se observa en el petirrojo americano, en la gaviota y en las poblaciones de laboratorio de organismos que se reproducen asexualmente, como las hidras y las bacterias.

La supervivencia con pérdida temprana genera una curva *cóncava*, y es característica de los organismos que tienen un gran número de crías. Estas crías reciben poca atención de sus progenitores, que las dejan en gran medida libradas a su suerte. El índice de mortalidad es inicialmente muy elevado entre las crías, pero las que alcanzan la edad adulta tienen buenas posibilidades de sobrevivir hasta una edad avanzada. Casi todos los invertebrados, casi todas las plantas, y muchos peces, presentan este tipo de curvas de supervivencia de pérdida temprana. En algunas poblaciones de ciervo de cola negra, el 75% de la población muere en el transcurso del primer décimo de su vida media, por lo que también esta población de mamíferos tiene una curva de supervivencia de pérdida temprana.

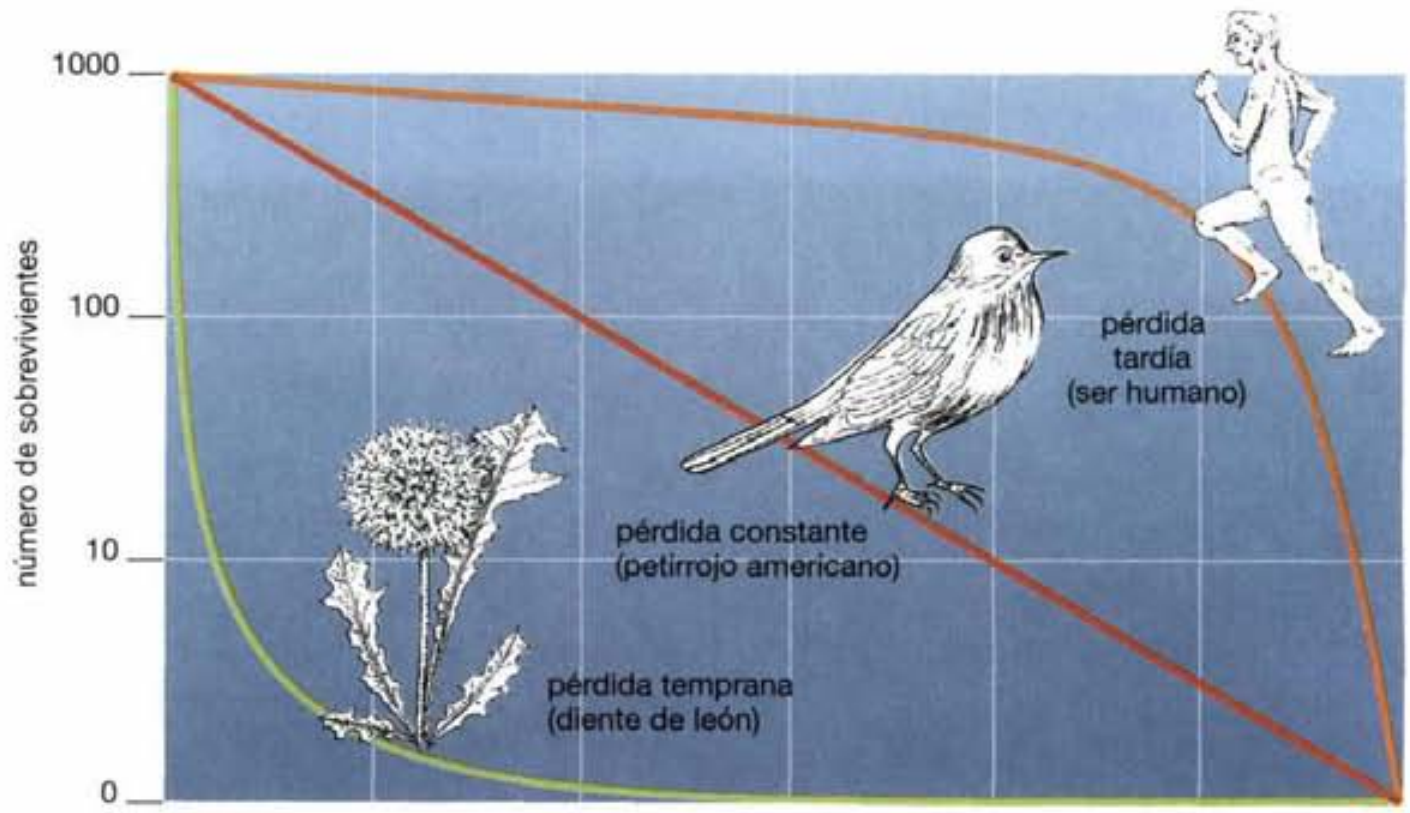


Figura 14-10 Curvas de supervivencia
Se muestran tres tipos de curvas de supervivencia. En virtud de las grandes diferencias de tiempo de vida de estos organismos, a fin de compararlos en la misma gráfica se utilizan los porcentajes de sobrevivientes en lugar de las edades.

4 ¿Cómo está cambiando la población humana?

La población humana crece exponencialmente

Compárese la gráfica de crecimiento de la población humana de la figura 14-11 con las curvas de crecimiento exponencial de la figura 14-1. Los intervalos de tiempo son diferentes, pero ambas tienen la forma de J que es característica del crecimiento exponencial. Se necesitaron más de un millón de años para que la población humana alcanzase la cifra de mil millones, pero los segundos mil millones se sumaron en sólo 100 años, los terceros mil millones en 30 años, los cuartos mil millones en 15 años y los quintos mil millones en 12 años. En el año 1750, la población humana era de 750 millones; se duplicó en 150 años y alcanzó la cifra de 1600 millones en 1900. En cambio, la población de 3500 millones de 1965 se duplicará hasta alcanzar los 7000 millones en menos de 50 años. La población mundial (teniendo en cuenta los fallecimientos) crece actualmente a razón de aproximadamente 1.4% (82 millones)

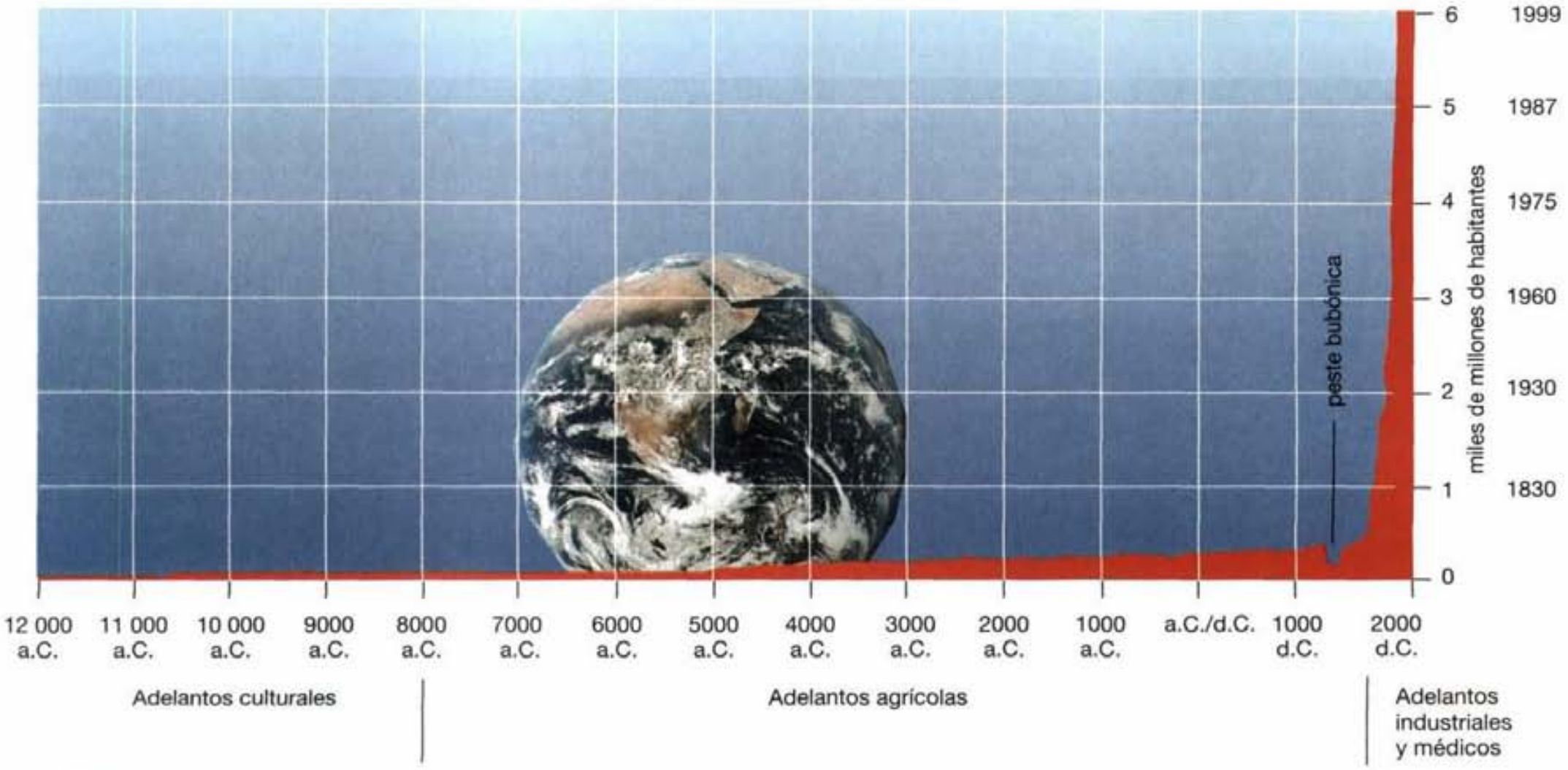


Figura 14-11 Crecimiento de la población humana
Desde la Edad de Piedra hasta nuestros días, la población humana ha presentado un crecimiento exponencial continuo. Adviértase la baja en el siglo XIV debida a la peste bubónica. Obsérvense también los intervalos de tiempo constantemente decrecientes en los que se agregan más de miles de millones. (Fotografía) La Tierra es una isla de vida en un océano de vacío; su espacio y sus recursos son limitados.

anualmente: más de 224 000 personas más cada día, ¡casi 1.6 millones cada semana! ¿Por qué la resistencia ambiental no ha detenido nuestro crecimiento exponencial? ¿Cuál es la capacidad de sostenimiento de seres humanos del planeta?

Al igual que todas las poblaciones, los seres humanos hemos encontrado resistencia ambiental; pero, a diferencia de las demás, hemos respondido a esta resistencia ideando formas de vencerla. En consecuencia, la población humana ha crecido exponencialmente durante un lapso sin precedentes. Para dar cabida a nuestro creciente número hemos alterado la faz del planeta. El crecimiento de la población humana ha sido estimulado por una serie de "revoluciones" que conquistaron diversos aspectos de la resistencia ambiental y aumentaron la capacidad de sostenimiento de personas de la Tierra.

Los adelantos tecnológicos han incrementado la capacidad de sostenimiento de seres humanos en la Tierra

Los pueblos primitivos generaron una *revolución cultural* cuando descubrieron el fuego, inventaron herramientas y armas, construyeron refugios e idearon ropa protectora. Las herramientas y armas aumentaron la eficacia de la caza y el abasto de alimento; los refugios y la ropa expandieron las regiones habitables del planeta.

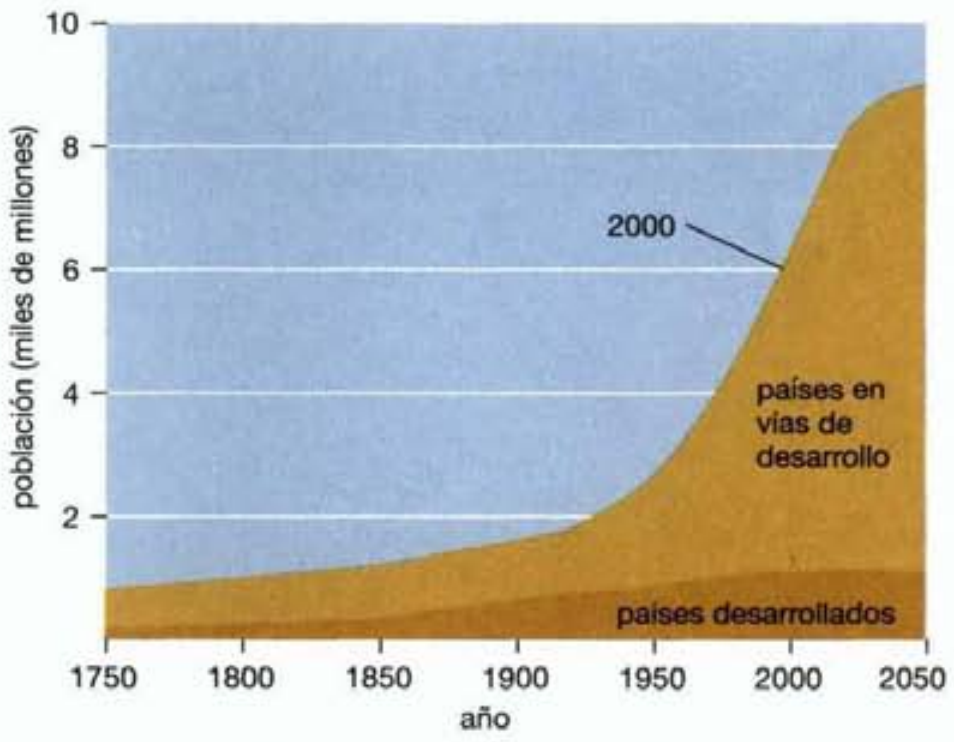
Los cultivos y los animales domesticados tomaron el lugar de la caza y la recolección alrededor del 8000 a.C. Esta *revolución agrícola* permitió a la gente disponer de un abasto de alimento mayor y más confiable y aumentó aún más la capacidad de sostenimiento de seres humanos de la Tierra. La mayor disponibilidad de alimento dio por resultado un tiempo de vida más largo y más años de maternidad, pero un elevado índice de mortalidad por enfermedades restringía todavía a la población.

El crecimiento de la población humana prosiguió con lentitud durante miles de años, hasta que se inició la *revolución industrial y médica* en Inglaterra a mediados del siglo XVIII, la cual se propagó al resto de Europa y América del Norte en el siglo XIX. Los adelantos en medicina hicieron disminuir espectacularmente el índice de mortalidad al reducir la resistencia ambiental por las enfermedades. Entre estos adelantos está el descubrimiento de las bacterias y de su papel en las infecciones, el cual dio origen a la lucha contra las enfermedades bacterianas mediante mejores prácticas sanitarias y el uso de antibióticos. Otro adelanto fue el descubrimiento de los virus, a partir del cual se perfeccionaron vacunas para enfermedades como la viruela. La revolución prosigue hoy en día con las investigaciones sobre vacunas contra enfermedades mortales como el paludismo y el SIDA, con el mejoramiento de procedimientos médicos refinados, como las operaciones de revascularización coronaria y los trasplantes de órganos, y con la creación de nuevos procedimientos para alargar la vida humana.

En los países desarrollados, como los de Europa Oriental, la revolución industrial y médica dio por resultado un crecimiento inicial de la población debido a la disminución de los índices de mortalidad. Esta disminución es atribuible a muchos factores, entre ellos una mejor educación, mayor disponibilidad de anticonceptivos, un cambio hacia una vida principalmente urbana y más opciones profesionales para la mujer. En los países desarrollados, en promedio, las poblaciones son ya más o menos estables.

En los países en vías de desarrollo, como en gran parte de América Central y del Sur, Asia y África (especialmente antes de la epidemia de SIDA), los adelantos en medicina han reducido los índices de mortalidad y alargado el tiempo de vida, pero los índices de natalidad siguen siendo altos. Estos países no han experimentado el enriquecimiento que ha sido causa, en parte, de la disminución del índice de natalidad en los países desarrollados. En las naciones en vías de desarrollo, a veces los hijos son el único sostén de los padres ancianos. En las sociedades agrícolas, los hijos son una fuente importante de mano de obra. En muchos casos las tradiciones sociales otorgan prestigio a los hombres que engendran y a las mujeres que tienen muchos hijos. En Nigeria, el país más poblado de África, muchos hombres rechazan toda forma de control de la natalidad, numerosas mujeres desean tener familias grandes, y la mujer promedio tiene seis hijos. Nigeria padece ya la pérdida de sus bosques, la extensión de sus desiertos, erosión del suelo y contaminación del agua. Con casi la mitad (44%) de su población de 124 millones por debajo de los 15 años de edad, es indudable que el crecimiento demográfico continuará. Aunque la mayoría de las naciones africanas han llegado a la conclusión de que sus índices de crecimiento son demasiado altos e intentan reducirlos, las tradiciones sociales y la falta de educación y de acceso a los anticonceptivos dificultan los avances en materia de regulación del crecimiento demográfico.

De los más de 6000 millones de habitantes con que hoy en día cuenta la Tierra, cerca de 5000 millones residen en países en vías de desarrollo. La Organización de las Naciones Unidas predice que para el año 2050 habrá casi 9000 millones de habitantes, 8000 millones de los cuales estarán en los países en vías de desarrollo.

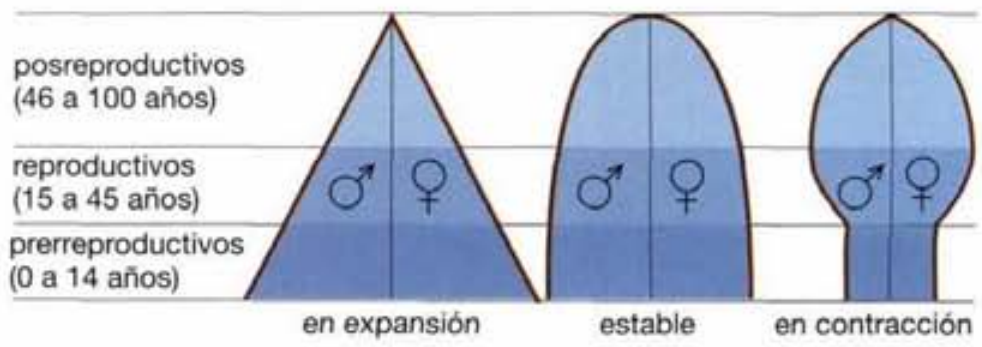


Modificado de *Population Reference Bureau: 1999 World Population Data Sheet.*

Las posibilidades de que la población se estabilice —*crecimiento demográfico cero*— en un futuro cercano son nulas. En África, el SIDA ha infectado a 25 millones de personas y ha cobrado un enorme número de vidas humanas, pero la Organización de las Naciones Unidas predice que África aportará 34% del crecimiento demográfico de los países en vías de desarrollo hasta el año 2050. Es fácil comprender el porqué de esto, si se examinan las estructuras de edad de los países en vías de desarrollo y se comparan con los países cuya población es estable, como se describe a continuación.

La estructura de edades de una población predice su crecimiento futuro

La **estructura de edades** de una población es la distribución de varones y mujeres de diferentes grupos de edad, que se representan gráficamente en un diagrama de estructura de edades. El eje vertical en un diagrama de estructura de edades muestra la edad de las personas en años, en tanto que el eje horizontal muestra el número de individuos de cada grupo de edades, graficando los varones y las mujeres en direcciones opuestas respecto a un punto central. Todos los diagramas de estructura de edades se elevan hasta un máximo en la parte superior, porque son pocas las personas que pasan de los 90 años. La forma del resto del diagrama, en cambio, muestra de un vistazo si la población se expande, es estable o disminuye. La forma está determinada por las cifras relativas de adultos en edad de reproducirse (de los 15 a los 45 años) y sus hijos (de 0 a 14 años). Si los adultos en edad de reproducirse tienen sólo los hijos suficientes para reponerse a sí mismos, se dice que la población tiene una **fertilidad de nivel de reposición (RLF**, por sus siglas en inglés). El diagrama de estructura de edades de una población de este tipo tendrá lados relativamente rectos. Si los hijos pertenecientes a las diversas clases de edades exceden en número a los adultos en edad de reproducirse, la población presenta una fertilidad superior a la RLF y, en consecuencia, se expande. Estas poblaciones en expansión tienen forma piramidal. En las poblaciones que disminuyen, hay menos hijos que adultos en edad de reproducirse, y el diagrama de estructura de edades se estrecha en la base.



La figura 14-12 muestra las estructuras de edad promedio de las poblaciones de los países desarrollados y en vías de desarrollo. Los límites más externos representan la estructura de población proyectada para el año 2025; las interiores corresponden a valores reales de 1995. Cada gráfica se ha dividido

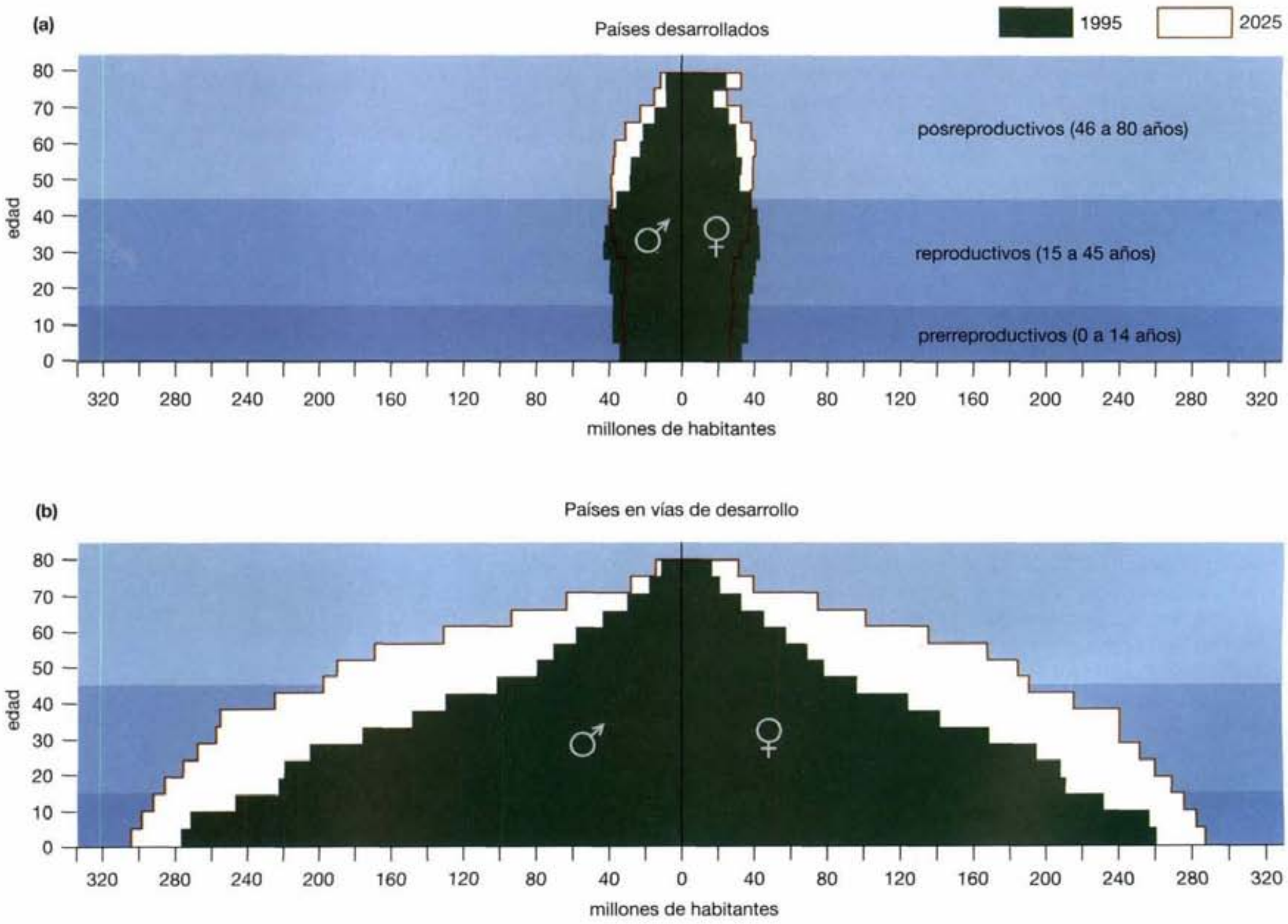


Figura 14-12 Comparación de estructuras de edades
(a) Países desarrollados y ***(b)*** países en vías de desarrollo. Compárense éstas con los diagramas estilizados que se muestran en el texto. Las líneas exteriores son proyecciones para el año 2025.

en tres partes para mostrar los individuos prerreproductivos (de 0 a 14 años), reproductivos (de 15 a 45 años) y posreproductivos (46 años o más). En el año 2000 los países en vías de desarrollo (de Asia, África, la India y América del Sur y Central) tuvieron un *aumento natural* anual promedio (crecimiento demográfico basado en la diferencia entre los nacimientos y los fallecimientos; esto no incluye la migración) de 1.7% y un tiempo de duplicación de 42 años. En cambio, los países desarrollados (de América del Norte, Europa, Australia, Japón y Nueva Zelanda) presentaron un aumento natural anual promedio de 0.1% y un tiempo de duplicación de 809 años. En los países desarrollados, las proyecciones para el año 2025 son sólo ligeramente mayores que los niveles actuales (véase la figura 14-12a). Debido a que la inmensa mayoría de la gente vive en los países en vías de desarrollo, el tiempo de duplicación de la población mundial en conjunto es actualmente de 51 años.

En Europa, la fertilidad media es de 1.4 —muy por debajo de la RLF— y gran parte de Europa Oriental experimenta hoy en día una leve disminución de su población, porque las malas condiciones económicas inducen a las mujeres a retardar la maternidad o a renunciar a ella. Esto plantea inquietudes de tipo económico acerca de la disponibilidad de futuros trabajadores y contribuyentes para sostener al creciente porcentaje de personas mayores. Japón, un país del tamaño del estado de Montana, tiene 127 millones de habitantes (poco menos de la mitad de la población total de Estados Unidos). No obstante, el índice de fertilidad japonés es de 1.3, motivo de preocupación por una posible disminución en el crecimiento económico además de una población que envejece. El gobierno japonés aporta diversos subsidios que alientan a las familias grandes y, no hace mucho, una fábrica japonesa de juguetes comenzó a ofrecer bonos de 10 000 dólares a sus empleados por tener más de dos hijos. Es evidente que las estructuras económicas actuales se basan en poblaciones en crecimiento. Aunque una población más pequeña y eventualmente estable ofrecerá enormes ventajas en el futuro, la transición puede ser difícil.

Más de 95% del crecimiento de la población humana tiene lugar en los países en vías de desarrollo, donde un número cada vez mayor de personas alcanzan sus años reproductivos y engendran una base siempre creciente de infantes. Aun suponiendo que estos países alcanzaran ahora mismo la fertilidad de nivel de reposición, el crecimiento demográfico continuaría por varias décadas. La razón de esto es que los hijos de las familias grandes del pasado reciente crean un impulso inherente de crecimiento demográfico cuando llegan a sus años reproductivos y comienzan a tener hijos, aun si sólo tienen dos cada uno. Este impulso alimenta el crecimiento demográfico de China de 1% anual, no obstante que el índice de fertilidad de China de 1.8 está por debajo del nivel de reposición. En muchos países africanos, más de 40% de la población total tiene menos de 15 años.

Estudie la estructura de edades de los países en vías de desarrollo prevista para el año 2025. ¿Advierte usted alguna

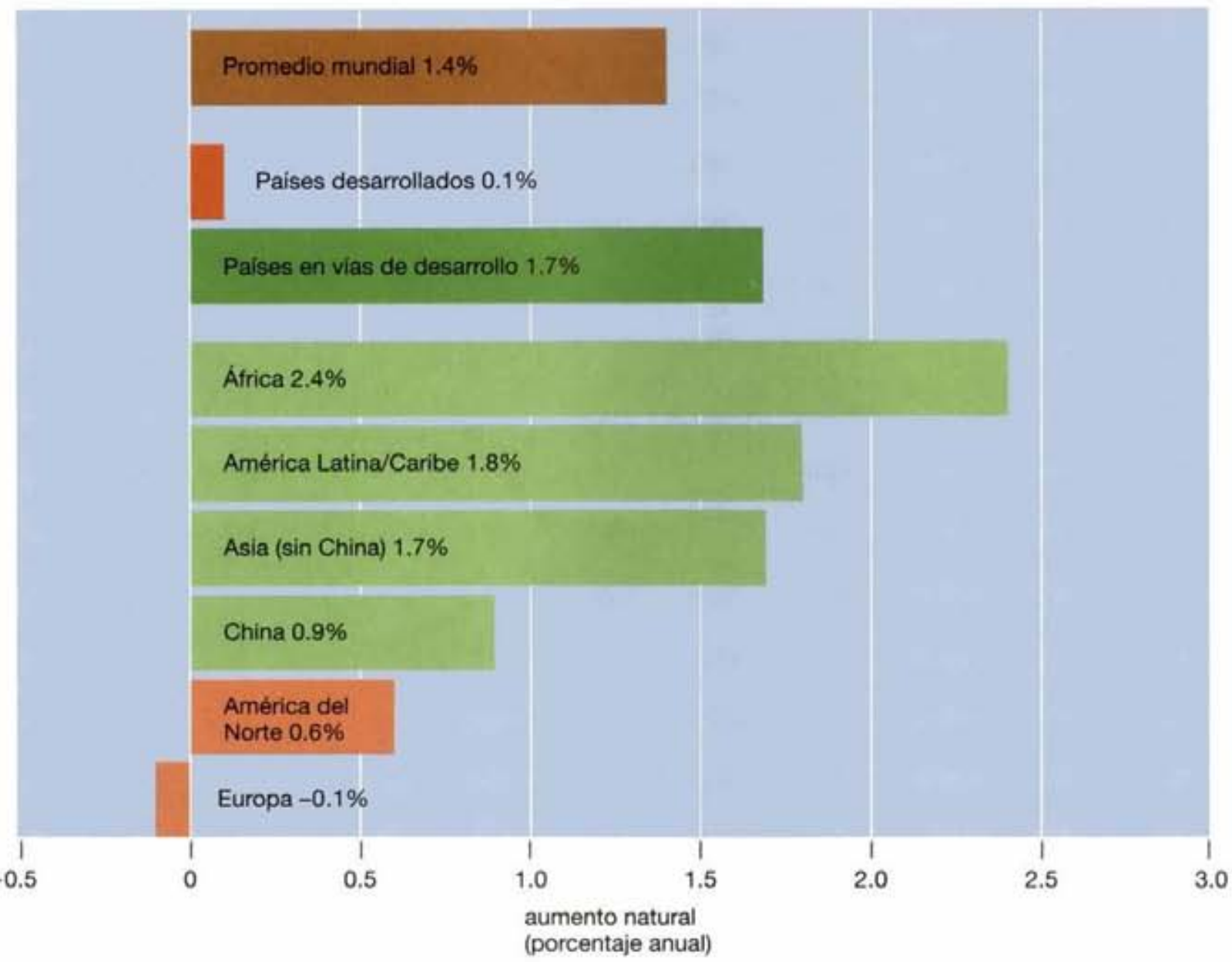


Figura 14-13 Crecimiento demográfico por regiones del mundo
Los índices de crecimiento que se muestran se deben al aumento natural (nacimientos – fallecimientos) expresados como el porcentaje de incremento por año en diversas regiones del mundo. La barra que representa Europa incluye la ex Unión Soviética. Estas cifras no incluyen la inmigración ni la emigración.

tendencia que indique el inicio de la estabilización de estas poblaciones? Compare el tamaño de la población reproductiva (padres) con el de la población prerreproductiva (hijos). Se espera que el excedente del número de hijos con respecto al de padres sea menor en 2025 que en la década de 1990, lo que indica que estas poblaciones comienzan a aproximarse a la RLF. No obstante, a medida que la enorme cantidad de jóvenes suba por la pirámide de edades, el crecimiento demográfico continuará. En la figura 14-13 se muestra el crecimiento porcentual anual debido al aumento natural en diversas partes del mundo.

Irónicamente, el crecimiento demográfico de los países en vías de desarrollo contribuye a perpetuar la pobreza, el difícil acceso a los anticonceptivos y la carencia de educación que tienden a mantener índices de natalidad elevados. En Estados Unidos se ha documentado la relación entre los ingresos, la educación y el índice de natalidad. En ese país, las mujeres que no terminan la educación preparatoria tienen dos veces más hijos que las mujeres con más de cuatro años de educación profesional.

La población de Estados Unidos crece rápidamente

Como se muestra en la figura 14-14, Estados Unidos es el país industrializado de más rápido crecimiento en el mundo. Con un incremento natural de 0.6%, la población estadounidense crece a un índice seis veces mayor que el índice medio de los países desarrollados. Si se tiene en cuenta la inmigración, el índice de crecimiento anual de Estados Unidos se acerca a 1%. Durante 1999, por ejemplo, la población estadounidense aumentó en casi 2.6 millones; este país tiene cerca de 300 habitantes más cada hora. En el año 2000 la población era de más de 275 millones. Recuérdese la ecuación siguiente:

cambio de población = (nacimientos − fallecimientos)
+ (inmigrantes − emigrantes)

Examinemos cada componente de la ecuación para averiguar por qué crece con tanta rapidez la población de Estados Unidos. Si cada mujer de ese país tuviese 2.1 hijos, tendríamos la fertilidad de nivel de reposición. La RLF es de un poco más de 2 porque es necesario que los padres se repongan a sí mismos y a los hijos que fallecen antes de alcanzar la madurez. El índice de fertilidad de Estados Unidos en 2000 fue de 2.1, exactamente la RLF; así pues, ¿por qué sigue creciendo la población de ese país? Son dos los factores que contribuyen al rápido crecimiento de la población estadounidense: el *baby boom* (auge de la natalidad) y la inmigración.

Parte del actual índice de crecimiento de Estados Unidos es un legado del pasado reciente. Los padres de finales de las décadas de 1940 a 1970 tuvieron familias por encima del nivel de reposición, lo que dio por resultado un *baby boom* y un impulso de crecimiento demográfico que todavía no se extingue. Pese a que las mujeres tienen 2.1 hijos en promedio, la población aumenta porque son más las mujeres que tienen hijos.

Un segundo componente fundamental de la ecuación demográfica estadounidense es la inmigración. La inmigración legal sobrepasa con mucho las 800 000 personas por año, lo que representa alrededor de 30% del crecimiento demográfico total de Estados Unidos. Se estima que la inmigración ilegal aporta otras 275 000 personas cada año. La Oficina del Censo de Estados Unidos proyecta que, para el año 2050, el país tendrá 404 millones de habitantes (aproximadamente 130 millones más que hoy) y que la población todavía seguirá creciendo. Incluso con la RLF, la inmigración garantiza el continuo crecimiento demográfico de Estados Unidos.

El rápido crecimiento de la población estadounidense tiene importantes implicaciones ambientales tanto para el país como para el resto del mundo. El estadounidense medio consume cinco veces más energía que el promedio mundial, por lo que, con menos de 5% de la población del planeta, Estados Unidos representan 25% del consumo mundial de energía. Debido a que los habitantes de los países en vías de desarrollo consumen mucha menos energía que el promedio mundial, los 2.6 millones de habitantes que se incorporan a Estados Unidos cada año contribuyen más al cambio climático, por liberación de CO_2 y otros gases de invernadero, que los 32 millones de personas que se integran anualmente a China y la India juntos.

¿Cuándo y cómo se estabilizará el número de seres humanos? ¿Cuántos habitantes puede sostener la Tierra? No tenemos respuestas certeras para estas preguntas, pero, en la sección "Conservación de la Tierra: ¿Hemos sobrepasado la capacidad de sostenimiento de la Tierra?", las exploraremos con más detenimiento.

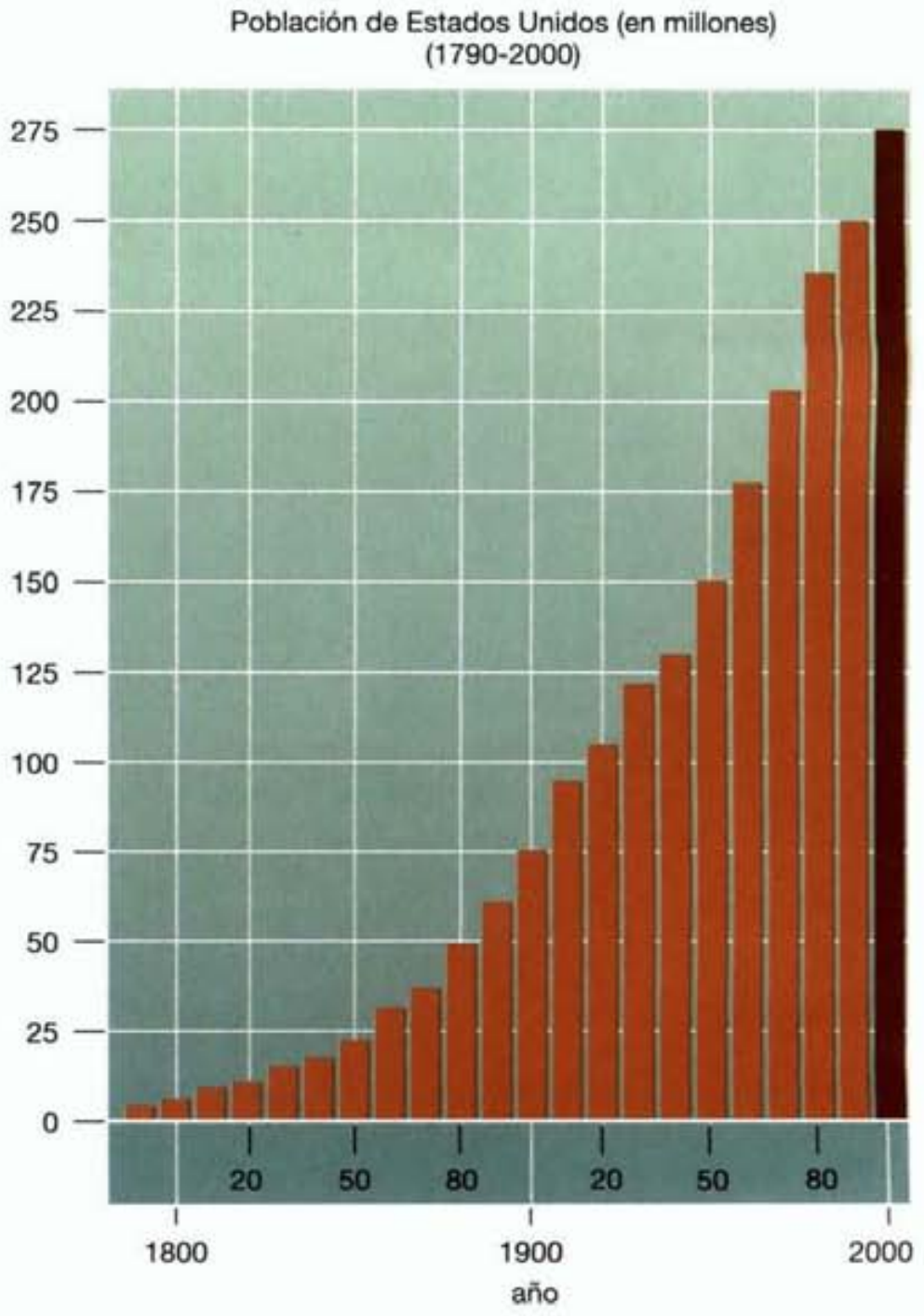


Figura 14-14 Crecimiento de la población estadounidense
A partir de 1790, el crecimiento de la población estadounidense ha presentado la curva con forma de J característica del crecimiento exponencial.

Conservación de la Tierra

¿Hemos sobrepasado la capacidad de sostenimiento de la Tierra?

En Costa de Marfil, un pequeño país de la costa occidental de África, el gobierno libra una batalla para proteger parte de su selva tropical cada vez más reducida, contra miles de cazadores, agricultores y leñadores ilegales. Los funcionarios prenden fuego a las viviendas de los ocupantes ilegales, quienes de inmediato regresan y las reconstruyen. Un residente ilegal es Sep Djekoule, quien explica: "Tengo diez hijos y necesitamos comer. La selva es donde puedo sostener a mi familia, y todo el mundo tiene ese derecho." Sus palabras ilustran el conflicto entre el crecimiento demográfico y la protección ambiental. Un vistazo a la estructura de edades de los países en vías de desarrollo, que es donde reside la mayor parte de la población mundial, muestra un enorme impulso de crecimiento. Se pronostica que para el año 2010 la población mundial será de alrededor de 7000 millones y continuará creciendo. Una muy moderada proyección de la Organización de las Naciones Unidas es que la población humana llegará a 8900 millones para el año 2150 y que todavía seguirá en aumento. ¿Cuántos habitantes puede sostener nuestro planeta?

Nadie lo sabe. Las estimaciones de la capacidad de sostenimiento de seres humanos de la Tierra fluctúan entre los 3000 y los 44 000 millones de habitantes. Todas estas estimaciones se basan en importantes suposiciones referentes a los adelantos tecnológicos y los modos de vivir. Ya hemos definido la capacidad de sostenimiento como la población máxima que se podría mantener por tiempo indefinido. Esta posibilidad de sostenimiento exige que no se dañe el ecosistema de formas que menoscaben su capacidad para aportar los recursos necesarios. De acuerdo con esta definición, ya hemos excedido la capacidad de sostenimiento de seres humanos de la Tierra.

El límite superior de la capacidad de sostenimiento del planeta está determinado por la aptitud de su vida vegetal para recolectar la energía de la luz solar y producir moléculas de alta energía que sirvan de alimento a otros organismos. El biólogo Peter Vitousek, de la Universidad de Stanford, estima que las actividades humanas ya han reducido la productividad de los bosques y pastizales de la Tierra 12%. Cada año, el pastoreo excesivo y la deforestación reducen la productividad de la tierra, especialmente en los países en vías de desarrollo (Fig. E14-3). En un mundo donde más de 800 millones de personas padecen desnutrición crónica (recuadro de la figura E14-3), dos terceras partes de las tierras agrícolas del mundo sufren una erosión de moderada a grave. La búsqueda de más terrenos agrícolas origina deforestación e intentos por cultivar tierras poco idóneas para la agricultura. Estos actos contribuyen a la destrucción de más de 12 millones de hectáreas anuales de selva tropical. En consecuencia, algunos ecologistas estiman que cada día estamos provocando la extinción de 50 a 150 especies no descritas. Cada año Estados Unidos pierden cerca de 200 000 hectáreas de tierras agrícolas de primera calidad que son destinadas a la construcción de viviendas, centros comerciales y carreteras. Ahora mismo, muchos países se ven obligados a importar el grano que necesitan de países como Estados Unidos. A medida que su propia población en crecimiento ocupe los terrenos agrícolas, su capacidad para exportar grano para contribuir al sostenimiento de otros países se verá menguada, al mismo tiempo que sus propias necesidades aumentan. En todo el mundo, la cantidad de terrenos de cultivo por persona se ha reducido a la mitad en los últimos 50 años.

Aunque damos el agua dulce por garantizada, en muchos países en vías de desarrollo las fuentes de agua están muy contaminadas y las reservas de agua subterránea, llamadas *acuíferos,* se están agotando sin que otras tomen su lugar. Tanto la India como China están agotando rápidamente sus acuíferos para satisfacer las necesidades de sus ciudades en crecimiento y para irrigar sus terrenos de cultivo, una medida que puede provocar la reducción de las cosechas de grano en un futuro cercano.

La demanda de madera en los países en vías de desarrollo está superando con mucho la producción, y anualmente se deforestan grandes áreas. A su vez, la deforestación provoca la erosión de la preciosa capa superior del suelo, el escurrimiento de aguas dulces que son muy necesarias y el crecimiento de los desiertos. La recolección mundial de peces alcanzó un máximo en 1989 y ha estado disminuyendo desde entonces, pese a la mayor inversión en equipo de pesca y a la cría de peces. Cerca de 70% de las poblaciones oceánicas de peces comerciales han sido explotadas hasta el límite o en exceso, y muchas pesquerías, como la pesca de bacalao de Nueva Inglaterra, se han venido abajo debido a la captura excesiva. Éstos son indicios claros de que nuestra población actual, en su nivel tecnológico existente, está "pastoreando en exceso" el ecosistema mundial.

Al estimar cuántos habitantes puede —o debe— sostener la Tierra, debemos tener en mente que los seres humanos buscan algo más en la vida que una ingesta calórica mínima para cada día. ¿Queremos tener la posibilidad de comer carne, conducir un auto, vivir en una vivienda unifamiliar, caminar en el monte, y saber que en alguna parte hay águilas, osos panda y elefantes que viven en libertad? Para las personas que viven a costa de la capacidad máxima de sostenimiento de la Tierra, todo esto es probablemente un lujo inalcanzable. William Rees, de la Universidad de la Columbia Británica, estima que, para que todos los 6000 millones de habitantes de la Tierra vivan como los estadounidenses, necesitaríamos los recursos de tres planetas más del tamaño de la Tierra.

La esperanza para el futuro descansa en el uso de la inteligencia, que nos ha permitido vencer la resistencia ambiental, para ver los indicios del "pastoreo" excesivo y para actuar antes de que hayamos dañado irremediablemente nuestra biosfera. La población humana *dejará* de crecer exponencialmente. Si no reducimos voluntariamente nuestro índice de natalidad, diversas formas de resistencia ambiental, como las enfermedades y el hambre, harán aumentar terriblemente los índices de mortalidad humana; la elección está en nuestras manos. Hacer frente al problema de cómo limitar la natalidad es política y emocionalmente difícil, pero insistir en dejar de hacerlo será desastroso. Nuestra dignidad, nuestra inteligencia y nuestro papel como administradores autodesignados de la vida en la Tierra exige que tomemos la decisión de detener el crecimiento demográfico antes de que hayamos reducido permanentemente la capacidad de la Tierra para dar sustento a la vida, incluso la nuestra.

Figura E14-3 La deforestación provoca el crecimiento de los desiertos
Las actividades humanas, entre ellas el pastoreo excesivo de ganado, la deforestación y las prácticas agrícolas deficientes, a veces transforman tierras que alguna vez fueron productivas en desierto estéril. (Recuadro) Una población humana en expansión, aunada a la pérdida de tierras productivas, provoca tragedias.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Bellotas, ratones, palomillas, ciervos y enfermedades

Sobre la base de su estudio minuciosamente proyectado, los ecologistas llegaron a la conclusión de que una cosecha abundante de bellotas provocaba un enorme crecimiento de la población de ratones. De modo análogo, en las zonas donde los investigadores retiraron los ratones, la población artificialmente reducida de ratones permitió la supervivencia de un número mucho mayor de larvas de palomilla lagarta. Estos hechos establecieron vínculos entre las bellotas, los ratones y las palomillas. Sorprendentemente, el número de larvas de garrapata aumentó varias veces en la zona rica en bellotas. Estas larvas eran las crías de las garrapatas llevadas ahí por los ciervos, ya que también se alimentan de bellotas y fueron atraídos por su abundancia. El exceso de larvas de garrapata dio origen a un aumento de 40% en el número de garrapatas que se dieron un festín con los ratones y, al mismo tiempo, atraparon la bacteria de Lyme. Reflexionando en retrospectiva, los investigadores advirtieron que en 1994 los robles habían producido una cosecha récord de bellotas y predijeron, en consecuencia, que las poblaciones de ratones y larvas de garrapata serían anormalmente grandes en 1995 y que, en 1996, habría una gran población de larvas de garrapata de un año de edad infectadas con la bacteria de Lyme. Estas garrapatas "añales", del tamaño de una cabeza de alfiler, se alimentan en el verano y representan el peligro más grande para las personas. La predicción fue acertada: en 1996 hubo el doble de casos de la enfermedad de Lyme en Connecticut que en 1995. Esta investigación hizo una importante contribución al conocimiento de la interacción de robles, ratones, ciervos, palomillas y garrapatas en el ecosistema forestal y de cómo dicha interacción altera la abundancia de estos dos nocivos parásitos: las orugas de lagarta y la bacteria causante de la enfermedad de Lyme.

Una funcionaria de salubridad sugiere que tratar los robles con hormonas que reprimen la producción de bellotas sería un buen medio para reducir la incidencia de la enfermedad de Lyme. Explique su razonamiento y proyecte un estudio para poner a prueba su hipótesis. Ahora, reflexione en cómo podría responder a esta sugerencia un guarda forestal preocupado por la salud del bosque de robles. ¿Qué diría esa persona y por qué?

Resumen de conceptos clave

1 ¿Cómo crecen las poblaciones?

Los individuos se integran a las poblaciones por nacimiento o inmigración y las abandonan por fallecimiento o emigración. El tamaño último de una población estable es el resultado de interacciones entre el potencial biótico, el índice de crecimiento máximo posible y la resistencia ambiental, que limita el crecimiento de las poblaciones.

Todos los organismos tienen el potencial biótico para reponerse sobradamente a sí mismos durante su vida, lo que da por resultado el crecimiento de la población. Las poblaciones tienden a crecer exponencialmente, agregándose números crecientes de individuos durante cada periodo sucesivo. Las poblaciones no pueden crecer exponencialmente por tiempo indefinido; o bien se estabilizan o experimentan ciclos periódicos de auge y decadencia como resultado de la resistencia ambiental.

2 ¿Cómo se regula el crecimiento de las poblaciones?

La resistencia ambiental restringe el crecimiento de las poblaciones, porque aumenta el índice de mortalidad o disminuye el índice de natalidad. El tamaño máximo al que un ecosistema puede mantener una población se denomina capacidad de sostenimiento y está determinado por los recursos limitados, como el espacio, los nutrimentos y la luz. En general, la resistencia ambiental mantiene las poblaciones en la capacidad de sostenimiento o por debajo de ella.

El crecimiento de las poblaciones está restringido por formas de resistencia ambiental independientes de la densidad (como el clima) y por formas de resistencia dependientes de la densidad (como los comportamientos depredatorios, el parasitismo y la competencia).

3 ¿Cómo se distribuyen las poblaciones en el espacio y en el tiempo?

Las poblaciones se clasifican en tres tipos principales según su distribución: agrupadas, uniformes y aleatorias. Las distribuciones agrupadas se dan por razones sociales o en torno a recursos limitados. Una distribución uniforme es normalmente el resultado de la separación territorial. La distribución aleatoria es poco frecuente: se da sólo cuando los individuos no interactúan socialmente y cuando los recursos son abundantes y están distribuidos de manera uniforme.

Las poblaciones presentan curvas de supervivencia específicas que describen la probabilidad de sobrevivir a cualquier edad determinada. Las curvas de pérdida tardía (convexas) son características de las especies longevas con pocas crías, que reciben cuidados de sus padres. Las especies con curvas de pérdida constante tienen la misma probabilidad de morir a cualquier edad. Las curvas de pérdida temprana (cóncavas) son típicas de los organismos que tiene numerosas crías, la mayoría de las cuales mueren.

4 ¿Cómo está cambiando la población humana?

La población humana ha presentado crecimiento exponencial durante un lapso sin precedentes, por haber vencido ciertos aspectos de la resistencia ambiental y aumentado la capacidad de sostenimiento de seres humanos en la Tierra. Esto se ha conseguido mediante el uso de herramientas, la agricultura, la industria y los adelantos en medicina. Los diagramas de estructura de edades muestran las cifras de varones y mujeres de diversos grupos de edad que una población comprende. Las poblaciones en expansión tienen estructuras de edades piramidales, las poblaciones estables presentan estructuras de edades de lados más bien rectos, y las poblaciones que se reducen tienen estructuras de edades que se estrechan en la base.

Hoy en día, la mayor parte de los habitantes del planeta viven en países en vías de desarrollo con poblaciones en rápida expansión, donde diversas condiciones sociales y culturales alientan la formación de familias grandes. Estados Unidos es el país desarrollado que crece con más rapidez, debido a las altas tasas de inmigración y al *baby boom* que tuvo lugar en las décadas de 1941 a 1970. Se desconoce la capacidad de sostenimiento de seres humanos en la Tierra, pero con una población de más de 6000 millones, los recursos son ya demasiado limitados para brindar a todo el mundo un nivel de vida elevado. La constante disminución de la extensión de tierras productivas, del agua dulce y de las cosechas de madera y peces, sugiere que ya estamos dañando nuestro ecosistema mundial y reduciendo su capacidad para darnos sustento.

Términos clave

abiótico *p. 297*
biótico *p. 297*
capacidad de sostenimiento *p. 303*
ciclo de auge y decadencia *p. 300*
ciclo de población *p. 304*
competencia *p. 306*
competencia por invasión *p. 306*
competencia interespecífica *p. 306*
competencia intraespecífica *p. 306*
competencia por concurso *p. 306*
comunidad *p. 297*
crecimiento exponencial *p. 299*
curva de supervivencia *p. 307*
curva J *p. 299*
curva S *p. 303*
dependiente de la densidad *p. 303*
depredador *p. 304*
distribución agrupada *p. 306*
distribución aleatoria *p. 307*
distribución uniforme *p. 306*
ecología *p. 297*
ecosistema *p. 297*
emigración *p. 298*
estructura de edades *p. 309*
exótico *p. 301*
fertilidad de nivel de reposición (RLF) *p. 310*
huésped *p. 304*
independiente de la densidad *p. 303*
índice de crecimiento *p. 298*
inmigración *p. 298*
parásito *p. 304*
población *p. 298*
potencial biótico *p. 298*
presa *p. 304*
resistencia ambiental *p. 298*
tiempo de duplicación *p. 299*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *¿Cuál de los factores siguientes NO es un ejemplo de resistencia ambiental dependiente de la densidad?*
   a. clima
   b. competencia
   c. comportamientos depredatorios
   d. parasitismo
   e. falta de alimento

2. *Para que haya crecimiento exponencial, es necesario que*
   a. no haya mortalidad
   b. no haya límites dependientes de la densidad
   c. el índice de natalidad sea siempre mayor que el índice de mortalidad
   d. la especie se reproduzca con gran rapidez
   e. la especie sea un invasor exótico de un ecosistema

3. *¿Cuál o cuáles de los factores siguientes son los que más contribuyen al crecimiento de la población humana en Estados Unidos?*
   a. las consecuencias del *baby boom*
   b. inmigración
   c. un índice de natalidad por encima de la RLF
   d. tanto a como b
   e. todos los anteriores

4. *¿Cuál es el tipo más común de distribución espacial?*
   a. logístico
   b. uniforme
   c. aleatorio
   d. exponencial
   e. agrupado

5. *¿Qué continente tiene la tasa de aumento natural de población humana más alta?*
   a. América del Norte
   b. África
   c. Asia
   d. Australia
   e. América del Sur

6. *Si una población sobrepasa su capacidad de sostenimiento,*
   a. debe decaer bruscamente de inmediato
   b. puede permanecer estable en este nivel por tiempo indefinido
   c. continuará creciendo indefinidamente en el futuro
   d. debe disminuir tarde o temprano
   e. el abasto de alimento aumentará para sostenerla

? Preguntas de repaso

1. Defina los conceptos de *potencial biótico* y *resistencia ambiental.*
2. Trace la curva de crecimiento de una población antes de que ésta encuentre una resistencia ambiental significativa. ¿Cómo se llama este tipo de crecimiento y cuál es su característica distintiva?
3. Explique la diferencia entre las formas de resistencia ambiental independientes de la densidad y dependientes de la densidad.
4. Describa (o dibuje una gráfica para ilustrar) lo que probablemente le ocurrirá a una población que excede con mucho la capacidad de sostenimiento de su ecosistema. Explique su respuesta.
5. Mencione tres formas de resistencia ambiental dependientes de la densidad y explique el porqué de la dependencia de cada una de ellas.
6. Explique la diferencia entre las poblaciones que presentan curvas de supervivencia cóncavas y convexas. ¿Cuál de ellas es característica de los habitantes de Estados Unidos y por qué?
7. Dado que el índice de natalidad de Estados Unidos corresponde actualmente a la fertilidad de reposición, ¿por qué crece la población de ese país?
8. Comente algunas de las razones por las que puede ser económicamente difícil, la transición de una población en crecimiento a una población estable.

Aplicación de conceptos

1. Explique la selección natural en términos de potencial biótico y resistencia ambiental.
2. Estados Unidos ha aceptado desde hace mucho tiempo gran cantidad de inmigrantes. Comente las implicaciones de la inmigración con respecto a la estabilización de la población.
3. ¿Qué factores alientan el rápido crecimiento demográfico en los países en vías de desarrollo? ¿Qué se necesita para que este crecimiento cambie?
4. Contraste las estructuras de edades de las poblaciones humanas en rápido crecimiento y estables. ¿Por qué hay un impulso de crecimiento demográfico inherente en una población que está por encima de la RLF?
5. ¿Por qué es difícil aplicar el concepto de capacidad de sostenimiento a las poblaciones humanas? Con referencia a la población humana, ¿debería modificarse ese concepto para incluir la calidad de vida?

Para mayor información

Bender, W. y Smith, M. "Population, Food, and Nutrition." *Population Bulletin,* febrero de 1997. Un resumen muy completo y actualizado de las cuestiones referentes al abasto de alimento y al crecimiento de la población humana.

Bongaarts, J. "Can the Growing Human Population Feed Itself?" *Scientific American,* marzo de 1994. Una reseña equilibrada de las discusiones entre optimistas y pesimistas respecto al futuro del abasto de alimento en el mundo.

Kates, R.W. "Sustaining Life on Earth." *Scientific American,* octubre de 1994. Ofrece una receta para un futuro sostenible desde el punto de vista ambiental.

Korpimaki, E. y Krebs, C.J. "Predation and Population Cycles of Small Mammals." *BioScience,* noviembre de 1996. Reseña de estudios recientes destinados a evaluar los ciclos de depredadores y sus presas.

Kunzig, R. "Twilight of the Cod." *Discover,* abril de 1995. Documenta el derrumbe de la pesca de bacalao desde el cabo Cod hasta Terranova.

Myers, N. "Biotic Holocaust." *International Wildlife*, marzo-abril de 1999. Las actividades humanas están provocando extinciones de especies sin precedente desde la desaparición de los dinosaurios. ¿Cómo podemos revertir esta tendencia?

Potts, M. "The Unmet Need for Family Planning." *Scientific American,* enero de 2000. Para reducir el crecimiento demográfico y mejorar la calidad de vida es necesario un mayor acceso a los anticonceptivos en los países en vías de desarrollo.

Raloff, J. "The Human Numbers Crunch." *Science News,* junio 22 de 1996. Examina los retos que para los próximos 50 años plantea el crecimiento en el número de seres humanos.

Safina, C. "The World's Imperiled Fish." *Scientific American,* noviembre de 1995. El desplome de muchas pesquerías ilustra sin lugar a dudas que las poblaciones de peces silvestres no pueden mantenerse por sí solas ante las técnicas de pesca modernas.

Sanz, C. "Summer of Danger: Lyme Disease." *Discover,* mayo de 1999. Describe las poblaciones interrelacionadas que contribuyen a la propagación de la enfermedad de Lyme, y también comenta acerca de la nueva vacuna contra la enfermedad de Lyme.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. a 2. c 3. d 4. e 5. b 6. d

TUTOR MULTIMEDIA
Crecimiento y regulación de las poblaciones

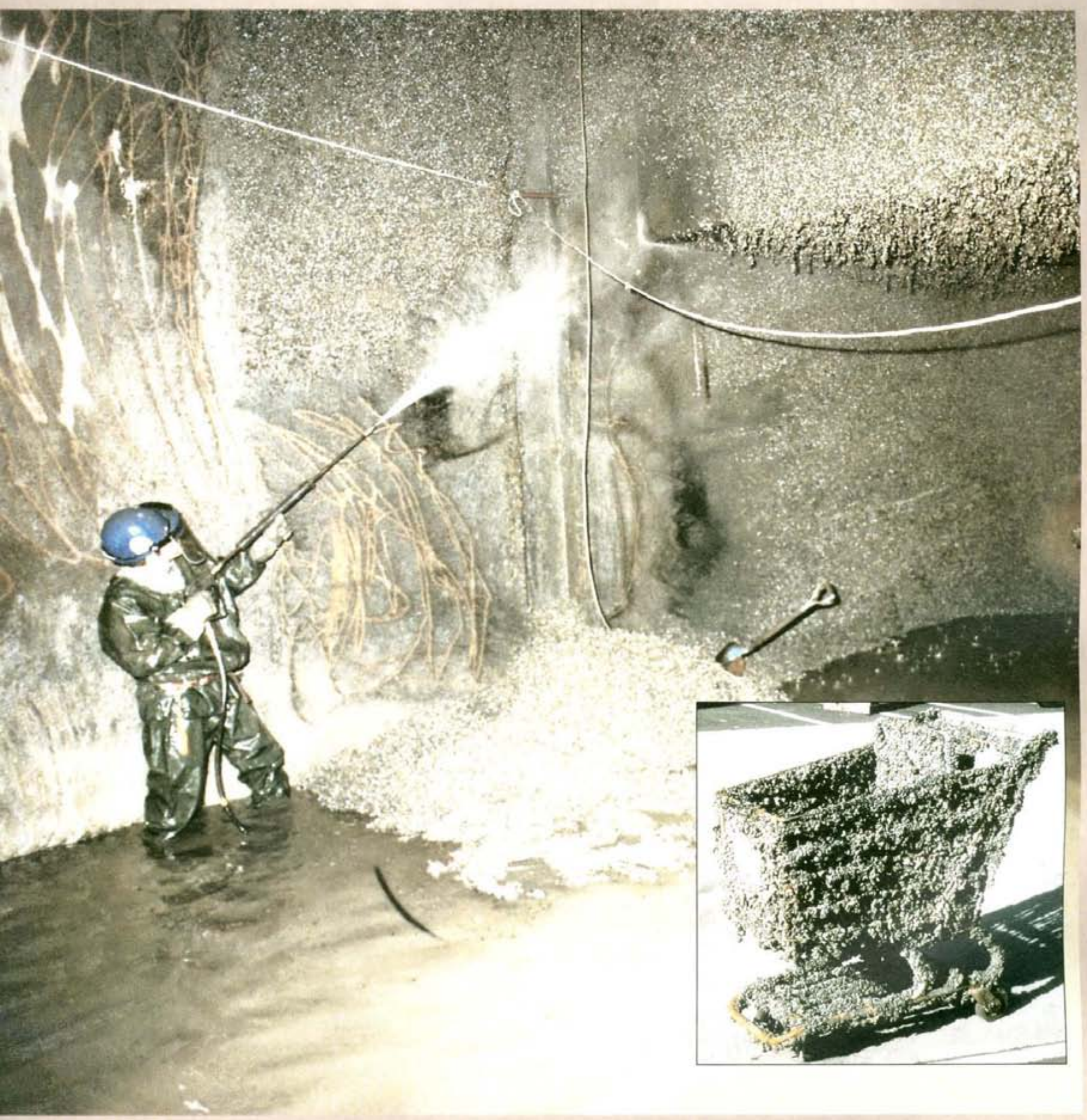
Investigaciones en la red

Estudio de caso: Bellotas, ratones, palomillas, ciervos y enfermedades

Tiempo estimado: 15 minutos

Al parecer se trata de un experimento muy sencillo: depositar bellotas en ciertas extensiones forestales y observar los efectos en las poblaciones de lagartas y de ratones. Pero detrás de este protocolo aparentemente simple se esconde un extenso conocimiento biológico. En este ejercicio se explorarán los hechos y las teorías en las que se basa el diseño del experimento de la enfermedad de Lyme.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 38 y luego Web Investigation para comenzar.



Este obrero lanza chorros de agua caliente sobre los mejillones cebra que recubren el interior de una planta de tratamiento de aguas de Michigan. (Recuadro) Los mejillones cebra cubren totalmente un carrito de compras que cayó en un río.

15 Interacciones con la comunidad

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: La invasión del mejillón cebra

1) ¿Por qué son importantes las interacciones con la comunidad?

2) ¿Cuáles son los efectos de la competencia entre especies?

El nicho ecológico define el lugar y el papel de cada especie en su ecosistema

Las adaptaciones reducen la superposición de nichos ecológicos entre especies que coexisten

La competencia contribuye a regular el tamaño y la distribución de las poblaciones

3) ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre los depredadores y sus presas?

Las interacciones entre depredador y presa moldean las adaptaciones evolutivas

4) ¿Qué es la simbiosis?

El parasitismo daña, pero no mata de inmediato al huésped

En las interacciones mutualistas ambas especies obtienen beneficios

5) ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura de la comunidad?

6) Sucesión: ¿Cómo cambia una comunidad a través del tiempo?

Existen dos formas principales de sucesión: Primaria y secundaria

También hay sucesión en los estanques y lagos

La sucesión culmina en la comunidad clímax

Algunos ecosistemas se mantienen en un estado de subclímax

Otro vistazo al estudio de caso: La invasión del mejillón cebra

ESTUDIO DE CASO

La invasión del mejillón cebra

En 1989 los residentes de Monroe, Michigan, una población situada a orillas del lago Erie, se encontraron de pronto sin agua. Sus escuelas, industrias y negocios tuvieron que cerrar durante dos días mientras los trabajadores se esforzaban por resolver el problema: los mejillones cebra habían obstruido su planta de tratamiento de agua. Su problema no era el único de este tipo; en una planta de tratamiento situada en el lago Erie, las poblaciones de mejillón cebra alcanzaron la cifra de 750 000 por metro cuadrado (véase la fotografía de presentación del capítulo). ¿De dónde vinieron los mejillones? En algún momento de 1985 o 1986, un barco mercante que traía carga de Europa descargó agua dulce en el lago St. Clair, que se localiza entre el lago Hurón y el lago Erie, en la frontera entre Ontario y Michigan. El agua, que se utilizó como lastre durante la travesía transatlántica del barco, llevaba polizones: millones de larvas de mejillón cebra. Aunque estos moluscos son nativos de los mares Caspio y Negro (dos grandes lagos del sudeste europeo), encontraron condiciones ideales en Norteamérica. Ahora habitan en todos los Grandes Lagos y en los sistemas de desagüe de los ríos Mississippi y Ohio en su totalidad y se están propagando en todas las vías navegables del este. Cada año se gastan millones de dólares para mantener las tuberías de agua libres de esta plaga. Las corrientes arrastran las larvas microscópicas del mejillón a lo largo de cientos de kilómetros. Mediante fibras pegajosas, los adultos, de dos a tres centímetros de largo, se adhieren a casi cualquier superficie subacuática, como muelles, tubos, maquinaria, escombros subacuáticos, cascos de barcos e incluso arena y sedimentos. Como sobreviven varios días fuera del agua, los mejillones adheridos a botes pequeños pueden ser llevados por tierra a otros lagos y ríos, donde rápidamente se establecen. Debido a que la hembra adulta produce hasta 50 000 huevecillos cada año, la amenaza del mejillón ha probado ser incontenible. Los mejillones cubren y extinguen otras formas de mariscos, por lo que amenazan con provocar la desaparición de muchas variedades poco comunes. ¿Por qué han tenido tanto éxito estos invasores? ¿Hay algo capaz de contener su propagación? Reflexione en el mejillón cebra mientras lee acerca de las interacciones con la comunidad que caracterizan a los ecosistemas sanos. ■

1 ¿Por qué son importantes las interacciones en la comunidad?

Una **comunidad** ecológica se compone de todas las poblaciones que interactúan dentro de un ecosistema; en otras palabras, una comunidad es el componente *biótico,* o animado, de un ecosistema. En el capítulo anterior vimos que las interacciones en la comunidad, tales como la depredación, el parasitismo y la competencia, contribuyen a limitar el tamaño de las poblaciones. La red de vida interactuante que constituye una comunidad tiende a mantener un equilibrio entre los recursos y el número de individuos que los consumen. Cuando las poblaciones interactúan unas con otras e influyen en la capacidad de cada una para sobrevivir y reproducirse, sirven como agentes de selección natural. Por ejemplo, al matar las presas más fáciles de atrapar, los depredadores dejan vivos a los individuos con mejores defensas contra la depredación. Estos individuos dejan un mayor número de crías y con el tiempo sus características hereditarias llegan a predominar en la población de presas. De esta forma, al mismo tiempo que limitan el tamaño de las poblaciones, las interacciones con la comunidad moldean el cuerpo y el comportamiento de las poblaciones en las que interactúan. Este proceso, por el que dos especies que interactúan fungen como agentes de selección natural una respecto a la otra, a lo largo del tiempo evolutivo, se conoce como **coevolución.**

Es común escuchar la expresión "el equilibrio de la Naturaleza". Este equilibrio es el resultado de interacciones con la comunidad delicadamente armonizadas unas con otras a lo largo del tiempo evolutivo. Este equilibrio, que en muchos casos es frágil, puede destruirse cuando se introducen organismos en un ecosistema donde no evolucionaron, como se describe en el estudio de caso con el que se inicia este capítulo y en la sección "Conservación de la Tierra: Invasores exóticos".

Las interacciones con la comunidad más importantes son la competencia, la depredación, el parasitismo y el mutualismo. Si suponemos que en cada una de estas interacciones participan dos especies, los tipos de interacciones se caracterizarán en función de la circunstancia de si cada especie resulta perjudicada o beneficiada, como se muestra en la tabla 15-1. A lo largo del tiempo evolutivo, estas interacciones han moldeado el cuerpo y el comportamiento de los organismos, como se describe en las secciones siguientes.

Tabla 15-1 Interacciones entre organismos

Tipo de interacción	Efecto sobre el organismo A	Efecto sobre el organismo B
Competencia entre A y B	Daña	Daña
Depredación de A contra B	Beneficia	Daña
Simbiosis		
Parasitismo de A en B	Beneficia	Daña
Comensalismo de A con B	Beneficia	No tiene efecto
Mutualismo entre A y B	Beneficia	Beneficia

2 ¿Cuáles son los efectos de la competencia entre especies?

Las interacciones con la comunidad pueden ser dañinas o provechosas para los organismos que participan en ellas (véase la tabla 15-1). Durante la competencia entre miembros de especies diferentes, denominada **competencia interespecífica**, dos o más especies intentan utilizar los mismos recursos limitados, en particular el alimento y/o el espacio. En la competencia interespecífica cada especie participante sufre daños porque se reduce el acceso a los recursos. La intensidad de la competencia interespecífica depende del grado de similitud entre las necesidades de las especies. En otras palabras, el grado de competencia es proporcional a la magnitud de la superposición de los *nichos ecológicos* de las especies en competencia.

El nicho ecológico define el lugar y el papel de cada especie en su ecosistema

Si bien la palabra *nicho* nos hace pensar en un pequeño espacio cerrado, en ecología su significado es mucho más amplio. Cada especie ocupa un **nicho ecológico** único que abarca todos los aspectos de su forma de vida. Un nicho ecológico incluye el hogar físico o hábitat del organismo. El hábitat del ciervo de cola blanca, por ejemplo, es el bosque caducifolio oriental. Además, el nicho incluye todos los factores ambientales físicos necesarios para la supervivencia, por ejemplo, los intervalos de temperatura en los que el organismo sobrevive, la cantidad de humedad que necesita, el pH del agua o del suelo donde puede habitar, el tipo de nutrimentos del suelo que le hacen falta y el grado de sombra que tolera. Aunque los diversos tipos de organismos comparten muchos aspectos de su nicho con otros, no hay dos especies que ocupen exactamente el mismo nicho ecológico.

El nicho ecológico comprende mucho más que el hábitat. También especifica cómo obtiene el organismo su abasto de energía y materiales: lo que podría llamarse el papel u "ocupación" del organismo dentro de su ecosistema. También los depredadores de un organismo, sus presas y competidores, así como sus comportamientos e interacciones con otros organismos, deben considerarse como elementos de su nicho.

Las adaptaciones reducen la superposición de nichos ecológicos entre especies que coexisten

Del mismo modo que dos organismos cualesquiera no pueden ocupar exactamente el mismo espacio físico, así dos especies no pueden habitar en el mismo nicho ecológico de forma simultánea y continua. Este importante concepto, que suele designarse como el **principio de exclusión competitiva**, fue formulado en 1934 por el microbiólogo ruso G.F. Gause. Si se pusieran juntas dos especies con el mismo nicho y se les obligase a competir por recursos limitados, inevitablemente una de ellas vencería a la otra en la competencia y la especie menos bien adaptada de las dos se extinguiría. Gause utilizó dos especies del protista *Paramecium, P. aurelia* y *P. caudatum,* para demostrar este principio. En matraces de laboratorio, ambas especies prosperaban en base de bacterias y se alimentaban en las mismas partes de los matraces. Cultivadas por separado, ambas poblaciones proliferaban (Fig. 15-1a), pero cuando Gau-

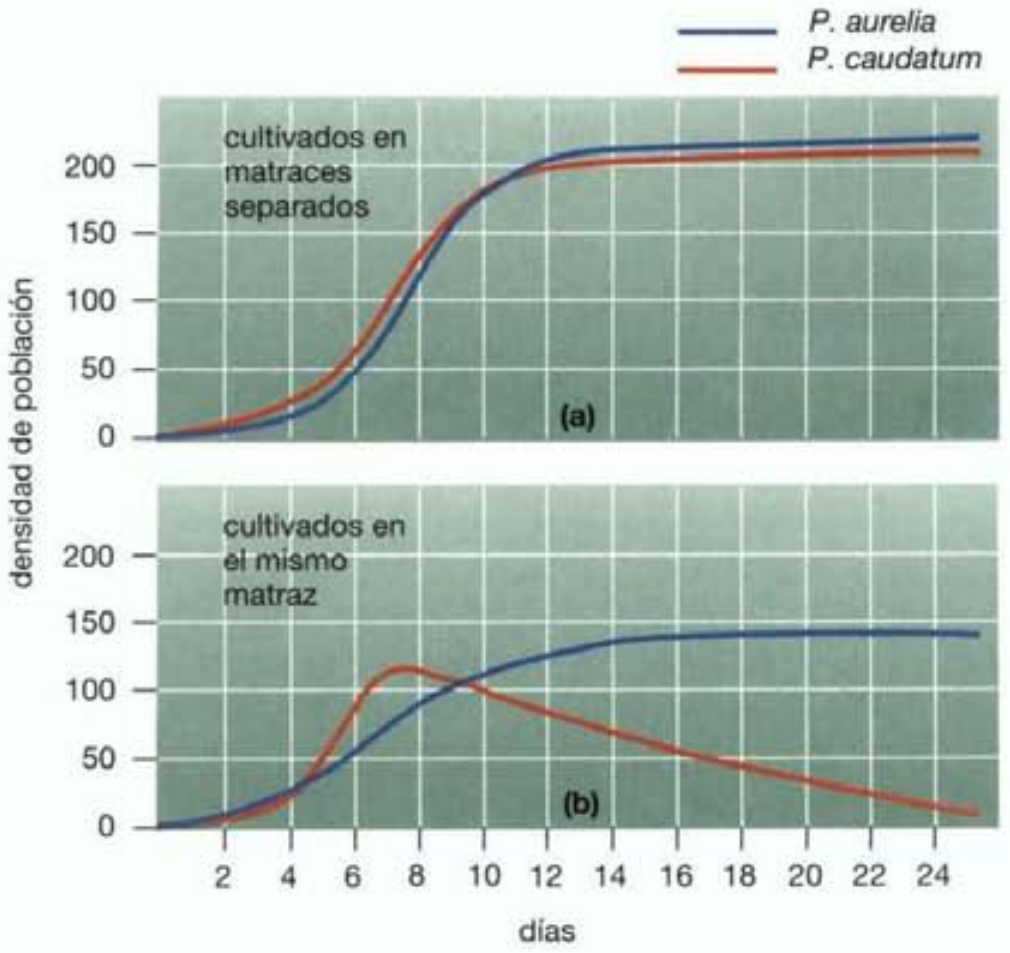


Figura 15-1 Exclusión competitiva
(a) Cultivados por separado cgn un abasto de alimento constante, tanto *Paramecium aurelia* como *P. caudatum* presentan la curva S característica de una población que inicialmente crece con rapidez y después se estabiliza. ***(b)*** Cultivados juntos y obligados a ocupar el mismo nicho, *P. aurelia* supera siempre competitivamente a *P. caudatum* y provoca la muerte gradual de esa población. (Reproducido con modificación de G.F. Gause, *The Struggle for Existence,* Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.)

se ponía las dos especies juntas en un mismo matraz, una de ellas siempre eliminaba, o "excluía competitivamente", a la otra (Fig. 15-1b). Gause repitió entonces el experimento sustituyendo a *P. caudatum* por otra especie, *P. bursaria,* que tendía a alimentarse en otra parte del matraz. En este caso, las dos especies de *Paramecium* pudieron coexistir por tiempo indefinido porque ocupaban nichos ligeramente distintos.

El ecologista R. MacArthur puso a prueba en condiciones naturales lo que Gause descubriera en el laboratorio, para lo cual investigó cinco especies de sílvidos norteamericanos. Todas estas aves cazan insectos y anidan en el mismo tipo de picea. Aunque en apariencia los nichos de estas aves se traslapan considerablemente, MacArthur encontró que cada especie concentra su búsqueda en zonas específicas del árbol, emplea diferentes tácticas de caza y anida en épocas ligeramente distintas. Al dividirse los recursos, los sílvidos reducen al mínimo la superposición de sus nichos y aminoran la competencia entre las diversas especies (Fig. 15-2).

MacArthur descubrió que, cuando coexisten dos especies con necesidades similares, por lo regular ocupan un nicho más pequeño que el que cualquiera de ellas ocuparía si estuviese sola. Este fenómeno, llamado **partición de recursos**, es una adaptación evolutiva que reduce los efectos perjudiciales de la competencia interespecífica. La partición de recursos es el resultado de la coevolución de especies con una superposición extensa, pero no total, de nichos. Debido a que la selección natural favorece a los individuos con menos competidores, a lo largo del tiempo evolutivo las especies en competencia perfeccionan adaptaciones físicas y de comportamiento que reducen al mínimo sus interacciones competitivas. Darwin descubrió un ejemplo sorprendente de partición de recursos

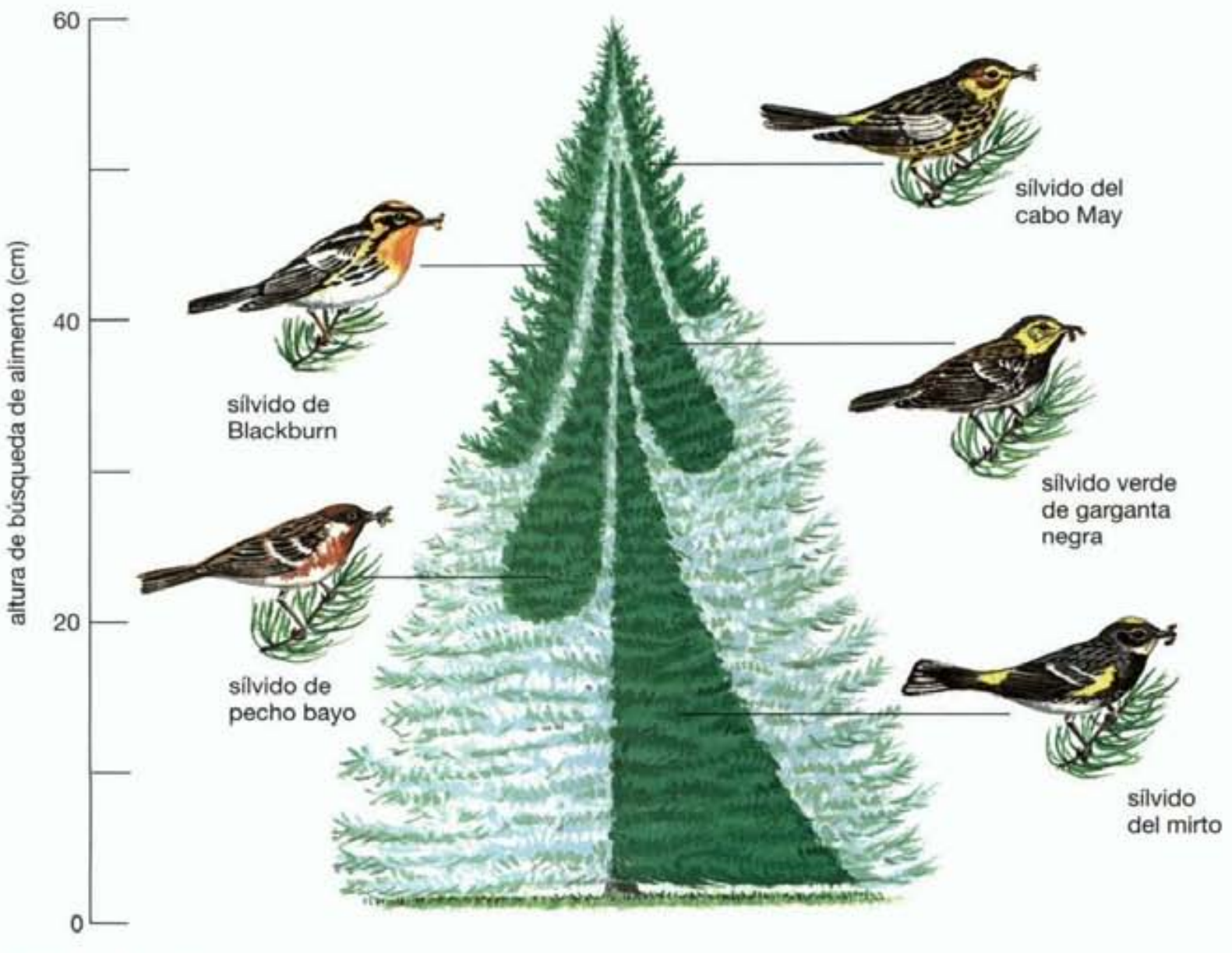


Figura 15-2 Partición de recursos
Cada una de estas especies insectívoras de sílvidos norteamericanos busca alimento en diferentes regiones de las piceas.

entre los pinzones de las islas Galápagos. La evolución había dotado a los pinzones de distintos tamaños y formas de pico y diferentes comportamientos de alimentación que reducían la competencia entre ellos (como se describe en el capítulo 3).

La competencia contribuye a regular el tamaño y la distribución de las poblaciones

Los individuos de la misma especie tienen fundamentalmente idénticas necesidades de recursos y ocupan el mismo nicho ecológico. Por esta razón, la competencia *intra*específica, es decir, la competencia entre individuos de la misma especie, es uno de los principales factores reguladores del tamaño de las poblaciones. Aunque la selección natural reduce la superposición de nichos entre individuos de especies diferentes, los que tienen nichos similares siguen compitiendo directamente por los recursos limitados. Esta competencia interespecífica puede restringir el tamaño y la distribución de las poblaciones en competencia.

Un estudio clásico de los efectos de la competencia interespecífica es el que llevó a cabo el ecologista J. Connell con percebes (los percebes son unos crustáceos que se adhieren permanentemente a las rocas y a otras superficies; las rocas de la figura 15-14a están cubiertas de percebes grises). Los percebes del género *Chthamalus* comparten los litorales rocosos de Escocia con otro género, *Balanus*, y sus nichos se traslapan considerablemente. Ambos géneros viven en la **zona intermareas**, una zona de la costa que las mareas cubren y dejan expuesta alternativamente. Connell encontró que *Chthamalus* domina la marea alta y *Balanus*, la marea baja. Cuando Connell retiró todos los *Balanus*, la población de *Chthamalus* aumentó y se diseminó más abajo, hacia la zona que antes habitara su competidor. Donde el hábitat es idóneo para ambos géneros, *Balanus* vence porque es más grande y crece con más rapidez. Pero *Chthamalus* tolera las condiciones de mayor sequedad, por lo que goza de una ventaja competitiva en la marea alta, donde sólo la pleamar sumerge a los percebes. Como lo ilustra este ejemplo, la competencia interespecífica limita tanto el tamaño como la distribución de las poblaciones en competencia.

3 ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre los depredadores y sus presas?

Los depredadores se alimentan de otros organismos que matan con ese propósito. Los ecologistas incluyen a veces los animales herbívoros (los animales que comen plantas) en esta categoría general, porque pueden tener una influencia importante en el tamaño y distribución de las poblaciones de plantas. Definiremos la depredación en su sentido más amplio, de modo que incluya la vaca que pasta, el mejillón cebra que se alimenta de algas microscópicas, el pez gobio que se come al mejillón cebra, el murciélago que se lanza sobre una palomilla y el halcón con un ave más pequeña en sus garras (Fig. 15-3). Casi todos los depredadores son más grandes que sus presas o bien cazan colectivamente, como hacen los lobos para derribar un alce. En general, los depredadores son menos abundantes que sus presas; conoceremos la razón de ello en el capítulo siguiente.

Las interacciones entre depredador y presa moldean las adaptaciones evolutivas

Para sobrevivir, los depredadores deben alimentarse y las presas deben evitar servir de alimento. Por consiguiente, las poblaciones de depredadores y presas ejercen una intensa presión ambiental mutua que da por resultado su coevolución. A medida que las presas resultan más difíciles de atrapar, los depredadores deben tornarse más hábiles para la caza. La coevolución ha dotado al guepardo de gran celeri-

(a) (b) (c)

Figura 15-3 Formas de comportamiento depredatorio
(a) Vacas pastando en la hierba de la pradera. Los duros tallos del pasto han evolucionado debido a la presión depredatoria de los herbívoros. ***(b)*** Un murciélago de orejas largas utiliza un refinado sistema de ecolocación para cazar esta palomilla, que ha perfeccionado detectores de sonido y comportamientos especiales para evitar al murciélago. ***(c)*** Este halcón de cola blanca se prepara para darse un festín con un ave más pequeña.

dad y manchas de camuflaje (véase la figura 15-7a), y a su presa, la cebra, de rapidez y rayas de camuflaje. La coevolución ha dado origen a la aguda visión del halcón, y a los venenos y brillantes colores de la rana flecha venenosa y la serpiente coralillo (véanse las figuras 15-8 y 15-9a). En las secciones siguientes examinaremos algunos de los resultados evolutivos de las interacciones entre depredadores y presas.

Algunos depredadores y presas han adoptado comportamientos que se contrarrestan

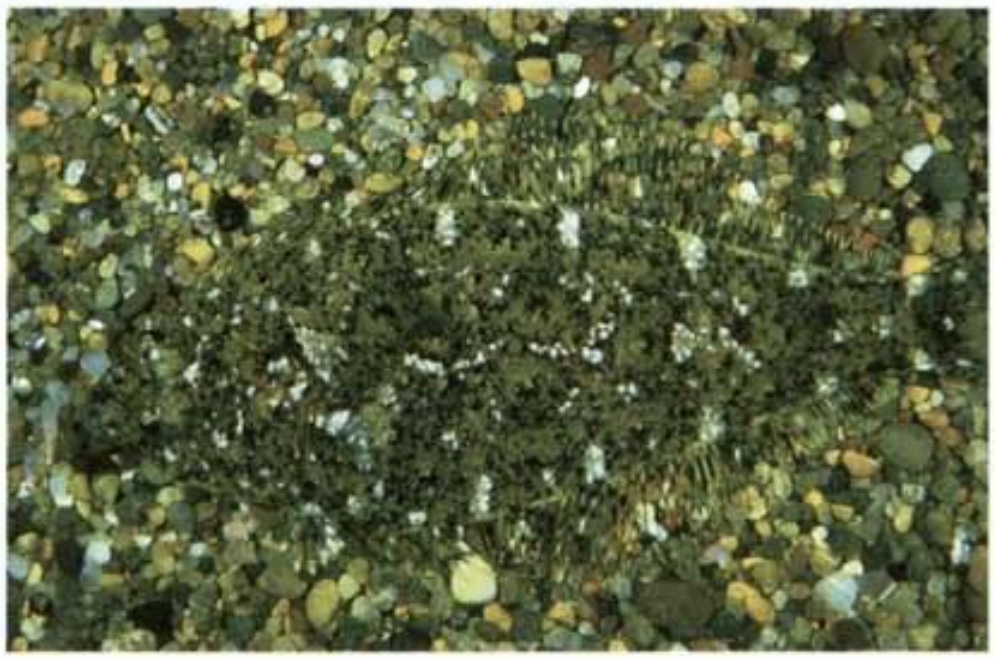
Las adaptaciones de los murciélagos y las palomillas ofrecen un excelente ejemplo de cómo moldea la coevolución tanto las estructuras físicas como los comportamientos. En su mayoría, los murciélagos son cazadores nocturnos que se orientan y localizan presas por ecolocación. Estos animales emiten pulsaciones sonoras de frecuencia extremadamente alta y gran intensidad y, mediante el análisis de los ecos que regresan a ellos, crean una "imagen" de su entorno. Por la presión selectiva de este sistema especializado de localización de presas, ciertas palomillas (una presa favorita de los murciélagos) han perfeccionado unos oídos simples que son especialmente sensibles a las frecuencias que los murciélagos ecolocalizadores utilizan. Cuando escuchan a un murciélago, estas palomillas intentan evadirse volando de forma errática o dejándose caer al suelo. Los murciélagos pueden contrarrestar esta defensa llevando la frecuencia de sus pulsaciones sonoras fuera del intervalo de sensibilidad de la palomilla. Algunas palomillas han perfeccionado un método para inteferir la ecolocación de los murciélagos produciendo sus propios chasquidos de alta frecuencia. En respuesta a esto, cuando caza una palomilla chasqueante, el murciélago puede interrumpir temporalmente sus propias pulsaciones sonoras y hacer blanco en la polilla siguiendo los chasquidos de ésta.

El camuflaje oculta tanto a los depredadores como a sus presas

Un antiguo dicho de las novelas de detectives es que el mejor lugar para esconderse puede estar justo a la vista de todo el mundo. Tanto los depredadores como sus presas han adoptado colores, dibujos y formas parecidos a su entorno. Estos disfraces, llamados **camuflaje**, hacen que los animales pasen desapercibidos aun a la vista de todos (Fig. 15-4).

Algunos animales muestran un gran parecido con objetos específicos, como hojas, ramitas, algas marinas, espinas o incluso excrementos de aves (Fig. 15-5a-c). Los animales camuflados tienden a permanecer inmóviles en vez de huir de sus depredadores; ¡un "excremento de pájaro" que huye sería muy notorio! En tanto que muchos animales camuflados parecen plantas, unos pocos tipos de plantas han evolucionado hasta parecer rocas, de las que sus depredadores herbívoros hacen caso omiso (Fig. 15-6).

El camuflaje también ayuda a los depredadores que emboscan a su presa. Por ejemplo, un guepardo manchado pasa desapercibido en la hierba mientras acecha a los mamíferos que pastan. El pez rana se parece mucho a las rocas cubiertas de algas y a las algas sobre las que reposa inmóvil, con un señuelo que se alza de su labio superior (Fig. 15-7). Los peces pequeños advierten sólo el señuelo, y el pez rana los traga cuando se acercan a él.



(a)

(b)

Figura 15-4 Camuflaje por combinación
(a) Este lenguado de la arena es un pez oceánico aplanado que habita en el fondo del mar y tiene una coloración moteada muy parecida a la arena sobre la que reposa. ***(b)*** Este chotacabras de Belice en su nido se distingue con dificultad de la hojarasca que lo rodea.

Los colores brillantes suelen ser una advertencia de peligro

Ciertos animales han evolucionado de forma muy diferente, y exhiben una **coloración de advertencia** (Fig. 15-8; véanse también las figuras 15-9 y 15-12). Estos animales tienen por lo regular un sabor desagradable y muchos de ellos son venenosos, como la avispa común, con sus bandas de color amarillo brillante y negro. Puesto que envenenar al depredador no es mucho consuelo después de que lo han comido a uno, los colores brillantes proclaman "¡cómeme con tu propio riesgo!" Una sola experiencia desagradable basta para enseñar a los depredadores a evitar estas notorias presas.

Algunos organismos se protegen por mimetismo

El término **mimetismo** se refiere a una situación en la que una especie evoluciona hasta parecerse a otra cosa, por lo regular otro tipo de organismo. Por ejemplo, una vez que evoluciona una coloración de advertencia, surge una ventaja selectiva para los animales inofensivos que se parecen a los venenosos. La mortífera serpiente coralillo tiene una brillante coloración de advertencia, y la inofensiva serpiente rey de las montañas evita a sus depredadores asemejándose a la coralillo (Fig. 15-9a, b).

(a)

(b)

(c)

Figura 15-5 Camuflaje por semejanza con objetos específicos
Su parecido con partes poco interesantes del medio permite a ciertos animales evitar convertirse en presas. ***(a)*** Una palomilla cuyo color y forma son semejantes a los de un excremento de ave reposa inmóvil sobre una hoja. ***(b)*** El dragón de mar frondoso (un "caballito de mar" australiano) tiene extensiones de su cuerpo que imitan las algas entre las que normalmente se oculta. ***(c)*** Los bichos espina de Florida pasan desapercibidos por su semejanza con las espinas de una rama.

Figura 15-6 Planta que imita una roca
Este cacto del sudoeste de Estados Unidos recibe acertadamente el nombre de "cacto roca viva".

(a)

(b)

Figura 15-7 El camuflaje ayuda a los depredadores
(a) Mientras acecha a sus presas, el guepardo se confunde con el fondo de hierba. ***(b)*** Combinando el camuflaje con el mimetismo agresivo, un pez rana aguarda emboscado; su cuerpo camuflado armoniza con la roca incrustada de esponjas sobre la que reposa. El señuelo atrae a depredadores pequeños que terminan convertidos en presas.

Figura 15-8 Coloración de advertencia
La rana flecha venenosa sudamericana, con su piel venenosa, anuncia su desagradable sabor con motivos de colores brillantes y contrastantes.

Al parecerse una a otra, dos especies de sabor desagradable pueden aprovechar cada una la penosa experiencia de los depredadores con la otra. Por ejemplo, los depredadores aprenden rápidamente a evitar las notorias rayas de las abejas, avispones y avispas. La mariposa monarca es venenosa y de sabor desagradable, y las mariposas virrey (que, como los investigadores han descubierto recientemente, tienen un gusto igualmente desagradable), tienen dibujos en las alas notablemente parecidos a los de las mariposas monarca (Fig. 15-9c, d). Un dibujo coloreado común a varias especies da por resultado un aprendizaje más rápido por parte de los depredadores y menos depredación de todas las especies con colores similares.

Algunos depredadores han perfeccionado un **mimetismo agresivo**, una estrategia de "lobo con piel de oveja", por el que se asemejan a un animal inofensivo o a una parte del entorno e incitan a su presa a acercarse. Por ejemplo, aunque el pez rana se parece a las rocas cubiertas de algas entre las cuales merodea, hace oscilar un poco arriba de su boca un señuelo que se retuerce y que semeja un pez pequeño (véase la figura 15-7b). El pez rana se traga de inmediato al pez curioso atraído por el señuelo.

(a)

(b)

(c)

(d)

Figura 15-9 Mimetismo de advertencia
La coloración de advertencia de ***(a)*** la venenosa serpiente coralillo es imitada por ***(b)*** la inofensiva serpiente rey de las montañas. El mimetismo mutuo de la coloración de advertencia por parte de la mariposa monarca ***(c)***, de sabor desagradable, y de la mariposa virrey ***(d)***, de gusto igualmente repugnante, protege a ambas especies. Luego de intentar alimentarse de cualquiera de estas especies, un ave las evitará a las dos.

(a)

(b)

Figura 15-10 Mimetismo visual y conductual
(a) Cuando se aproxima una araña saltadora, *(b)* la mosca de la baya de nieve extiende sus alas para exhibir un dibujo que semeja patas de araña. La mosca intensifica el efecto ejecutando una danza de saltitos laterales que remeda el movimiento de las patas de una araña saltadora que defiende su territorio.

Una variante refinada del tema de las presas que imitan a sus depredadores es la que se observa en la mosca de la baya de nieve, que es objeto de cacería por parte de la araña saltadora territorial. Cuando una mosca advierte la presencia de una araña que se aproxima, extiende sus alas y las mueve hacia atrás y adelante en una danza de saltitos. Al ver esta exhibición, es probable que la araña huya de la inofensiva mosca. ¿Por qué? Los investigadores han observado que las marcas de las alas de la mosca se parecen mucho a las patas de otra araña saltadora. Los movimientos irregulares de la mosca remedan los que ejecuta una araña saltadora cuando expulsa a otra araña de su territorio (Fig. 15-10). La selección natural ha armonizado con gran finura el comportamiento y la apariencia de la mosca para evitar que ésta sea víctima de las arañas saltadoras.

Ciertas especies de presas utilizan otra forma de mimetismo: la **coloración de sobresalto.** Varios insectos, e incluso algunos vertebrados como la rana de ojos falsos, han adquirido por evolución motivos coloreados muy parecidos a los ojos de un animal mucho más grande y posiblemente peligroso (Fig. 15-11). Si un depredador se acerca, la presa exhibe de improviso sus manchas que parecen ojos, con lo que sobresalta al depredador y tiene oportunidad de escapar.

Algunos depredadores y presas toman parte en contiendas químicas

Numerosos depredadores y presas han perfeccionado diversas sustancias químicas con fines de ataque y defensa. El veneno de las arañas y las serpientes venenosas, como la coralillo, por ejemplo (véase la figura 15-9), cumple la función de paralizar las presas y también de disuadir a los depredadores. Muchas plantas producen toxinas defensivas. Por ejemplo, los lupinos, cuyas flores adornan tanto los jardines como los prados de las montañas y los campos, producen sustancias químicas, llamadas *alcaloides,* que impiden el ataque de la mariposa azul, cuyas larvas se alimentan de los brotes del lupino. De hecho, los diferentes individuos de una misma especie de lupino producen formas distintas de alcaloides, lo que dificulta a las mariposas adquirir resistencia a ellos.

(a)

(b)

(c)

Figura 15-11 Coloración de sobresalto
(a) Cuando se siente amenazada, la rana de ojos falsos levanta las ancas, que parecen los ojos de un depredador más grande. Esto sobresalta al depredador verdadero y brinda a la rana la oportunidad de huir. *(b)* La palomilla pavo real de Trinidad está bien camuflada, pero, si un depredador llega a aproximarse, la palomilla abre sus alas para mostrar unas manchas que parecen ojos grandes. *(c)* El parecido de esta larva oruga de la mariposa cola de golondrina con una serpiente ahuyenta a sus depredadores. Adviértase que la cabeza de la oruga es la "nariz de la serpiente".

(a)

(b)

Figura 15-12 Guerra química
(a) El escarabajo bombardero rocía un líquido tóxico caliente en respuesta a un pellizco en la pata. ***(b)*** Una oruga monarca se alimenta del vencetósigo, que contiene una potente toxina. ¿Por qué tiene la oruga rayas de colores brillantes en vez de ser verde?

Ciertos moluscos, como los calamares, los pulpos y ciertas babosas de mar, emiten nubes de tinta cuando son atacados. Estas vistosas "cortinas de humo" químicas confunden a los depredadores y enmascaran la huida de la presa. Un ejemplo espectacular de defensa química es el que ofrece el escarabajo bombardero. Como respuesta a la mordedura de una hormiga, el escarabajo deposita las secreciones de unas glándulas especiales en una cámara abdominal, donde ciertas enzimas catalizan una reacción química explosiva que lanza un chorro de líquido hirviente y tóxico contra el atacante (Fig. 15-12a).

Las plantas y los herbívoros tienen adaptaciones coevolutivas

Los herbívoros no se ubican claramente en las categorías de parásito o depredador. Un caballo o vaca que pasta arranca y mata algunas hierbas, pero casi siempre actúa como una podadora de pasto que recorta, pero no mata las plantas. Como quiera que los clasifiquemos, los herbívoros ejercen una fuerte presión selectiva sobre las plantas para evitar ser devoradas. Las plantas han perfeccionado diversas adaptaciones químicas que disuaden a sus "depredadores" herbívoros. Muchas de ellas, como el vencetósigo, sintetizan sustancias tóxicas y de sabor desagradable. A medida que las plantas perfeccionaban sustancias tóxicas para su defensa, ciertos insectos encontraron formas de eliminar la toxicidad de estas sustancias o incluso de utilizarlas. El resultado de todo esto es que prácticamente toda planta tóxica sirve de alimento al menos a un tipo de insecto. Por ejemplo, las mariposas monarca depositan sus huevecillos en el algodoncillo*, cuando sus larvas eclosionan, consumen la planta tóxica (Fig. 15-12b). Las orugas no sólo toleran el veneno del vencetósigo, sino que además lo almacenan en sus tejidos como defensa contra sus propios depredadores. Después de la metamorfosis, la mariposa monarca conserva la toxina almacenada (véase la figura 15-9c).

* Algodoncillo es el nombre común de la *Asclepias syriaca*. (*N. del R.T.*)

Los pastos han incorporado sustancias silíceas (vítreas) duras en sus hojas que disuaden a todos los depredadores herbívoros salvo a los que cuentan con dientes moledores fuertes y mandíbulas poderosas, como las de la vaca de la figura 15-3a. Por consiguiente, la presión ambiental ha favorecido la aparición de dientes más largos y duros en los animales que pastan. Un ejemplo de esto es la coevolución de los caballos y de los pastos que les sirven de alimento. En una escala de tiempo evolutiva, los pastos endurecieron sus hojas para reducir la actividad depredatoria, y los caballos adquirieron dientes más largos con cubiertas de esmalte más gruesas que resisten el desgaste.

4 ¿Qué es la simbiosis?

La **simbiosis**, que literalmente significa "vivir juntos", se define como una interacción estrecha entre organismos de especies diferentes durante un tiempo prolongado. Considerada en su sentido más amplio, la simbiosis incluye el parasitismo, el mutualismo y el comensalismo. Aunque una de las especies siempre saca provecho de las relaciones simbióticas, la segunda especie puede no verse afectada, sufrir daño o recibir beneficios (véase la tabla 15-1). El **comensalismo** es una relación en la que una de las especies obtiene beneficios y la otra no se ve afectada relativamente. Los percebes que se adhieren a la piel de una ballena, por ejemplo, consiguen viajar gratuitamente a través de aguas ricas en nutrimentos sin dañar a la ballena. En el parasitismo y en el mutualismo, donde ambos organismos se ven afectados, los participantes actúan uno sobre el otro como poderosos agentes de selección natural. Aquí analizaremos estas dos formas de interacción con la comunidad.

El parasitismo daña, pero no mata de inmediato al huésped

En el **parasitismo**, un organismo obtiene la ventaja de alimentarse de otro. Los **parásitos** viven dentro de su presas, llamadas *huéspedes,* o sobre ellas; normalmente las dañan o las debilitan, pero no las matan de inmediato. Aunque a veces es difícil distinguir con claridad entre un depredador y un parásito, los parásitos son en general mucho más pequeños y más numerosos que sus huéspedes. Entre los parásitos más conocidos están las tenias, las pulgas y numerosos protozoarios, bacterias y virus patógenos. Muchos parásitos, en particular los gusanos y los protozoarios, tienen ciclos de vida complejos en los que intervienen dos o más huéspedes (véase el capítulo 9). Hay unos pocos vertebrados parásitos: la lamprea, que se adhiere a un pez huésped y chupa su sangre, es un ejemplo poco común.

La diversidad de las bacterias y virus infecciosos y la precisión del sistema inmunitario que contrarresta su ataque son prueba palpable de las poderosas fuerzas de la coevolución entre los microorganismos parásitos y sus huéspedes. Considérese el caso del parásito del paludismo, que ha ejercido una fuerte presión ambiental en favor del gen de hemoglobina defectuoso de los seres humanos que provoca la anemia de células falciformes. El parásito no sobrevive en los glóbulos rojos afectados por esta enfermedad. En ciertas zonas de África, donde el paludismo es común, hasta 20% de la población humana tiene el gen de células falciformes.

Otro ejemplo es el *Trypanosoma,* un protozoario parásito que origina tanto la enfermedad del sueño humana como una enfermedad del ganado llamada *nagana.* Este parásito afecta relativamente poco al antílope africano, que coevolucionó con él. La mayor parte del ganado infectado, una especie de introducción más reciente, sufre la infección, pero sobrevive a ella si se ha criado en una región infestada por varias generaciones. El ganado recién importado, en cambio, muere por lo general si no recibe tratamiento.

En las interacciones mutualistas ambas especies obtienen beneficios

Cuando dos especies interactúan de modo que ambas obtienen provecho de ello, la relación recibe el nombre de **mutualismo.** Las manchas coloreadas y realzadas que vemos sobre las rocas son probablemente líquenes, una asociación mutualista de un alga y un hongo (Fig. 15-13a). El hongo brinda sostén y protección al mismo tiempo que obtiene alimento del alga fotosintética, cuyos brillantes colores son pigmentos que capturan luz. Las interacciones mutualistas entre las plantas con flor y sus polinizadores se estudian en el capítulo 11. Hay asociaciones mutualistas en el tracto digestivo de las vacas y de las termitas, donde protistas y bacterias encuentran alimento y abrigo al mismo tiempo que ayudan a sus huéspedes a extraer nutrimentos, y en nuestros propios intestinos, donde las bacterias sintetizan ciertas vitaminas. Las bacterias nitrificantes que habitan en cámaras especiales sobre las raíces de las plantas leguminosas son otro ejemplo importante. Estas bacterias reciben alimento y abrigo de la planta y, a cambio, capturan nitrógeno en una forma que la planta puede utilizar. Algunos socios mutualistas han coevolucionado al grado de que ninguno de ellos sobrevive por sí solo. Un ejemplo de esto es el mutualismo de hormigas y acacias que se describe en la sección "Investigación científica: Hormigas y acacias, una pareja insólita".

Las relaciones mutualistas en las que participan vertebrados son poco frecuentes y, por lo regular, menos íntimas y extendidas. El pez payaso se refugia entre los tentáculos venenosos de las anémonas, que son inofensivos para él. El pez obtiene abrigo y protección y, al menos ocasionalmente, lleva un poco de alimento a su anémona.

5 ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura de la comunidad?

En algunas comunidades, una cierta especie fundamental, llamada **especie clave**, desempeña un papel preponderante en la determinación de la estructura de la comunidad, papel que es desproporcionado en relación con la abundancia de la especie en la comunidad. La eliminación de la especie clave altera espectacularmente la comunidad. Por ejemplo, en 1969 R. Paine, un ecologista de la Universidad de Washington, retiró las estrellas de mar depredadoras *Pisaster* (Fig. 15-14a) de algunas secciones de la costa intermareal rocosa de Was-

(a)

(b)

Figura 15-13 Mutualismo
(a) Este liquen de brillantes colores que crece sobre la roca desnuda es una relación mutualista entre un alga y un hongo. ***(b)*** El pez payaso se acomoda indemne entre los tentáculos cáusticos de la anémona. El pez recibe protección y a veces lleva alimento a la anémona en esta relación mutualista.

Investigación científica

Hormigas y acacias: Una pareja insólita

Daniel Janzen, estudiante de doctorado de la Universidad de Pensilvania, recorría a pie un camino de Veracruz, México, cuando vio un escarabajo volador que se posaba sobre un árbol espinoso, tan sólo para ser ahuyentado de él por una hormiga. Cuando se acercó, vio que el árbol, una acacia cuerno de toro, estaba cubierta de hormigas. Una gran colonia de hormigas del género *Pseudomymex* habitaba en el interior de las espinas agrandadas de la planta, cuyo interior blando y carnoso se extrae con facilidad para crear un refugio (Fig. E15-1).

A fin de averiguar cuál es la importancia de las hormigas para el árbol, Janzan comenzó a quitar las espinas a mano hasta que encontró y arrancó la espina que alojaba a la hormiga reina, con lo cual destruyó la colonia. Más tarde, Janzen recurrió a métodos más eficientes, aunque peligrosos: utilizó un insecticida para eliminar todas las hormigas de un gran grupo de acacias. El veneno dejó intactas las acacias, Janzen enfermó por causa de él y todas las hormigas murieron. Menos de un año después de rociar el insecticida, Janzen encontró que todas las acacias habían muerto, consumidas por los insectos y otros herbívoros y faltas de sol debido a la sombra de otras plantas competidoras. En el terreno en torno a los árboles, que normalmente las hormigas mantenían podado, la vegetación había crecido demasiado. Al parecer, los árboles dependían de las hormigas residentes en ellos para su supervivencia.

Para saber si las hormigas podían sobrevivir lejos del árbol, Janzen quitó laboriosamente todas las espinas habitadas por hormigas de 100 árboles de acacia, sufriendo numerosas picaduras mientras lo hacía. Janzen alojó cada colonia de hormigas en un frasco provisto de vegetación local distinta de las acacias y de insectos para servir de alimento. Todas las colonias de hormigas murieron de inanición. Al examinar detenidamente las acacias, Janzen encontró unas estructuras hinchadas llenas de jarabe dulce en la base de las hojas, así como unas cápsulas ricas en proteína en sus puntas (Fig. E15-1, recuadro). Estos dos materiales juntos proporcionan a las hormigas una dieta equilibrada.

Los experimentos de Janzen sugieren claramente que estas especies de hormigas y acacias tienen una relación mutualista obligada: ninguna de ellas sobrevive sin la otra. Desde luego, fueron necesarias más observaciones para respaldar esta hipótesis. El hecho de que las hormigas muriesen de inanición en los frascos de Janzen no descarta la posibilidad de que las hormigas pudiesen sobrevivir satisfactoriamente en otro lugar; pero, de hecho, nunca se ha encontrado esta especie de hormiga llevando una vida independiente. De modo análogo, nunca se ha visto una acacia cuerno de toro sin su colonia residente de hormigas. Fue así como una observación fortuita seguida de una investigacion minuciosa permitió descubrir una importante asociación mutualista.

Figura E15-1 Una relación mutualista
Las hojas de ciertas acacias producen cápsulas amarillas ricas en proteína en la punta. Estas cápsulas sirven de alimento a las hormigas que residen en la planta. (Recuadro) Un agujero de la espina agrandada de la acacia cuerno de toro proporciona albergue a los integrantes de la colonia de hormigas. La hormiga que entra en la espina lleva una cápsula de alimento producida por la acacia. La colonia invade más espinas a medida que crece.

hington. Los mejillones, unos moluscos bivalvos que son una presa favorita de *Pisaster* llegaron a ser tan abundantes que expulsaron por competencia a las algas y otros invertebrados que normalmente coexisten en las comunidades intermareales. Otro invertebrado marino, la langosta, puede ser una especie clave cerca de la costa oriental de Canadá. La pesca excesiva de langosta permitió que los erizos, que son presa de la langosta, aumentaran en número. La explosión de la población de erizos de mar eliminó casi en su totalidad ciertos tipos de algas que sirven de alimento a los erizos y dejó grandes extensiones de roca desnuda donde alguna vez existió una comunidad muy variada. En la sabana africana, el elefante africano es un depredador clave. Debido a que se alimentan de árboles pequeños y arbustos, los elefantes impiden que los bosques invadan la sabana y contribuyen a conservar la comunidad de los pastizales (Fig. 15-14b).

Es difícil identificar las especies clave, porque para ello idealmente habría que retirar selectivamente la especie y estudiar la comunidad durante varios años antes y después de su extracción. Sin embargo, muchos estudios ecológicos, llevados a cabo después de que Paine introdujera el concepto, prueban que las especies clave son importantes en una exten-

(a)

(b)

Figura 15-14 Especies clave
(a) La estrella de mar Pisaster es una especie clave a lo largo del rocoso litoral noroeste del Pacífico. *(b)* El elefante es una especie clave de la sabana africana.

sa variedad de comunidades. ¿Por qué es conveniente estudiar las especies clave? A medida que las actividades humanas violan los ecosistemas naturales, resulta cada vez más urgente comprender las interacciones con la comunidad y preservar las especies que son cruciales para el mantenimiento de la comunidad natural.

6 Sucesión: ¿Cómo cambia una comunidad a través del tiempo?

En un ecosistema terrestre maduro, las poblaciones que constituyen la comunidad interactúan unas con otras y con su entorno inanimado en formas complejas. Pero esta enmarañada red de vida no surgió totalmente formada de la roca desnuda o del suelo llano, sino que emergió en etapas a lo largo de mucho tiempo, por un proceso denominado **sucesión**. La sucesión es un cambio estructural de una comunidad y de su ambiente inanimado al paso del tiempo. Es una especie de "relevo de la comunidad" en el que los conjuntos de plantas y animales toman el lugar unos de otros con arreglo a un orden que es predecible hasta cierto punto.

La sucesión se observa más fácilmente en los ecosistemas terrestres y de agua dulce. Los estanques y lagos de agua dulce tienden a sufrir una serie de cambios que, a lo largo del tiempo, los transforman primero en pantanos y finalmente en terrenos secos. Las dunas de arenas movedizas son estabilizadas por plantas trepadoras y con el tiempo pueden llegar a mantener un bosque. Las erupciones volcánicas crean islas nuevas susceptibles de ser colonizadas; o bien, como en el caso del monte Santa Helena, pueden trastornar las comunidades ya existentes, pero dejar un ambiente rico en nutrimentos que alienta la rápida invasión por nuevas formas de vida (Fig. 15-15b). Los incendios forestales, aunque destruyen una comunidad existente, también liberan nutrimentos y crean condiciones favorables para una rápida sucesión (Fig. 15-15c).

Los cambios precisos que ocurren durante la sucesión son tan variados como los ambientes en los que se lleva a cabo la sucesión, pero podemos reconocer ciertas etapas de carácter general. En cada caso, inician la sucesión unos pocos invasores fuertes llamados **pioneros**. Si nada la perturba, la sucesión prosigue hasta formar una **comunidad clímax** variada y relativamente estable, que es el término de la sucesión. En nuestro análisis de la sucesión concentraremos nuestra atención en las comunidades vegetales.

Existen dos formas principales de sucesión: Primaria y secundaria

La sucesión adopta dos formas principales: primaria y secundaria. Durante la **sucesión primaria** una comunidad coloniza poco a poco la roca desnuda, arena o un estanque glacial limpio donde no hay rastro de una comunidad anterior. La generación de una comunidad "desde cero" es un proceso que por lo regular toma miles o incluso decenas de miles de años. Durante la **sucesión secundaria** se desarrolla una nueva comunidad después de que un ecosistema existente ha sido trastornado, como en el caso de un incendio forestal o un campo agrícola abandonado. La sucesión secundaria se lleva a cabo mucho más rápidamente que la sucesión primaria, porque la comunidad anterior ha dejado su marca en forma de suelo y semillas. La sucesión en un campo agrícola abandonado del sudeste de Estados Unidos puede alcanzar su clímax al cabo de tan sólo dos siglos.

Conforme las especies se sustituyen unas a otras durante la sucesión, interactúan de diversas maneras. Los líquenes, unas especies pioneras que crecen sobre la roca desnuda durante la sucesión primaria, transforman efectivamente el ambiente en formas que favorecen a sus competidores porque ponen nutrimentos en libertad. Durante la sucesión secundaria casi todas las plantas pioneras son anuales (pastos, malezas o flores silvestres que viven durante una sola estación de crecimiento) y por lo general producen grandes cantidades de semillas fáciles de dispersar que les ayudan a colonizar los espacios abiertos. Estas especies pioneras aman el Sol y crecen con rapidez, pero no compiten satisfactoriamente contra las especies de vida más larga (perennes) que gradualmente aumentan de tamaño y cubren con su sombra a las pioneras. En los ejemplos que siguen examinaremos estos procesos con más detenimiento.

(a)

(b)

(c)

Figura 15-15 La sucesión en curso
Estos pares de fotografías ilustran la sucesión primaria y secundaria. ***(a)*** Izquierda: El volcán hawaiano Kilauea ha hecho erupción en repetidas ocasiones a partir de 1983, lanzando ríos de lava sobre los campos circundantes. Derecha: Un helecho pionero echa raíces en la lava endurecida. ***(b)*** Izquierda: El 18 de mayo de 1980, la explosión del monte Santa Helena en el estado de Washington devastó el ecosistema de bosque de pinos de sus laderas. Derecha: Veinte años después, la vida abunda en el paisaje que en un tiempo fue estéril. Debido a que aún había restos del antiguo ecosistema, éste es un ejemplo de sucesión secundaria. ***(c)*** En el verano de 1988, grandes incendios arrasaron los bosques del Parque Nacional Yellowstone, en Wyoming. Derecha: Árboles y plantas con flor brotaron bajo la luz del sol, y las poblaciones de vida silvestre se recuperan a medida que se produce la sucesión secundaria.

La sucesión primaria comienza en la roca desnuda

La figura 15-16 ilustra la sucesión primaria en Isle Royale, Michigan, una isla del lago Superior. La roca desnuda, como la que deja expuesta un glaciar que retrocede, o bien lava fundida que se ha enfriado, libera nutrimentos minerales por *meteorización*. La meteorización provoca la formación de fisuras en la roca debido a la contracción y expansión alternadas que provocan los ciclos de congelación y descongelación. La acción química, como la lluvia ácida, por ejemplo, destruye aún más la superficie.

Para los líquenes, la roca erosionada ofrece un lugar de fijación donde no hay competidores y sí luz solar en abundancia. Los líquenes llevan a cabo la fotosíntesis y obtienen minerales disolviendo parte de la roca con un ácido que secretan. A medida que los líquenes pioneros se extienden sobre la roca, musgos amantes del Sol y resistentes a la sequía

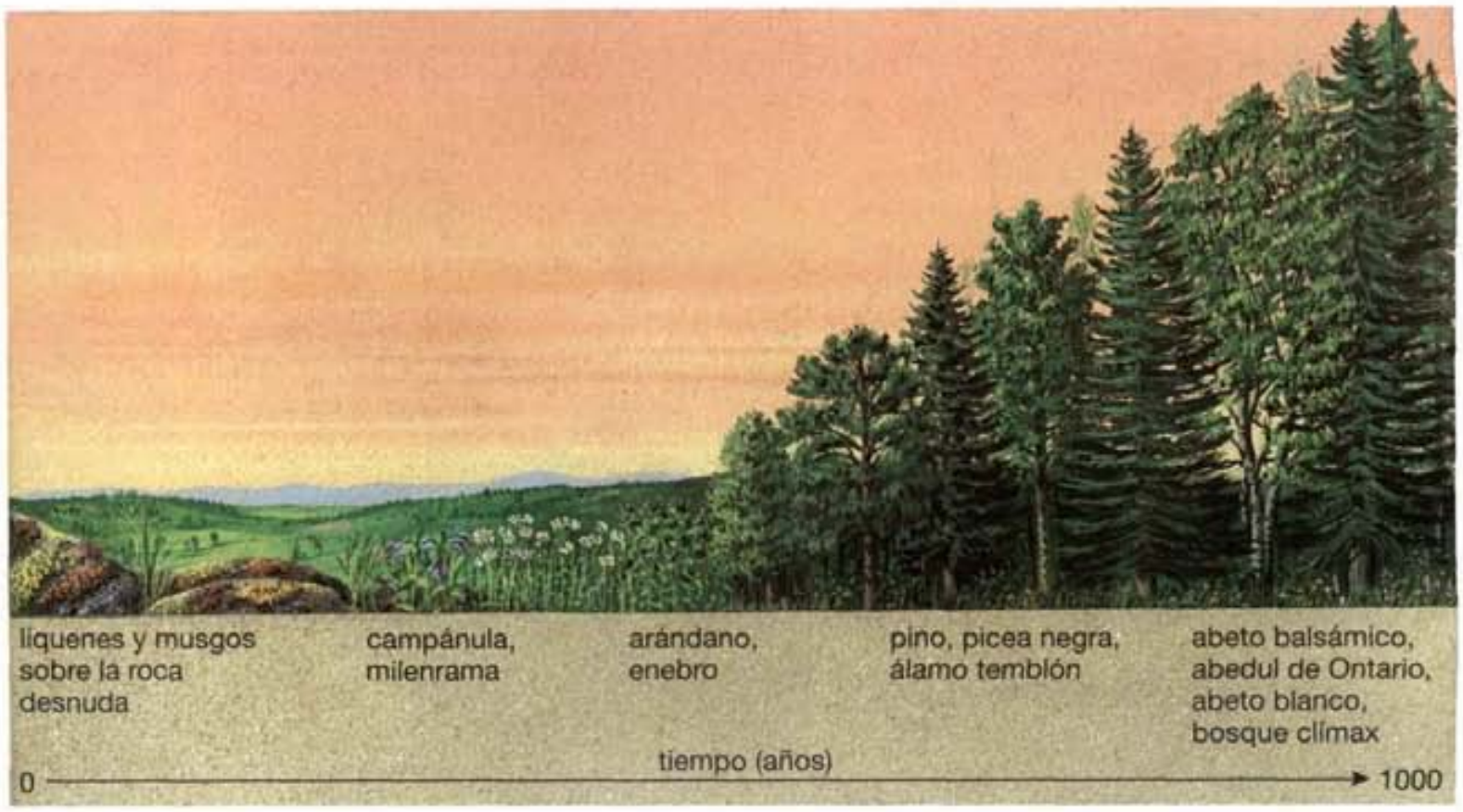


Figura 15-16 Sucesión primaria
Aquí se muestra la sucesión primaria que se lleva a cabo sobre la roca desnuda en el norte de Michigan.

comienzan a crecer en las grietas. Fortalecido por los nutrimentos liberados por los líquenes, el musgo forma un tapete denso que atrapa polvo, partículas de roca diminutas y fragmentos de residuos orgánicos. La muerte de parte del musgo agrega elementos a una creciente base de nutrimentos, y el tapete de musgo actúa como una esponja que atrapa humedad. Dentro del musgo germinan las semillas de plantas más grandes, como la campánula y la milenrama. Más tarde, estas plantas mueren y sus cuerpos se suman a una capa de suelo cada vez más espesa. Después, arbustos leñosos como el arándano y el enebro aprovechan el suelo recién formado, y el musgo y los líquenes pueden quedar cubiertos por su sombra y sepultados bajo una capa de hojas y vegetación en descomposición. Con el tiempo, árboles como el pino, la pícea azul y el álamo temblón arraigan en las grietas más grandes y los arbustos amantes del sol quedan cubiertos por su sombra. Dentro del bosque prosperan las plantas de semilla de árboles más altos o de crecimiento más rápido, como el abeto balsámico, el abedul de Ontario y el abeto blanco. Con el tiempo, estos árboles se elevan por encima de los árboles originales, que son intolerantes a la sombra, y toman su lugar. Al cabo de mil años o más, un bosque clímax alto prospera en lo que alguna vez fue roca desnuda.

Una granja abandonada experimenta sucesión secundaria

La figura 15-17 ilustra la sucesión en una granja abandonada del sudeste de Estados Unidos. Las especies pioneras son malezas anuales de rápido crecimiento como el garranchuelo, la ambrosía y la acedera, que arraigan en el rico suelo que ya está presente y prosperan bajo la luz directa del Sol. Algunos años más tarde, invaden el terreno plantas perennes como los ásteres, la vara de oro, el pasto retama y arbustos leñosos como la zarzamora. Estas plantas se multiplican rápidamente y predominan durante varias décadas. Con el tiempo, toman su lugar pinos y árboles caducifolios de rápido crecimiento, como el tulipero de Virginia y el liquidámbar, que brotan de semillas arrastradas por el viento. Estos árboles destacan al

Figura 15-17 *Sucesión secundaria*
Aquí se muestra la sucesión secundaria que se lleva a cabo en un campo agrícola arado y abandonado del sudoeste de Estados Unidos.

cabo de unos 25 años, y un bosque de pinos domina el campo durante el resto del primer siglo. Entre tanto, árboles de madera dura resistentes a la sombra y de crecimiento lento, como el roble y el nogal americano, arraigan debajo de los pinos. Pasado el primer siglo, estos árboles comienzan a sobresalir y a dar sombra a los pinos, que terminan por morir por falta de Sol. Para finales del segundo siglo se tiene un bosque de clímax relativamente estable, dominado por el roble y el nogal americano.

También hay sucesión en los estanques y lagos

En los estanques o lagos de agua dulce, la sucesión ocurre a consecuencia de cambios dentro del estanque o lago y también como resultado de la entrada de nutrimentos desde el exterior del ecosistema. Los sedimentos y nutrimentos que introduce el agua que escurre del terreno circundante tienen efectos particularmente notables en los pequeños lagos, estanques y pantanos de agua dulce, que poco a poco experimentan una sucesión hasta transformarse en terrenos secos (Fig. 15-18). En los bosques, los lagos que experimentan sucesión llegan a formar praderas. A medida que el lago se rellena a partir de los bordes, los pastos colonizan el suelo recién expuesto. Conforme el lago se encoge y la pradera crece, los árboles invaden el terreno en torno a los bordes de la pradera. Si visitásemos un lago forestal 20 años después de una primera visita, probablemente lo encontraríamos un poco más pequeño.

La sucesión culmina en la comunidad clímax

La sucesión termina con una comunidad clímax relativamente estable, que subsiste por sí misma si no es perturbada por fuerzas externas (como incendios, invasión de una especie introducida o actividades humanas). Las poblaciones de una comunidad clímax tienen nichos ecológicos que les permiten coexistir sin sustituirse unas por otras. En general, las comunidades clímax tienen más especies y más tipos de interacción con la comunidad que las etapas más tempranas de la sucesión. Las especies vegetales que predominan en las comunidades clímax son en general más longevas y tienden a ser más grandes que las especies pioneras; esta tendencia es particularmente evidente en los ecosistemas donde el bosque es la comunidad clímax.

Es probable que al viajar hayamos advertido que el tipo de comunidad clímax varía notablemente de una región a la siguiente. Por ejemplo, al recorrer el estado de Colorado, se observa una comunidad clímax de pradera de pastos cortos en las llanuras orientales (en las escasas zonas donde no ha sido sustituida por fincas agrícolas), bosques de pinos y piceas en las montañas, tundra en las partes más altas y una comunidad clímax dominada por la artemisa en los valles occidentales. La naturaleza exacta de la comunidad clímax está determinada por numerosas variables geológicas y climáticas que incluyen la temperatura, la precipitación pluvial, la altura, la latitud, el tipo de roca (que determina la clase de nutrimentos disponibles), la exposición al Sol y al viento y muchas otras. Los sucesos naturales, como los huracanes, las avalanchas y los incendios iniciados por los rayos pueden destruir secciones de un bosque clímax, en cuyo caso se reinicia la sucesión secundaria y se crea un mosaico de diversas etapas de sucesión sin un ecosistema.

En muchos bosques de Estados Unidos los guardabosques están permitiendo que los incendios iniciados por los rayos sigan su curso al reconocer que este proceso natural es importante para el mantenimiento del ecosistema en su totalidad. Los incendios liberan nutrimentos que utilizan las plantas; además, matan algunos de los árboles que envuelven en llamas, aunque habitualmente no todos, con lo cual la luz solar llega al piso del bosque y estimula el crecimiento de plantas de **subclímax**, que pertenecen a una etapa de sucesión más temprana que la etapa de clímax. La combinación de regiones de clímax y subclímax dentro del ecosistema crea hábitats para un número más grande de especies.

Las actividades humanas pueden alterar notablemente la vegetación de clímax. Grandes extensiones de pastizales del oeste, por ejemplo, están dominadas hoy en día por la artemisa debido al pastoreo excesivo. El pasto que habitualmente

(a) (b) (c)

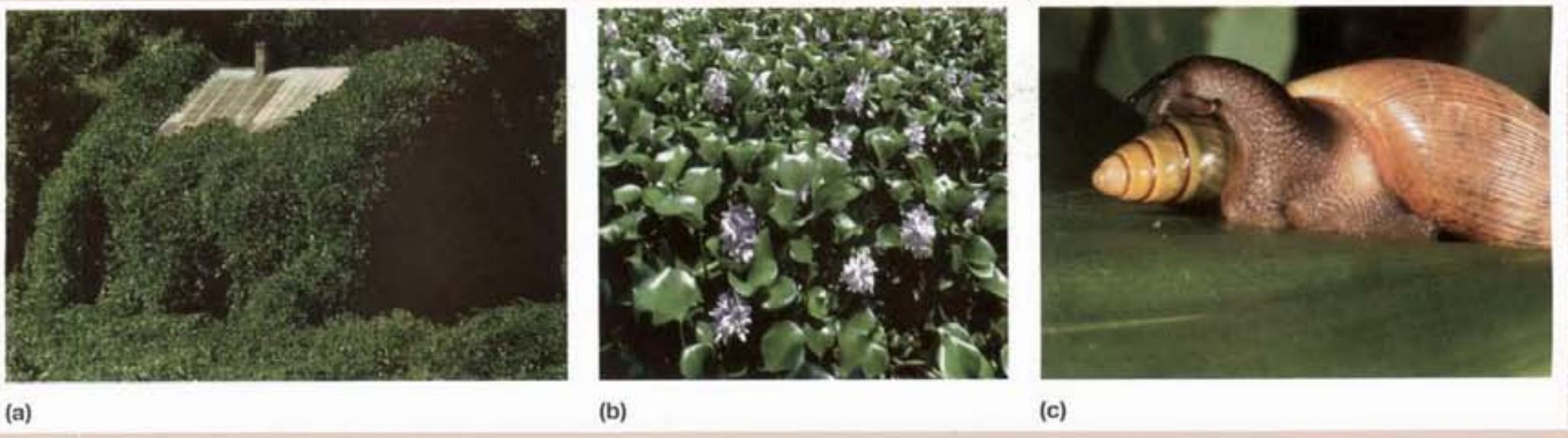
Figura 15-18 Sucesión en un estanque de agua dulce
En los estanques pequeños, los materiales que entran provenientes del entorno aceleran la sucesión. ***(a)*** En este pequeño estanque, los minerales disueltos arrastrados por el agua que escurre de los alrededores sostienen las plantas acuáticas, cuyas semillas o esporas fueron transportadas por los vientos o por aves y otros animales. ***(b)*** Al paso del tiempo, los cuerpos en descomposición de las plantas acuáticas forman suelo que brinda puntos de anclaje a más plantas terrestres. ***(c)*** Por último, el estanque se transforma totalmente en terreno seco.

Conservación de la Tierra
Invasores exóticos

A veces las **especies exóticas**, esto es, las especies introducidas en un ecosistema en el que no evolucionaron, no encuentran depredadores ni parásitos en su nuevo ambiente. El crecimiento irrestricto de la población de estos invasores puede dañar seriamente el ecosistema cuando éstos desplazan, vencen o se alimentan de las especies aborígenes. Tanto los estorninos como los gorriones ingleses se han extendido de forma impresionante desde su introducción deliberada en el este de Estados Unidos en la década de 1890. Su éxito provoca el desplazamiento de aves canoras nativas, con las cuales compiten por sitios para anidar. Las hormigas coloradas de América del Sur fueron introducidas accidentalmente en Alabama en cargamentos de madera en la década de 1930, y a partir de entonces se han extendido en todo el sur de Estados Unidos, con su hospitalario clima húmedo y cálido. Las hormigas coloradas desplazan y llegan a matar a otros insectos, aves e incluso mamíferos pequeños. Sus montículos arruinan los campos de cultivo, y sus dolorosas picaduras y agresivo temperamento hacen inhabitables los patios de las casas. Las palomillas lagartas europeas fueron introducidas en 1866 y todavía constituyen una seria amenaza para los árboles frutales y forestales de América del Norte. Ahora un nuevo invasor, el escarabajo longicorne asiático, está devorando árboles de madera dura en la ciudad de Nueva York y en Chicago. Este escarabajo, que en opinión de los funcionarios gubernamentales representa la mayor amenaza para los bosques desde la aparición de la palomilla lagarta, llegó en 1996 en plataformas y cajas de madera que llegaron de China.

También las plantas exóticas amenazan las comunidades naturales. En los años cuarenta se plantó extensaeente una enredadera japonesa llamada *kudzu* en el sur de Estados Unidos para contener la erosión. Hoy en día la kudzu constituye una plaga importante que crece excesivamente y mata los árboles y la maleza, y en ocasiones cubre totalmente casas pequeñas (Fig. E15-2a). El jacinto acuático, llevado de América del Sur a Estados Unidos como planta ornamental, ahora cubre alrededor de 800 000 hectáreas de lagos y vías navegables del sur de Estados Unidos, donde retarda el tránsito de barcos y desplaza la vegetación natural (Fig. E15-2b). En el noroeste del mar Mediterráneo, un alga extranjera (*Caulerpa*) escapó recientemente de un acuario de agua salada y ahora recubre el lecho marino como una alfombra de pasto artificial viviente y asfixia las comunidades naturales. En el verano de 2000 se advirtió la presencia de una gran extensión de esta alga en una laguna próxima a la costa de California, cerca de San Diego. La laguna fue puesta en cuarentena y tratada con herbicida, y se pidió a los buzos y barqueros que estuviesen alerta para identificar cualquier nuevo brote de esta nociva alga marina. ¿Conseguirán los diligentes esfuerzos que se realizan impedir la propagación de *Caulerpa*, o quedarán también asfixiados los ecosistemas marinos costeros de Estados Unidos? Entretanto, unos helechos trepadores importados del Viejo Mundo, introducidos probablemente por los viveristas, están cubriendo las copas de los árboles de todo el sur de Florida e invadiendo rápidamente la región de los Everglades, donde matan los árboles al privarlos de luz.

Los ecologistas estiman que en Estados Unidos se han establecido más de 6500 especies exóticas que han llevado a 315 especies aborígenes al borde de la extinción. El costo que representan los intentos por combatir estos destructivos invasores, aunado al costo de los daños que ocasionan, se estima en más de 120 000 millones de dólares anuales en Estados Unidos. Al evadir los frenos y equilibrios impuestos por milenios de coevolución, las especies exóticas están causando estragos en los ecosistemas naturales de todo el mundo. En tiempos recientes, los funcionarios que vigilan la vida silvestre han hecho intentos precavidos por establecer de nuevo estos frenos y equilibrios importando depredadores o parásitos que atacan ciertas especies exóticas. En Australia, una docena de conejos europeos introducidos en la década de 1840 se multiplicaron explosivamente hasta llegar a 300 millones en 1996; han destruido la vegetación original y compiten por alimento con especies nativas como los canguros. En 1996 los funcionarios pusieron en libertad un virus letal para los conejos en cientos de lugares de todo el continente. Este controvertido experimento ha dado buenos resultados hasta ahora. El virus no se ha propagado a otras especies, las poblaciones de conejos se han reducido en 95% en ciertas zonas, y las plantas y animales nativos se están recuperando. Este tipo de control es peligroso, no obstante, porque la introducción de más depredadores o parásitos exóticos en un ecosistema puede tener consecuencias imprevistas y posiblemente desastrosas para las especies aborígenes. En 1958 se llevó a Hawai un gran caracol depredador de Florida, el caracol lobo rosado (Fig. E15-2c), para que se alimentara de otra especie exótica, el caracol africano gigante, que representaba una amenaza para la vegetación nativa. Ahora, el caracol lobo rosado está atacando muchas especies de caracoles aborígenes y podría provocar su extinción. Al no poder matar al invasor de Florida sin acabar al mismo tiempo con las especies nativas, los funcionarios hawaianos han optado por cercar las extensiones de terreno donde habitan los caracoles nativos en peligro con barreras de aluminio corrugado rodeadas de un "foso" de cristales de sal para ahuyentar a los depredadores. Pese a los riesgos que representa la importación de estos biocontroles, a menudo no parece haber otra opción, pues los venenos destinados a las especies exóticas también matan a las aborígenes. Ahora los biólogos están considerando la posibilidad de importar babosas de mar que se alimentan de *Caulerpa* en el Mediterráneo, y los científicos del Departamento de Agricultura de Estados Unidos proyectan poner en libertad una mosca cuyas larvas se alimentan selectivamente de las hormigas coloradas; además, investigan la posible importación de insectos que se alimentan del helecho trepador del Viejo Mundo sin atacar, según se espera, a las plantas nativas.



(a) (b) (c)

Figura E15-2 Especies exóticas
(a) La enredadera japonesa kudzu cubre rápidamente árboles y casas enteros. ***(b)*** La bella que se transformó en bestia: los jacintos acuáticos, originarios de América del Sur, hoy en día obstruyen las vías navegables del sur de Estados Unidos. ***(c)*** La importación del caracol lobo rosado resultó desastrosa para los caracoles nativos de Hawai, uno de los cuales es víctima de un ataque en esta fotografía.

gana la partida a la artemisa es consumido selectivamente por el ganado, lo que permite que la artemisa prospere.

Algunos ecosistemas se mantienen en un estado de subclímax

A ciertos ecosistemas no se les permite alcanzar la etapa de clímax, sino que se les mantiene en una etapa de subclímax. La pradera de pastos altos, que en una época cubría el norte de Missouri e Illinois, es un subclímax de un ecosistema cuya comunidad clímax es de bosque caducifolio. La pradera se conservaba mediante incendios periódicos, algunos iniciados por los rayos y otros encendidos deliberadamente por los indígenas a fin de aumentar las tierras de pastoreo para los búfalos. Ahora el bosque invade los pastizales, y se mantienen reservas limitadas de pradera mediante quemas cuidadosamente reguladas.

También la agricultura depende del mantenimiento artificial de comunidades subclímax cuidadosamente elegidas. Las gramíneas son pastos especializados características de las etapas iniciales de la sucesión, y se invierte mucha energía en impedir que los competidores (malezas y arbustos) se apoderen del terreno. El césped suburbano es un ecosistema de subclímax que se conserva con mucho esfuerzo. La poda destruye los invasores leñosos, y los herbicidas selectivos que muchos propietarios aplican matan a pioneros como el garranchuelo y el diente de león.

Estudiar la sucesión es estudiar las variaciones que las comunidades sufren al paso del tiempo. En las comunidades clímax que se forman durante la sucesión influyen grandemente el clima y la geografía, esto es, la distribución de los ecosistemas en el *espacio.* Los desiertos, los pastizales y los bosques caducifolios son comunidades clímax que se han formado en amplias regiones geográficas con condiciones ambientales similares. Estas zonas extensas de comunidades vegetales características se llaman **biomas.** En el capítulo 17 exploraremos algunos de los grandes biomas del mundo. Aunque las comunidades comprendidas en los diversos biomas difieren radicalmente en cuanto a los tipos de poblaciones que sostienen, las comunidades de todo el mundo están estructuradas con arreglo a ciertas reglas de carácter general. En el capítulo siguiente se describen estos principios de la estructura de los ecosistemas.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

La invasión del mejillón cebra

Aproximadamente cinco años después del arribo del mejillón cebra, los científicos vieron complacidos que una esponja nativa crecía encima de los mejillones. Tanto las esponjas como los mejillones obtienen su alimento filtrando agua y recogiendo las algas microscópicas, de modo que estas especies compiten entre sí por el alimento. En ciertas zonas de estudio el número de mejillones ha disminuido, en parte por haber sido sofocados por las esponjas y en parte porque han servido de alimento a otra especie exótica: el gobio redondo. En 1990 un biólogo de la Universidad de Michigan descubrió un gobio redondo en el río St. Clair. El gobio llegó por la misma vía que el mejillón, procedente del hogar de éste en el sudeste de Europa. Al reconocer a una de sus presas favoritas, este depredador de 12 centímetros de largo comenzó de inmediato a darse un festín con los mejillones cebra pequeños y a expandir sus dominios hacia hábitats que ya habían sido invadidos por los mejillones; hoy en día hay gobios en los cinco Grandes Lagos.

¿Es ésta una solución accidental al problema de los mejillones? No, por desgracia. Los gobios hacen caso omiso de los mejillones cebra más grandes, los que, por tanto, siguen reproduciéndose. Además, los gobios no son exigentes en cuanto a su alimento. Además de los mejillones, devoran los huevecillos y las crías de cualquier otro pez presente en su hábitat, por ejemplo, la lobina de boca pequeña, el lucioperca, la perca y el coto espinoso. Ahora, los investigadores estudian formas de contener la propagación del gobio hacia el río Mississippi, entre otras utilizando una corriente eléctrica débil aunque irritante para impedir el paso de los peces por ciertos canales estrechos que llevan en esa dirección. Entretanto, el mejillón cebra continúa diseminándose.

Aunque el gobio redondo se introdujo accidentalmente, se han importado muchos depredadores exóticos para contener las plagas extranjeras, y algunos funcionarios han propuesto incluso la importación de depredadores exóticos para combatir especies autóctonas que constituyen una plaga, como el saltamontes, por ejemplo. Comente las implicaciones de esta estrategia con respecto a las comunidades ecológicas y a las especies autóctonas. Describa los tipos de estudios que tendrían que llevarse a cabo antes de importar cualquier depredador nuevo.

Resumen de conceptos clave

1) ¿Por qué son importantes las interacciones en la comunidad?

Las interacciones con la comunidad influyen en el tamaño de las poblaciones, y las poblaciones que interactúan dentro de las comunidades actúan como agentes de selección natural. Por tanto, las interacciones con la comunidad también moldean el cuerpo y los comportamientos de las poblaciones que interactúan.

2) ¿Cuáles son los efectos de la competencia entre especies?

El nicho ecológico define todos los aspectos del hábitat y de las interacciones de una especie con sus ambientes animado e inanimado. Cada especie ocupa un nicho ecológico único. Se da la competencia interespecífica cuando se traslapan los nichos de dos poblaciones dentro de una comunidad. Cuando se obliga a dos especies con el mismo nicho a ocupar el mismo nicho ecológico en condiciones de laboratorio, una de las especies vence siempre a la otra en la competencia. Las especies de las comunidades naturales han evolucionado en formas que evitan la superposición excesiva de sus nichos, con adaptaciones de comportamiento y físicas que permiten la partición de recursos. La competencia interespecífica limita el tamaño y la distribución de las poblaciones en competencia.

3) ¿Cuáles son los resultados de las interacciones entre los depredadores y sus presas?

Los depredadores se alimentan de otros organismos y, en general, son más grandes y menos abundantes que sus presas. Los depredadores y las presas actúan como poderosos agentes de selección natural unos sobre los otros. Los animales presa han perfeccionado diversas coloraciones protectoras que les permiten pasar desapercibidos (camuflaje) o alarmar (coloración de sobresalto) a sus depredadores. Algunas presas son venenosas y presentan una coloración de advertencia que les permite ser reconocidos de inmediato y evitados por los depredadores. La situación en la que un animal ha evolucionado hasta parecerse a otro se llama *mimetismo*. Tanto los depredadores como las presas utilizan diversas sustancias tóxicas para el ataque y la defensa. Las plantas que son objeto de comportamientos depredadores han perfeccionado complejas defensas que incluyen desde venenos hasta espinas y una dureza general de la planta. Estas defensas, a su vez, han provocado la selección de depredadores capaces de eliminar la toxicidad de los venenos, pasar por alto las espinas y triturar los tejidos duros.

4) ¿Qué es la simbiosis?

Las relaciones simbióticas se dan entre dos especies que interactúan estrechamente durante un lapso prolongado. La simbiosis incluye el parasitismo, en el que el parásito se alimenta a costa de un huésped más grande y menos abundante, al que normalmente causa daño, pero no mata de inmediato. En las relaciones simbióticas de comensales una especie obtiene ventajas, que por lo regular consisten en encontrar alimento con más facilidad en presencia de la otra especie, a la cual no le afecta la asociación. El mutualismo es provechoso para ambas especies simbióticas.

5) ¿Cómo influyen las especies clave en la estructura de la comunidad?

Las especies clave ejercen más influencia en la estructura de la comunidad que la predecible sobre la base de su número. La eliminación de una especie clave altera radicalmente la estructura de la comunidad, en una medida que no corresponde a la que cabría predecir sobre la base de la abundancia de la especie.

6) Sucesión: ¿Cómo cambia una comunidad a través del tiempo

La sucesión es un cambio paulatino, al paso del tiempo, de los tipos de poblaciones que constituyen una comunida. La sucesión primaria, que puede tomar miles de años, se lleva a cabo donde no existen restos de una comunidad anterior (como en la roca que ha dejado desnuda un glaciar o la que se ha formado al enfriarse la lava fundida, en una duna de arena o en un lago glacial recién formado). La sucesión secundaria se produce con rapidez mucho mayor, porque aprovecha los restos de una comunidad destruida, como un campo abandonado o un terreno donde ha ocurrido un incendio. La sucesión secundaria en tierra se inicia con plantas pioneras de fácil dispersión y rápido crecimiento, que con el tiempo son sustituidas por especies más longevas, que por lo general son más grandes y más tolerantes a la sombra. La sucesión no interrumpida culmina en una comunidad clímax, que tiende a persistir por sí sola a menos que actúen sobre ella fuerzas externas, como un incendio o las actividades humanas. Ciertos ecosistemas, como la pradera de pastos altos y los campos agrícolas, se mantienen en etapas relativamente tempranas de la sucesión por medio de alteraciones periódicas.

Términos clave

bioma *p. 335*
camuflaje *p. 323*
coevolución *p. 320*
coloración de advertencia *p. 323*
coloración de sobresalto *p. 326*
comensalismo *p. 327*
competencia interespecífica *p. 320*
comunidad *p. 320*
comunidad clímax *p. 330*
especie clave *p. 328*
especie exótica *p. 334*
mimetismo *p. 323*
mimetismo agresivo *p. 325*
mutualismo *p. 328*
nicho ecológico *p. 320*
parasitismo *p. 328*
parásito *p. 328*
partición de recursos *p. 321*
pionero *p. 330*
principio de exclusión competitiva *p. 320*
simbiosis *p. 327*
subclímax *p. 333*
sucesión *p. 330*
sucesión primaria *p. 330*
sucesión secundaria *p. 330*
zona intermareal *p. 322*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *¿Cuál de los enunciados siguientes NO es aplicable habitualmente a las comunidades clímax?*
   a. Tienen más especies que las comunidades pioneras
   b. Tienen especies más longevas que las etapas de sucesión más tempranas
   c. Las comunidades clímax son relativamente estables
   d. Los incendios conservan ciertas comunidades clímax
   e. Las comunidades clímax varían según la ubicación del ecosistema
2. *¿Cuáles eran las diferencias entre los nichos de* Paramecium, *en el segundo experimento de Gause, que les permitían coexistir?*
   a. el alimento consumido
   b. el tamaño corporal
   c. la zona de alimentación
   d. la temperatura preferida del agua
   e. el pH preferido
3. *¿Cuál de las siguientes es una relación mutualista?*
   a. plantas con flor y sus polinizadores
   b. una oruga que se alimenta de una planta de tomate
   c. murciélagos y palomillas
   d. mariposas monarca y virrey
   e. lupinos y mariposas azules
4. *¿Cuál es la función del mimetismo agresivo?*
   a. ocultar la presa al depredador
   b. advertir al depredador que la presa es peligrgsa
   c. advertir al depredador que la presa tiene sabor desagradable
   d. impedir que la presa reconozca al depredador
   e. sobresaltar a la presa cuando ve un depredador
5. *¿Qué es la coevolución?*
   a. dos especies que favorecen la selección de características una en la otra
   b. individuos de dos especies que viven juntos
   c. presencia de dos especies en la misma comunidad

d. dos especies que evolucionan por separado al paso del tiempo
e. individuos de dos especies que aprenden a coexistir o a cazar uno en compañía del otro

6. *Por el principio de exclusión competitiva, las especies que coexisten*
a. utilizan los mismos recursos
b. no se alimentan exactamente de las mismas cosas
c. no tienen interacciones ecológicas idénticas
d. no son exactamente del mismo tamaño
e. no están emparentadas estrechamente unas con otras

? Preguntas de repaso

1. Defina el concepto de *comunidad* ecológica y mencione tres tipos importantes de interacciones con la comunidad.
2. Describa cuatro medios muy diferentes que permiten a plantas y animales específicos evitar servir de alimento. En cada caso, describa una adaptación que podría surgir en los depredadores de estas especies para vencer sus defensas.
3. Cite dos tipos importantes de simbiosis; defínalos y cite un ejemplo de cada uno.
4. ¿Qué tipo de sucesión tendría lugar en un terreno desmontado (una región donde se han eliminado todos los árboles talándolos) de un bosque nacional y por qué?
5. Cite dos comunidades subclímax y dos comunidades clímax. ¿En qué aspectos difieren?
6. Defina la *sucesión* y explique por qué ocurre.

Aplicación de conceptos

1. Algunos ecologistas consideran a los animales herbívoros que comen semillas como depredadores de plantas y a los animales herbívoros que comen hojas, como parásitos de plantas. Comente acerca de la validez de este esquema de clasificación.
2. Existe una relación interespecífica interesante entre la tarántula y avispa halcón de las tarántulas. Esta avispa ataca a las tarántulas y las paraliza con el veneno de su aguijón, para luego depositar sus huevecillos en la araña paralizada. Los huevecillos eclosionan y las crías devoran los tejidos vivos e inmovilizados de la araña. Indique si esta relación entre la araña y la avispa es un ejemplo de parasitismo o de comportamiento depredatorio.
3. Un ecologista de visita en una isla encuentra dos especies de aves estrechamente emparentadas, una de las cuales tiene el pico un poco más grande que la otra. Interprete este descubrimiento con respecto al principio de exclusión competitiva y al nicho ecológico y explique ambos conceptos.
4. Reflexione en el caso del pez rana camuflado y su presa. Mientras el pez rana reposa camuflado en el lecho del océano, agitando su señuelo, un pequeño pez se aproxima a éste y es devorado, en tanto que un pez depredador muy grande no advierte la presencia del pez rana. Describa todos los tipos posibles de interacciones con la comunidad y adaptaciones sobre las que se ha ejercido en estos organismos la selección natural. Recuerde que los depredadores también pueden ser presas, ¡y que las interacciones con la comunidad son complejas!
5. Proyecte un experimento para averiguar si el canguro es una especie clave en las regiones áridas de Australia.
6. ¿Por qué es difícil estudiar la sucesión? Sugiera algunas formas de atacar esta empresa en el caso de algunos ecosistemas.

Para mayor información

Amos, W. H. "Hawaii's Volcanic Cradle of Life." *National Geographic*, julio de 1990. Un naturalista explora la sucesión en los flujos de lava.

Enserink, M. "Biological Invaders Sweep In"; Kaiser, J. "Stemming the Tide of Invading Species"; y Malkoff, D. "Fighting Fire with Fire." *Science*, 17 de septiembre de 1999. Serie de artículos que trata los problemas planteados por las especies exóticas.

Power, M. *et al.* "Challenges in the Quest for Keystones." *Bioscience*, septiembre de 1996. Reseña muy completa de la importancia de las especies clave y de las dificultades que su estudio ofrece.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple
1. d 2. c 3. a 4. d 5. a 6. c

TUTOR MULTIMEDIA
Interacciones con la comunidad

Investigaciones en la red

Estudio de caso: La invasión del mejillón cebra

Tiempo estimado: 10 minutos

En estos tiempos en que el comercio internacional es cosa de rutina, la introducción de especies extranjeras nocivas en los ecosistemas ha llegado a ser un fenómeno común. Conozca más acerca de las batallas que actualmente se libran contra sus tendencias invasoras.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 39 y luego Web Investigation para comenzar.

"Algo es correcto cuando tiende a preservar la integridad, la estabilidad y la belleza de la comunidad biótica; en caso contrario, es incorrecto."

Aldo Leopold en* A Sand County Almanac *(1949)

El águila calva, por largo tiempo símbolo de libertad, ahora es un símbolo de la capacidad de la flora y la fauna para recuperarse luego de estar al borde de la extinción cuando recibe la protección adecuada.

16 ¿Cómo funcionan los ecosistemas?

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: A salvo de la extinción

1 ¿Cuáles son las vías de la energía y de los nutrimentos?

2 ¿Cómo fluye la energía a través de las comunidades?

La energía entra en las comunidades por la vía de la fotosíntesis

La energía pasa de un nivel trófico a otro

La transferencia de energía de un nivel trófico a otro es ineficiente

3 ¿Cómo se desplazan los nutrimentos dentro de los ecosistemas y entre ellos?

El ciclo del carbono pasa por la atmósfera, los océanos y las comunidades

La reserva principal de nitrógeno es la atmósfera

La reserva principal de fósforo es la roca

La mayor parte del agua no sufre cambios químicos durante el ciclo del agua

4 ¿A qué se deben la lluvia ácida y el calentamiento global?

La sobrecarga de los ciclos de nitrógeno y de azufre es la causa de la lluvia ácida

La interferencia en el ciclo del carbono contribuye al calentamiento global

Otro vistazo al estudio de caso: A salvo de la extinción

ESTUDIO DE CASO

A salvo de la extinción

El 4 de julio de 1999, cuando Estados Unidos celebraban el 223º aniversario de su independencia, el presidente Clinton anunció los planes para retirar el águila calva de la categoría de "amenazada" de la lista de especies en peligro de extinción. La recuperación del águila después de haber estado al borde de la extinción ha sido impresionantemente rápida: un gran triunfo para Estados Unidos y su símbolo nacional. En 1963 los funcionarios al cuidado de la flora y la fauna encontraron sólo 417 parejas procreadoras en los 48 estados más meridionales. Treinta y seis años después, se localizaron 5748 parejas y se declaró a la especie salvada. ¿Qué amenazaba a este impresionante depredador? Si bien la pérdida de hábitat ha provocado una disminución considerable de las poblaciones de águilas a partir de la fundación del país, cuando había cientos de miles de estas aves, fue un plaguicida, el DDT, lo que finalmente llevó al águila calva al borde de la extinción. Al acumularse en el cuerpo de las águilas, el DDT provocaba que las águilas hembra pusieran huevos con un cascarón anormalmente delgado y frágil. Estos huevos solían ser aplastados por las águilas progenitoras que vigilaban sus nidos. Debido a que las águilas se reproducen con lentitud, incluso en condiciones ideales, la pérdida de sus crías resultó devastadora para la especie. Las poblaciones de águilas consiguieron recuperarse porque se prohibió el uso de DDT en Estados Unidos en 1972, y se protegió el hábitat de las águilas al amparo de la Ley sobre Especies en Peligro de Extinción. ¿Por qué son las águilas, y otros depredadores longevos, particularmente vulnerables a ciertos plaguicidas? ¿Continúan poniendo en peligro a la flora y la fauna las sustancias químicas tóxicas? Regresaremos a estas preguntas al final del capítulo. ■

1 ¿Cuáles son las vías de la energía y de los nutrimentos?

Las actividades de la vida, desde el vuelo del águila hasta el transporte activo de moléculas a través de una membrana celular, se llevan a cabo gracias a la *energía* de la luz solar. Las moléculas de la vida han sido construidas a partir de componentes básicos químicos que se obtienen del medio en forma de *nutrimentos*. La energía solar que continuamente bombardea la Tierra se utiliza y se transforma en las reacciones químicas que alimentan la vida y termina convertida en energía calorífica que se irradia de vuelta al espacio. En cambio, los nutrimentos químicos se conservan. Aunque pueden cambiar en cuanto a su forma y su distribución, e incluso ser transportados entre diferentes ecosistemas, los nutrimentos no se van de la Tierra y se regeneran constantemente. Por tanto, son dos las leyes básicas que rigen la función de los ecosistemas. La primera establece que la energía se desplaza de una comunidad a otra dentro de dos ecosistemas en un flujo unidireccional continuo; es necesario reponer la energía constantemente a partir de una fuente externa: el Sol. La segunda ley señala que los nutrimentos pasan en forma continua por ciclos y se aprovechan de manera repetida dentro de los ecosistemas y entre ellos (Fig. 16-1). Estas leyes dan forma a las complejas interacciones entre las poblaciones de los ecosistemas y entre las comunidades y su ambiente abiótico.

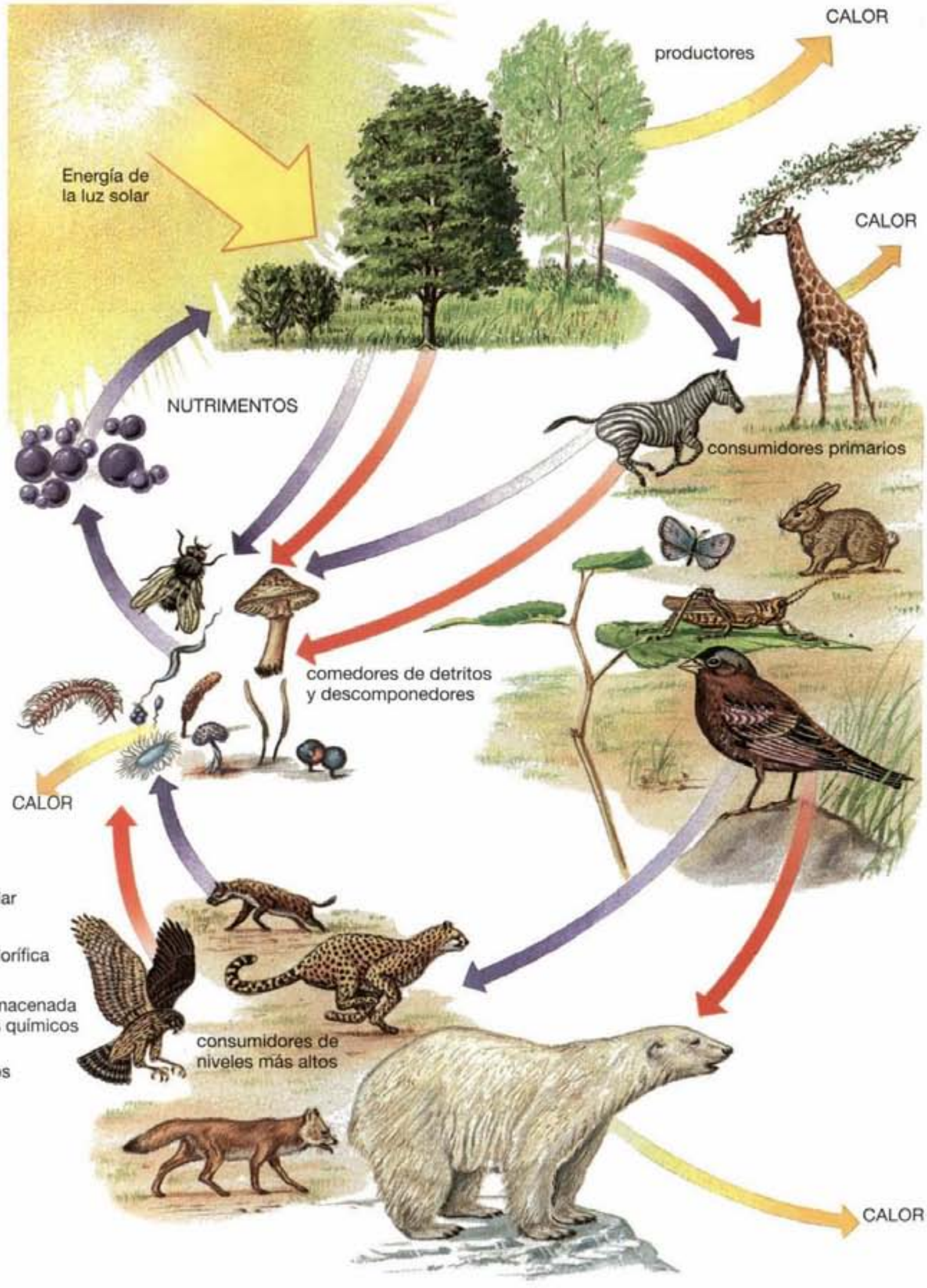


Figura 16-1 Flujo de energía, ciclos de nutrimentos y relaciones de alimentación en los ecosistemas
Adviértase que los nutrimentos (en púrpura) ni entran ni salen del ciclo. La energía (en amarillo), suministrada continuamente a los productores en forma de luz solar, es capturada en enlaces químicos y transferida a lo largo de varios niveles de organismos (en rojo). En cada nivel se pierde parte de la energía en forma de calor (en naranja).

2 ¿Cómo fluye la energía a través de las comunidades?

La energía entra en las comunidades por la vía de la fotosíntesis

A 150 millones de kilómetros de distancia, el Sol fusiona átomos de hidrógeno para formar átomos de helio y libera cantidades enormes de energía. Una pequeñísima fracción de esta energía llega a la Tierra en forma de ondas electromagnéticas, que incluyen calor, luz y radiación ultravioleta. De la energía que llega, gran parte es reflejada por la atmósfera, las nubes y la superficie terrestre. La Tierra y su atmósfera absorben una cantidad aún mayor, lo que deja sólo alrededor de 1% para alimentar toda la vida. De 1% de la energía solar que llega a la superficie terrestre en forma de luz, las plantas verdes y otros organismos fotosintéticos capturan 3% o menos. Así pues, la vida que prolifera sobre este planeta se sostiene con menos de 0.03% de la energía que la Tierra recibe del Sol.

Durante la fotosíntesis los pigmentos como la clorofila absorben longitudes de onda específicas de la luz solar. Esta

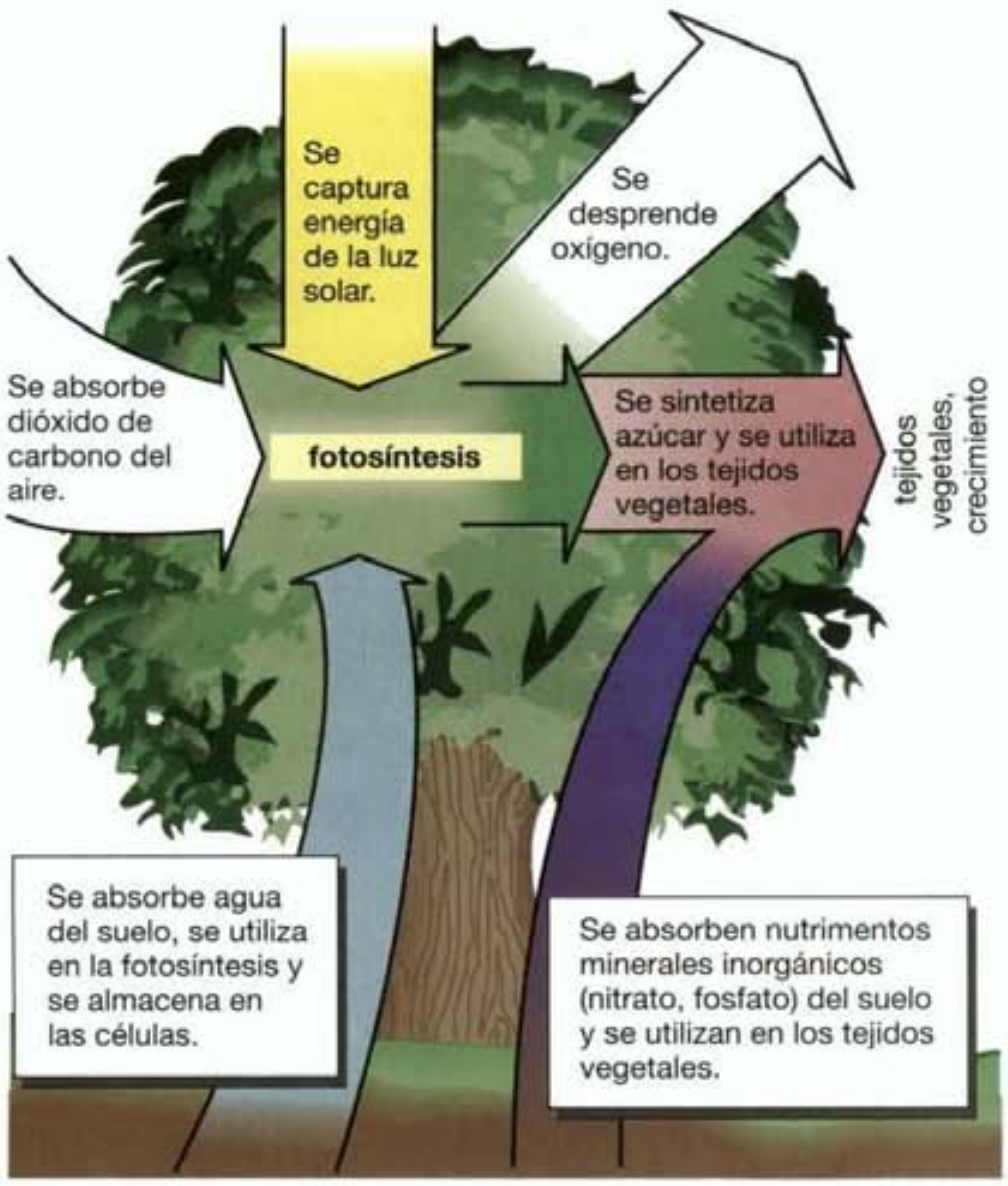


Figura 16-2 Productividad primaria: fotosíntesis
Los organismos fotosintéticos capturan energía solar. También extraen nutrimentos inorgánicos de sus reservas inanimadas e incorporan estos nutrimentos en los tejidos vivos. En último término, estos organismos suministran toda la energía y la mayor parte de los nutrimentos a los organismos de niveles tróficos más altos.

energía solar se utiliza luego en reacciones que almacenan energía en enlaces químicos y producen azúcar y otras moléculas de alta energía (Fig. 16-2). Los organismos fotosintéticos, desde los imponentes robles hasta las plantas de calabacines de nuestro huerto y las diatomeas unicelulares del océano, reciben el calificativo de **autótrofos** ("que se autoalimentan", en griego) o **productores**, porque producen alimento para sí mismos utilizando nutrimentos inanimados y luz solar. Al hacerlo, estos organismos, en forma directa o indirecta, también producen alimento para prácticamente todas las demás formas de vida. Los organismos que no llevan a cabo la fotosíntesis, denominados **heterótrofos** ("que se alimentan de otros", en griego) o **consumidores**, deben obtener la energía y muchos de sus nutrimentos previamente empaquetados en las moléculas que componen el cuerpo de otros organismos.

La cantidad de vida que un ecosistema determinado puede sostener está determinada por la energía que capturan los productores de ese ecosistema. La energía que los organismos fotosintéticos almacenan y ponen a disposición de otros miembros de la comunidad a lo largo de un periodo específico se denomina **productividad primaria neta.** La productividad primaria neta se mide en unidades de energía (calorías) almacenada por unidad de área durante un lapso determinado; también se mide en términos de la **biomasa**, o peso seco de material orgánico, de los productores que se agrega al ecosistema por unidad de área en un tiempo específico. En la productividad del sistema influyen muchas variables ambientales, entre ellas la cantidad de nutrimentos de que los productores disponen, la cantidad de luz solar que reciben, la disponibilidad de agua y la temperatura. En el desierto, por ejemplo, la falta de agua limita la productividad; en alta mar, la luz es limitada en aguas profundas y los nutrimentos son

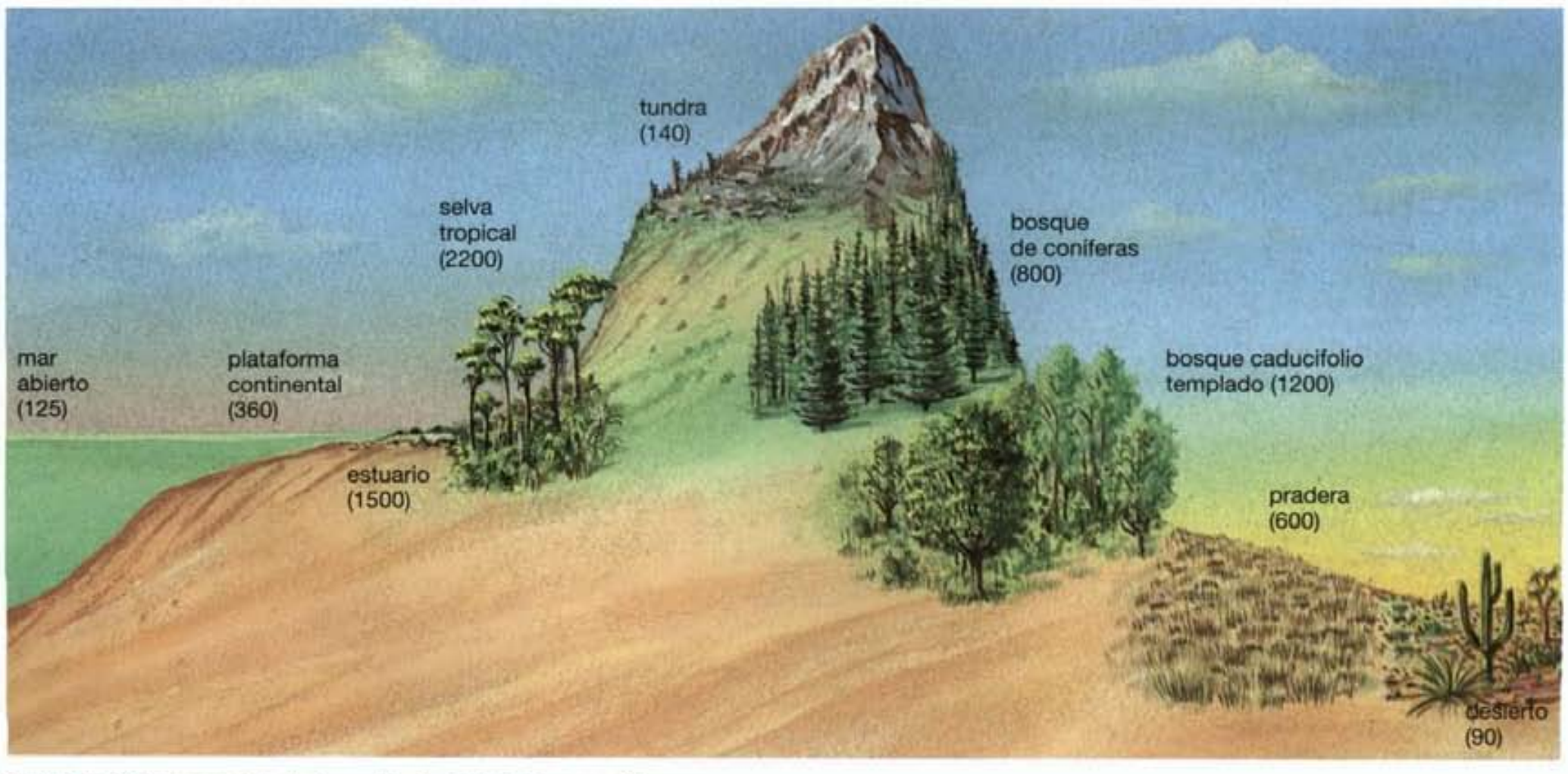


Figura 16-3 Comparación de la productividad de los ecosistemas
Productividad primaria neta media, en gramos de material orgánico, por metro cuadrado y por año, de algunos ecosistemas terrestres y acuáticos. Adviértanse las enormes diferencias de productividad entre los ecosistemas.

escasos en las aguas superficiales. Donde los recursos son abundantes, como en los estuarios (donde los ríos se encuentran con el océano y traen consigo los nutrimentos que disolvieron de la tierra) y en las selvas tropicales, la productividad es alta. En la figura 16-3 se muestran algunas productividades medias de diversos ecosistemas.

La energía pasa de un nivel trófico a otro

La energía fluye a través de las comunidades a partir de los productores fotosintéticos y a lo largo de varios niveles de consumidores. Cada categoría de organismo constituye un **nivel trófico** (literalmente, "nivel de alimentación"). Los productores, desde las secoyas hasta las cianobacterias, forman el primer nivel trófico, pues obtienen su energía directamente de la luz solar (véase la figura 16-1). Los consumidores ocupan varios niveles tróficos. Algunos de ellos se alimentan directa y exclusivamente de los productores, que son la fuente de energía viviente más abundante en cualquier ecosistema. Estos **herbívoros** ("comedores de plantas"), desde los saltamontes hasta las jirafas, también son conocidos como **consumidores primarios** y constituyen el segundo nivel trófico. Los **carnívoros** ("comedores de carne") como la araña, el águila y el lobo, son depredadores que se alimentan principalmente de consumidores primarios. Los carnívoros, llamados también **consumidores secundarios,** constituyen el tercer nivel trófico. Algunos carnívoros se alimentan en ocasiones de otros carnívoros; en esas circunstancias ocupan el cuarto nivel trófico, el de los **consumidores terciarios**.

Las cadenas y redes alimentarias describen las relaciones de alimentación dentro de las comunidades

A fin de ilustrar quién se alimenta de quién en una comunidad, es común identificar un representante de cada nivel trófico que se alimenta de un representante del nivel inmediatamente inferior. Esta relación lineal de alimentación se conoce como **cadena alimentaria.** Como se ilustra en la figura 16-4, los distintos ecosistemas tienen cadenas alimentarias radicalmente diferentes.

Sin embargo, las comunidades naturales rara vez contienen grupos bien definidos de consumidores primarios, secundarios y terciarios. Una **red alimentaria** muestra las múltiples cadenas alimentarias interconectadas de una comunidad y describe las relaciones de alimentación efectivas dentro de una comunidad específica (Fig. 16-5). Algunos animales, como los mapaches, los osos, las ratas y los seres humanos, por ejemplo, son ***omnívoros*** ("que comen de todo", en latín), es decir, en momentos diferentes actúan como consumidores primarios, secundarios y, ocasionalmente, terciarios (de tercer nivel). Muchos carnívoros se alimentan ya sea de herbívoros o de otros carnívoros, en cuyo caso actúan como consumidores secundarios y terciarios, respectivamente. Por ejemplo, una lechuza es un consumidor secundario cuando devora un ratón, que se alimenta de plantas, pero es un consumidor terciario cuando se come una musaraña, que se alimenta de insectos. Una musaraña que se come un insecto carnívoro es un consumidor terciario, y la lechuza que se alimentó de la musaraña es entonces un consumidor cuaternario (de cuarto nivel). Al digerir una araña, una planta carnívora como la drosera "enmaraña la red" irremediablemente al servir al mismo tiempo como productor fotosintético ¡y como consumidor secundario!

Los comedores de detritos y los descomponedores liberan nutrimentos que se utilizan de nuevo

Entre los hilos más importantes de la red alimentaria están los *comedores de detritos* y los *descomponedores.* Los **comedores de detritos** son un ejército de animales y protistas pequeños que suelen pasar desapercibidos y que viven de los desperdicios de la vida: exoesqueletos mudados, hojas caídas, desechos y cuerpos muertos. (*Detrito* significa "residuo de la degradación de un cuerpo".) La red de comedores de detritos es sumamente compleja e incluye lombrices de tierra, ácaros, protistas, ciempiés, ciertos insectos, un singular crustáceo terrestre llamado cochinilla (o "armadillo"), gusanos nematodos, e incluso algunos vertebrados grandes como los buitres. Con excepción de los buitres, estos organismos abundan en nuestros jardines y depósitos de desechos para formar abono orgánico: consumen materia orgánica muerta, extraen parte de la energía almacenada en ellos y los excretan en un estado de descomposición más avanzada. Sus productos de excreción sirven de alimento a otros comedores de detritos y a los descomponedores. Los **descomponedores** son principalmente hongos y bacterias que digieren alimento afuera de su cuerpo mediante la secreción de enzimas digestivas en el medio. Los descomponedores absorben los nutrimentos que necesitan y liberan los restantes. La capa negra o pelusa gris que a veces observamos en los tomates y en las cortezas de pan en descomposición, está formada de hongos descomponedores dedicados a su labor. Gracias a los comedores de detritos y descomponedores, la mayor parte de la energía almacenada se aprovecha tarde o temprano.

Las actividades de los comedores de detritos y de los descomponedores reducen el cuerpo y los residuos de los organismos vivos a moléculas simples, como dióxido de carbono, agua, minerales y moléculas orgánicas, que regresan a la atmósfera, el suelo y el agua. Debido a que liberan nutrimentos para su aprovechamiento, los comedores de detritos y los descomponedores constituyen un eslabón vital de los ciclos de nutrimentos de los ecosistemas. En ciertos ecosistemas, como en los bosques caducifolios, por ejemplo, pasa más energía a través de los comedores de detritos y los descomponedores que de los consumidores primarios, secundarios o terciarios.

¿Qué ocurriría si desaparecieran los comedores de detritos y los descomponedores? Esta parte de la red alimentaria, aunque poco notoria, es absolutamente indispensable para la vida en la Tierra. Sin ella, poco a poco las comunidades quedarían sofocadas por la acumulación de residuos y cadáveres. Los nutrimentos almacenados en estos cuerpos no estarían disponibles para enriquecer el suelo, cuya calidad se empobrecería cada vez más hasta ya no ser capaz de sostener vida vegetal. Ya sin las plantas, dejaría de entrar energía en la comunidad; los niveles tróficos más altos, incluso los seres humanos, también desaparecerían.

La transferencia de energía de un nivel trófico a otro es ineficiente

Una ley fundamental de la termodinámica es que la utilización de la energía nunca es totalmente eficiente. Por ejemplo, cuando nuestro automóvil quema gasolina, alrededor de 75% de la energía liberada se pierde inmediatamente en forma de calor. Esto también ocurre en los sistemas vivos. Por ejemplo, la ruptura de enlaces de ATP para producir una contracción muscular genera calor como producto colateral; es por esto que caminar con rapidez en un día frío nos ayuda a entrar

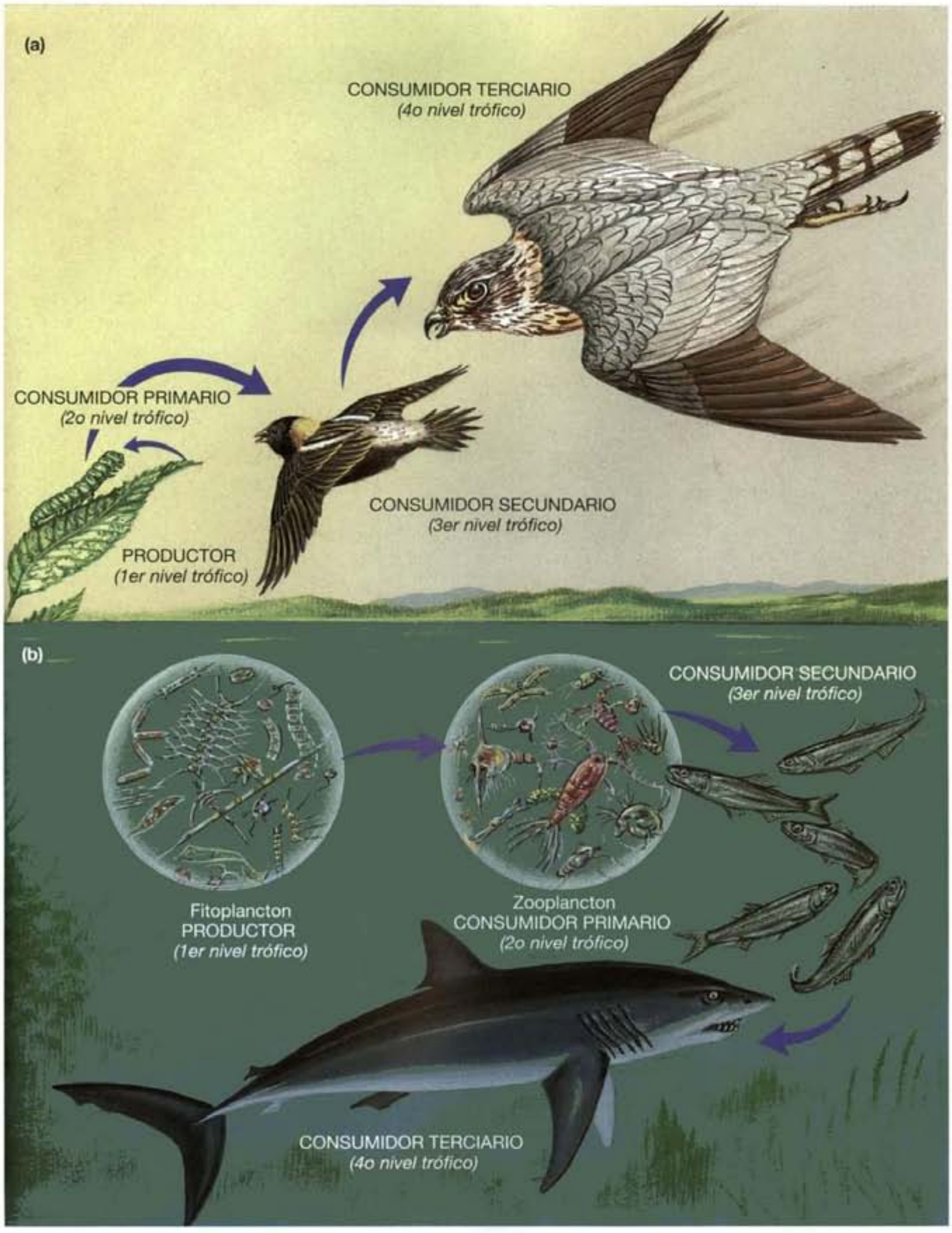


Figura 16-4 Cadenas alimentarias
(a) Cadena alimentaria terrestre simple. ***(b)*** Cadena alimentaria marina simple.

en calor. Todas las reacciones bioquímicas que mantienen las células con vida producen pequeñas cantidades de calor residual.

También la transferencia de energía de un nivel trófico al siguiente es muy ineficiente. Cuando una oruga (consumidor primario) devora las hojas de una planta de tomate (productor), sólo una parte de la energía solar capturada originalmente por la planta está disponible para el insecto. La planta utilizó una fracción de la energía para crecer y en su mantenimiento y una proporción mayor se perdió en forma de calor durante estos procesos. Parte de la energía se convirtió en los enlaces químicos de moléculas como la celulosa, que la oruga no digiere. Por tanto, sólo una fracción de la energía capturada por el primer nivel trófico está disponible para los organismos del segundo nivel trófico. A su vez, la energía que la oruga consume se utiliza en parte para construir el exoesqueleto, que es indigerible y una importante fracción se desprende en forma de calor. Toda esta energía no está disponible para el ave canora del tercer nivel trófico que se come la oruga. El ave pierde energía en forma de calor corporal, consume aún más durante el

Figura 16-5 Red alimentaria
Red alimentaria terrestre simple en una pradera de pastos cortos.

Conservación de la Tierra

Las cadenas alimentarias amplifican las sustancias tóxicas

En la década de 1940, las propiedades del nuevo insecticida DDT parecían casi milagrosas. En el trópico, el DDT salvó millones de vidas al matar los mosquitos transmisores del paludismo. Los mayores rendimientos agrícolas conseguidos al destruir plagas de insectos con DDT salvaron a muchos millones más de morir de inanición. El DDT es duradero; por tanto, una sola aplicación sigue matando. El químico suizo Paul Müller, descubridor de sus propiedades como plaguicida, se hizo acreedor al Premio Nobel de Medicina y Fisiología de 1948, y la gente confiaba en el advenimiento de una nueva era libre de plagas de insectos, sin sospechar que el uso indiscriminado de este plaguicida estaba deshaciendo la compleja trama de la vida.

Por ejemplo, a mediados de la década de 1950, la Organización Mundial de la Salud roció DDT en la isla de Borneo para combatir el paludismo. Una oruga que se alimentaba de los techos de paja de las casas sufrió relativamente pocos efectos adversos, pero una avispa depredadora que se alimentaba de las orugas fue destruida por el DDT. Los techos de paja se vinieron abajo, devorados por las orugas que se multiplicaron sin control. Las lagartijas gecko que comían los insectos envenenados acumularon altas concentraciones de DDT en su cuerpo. Tanto las lagartijas como los gatos de aldea que se las comieron murieron intoxicados con DDT. Ya sin los gatos, la población de ratas se multiplicó explosivamente, y las aldeas enfrentaron la amenaza de un brote de peste bubónica transmitida por las ratas sin freno. Se evitó el brote llevando nuevos gatos a las aldeas por vía aérea.

En Estados Unidos, durante la década de 1950, los biólogos especializados en la flora y la fauna fueron testigos de una alarmante disminución de las poblaciones de varias aves depredadoras, especialmente de las que se alimentan de peces como el águila calva, el cormorán, el quebrantahuesos y el pelícano pardo. Estos grandes depredadores nunca han sido abundantes, y la disminución llevó a algunos, como el pelícano pardo y el águila calva, al borde de la extinción. Los ecosistemas acuáticos que brindaban sustento a estas aves habían sido rociados con cantidades relativamente pequeñas de DDT para combatir los insectos. Los científicos quedaron muy sorprendidos al encontrar en el cuerpo de las aves depredadoras concentraciones de DDT hasta *un millón* de veces mayores que la concentración presente en el agua. Esto llevó al descubrimiento de la **amplificación biológica**, que es el proceso de acumulación de sustancias tóxicas a concentraciones cada vez mayores en niveles tróficos progresivamente más altos.

El plaguicida DDT y muchas otras sustancias elaboradas por el hombre que experimentan amplificación biológica contienen cloro, el cual tiende a estabilizar las moléculas. Todas las sustancias de este tipo tienen dos propiedades que las hacen peligrosas: (1) los organismos descomponedores no las degradan fácilmente a sustancias inocuas, es decir, no son **biodegradables**; y (2) son solubles en grasas, pero no en agua; por tanto, se acumulan en el cuerpo de los animales, especialmente en la grasa, en vez de ser degradadas y excretadas en la orina acuosa. Debido a que la transferencia de energía de los niveles tróficos más bajos a los más altos es sumamente ineficiente, los herbívoros deben comer grandes cantidades de material vegetal (que puede haber sido rociado con plaguicidas), los carnívoros deben comer muchos herbívoros, y así sucesivamente. En virtud de que estas sustancias permanecen en el cuerpo, un depredador acumula el veneno de su presa a lo largo de muchos años. Antes de que se tomaran medidas para combatir la contaminación, en los Grandes Lagos se alcanzaron concentraciones relativamente altas de compuestos bioacumulables, como el DDT y los PCB (unos compuestos clorados que se utilizan en los transformadores y cables eléctricos), que continúan afectando la salud de la flora y fauna locales. En la región de los Grandes Lagos, las poblaciones de nutrias de río piscívoras han disminuido en forma importante, y diversas aves que se alimentan de peces, entre ellas la recién recuperada águila calva, tienen crías deformes o huevos que no eclosionan (Fig. E16-1).

Figura E16-1 El precio de la contaminación
Las deformidades como el pico retorcido de este cormorán de doble cresta del lago Michigan han sido vinculadas a sustancias químicas bioacumulables. Las anormalidades de los sistemas reproductor e inmunitario también son comunes en muchos tipos de organismos expuestos a estos contaminantes. Los animales depredadores son especialmente vulnerables debido a la amplificación biológica.

Es necesario entender las propiedades de los contaminantes y el funcionamiento de las redes alimentarias para prevenir tanto los peligros que amenazan la salud humana como la pérdida de flora y fauna. Muchos de los hijos de mujeres que consumieron peces contaminados con PCB del lago Michigan, presentan un desarrollo intelectual retardado. La exposición a niveles altos de plaguicidas y otros contaminantes persistentes ha sido vinculada a ciertas formas de cáncer, infertilidad, afecciones cardiacas e inhibición de la función inmunitaria en los seres humanos. Solemos "alimentarnos en puntos altos de la cadena alimentaria". Cuando comemos atún o pez espada, por ejemplo, actuamos como consumidores terciarios o incluso cuaternarios, por lo cual somos vulnerables a las sustancias bioacumulables. Por añadidura, nuestra larga vida permite que las sustancias que se almacenan en nuestro cuerpo se acumulen durante más tiempo, hasta alcanzar niveles tóxicos.

Hoy en día, no obstante que el DDT, los PCB y muchos otros contaminantes bioacumulables han sido prohibidos en Estados Unidos, todavía se utilizan en los países en vías de desarrollo, persisten en los países desarrollados debido a su uso en el pasado y son transportados a todo el mundo por el viento, el agua y el comercio. Los indígenas inuit que habitan al norte del Círculo Ártico tienen niveles altos de PCB y clordano (un plaguicida prohibido similar al DDT) en su cuerpo debido al consumo de esperma (grasa) de ballena y de otros depredadores marinos. En la actualidad hay una inquietud creciente respecto al hecho de que varios productos químicos sintéticos de uso muy extendido comparten la tendencia del DDT a persistir, acumularse e interferir en las funciones hormonales. Estas sustancias químicas, llamadas "perturbadores endocrinos", son emitidas por los plásticos, detergentes y plaguicidas y como productos colaterales de los procesos de manufactura.

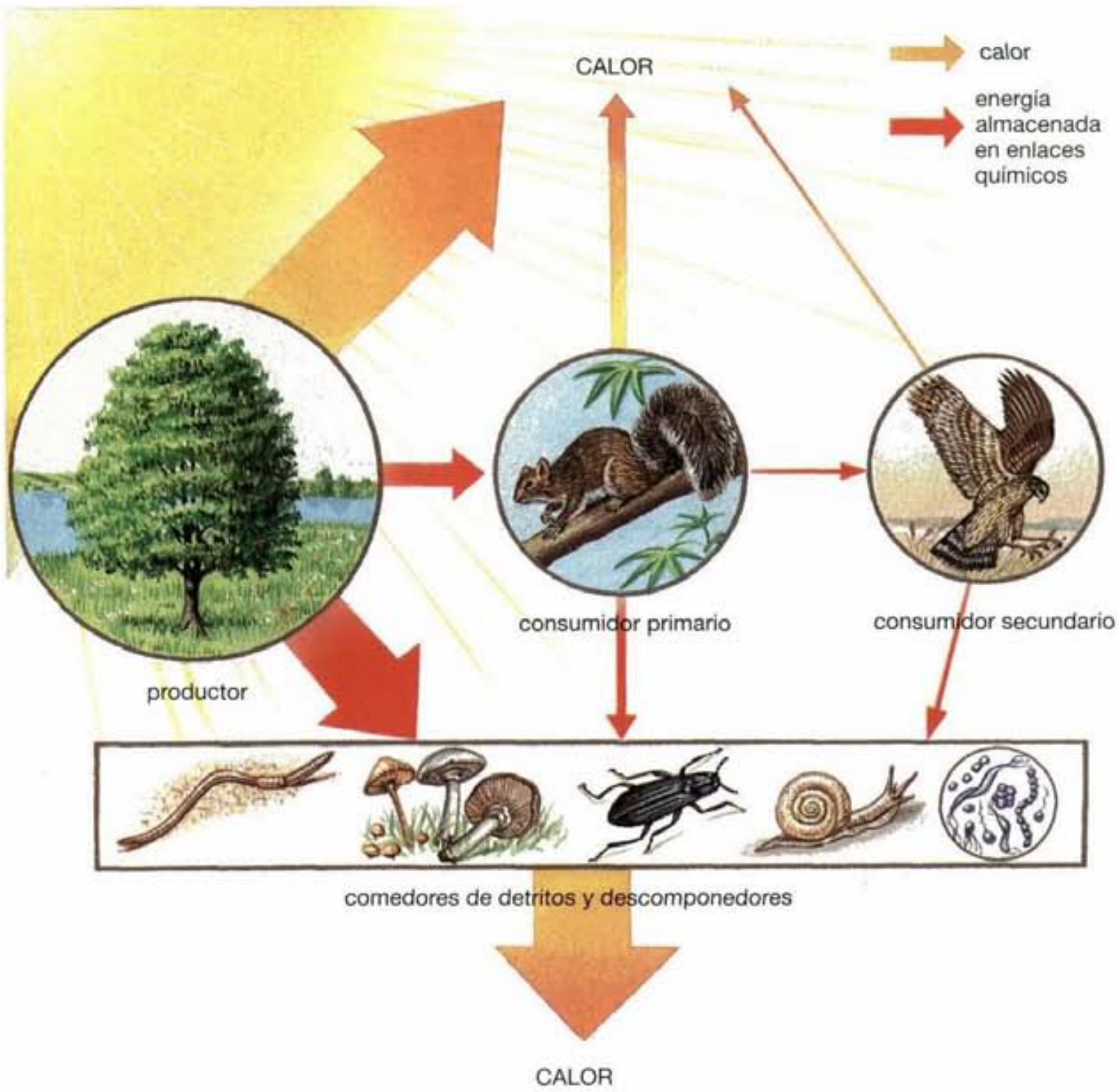


Figura 16-6 Transferencia y pérdida de energía
Este diagrama muestra las cantidades aproximadas de energía que se transfieren entre los niveles tróficos en forma de energía química (en rojo) y que se pierden en forma de calor en cada nivel trófico (en naranja) de una comunidad forestal. La anchura de las flechas es aproximadamente *proporcional* a la cantidad de energía que se transfiere o se pierde.

vuelo y convierte una cantidad considerable de ella en plumas, un pico y huesos que son indigeribles. Toda esta energía no está disponible para el halcón que la atrapa. En la figura 16-6 se ilustra un modelo simplificado del flujo de energía por los niveles tróficos de un ecosistema de bosque caducifolio.

Las pirámides de energía ilustran la transferencia de energía entre niveles tróficos

El estudio de diversas comunidades indica que la transferencia neta de energía entre los niveles tróficos tiene una eficiencia aproximada de 10%, aunque la transferencia entre niveles dentro de las diferentes comunidades varía en grado apreciable. Esto significa que, en general, la energía almacenada en los consumidores primarios (herbívoros) representa sólo 10% de la energía almacenada en el cuerpo de los productores. A su vez, el cuerpo de los consumidores secundarios posee aproximadamente 10% de la energía almacenada en los consumidores primarios. En otras palabras, de cada 100 calorías de energía solar captada por el pasto, sólo alrededor de 10 calorías se convierten en herbívoros y únicamente una caloría en carnívoros. Esta ineficiente transferencia de energía entre niveles tróficos se conoce como la "ley de 10%". Una **pirámide de energía**, que muestra la energía máxima en la base y cantidades constantemente menguantes en los niveles más altos, ilustra en forma gráfica las relaciones energéticas entre los niveles tróficos (Fig. 16-7). Los ecologistas utilizan a veces la biomasa como medida de la energía almacenada en cada nivel trófico. Debido a que el peso seco del cuerpo de los organismos de cada nivel trófico es aproximadamente proporcional a la cantidad de energía almacenada en los organismos de ese nivel, la *pirámide de biomasa* de una comunidad específica suele tener la misma forma general que su pirámide de energía.

¿Qué significa esto en relación con la estructura de la comunidad? Si diésemos un paseo por un ecosistema no alterado, advertiríamos que los organismos que predominan son plantas. Las plantas son los organismos que disponen de más energía porque la capturan directamente de la luz solar. Los animales más abundantes son los que se alimentan de plantas, y los carnívoros son relativamente escasos. La ineficiencia de la transferencia de energía tiene asimismo importantes implicaciones para la producción de alimento humano. Cuanto más bajo sea el nivel trófico que utilicemos, tanta más energía alimentaria tendremos disponible para nuestro consumo; en otras palabras: se puede alimentar a un número mucho mayor de personas con cereales que con carne.

Un lamentable efecto colateral de la ineficiencia de la transferencia de energía, ligado a la producción y liberación de sustancias químicas tóxicas por los seres humanos, es que ciertas sustancias tóxicas persistentes se concentran en el cuerpo de los carnívoros, incluso en el de las personas, como se describe en la sección "Conservación de la Tierra: Las cadenas alimentarias amplifican las sustancias tóxicas".

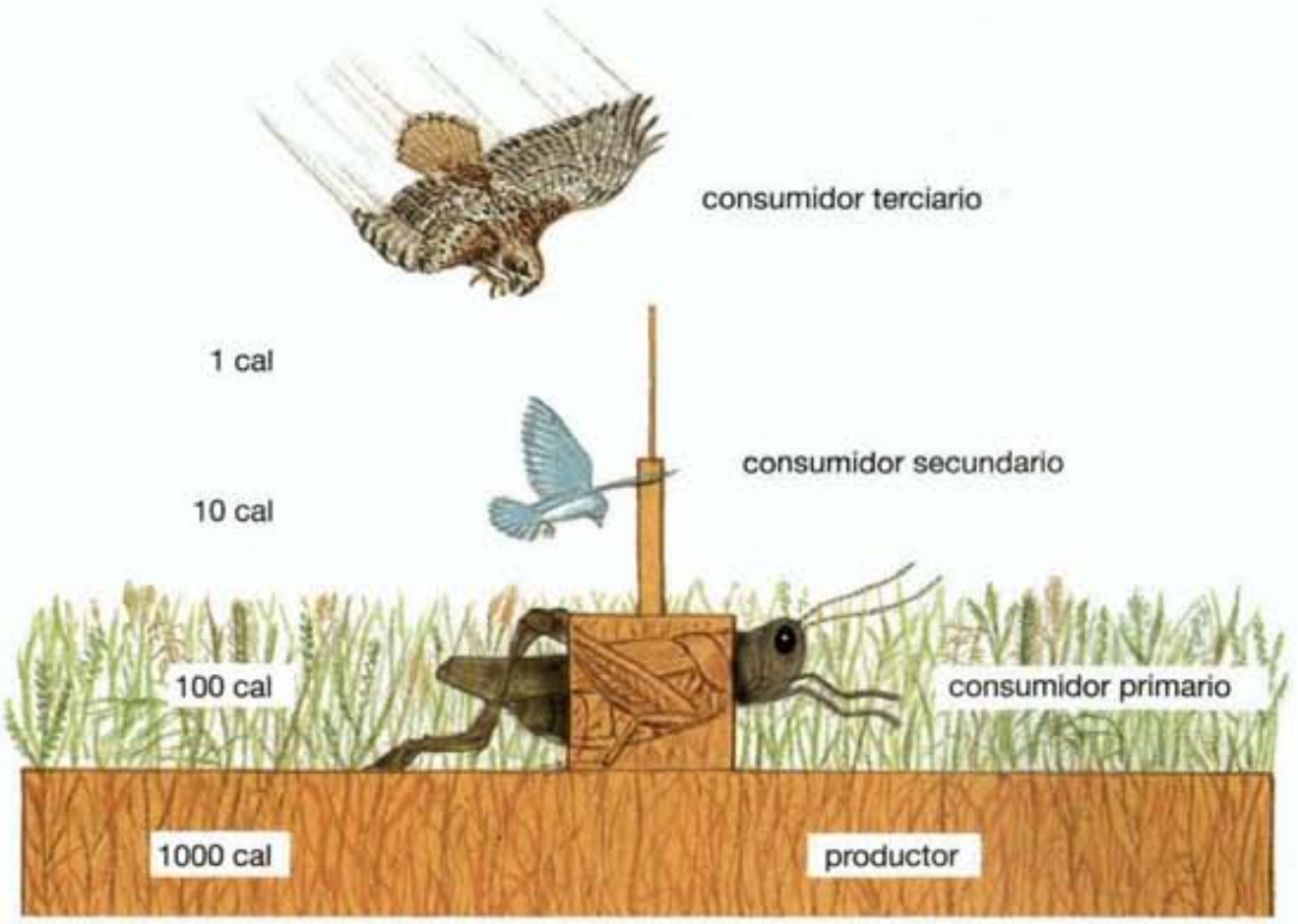


Figura 16-7 Pirámide de energía de un ecosistema de pradera
Cada nivel trófico, del productor al consumidor terciario, tiene progresivamente menos energía almacenada. La anchura de cada rectángulo es proporcional a la energía almacenada en ese nivel trófico. Una pirámide de biomasa de este ecosistema tendría una apariencia muy similar.

3 ¿Cómo se desplazan los nutrimentos dentro de los ecosistemas y entre ellos?

En contraste con la energía de la luz solar, los nutrimentos no descienden sobre la Tierra en un flujo continuo desde lo alto. En términos prácticos, la misma reserva común de **nutrimentos** ha sostenido la vida durante más de 3000 millones de años. Los nutrimentos son los elementos y moléculas pequeñas que constituyen todos los componentes básicos de la vida. Los organismos necesitan de algunos de ellos, llamados **macronutrimentos**, en grandes cantidades, por ejemplo, agua, carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, fósforo, azufre y calcio. Los **micronutrimentos**, como el cinc, el molibdeno, el hierro, el selenio y el yodo, son necesarios sólo en muy pequeña cantidad. Los **ciclos de nutrimentos**, también llamados **ciclos biogeoquímicos**, describen los caminos que estas sustancias siguen durante su tránsito de las comunidades a las partes inanimadas de los ecosistemas y luego de regreso a las comunidades.

Las fuentes y lugares de almacenamiento de nutrimentos se denominan **reservas.** Las reservas principales se encuentran generalmente en el ambiente inanimado, o abiótico. Por ejemplo, existen varias reservas importantes de carbono: este elemento se almacena como dióxido de carbono en la atmósfera, en solución en los océanos y en forma de combustibles fósiles en el subsuelo. En la sección siguiente describiremos brevemente los ciclos del carbono, del nitrógeno, del fósforo y del agua.

El ciclo del carbono pasa por la atmósfera, los océanos y las comunidades

El marco estructural de todas las moléculas orgánicas, que son los componentes básicos de la vida, está formado de cadenas de átomos de carbono. El carbono entra en la comunidad viviente cuando los productores capturan dióxido de carbono (CO_2) durante la fotosíntesis. En tierra, los productores (como las plantas de nuestro jardín) obtienen CO_2 de la atmósfera, donde representa 0.036% de la cantidad total de gases. Los productores acuáticos del océano, como las algas y las diatomeas, encuentran abundante CO_2 para la fotosíntesis disuelto en el agua. De hecho, es mucho mayor la cantidad de CO_2 almacenada en los océanos que en la atmósfera. Los productores devuelven parte del CO_2 a la atmósfera y al océano durante la respiración celular e incorporan el resto a su cuerpo. Los consumidores primarios, como las vacas, los camarones o los gusanos del tomate, se alimentan de los productores y se apropian del carbono almacenado en sus tejidos. Estos herbívoros también liberan un poco de carbono al respirar y guardan el resto, que es consumido a veces por organismos de niveles tróficos más elevados. Todos los seres vivos mueren tarde o temprano, y los comedores de detritos y descomponedores se encargan de degradar su cuerpo. La respiración celular de estos organismos, que abundan en la materia orgánica que se transforma en abono en un rincón de nuestro jardín, devuelve CO_2 a la atmósfera y a los océanos. El dióxido de carbono transita libremente entre estas dos grandes reservas (Fig. 16-8).

Parte del carbono tiene un ciclo más lento. Por ejemplo, los moluscos y los protistas marinos extraen el CO_2 disuelto en el agua y lo combinan con calcio para formar carbonato de calcio ($CaCO_3$), con el que construyen sus conchas. Cuando estos organismos mueren, sus conchas se acumulan en depósitos submarinos, son sepultadas y con el tiempo se transforman en piedra caliza. A veces los sucesos geológicos dejan expuesta la piedra caliza, que se disuelve poco a poco por efecto de las corrientes que corren sobre ella, con lo cual el carbono vuelve a estar disponible para los organismos vivos.

Otro segmento de larga duración del ciclo del carbono es la producción de combustibles fósiles. Los **combustibles fósiles** se forman a partir de los restos de plantas y animales antiguos y constituyen una tercera reserva importante de carbono. A lo largo de millones de años, las temperaturas y presiones elevadas transforman las moléculas orgánicas de los antiguos organismos de estos depósitos en hulla, petróleo

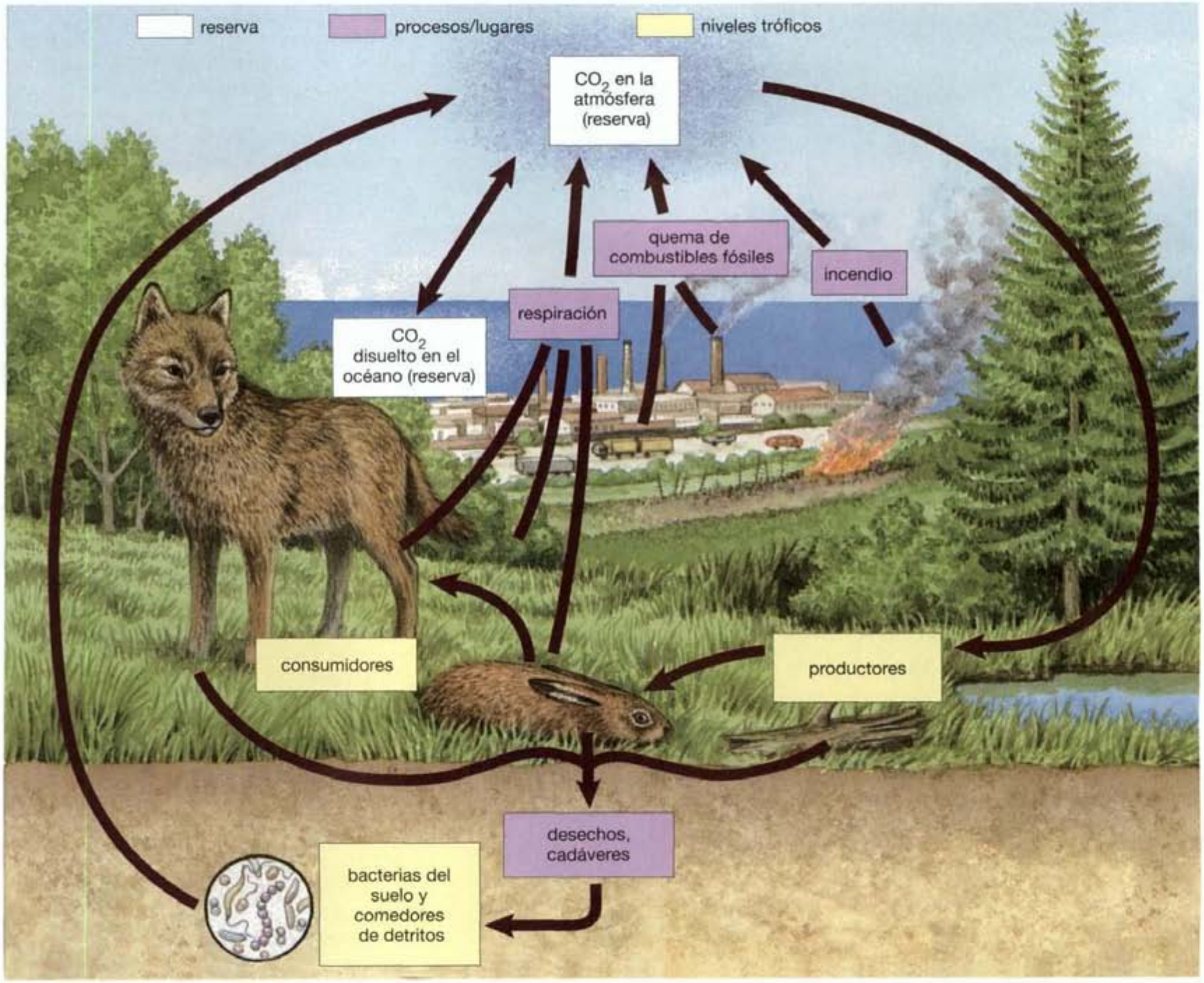


Figura 16-8 Ciclo del carbono
Durante la fotosíntesis se captura carbono de la atmósfera, el cual asciende luego por los niveles tróficos. Se libera carbono durante la respiración en todos los niveles tróficos y cuando se queman bosques y combustibles fósiles.

o gas natural. La energía de la luz solar prehistórica también está atrapada en los combustibles fósiles. Cuando quemamos combustibles fósiles para aprovechar esta energía almacenada, se libera CO_2 en la atmósfera. Además de la quema de combustibles fósiles, las actividades humanas como la tala y quema de los grandes bosques del planeta (donde hay mucho carbono almacenado), están incrementando la cantidad de CO_2 presente en la atmósfera, como se describirá más adelante en este mismo capítulo.

La reserva principal de nitrógeno es la atmósfera

La atmósfera contiene alrededor de 79% de nitrógeno gaseoso (N_2) y es, por tanto, la reserva principal de este importante nutrimento. El nitrógeno es un componente fundamental de las proteínas, de muchas vitaminas y de los ácidos nucleicos DNA y RNA. Un hecho interesante es que ni las plantas ni los animales pueden extraer este gas de la atmósfera. Por consiguiente, las plantas necesitan una provisión de nitrato (NO_3^-) o amoniaco (NH_3). Pero, ¿cómo se transforma el nitrógeno atmosférico en estas moléculas? Ciertas bacterias y cianobacterias sintetizan amoniaco mediante un proceso conocido como **fijación de nitrógeno**, por el cual se combina nitrógeno con hidrógeno. Algunas de estas bacterias viven en el agua y en el suelo; otras han establecido una asociación simbiótica con ciertas plantas llamadas **leguminosas** (como la alfalfa, la soya, el trébol y el chícharo), donde viven en protuberancias especiales de las raíces (véase el capítulo 6). Las bacterias descomponedoras también producen amoniaco a partir de los aminoácidos y la urea presentes en los cadáveres y residuos orgánicos. Otras bacterias transforman el amoniaco en nitrato.

Las tormentas eléctricas, los incendios forestales y la quema de combustibles fósiles combinan el nitrógeno con oxígeno. Las plantas incorporan el nitrógeno del amoniaco y del nitrato en sus aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos y vitaminas. Estas moléculas nitrogenadas de la planta son consu-

midas tarde o temprano, ya sea por consumidores primarios, comedores de detritos o descomponedores. A medida que recorre la red alimentaria, parte del nitrógeno queda en libertad en los desechos y cadáveres, donde las **bacterias descomponedoras** lo convierten de nuevo en nitrato y amoniaco. El ciclo se equilibra mediante el retorno continuo del nitrógeno a la atmósfera por obra de las bacterias desnitrificantes. Estas habitantes de los suelos húmedos, los pantanos y los estuarios descomponen el nitrato y devuelven nitrógeno gaseoso a la atmósfera (Fig. 16-9).

En los ecosistemas dominados por los seres humanos, como los campos agrícolas, los jardines y los céspedes suburbanos, los fertilizantes químicos aportan el amoniaco y el nitrógeno. Estos fertilizantes —como los que distribuimos en nuestros huertos antes de sembrar hortalizas— se producen utilizando la energía de los combustibles fósiles para "fijar" el nitrógeno atmosférico. De hecho, hoy en día las actividades humanas predominan en el ciclo del nitrógeno, lo que es motivo de serias inquietudes respecto a la calidad del ambiente. Al quemar combustibles fósiles y bosques, al drenar los pantanos que almacenan nitrógeno y al producir fertilizantes, se estima que cada año los seres humanos convertimos 140 millones de toneladas de nitrógeno gaseoso en amoniaco y óxidos de nitrógeno (nitrógeno combinado con oxígeno). Los procesos naturales consumen de 90 a 140 millones de toneladas anuales de nitrógeno. Diversos tipos de óxidos de nitrógeno contribuyen al calentamiento global, destruyen la capa protectora de ozono y acidifican la precipitación. El agua que escurre de los campos agrícolas fertilizados hacia el río Mississippi llega hasta el golfo de México, donde en opinión de los científicos está provocando la formación de una "zona muerta" de 18 130 kilómetros cuadrados que aparece ahí todos los veranos. Cuando entran en los ecosistemas, los óxidos de nitrógeno cambian la composición de las comunidades vegetales o forman lluvia ácida que destruye los bosques, fenómeno que estudiaremos más adelante en este mismo capítulo.

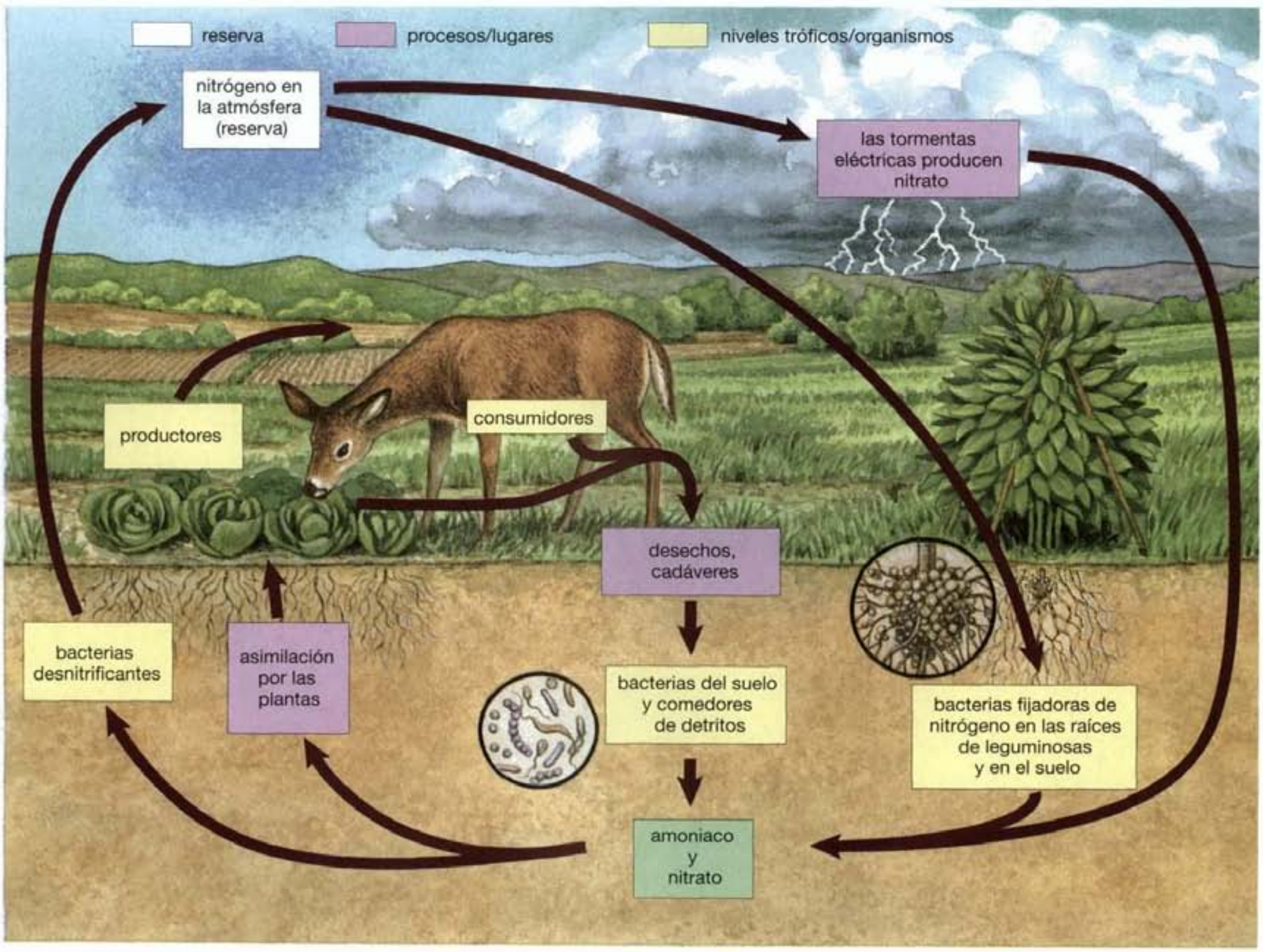


Figura 16-9 Ciclo del nitrógeno
Desde su reserva en la atmósfera, el nitrógeno gaseoso se combina con oxígeno para formar nitratos por efecto del rayo o de la combustión y luego cae en la superficie terrestre disuelto en la lluvia. Las bacterias fijadoras de nitrógeno producen amoniaco. También los seres humanos sintetizan nitrato y amoniaco para elaborar fertilizantes, los cuales son absorbidos por las plantas y otros productores e incorporados en moléculas biológicas que ascienden por los niveles tróficos. Mediante la excreción o por la acción de bacterias descomponedoras, se libera nitrato y amoniaco. Otras bacterias convierten de nuevo el nitrógeno de estas moléculas en nitrógeno atmosférico, con lo cual se completa el ciclo.

La reserva principal de fósforo es la roca

El fósforo es un componente fundamental de las moléculas biológicas, entre ellas las moléculas de transferencia de energía (ATP y NADP), los ácidos nucleicos y los fosfolípidos de las membranas celulares. Asimismo, el fósforo es uno de los componentes principales de los dientes y huesos de los vertebrados. En contraste con los ciclos del carbono y del nitrógeno, el ciclo del fósforo carece de componente atmosférico. La reserva de fósforo de los ecosistemas es la roca, donde este elemento se encuentra ligado a oxígeno en forma de fosfato. Las rocas ricas en fosfato expuestas a la intemperie se erosionan y la lluvia disuelve el fosfato. El fosfato disuelto es absorbido fácilmente a través de las raíces de las plantas y por otros autótrofos, como los protistas y las cianobacterias fotosintéticos, donde se incorpora a las moléculas biológicas. A partir de estos productores, el fósforo recorre las redes alimentarias (Fig. 16-10). En cada nivel se excreta el fosfato excedente. Finalmente, los descomponedores devuelven el fósforo residual de los cadáveres al suelo y al agua en forma de fosfato, de donde puede ser absorbido de nuevo por los autótrofos o quedar unido a los sedimentos y, con el tiempo, incorporarse de nuevo a la roca.

Parte del fosfato disuelto en el agua dulce es transportado a los océanos. Aunque gran parte de este fosfato termina en los sedimentos marinos, un poco de él es absorbido por los productores marinos y, con el tiempo, se integra al cuerpo de vertebrados y peces. Algunos de éstos, a su vez, sirven de alimento a las aves marinas, que excretan grandes cantidades de fósforo en tierra. Hubo una época en que se explotaba el guano (excremento) que las aves marinas depositaban a lo largo de la costa occidental de América del Sur, el cual constituía una de las fuentes principales de fósforo del mundo. El suelo que se erosiona de los campos fertilizados arrastra grandes cantidades de fosfatos hacia lagos, corrientes y el mar, donde estimula el crecimiento de productores. En los lagos, el agua rica en fósforo que escurre de la tierra estimula un crecimiento tan abundante de algas y bacterias, que se trastornan las interacciones naturales con la comunidad del lago. Trataremos más a fondo este tema en el capítulo siguiente.

La mayor parte del agua no sufre cambios químicos durante el ciclo del agua

El ciclo del agua, o **ciclo hidrológico** (Fig. 16-11), difiere de casi todos los demás ciclos de nutrimentos en que la mayor parte del agua permanece en forma de agua durante todo el ciclo y no se utiliza en la síntesis de nuevas moléculas. La reserva principal de agua es el océano, que cubre alrededor de tres cuartas partes de la superficie terrestre y contiene más de 97% del agua disponible. Los motores del ciclo hidrológico son la energía solar, que evapora el agua, y la gravedad, que

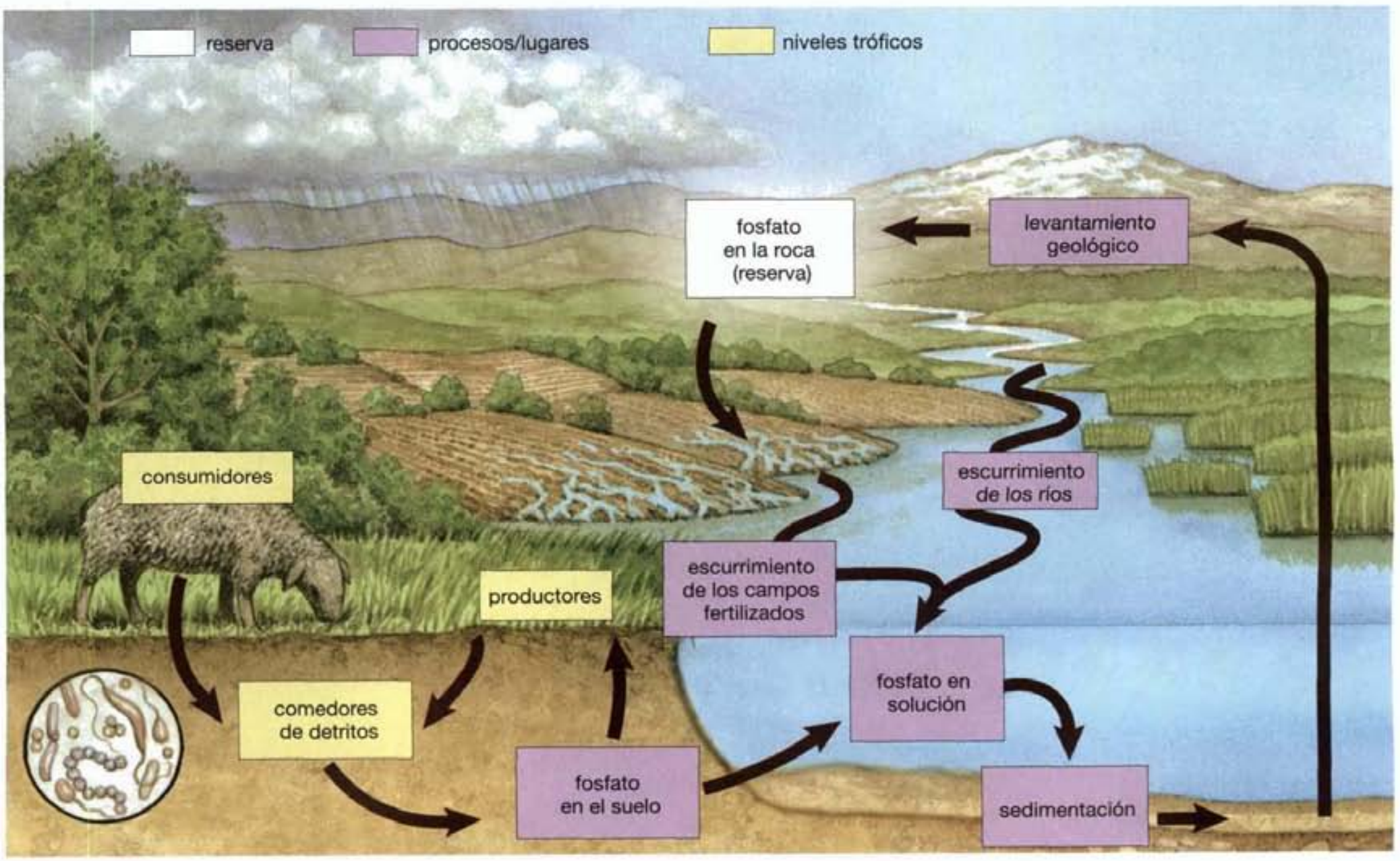


Figura 16-10 Ciclo del fósforo
El fosfato se disuelve de las rocas ricas en fosfato o de los fertilizantes y entra en las plantas y otros productores, donde se incorpora en moléculas biológicas. Estas moléculas ascienden por los niveles tróficos. El fosfato se excreta o regresa al suelo y al agua por obra de las bacterias descomponedoras, donde puede ser utilizado de nuevo por los productores o, con el tiempo, incorporarse en la roca.

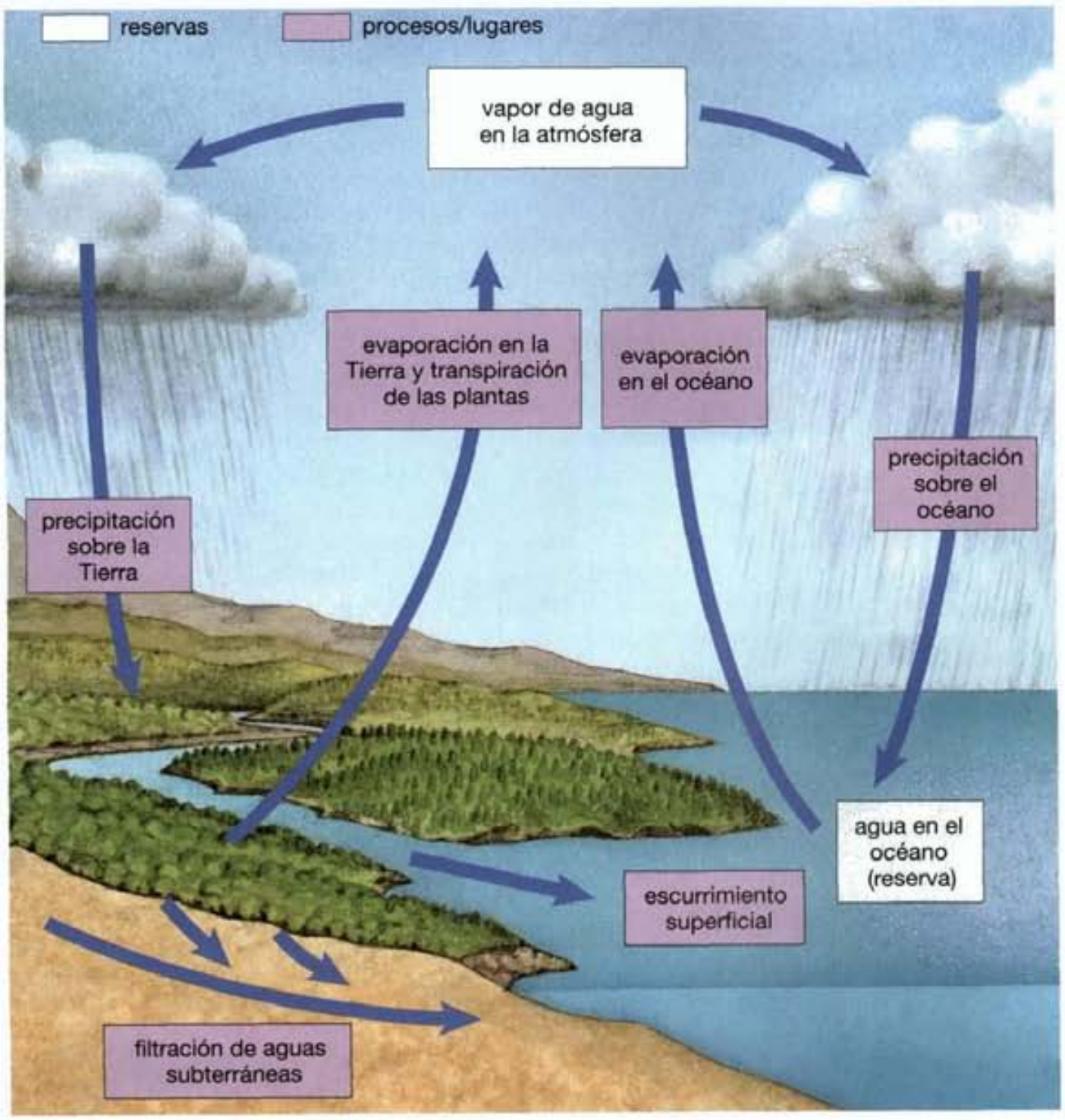


Figura 16-11 Ciclo hidrológico
El ciclo hidrológico es el más simple de todos los ciclos de nutrimentos. Aunque el agua es indispensable para toda forma de vida, la mayor parte de su desplazamiento se lleva a cabo independientemente de los seres vivos.

atrae el agua de vuelta a la Tierra en forma de precipitación (lluvia, nieve, aguanieve y rocío). La evaporación tiene lugar principalmente en los océanos, y buena parte del agua regresa directamente a ellos por precipitación. El agua que cae en tierra sigue varias rutas. Un poco de agua se evapora del suelo, los lagos y las corrientes de agua. Una fracción escurre de la tierra y vuelve a los océanos, y una pequeña cantidad penetra hasta los depósitos subterráneos. Debido a que el cuerpo de los seres vivos contiene alrededor de 70% de agua, parte del agua del ciclo hidrológico se incorpora a las comunidades vivientes de los ecosistemas. Las raíces de las plantas absorben agua, que en buena parte se evapora de las hojas y regresa a la atmósfera. Una pequeña cantidad se combina con dióxido de carbono durante la fotosíntesis para producir moléculas de alta energía. Tarde o temprano, estas moléculas se descomponen durante la respiración celular y el agua liberada regresa al medio. Los consumidores obtienen agua de sus alimentos o bebiéndola directamente.

A medida que la población humana ha crecido, el agua dulce ha comenzado a escasear en muchas regiones del mundo donde su demanda por parte de los seres humanos es grande. Esta escasez limita la posibilidad de cultivar especies agrícolas; actualmente, 40% del alimento del mundo se cultiva en terrenos agrícolas irrigados. De un cuarto de siglo a la fecha los agricultores han dependido cada vez en mayor grado de los acuíferos —reservas subterráneas naturales—, de los cuales bombean agua para irrigar sus cultivos. Por desgracia, en muchas regiones del mundo, como China, la India, África septentrional y la parte occidental de Estados Unidos, se "explota" esta agua subterránea; es decir, se extrae con más rapidez que aquella con la que se repone. La caída del nivel del agua subterránea es particularmente alarmante en la India, donde la pérdida de esta reserva de agua pone en peligro 25% de la cosecha de granos. El agua potable contaminada y sin tratamiento es un problema importante en los países en vías de desarrollo, donde la beben 1200 millones de personas. La Organización de las Naciones Unidas estima que el agua impura origina 80% de las enfermedades en los países en vías de desarrollo y mata de 4 a 5 millones de niños cada año.

4 ¿A qué se deben la lluvia ácida y el calentamiento global?

Muchos de los problemas ambientales que aquejan a la sociedad moderna son consecuencia de la interferencia humana en el funcionamiento de los ecosistemas. Los pueblos primitivos se sostenían únicamente de la energía proveniente del Sol, y producían desechos que se reintegraban sin difi-

Figura 16-12 Una sustancia natural fuera de lugar
Esta águila calva murió a consecuencia de un derrame de petróleo cerca de la costa de Alaska.

cultad a los ciclos de los nutrimentos. Sin embargo, a medida que la población humana crecía y la tecnología avanzaba, los seres humanos comenzamos a actuar con creciente independencia respecto a estos procesos naturales. Hemos extraído de las minas sustancias, como plomo, arsénico, cadmio, mercurio, petróleo y uranio, que son ajenas a los ecosistemas naturales y tóxicas para muchos de los organismos que forman parte de ellos (Fig. 16-12). En nuestras fábricas sintetizamos sustancias que nunca antes existieron en la Tierra: plaguicidas, disolventes y un extenso surtido de otras sustancias químicas industriales perjudiciales para muchas formas de vida. La Revolución Industrial, que comenzó en serio a mediados del siglo XIX, dio por resultado una fenomenal intensificación de nuestra dependencia de la energía de los combustibles fósiles (en vez de la luz solar) para calentar, iluminar y transportar, y para la industria y la agricultura. Los métodos industriales y agrícolas modernos suelen producir nutrimentos en exceso de la capacidad de los ciclos respectivos para procesarlos con eficiencia. En las secciones siguientes describiremos dos problemas ambientales de proporciones planetarias que son resultado directo de la dependencia humana respecto a los combustibles fósiles: la lluvia ácida y el calentamiento global.

La sobrecarga de los ciclos de nitrógeno y de azufre es la causa de la lluvia ácida

En Estados Unidos se descargan cada año alrededor de 20 millones de toneladas de dióxido de azufre en la atmósfera, dos terceras partes de las cuales provienen de centrales termoeléctricas que consumen hulla o petróleo. El resto es en gran medida un producto colateral de las calderas industriales, las fundiciones y las refinerías. Aunque los volcanes y las aguas termales también emiten dióxido de azufre, las actividades industriales generan 90% del dióxido de azufre de la atmósfera. Además, cada año los automóviles, las centrales termoeléctricas y la industria de Estados Unidos emiten 24 millones de toneladas de óxidos de nitrógeno.

A finales de la década de 1960 se identificó la producción excesiva de estas sustancias como la causa de una creciente amenaza ambiental: la *lluvia ácida* o, en términos más precisos, la **sedimentación ácida**. Al combinarse con el vapor de agua de la atmósfera, los óxidos de nitrógeno se transforman en ácido nítrico y el dióxido de azufre, en ácido sulfúrico. Algunos días después, y con frecuencia a cientos o miles de kilómetros de la fuente, los ácidos se precipitan y corroen las estatuas y edificios (Fig. 16-13), dañan los árboles y los cultivos y dejan los lagos sin vida. Aunque ambos ácidos, el sulfúrico y el nítrico, forman soluciones en el vapor de agua, el ácido sulfúrico también forma partículas que enturbian visiblemente el aire, incluso en condiciones de sequedad. En Estados Unidos, el Nordeste, Florida, la región media del Atlántico, la parte norte del Centro y las regiones altas del Oes-

Figura 16-13 La sedimentación ácida es corrosiva
La sedimentación ácida está disolviendo esta escultura de piedra caliza de la catedral de Reims, en Francia.

te son las más vulnerables, porque las rocas y suelos que ahí predominan no amortiguan la acidez.

El Programa para la Lluvia Ácida de la EPA de Estados Unidos, puesto en marcha en 1995, ha permitido reducir en grado importante las emisiones de dióxido de azufre de las centrales termoeléctricas. La calidad del aire ha mejorado en algunas regiones, y existe un cauteloso optimismo respecto a una futura recuperación lenta de los ecosistemas dañados. Sin embargo, la emisión de óxidos de nitrógeno sigue siendo elevada, pese a las reducciones conseguidas en las centrales termoeléctricas, debido en parte al aumento en el consumo de combustible por parte de los automóviles.

La sedimentación ácida perjudica la vida de lagos, fincas agrícolas y bosques

Debido a la lluvia ácida, aproximadamente 25% de todos los lagos y estanques de los montes Adirondack del estado de Nueva York son ya demasiado ácidos para permitir la existencia de peces en ellos. Antes que los peces mueran, sin embargo, se destruye gran parte de la red alimentaria que les da sustento. Primero mueren las almejas, caracoles, langostinos y larvas de insectos, después los anfibios y finalmente los peces. El resultado es un lago cristalino: hermoso, pero muerto. Los efectos no se limitan a los organismos acuáticos. La lluvia ácida también altera el crecimiento y el rendimiento de muchos cultivos agrícolas porque al penetrar en el suelo disuelve y arrastra consigo nutrimentos indispensables, como el calcio y el potasio, y mata los microorganismos descomponedores, con lo cual impide el retorno de nutrimentos al suelo. Las plantas, envenenadas y privadas de nutrimentos, se debilitan y quedan a merced de las infecciones y del ataque de los insectos. En las alturas de los Montes Verdes de Vermont, los científicos han sido testigos de la muerte de alrededor de la mitad de las piceas rojas y hayas y de un tercio de los arces de azúcar a partir de 1965. La nieve, la lluvia y la espesa niebla que comúnmente cubren estas cumbres orientales, son muy ácidas. En una estación de control situada en la cima del monte Mitchell, en Carolina del Norte, el pH de la niebla ha registrado valores de 2.9, más ácida que el vinagre (Fig. 16-14).

La sedimentación ácida aumenta la exposición de los organismos a los metales tóxicos, como aluminio, plomo, mercurio y cadmio, entre otros, que son mucho más solubles en agua acidificada que en agua de pH neutro. El aluminio que se disuelve de las rocas inhibe el crecimiento de las plantas y mata los peces. Se ha encontrado que el agua potable de algunos hogares está peligrosamente contaminada con plomo, disuelto por el agua ácida de la soldadura de plomo de tuberías antiguas. En el cuerpo de los peces que viven en aguas acidificadas se han encontrado niveles peligrosos de mercurio, elemento que es objeto de amplificación biológica conforme recorre los niveles tróficos (véase la sección "Conservación de la Tierra: Las cadenas alimentarias amplifican las sustancias tóxicas").

Figura 16-14 La sedimentación ácida destruye los bosques
La lluvia y la niebla ácidas han destruido este bosque situado en la cima del monte Mitchell, en Carolina del Norte.

La interferencia en el ciclo del carbono contribuye al calentamiento global

Hace de 345 a 280 millones de años, cantidades enormes de carbono quedaron aisladas del ciclo del carbono cuando, en las condiciones calurosas y húmedas del periodo carbonífero, los cuerpos de plantas y animales quedaron sepultados en los sedimentos y no se descompusieron. Con el tiempo, el calor y la presión transformaron estos cuerpos en combustibles fósiles, como hulla, petróleo y gas natural. Sin la intervención humana, este carbono habría permanecido intacto. A partir de la Revolución Industrial, no obstante, hemos dependido cada vez en mayor grado de la energía almacenada en estos combustibles. Cuando los quemamos en nuestras centrales termoeléctricas, fábricas y automóviles, emitimos CO_2 a la atmósfera. A partir de 1850, el contenido de CO_2 de la atmósfera ha aumentado de 280 partes por millón (ppm) a 370 ppm, esto es, más de 30%, lo que ha llevado las concentraciones de CO_2 a los niveles más altos en más de 400 000 años. Este aumento prosige a razón de 1.5 ppm anuales, principalmente como resultado de la quema de combustibles fósiles.

Una segunda fuente de CO_2 atmosférico adicional es la **deforestación** del planeta, que elimina decenas de millones de hectáreas de bosques cada año. La deforestación está ocurriendo principalmente en los trópicos, donde las selvas tropicales se están convirtiendo a toda prisa en terrenos agrícolas marginales. El carbono almacenado en los enormes árboles de estas selvas regresa a la atmósfera una vez que han sido cortados, principalmente por combustión.

Los gases de invernadero atrapan el calor en la atmósfera

El dióxido de carbono representa todavía una fracción pequeñísima de la atmósfera terrestre, del orden de 0.036%. Sin embargo, el CO_2 atmosférico actúa en cierta forma como el cristal de un invernadero: permite la entrada de energía solar y luego absorbe y retiene esa energía una vez que se ha transformado en calor (Fig. 16-15). Hay otros **gases de invernadero** que comparten esta propiedad, entre otros el metano, los clorofluorocarbonos (CFCs), el vapor de agua y el óxido nitroso. El **efecto de invernadero**, esto es, la capacidad de los gases de invernadero de atrapar la energía solar en la atmósfera de un planeta en forma de calor, es un proceso natural que, al mantener nuestra atmósfera relativamente caliente, permite la existencia de vida en la Tierra tal como la conocemos. Sin embargo, existe gran certeza entre los científicos respecto a que las actividades humanas han amplificado el efecto de invernadero natural y han provocado un fenómeno que se conoce como **calentamiento global**.

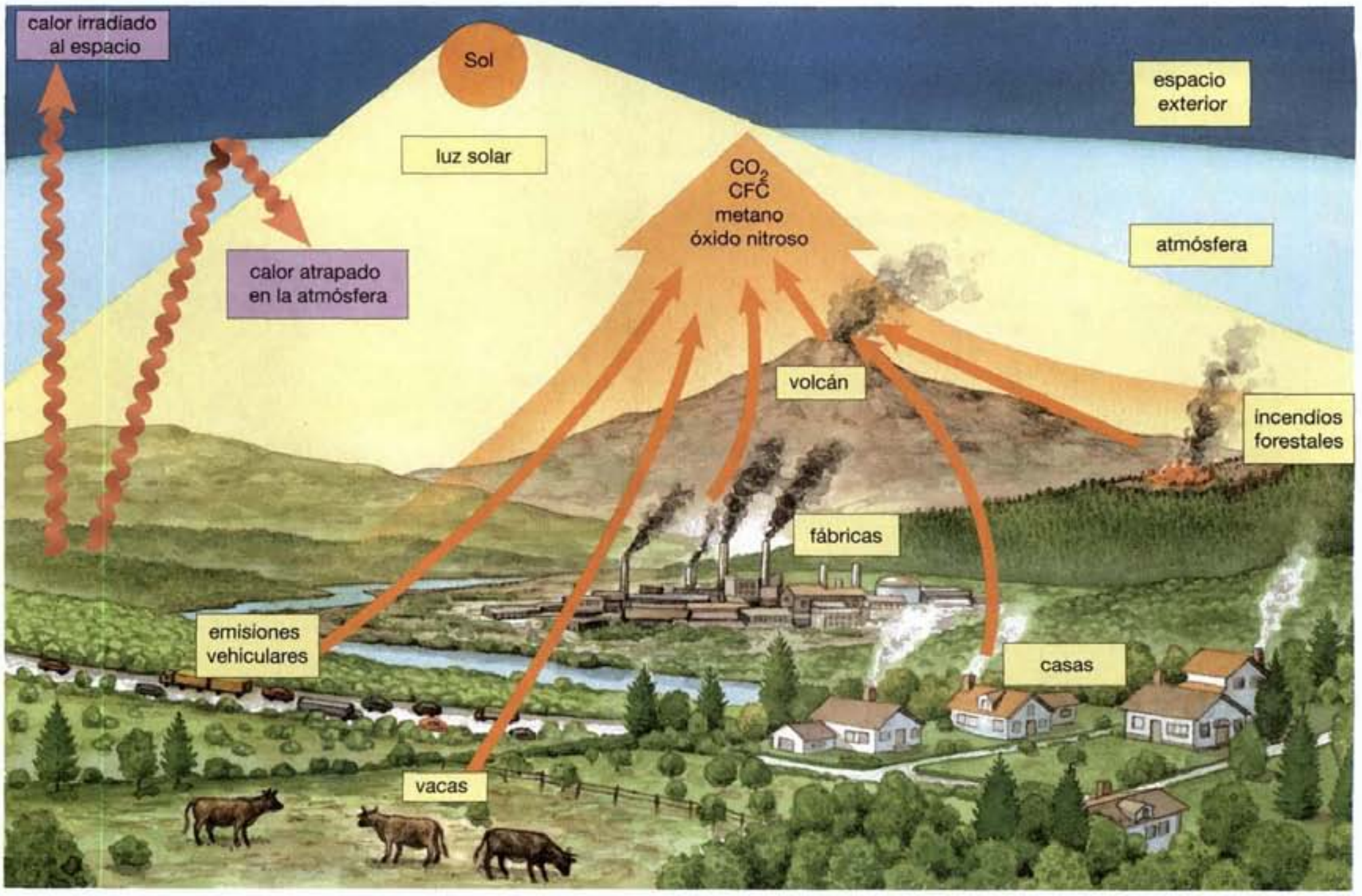


Figura 16-15 El aumento de las emisiones de gases de invernadero contribuye al calentamiento global
La luz solar que llega a nuestro planeta calienta la superficie terrestre y es irradiada de regreso a la atmósfera. Los gases de invernadero absorben parte de este calor, que queda atrapado en la atmósfera. Las actividades humanas han elevado considerablemente los niveles de gases de invernadero, lo que ha provocado una elevación gradual de las temperaturas medias mundiales.

Los registros históricos de temperatura han indicado una elevación mundial de la temperatura de 0.5 a 1°C a partir de 1860, paralelo al aumento de CO_2 atmosférico (Fig. 16-16). La década de 1981 a 1990 fue la más calurosa registrada, hasta que la superó la década siguiente.

La interacción de numerosos factores, como el crecimiento de la cubierta de nubes provocado por la mayor evaporación, el posible crecimiento de la productividad primaria neta debido a la mayor disponibilidad de CO_2 y la desconocida capacidad del océano para absorber este gas, dificultan la predicción de climas futuros con alguna precisión. Sin embargo, si no se reducen las emisiones de gases de invernadero, el Comité Intergubernamental para el Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés) patrocinado por las Naciones Unidas predice un incremento de 1.4 a 5.8°C en las temperaturas mundiales medias del aire superficial de 1990 a 2100, con una elevación de temperatura más rápida que en los últimos 10 000 años. A fin de apreciar la verdadera dimensión del problema, considérese que las temperaturas medias del aire durante el punto culminante de la última glaciación (hace 20 000 años) fueron sólo alrededor de 5°C inferiores a las presentes. Esta elevación extremadamente rápida de la temperatura es motivo especial de preocupación porque es probable que exceda la rapidez con que la selección natural es capaz de generar adaptaciones evolutivas al cambio. Debido a que el cambio de temperatura no tiene una distribución homogénea en todo el planeta, se prevé que en Estados Unidos las temperaturas aumentarán considerablemente más aprisa que el promedio mundial.

El calentamiento global puede tener consecuencias graves

Como afirma, un poco en broma, el geoquímico James White de la Universidad de Colorado, "si la Tierra tuviese un manual de uso, el capítulo sobre el clima podría comenzar con la advertencia de que el sistema ha sido ajustado de fábrica para obtener la máxima comodidad, por lo que no deben tocarse los controles". Las consecuencias del calentamiento global son predecibles sólo en parte y pueden ser graves. A medida que los casquetes polares y los glaciares se derritan y las aguas de los océanos se expandan en respuesta al calentamiento global, el nivel del mar se elevará y pondrá en peligro las ciudades costeras e inundará las tierras húmedas de los litorales.

Los cambios de temperatura, incluso los de poca magnitud, pueden alterar en forma espectacular las trayectorias de las principales corrientes de aire y marinas y cambiar los regímenes de precipitación en formas imprevisibles. Unas tierras pueden tornarse demasiado calientes y secas para la agricultura, en tanto que otras regiones pueden llegar a ser improductivas. En conjunto, la productividad agrícola de Estados Unidos podría aumentar. Sin embargo, los expertos predicen que, a medida que el planeta se caliente, habrá sequías más prolongadas y graves y mayores extremos en cuanto a precipitación pluvial, lo que originará pérdidas de cosechas e inundaciones más frecuen-

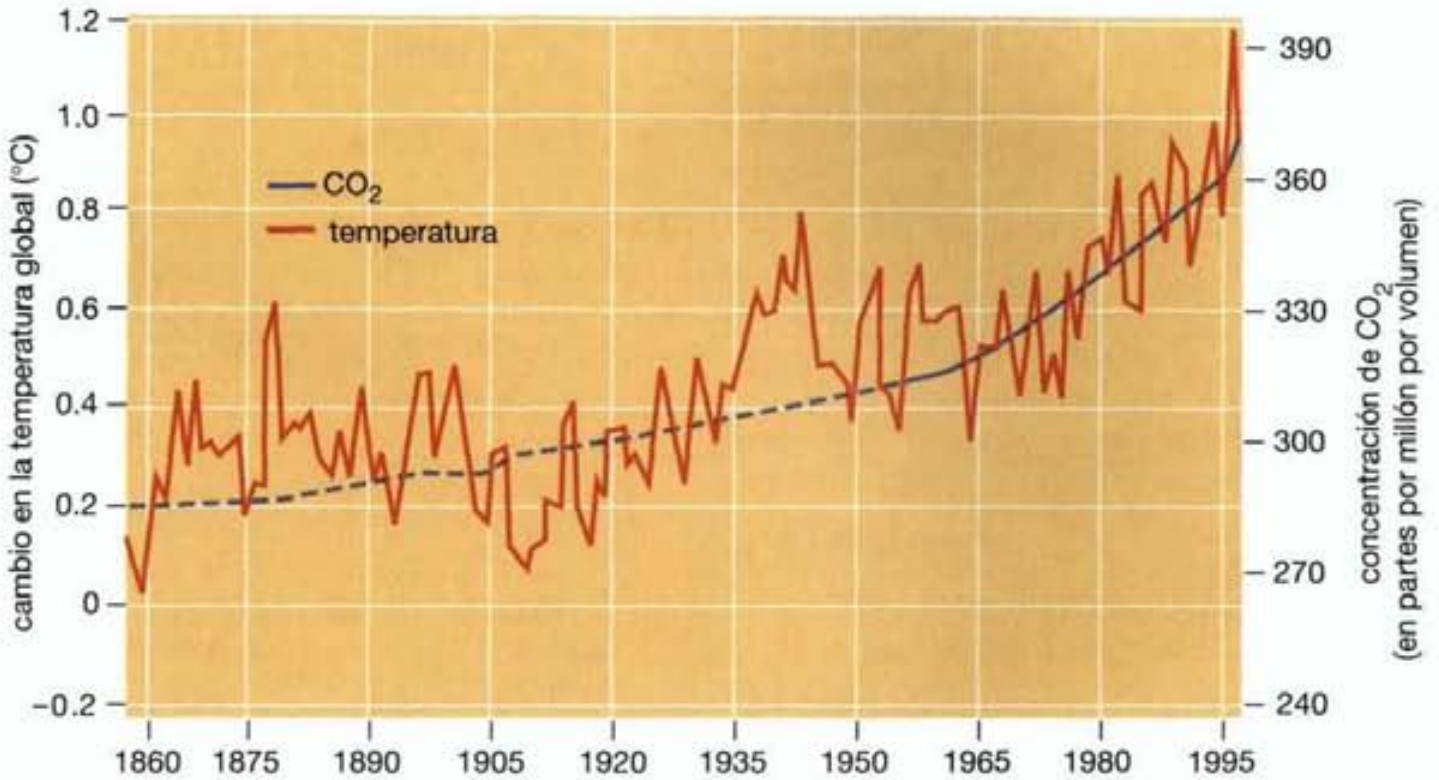


Figura 16-16 El calentamiento global es paralelo al aumento de CO_2
La concentración de CO_2 de la atmósfera (línea azul) ha mostrado un crecimiento constante desde 1860. La parte punteada de esa curva representa mediciones efectuadas en aire atrapado en el centro de masas de hielo; la parte continua refleja mediciones directas que se han hecho en Mauna Loa, Hawai. Las temperaturas medias mundiales (línea roja) también han mostrado un incremento gradual, en paralelo al aumento en la concentración de CO_2 en la atmósfera. (Con nuestro agradecimiento a los doctores Kevin Trenberth y Jim Hurrell del National Center for Atmospheric Research.)

tes. Los trastornos agrícolas podrían llegar a ser desastrosos para algunos países que hoy en día apenas consiguen alimentar a sus habitantes.

Las repercusiones del calentamiento global en los bosques podrían ser profundas. Si bien en conjunto el crecimiento forestal podría aumentar en Estados Unidos, las distribuciones de especies cambiarían. Por ejemplo, el arce de azúcar podría desaparecer de los bosques noroccidentales de ese país, en tanto que los bosques sudorientales podrían ser parcialmente sustituidos por pastizales. El IPCC señala que el calentamiento global hará crecer el radio de acción de los organismos portadores de enfermedades tropicales, como el mosquito transmisor del paludismo, con consecuencias negativas para la salud humana. Las aguas más cálidas provocarán probablemente daños adicionales en los arrecifes de coral, ya de por sí afectados por las actividades humanas.

Los biólogos de todo el mundo están documentando los cambios relacionados con el calentamiento. En Europa, luego de analizar datos de plantas de diversos lugares de ese continente, unos científicos de la Universidad de Munich, en Alemania, concluyeron que la temporada de crecimiento había aumentado en más de 10 días a lo largo de los últimos 40 años. Los arrendajos mexicanos del sur de Arizona están anidando 10 días más pronto que en 1971. Muchas especies de mariposas han desplazado sus dominios hacia el norte. En la Reserva Forestal Nubosa de Monteverde, en Costa Rica, la elevación de las temperaturas del mar ha incrementado el número de días sin bruma, con efectos adversos sobre los anfibios, aves y reptiles locales. Algunos de ellos han desplazado sus dominios hacia altitudes mayores, y otras poblaciones han desaparecido. Aunque cada informe individual podría atribuirse a otros factores, el peso acumulado de los datos de diversas fuentes de todo el mundo constituye un fuerte indicio de que ya se han iniciado cambios biológicos relacionados con el calentamiento. Estos datos también ofrecen a los investigadores un atisbo de lo que podría ocurrir de continuar el calentamiento global.

Nuestras decisiones tienen consecuencias

¿Qué podemos hacer en cuanto individuos para contribuir a reducir la lluvia ácida y el calentamiento global? En Estados Unidos se generan cada año 6.6 toneladas de gases de invernadero por persona. Con menos de 5% de la población mundial, Estados Unidos producen más de 20% de las emisiones totales de gases de invernadero. Un auto con una eficiencia de combustible de 8.5 kilómetros por litro emite 282 gramos de CO_2 por kilómetro; por tanto, podemos reducir considerablemente las emisiones de CO_2 utilizando vehículos más eficientes en el consumo de combustible, compartiendo los autos para trasladarnos al trabajo y usando el transporte público. Al generar electricidad en centrales eléctricas alimentadas con combustibles fósiles, también se producen cantidades enormes de CO_2, dióxido de azufre y óxidos de nitrógeno. Podemos apoyar los esfuerzos de las compañías de servicios que utilizan fuentes de energía renovables, como el viento y la energía solar. A fin de conservar la electricidad, podemos adquirir aparatos más eficientes, apagar las computadoras y las luces que no están en uso y sustituir las bombillas incandescentes por lámparas fluorescentes. Si aislamos e impermeabilizamos nuestros hogares, si incorporamos sistemas de energía solar en las viviendas nuevas y si plantamos árboles caducifolios cerca de nuestras casas para tener sombra en el verano y sol en el invierno, reduciremos significativamente el consumo de combustible y también los costos de calefacción y acondicionamiento de aire. El reciclado también permite ahorrar mucha energía; por ejemplo, cuando se recicla una lata de aluminio, se conserva 95% de la energía utilizada para producirla a partir de materias primas. También podemos apoyar los esfuerzos de reforestación destinados a reponer los árboles tanto en las selvas tropicales como en nuestras comunidades.

Aunque es inevitable que el calentamiento global continúe, las decisiones humanas pueden reducir su rapidez. Las conferencias mundiales de la Cumbre de la Tierra, como la sostenida en Kioto, Japón, en 1997, ofrecen un rayo de esperanza. En esa conferencia, representantes de 160 países propusieron un tratado cuya meta es poner freno a las emisiones de CO_2. De ser ratificado, este tratado comprometerá a las naciones industrializadas a reducir las emisiones de CO_2 en aproximadamente 5% de los niveles de 1990 para el año 2012. Los países en vías de desarrollo, como China y la India, no están obligados a cumplir el tratado de Kioto. A muchos observadores les preocupa la posibilidad de que las ventajas del tratado queden nulificadas por las emisiones de países como éstos, donde habita más de un tercio de la población del planeta, a medida que se esfuercen por industrializarse y elevar su nivel de vida. Aunque los obstáculos son considerables, la conferencia de Kioto es indicio de un reconocimiento mundial del calentamiento global y de la preocupación por sus consecuencias, dos primeros pasos en el camino hacia el cambio.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

A salvo de la extinción

Como sabemos, los depredadores como las águilas son relativamente escasos porque ocupan los niveles tróficos más altos, donde el alimento es menos abundante. Estos depredadores son asimismo los más vulnerables a las sustancias tóxicas que se acumulan en la grasa y que se transmiten hacia arriba por la cadena alimentaria. Desde que se prohibió el DDT en Estados Unidos en 1972, se están recuperando no sólo la población de águilas, sino además las de quebrantahuesos, halcones peregrinos y pelícanos pardos. Por desgracia, el DDT todavía se utiliza en muchos países en vías de desarrollo, en particular para combatir los mosquitos transmisores del paludismo (algunas poblaciones de mosquitos están adquiriendo resistencia contra el DDT como consecuencia). Aunque sigue siendo ilegal cazar águilas calvas, ahora que estas aves levantan el vuelo de la lista de especies en peligro de extinción, pierden la protección de su hábitat que la Ley para Especies en Peligro de Extinción estipula para las especies silvestres en peligro. Para que el águila sobreviva fuera de las zonas protegidas, ahora es necesario que los urbanizadores y terratenientes privados conserven voluntariamente sus nidos y territorios de alimentación.

En tanto que los grupos defensores del ambiente propugnan por una prohibición mundial del DDT, ciertas organizaciones dedicadas a combatir la malaria se oponen a tal prohibición. Exponga argumentos a favor y en contra de esta prohibición.

Resumen de conceptos clave

1 ¿Cuáles son las vías de la energía y de los nutrimentos?
Los ecosistemas se sostienen merced a un flujo continuo de energía de la luz solar y un reciclado constante de los nutrimentos.

2 ¿Cómo fluye la energía a través de las comunidades?
La energía entra en la parte biótica de los ecosistemas cuando los autótrofos la aprovechan durante la fotosíntesis. La productividad primaria neta es la cantidad de energía que los autótrofos almacenan en una unidad de área dada a lo largo de un lapso determinado.

Los niveles tróficos describen las relaciones de alimentación de los ecosistemas. Los autótrofos son los productores y constituyen el nivel trófico más bajo. Los herbívoros ocupan el segundo nivel en calidad de consumidores primarios. Los carnívoros se comportan como consumidores secundarios cuando se alimentan de herbívoros y como consumidores terciarios o de un nivel más alto cuando comen otros carnívoros.

Las relaciones de alimentación en las que cada nivel trófico está representado por un organismo se llaman *cadenas alimentarias*. En los ecosistemas naturales las relaciones de alimentación son mucho más complejas y se describen como redes alimentarias. Los comedores de detritos y los descomponedores, que digieren los cadáveres y los desechos, utilizan y liberan la energía almacenada en estas sustancias y ponen en libertad nutrimentos que son aprovechados de nuevo. En general, sólo alrededor de 10% de la energía capturada por los organismos de un nivel trófico se convierte en el cuerpo de los organismos del nivel más alto siguiente. Cuanto más elevado es un nivel trófico, menos energía está disponible para su sostenimiento. En consecuencia, las plantas son más abundantes que los herbívoros y éstos son más comunes que los carnívoros. El almacenamiento de energía en cada nivel trófico se ilustra gráficamente en forma de una pirámide de energía. La pirámide de energía explica la amplificación biológica, que es el proceso por el que las sustancias tóxicas se acumulan en concentraciones cada vez mayores en los niveles tróficos progresivamente más altos.

3 ¿Cómo se desplazan los nutrimentos dentro de los ecosistemas y entre ellos?
Un ciclo de nutrimento representa el desplazamiento de un nutrimento de su reserva (que por lo regular está en la parte abiótica, esto es, inanimada, del ecosistema) a la parte biótica, o animada, del ecosistema y de regreso a la reserva, donde nuevamente queda a disposición de los productores. Las reservas de carbono comprenden los océanos, la atmósfera y los combustibles fósiles. El carbono entra en los productores por la vía de la fotosíntesis. A partir de los autótrofos, el carbono recorre la red alimentaria y es liberado en la atmósfera en forma de CO_2 durante la respiración celular.

La reserva principal de nitrógeno es la atmósfera. Las bacterias y los procedimientos industriales humanos convierten el nitrógeno gaseoso en amoniaco y nitrato, que las plantas pueden utilizar. El nitrógeno pasa de los productores a los consumidores y es devuelto al medio por excreción y en virtud de las actividades de los comedores de detritos y los descomponedores.

La reserva de fósforo está en las rocas, en forma de fosfato, que se disuelve en el agua de lluvia. Los organismos fotosintéticos absorben el fosfato, que luego recorre las redes alimentarias. Parte del fosfato se excreta; los descomponedores devuelven el resto al suelo y al agua. Otra parte es arrastrada a los océanos, donde se deposita en los sedimentos marinos. Los seres humanos extraen la roca rica en fosfato para producir fertilizantes.

La reserva principal de agua son los océanos. La energía solar evapora el agua, que regresa a la superficie terrestre en forma de precipitación. El agua entra en los lagos y depósitos subterráneos y fluye en los ríos, que corren hacia los océanos. Las plantas y animales absorben agua directamente; el agua también transita por las redes alimentarias. Una pequeña cantidad se combina con CO_2 durante la fotosíntesis para formar moléculas de alta energía.

4 ¿A qué se deben la lluvia ácida y el calentamiento global?
Se crean problemas ambientales cuando las actividades humanas interfieren en el funcionamiento natural de los ecosistemas. Los procedimientos industriales humanos emiten sustancias tóxicas y producen más nutrimentos de los que los ciclos de nutrientes pueden procesar con eficiencia. En virtud del consumo masivo de combustibles fósiles, hemos incrementado el flujo de energía y trastornado los ciclos naturales del carbono, el azufre y el nitrógeno, lo que ha dado origen a la lluvia ácida y al calentamiento global (una amplificación del efecto de invernadero).

Términos clave

amplificación biológica *p. 345*
autótrofo *p. 341*
bacteria descomponedora *p. 349*
biodegradable *p. 345*
biomasa *p. 341*
cadena alimentaria *p. 342*
calentamiento global *p. 353*
carnívoro *p. 342*
ciclo biogeoquímico *p. 347*
ciclo de nutrimento *p. 347*
ciclo hidrológico *p. 350*
combustible fósil *p. 347*
comedor de detritos *p. 342*
consumidor *p. 341*
consumidor primario *p. 342*
consumidor secundario *p. 342*
consumidor terciario *p. 342*
deforestación *p. 353*
descomponedor *p. 342*
efecto de invernadero *p. 353*
fijación de nitrógeno *p. 348*
gas de invernadero *p. 353*
herbívoro *p. 342*
heterótrofo *p. 341*
leguminosa *p. 348*
macronutrimento *p. 347*
micronutrimento *p. 347*
nivel trófico *p. 342*
nutrimento *p. 347*
omnívoro *p. 342*
pirámide de energía *p. 346*
productividad primaria neta *p. 341*
productor *p. 341*
red alimentaria *p. 342*
reserva *p. 347*
sedimentación ácida *p. 352*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *¿Por qué piensan los científicos que el calentamiento global inducido por los seres humanos será más perjudicial para las plantas y animales que las fluctuaciones climáticas naturales del pasado?*
   a. porque las temperaturas cambiarán más rápidamente
   b. porque los cambios de temperatura serán mayores
   c. porque ahora las especies son menos adaptables que las especies del pasado
   d. porque ahora los ecosistemas son más complicados de lo que solían ser
   e. porque los cambios de temperatura persistirán por más tiempo
2. *La(s) fuente(s) principales de carbono para los seres vivos es (son)*
   a. la hulla, el petróleo y el gas natural
   b. las plantas
   c. el CO_2 de la atmósfera y de los océanos
   d. el metano de la atmósfera
   e. el carbono del cuerpo de los animales
3. *¿Por qué esperaría usted que hubiese menos biomasa de depredadores grandes (leones, leopardos, perros cazadores, etc.) que de mamíferos que pastan (gacelas, cebras, elefantes, etc.) en la sabana africana?*
   a. muy pocos escondites para los depredadores
   b. ineficiencia de la transferencia de energía entre los niveles tróficos
   c. al igual que los gatos domésticos, los depredadores grandes tienden a formar bolas de pelo
   d. muchos depredadores forman grupos sociales, lo que limita su número
   e. debido a que los animales que pastan están mejor adaptados para recorrer grandes distancias, pueden seguir mejor las lluvias
4. *¿Cuál es el grupo de organismos capaz de fijar el nitrógeno atmosférico en formas que los organismos vivos pueden utilizar?*
   a. plantas
   b. hongos
   c. insectos
   d. bacterias
   e. virus
5. *El proceso biológico por el que el carbono es devuelto a su reserva es la*
   a. fotosíntesis
   b. desnitrificación
   c. fijación de carbono
   d. glucólisis
   e. respiración celular
6. *Cuando una viuda negra se come a su pareja, ¿cuál es el nivel trófico más bajo que podría estar ocupando?*
   a. tercero
   b. primero
   c. segundo
   d. cuarto
   e. quinto

? Preguntas de repaso

1. ¿Por qué el flujo de energía en los ecosistemas es fundamentalmente diferente del flujo de nutrimentos?
2. ¿Qué es un autótrofo? ¿Qué nivel trófico ocupa y cuál es su importancia en los ecosistemas?
3. Defina el concepto de *productividad primaria.* ¿Pronosticaría usted una mayor productividad en un estanque de granja o en un lago alpino? Defienda su respuesta.
4. Enumere los tres primeros niveles tróficos. Entre los consumidores, ¿cuáles son los más abundantes? ¿Por qué predeciría usted una mayor biomasa de plantas que de herbívoros en cualquier ecosistema? Relacione su respuesta con la "ley de 10 por ciento".
5. ¿Cuál es la diferencia entre las cadenas alimentarias y las redes alimentarias? ¿Cuál es la representación más exacta de las relaciones de alimentación efectivas en los ecosistemas?
6. Defina a los *comedores de detritos* y a los *descomponedores* y explique su importancia en los ecosistemas.
7. Rastree el desplazamiento del carbono de su reserva a la comunidad biótica y de vuelta a la reserva. ¿De qué modo ha alterado las actividades humanas el ciclo del carbono y cuáles son sus implicaciones para el clima futuro?
8. Explique cómo pasa el nitrógeno del aire a una planta.
9. Siga la trayectoria de una molécula de fósforo de una roca rica en fosfato al DNA de un carnívoro. ¿Por qué es el ciclo del fósforo fundamentalmente distinto de los ciclos del carbono y del nitrógeno?
10. Rastree el desplazamiento de una molécula de agua desde el momento en que deja el océano hasta que llega finalmente a la raíz de una planta, luego al estoma de una planta, para finalmente regresar al océano.

Aplicación de conceptos

1. ¿Qué podría hacer su escuela o universidad para reducir su contribución a la lluvia ácida y al calentamiento global? Sea específico en su respuesta y, de ser posible, proponga soluciones sustitutivas funcionales a las prácticas vigentes.
2. Relacione el consumo de combustibles fósiles con (a) la pérdida de vida acuática en el nordeste de Estados Unidos y en Canadá y (b) el alargamiento de la temporada de crecimiento en Europa. Rastree todos los pasos desde la quema de gasolina en un auto o central termoeléctrica hasta el cambio en cuestión.
3. Defina y cite un ejemplo de *amplificación biológica.* ¿Qué cualidades poseen los materiales que experimentan amplificación biológica? ¿En qué niveles tróficos son más graves los problemas? ¿Por qué?
4. Comente la contribución del crecimiento demográfico a (a) la lluvia ácida y (b) al efecto de invernadero.
5. Describa lo que le ocurriría a una población de ciervos si se eliminasen todos los depredadores y se prohibiese la caza. Incluya los efectos en la vegetación además de los efectos en la población misma de ciervos. Relacione su respuesta con la capacidad de sostenimiento, conforme a lo expuesto en el capítulo 1.

Para mayor información

Epstein, P.R. "Is Global Warming Harmful to Health?" *Scientific American,* agosto de 2000. El calentamiento global puede aumentar la incidencia de enfermedades a medida que el clima se torna más favorable para los organismos patógenos y sus vectores.

Holmes, B. "Case of the Dwindling Cloud Forest." *International Wildlife,* julio-agosto de 2000. Los singulares y poco comunes animales y plantas que habitan en el bosque nuboso de Monteverde, Costa Rica, están en dificultades porque su hábitat se está secando. La causa podría ser el calentamiento global.

Karl, T.R., Nicholls, N. y Gregory, J., "The Coming Climate." *Scientific American,* mayo de 2000. ¿Qué cambios en los regímenes climáticos podemos esperar en un mundo más caliente?

Mlot, C. "Tallying Nitrogen's Increasing Toll." *Science News,* 15 de febrero de 1997. Hoy en día las actividades humanas dominan el ciclo del nitrógeno, con efectos cada vez más perjudiciales.

Post, W.M. y otros. "The Global Carbon Cycle." *American Scientist,* julio-agosto de 1990. Un ameno y extenso examen del ciclo natural del carbono y de la influencia humana en él.

Wuetherich, B., "How Climate Change Alters Rhythms in the Wild." *Science,* 4 de febrero de 2000. La distribución, conducta y ecología de muchas poblaciones animales ya sufren la influencia del calentamiento global.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. a 2. c 3. b 4. d 5. e 6. d

TUTOR MULTIMEDIA

¿Cómo funcionan los ecosistemas?

Investigaciones en la red

Estudio de caso: A salvo de la extinción

Tiempo estimado: 10 minutos

Hay miles de especies en peligro de extinción. Con frecuencia sus hábitats favoritos son al mismo tiempo lugares donde a los seres humanos les gusta trabajar, vivir y tener familias sanas. El águila calva estuvo a punto de extinguirse debido al plaguicida DDT. Ahora el número de estas aves ha aumentado, pero también la incidencia de paludismo. ¿Qué ocurre cuando la conservación de las especies y las necesidades humanas se contraponen?

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 40 y luego Web Investigation para comenzar.

"Debemos considerar nuestro planeta como un préstamo que nos hacen nuestros hijos y no como un regalo de nuestros antepasados."

Gro Harlem Bruntland, ex Primera Ministra de Noruega

Kahindi Samson atrapa una mariposa. Recuadros: ***(arriba)*** Mariposa pensamiento de color azul marino. ***(abajo)*** Identificación y clasificación de las pupas para su envío.

17 Los diversos ecosistemas de la Tierra

DE UN VISTAZO

Estudio de caso: Alas de esperanza

1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra?
El Sol es el motor del clima y del estado del tiempo
Muchos factores físicos también influyen en el clima

2 ¿Qué condiciones son necesarias para la vida?

3 ¿Cómo se distribuye la vida en la Tierra?
Los biomas terrestres sostienen comunidades vegetales características
La precipitación pluvial y la temperatura determinan la vegetación que un bioma es capaz de sostener

4 ¿Cómo se distribuye la vida en el agua?
Los lagos de agua dulce tienen regiones de vida definidas
Los lagos de agua dulce se clasifican según su contenido de nutrimentos
Los ecosistemas marinos cubren gran parte de la Tierra
Las aguas costeras sostienen la vida marina más abundante

Otro vistazo al estudio de caso: Alas de esperanza

ESTUDIO DE CASO

Alas de esperanza

Cuando tenía 12 años, comenzó Kahindi Samson a introducirse a escondidas a la selva de Arabuko-Sokoke, que ha sido designada como zona protegida por el gobierno de Kenia, para atrapar antílopes y cortar los antiguos árboles donde habita el poco común búho de Sokoke Scops. Kahindi necesitaba contribuir al sostenimiento y alimentación de sus cinco hermanos y hermanas menores. Esta selva keniana es muy valiosa: es el remanente más grande de la selva costera de África oriental y refugio final de aves y mamíferos en peligro de extinción que han sido desplazados por el crecimiento de la población humana. Sin embargo, para los agricultores de las tierras circundantes, la selva era el enemigo, hogar de elefantes y babuinos que salían de noche a comerse sus cultivos. Casi todos deseaban que se talase la selva. Ian Gordon, un ecologista especializado en mariposas, contemplaba con alarma la cacería furtiva y la tala de árboles; la selva de Arabuko-Sokoke es el hogar de 250 especies de mariposas. Incapaz de mantenerse al margen sin poder hacer nada, Gordon fundó el Proyecto Kipepeo, que significa "mariposa" en suajili. Su misión era convencer a los escépticos agricultores locales de cultivar mariposas en vez de plantas. Hoy en día, Kahindi entra en la selva con un permiso y una red para mariposas; después, pone las mariposas hembra preñadas que atrapó en una jaula que tiene afuera de su casa. Una vez que los huevecillos eclosionan, Kahindi engorda las orugas con hojas que recolecta en la selva. Antes de un mes, las orugas están listas para formar pupas y ser enviadas a Estados Unidos y Europa, donde eclosionarán en medio de la exhuberante vegetación tropical de los jardines de mariposas, para deleite de los visitantes que nunca habían contemplado el esplendor de las mariposas de la selva tropical. Kahindi es uno de los 550 trabajadores locales de mariposas que ahora dependen de la selva de Arabuko-Sokoke para ganarse la vida y viven mucho mejor que antes. "Solíamos desear que la selva desapareciese", dice la cultivadora de mariposas Priscilla Kiti, "pero hoy en día nos ganamos la vida principalmente cultivando mariposas, de modo que, si talan el bosque, las cosas se van a poner muy difíciles". ■

1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra?

En la distribución de la vida, especialmente la terrestre, influyen en altísimo grado tanto el estado del tiempo como el clima. El **estado del tiempo**, o tiempo meteorológico, se refiere a las fluctuaciones de corto plazo de la temperatura, la humedad, la nubosidad, el viento y la precipitación en una región durante periodos de horas o días. El **clima**, en cambio, se refiere a los regímenes de tiempo meteorológico que prevalecen año con año, o incluso siglo con siglo, en una región determinada. La cantidad de luz solar y de agua, así como el intervalo de temperaturas, determinan el clima de una región dada. En tanto que el estado del tiempo afecta a los organismos individuales, el clima influye en la distribución general de toda la especie y la limita.

El Sol es el motor del clima y del estado del tiempo

Un gran motor termonuclear, el Sol, gobierna tanto el clima como el estado del tiempo. La energía solar llega a la Tierra en forma de radiación de muy diversas longitudes de onda, desde rayos ultravioleta (UV) de alta energía y longitud de onda corta, hasta la luz visible y las largas longitudes de onda infrarrojas que producen calor. La energía solar que llega a la Tierra impulsa el viento, las corrientes oceánicas y el ciclo hidrológico global. Antes de alcanzar la superficie terrestre, no obstante, la luz solar sufre modificaciones por obra de la atmósfera. Existe una capa relativamente rica en ozono (O_3)

Conservación de la Tierra

El agujero de ozono: Hemos perforado nuestro escudo protector

Una pequeña fracción de la energía radiante que el Sol produce, llamada radiación *ultravioleta*, o UV, tiene un nivel tan alto de energía que daña las moléculas biológicas. En pequeñas cantidades, la radiación UV ayuda a que la piel humana produzca vitamina D e induce el bronceado en las personas de piel clara. Sin embargo, en dosis mayores la UV causa quemaduras y envejecimiento prematuro de la piel, cáncer cutáneo y cataratas, un padecimiento en el que el cristalino del ojo se enturbia.

Afortunadamente, el ozono de la estratosfera, una capa de la atmósfera que se extiende de los 10 a los 50 kilómetros por encima de la Tierra, elimina por filtración la mayor parte de la radiación UV. En estado puro, el *ozono* (O_3) es un gas azuloso, explosivo y sumamente tóxico. En la estratosfera la concentración normal de ozono es de alrededor de 0.1 partes por millón (ppm), en comparación con 0.02 ppm en la parte baja de la atmósfera. Esta capa rica en ozono se conoce como la **capa de ozono**. La luz ultravioleta que incide en el ozono y el oxígeno provoca reacciones que descomponen y también regeneran el ozono. Al mismo tiempo, la radiación UV se transforma en calor y el nivel general de ozono permanece razonablemente constante; o así sucedía hasta que los seres humanos intervinimos.

En 1985 unos científicos británicos que estudiaban la atmósfera publicaron un descubrimiento sorprendente. Los niveles primaverales de ozono atmosférico sobre la Antártida habían descendido en más de 40% desde 1977. Se había perforado el escudo protector de la Tierra. En el *agujero de ozono* sobre la Antártida, el ozono desciende ahora a un tercio de los niveles que tenía antes que se iniciara el agotamiento (Fig. E17-1). Aunque la gravedad del agotamiento de la capa de ozono es máxima sobre la Antártida, la capa de ozono se ha reducido en alguna medida sobre la mayor parte del mundo, incluso sobre prácticamente la totalidad de Estados Unidos continentales. No hace mucho, los niveles primaverales de ozono sobre Groenlandia, Escandinavia y Siberia occidental se redujeron hasta en 40%. Los indicios de adelgazamiento del ozono sobre el

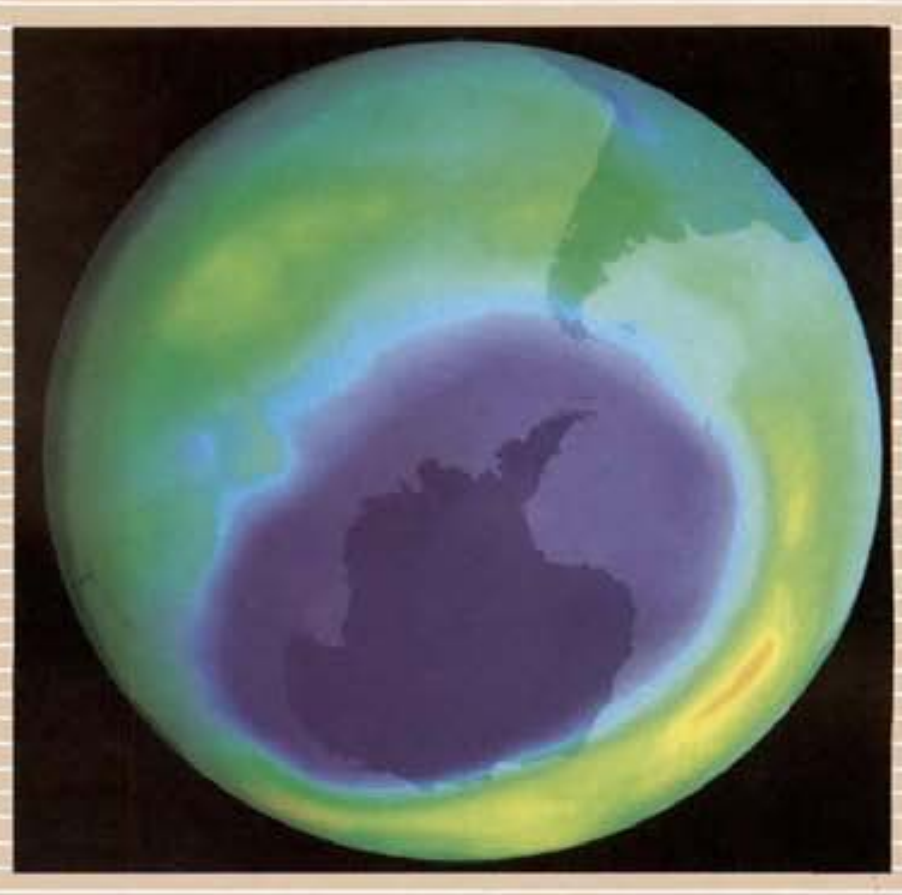


Figura E17-1 Imagen del agujero de ozono antártico obtenida desde un satélite
Se observa en púrpura un agujero de ozono de tamaño récord en esta imagen elaborada con base en datos del 10 de septiembre de 2000. Adviértase que el agujero se extiende hasta la punta de Sudamérica, siendo ésta la primera vez que una ciudad ha quedado expuesta a niveles peligrosos de radiación UV. (Imagen cortesía de la NASA.)

en la atmósfera media. Esta *capa de ozono* absorbe buena parte de la radiación UV de alta energía proveniente del Sol, la cual daña las moléculas biológicas (véase la sección "Conservación de la Tierra: El agujero de ozono, hemos perforado nuestro escudo protector"). El polvo, el vapor de agua y las nubes dispersan la luz y reflejan parte de la energía hacia el espacio. El dióxido de carbono, el vapor de agua, el metano y otros *gases de invernadero* absorben de forma selectiva la energía de longitudes de onda infrarrojas y atrapan el calor en la atmósfera. Las actividades humanas han elevado los niveles de gases de invernadero, como se describió en el capítulo 16.

Sólo alrededor de la mitad de la energía solar que llega a la atmósfera incide efectivamente en la superficie terrestre. De esta cantidad, una pequeña fracción se refleja de inmediato hacia el espacio; las plantas y microorganismos fotosintéticos capturan otra fracción de poca magnitud y la utilizan para realizar la fotosíntesis; el resto se absorbe en forma de calor. Tarde o temprano, casi toda la energía solar que llega vuelve al espacio, ya sea en forma de luz o de radiación infrarroja (calor). La energía solar, absorbida temporalmente y almacenada en forma de calor por la atmósfera y la superficie terrestre, mantiene la relativa calidez de nuestro planeta.

Muchos factores físicos también influyen en el clima

Numerosos factores físicos influyen en el clima. Entre los más importantes están la latitud, las corrientes de aire, las corrientes oceánicas y la presencia de montañas y de continentes de forma irregular.

La latitud influye en el ángulo con el que la luz solar incide en la Tierra

La *latitud*, medida en grados, es la distancia al norte o al sur del ecuador, que está situado a una latitud de 0°. La cantidad de luz solar que incide en una zona determinada de la superficie terrestre tiene un efecto muy importante en las temperaturas medias anuales. En el ecuador, la luz solar incide en la superficie terrestre casi en ángulo recto, por lo que en esa zona el tiempo es siempre cálido. Más al norte o al sur, los rayos del Sol inciden en la superficie terrestre con una inclinación mayor. Debido a este ángulo, una misma cantidad de luz solar se distribuye sobre un área más grande, por lo que las temperaturas son más bajas en conjunto (Fig. 17-1).

Ártico han llevado a los investigadores a predecir que pronto tendremos un agujero de ozono ártico, además del antártico.

Los datos proporcionados por satélites indican que, desde principios de la década de 1970, la radiación UV ha aumentado en casi 7% por década en el Hemisferio Norte. En Nueva Zelanda, los investigadores han documentado una elevación de 12% durante la última década. Como consecuencia de esto, se prevé un aumento en la incidencia de cáncer cutáneo. Los estudios realizados con ratones muestran que la exposición a luz UV en dosis equivalentes a un día en la playa sin protector solar deprime su sistema inmunitario y los hace más vulnerables a diversas enfermedades. Los efectos sobre la salud humana son sólo uno de los motivos de preocupación. La fotosíntesis que lleva a cabo el fitoplancton, el productor en los ecosistemas marinos, se reduce bajo el agujero de ozono sobre la Antártida. La mayor cantidad de radiación ultravioleta también daña ciertos tipos de árboles y cultivos agrícolas.

La disminución del espesor de la capa de ozono se debe a los crecientes niveles de clorofluorocarbonos (CFC), unos compuestos que contienen cloro, flúor y carbono. Creados en 1928, estos gases se usaban extensamente como fluidos de enfriamiento en refrigeradores y acondicionadores de aire, como propelentes en los rociadores de aerosol, en la producción de espuma plástica y como limpiadores de piezas electrónicas. Estos productos químicos son muy estables y se consideraba que no eran peligrosos. Su estabilidad, sin embargo, resultó ser un problema muy grave, pues permanecen sin sufrir cambios químicos conforme suben poco a poco hasta la estratosfera. Una vez ahí, y por el intenso bombardeo de luz UV, los CFC se degradan y liberan átomos de cloro. El cloro cataliza la descomposición del ozono en oxígeno gaseoso (O_2) sin sufrir cambios él mismo. Las nubes sobre las regiones ártica y antártica se componen de partículas de hielo que proporcionan una superficie donde la reacción se lleva a cabo.

Afortunadamente, hemos dado los primeros pasos encaminados a "tapar" el agujero de ozono. En un ejemplo sin precedentes de cooperación e interés global, las pláticas iniciadas en 1985 culminaron en tratados suscritos en 1990 y 1992, en los cuales los países industrializados de todo el mundo acordaron descontinuar gradual, aunque rápidamente, el uso de los productos químicos que agotan el ozono, con miras a eliminar los CFC para 1996. Estos compuestos ya no se utilizan para producir espumas plásticas y también se han encontrado sustitutos de los CFC para uso en latas rociadoras, refrigeradores y acondicionadores de aire de automóvil. Los niveles globales de cloro atmosférico en el nivel del suelo (un indicador del uso de CFC) alcanzó un máximo en 1994. En 1996 los científicos encontraron una leve reducción de la concentración de cloro en las regiones bajas de la atmósfera. Ya para 1999 los científicos detectaron reducciones de cloro también en la estratosfera, como resultado del mezclado gradual del aire y del transporte de aire de la superficie hacia arriba. Pero el uso de ciertos tipos de CFC ha aumentado enormemente en los países en vías de desarrollo, y existe una gran reserva de CFC almacenada en los refrigeradores antiguos. Debido a que estos compuestos, que son sumamente estables, pueden persistir de 50 a 100 años y tardar una década o más en ascender a la estratosfera, los CFC que emitimos actualmente, sumados a los millones de toneladas que ya han sido liberadas, continuarán erosionando el escudo protector de ozono, con consecuencias posiblemente graves. Por ejemplo, en septiembre de 2000 el agujero de ozono antártico fue más grande que nunca; se extendió sobre la punta de Chile y expuso a los habitantes de la ciudad de Punta Arenas a niveles altos de radiación UV (véase la figura E17-1). Algunos científicos se muestran optimistas, no obstante, respecto a que el agujero de ozono podría comenzar a reducirse para el año 2010 y posiblemente quede eliminado para 2050 si se mantiene la cooperación mundial.

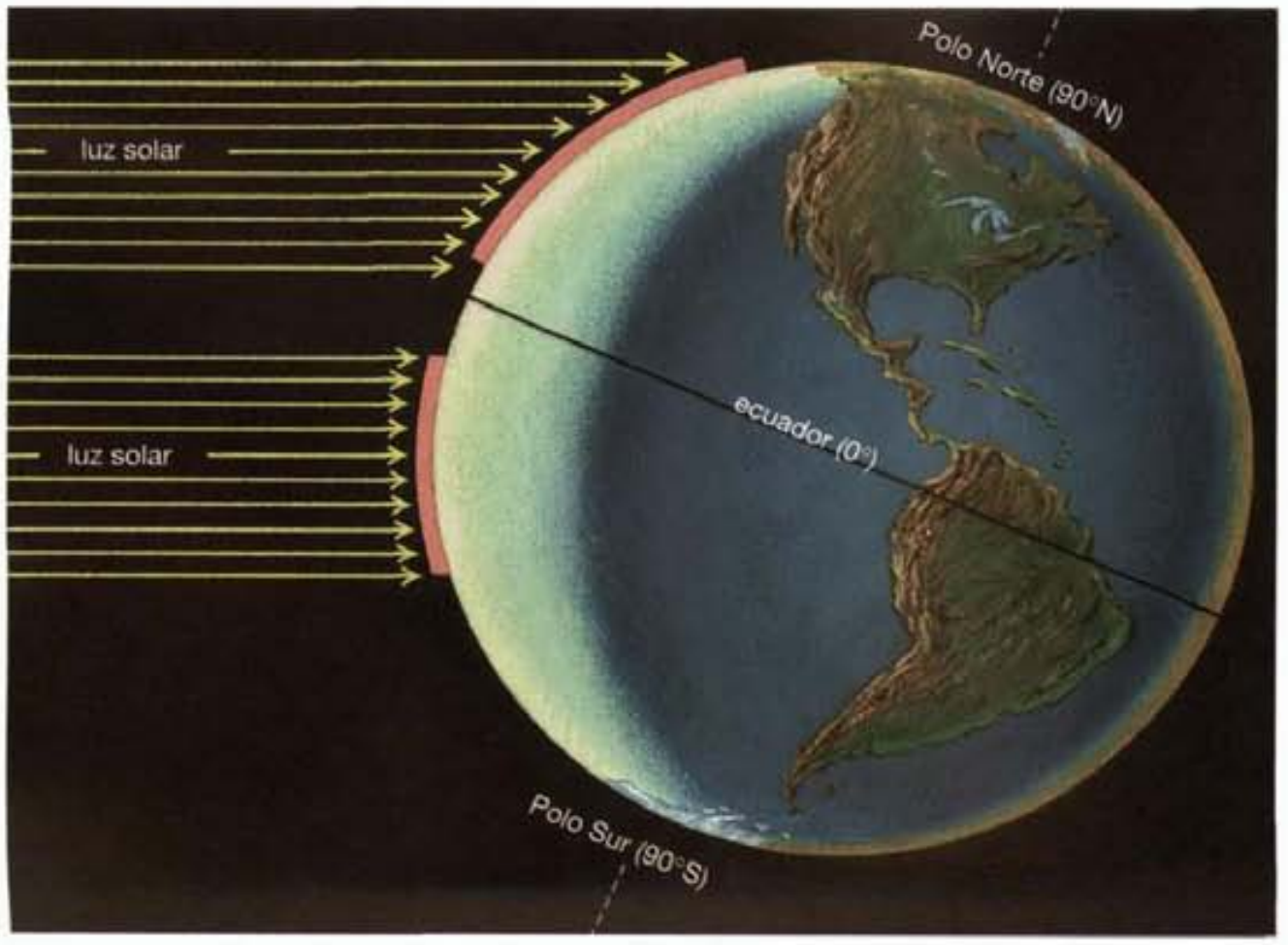


Figura 17-1 La curvatura y la inclinación de la Tierra crean las estaciones y el clima
Cerca del ecuador la luz solar incide casi perpendicularmente a la superficie terrestre, por lo que su calor se concentra en un área relativamente pequeña. Hacia los polos, la misma cantidad de luz solar incide sobre un área mucho más grande. Por tanto, las temperaturas son máximas en el ecuador y mínimas en los polos. La inclinación de la Tierra sobre su eje provoca variaciones estacionales de la dirección de incidencia de la luz. Aquí se observa el invierno en el Hemisferio Norte y el verano en el Hemisferio Sur.

Debido a que la Tierra está inclinada sobre su eje de rotación, mientras efectúa su recorrido anual alrededor del Sol, las latitudes más altas experimentan a lo largo del año considerables variaciones en cuanto a la dirección de la luz solar que reciben, lo que da origen a estaciones muy pronunciadas. Por ejemplo, cuando el hemisferio norte está inclinado hacia el Sol, recibe la luz solar más directamente y experimenta el verano; cuando en ese hemisferio es invierno, el hemisferio sur alcanza su mayor acercamiento al Sol (véase la figura 17-1). Esta inclinación prácticamente no influye en el ángulo del ecuador respecto a los rayos solares, por lo que en esa región la variación estacional es muy reducida.

Las corrientes de aire crean extensas regiones climáticas

La rotación de la Tierra, junto con las diferencias de temperatura entre las masas de aire, genera las corrientes de aire. Debido a que el aire caliente es menos denso que el aire frío, cuando los rayos solares directos inciden en el ecuador, el aire caliente se eleva en esa región. El aire caliente cercano al ecuador también está cargado de agua que el calor del Sol ha evaporado (Fig. 17-2a). Al elevarse el aire saturado de vapor, se enfría un poco. El aire frío no retiene tanta humedad como el aire caliente y, por esta razón, se condensa agua del aire que sube y se precipita en forma de lluvia. Los rayos directos del Sol y la precipitación pluvial producida, cuando el aire húmedo y caliente se elevan y se enfrían, crean una banda en torno al ecuador que se conoce como el *trópico*. Esta región es la más calurosa y húmeda de la Tierra. El aire seco y ahora más frío fluye entonces hacia el norte y el sur desde el ecuador. Cerca de los 30°N y los 30°S, el aire enfriado es lo suficientemente denso para descender. Conforme este aire baja, el calor irradiado por la Tierra lo calienta y, para cuando alcanza la superficie, ya está caliente y muy seco. No debe sorprendernos, por tanto, el hecho de que los principales desiertos del mundo se encuentren en estas latitudes (Fig. 17-2a, b). Este aire fluye entonces de nuevo hacia el ecuador. Más al norte y al sur este régimen de circulación general se repite, depositando humedad alrededor de los 60°N y 60°S y creando condiciones extremadamente secas en los polos norte y sur.

Las corrientes océanicas moderan los climas costeros

Las corrientes oceánicas deben su impulso a la rotación de la Tierra, a los vientos y al calentamiento directo del agua por el Sol. Los continentes interrumpen las corrientes y las descomponen en trayectorias aproximadamente circulares llamadas **giros**, cuya rotación es en el sentido de las manecillas del reloj en el hemisferio norte y en sentido contrario en el hemisferio sur (Fig. 17-3). Debido a que el agua se calienta y se enfría más lentamente que la tierra o el aire, las corrientes oceánicas tienden a moderar los extremos de temperatura. Las regiones costeras, por tanto, tienen en general climas menos variables que las regiones próximas al centro de los continentes. Por ejemplo, un giro del océano Atlántico lleva agua caliente (la corriente del Golfo) de las regiones ecuatoriales hacia el norte, a lo largo de la costa oriental de Norteamérica, y crea así un clima más cálido y húmedo que el del interior del continente. Después, esta corriente lleva el agua aún cálida a regiones situadas todavía más al norte y al oriente, y calienta así la costa occidental de Europa antes de regresar al sur.

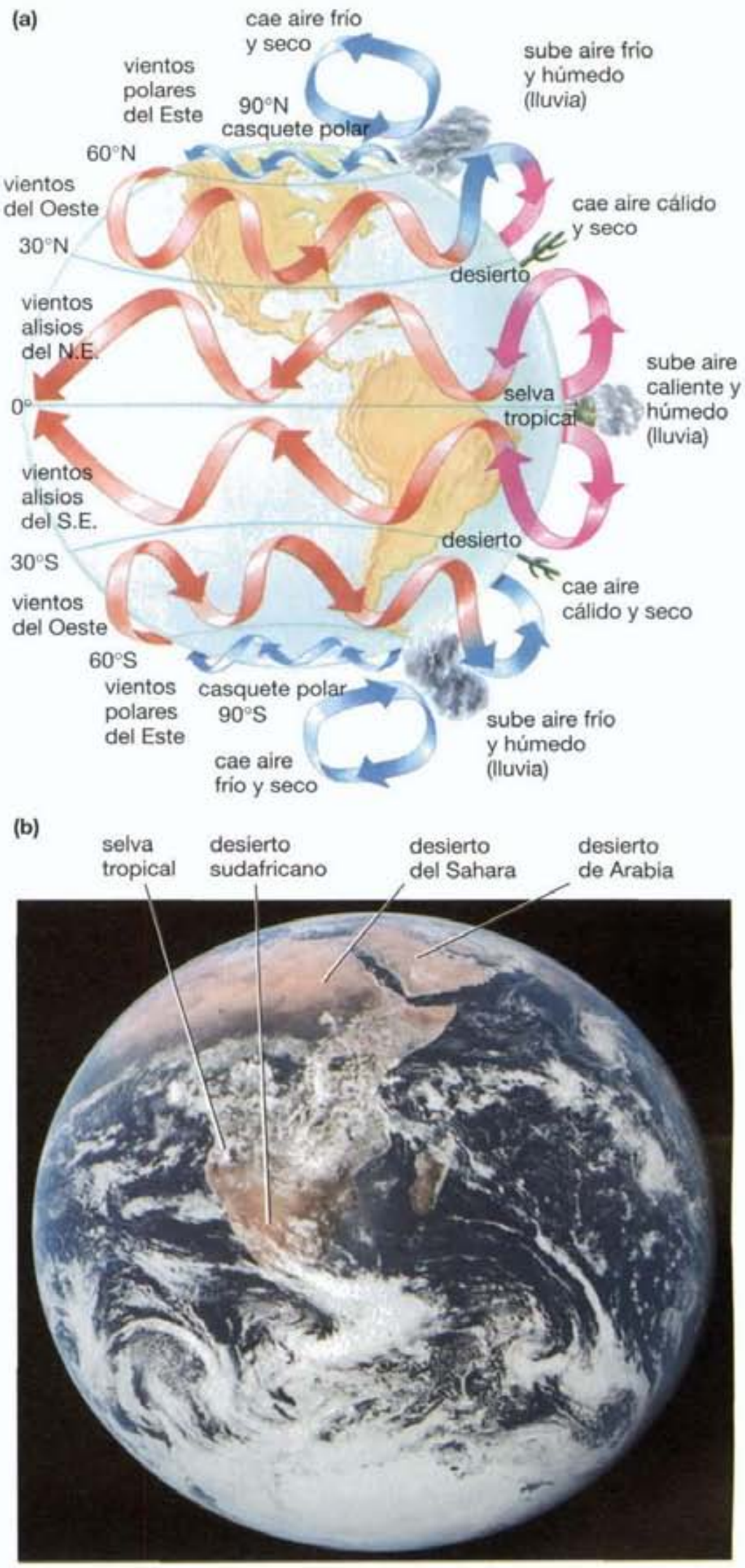


Figura 17-2 Distribución de las corrientes de aire y de las regiones climáticas
(a) La precipitación pluvial está determinada principalmente por la distribución de las temperaturas y por la rotación de la Tierra. La influencia recíproca de estos dos factores crea corrientes de aire que suben y bajan de forma predecible según la latitud, y producen extensas regiones climáticas. ***(b)*** *Algunas de estas* regiones son visibles en esta fotografía del continente africano tomada desde el *Apolo 11*. A lo largo del ecuador hay espesas nubes que depositan humedad sobre las selvas tropicales de África central. Adviértase la ausencia de nubes sobre los desiertos del Sahara y de Arabia cerca de los 30°N y sobre el desierto sudafricano cerca de los 30°S.

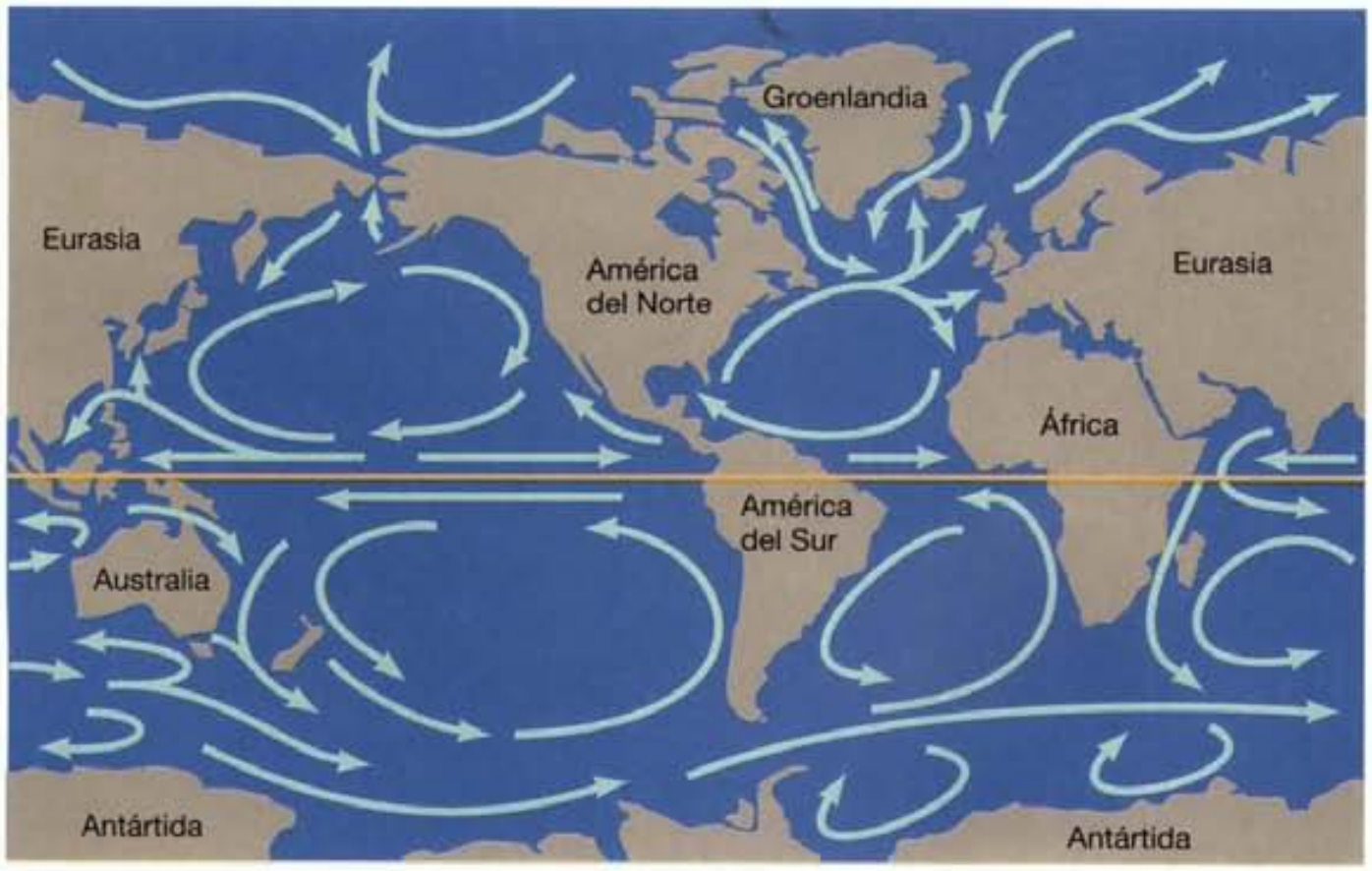


Figura 17-3 Las trayectorias de circulación de los océanos se llaman giros
Los giros se mueven en el sentido de las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte y en sentido contrario en el Hemisferio Sur. Estas corrientes tienden a distribuir el calor del ecuador a las zonas costeras septentrionales y meridionales.

Los continentes y las montañas complican el estado del tiempo y el clima

Si la superficie terrestre fuera uniforme, las zonas climáticas formarían bandas de acuerdo con la latitud. Estas zonas serían el resultado de la interacción de la temperatura y la precipitación pluvial, que están determinadas por la elevación y descenso de las masas de aire (véase la figura 17-2a). La presencia de continentes de forma irregular (que se calientan y enfrían con relativa rapidez) en medio de océanos (que se calientan y enfrían con más lentitud) altera el flujo del viento y del agua y contribuye a la irregular distribución de los ecosistemas.

Las variaciones de altitud dentro de los continentes complican aún más la situación. A medida que la altitud aumenta, la atmósfera se enrarece y retiene menos calor. La temperatura desciende aproximadamente 2°C por cada 305 metros de altitud adicional. Esta característica explica por qué hay montañas cubiertas de nieve incluso en el trópico (Fig. 17-4).

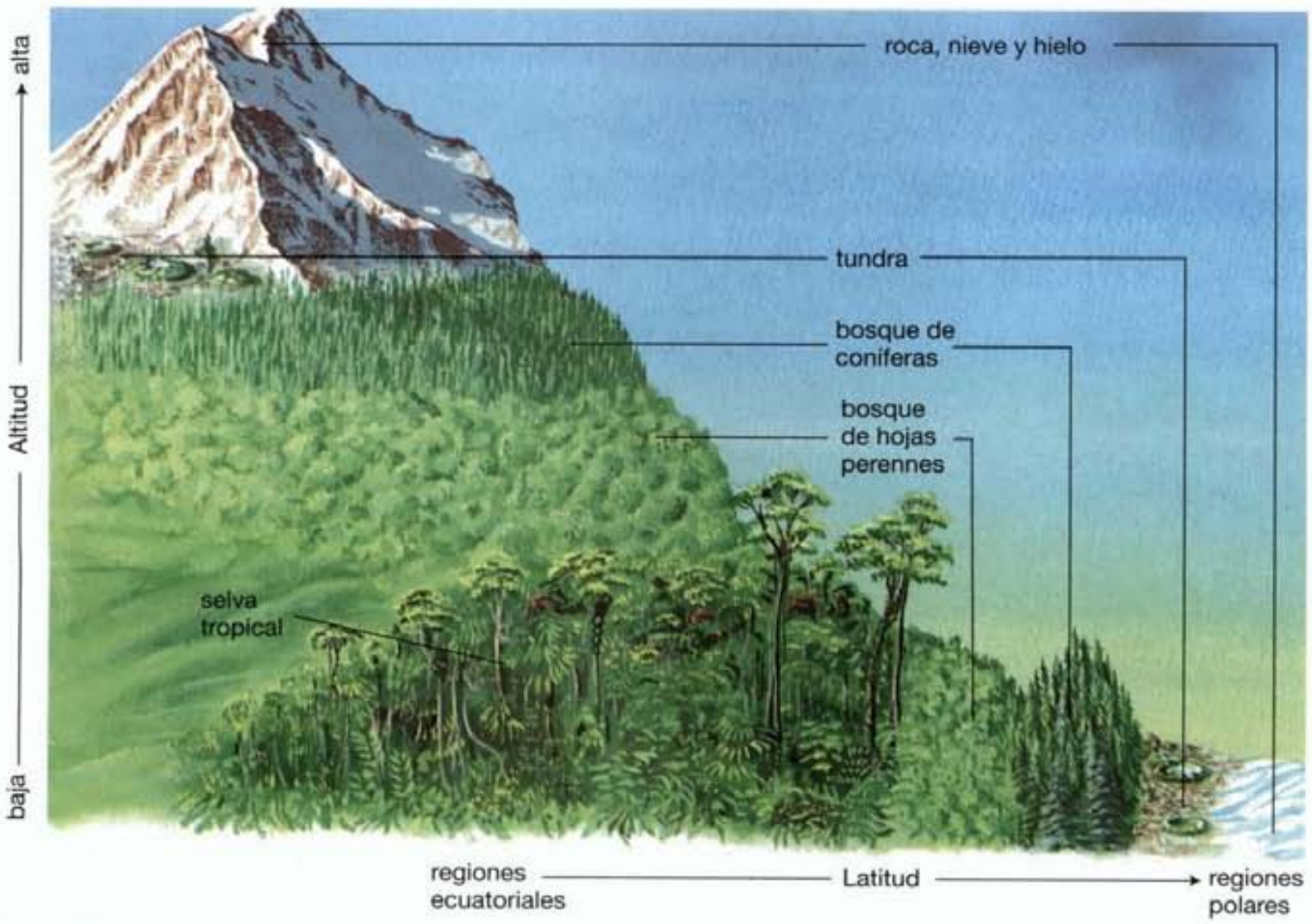


Figura 17-4 Efectos de la altitud sobre la temperatura
Ascender una montaña es en cierta forma como viajar hacia el Norte; en ambos casos, las temperaturas cada vez más bajas producen una serie similar de biomas.

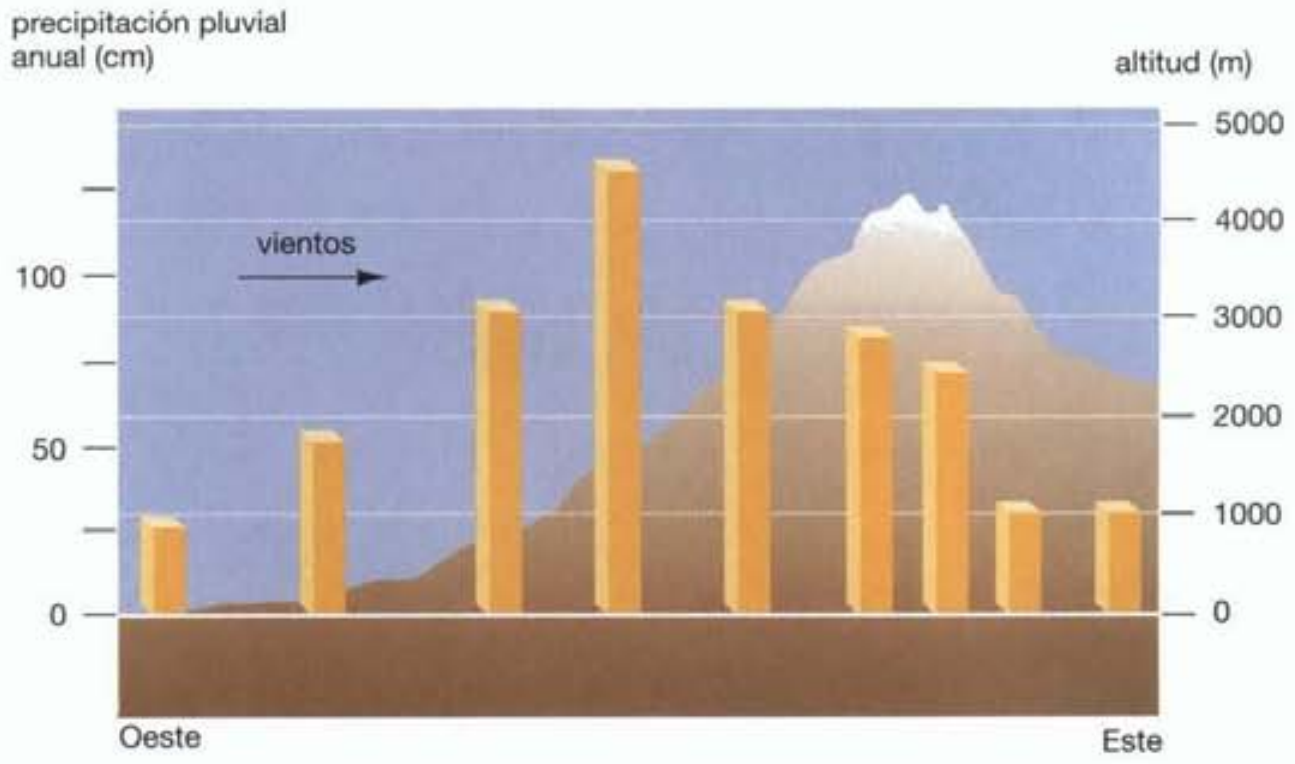


Figura 17-5 Sombra orográfica de la Sierra Nevada
Ésta es una gráfica de precipitación pluvial contra altitud. Los vientos del Oeste (que soplan hacia el Este) depositan su humedad en la ladera occidental y crean un desierto en la oriental.

También las montañas modifican los regímenes pluviales. Cuando el aire cargado de humedad se ve obligado a subir al toparse con una montaña, se enfría. El enfriamiento reduce la capacidad del aire para retener humedad, y ésta se condensa en forma de lluvia o nieve sobre la ladera de la montaña que da hacia el viento (la más próxima). El aire frío y seco se calienta de nuevo al bajar por la otra ladera de la montaña y absorbe agua de la tierra, con lo cual crea una zona seca local conocida como **sombra orográfica**. Por ejemplo, las cordilleras del oeste de Estados Unidos, como la Sierra Nevada, exprimen la humedad de los vientos del oeste que llegan del océano Pacífico y crean desiertos en la sombra orográfica de sus laderas orientales (Fig. 17-5).

2 ¿Qué condiciones son necesarias para la vida?

Desde los líquenes que crecen en la roca desnuda hasta las algas termófilas ("que aman el calor", en griego) de las fuentes termales del Parque Nacional Yellowstone y las bacterias que proliferan en condiciones similares a las de una olla de presión en las chimeneas hidrotermales de las profundidades marinas, la Tierra hierve de vida. Detrás de esta gran diversidad de hábitats está la capacidad común de proveer en diversos grados los cuatro recursos fundamentales que la vida exige y que son los siguientes:

1. Nutrimentos para construir tejidos vivos.
2. Energía para llevar a cabo esta construcción.
3. Agua líquida como medio para las reacciones metabólicas.
4. Temperaturas idóneas para la realización de estos procesos.

Como veremos en las secciones siguientes, la distribución de estos recursos es muy desigual. Su disponibilidad limita los tipos de organismos que pueden existir dentro de los diversos ecosistemas terrestres y acuáticos del planeta.

Los ecosistemas son extraordinariamente variados; sin embargo, existen modalidades bien definidas. La comunidad característica de cada ecosistema está dominada por organismos adaptados especialmente a condiciones ambientales particulares. Las variaciones en materia de temperatura y disponibilidad de luz, agua y nutrimentos moldean las adaptaciones de los organismos que habitan un ecosistema. La comunidad del desierto, por ejemplo, está dominada por plantas adaptadas al calor y la sequía. Los cactos del desierto de Mojave del suroeste de Estados Unidos son notablemente similares a las euforbiáceas de los desiertos de África y de las vecinas islas Canarias, aunque estas plantas pertenecen a familias distintas y sólo poseen un parentesco genético distante. Sus hojas con apariencia de espinas y sus tallos gruesos y verdes que guardan agua son adaptaciones que permiten conservar el agua (Fig. 17-6). De modo análogo, las plantas de la tundra ártica y las de la tundra alpina de las montañas Rocosas presentan modalidades de crecimiento que reconocemos sin lugar a dudas como adaptaciones a un clima frío, seco y ventoso. Así pues, en las regiones donde las condiciones am-

Figura 17-6 Las exigencias ambientales moldean las características físicas
La evolución en respuesta a ambientes similares ha moldeado el cuerpo de *(a)* las cactáceas americanas y *(b)* las euforbiáceas de las islas Canarias hasta impartirles formas casi idénticas, no obstante que pertenecen a familias diferentes. Estos dos tipos de plantas del desierto tienen tallos gruesos que conservan el agua y hojas convertidas en espinas defensoras que reducen al mínimo la evaporación.

bientales son similares, tipos semejantes de organismos se organizan en comunidades análogas.

3 ¿Cómo se distribuye la vida en la Tierra?

La distribución de los organismos terrestres está limitada en buena parte por la disponibilidad de agua y por la temperatura. Los ecosistemas terrestres reciben luz en abundancia, incluso en un día nublado, y el suelo aporta nutrimentos en gran cantidad. El agua, sin embargo, es limitada y se encuentra distribuida de modo muy desigual, tanto en términos de lugar como de tiempo. Los organismos terresres deben estar adaptados para obtener agua cuando se halla disponible y a conservarla cuando escasea.

Al igual que el agua, las temperaturas favorables para la vida tienen una distribución muy desigual en cuanto a lugar y a tiempo. En el polo Sur, incluso en verano, la temperatura media está muy por debajo del punto de congelación; como es de esperar, la vida escasea en esa región. Lugares como la región central de Alaska tienen temperaturas favorables sólo durante el verano; en cambio, el trópico tiene un clima uniformemente caluroso y húmedo y la vida abunda en él.

Los biomas terrestres sostienen comunidades vegetales características

Las comunidades terrestres están dominadas por su vida vegetal y se definen en función de ella. Debido a que las plantas no pueden escapar de la sequía, el Sol o el clima invernal tienden a estar adaptadas con precisión al clima de una región específica. Las grandes extensiones de tierra con condiciones ambientales similares y comunidades vegetales características reciben el nombre de **biomas** (Fig. 17-7). En general, el nombre de cada bioma corresponde al tipo principal de vegetación que se encuentra en él. La vegetación predominante de cada bioma está determinada por la compleja interacción de la precipitación pluvial y la temperatura (Fig. 17-8). Estos factores determinan la disponibilidad de humedad en el suelo, necesaria para el crecimiento de las plantas y también para compensar las pérdidas de agua por evaporación. Además de la precipitación pluvial total y la temperatura media anual general, la variabilidad de la lluvia y de la

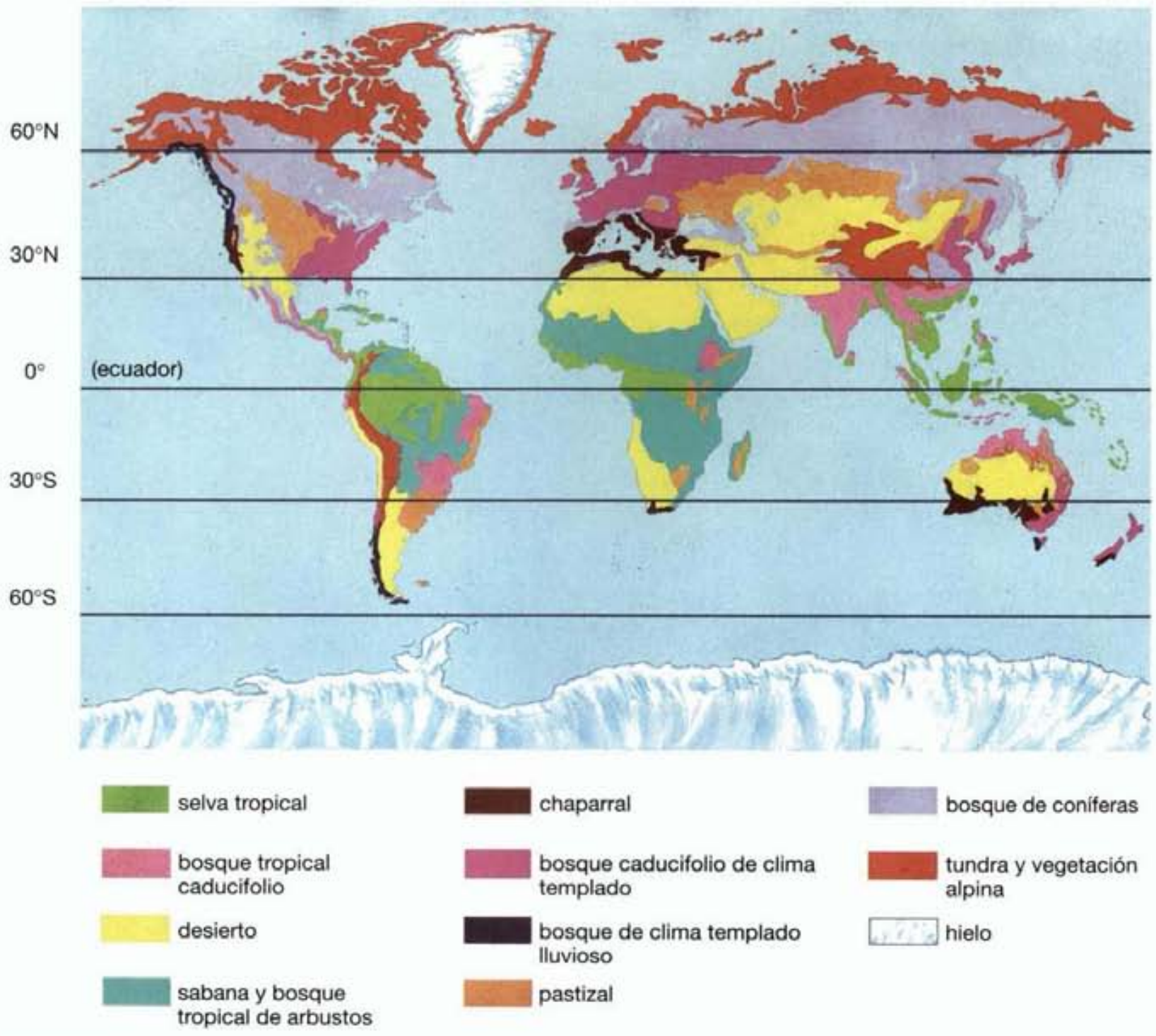


Figura 17-7 Distribución de los biomas
Aunque las cordilleras y el tamaño mismo de los continentes complican la distribución de los biomas, se advierten coincidencias de carácter general. Las tundras y los bosques de coníferas están en las partes más septentrionales del Hemisferio Norte, en tanto que los desiertos de México, del Sahara, de Arabia Saudita, de Sudáfrica y de Australia están situados aproximadamente entre los 20 y los 30°N y S.

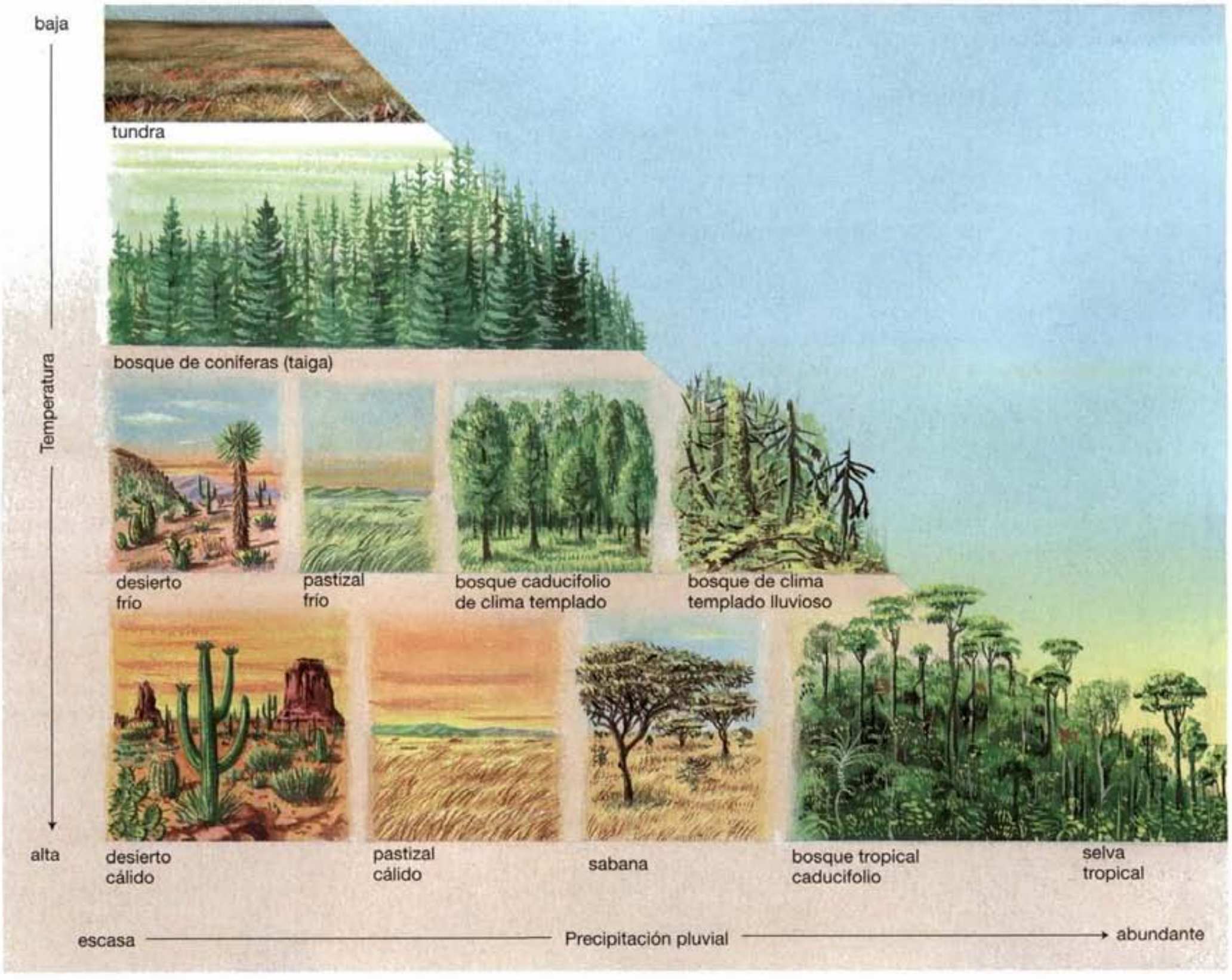
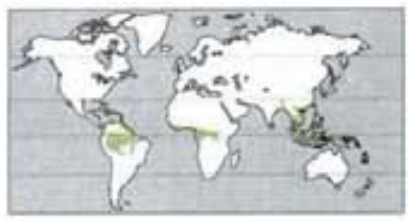


Figura 17-8 Influencia de la precipitación pluvial y la temperatura en la distribución de los biomas
En conjunto, estos dos factores determinan la disponibilidad de humedad del suelo, necesaria para el crecimiento de las plantas.

temperatura a lo largo del año determina qué plantas pueden crecer en una región. Las plantas de la tundra ártica, por ejemplo, deben estar adaptadas a las condiciones pantanosas de principios del verano, pero también a las condiciones frías y similares a las de un desierto de buena parte del resto del año, cuando el agua se encuentra congelada y no está disponible. En las siguientes secciones que siguen analizaremos los biomas principales, comenzando en el ecuador y avanzando hacia los polos. También comentaremos algunos de los efectos de las actividades humanas en estos biomas.

Selvas tropicales



Grandes regiones de América del Sur y de África se encuentran a lo largo del ecuador, donde la temperatura alcanza valores medios entre 25 y 30°C, con pocas variaciones, y la precipitación pluvial fluctúa entre 250 y 400 cm anuales. Estas condiciones de calor y humedad uniformes se combinan para crear el bioma más variado de la Tierra, la **selva tropical**, dominada por enormes árboles de hoja ancha perenne (Fig. 17-9).

No obstante que las selvas tropicales cubren sólo 6% del área terrestre total del planeta, los ecologistas estiman que en ellas habitan entre 5 y 8 millones de especies, que representan de la mitad a dos terceras partes del total mundial. El término **biodiversidad** se refiere al número total de especies que hay en un ecosistema y a la complejidad resultante de las interacciones entre ellas; en pocas palabras, define la "riqueza" biológica de un ecosistema. Las selvas tropicales presentan la mayor diversidad de todos los ecosistemas de la Tierra. Por ejemplo, en un estudio reciente de un predio de una hectárea de la cuenca alta del Amazonas se encontró que había 283 especies de árboles, en su mayoría representadas por un solo individuo. En una extensión de 5 kilómetros cuadrados de selva tropical de Perú, los científicos contaron más de 1 300 especies de mariposas y 600 especies de aves. En comparación, Estados Unidos en su totalidad

Figura 17-9 Bioma de selva tropical
(a) Los altísimos árboles envueltos en enredaderas buscan la luz en la densa selva tropical. Debido a que el alimento y la energía lumínica se encuentran en las alturas de los árboles, entre sus ramas habita la colección más variada de animales de la Tierra, entre ellos ***(b)*** un tucán que se alimenta de frutos, ***(c)*** una rana foliar de ojos dorados, ***(d)*** una orquídea trepadora de árboles y ***(e)*** un mono aullador.

es el hogar de sólo 400 especies de mariposas y 700 especies de aves.

Las selvas tropicales tienen por lo regular varias capas de vegetación. Los árboles más altos alcanzan los 50 metros y descuellan por encima del resto de la selva. Más abajo, hay un pabellón de copas de árboles aproximadamente a 30 o 40 metros. Es característica la presencia de otra capa de árboles más cortos por debajo del pabellón. Enormes enredaderas leñosas, comúnmente de 100 metros o más de largo, trepan por los árboles hasta alcanzar la luz solar de las alturas. Estas capas de vegetación impiden el paso de casi toda la luz de Sol. Muchas de las plantas que viven en la tenue luz verde que se filtra hasta el suelo de la selva tienen hojas enormes para captar la poca energía disponible.

Debido a que el material vegetal comestible cerca del suelo de las selvas tropicales es relativente escaso, gran parte de la vida animal, que incluye numerosas aves, monos e insectos, es *arbórea* (vive en los árboles). La competencia por los nutrimentos que llegan efectivamente al suelo es muy intensa tanto entre los animales como entre las plantas. Incluso fuentes de alimento tan insólitas como los excrementos de los monos tienen gran demanda. Por ejemplo, los escarabajos estercoleros se alimentan de excrementos de mono y ponen sus huevecillos en ellos. Cuando los ecologistas inten-

taron recolectar excrementos de monos aulladores sudamericanos para averiguar qué habían comido los monos, se encontraron compitiendo en una carrera contra los escarabajos, ¡cientos de los cuales llegaban en cuestión de minutos tan pronto un trozo de excremento tocaba el suelo!

Casi en el instante en que las bacterias u hongos liberan nutrimentos de plantas o animales muertos en el suelo, los árboles y enredaderas de la selva tropical absorben los nutrimentos. Ésta es una de las razones por las que, pese a la gran abundancia de vegetación, en las selvas tropicales la agricultura es muy riesgosa y normalmente destructiva. Prácticamente todos los nutrimentos de una selva tropical están inmovilizados en la vegetación y, por ello, el suelo es muy poco fértil. Si se talan los árboles para obtener madera, quedan muy pocos nutrimentos para sustento de los cultivos. Además, incluso cuando se liberan los nutrimentos quemando la vegetación, la intensa precipitación pluvial a lo largo de todo el año los disuelve rápidamente y se pierden por erosión, con lo que el suelo se torna estéril al cabo de unas pocas temporadas de cultivo. El suelo expuesto, rico en hierro y aluminio, se vuelve impenetrable, parecido al ladrillo, al cocinarse bajo el sol tropical. En consecuencia, la sucesión secundaria del terreno de la selva tropical desmontada se retarda en grado importante. La regeneración de incluso un trozo pequeño de selva talado toma alrededor de 70 años.

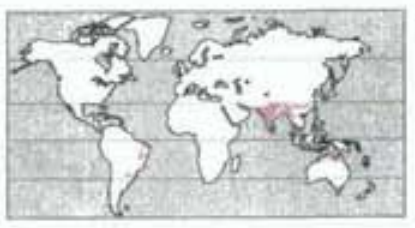
Impacto humano Pese a no ser idóneas para la agricultura, las selvas tropicales se están talando para obtener madera, o quemando para dedicar las tierras a la cría de ganado o a la agricultura, a razón de al menos 15 millones de hectáreas por año, o más de 28 hectáreas por minuto, lo que representa 90% de la pérdida total de bosques en el mundo (Fig. 17-10). La selva tropical que queda en pie suele consistir en fragmentos demasiado pequeños para permitir la reproducción de los árboles y ofrecer un hábitat adecuado a los animales más grandes. Los incendios de las áreas desmontadas también se propagan por el suelo hasta la selva adyacente, donde matan los árboles jóvenes y trastornan las interacciones con la comunidad. En África occidental, la quema de selvas está generando lluvia ácida, que es dañina para los árboles que aún quedan. Por añadidura, gran parte de la precipitación pluvial de la selva tropical proviene de agua que ha transpirado a través de las hojas de las plantas. A medida que grandes extensiones de selva desaparecen, la región se torna más seca, experimenta más presiones y es más susceptible a los incendios. Los investigadores estiman que una cuarta parte del dióxido de carbono liberado en la atmósfera durante la última década provino de la tala y quema de selvas tropicales y ha exacerbado el calentamiento global.

Ya ha desaparecido al menos 40% de las selvas tropicales del mundo. El biólogo Edward O. Wilson, de la Universidad de Harvard, estima que la destrucción de las selvas tropicales está provocando la extinción de 27 000 especies cada año. Con la pérdida de biodiversidad, la humanidad queda privada del acceso a muchísimos fármacos potenciales y materias primas. En Malasia, por ejemplo, de la savia de una rara especie de árbol se obtuvo un producto llamado *calanólido A*, que parece promisorio como medicamento contra el SIDA. Ya se está probando una versión sintética en ensayos clínicos con seres humanos. Un compuesto recién aislado de un hongo de las hojas de la selva tropical africana podría llegar a ser útil para controlar la diabetes, un problema de salud cada vez más común en Estados Unidos.

Pese a que las pérdidas desastrosas continúan, ciertas zonas han sido aisladas en calidad de reservas protegidas y se están llevando a cabo algunos esfuerzos de reforestación. Los residentes locales están participando más en los esfuerzos de conservación, como se ilustra en nuestro estudio de caso. En Brasil, una asociación de personas que cosechan caucho natural de la savia de los árboles está luchando por preservar grandes extensiones de tierra para la producción de caucho y la cosecha de frutos y nueces. Estos esfuerzos son pasos hacia la solución última, que por desgracia parece tardar demasiado en llegar: el uso sostenible. El uso sostenible significa obtener provecho de un ecosistema, ya sea mediante el turismo o la cosecha de productos, de forma tal que esta actividad pueda sostenerse indefinidamente sin causar un daño persistente al ecosistema.

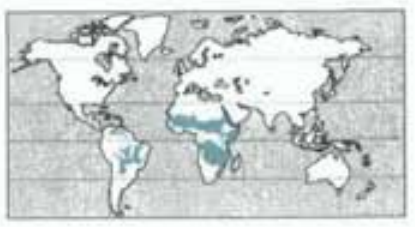
Figura 17-10 El fuego devora una selva tropical de Brasil
El área desmontada se destinará a la cría de ganado o a la agricultura, con ambas actividades condenadas al fracaso debido a la mala calidad del suelo. Los incendios que se propagan y el humo que producen ponen en peligro a los árboles no talados.

Bosques tropicales caducifolios



Un poco más lejos del ecuador, la precipitación pluvial no es ni con mucho tan constante y hay temporadas húmedas y secas bien definidas. En estas regiones, que incluyen la India, gran parte del sudeste asiático y partes de América del Sur y América Central, crecen **bosques tropicales caducifolios**. Durante la temporada de sequía, los árboles no consiguen extraer agua suficiente del suelo para compensar la evaporación en sus hojas. En consecuencia, estas plantas se han adaptado a la estación seca perdiendo sus hojas, con lo que reducen al mínimo la pérdida de agua. Si las lluvias no regresan en la época acostumbrada, los árboles retardan la formación de hojas nuevas hasta que pasa la sequía.

Sabana



A lo largo de las márgenes del bosque tropical caducifolio, los árboles aparecen cada vez más separados unos de otros y crecen pastos entre ellos. Finalmente, los pastos llegan a ser la vegetación predominante, con sólo algunos árboles dispersos y bosques de matorrales espinosos por aquí y por allá; este bioma es la **sabana** (Fig. 17-11). Los pastizales de sabana tienen por lo general una temporada de lluvias durante la cual cae prácticamente toda la precipitación del año: 300 mm o menos. Cuando la temporada de seca hace su arribo, llega en serio. Puede ser que no llueva durante varios meses y el suelo se torna duro, seco y polvoso. Los pastos están bien adaptados a este tipo de clima, pues crecen con gran rapidez durante la temporada de lluvias y luego mueren, para quedar sólo las raíces resistentes a la sequía durante la época de aridez. Sólo algunos árboles especializados, como la espinosa acacia o el baobab, que almacena agua, sobreviven en las devastadoras temporadas de sequía de la sabana. En las regiones donde la temporada de sequía es aún más pronunciada, prácticamente no crecen árboles y la sabana se transforma gradual e imperceptiblemente en pradera tropical.

La sabana africana contiene probablemente la colección más variada e impresionante de mamíferos grandes de todo el planeta. Entre estos mamíferos hay numerosos herbívoros, como el antílope, el ñu, el carabao, el elefante y la jirafa, y carnívoros como el león, el leopardo, la hiena y el perro salvaje.

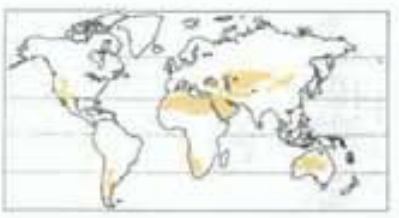
Impacto humano La población humana de África, en rápida expansión, constituye una amenaza para la flora y fauna de la sabana. La cacería furtiva ha llevado al rinoceronte negro al borde de la extinción (Fig. 17-12) y pone en peligro

Figura 17-11 La sabana africana
(a) Los elefantes recorren la sabana mientras ***(b)*** un guepardo se da un festín con su presa. ***(c)*** Todavía es posible ver grandes manadas de animales que pastan, como las cebras, por ejemplo, en las reservas africanas. Las manadas de herbívoros proporcionan alimento a la más extensa colección de grandes carnivoros de la Tierra.

Figura 17-12 La caza furtiva es una amenaza para la fauna africana
Los cuernos de rinoceronte que, según creen algunos, tienen propiedades afrodisíacas, alcanzan precios exorbitantes y fomentan la caza furtiva. El rinoceronte negro ya está prácticamente extinguido.

al elefante africano. Los abundantes pastos que hacen de la sabana un hábitat idóneo para tantos animales salvajes también la hacen apropiada para el pastoreo de ganado doméstico. Cada vez en mayor medida, las cercas constituyen un obstáculo para la migración de grandes manadas de herbívoros en busca de alimento y agua. Los ecologistas han descubierto que los herbívoros autóctonos son mucho más eficientes que el ganado para transformar el pasto en carne. Quizá en el futuro la sabana africana brindará sustento a manadas de antílopes y a otros animales nativos grandes, que comen pasto, domesticados en vez de ganado.

Desiertos



Incluso los pastos resistentes a la sequía necesitan al menos de 250 a 500 mm de lluvia al año, de acuerdo con su distribución estacional y la temperatura media. Cuando caen menos de 250 mm de lluvia, se crean biomas de **desierto**. Aunque tendemos a pensar que los desiertos son calientes, en realidad se definen en función de la falta de lluvia, no de sus temperaturas. En el desierto de Gobi de Asia, por ejemplo, las temperaturas medias están por debajo del punto de congelación durante la mitad del año, en tanto que el promedio de las temperaturas veraniegas fluctúa entre 41 y 43°C. Hay biomas de desierto en todos los continentes, por lo regular entre los 20 y los 30° de latitud Norte y Sur y también en la sombra orográfica de las principales cordilleras. Al igual que todos los biomas, los desiertos comprenden diversos ambientes. En un extremo se encuentran ciertas regiones del desierto del Sahara o de Chile, donde prácticamente nunca llueve y no crece vegetación alguna (Fig. 17-13a). Es más común que los desiertos se caractericen por una vegetación muy espaciada y grandes áreas de suelo desnudo. Las plantas tienden a estar uniformemente espaciadas, como si hubiesen sido plantadas a mano (Fig. 17-13b). En muchos casos las plantas perennes son arbustos o cactáceas con sistemas de raíces poco profundas y grandes. Las raíces superficiales absorben rápidamente la humedad del suelo después de las poco frecuentes tormentas del desierto. El resto de la planta está cubierto por lo regular de un recubrimiento céreo e impermeable que impide la evaporación del agua tan preciada. El agua se almacena en los gruesos tallos de las cactáceas y otras plantas suculentas. Las espinas de las cactáceas son hojas modificadas con fines de protección y conservación de agua que prácticamente no presentan superficie de evaporación. En muchos desiertos toda la lluvia cae durante sólo unas pocas tormentas, y las flores silvestres anuales especializadas aprovechan el breve periodo de humedad para germinar, crecer, florecer y producir semillas a toda prisa, en cuestión de un mes o menos (Fig. 17-14).

Los animales de los desiertos, al igual que las plantas, están especialmente adaptados para sobrevivir con poca agua. En su mayoría, los desiertos parecen carecer por completo de vida animal durante los días del verano, porque los animales buscan refugio contra el Sol y el calor en frescas madrigueras subterráneas. Al oscurecer, cuando los desiertos se enfrían considerablemente, lagartijas cornudas, serpientes y otros reptiles salen en busca de alimento, al igual que mamí-

(a)

(b)

(c)

Figura 17-13 Bioma de desierto
(a) En las condiciones más extremas de calor y sequia, los desiertos están casi desprovistos de vida, como estas dunas de arena del desierto del Sahara, en África. ***(b)*** En gran parte de los estados de Utah y Nevada, el desierto de la Gran Cuenca presenta un paisaje monótono de arbustos como la artemisa y las quenopodiáceas, muy espaciados entre sí. Estos arbustos suelen secretar un inhibidor del crecimiento por sus raíces, lo que impide la germinación de plantas cerca de ellos y, de este modo, reduce la competencia por el agua. ***(c)*** La rata canguro es un esquivo habitante de los desiertos de América del Norte.

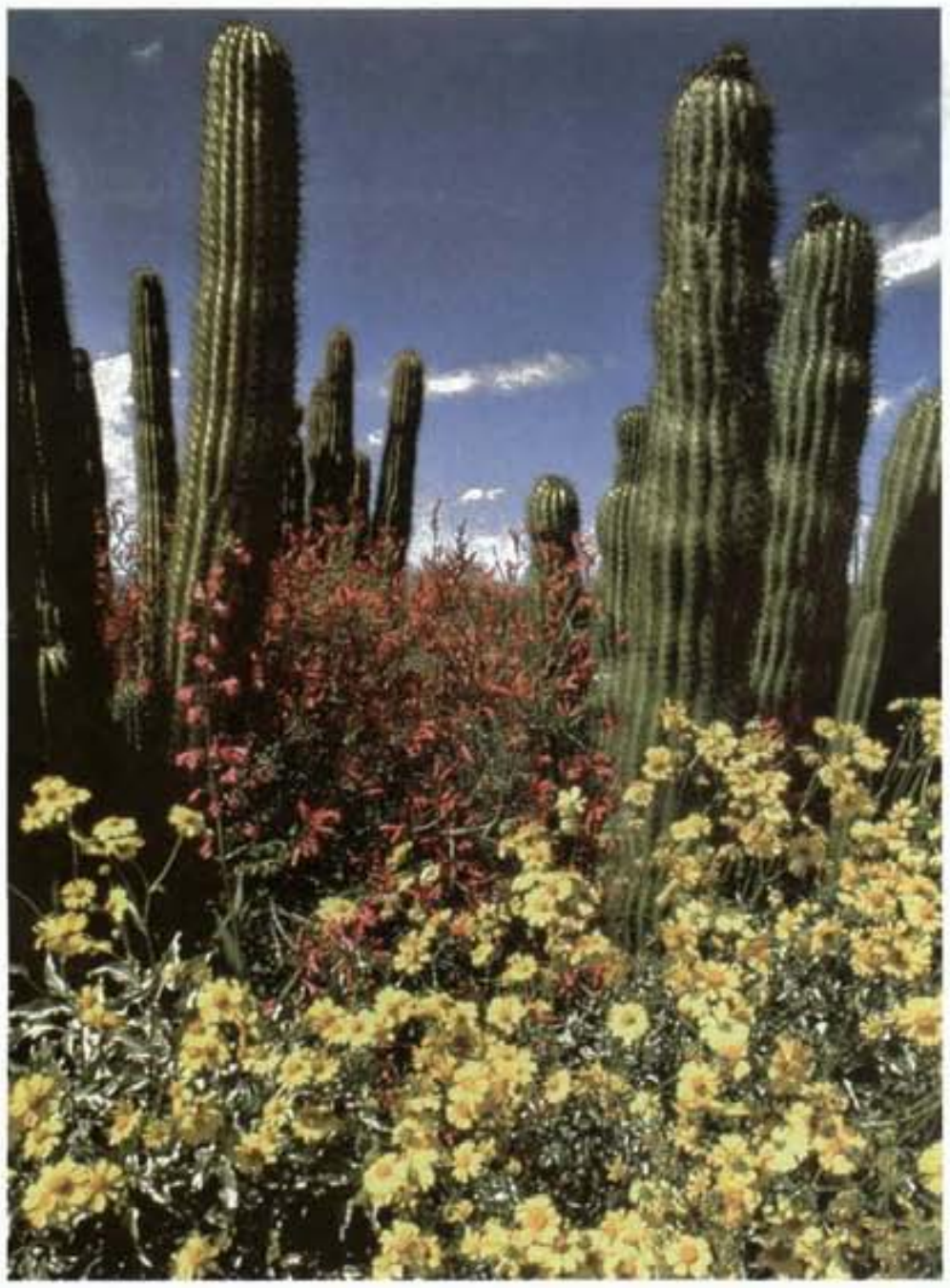


Figura 17-14 Desierto de Sonora
En primavera, este desierto de Arizona se cubre de una alfombra de flores silvestres. Durante gran parte del año las semillas de las flores silvestres permanecen aletargadas, en espera de las lluvias primaverales.

feros como la rata canguro (Fig. 17-13c) y aves como el búho excavador. Casi todos los animales pequeños sobreviven sin beber agua jamás; toda el agua que necesitan la obtienen de su alimento y de la que se produce durante la respiración celular en sus tejidos. Los animales más grandes, como el carnero cuernilargo del desierto, dependen de abrevaderos permanentes durante las épocas más secas del año.

Impacto humano Los ecosistemas desérticos son frágiles. Los ecologistas que estudian el suelo del desierto de Mojave, en el sur de California, encontraron recientemente huellas de rodamiento dejadas por tanques en 1940, cuando el general Patton entrenaba tripulaciones de tanques como preparativo para entrar en la Segunda Guerra Mundial. El suelo de este desierto se encuentra estabilizado y enriquecido por cianobacterias microscópicas cuyos filamentos se entrecruzan en medio de los granos de arena. Los tanques, y ahora los numerosos vehículos todoterreno que corren por el desierto con fines recreativos, destruyen esta importantísima red. Esto permite que el suelo se erosione y reduce la cantidad de nutrimentos disponibles para las plantas de crecimiento lento del desierto. Los ecologistas estiman que el suelo del desierto tardará cientos de años en recuperarse totalmente del uso de vehículos pesados.

Hubo un tiempo en que los científicos pensaban que las actividades humanas estaban provocando un crecimiento gradual del desierto del Sahara, en África, hacia el Sur, por un proceso conocido como **desertificación**. Datos recientemente publicados de fotografías de satélite tomadas a intervalos a partir de 1980 indican que el desierto del Sahara se ha expandido hacia el Sur y luego se ha retirado en repetidas ocasiones a lo largo de este periodo de 20 años, de acuerdo con las fluctuaciones en la cantidad de precipitación pluvial. Aunque la sabana seca al sur del desierto del Sahara ha sido utilizada en exceso para el pastoreo y degradada por una población humana por encima de su capacidad de sostenimiento, el bioma desértico no se ha extendido a consecuencia de ello, como antes se creía.

Chaparral

En muchas regiones costeras que colindan con desiertos, como el sur de California y gran parte del Mediterráneo, encontramos un tipo singular de vegetación conocido como **chaparral**. En estas regiones la precipitación pluvial anual llega a ser hasta de 750 mm, casi toda la cual cae durante los fríos y húmedos inviernos que se alternan con veranos calurosos y secos. A la proximidad del mar se deben el leve alargamiento de la temporada de lluvias invernales y las frecuentes nieblas durante la primavera y el otoño, que reducen la evaporación. El chaparral se compone de árboles pequeños o arbustos grandes, como la salvia y el roble de hoja perenne, con gruesas hojas cerosas o vellosas que conservan el agua. Estos resistentes arbustos también soportan los frecuentes incendios que desencadenan los rayos durante el verano (Fig. 17-15).

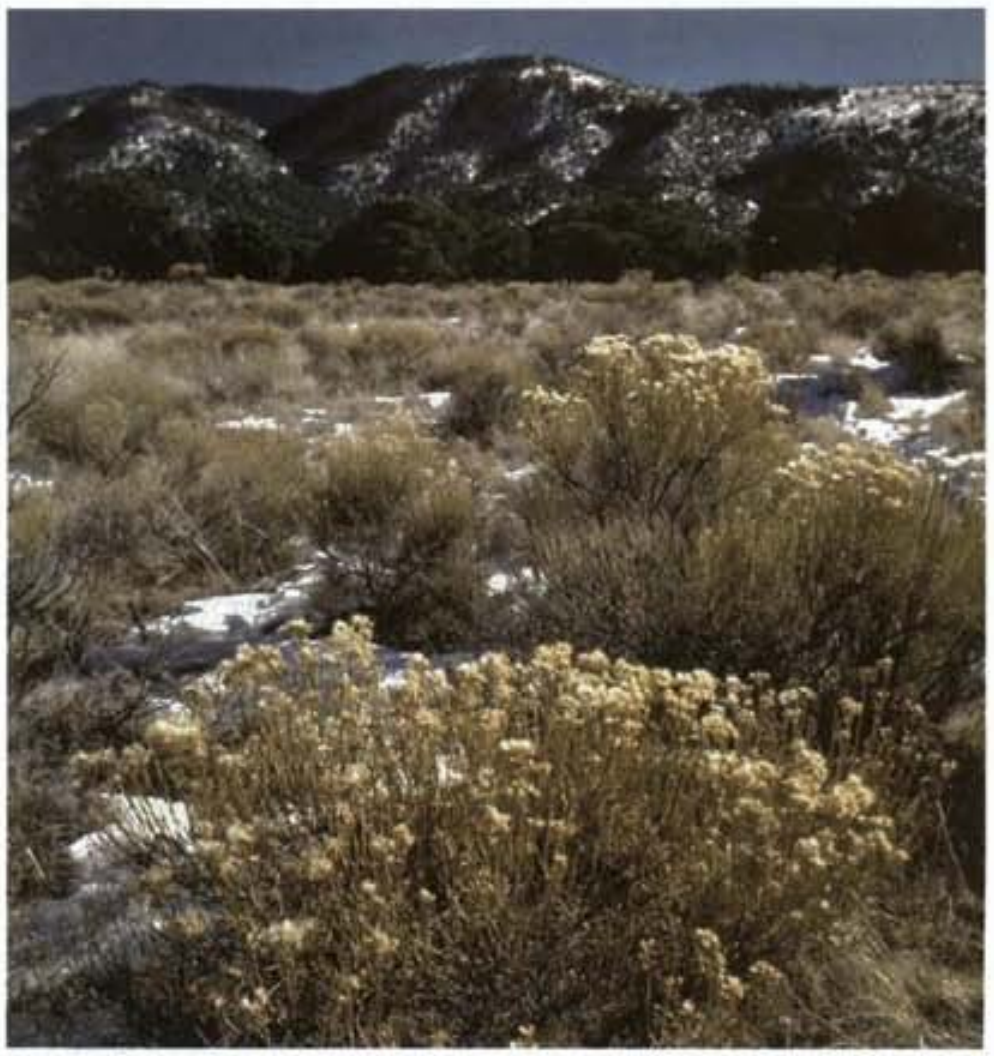
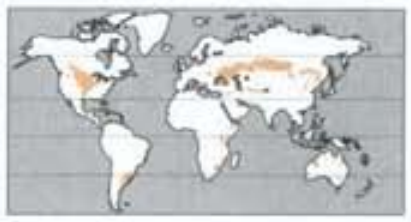


Figura 17-15 Bioma de chaparral
Este bioma se limita principalmente a las montañas costeras de regiones secas, como los montes de San Gabriel del sur de California. El chaparral se mantiene gracias a los frecuentes incendios iniciados por los rayos del verano. Aunque las partes altas de las plantas se llegan a quemar, las raíces producen retoños en la primavera siguiente.

Pastizales



En las regiones templadas de América del Norte hay desiertos en las sombras orográficas al este de las cordilleras, como la Sierra Nevada y las montañas Rocosas. Hacia el Este, a medida que la precipitación pluvial aumenta poco a poco, el terreno comienza a sostener más y más pastos, hasta formar las praderas del Medio Oeste. Casi todos los biomas de **pastizal** o **pradera** están situados en el centro de los continentes, donde reciben de 250 a 750 mm anuales de lluvia (adviértanse los grandes pastizales del centro de los continentes norteamericano y eurasiático). En general, los pastizales tienen una cubierta continua de pasto y prácticamente carecen de árboles, salvo a lo largo de los ríos. Desde las praderas de pastos altos de Iowa, Missouri e Illinois (Fig. 17-16) hasta las praderas de pastos bajos del este de Colorado, Wyoming y Montana (Fig. 17-17), el pastizal norteamericano alguna vez se extendió a lo largo de casi la mitad del continente.

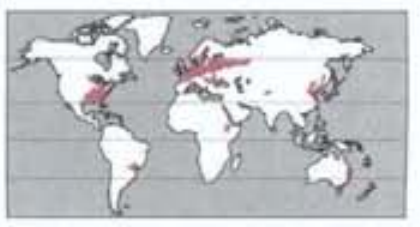
El agua y el fuego son los factores fundamentales en la competencia entre pastos y árboles. Los veranos calurosos y secos y las frecuentes sequías de las praderas de pastos bajos son tolerados por los pastos, pero resultan letales para los árboles. Los bosques son los ecosistemas clímax en las praderas de pastos altos más orientales, pero históricamente los árboles fueron destruidos por los frecuentes incendios, a menudo iniciados por los indígenas con el propósito de mantener tierras de pastoreo para el bisonte. Aunque el fuego destruye la parte alta de los pastos, por lo regular sus sistemas de raíces sobreviven; los árboles, en cambio, mueren sin remedio. En un tiempo los pastizales de América del Norte sostenían enormes manadas de bisontes: hasta 60 millones de ellos a principios del siglo XIX. Todavía se puede ver el antílope americano en algunas praderas del oeste de Estados Unidos; el gato montés y el coyote son los principales depredadores grandes en esa región (en la figura 16-5 se ilustra una red alimentaria de pradera). Los pastos que crecieron y se descompusieron durante miles de años produjeron el que quizá sea el suelo más fértil del mundo.

Impacto humano Cuando se inventaron arados capaces de abrirse paso entre estos densos pastizales, quedó listo el escenario para transformar las praderas centrooccidentales de Estados Unidos en el "granero" de Norteamérica, así llamado por las enormes cantidades de grano que se cultivan en su fértil suelo. La pradera de pastos altos ha sido convertida en terrenos agrícolas, a excepción de pequeñísimos remanentes protegidos que se mantienen por medio de quemas periódicas controladas.

En la seca pradera occidental de pastos bajos el ganado ha tomado el lugar del bisonte y del antílope americano. A consecuencia del pastoreo excesivo, la frontera entre el desierto frío y el pastizal se ha visto alterada, casi siempre en favor de las plantas desérticas. Gran parte del desierto de artemisa del Oeste estadounidense es en realidad el producto del pastoreo excesivo de las praderas de pastos cortos (Fig. 17-18). El ganado prefiere el pasto a la artemisa, por lo que el pastoreo intensivo destruye el pasto. En consecuencia, la humedad que el pasto habría absorbido permanece en el suelo y estimula el crecimiento de la leñosa artemisa. De esta forma, las plantas características del desierto frío ocupan el lugar de los pastos de las praderas.

Figura 17-16 Pradera de pastos altos de Missouri
En el centro de Estados Unidos, los vientos que acarrean humedad del golfo de México producen las lluvias de verano, que hacen posible el crecimiento exhuberante de pastos altos y flores silvestres, como estas equináceas. Los incendios periódicos, ahora cuidadosamente regulados, impiden la invasión del bosque.

Bosques caducifolios de clima templado



En su margen oriental, los pastizales norteamericanos se fusionan para formar el bioma de **bosque caducifolio de clima templado**, también presente en Europa occidental y Asia oriental (Fig. 17-19). Aquí la precipitación pluvial es más abundante que en los pastizales (de 750 a 1500 mm) y, en particular, llueve más durante el verano. El suelo retiene suficiente humedad para hacer posible el crecimiento de árboles y el bosque resultante aniquila con su sombra los pastos. En contraste con los bosques tropicales, el bioma de bosque caducifolio de clima templado tiene inviernos fríos, por lo regular con al menos varias heladas intensas y, frecuentemente, largos periodos de temperaturas por debajo del punto de congelación. En este bioma el invierno ejerce sobre los árboles un efecto similar al de la temporada de sequía en los bosques tropicales caducifolios: durante los periodos de temperaturas bajo cero los árboles no disponen de agua líquida; a fin de reducir la evaporación cuando el agua escasea, los árboles pierden sus hojas en el otoño y producen nuevas hojas en primavera, cuando nuevamente hay agua líquida disponible. Durante el breve lapso de la primavera en que el suelo ya se ha descongelado, pero los árboles aún no impiden totalmente el paso de la luz solar, multitud de flores silvestres engalanan el suelo del bosque.

Los insectos y otros artrópodos son numerosos y llamativos en los bosques caducifolios. Los restos de hojas en descomposición que cubren el suelo del bosque también proporcionan alimento y hábitat a bacterias, lombrices de tierra, hongos y

Figura 17-17 Pradera de pastos bajos
Las tierras situadas al este de las montañas Rocosas reciben relativamente poca precipitación pluvial; el resultado es ***(a)*** la pradera de pastos bajos, que se caracteriza por pastos arracimados de escaso crecimiento, como el gramillón y la grama. ***(b)*** El antílope berrendo, ***(c)*** los perros de la pradera y ***(d)*** manadas de bisontes protegidas ocupan este bioma, en el que abundan ***(e)*** las flores silvestres como esta equinácea.

Figura 17-18 ¿Desierto de artemisa o pradera de pastos bajos?
En los biomas influyen las actividades humanas además de la temperatura, la precipitación pluvial y el suelo. El campo de pradera de pastos cortos de la derecha ha sido pastado en exceso por el ganado; esto ha provocado que la artemisa ocupe ahora el lugar de los pastos.

Figura 17-19 Bioma de bosque caducifolio de clima templado
(a) En los bosques caducifolios de clima templado de la región oriental de Estados Unidos, ***(b)*** el ciervo de cola blanca es el herbívoro más grande y ***(c)*** abundan las aves como el grajo azul. ***(d)*** En primavera, multitud de flores silvestres de los bosques (como estas hepáticas) florecen por corto tiempo antes que los árboles produzcan hojas.

plantas pequeñas. Muchos artrópodos se alimentan de éstas, o bien unos de otros. Diversos vertebrados, como ratones, musarañas, ardillas, mapaches, ciervos, osos y muchas especies de aves, entre otros, habitan en los bosques caducifolios.

Impacto humano Los mamíferos depredadores grandes, como el oso negro, el lobo, el gato montés y el puma solían ser abundantes, pero la caza y la pérdida de hábitats ha mermado en forma importante su número y eliminado en efecto los lobos de los bosques caducifolios. En muchos de estos bosques abunda el ciervo debido a la ausencia de depredadores naturales. La tala para obtener madera, la agricultura y la construcción de viviendas ha reducido en forma dramática los bosques caducifolios de Estados Unidos respecto a su extensión original, y hoy en día prácticamente no existen bosques caducifolios vírgenes. A lo largo de los últimos 50 años, sin embargo, los datos del Servicio Forestal indican que la cubierta forestal de Estados Unidos (tanto de hoja perenne como caducifolia) ha aumentado como resultado del nuevo crecimiento de bosques en fincas agrícolas abandonadas, del reciclado del papel que reduce la demanda de pulpa de madera, de técnicas más eficientes para aserrar la madera y cultivar árboles y del uso de otros materiales de construcción.

Bosques de clima templado lluvioso

En las costas del Pacífico de Estados Unidos, desde las tierras bajas de la península Olímpica del estado de Washington hasta el sureste de Alaska, se encuentra el bioma de **bosque de clima templado lluvioso** (Fig. 17-20). También hay bosques de clima templado lluvioso, que son relativamente raros, a lo largo de la costa sudoriental de Australia y de la costa sudoccidental de Nueva Zelanda. Al igual que en la selva tropical, el agua líquida no escasea en todo el año. Esta abundancia de agua se debe a dos factores. En primer lugar, cae una enorme cantidad de lluvia. El bosque lluvioso del río Hoh, situado en el Parque Nacional Olímpico, recibe anualmente más de 4000 mm de lluvia, de los cuales tan sólo en el mes de diciembre caen 600 mm. En segundo lugar, la influencia moderadora del océano Pacífico impide que haya heladas importantes a lo largo de la costa, por lo que el suelo rara vez se congela y siempre hay agua líquida disponible.

La abundancia de agua implica que los árboles no necesitan deshacerse de sus hojas en el otoño y casi todos los árbo-

Figura 17-20 Bioma de bosque de clima templado lluvioso
(a) Bosque de clima templado lluvioso del río Hoh, en el Parque Nacional Olímpico. Las coníferas no impiden el paso de la luz con tanta eficacia como los árboles de hoja ancha; por esta razón, crecen helechos, musgos y flores silvestres bajo la pálida luz verdosa que llega al suelo del bosque. ***(b)*** Los muertos alimentan a los vivos cuando crecen árboles nuevos a costa de la descomposición de este gigante caido, conocido como "tronco nodriza", y ***(c)*** esta digital en floración y ***(d)*** los hongos encuentran condiciones ideales en medio de la húmeda vegetación en descomposición.

les son de hoja perenne. En contraste con los árboles de hoja ancha perenne del trópico, en los bosques de clima templado lluvioso predominan las coníferas. El suelo, y de forma característica los troncos de los árboles, están cubiertos de musgos y helechos. Tal como ocurre en las selvas tropicales, es tan poca la luz que llega al suelo del bosque, que por lo regular los árboles recién nacidos no consiguen establecerse. Sin embargo, cada vez que uno de los gigantes del bosque se viene abajo abre un espacio de luz y rápidamente brotan nuevos árboles de las semillas, con frecuencia precisamente encima del tronco caído. Este acontecimiento crea un "tronco nodriza" (Fig. 17-20b).

Taiga

Al norte de los pastizales y de los bosques de clima templado, la **taiga**, también conocida como **bosque septentrional de coníferas** (Fig. 17-21), se extiende horizontalmente a lo ancho de toda América del Norte y Eurasia, incluso en partes del norte de Estados Unidos y gran parte de Canadá. En la taiga las condiciones son más rigurosas que en el bosque caducifolio de clima templado: los inviernos son más largos y fríos y la temporada de crecimiento, más breve. Los escasos meses de tiempo cálido son demasiado cortos para permitir a los árboles el lujo de producir hojas nuevas en primavera. En consecuencia, la taiga está poblada casi en su totalidad de coníferas de hoja perenne con agujas angostas y cerosas. El recubrimiento céreo y la pequeña superficie de las agujas reducen la pérdida de agua por evaporación durante los meses fríos y los árboles conservan sus hojas todo el año. Por consiguiente, los árboles están preparados para aprovechar de inmediato las condiciones favorables al crecimiento cuando llega la primavera y pueden continuar creciendo lentamente hasta ya muy avanzado el otoño.

Debido al riguroso clima de la taiga, la diversidad de la vida es aquí mucho menor que en muchos otros biomas. Vastas extensiones de Alaska central, por ejemplo, están cubiertas de un bosque sombrío que consiste casi exclusivamente de picea negra y de algún que otro abedul. Los grandes mamíferos como el bisonte de los bosques, el oso gris, el alce y el lobo, que han sido erradicados casi por completo de las regiones meridionales de sus dominios originales, todavía recorren la taiga, al igual que otros animales más pequeños como el glotón, la zorra, la liebre nival y el ciervo. Fuera de Alaska, donde estos grandes mamíferos siguen siendo razonablemente abundantes, pequeñas poblaciones de lobos vagan por el norte de Estados Unidos, incluso en Montana, Idaho (donde han sido

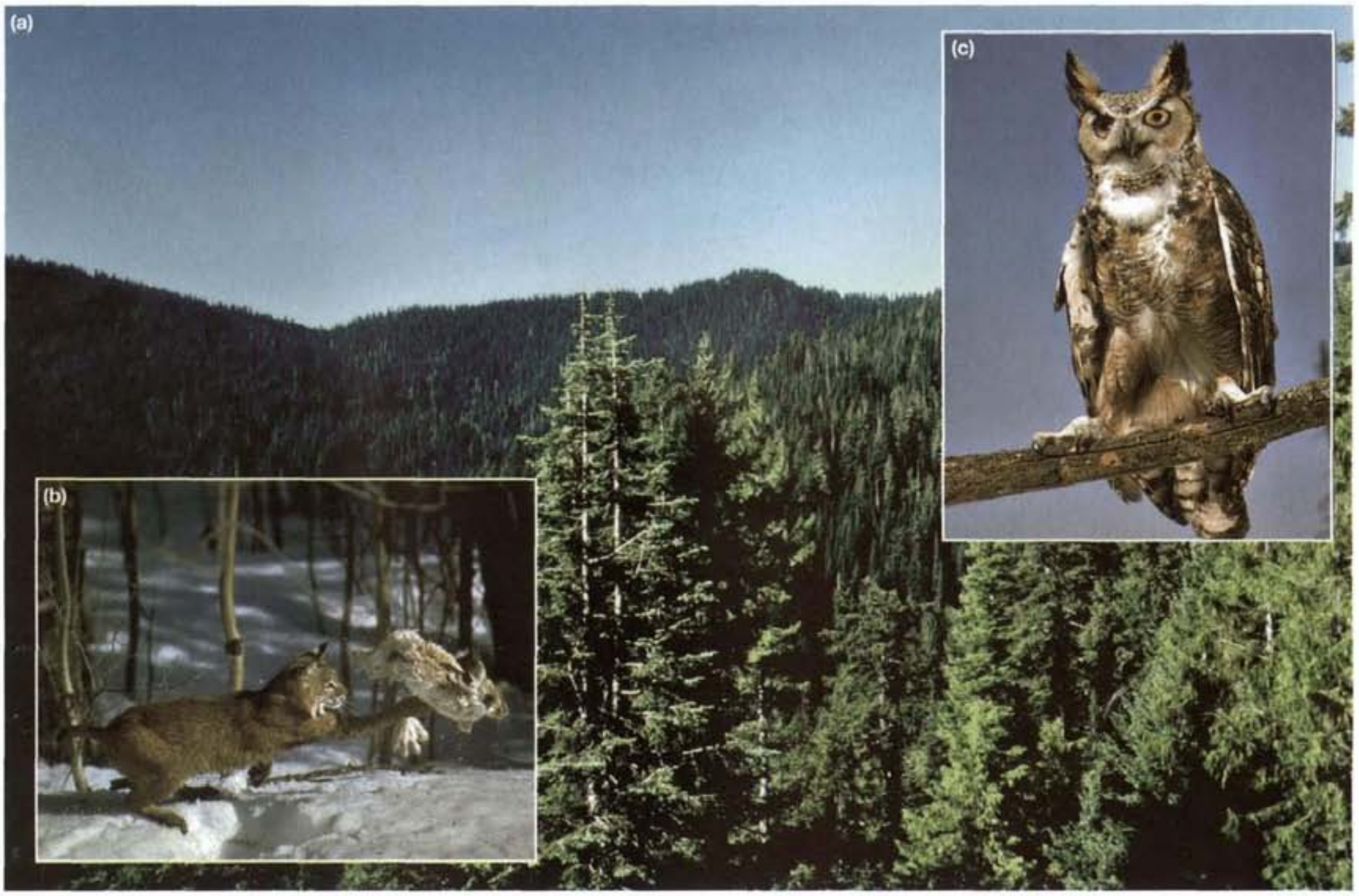


Figura 17-21 Bioma de taiga (o bosque septentrional de coníferas)
(a) Las pequeñas agujas y la forma piramidal de las coníferas les permiten librarse de la nieve cuando ésta es muy abundante. ***(b)*** El invierno es una época difícil no sólo para los árboles, sino además para los animales como esta liebre nival y el gato montés que pretende alimentarse de ella. La liebre también es presa del ***(c)*** gran búho cornudo. Los animales de la taiga enfrentan escasez de alimento y mayores necesidades de energía cuando las temperaturas son inferiores a cero.

introducidos de nuevo en el Parque Nacional Yellowstone), Michigan, Wisconsin y Minnesota (que alberga la población de lobos más grande de los 48 estados más meridionales).

Impacto humano La taiga es una de las fuentes principales de madera para la construcción. El *desmonte*, es decir, la eliminación de todos los árboles de un área determinada, ha destruido enormes extensiones de bosque, tanto en Canadá como en la región del Pacífico noroccidental de Estados Unidos (Fig. 17-22). Debido a lo remoto de la taiga más septentrional y a la rigurosidad de su clima, un porcentaje mayor de la taiga que de cualquier otro bioma norteamericano, a excepción de la tundra, permanece intacto.

Tundra

El último bioma que se alcanza antes de llegar al casquete polar es la **tundra** ártica, una vasta región desprovista de árboles que colinda con el Océano Ártico (Fig. 17-23). En la tundra las condiciones son muy rigurosas. Las temperaturas invernales de la tundra ártica suelen alcanzar los –55°C o menos, los vientos soplan a una velocidad de

Figura 17-22 Desmonte
El desmonte, como el que se ha practicado en este bosque de Oregón, es relativamente simple y económico, pero sus costos ambientales son altos. La erosión merma la fertilidad del suelo y retarda el crecimiento nuevo. Por añadidura, los densos grupos de árboles de la misma edad que por lo regular vuelven a crecer son más vulnerables al ataque de parásitos que un grupo natural de árboles de diversas edades.

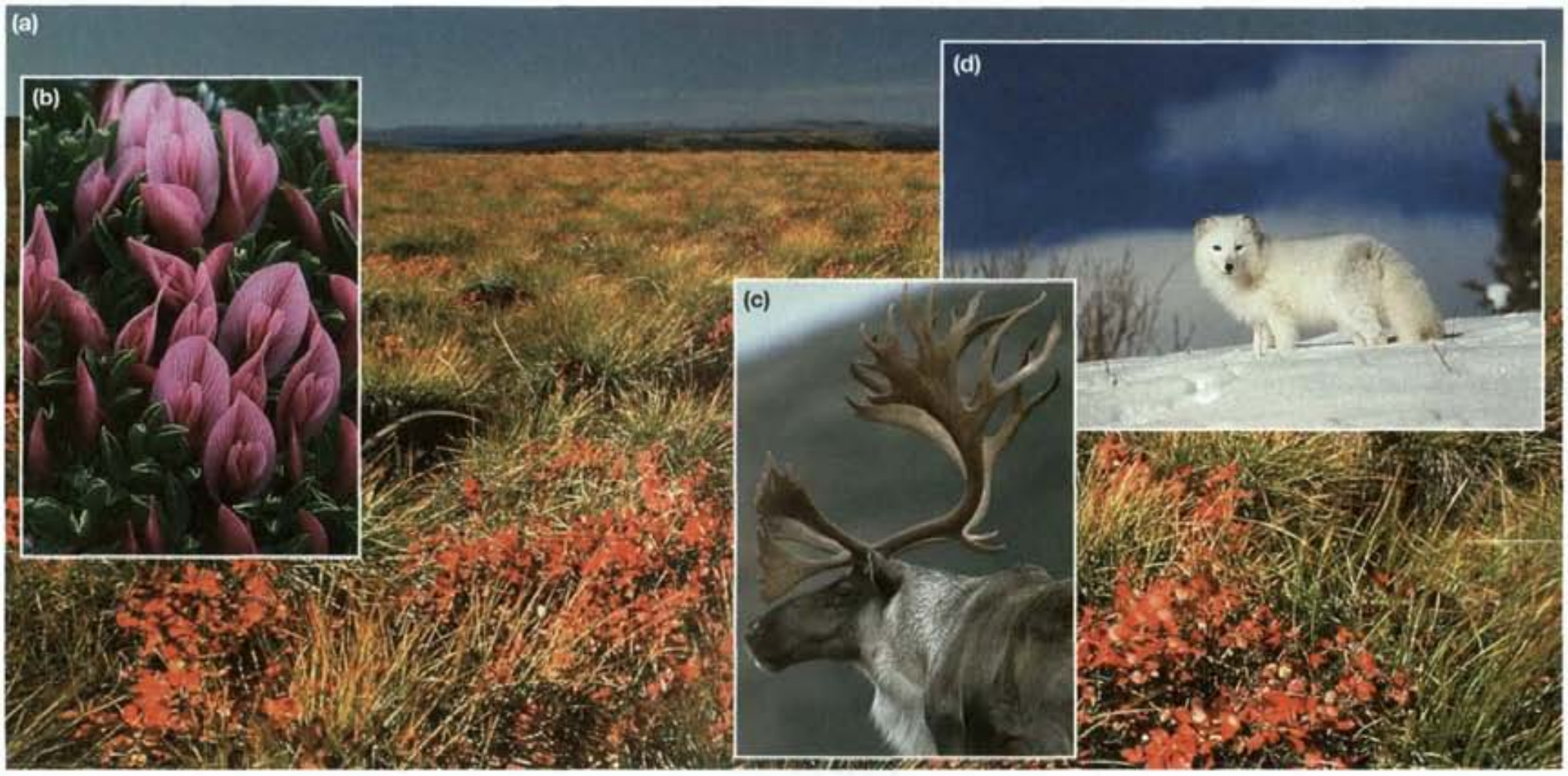


Figura 17-23 Bioma de tundra
(a) La vida de la tundra está adaptada al frío. ***(b)*** Plantas como los sauces enanos y las flores silvestres perennes (como este trébol enano) crecen muy próximos al suelo para escapar del gélido viento de la tundra. Los animales de la tundra, como ***(c)*** el caribú y ***(d)*** la zorra del Ártico, regulan el flujo de sangre en sus patas para mantenerlas apenas lo suficientemente calientes para evitar que se congelen, al mismo tiempo que conservan el preciado calor corporal para el cerebro y los órganos vitales.

50 a 100 kilómetros por hora y la precipitación alcanza un promedio anual de 250 mm o menos, lo que convierte a este bioma en un "desierto helado". Incluso en verano, las temperaturas llegan a bajar al punto de congelación y la temporada de crecimiento puede durar tan sólo unas pocas semanas antes de que se produzca una helada intensa. Unas condiciones algo menos frías, aunque similares, crean la tundra alpina en las cumbres de las montañas por encima de la altitud a la que los árboles crecen.

El frío clima de la tundra ártica da lugar a lo que se conoce como **permafrost**, una capa de suelo permanentemente congelada, por lo regular a no más de 50 centímetros por debajo de la superficie. En consecuencia, cuando llegan los deshielos estivales el agua líquida que se produce al fundirse la nieve y el hielo no penetra en el suelo y la tundra se convierte en un enorme pantano. Los árboles no sobreviven en la tundra; el *permafrost* limita el crecimiento de las raíces a la capa superficial del suelo, a no más de un metro por debajo de la superficie.

Con todo, la tundra sostiene formas de vida sorprendentemente abundantes y variadas. El suelo está tapizado de pequeñas flores perennes y sauces enanos de no más de unos pocos centímetros de altura y suele estar cubierto de un liquen grande conocido como "musgo de los renos", uno de los alimentos preferidos del caribú. El agua estancada ofrece un soberbio hábitat para los mosquitos. Éstos, y otros insectos, proporcionan alimento a numerosas aves, la mayor parte de las cuales recorren largas distancias para anidar y criar a sus pequeños durante el breve festín veraniego. La vegetación de la tundra brinda sustento a los lemmings, que sirven de alimento a lobos, búhos nivales, zorras del Ártico e incluso osos grises.

Impacto humano La tundra es uno de los biomas más frágiles debido a lo breve de su temporada de crecimiento. Un sauce de 10 centímetros de altura puede tener un tronco de siete centímetros de diámetro y una edad de 50 años. Las actividades humanas en la tundra dejan cicatrices que persisten durante siglos. Por fortuna para los habitantes de la tundra, la influencia de la civilización se localiza en torno a las instalaciones de perforación de pozos petroleros, las tuberías, las minas y las bases militares.

La precipitación pluvial y la temperatura determinan la vegetación que un bioma es capaz de sostener

En los biomas terrestres influyen en grado considerable tanto en la temperatura como en la precipitación pluvial, cuyos efectos interactúan. La temperatura tiene una fuerte influencia en la eficacia con que la lluvia aporta humedad al suelo para las plantas y agua estancada que los animales beben. Cuanto más calor hace, tanto más aprisa se evapora el agua, tanto del suelo como de las plantas. Como resultado de esta interacción de la temperatura con la precipitación pluvial (y, en menor medida, de la distribución de las lluvias a lo largo del año), la vegetación de regiones que reciben prácticamente la misma cantidad de lluvia puede ser sorprendentemente distinta, desde la propia del desierto hasta la que caracteriza la taiga. Ahora que ya conocemos los biomas, hagamos un recorrido desde el sur de Arizona hasta el centro de Alaska para visitar los ecosistemas que reciben, cada uno, 280 mm anuales de lluvia.

El desierto de Sonora cerca de Tucson, Arizona (véase la figura 17-14), tiene una temperatura media anual de 20°C y recibe alrededor de 280 mm de lluvia cada año. El paisaje está dominado por los saguaros gigantes y por arbustos de cre-

cimiento bajo resistentes a la sequía. Un recorrido de 1500 kilómetros hacia el norte nos lleva al este de Montana, donde la precipitación pluvial es similar, pero ahí atravesaremos praderas de pastos bajos (Fig. 17-17), principalmente porque la temperatura media es mucho más baja: alrededor de 7°C. Mucho más al norte, Alaska recibe aproximadamente la misma precipitación pluvial anual (280 mm), pero está cubierta de bosque de taiga (véase la figura 17-21). Como consecuencia de la baja temperatura media anual (alrededor de 24°C), aquí encontramos *permafrost* debajo de gran parte del suelo. Durante el deshielo de verano la taiga hace honor a su nombre en ruso, "bosque de pantanos", pese a que su precipitación pluvial es casi la misma que la del desierto de Sonora.

4 ¿Cómo se distribuye la vida en el agua?

Aunque en este capítulo hemos puesto énfasis hasta este punto en los biomas terrestres, el hecho es que los océanos y mares de agua salada son los ecosistemas más grandes de la Tierra, pues cubren alrededor de 71% de su superficie. Los ecosistemas de agua dulce, en cambio, abarcan menos de 1 por ciento.

Las singulares propiedades del agua confieren ciertas características comunes a los ecosistemas acuáticos. *En primer lugar*, debido a que el agua se calienta y se enfría con más lentitud que el aire, las temperaturas de los sistemas acuáticos son más moderadas que las de los ecosistemas terrestres. *En segundo lugar*, aunque el agua parece ser muy transparente, en realidad absorbe una cantidad considerable de la energía lumínica que sostiene la vida. Incluso en las aguas más transparentes, la intensidad de la luz disminuye rápidamente con la profundidad. A profundidades de 200 metros o más, la luz que llega es prácticamente insuficiente para llevar a cabo la fotosíntesis. Si el agua está aunque sea un poco turbia —por ejemplo, debido a la presencia de sedimentos o microorganismos en suspensión— la profundidad a la que la luz penetra se reduce considerablemente. *En tercer lugar*, los nutrimentos de los sistemas acuáticos tienden a concentrarse cerca de los sedimentos del fondo, donde los niveles de luz son demasiado bajos para impulsar la fotosíntesis. Esta separación entre la energía y los nutrimentos limita la vida acuática. De los cuatro requisitos para que haya vida, los ecosistemas acuáticos suministran agua en abundancia y temperaturas idóneas. Por consiguiente, los factores principales que determinan la cantidad y el tipo de vida en los ecosistemas acuáticos son los dos factores restantes: la energía y los nutrimentos.

Si bien comparten algunas características que les son comunes, los ecosistemas acuáticos son sumamente variados. Los ecosistemas de agua dulce comprenden los ríos, arroyos, estanques, lagos y pantanos; los ecosistemas marinos (de agua salada) incluyen los estuarios, las lagunas de marea, los arrecifes de coral, el mar abierto y las comunidades de las chimeneas hidrotermales. En las secciones siguientes examinaremos con más detenimiento algunos de estos importantes ecosistemas acuáticos.

Los lagos de agua dulce tienen regiones de vida definidas

Los lagos de agua dulce varían enormemente en términos de tamaño, profundidad y contenido de nutrimentos. Si bien cada lago es único, los lagos de tamaño de mediano a grande de climas templados tienen ciertas características en común, entre otras la de presentar zonas de vida definidas.

Las zonas de vida están determinadas por el acceso a la luz y los nutrimentos

La distribución de la vida en los lagos depende en buena parte del acceso a la luz, a los nutrimentos y, en ciertos casos, a un lugar donde fijarse (el fondo). Las zonas de vida de los lagos, por tanto, corresponden a lugares específicos dentro del lago. Se reconocen tres de estas zonas: (1) la *zona litoral*, (2) la *zona limnética* y (3) la *zona profunda* (Fig. 17-24).

Cerca de la ribera se localiza la **zona litoral**. En esta zona el agua es poco profunda, y las plantas encuentran luz en abundancia, anclaje y nutrimentos adecuados de los sedimentos del fondo. Como es de esperar, las comunidades de la zona litoral son las más variadas. Las espadañas y juncos abundan cerca de la ribera, y quizá proliferen lirios acuáticos y plantas vasculares y algas totalmente sumergidas en las partes más profundas de la zona litoral. Las plantas de la zona litoral atrapan los sedimentos arrastrados por los arroyos y por el agua que escurre del terreno circundante, con lo cual aumenta el contenido de nutrimentos de esta región. Entre las plantas fijas al fondo viven organismos microscópicos que reciben el nombre de **plancton**. Existen dos formas de plancton: el **fitoplancton** ("plantas a la deriva", en griego), compuesto de protistas fotosintéticos, bacterias y algas, y el **zooplancton** ("animales a la deriva", en griego), que incluye protozoarios y crustáceos diminutos. En esta zona del lago también se encuentra la máxima diversidad de animales. Entre los animales invertebrados del litoral hay crustáceos pequeños, larvas de insectos, caracoles, gusanos planos e hidras; los vertebrados del litoral incluyen ranas, peces pequeños, víboras y tortugas acuáticas.

A medida que la profundidad aumenta a mayor distancia de la ribera, las plantas ya no consiguen anclarse en el fondo sin dejar de colectar la luz que necesitan para la fotosíntesis. Esta zona de agua abierta se divide en dos regiones: la zona limnética alta y la zona profunda baja (véase la figura 17-24). En la **zona limnética** penetra suficiente luz para llevar a cabo la fotosíntesis. Aquí los productores son los organismos del fitoplancton, que incluyen cianobacterias (también conocidas como *algas azules*). Éstas sirven de alimento a los protozoarios y pequeños crustáceos, los que a su vez son consumidos por los peces. Por debajo de la zona limnética se encuentra la **zona profunda**, donde la luz es insuficiente para la fotosíntesis. Esta zona se nutre principalmente de los detritos que caen del litoral y de las zonas limnéticas, así como de los sedimentos que entran en ella. Sus habitantes principales son descomponedores y comedores de detritos, como bacterias, caracoles y larvas de insectos, además de los peces que nadan libremente entre las diversas zonas.

Los lagos de agua dulce se clasifican según su contenido de nutrimentos

No obstante que cada lago es único, es posible clasificar los lagos de agua dulce, sobre la base de su contenido de nutrimentos, como *oligotróficos* o *eutróficos*.

Los **lagos oligotróficos** ("mal alimentados", en griego) tienen muy pocos nutrimentos. Muchos de ellos deben su existencia a los glaciares que excavan depresiones en la roca desnuda y son alimentados por arroyos de montaña que

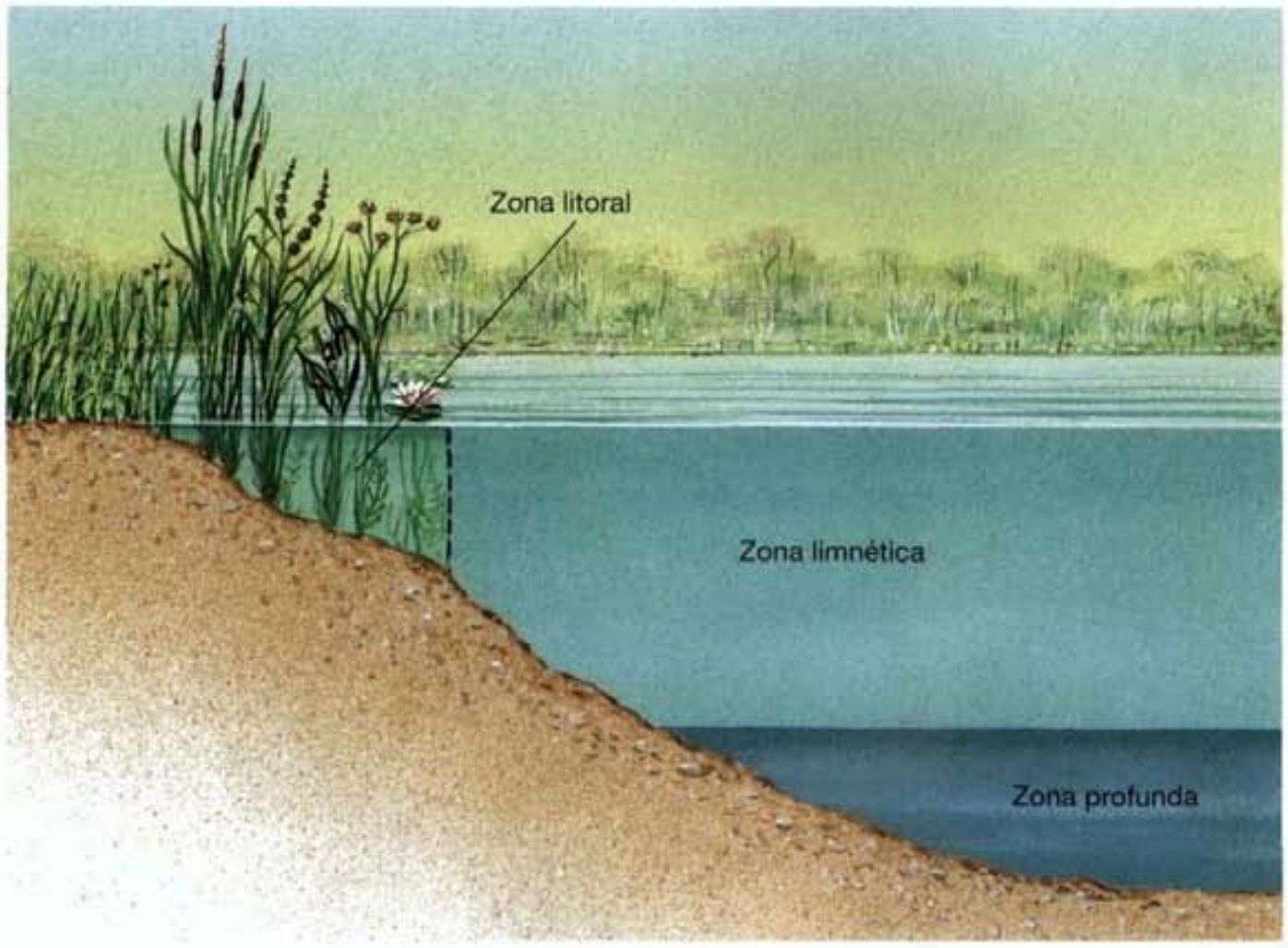


Figura 17-24 Zonas de vida lacustres
Un lago "típico" tiene tres zonas de vida: una zona litoral próxima a la costa con plantas de raíz, una zona limnética de aguas abiertas y una zona profunda oscura.

arrastran pocos sedimentos. Debido a la escasez de sedimentos o vida microscópica que enturbien el agua, los lagos oligotróficos son cristalinos y la luz penetra a gran profundidad, lo que hace posible la fotosíntesis (y, por extensión, la oxigenación, pues se produce oxígeno como producto colateral de la fotosíntesis) en aguas más profundas, y la zona limnética puede llegar hasta el fondo del lago. Los peces que gustan del oxígeno, como la trucha, prosperan en los lagos oligotróficos.

Los **lagos eutróficos** ("bien alimentados", en griego) reciben aportaciones mayores de sedimentos, materia orgánica y nutrimentos inorgánicos del entorno, lo que les permite brindar sustento a comunidades densas. Estos lagos son más opacos debido tanto a los sedimentos en suspensión como a las densas poblaciones de fitoplancton; por esta razón, la zona limnética iluminada es menos profunda. Se producen "floraciones" estacionales de algas en la zona limnética. Los cuerpos muertos de las algas caen a la zona profunda, donde los organismos descomponedores las utilizan como alimento. Las actividades metabólicas de estos descomponedores consumen oxígeno y agotan, por tanto, el contenido de este elemento en la zona profunda de los lagos eutróficos.

Los lagos son ecosistemas efímeros, aunque los lagos muy grandes llegan a existir durante millones de años. Al paso del tiempo, los lagos se llenan de sedimentos y experimentan una sucesión a terreno seco (véase el capítulo 15). A medida que los sedimentos ricos en nutrimentos se acumulan, los lagos oligotróficos tienden a transformarse en eutróficos por un proceso conocido como *eutroficación*.

Impacto humano Las actividades humanas aceleran considerablemente el proceso de eutroficación debido a los nutrimentos que se transportan a los lagos provenientes de fincas agrícolas, comederos, sistemas de alcantarillado e incluso céspedes suburbanos fertilizados. Los lagos enriquecidos en exceso se llenan de microorganismos cuyos cadáveres son objeto de ataque por parte de bacterias que agotan el oxígeno del agua. Las interacciones normales con la comunidad se trastornan al asfixiarse los organismos de niveles tróficos más altos. En Seattle, Washington, las centrales de aguas negras locales descargaban a principios de la década de 1960, 80 000 metros cúbicos diarios a los afluentes del lago Washington. Los nutrimentos de los desechos humanos y de los detergentes con alto contenido de fosfatos eutroficaron el lago, con los consecuentes malos olores, enturbiamiento del agua y mortandad de peces. La preocupación expresada por la ciudadanía indujo a la ciudad de Seattle a desviar del lago los afluentes de aguas negras a partir de 1963. Para 1975 el lago ya se había recuperado totalmente.

Los Grandes Lagos, cuyas riberas albergan fábricas de papel y otras industrias contaminantes, y en cuyas aguas se desplazan navíos de países distantes, han resentido grandes efectos de las actividades humanas. Especies exóticas como el mejillón cebra están alterando la estructura de sus comunidades. Las lampreas de mar parásitas importadas y la pesca excesiva devastaron las poblaciones de trucha en la década de 1940. Aunque ahora se ha regulado la pesca y las lampreas están bajo control, las truchas todavía no pueden reproducirse debido a la presencia de persistentes sustancias químicas que alteran los sistemas endocrinos y que se han acumulado en el agua y los sedimentos. No hace mucho, los funcionarios del gobierno quedaron intrigados al descubrir que la atribulada trucha tenía niveles altos de toxifeno, utilizado en grandes cantidades como sustituto del plaguicida DDT (véase el capítulo 16). La EPA de Estados Unidos prohibió el uso de toxifeno en 1982 cuando se descubrió que podía provocar defectos congénitos y cáncer. Algunos científicos sostienen la hipótesis de que la atmósfera todavía acarrea toxifeno y lo deposita en los Grandes Lagos; este toxifeno provendría de campos del sur del país donde se roció abundantemente sobre los cultivos de algodón hace más de 20 años.

La lluvia ácida, debida principalmente a la quema de combustibles fósiles, plantea una amenaza de carácter muy diferente, en particular para los lagos pequeños y los estanques de agua dulce. En el macizo de los Adirondacks del estado de

Nueva York, 500 lagos y estanques (casi 20% del total) han quedado sin vida a causa de la lluvia ácida, y el problema continúa en aumento. (La lluvia ácida se estudia en el capítulo 16.)

Los ecosistemas marinos cubren gran parte de la Tierra

En los océanos, la capa superior de agua hasta una profundidad de aproximadamente 200 metros, donde la luz tiene la intensidad suficiente para hacer posible la fotosíntesis, se conoce como **zona fótica**. Por debajo de la zona fótica se encuentra la **zona afótica**, donde la energía proviene únicamente del excremento y del cuerpo de los organismos que se hunden o que nadan a esas profundidades (Fig. 17-25).

Al igual que en los lagos, en los océanos la mayor parte de los nutrimentos se encuentra en el fondo o cerca de él, donde no hay suficiente luz para la fotosíntesis. Los nutrimentos disueltos en el agua de la zona fótica se incorporan constantemente al cuerpo de los organismos vivos. Cuando estos organismos mueren, algunos se hunden hasta la zona afótica, donde aportan nutrimentos a los organismos que habitan en ella. Si no entrasen más nutrimentos en la zona fótica, la vida en ella terminaría por desaparecer.

Afortunadamente existen dos fuentes de nutrimentos para la zona fótica: la tierra, de la que los ríos extraen nutrimentos constantemente y los arrastran a los océanos, y la **surgencia**, un flujo ascendente que arrastra agua fría, cargada de nutrimentos, de las profundidades del océano a la superficie. La surgencia ocurre a lo largo de los litorales occidentales, como en California, Perú y África Occidental, donde los vientos dominantes desplazan el agua de la superficie y provocan que sea sustituida por agua de las profundidades. También hay surgencia en torno a la Antártida. Como es de esperar, las concentraciones principales de vida en los océanos se encuentran donde se combina la abundancia de luz con una fuente de nutrimentos, lo cual ocurre sobre todo en las regiones donde hay surgencia y en aguas costeras poco profundas.

Las aguas costeras sostienen la vida marina más abundante

La mayor abundancia de vida en los océanos se encuentra en una estrecha franja que rodea las masas terrestres, donde el agua es poco profunda y llega de la tierra un flujo constante de nutrimentos. Las aguas costeras se componen de (1) la **zona intermareas**, esto es, el área que el agua cubre y deja al descubierto alternativamente al subir y bajar la marea, y (2) la **zona costera cercana**, el área relativamente poco profunda, pero siempre sumergida que incluye las bahías y los pantanos costeros como las marismas y los **estuarios**, que son ciénagas formadas donde los ríos se encuentran con el mar (Fig. 17-26). La zona costera cercana es la única parte del océano donde crecen plantas o algas marinas grandes ancladas al fondo. Asimismo, la abundancia de nutrimentos y luz solar en esta zona favorece el crecimiento de una auténtica sopa de fitoplancton fotosintetizante. Asociados con estas plantas y protistas hay animales de casi todos los *fila*: gusanos anélidos, anémonas de mar, medusas, erizos de mar, estrellas de mar, mejillones, caracoles, peces y nutrias de mar, entre muchos otros. En las aguas costeras vive permanentemente un gran

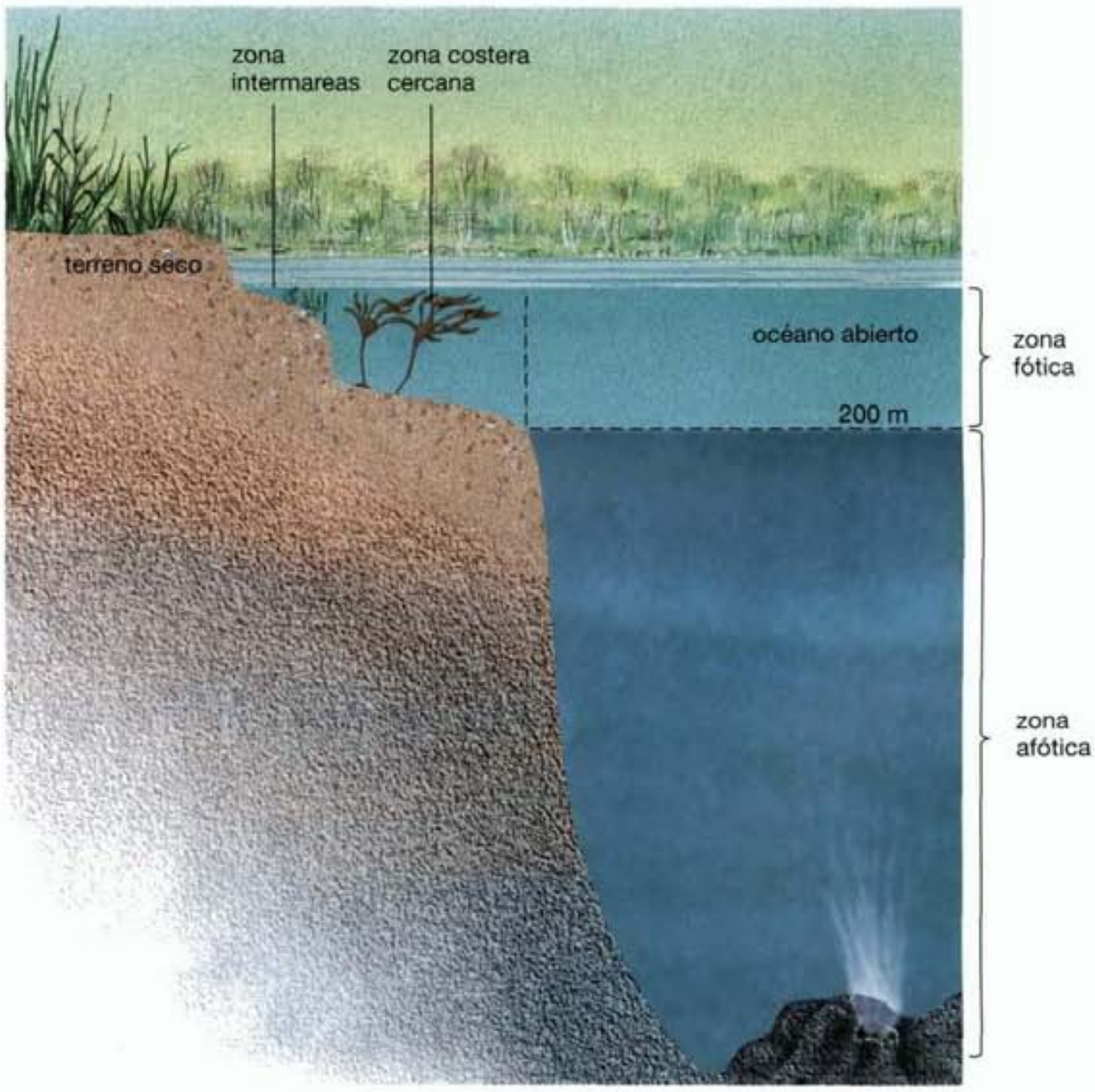


Figura 17-25 Zonas de vida oceánicas
La fotosíntesis sólo se lleva a cabo en la zona fótica alta, que incluye las zonas intermareas y costera cercana y las aguas superiores del océano abierto. La vida en la zona afótica depende del material rico en energía que cae de la zona fótica o (en el caso singular de las comunidades de las chimeneas hidrotermales) de la energía almacenada en el sulfuro de hidrógeno que se capta mediante la quimiosíntesis.

Figura 17-26 Ecosistemas cercanos a la costa
(a) Una marisma del este de Estados Unidos. Extensiones de agua poco profunda bordeadas de hierba de los pantanos (*Spartina*) proporcionan un excelente hábitat y lugares de cría a muchos organismos marinos y aves costeras. ***(b)*** Aunque las arenas movedizas representan un obstáculo para la vida, las hierbas las estabilizan y animales como este cangrejo *Emerita* (recuadro) excavan en la arenosa zona intermareas. ***(c)*** Costa intermareas rocosa de Oregón, donde los animales y las algas se aferran a la roca contra las olas batientes y resisten el resecamiento durante la bajamar. (Recuadro) Unas vistosas estrellas de mar se aferran a las rocas rodeadas de un alga, la fucus. ***(d)*** Quelpos (algas marinas) altísimos se balancean en las transparentes aguas a cierta distancia de la costa sur de California y constituyen la base de una variada comunidad de invertebrados, peces y (recuadro) una que otra nutria marina.

número y variedad de organismos, pero muchos que pasan la mayor parte de su vida en el mar abierto vienen a las aguas costeras a reproducirse. En particular, las bahías, marismas y estuarios son los lugares de cría de una extensa variedad de organismos como los cangrejos, los camarones y un amplio surtido de peces, entre ellos la mayoría de las especies de importancia comercial. A cierta distancia de la costa del sur de California, grandes bosques submarinos de quelpos proporcionan alimento y abrigo a una rica colección de peces e invertebrados, los que, a su vez, sirven de alimento a nutrias de mar y focas (Fig. 17-26d). La productividad de los pantanos de agua dulce y de agua salada es comparable a la de las selvas tropicales. Los arrecifes de coral, otra forma singular de ecosistema costero, se estudian más adelante.

Impacto humano Las regiones costeras son muy importantes no sólo para los organismos que viven o se reproducen en ellas, sino además para los seres humanos que las utilizan como fuente de alimento o de recreación, para extraer minerales y petróleo, o como lugares para vivir. Al igual que las selvas tropicales, hubo un tiempo en que las tierras pantanosas de todo tipo cubrían 6% de la superficie terrestre, pero casi la mitad de ellas han sido dragadas o rellenadas. En Estados Unidos quedan sólo alrededor de 40 millones de hectáreas de los 86 millones de hectáreas de tierras pantanosas que había originalmente. A medida que las poblaciones aumenten en las regiones costeras y los recursos como el petróleo sean cada día más escasos, el conflicto entre la conservación de los pantanos costeros como hábitat de flora y fauna y la utilización de estas zonas para construir viviendas, puertos y marinas y para extraer energía, será cada vez más intenso. Aunque los esfuerzos de conservación han retardado la pérdida de tierras pantanosas, Estados Unidos pierden todavía más de 40 000 hectáreas anuales. El agua que escurre de las fincas agrícolas también constituye una amenaza para los estuarios. En las granjas de cerdos suelen concentrarse los desechos animales en gran-

des estanques de retención. Cuando, debido a fugas o inundaciones, este material es arrastrado a los ríos y estuarios locales, puede ser letal para la comunidad de fitoplancton, invertebrados y peces de los estuarios. Por ser tanta la vida marina que depende de la buena salud de las aguas costeras, es indispensable proteger estas frágiles y vitales zonas.

Arrecifes de coral

En las cálidas aguas tropicales, cuando se da la combinación correcta de profundidad del fondo, acción de las olas y nutrimentos, ciertas algas y corales, tipos de cnidarios especializados, construyen arrecifes con sus propios esqueletos de carbonato de calcio. Los **arrecifes de coral** abundan sobre todo en las aguas tropicales de los océanos Pacífico e Índico, en el Caribe y en el golfo de México no más al norte del extremo sur de Florida, donde las temperaturas máximas del agua fluctúan entre 22 y 28°C.

Los corales constructores de arrecifes (*filo* Cnidaria; véase el capítulo 9) albergan ciertas algas unicelulares fotosintéticas, llamadas *dinoflagelados*, en el interior de sus tejidos, en una relación mutualista. Las algas representan hasta la mitad del peso del pólipo coralino y proporcionan a los corales sus brillantes y variados colores (Fig. 17-27). Estos corales prosperan en la zona fótica a profundidades de menos de 40 metros, donde la luz penetra en el agua transparente y suministra energía para la fotosíntesis. Las algas aprovechan los altos niveles de nitrógeno, fósforo y dióxido de carbono de los tejidos coralinos. A cambio, las algas aportan alimento al coral y ayudan a producir carbonato de calcio, que forma el esqueleto del coral. Los esqueletos de los corales se acumulan a lo largo de miles de años y ofrecen puntos de anclaje para diversas formas de algas, así como refugio y alimento a la más variada colección de invertebrados y peces de todo el océano (Fig. 17-27). En ciertos aspectos, podría considerarse a los arrecifes de coral como el equivalente oceánico de las selvas tropicales, pues en ellos habitan más de 93 000 especies conocidas y probablemente diez veces más especies todavía por identificar. La Gran Barrera de Arrecifes sostiene más de 200 especies tan sólo de coral y un solo arrecife quizá albergue 3000 especies identificadas de peces, invertebrados y algas.

Figura 17-27 Arrecifes de coral
(a) Los arrecifes de coral, que se componen de cuerpos de corales y algas, crean el hábitat de una comunidad extraordinariamente variada de animales de colores extravagantes. ***(b)*** Muchos peces, entre ellos este cirujano azul, se alimentan de coral (adviértanse los corales de color amarillo brillante en el fondo). Una inmensa variedad de invertebrados, como ***(c)*** esta esponja y ***(d)*** este pulpo de anillos azules, vive entre los corales de la Gran Barrera de Arrecifes de Australia. Este diminuto pulpo (de 15 centímetros totalmente extendido) es una de las criaturas más venenosas del planeta.

Impacto humano Los arrecifes de coral son sumamente sensibles a muchos tipos de alteraciones. Todo lo que disminuya la transparencia del agua perjudica a los socios fotosintetizadores del coral y dificulta el crecimiento de éste. Cuando la gente cultiva, tala o urbaniza terrenos costeros, la erosión acarrea limo al agua. Cuando las aguas negras y los escurrimientos agrícolas contaminan las aguas costeras, la eutroficación reduce la disponibilidad de luz solar y de oxígeno. El limo ha arruinado varios arrecifes cerca de Honolulú, Hawai. En las Filipinas, la tala de selvas vírgenes ha intensificado terriblemente la erosión; destruir las selvas tropicales es también destruir los arrecifes de coral de la localidad.

La pesca excesiva representa una amenaza para las comunidades de los arrecifes. En muchos países tropicales se recolectan de los arrecifes moluscos, tortugas, peces, crustáceos y los corales mismos con más rapidez que aquella con la que pueden reproducirse. Muchos de ellos se venden a coleccionistas de conchas y dueños de acuarios de los países desarrollados. Algunos recolectores utilizan dinamita o venenos para aturdir a los peces para atraparlos con facilidad, pero matan a la mayoría de ellos. La eliminación de peces e invertebrados depredadores de los arrecifes puede trastornar el equilibrio ecológico de la comunidad y permitir un crecimiento desproporcionado de las poblaciones de erizos o estrellas de mar, que se alimentan de los corales.

En todo el trópico los científicos y los ciudadanos preocupados han observado una tendencia inquietante: los arrecifes de coral y sus comunidades se están "enfermando". Infecciones, tumores y lesiones cuyas causas se desconocen están provocando una mortandad de corales y sus comunidades en todo el mundo. Los equipos de investigadores de la Universidad de Harvard y de la Universidad de New Hampshire que estudian estas tendencias sugieren que el deterioro de la salud de los arrecifes de coral se debe a complejas interacciones en las que participan tanto alteraciones de origen humano como el calentamiento global. La elevación de la temperatura del agua, combinada con los escurrimientos provenientes del medio terrestre, estimulan el crecimiento explosivo de poblaciones de algas microscópicas en las aguas cercanas a la costa. Las algas liberan toxinas que perjudican la salud de la comunidad del arrecife en su totalidad. La decoloración es otro síntoma de mala salud que se observa en los corales de todo el mundo. Cuando las aguas se calientan demasiado, los corales expulsan sus coloreadas algas simbióticas y quedan de un color mortalmente pálido. Sin sus algas asociadas, los corales terminarán por morir de inanición. El incesante calentamiento global representa una grave amenaza para los arrecifes de coral del planeta.

Los famosos arrecifes de coral de Florida están en dificultades. El agua caliente de una central termonuclear, los nutrimentos de las aguas negras y el limo acarreado por los ríos enturbian el agua y favorecen el crecimiento de algas nocivas. Más de un millón de buzos y nadadores visitan los arrecifes cada año y dañan el coral accidentalmente (o a veces de forma deliberada). Las anclas de los botes desgarran los arrecifes y los motores de los botes derraman aceite en las otrora prístinas aguas. Las infecciones son cada vez más comunes y las dos décadas más calurosas de la historia que se tiene registrada han provocado una extensa decoloración de coral. Sin embargo, también hay algunas buenas noticias: en 1960 se creó el primer parque marino del mundo a cierta distancia de la costa de Florida y se han establecido varios santuarios marinos más en Florida en años más recientes. La prohibición de la pesca en pequeñas reservas de arrecifes de coral en los cayos de Florida en 1997 ya ha permitido el crecimiento de las poblaciones de varias especies marinas importantes, como la langosta y el mero, entre otras.

Como en todos los demás ecosistemas, tanto la protección como el uso sostenible son fundamentales para la supervivencia de estos frágiles y variados tesoros submarinos. La recolección y el turismo cuidadosamente regulados producen beneficios económicos mucho mayores y más duraderos que las actividades que destruyen los arrecifes. La creación de reservas es crucial, pero éstas sólo serán eficaces si podemos impedir que las actividades humanas en tierra dañen la calidad del agua de la que las comunidades de los arrecifes dependen.

El océano abierto

Más allá de las regiones costeras se extienden inmensas regiones del océano donde el fondo está a una profundidad demasiado grande para que las plantas puedan fijarse a él sin dejar de recibir la luz suficiente para crecer. En el océano abierto (Fig. 17-28a), la mayor parte de la vida se limita a la zona fótica alta, donde las formas de vida son **pelágicas** —es decir, nadan o flotan libremente— durante toda su vida (Fig. 17-28b-d). La red alimentaria del océano abierto depende del fitoplancton, que se compone de protistas fotosintéticos microscópicos, principalmente diatomeas y dinoflagelados (Fig. 17-28e). Estos organismos son consumidos por el zooplancton, compuesto de pequeñísimos crustáceos que son parientes de los cangrejos y langostas (Fig. 17-28f). El zooplancton, a su vez, sirve de alimento a invertebrados más grandes, peces pequeños e incluso mamíferos marinos como la ballena jorobada (Fig. 17-28d).

Una dificultad que los habitantes del océano abierto enfrentan es la de mantenerse flotando en la región fótica, donde la luz y el alimento son abundantes. Muchos integrantes de la comunidad planctónica tienen complicados dispositivos para flotar, como gotitas de aceite en sus células o protuberancias largas para retardar su hundimiento (véase la figura 17-28e). Casi todos los peces cuentan con vejigas natatorias que llenan de gas para regular su flotabilidad. Ciertos animales, e incluso algunos miembros del fitoplancton, nadan activamente para permanecer en la zona fótica. Muchos crustáceos pequeños migran a la superficie de noche para alimentarse y luego se hunden a las profundidades oscuras durante el día, con lo cual evitan a los depredadores visuales, como los peces, por ejemplo. La cantidad de vida pelágica varía enormemente de un lugar a otro. La azul transparencia de las aguas tropicales se debe a la falta de nutrimentos, que limita la concentración de plancton en el agua. Las aguas ricas en nutrimentos que sostienen una comunidad grande de plancton son verdosas y relativamente opacas.

Por debajo de la zona fótica, la única energía disponible en casi todas las regiones proviene del excremento y de los cadáveres que descienden de los niveles superiores. Con todo, en la zona afótica existe una sorprendente cantidad y variedad de formas de vida que incluye peces de formas extrañas, gusanos, pepinos de mar, estrellas de mar y moluscos.

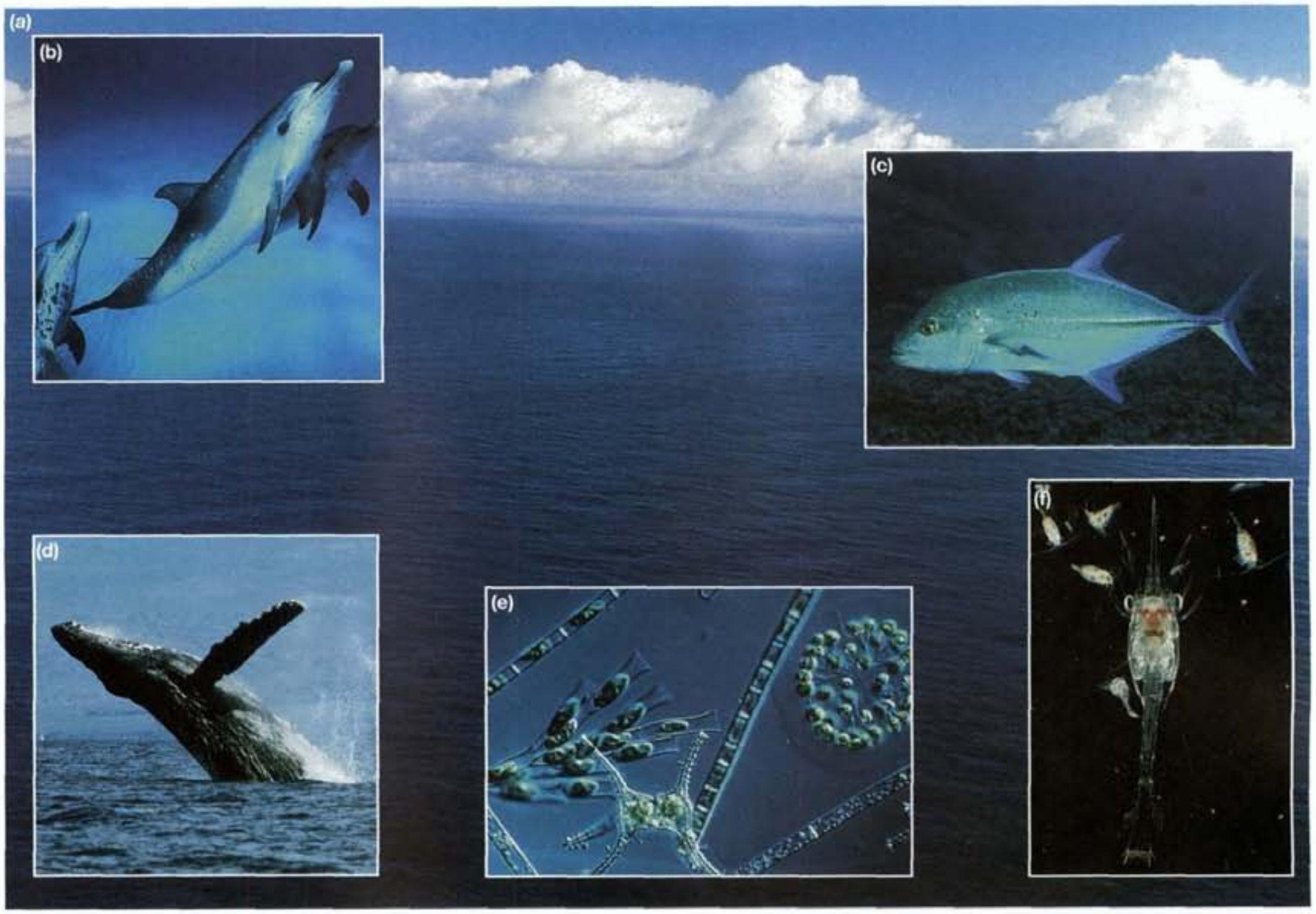


Figura 17-28 El océano abierto
(a) El océano abierto sostiene una vida abundante en la zona fótica, donde hay luz disponible. ***(b)*** Las marsopas nadan casi rozando la superficie, ***(c)*** peces como el jurel azul nadan y ***(d)*** las poco comunes ballenas jorobadas saltan fuera del agua. ***(e)*** El fitoplancton fotosintético es el productor del que depende a fin de cuentas la mayor parte del resto de la vida marina. El fitoplancton sirve de alimento al ***(f)*** zooplancton, representado aquí por este crustáceo microscópico, un copépodo. Las protuberancias espinosas de estas criaturas planctónicas les ayudan a no hundirse más abajo de la zona fótica.

Impacto humano Dos grandes amenazas para el océano abierto son la contaminación y la pesca excesiva. La contaminación del océano abierto adopta varias formas. Los navíos que surcan los mares, como los cruceros, arrojan diariamente por la borda millones de recipientes de plástico; además, el agua y el viento arrastran de tierra recipientes de plástico para botes de bebidas, vasos de poliuretano y material de empaque que se juntan en ciertas partes de la superficie del océano. Las desprevenidas tortugas de mar, gaviotas, marsopas, focas y ballenas confunden el plástico con alimento y muchos de estos animales mueren después de consumirlo. Hasta 1992, la ciudad de Nueva York depositaba su basura y sus lodos de alcantarillado en barcazas que eran remolcadas a alta mar, con lo cual se creó una zona fuertemente contaminada que cubría más de 100 kilómetros cuadrados de lecho marino. El océano abierto ha sido utilizado como basurero de desechos radiactivos. El petróleo contamina el océano abierto desde muchas fuentes, como los derrames de buques cisterna cargados de petróleo, el escurrimiento por eliminación incorrecta en tierra, las fugas de pozos petroleros marinos y la filtración natural. El río Mississippi deposita en el lecho del golfo de México sedimentos cargados de nutrimentos provenientes del escurrimiento de campos agrícolas, con lo cual crea una "zona muerta" en expansión donde el oxígeno se agota y se elimina la comunidad marina normal. La zona muerta abarca ya 18 000 kilómetros cuadrados durante los meses más calurosos del año.

La creciente demanda de pescado para alimentar a una población humana en aumento, aunada a las tecnologías pesqueras cada vez más eficientes que incluyen el uso de satélites, radar y sonar, ha provocado el agotamiento de muchas pesquerías. Casi todas las pesquerías del mundo, no obstante el uso de estas tecnologías, están capturando menos peces, lo cual indica que se están recolectando en números que no es posible sostener. Muchas pesquerías reciben importantes subsidios de sus respectivos gobiernos, una práctica que favorece la persistente recolección de una fuente menguante. La pesquería de bacalao del nordeste de Estados Unidos se ha venido abajo por pesca excesiva. Las poblaciones naturales de langosta, salmón, abadejo, límulo, pez espada y muchos otros tipos de mariscos también han disminuido espectacularmente debido a la pesca excesiva. Cuando dragan en busca de vieiras, los pescadores suelen

arrancar comunidades marinas enteras del lecho oceánico. Las técnicas de captura de atún con redes que protegen a los delfines han reducido enormemente las capturas accidentales de estos mamíferos, pero atrapan más tortugas de mar y tiburones.

En 1994 se estableció una reserva marina cerca de la costa de Massachusetts. Al cabo de cinco años, las poblaciones de vieira y peces ya estaban repuntando. Los investigadores de pesquerías han propuesto ya la protección de alrededor de tres docenas de regiones clave cerca de la costa de Nueva Inglaterra a fin de permitir la recuperación de las poblaciones de peces. Ha sido difícil, desde el punto de vista político, establecer zonas vedadas a la pesca debido a la fuerte oposición de la industria pesquera, pero esta estrategia es la más promisoria para salvar las poblaciones de peces en peligro y, en último término, las pesquerías de todo el mundo. El cultivo de peces, o *acuicultura*, también puede ayudar a satisfacer la demanda de ciertos tipos de mariscos, como el camarón, por ejemplo, pero las granjas de peces y camarones deben proyectarse y administrarse cuidadosamente para no perjudicar los ecosistemas locales.

Comunidades de las chimeneas hidrotermales

En 1977 se descubrió en las profundidades del océano una nueva e inusitada fuente de nutrimentos que constituye la base de una espectacular comunidad submarina. Los geólogos que exploraban la fisura de las Galápagos (una zona del lecho del Pacífico donde las placas que forman la corteza terrestre se están separando) encontraron unas chimeneas que arrojaban agua sobrecalentada y negra por su contenido de azufre y minerales. En torno a estas chimeneas había una rica comunidad de peces rosados, cangrejos blancos ciegos, enormes mejillones, almejas gigantes blancas, anémonas de mar y gusanos tubulares gigantes (Fig. 17-29). Se han encontrado 22 familias nunca antes descritas y 284 especies nuevas de organismos en estas novedosas **comunidades de chimeneas hidrotermales**. Los científicos ya han identificado estas comunidades en numerosas zonas de las profundidades marinas donde las placas tectónicas se están separando y surge material del interior de la Tierra para formar más corteza.

En este singular ecosistema, las bacterias sulfurosas son los productores primarios. Estas bacterias obtienen energía de una fuente insólita que es mortífera para casi todas las demás formas de vida: el sulfuro de hidrógeno que surge de las grietas de la corteza terrestre. Este proceso, llamado *quimiosíntesis*, ocupa el lugar de la fotosíntesis en estas comunidades de chimeneas, que prosperan a casi dos kilómetros por debajo de la superficie del océano. Estas bacterias y sus parientes cercanos, las arqueobacterias, proliferan en el agua caliente que rodea las chimeneas y cubren las rocas cercanas de espesas colonias que parecen tapetes. Estas colonias constituyen el alimento que nutre a los animales de la comunidad de chimenea hidrotermal. Muchos animales de las chimeneas consumen los microorganismos directamente; otros, como el gusano tubular gigante (que carece de tracto digestivo), alojan las bacterias en órganos especiales de su cuerpo. En esta asociación mutualista, las bacterias suministran compuestos de carbono de alta energía y el gusano tubular aporta sulfuro de hidrógeno. El gusano, que llega a alcanzar una longitud de casi tres metros, debe su color rojo a una forma especial de hemoglobina que transporta sulfuro de hidrógeno, en vez de oxígeno, a las bacterias simbióticas.

Las bacterias y las arqueobacterias que habitan en las comunidades de las chimeneas tienen el récord de supervivencia a temperaturas elevadas. Una especie deja de reproducirse cuando el agua tiene una temperatura de 90°C porque le resulta demasiado fría; otra sobrevive en agua a temperaturas de hasta 106°C (a esta profundidad el agua alcanza temperaturas muy por encima de la ebullición debido a la enorme presión). Los científicos investigan cómo se las arreglan las enzimas y demás proteínas de estos microbios amantes del calor para continuar funcionando a temperaturas que destruirían las proteínas de nuestro cuerpo.

El mundo guarda todavía maravillas y misterios para quienes estén dispuestos a buscarlos. Apenas hemos comenzado a explorar la versatilidad y diversidad de la vida en la Tierra.

Figura 17-29 Comunidades de las chimeneas hidrotermales
Situadas en las profundidades del océano, las comunidades de los respiraderos incluyen gusanos tubulares gigantes de casi 4 metros de largo. Algunas partes de estos gusanos son de color rojo debido a la hemoglobina captadora de oxígeno. Estos gusanos carecen de tracto digestivo, pero albergan bacterias sulfurosas, las cuales suministran energía a los gusanos oxidando sulfuro de hidrógeno.

Conservación de la Tierra
Seres humanos y ecosistemas

La población humana en expansión ha dejado relativamente pocos ecosistemas intactos. El impacto humano en los ecosistemas naturales es tan variado y amplio que excede con mucho el alcance de este libro. Con todo, podemos identificar algunas características generales de los ecosistemas dominados por los seres humanos y contrastarlas con las características de los ecosistemas intactos. A continuación se enumeran seis diferencias características entre estos dos tipos de ecosistemas y se exponen algunas ideas para reducirlas al mínimo.

Primera: los ecosistemas dominados por los seres humanos tienden a ser más simples —es decir, a tener menos especies y menos interacciones con la comunidad— que los ecosistemas intactos. Pese a que una calle urbana bulle de vida y de aparente complejidad, esta impresión desaparecerá si contamos el número de especies que encontramos en una manzana representativa y lo comparamos con el número que encontramos al recorrer en el bosque una distancia similar. Cuando los seres humanos entran en un ecosistema, los animales de los niveles tróficos más altos son los primeros en desaparecer. Los carnívoros son siempre relativamente escasos y sus necesidades especializadas son las que se trastornan con más facilidad. Muchos de los carnívoros grandes, como el lobo y el puma, necesitan territorios de caza grandes e intactos. Los seres humanos solemos destruir selectivamente a los grandes depredadores, pues los consideramos como una amenaza para nosotros mismos o para nuestro ganado. El resultado de esto es que, incluso en zonas relativamente intactas, se han eliminado muchos carnívoros grandes. Los osos grises y los lobos ya no vagan por la parte sur de las montañas Rocosas. En la pradera occidental de pastos cortos, las poblaciones de perros de la pradera decaen al mismo tiempo que surgen pueblos y ranchos humanos (Fig. E17-2). El hurón de patas negras, un depredador de los perros de la pradera, enfrenta su posible extinción. Los campos agrícolas han sido deliberadamente simplificados en comparación con el bioma de pradera original a fin de eliminar la competencia y los comportamientos depredatorios y alcanzar así la máxima productividad de una sola especie agrícola. En ninguna parte es tan grande el contraste entre los ecosistemas humanos y los naturales como en las selvas tropicales, cuya diversidad sin paralelo desaparece para ceder el lugar a intentos fallidos de cultivar la tierra.

Probablemente no existen medios prácticos para devolver a los ecosistemas humanos la enorme diversidad de las regiones intactas, ni es siempre deseable hacerlo desde un punto de vista humano. La agricultura, por ejemplo, exige un ecosistema simplificado (pero no todos los biomas son idóneos para ella). Las ciudades concentran las actividades y la cultura humanas y pueden atenuar la influencia humana en el campo circundante. Sin embargo, al reconocer las ventajas de los ecosistemas simplificados debemos estar conscientes de la necesidad de conservar intactas tantas comunidades naturales como sea posible. El bosque incólume atrapa y purifica el agua y reduce la contaminación del aire. Los pantanos y estuarios contienen gran cantidad de comedores de detritos y descomponedores que purifican el agua. Las tierras pantanosas costeras son el lugar de cría de millones de aves y sitios de desove de la mayoría de las especies de los peces y crustáceos de importancia comercial. En los ecosistemas intactos y variados encontramos gozo estético, además de un almacén de especies cuyo valor comercial o medicinal aún no ha sido reconocido. Por ejemplo, casi la mitad de las medicinas que usamos hoy en día fueron descubiertas originalmente en plantas y hemos examinado tan sólo una pequeña fracción de las plantas existentes en busca de usos medicinales.

Figura E17-2 Destrucción de hábitats
La pérdida de hábitats debida a las actividades humanas es una de las principales amenazas para la mayor parte de la flora y la fauna de nuestro planeta.

Segunda: en tanto que los ecosistemas naturales funcionan con base en la luz solar, los ecosistemas humanos han llegado a depender de la energía no renovable de los combustibles fósiles. Desde el habitante de los suburbios que vierte gasolina en la podadora de césped hasta el agricultor que conduce un tractor, el manejo de un ecosistema simplificado es una propuesta que consume mucha energía. Es necesario gastar energía para oponerse a la tendencia del sistema natural a restaurar la complejidad. La producción de fertilizantes también requiere grandes cantidades de energía, y es necesario fertilizar abundantemente los campos porque se han alterado los ciclos de los nutrimentos.

A fin de contrarrestar esta tendencia, algunos agricultores están regresando a lo que se conoce como agricultura orgánica. Se utilizan desechos vegetales y animales y los ciclos naturales de los nutrimentos para mantener la fertilidad del suelo. Alternar cultivos de leguminosas, como soya y alfalfa, por ejemplo, con otros cultivos contribuye a mantener el nitrógeno en el suelo. La práctica de cubrir con abono (estiércol y paja u hojas) ayuda a conservar la fertilidad, a reducir la pérdida de agua y a combatir las malezas. El uso de insectos depredadores naturales y la limitación de la aspersión de plaguicidas en momentos críticos del ciclo de vida de las plagas permite reducir considerablemente la necesidad de usar venenos. Las granjas orgánicas pueden ser tan productivas como las fincas agrícolas más convencionales, con un consumo de energía de combustibles fósiles de 15 a 30% menor por unidad de alimento producida.

En nuestros hogares y edificios comerciales, un mejor aislamiento y un mayor uso del calor solar permite ahorrar buena cantidad de energía. Utilizando en mayor proporción las fuentes de energía renovables, como el viento y, especialmente, la luz solar, podemos conservar los combustibles fósiles, reducir notablemente la contaminación y acercar los ecosistemas humanos un poco más a los naturales.

Tercera: los ecosistemas naturales reciclan los nutrimentos, en tanto que los ecosistemas humanos tienden a perder nutrimentos. Si damos un paseo por algunos barrios suburbanos

en el día en que se recoge la basura, veremos pasto recortado y hojas empacados en bolsas de plástico para ser recolectados. A fin de compensar esta pérdida de nutrimentos naturales, muchos habitantes de los suburbios fertilizan abundantemente sus céspedes y jardines. Se observa una tendencia análoga en la agricultura moderna. El viento y el agua erosionan el suelo expuesto, con la consecuente extracción de nutrimentos indispensables y la necesidad de agregar mucho fertilizante para reponerlos. El agua que escurre de los campos y que arrastra el suelo fértil y los fertilizantes artificiales, puede contaminar los ríos, arroyos y lagos cercanos. Los plaguicidas matan a los comedores de detritos y descomponedores, con lo cual trastornan aún más los ciclos naturales de los nutrimentos. Así pues, en tanto que el suelo fértil se acumula en muchos ecosistemas naturales, tiende a perderse en los ecosistemas dominados por los seres humanos. Cada año se erosionan unos 3000 millones de toneladas de suelo fértil de las fincas agrícolas estadounidenses. Tan sólo el río Mississippi se lleva 40 toneladas cada hora.

También la agricultura orgánica ayuda a revertir esta tendencia. Podemos aplicar los mismos principios a nuestros prados y jardines, convirtiendo los desechos orgánicos en abono en nuestros propios jardines o en instalaciones de la comunidad destinadas a ese fin. Los agricultores pueden contrarrestar la erosión aplicando la siembra de contorno, en la que los cultivos en surcos están orientados de modo que retarden el flujo del agua en vez de canalizarla pendiente abajo. También conviene alternar los cultivos en surcos con franjas de cultivos densos que retienen el suelo, como el trigo, por ejemplo. Plantar hileras de árboles como rompevientos ayuda a impedir la pérdida de suelo a causa del viento, además de crear un ecosistema más variado y un lugar donde pueden anidar las aves que se alimentan de insectos. No es necesario arar los campos en el otoño y dejarlos sin sembrar y expuestos a la erosión durante el invierno; de hecho, un número cada vez mayor de agricultores están sembrando cultivos en el rastrojo de la temporada anterior, con lo cual reducen la erosión.

Cuarta: los ecosistemas naturales tienden a guardar agua y a purificarla mediante procesos biológicos, en tanto que los ecosistemas humanos tienden a contaminar el agua y a desecharla rápidamente. Una tormenta cae sobre un bosque, una ciudad cercana y una finca agrícola. El rico suelo del bosque absorbe el agua, que gradualmente se cuela hacia abajo, donde es filtrada por el suelo y purificada por los descomponedores que degradan los contaminantes orgánicos. En la ciudad cercana el agua escurre de las aceras, los techos de las casas y las calles, recogiendo a su paso hollín, limo, aceite, metales pesados y basura. Esta agua corre por los canalones hasta el alcantarillado pluvial y una sopa débilmente tóxica se vierte en el arroyo o río más próximo. El agua que escurre de las fincas agrícolas arrastra valiosísimo suelo fértil, costosos fertilizantes y estiércol animal hacia los ríos y lagos, donde estos recursos potenciales se convierten en contaminantes.

Prevenir la erosión consigue al mismo tiempo conservar el agua y reducir la contaminación de ésta debido a los escurrimientos de los campos de cultivo. El estiércol de los predios de engorda de ganado, que es una fuente importante de contaminación tanto de aguas subterráneas como superficiales, podría depositarse en los campos, donde repondría los nutrimentos necesarios.

Aunque el agua seguirá escurriendo de nuestras ciudades, es posible disminuir la cantidad de contaminantes que arrastra reduciendo al mínimo nuestra dependencia de los combustibles fósiles. Debemos eliminar la gasolina con plomo en todo el mundo; la gasolina de Estados Unidos y de otros países ya no contiene plomo, pero todavía se consigue gasolina con plomo en buena parte del mundo. Debemos asimismo hacer más estrictas las normas de emisiones de los motores que consumen diesel y gasolina y de las chimeneas. Los sistemas de transporte público eficientes reducen la contaminación y también la frustración masiva que provoca el tránsito congestionado. El aislamiento permite reducir el consumo de energía en nuestros hogares y oficinas, al igual que un mayor uso del calor del Sol.

Quinta: los ecosistemas humanos simples, como las fincas agrícolas, tienden a ser inestables, en tanto que los ecosistemas naturales tienen numerosas especies y se mantienen estables al paso del tiempo. Los insectos herbívoros son regulados por depredadores naturales como otros insectos, aves y musarañas. Las poblaciones de insectos también son limitadas porque sus plantas favoritas están dispersas entre muchas otras plantas en vez de crecer en un grupo compuesto de plantas de la misma especie, como en un campo de cultivo. En las fincas agrícolas, tanto los insectos que constituyen una plaga como sus depredadores naturales están expuestos a los plaguicidas. Por desgracia, llega a ocurrir que los insectos dañinos adquieren resistencia al veneno, pero éste mata a sus depredadores. En estas condiciones simplificadas las condiciones meteorológicas desfavorables o la introducción de una especie exótica pueden ser desastrosas.

Los agricultores pueden contrarrestar esta tendencia sembrando campos más pequeños con mayor variedad de cultivos. La alternancia de cultivos contribuye a conservar la fertilidad del suelo y también ayuda a prevenir la proliferación de enfermedades y plagas de insectos especializadas en una especie agrícola en particular. Las poblaciones de gorgojos barrenadores del maíz, por ejemplo, se extinguen durante los años en que se siembra alfalfa en los campos. El uso de controles biológicos, por ejemplo, insectos depredadores y enfermedades de insectos naturales reduce la dependencia respecto a los plaguicidas.

Por último, los ecosistemas humanos se caracterizan por tener poblaciones en crecimiento continuo, en tanto que las poblaciones no humanas de los ecosistemas naturales son relativamente estables. A medida que nuestra población se expande, la diseminación de los ecosistemas dominados por los seres humanos representa una amenaza creciente para la diversidad de las especies y para el delicado equilibrio que la evolución ha creado a lo largo de los 3000 millones de años de existencia de la vida sobre la Tierra.

En síntesis, los ecosistemas naturales tienden a ser complejos u estables y a mantenerse por sí mismos, alimentados por la energía solar y por nutrimentos que se aprovechan repetidamente. Estos ecosistemas ofrecen hábitats variados a la flora y la fauna, destruyen los contaminantes mediante la acción de los descomponedores y forman suelos ricos en nutrimentos. Los ecosistemas humanos modernos son relativamente simples y requieren para su sostenimiento grandes aportaciones de energía obtenida de combustibles fósiles. Estos ecosistemas tienden a reducir al mínimo los hábitats de flora y fauna, a contaminar el suelo y el agua y a perder nutrimentos y suelo fértil. Estos problemas se complican debido al continuo crecimiento demográfico, que provoca la expansión de los ecosistemas dominados por los seres humanos a expensas de los ecosistemas incólumes.

Como ya hemos señalado, los ecosistemas humanos no tienen que ser forzosamente perjudiciales y ajenos al funcionamiento de los ecosistemas naturales como hemos permitido que lleguen a ser. Mediante el entendimiento, la educación, el compromiso, el uso correcto de la tecnología y la estabilización de nuestra población, podemos revertir muchas de estas destructivas tendencias.

OTRO VISTAZO AL ESTUDIO DE CASO

Alas de esperanza

La selva de Arabuko-Sokoke continúa amenazada por los ocupantes ilegales que desean desmontar los terrenos y establecer viviendas dentro de sus confines. Sin embargo, donde los agricultores recolectan sus mariposas, la selva padece mucho menos cacería furtiva, porque ahora aquéllos denuncian a los cazadores furtivos en vez de sumarse a ellos. Luego de varios años de vigilancia, el director del proyecto no ve indicios de que las poblaciones de mariposas se estén reduciendo. Con el estómago lleno y dinero para adquirir algunos lujos de menor cuantía, ahora la gente cuenta con los medios para apoyar la filosofía de uno de los ancianos de la aldea, quien afirma que "la selva está aquí, nosotros la encontramos aquí, y aquí debemos dejarla para la generación de nuestros hijos".

Casi todos los promotores de la conservación coinciden en que "poner cercas e imponer multas" no es el medio más idóneo para preservar los hábitats; los residentes de la localidad deben respaldar y participar activamente en su conservación. Elabore o investigue otros proyectos que se ajusten al modelo de uso sostenible de las selvas tropicales o de otros ecosistemas en peligro, como los arrecifes de coral.

Resumen de conceptos clave

1 ¿Qué factores influyen en el clima de la Tierra?

La disponibilidad de luz solar, agua y temperaturas idóneas determina el clima de una región determinada. La luz solar mantiene la temperatura de la Tierra. Cantidades iguales de energía solar se distribuyen sobre una superficie más reducida en el ecuador que más al Norte o al Sur; por esta razón el ecuador es relativamente caluroso, en tanto que las latitudes mayores tienen temperaturas más bajas en conjunto. La inclinación de la Tierra sobre su eje de rotación produce grandes variaciones estacionales en las latitudes septentrionales y meridionales.

La elevación del aire caliente y el descenso del aire frío con arreglo a regímenes regulares de Norte a Sur generan zonas de poca y mucha humedad. La topografía de los continentes y las corrientes oceánicas modifican estos regímenes.

2 ¿Qué condiciones son necesarias para la vida?

Para que haya vida en la Tierra se necesitan nutrimentos, energía, agua líquida y una temperatura razonable. Las diferencias en cuanto a la forma y abundancia de los seres vivos en diversas partes del planeta son atribuibles en buena parte a diferencias en la influencia recíproca de estos cuatro factores.

3 ¿Cómo se distribuye la vida en la Tierra?

En tierra, los factores limitantes fundamentales son la temperatura y el agua líquida. Las regiones grandes de los continentes cuyo clima es semejante tienen una vegetación similar, determinada por la interacción de la temperatura y la precipitación pluvial o la disponibilidad de agua. Estas regiones reciben el nombre de biomas.

Los biomas de selva tropical, situados cerca del ecuador, son calurosos y húmedos y en ellos predominan enormes árboles de hoja ancha perenne. La mayor parte de los nutrimentos están inmovilizados en la vegetación y casi toda la vida animal es arbórea. Las selvas tropicales, donde habitan al menos 50% de todas las especies, están siendo taladas rápidamente con fines agrícolas, pese a que el suelo es sumamente pobre.

La sabana africana es un extenso pastizal con pronunciadas estaciones secas y lluviosas. Es el hogar de las manadas de grandes mamíferos más variadas y extensas del planeta.

En su mayoría, los desiertos están situados entre los 20 y los 30° de latitud Norte y Sur, y en las sombras orográficas de las cordilleras. En los desiertos las plantas están muy separadas unas de otras y tienen adaptaciones que les permiten conservar el agua. Los animales tienden a ser pequeños y nocturnos, también adaptados a la sequía.

El chaparral existe en condiciones semejantes a las de los desiertos, aunque moderadas por su proximidad a un litoral, lo que permite que árboles pequeños y arbustos prosperen. Los pastizales, concentrados en el centro de los continentes, tienen una cubierta continua de pasto y, en buena parte, han sido convertidos en terrenos agrícolas.

Los bosques caducifolios de clima templado, cuyos árboles de hoja ancha pierden sus hojas en invierno para conservar la humedad, predominan en la mitad oriental de Estados Unidos y también están presentes en Europa occidental y Asia oriental. En estos bosques hay más precipitación pluvial que en los pastizales. En la costa norte del Pacífico de Estados Unidos hay bosques de clima templado lluvioso, en los que predominan los árboles de hoja perenne. La taiga, o bosque septentrional de coníferas, cubre gran parte del norte de Estados Unidos, Canadá y Eurasia septentrional. En ella predominan las coníferas, cuyas pequeñas agujas cerosas están adaptadas para conservar el agua y llevar a cabo la fotosíntesis durante todo el año.

La tundra es un desierto helado en el que el *permafrost* impide el crecimiento de árboles y donde los arbustos alcanzan poca altura. No obstante, en este frágil bioma, que se encuentra en las cumbres de las montañas y en el Ártico, proliferan gran variedad de animales y plantas perennes.

4 ¿Cómo se distribuye la vida en el agua?

La energía y los nutrimentos son los principales factores limitantes de la distribución y abundancia de seres vivos en los ecosistemas acuáticos. Se encuentran nutrimentos en los sedimentos del fondo, los cuales han sido arrastrados de los terrenos circundantes y concentrados cerca de la ribera y en aguas profundas.

Los lagos de agua dulce tienen tres zonas de vida. La zona litoral, cercana a la ribera, es rica en energía y nutrimentos y sostiene una comunidad muy variada. La zona limnética es la región iluminada de las aguas abiertas donde se puede llevar a cabo la fotosíntesis. La zona profunda son las aguas situadas a mayor profundidad, donde la luz es insuficiente para la fotosíntesis y la comunidad está dominada por organismos heterótrofos. Los lagos oligotróficos son transparentes y pobres en nutrimentos y las comunidades que sostienen son escasas. Los lagos eutróficos son ricos en nutrimentos y proporcionan sustento a densas comunidades. Durante la sucesión a terreno seco, los lagos tienden a pasar de una condición oligotrófica a una eutrófica.

La mayor parte de la vida de los océanos habita en aguas poco profundas y se concentra cerca de los continentes y en las zonas de surgencia, donde los nutrimentos son más abundantes. Las aguas costeras, que comprenden la zona intermareas y la zona costera cercana, contienen la mayor abundancia de vi-

da. Los productores son plantas acuáticas fijas en el fondo y protistas fotosintetizadores que reciben el nombre colectivo de fitoplancton. Los arrecifes de coral existen sólo en los mares cálidos y poco profundos. Los arrecifes de carbonato de calcio constituyen un hábitat complejo que sostiene el ecosistema submarino más variado, el cual peligra debido al limo, la pesca excesiva y el calentamiento global.

En el océano abierto, se encuentra la mayor cantidad de vida en la zona fótica, donde la luz sostiene el fitoplancton. En la zona afótica, más abajo, los seres vivos se sostienen de los nutrimentos que caen de la zona fótica. Muchas pesquerías oceánicas han sido explotadas excesivamente. Unas comunidades de chimeneas especializadas, sostenidas por bacterias quimiosintéticas, prosperan a gran profundidad en las aguas sobrecalentadas que brotan donde las placas de la corteza terrestre se están separando.

Términos clave

arrecife de coral *p. 384*
biodiversidad *p. 368*
bioma *p. 367*
bosque caducifolio de clima templado *p. 374*
bosque de clima templado lluvioso *p. 376*
bosque septentrional de coníferas *p. 377*
bosque tropical caducifolio *p. 371*
capa de ozono *p. 362*
clima *p. 361*
comunidad de chimenea hidrotermal *p. 387*
chaparral *p. 373*
desertificación *p. 373*
desierto *p. 372*
estado del tiempo *p. 361*
estuario *p. 382*
fitoplancton *p. 380*
giro *p. 364*
lago eutrófico *p. 381*
lago oligotrófico *p. 380*
pastizal *p. 374*
pelágico *p. 385*
permafrost *p. 379*
plancton *p. 380*
pradera *p. 374*
sabana *p. 371*
selva tropical *p. 368*
sombra orográfica *p. 366*
surgencia *p. 382*
taiga *p. 377*
tundra *p. 378*
zona afótica *p. 382*
zona costera cercana *p. 382*
zona fótica *p. 382*
zona intermareas *p. 382*
zona limnética *p. 380*
zona litoral *p. 380*
zona profunda *p. 380*
zooplancton *p. 380*

Revisión de conceptos

Preguntas de opción múltiple

1. *La mayoría de las especies encajan en unos pocos tipos morfológicos. ¿Cuál de estos tipos estaría más restringido por la temperatura y la precipitación pluvial?*
   a. árboles
   b. arbustos
   c. pastos
   d. hierbas perennes
   e. malezas anuales
2. *¿En qué bioma está presente en el suelo la fracción más pequeña de carbono y nutrimentos?*
   a. selva tropical
   b. sabana
   c. tundra
   d. pastizal
   e. bosque de coníferas
3. *¿Cómo crean desiertos las cordilleras?*
   a. elevando el terreno hacia el aire más frío y seco
   b. obstruyendo totalmente el flujo de aire hacia las zonas desérticas, con lo cual impiden que las nubes lleguen ahí
   c. forzando al aire a elevarse primero y después caer, lo que origina lluvia en una ladera de las montañas y desierto en la otra
   d. creando los regímenes globales de viento debido a los cuales ciertas latitudes son muy secas
   e. formando pendientes muy pronunciadas que están sujetas a erosión
4. *¿Cuál es la razón principal de que las plantas de lugares distantes, pero climáticamente similares, tengan por lo común la misma apariencia?*
   a. antepasados comunes
   b. adaptación a las mismas condiciones físicas
   c. adaptación a herbívoros similares
   d. deriva continental
   e. efectos de cambios climáticos pasados
5. *¿Cuál de estos biomas ha crecido en términos de área debido a las actividades humanas?*
   a. sabana
   b. bosque de clima templado lluvioso
   c. pastizal
   d. bosque de coníferas
   e. desierto
6. *¿Cuál es el bioma que cuenta con el suelo más rico y ha sido transformado en gran medida en terrenos agrícolas?*
   a. tundra
   b. bosque de coníferas
   c. pastizal
   d. selva tropical
   e. bosque caducifolio

? Preguntas de repaso

1. Explique cómo contribuyen las corrientes de aire a la formación del trópico y de los grandes desiertos.
2. ¿Qué nombre reciben las grandes corrientes oceánicas de forma aproximadamente circular? ¿Qué efecto tienen en el clima y dónde es más intenso ese efecto?
3. ¿Cuáles son los cuatro requisitos principales para la existencia de vida? ¿Cuáles son los dos que con mayor frecuencia son limitantes en los ecosistemas terrestres? ¿Y en los ecosistemas oceánicos?
4. Explique por qué al ascender por una montaña se observan biomas similares a los que encontraríamos al recorrer una gran distancia hacia el Norte.
5. ¿Dónde se concentran los nutrimentos del bioma de selva tropical? ¿Por qué la vida de la selva tropical se concentra a gran altura sobre el suelo?

6. Explique dos efectos indeseables de la agricultura en el bioma de selva tropical?
7. Cite algunas de las adaptaciones de (a) las plantas del desierto y (b) los animales del desierto al calor y la sequía.
8. ¿Qué actividades humanas perjudican a los desiertos?
9. ¿Cómo se han adaptado los árboles de la taiga a la falta de agua y a la brevedad de la temporada de crecimiento?
10. ¿En qué difieren los biomas de árboles caducifolios y de coníferas?
11. ¿Qué factor ambiental individual es el que mejor explica por qué hay pradera de pastos cortos en Colorado, pradera de pastos altos en Illinois y bosque caducifolio en Ohio?
12. ¿Dónde se encuentran las poblaciones más numerosas del mundo de grandes herbívoros y carnívoros?
13. ¿Dónde es más abundante la vida en los océanos y por qué?
14. ¿Por qué es tan grande la diversidad de la vida en los arrecifes de coral? ¿Qué influencias humanas constituyen una amenaza para ellos?
15. Explique la diferencia entre las zonas limnética, litoral y profunda de los lagos en términos de su ubicación y de las comunidades que sostienen.
16. Explique la diferencia entre los lagos oligotróficos y los eutróficos. Describa (1) una situación hipotética natural y (b) una situación hipotética creada por el hombre, en las que un lago oligotrófico podría transformarse en un lago eutrófico.
17. ¿Cuál es la importancia de la inversión de aguas profundas y superficiales que se produce en primavera y verano en los lagos templados?
18. Explique la diferencia entre las zonas fótica y afótica. ¿Cómo obtienen nutrimentos los organismos de la zona fótica? ¿Cómo se obtienen nutrimentos en la zona afótica?
19. ¿Cuál es el productor primario insólito que constituye la base de las comunidades de las chimeneas hidrotermales?
20. Sobre la base de la ubicación de la región donde ocurre el peor agotamiento del ozono atmosférico, ¿qué biomas serían probablemente los más afectados por la mayor penetración de luz ultravioleta?

Aplicación de conceptos

1. Cite al menos seis diferencias entre los ecosistemas dominados por los seres humanos y los ecosistemas no alterados y comente con cierto detalle cómo se podrían reducir al mínimo estas diferencias.
2. ¿En qué bioma terrestre se encuentra su escuela o universidad? Comente acerca de las semejanzas y diferencias entre su localidad y la descripción general de ese bioma en el texto. Si vive usted en una ciudad, ¿cómo ha modificado el ambiente urbano su interacción con el bioma?
3. Durante las décadas de 1960 a 1970, en muchas partes de Estados Unidos y de Canadá se prohibió el uso de detergentes con fosfatos. Hasta entonces, casi todos los detergentes de lavandería y muchos jabones y champús tenían concentraciones altas de fosfatos. ¿Qué preocupación ambiental motivó el establecimiento de estas prohibiciones y cuál ha sido el ecosistema más beneficiado por las prohibiciones?
4. Debido a que se espera que el agotamiento del ozono empeore en las próximas décadas, en vez de mejorar, los biólogos han intentado establecer qué tipos de especies serán las más suceptibles a la mayor penetración de la luz ultravioleta. Dos de los grupos que pueden ser más vulnerables —el plancton oceánico y las aves y mamíferos longevos— son muy diferentes uno del otro. Intente deducir qué es lo que hace a estos grupos tan suceptibles al aumento de radiación ultravioleta.
5. Entender cómo determinan los cuatro requisitos básicos para la vida dónde se presentan los diferentes biomas, nos ayuda a predecir las consecuencias del calentamiento global. Se espera que el calentamiento global eleve la temperatura en casi todas las regiones, pero también se espera que modifique la precipitación pluvial en formas que resulta difícil predecir: algunas regiones se tornarán más húmedas y otras, más secas. Nuestra ignorancia respecto al cambio de la precipitación pluvial no es muy importante para comprender los cambios de los biomas más septentrionales, pero sí tiene gran importancia para entender los cambios en las regiones tropicales. Examine la figura 17-8 y explique a qué se debe esto.
6. Los bosques más septentrionales son mucho más capaces de regenerarse después de una tala que las selvas tropicales. Intente explicar a qué se debe esto. Sugerencia: Los fríos suelos de los climas septentrionales retardan la rapidez de descomposición.

Para mayor información

Burroughs, D. "On the Wings of Hope." *International Wildlife*, julio-agosto de 2000. Las mariposas kenianas están salvando a un bosque singular y a sus habitantes; este artículo es la base de nuestro Estudio de caso.

Chadwick, D.H. "Blue Refuges." *National Geographic*, marzo de 1998. Hermosas fotografías atraen la atención hacia una docena de santuarios marinos nacionales creados para conservar diversos ecosistemas marinos a lo largo de las costas de Estados Unidos.

Helmuth, L. "Can This Swamp Be Saved?" *Science News*, 17 de abril de 1999. Describe el ambicioso plan de protección para los Everglades de Florida.

Hinrichsen, D. "Requiem for Reefs?" *International Wildlife*, marzo-abril de 1997. Las estupendas fotografías y un texto absorbente describen la belleza de los arrecifes de coral del planeta, que están en peligro de extinción.

Holloway, M. "Sustaining the Amazon." *Scientific American*, julio de 1993. Describe los peligros que amenazan a la selva tropical del Amazonas y los innovadores medios para conservar los bosques tropicales y su biodiversidad.

Holmes, B. "Case of the Dwindling Cloud Forests." *International Wildlife*, julio-agosto de 2000. El calentamiento global puede estar poniendo en peligro los singulares y variados bosques nubosos de Costa Rica.

Kusler, J.A., Mitsch, W.J. y Larson, J.S., "Wetlands." *Scientific American*, enero de 1994. Analiza las características y valores de estos ecosistemas en peligro y sumamente importantes.

Mallin, M.A. "Impacts of Industrial Animal Production on Rivers and Estuaries." *American Scientist*, enero-febrero de 2000. Las lagunas proyectadas para almacenar lgs desechos de gran número de animales de granja representan una amenaza para los ecosistemas de agua dulce próximos a ellas.

Mares, M.A. "Desert Rodents, Seed Consumption, and Convergence: Evolutionary Shuffling of Adaptations." *BioScience*, vol. 43, 1993. Un ejemplo de cómo muestran convergencia las especies animales, así como las especies vegetales y las comunidades que viven en climas similares.

Mitchell, J.G. "Our National Forests." *National Geographic*, marzo de 1997. Estupendas fotografías y un texto atractivo describen los peligros que amenazan a los bosques de Estados Unidos.

Monks, V. "How Did the Poison Get into the Trout?" *National Wildlife*, agosto-septiembre de 1998. Las sustancias tóxicas que se acumulan en los Grandes Lagos representan una amenaza para la flora y la fauna y un enigma para los científicos.

Prather, M., Midgley, P., Rowland, F.S. y Storlarski, R., "The Ozone Layer: The Road Not Taken." *Nature*, 13 de junio de 1996. Examina los avances para retardar el agotamiento del ozono y explora lo que habría ocurrido si no se hubiesen aprobado los tratados para la protección del ozono.

Toon, B. y Turco, R.P., "Polar Stratospheric Clouds and Ozone Depletion." *Scientific American*, junio de 1991. Describe la singular química de las nubes de la Antártida, que provoca la descomposición del ozono.

Tunnicliffe, V. "Hydrothermal Vent Communities of the Deep Sea." *American Scientist*, julio-agosto de 1992. Un examen muy completo de la estructura y función de las comunidades de las chimeneas submarinas, con excelentes ilustraciones.

Williams, T. "What Good Is a Wetland." *Audubon*, noviembre-diciembre de 1996. Además de sostener una flora y una fauna muy variadas, de purificar el agua potable y de proteger a los seres humanos contra las indundaciones, las tierras pantanosas son bellas.

Respuestas a las Preguntas de opción múltiple

1. a 2. a 3. c 4. b 5. e 6. c

TUTOR MULTIMEDIA

Los diversos ecosistemas de la Tierra

Investigaciones en la red

Estudio de caso: Alas de esperanza

Tiempo estimado: 10 minutos

¿Es la conservación asunto exclusivo de los ricos? Para muchas personas que viven en ecosistemas delicados o cerca de ellos, la supervivencia es ya de por sí difícil. El Proyecto para las mariposas de Kipepeo fue ideado con miras a combinar el desarrollo económico con incentivos para practicar la conservación. Los resultados incluyen un nivel de vida más alto y menos estrés ecológico. Pero la creación de programas de este tipo es difícil. Véanse los detalles.

Diríjase a http://www.prenhall.com/audesirk6, el sitio Web Audesirk Companion. Seleccione Chapter 41 y luego Web Investigation para comenzar.

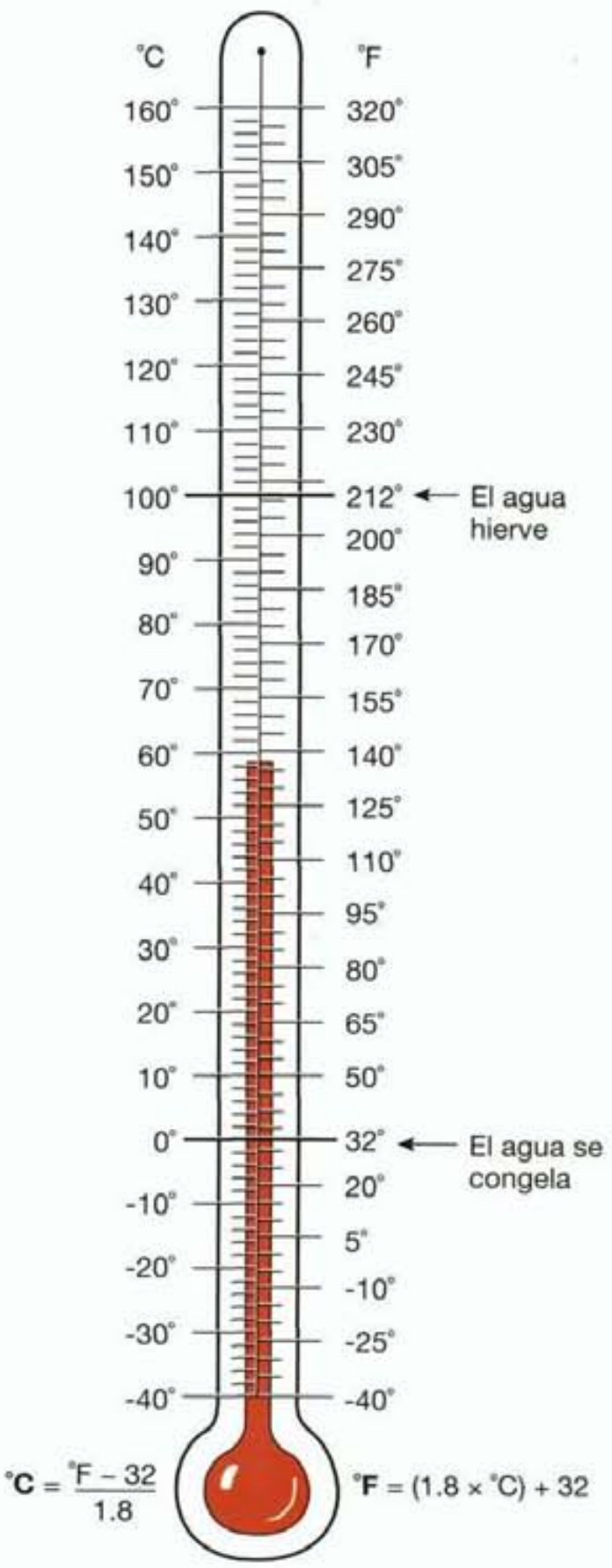
APÉNDICE I
Conversiones del sistema métrico

Para convertir unidades métricas:	Multiplíquese por:	Para obtener el equivalente en el sistema inglés:
Longitud		
Centímetros (cm)	0.3937	Pulgadas (pulg)
Metros (m)	3.2808	Pies (pie)
Metros (m)	1.0936	Yardas (yd)
Kilómetros (km)	0.6214	Millas (mi)
Área		
Centímetros cuadrados (cm^2)	0.155	Pulgadas cuadradas ($pulg^2$)
Metros cuadrados (m^2)	10.7639	Pies cuadrados (pie^2)
Metros cuadrados (m^2)	1.1960	Yardas cuadradas (yd^2)
Kilómetros cuadrados (km^2)	0.3831	Millas cuadradas (mi^2)
Hectárea (ha) (10 000 m^2)	2.4710	Acres (a)
Volumen		
Centímetros cúbicos (cm^3)	0.06	Pulgadas cúbicas ($pulg^3$)
Metros cúbicos (m^3)	35.30	Pies cúbicos (pie^3)
Metros cúbicos (m^3)	1.3079	Yardas cúbicas (yd^3)
Kilómetros cúbicos (km^3)	0.24	Millas cúbicas (mi^3)
Litros (L)	1.0567	Cuartos de galón EUA (qt)
Litros (L)	0.26	Galones EUA (gal)
Masa		
Gramos (g)	0.03527	Onzas (oz)
Kilogramos (kg)	2.2046	Libras (lb)
Tonelada métrica (ton) (t)	1.10	Tonelada norteamericana (tn)
Velocidad		
Metros/segundo (mps)	2.24	Millas/hora (mph)
Kilómetros/hora (kmph)	0.62	Millas/hora (mph)

Para convertir unidades del sistema inglés:	Multiplíquese por:	Para obtener el equivalente métrico:
Longitud		
Pulgadas (pulg)	2.54	Centímetros (cm)
Pies (pie)	0.3048	Metros (m)
Yardas (yd)	0.9144	Metros (m)
Millas (mi)	1.6094	Kilómetros (km)
Área		
Pulgadas cuadradas ($pulg^2$)	6.45	Centímetros cuadrados (cm^2)
Pies cuadrados (pie^2)	0.0929	Metros cuadrados (m^2)
Yardas cuadradas (yd^2)	0.8361	Metros cuadrados (m^2)
Millas cuadradas (mi^2)	2.5900	Kilómetros cuadrados (km^2)
Acres (a)	0.4047	Hectárea (ha) (10 000 m^2)
Volumen		
Pulgadas cúbicas ($pulg^3$)	16.39	Centímetros cúbicos (cm^3)
Pies cúbicos (pie^3)	0.028	Metros cúbicos (m^3)
Yardas cúbicas (yd^3)	0.765	Metros cúbicos (m^3)
Millas cúbicas (mi^3)	4.17	Kilómetros cúbicos (km^3)
Cuartos de galón EUA (qt)	0.9463	Litros (L)
Galones EUA (gal)	3.8	Litros (L)
Masa		
Onzas (oz)	28.3495	Gramos (g)
Libras (lb)	0.4536	Kilogramos (kg)
Tonelada EUA (tn).	0.91	Tonelada métrica (t)
Velocidad		
Millas/hora (mph)	0.448	Metros/segundo (mps)
Millas/hora (mph)	1.6094	Kilómetros/hora (kmph)

Prefijos métricos

Prefijo		Significado		
giga-	G	10^9	=	1 000 000 000
mega-	M	10^6	=	1 000 000
kilo-	k	10^3	=	1000
hecto-	h	10^2	=	100
deca-	da	10^1	=	10
		10^0	=	1
deci-	d	10^{-1}	=	0.1
centi-	c	10^{-2}	=	0.01
mili-	m	10^{-3}	=	0.001
micro-	μ	10^{-6}	=	0.000001



APÉNDICE II
Clasificación de los grupos principales de organismos*

Dominio	Reino	*Filo* o división	Nombre común
Bacteria (procariotas, peptidoglicano en la pared celular)			bacterias
Archaea (procariotas, sin peptidoglicano en la pared celular)			arqueos
Eukarya (eucariotas)			
	Protista (unicelulares)		protistas
		Oomycota	mohos acuáticos
		Phaeophyta	algas pardas
		Bacillariophyta	diatomeas
		Rhodophyta	algas rojas
		Pyrrophyta	dinoflagelados
		Euglenophyta	euglenoides
		Myxomycota	mohos deslizantes plasmodiales
		Acrasiomycota	mohos deslizantes celulares
		Sarcomastigophora	zooflagelados, amibas
		Apicomplexa	esporozoarios
		Ciliophora	ciliados
		Chlorophyta	algas verdes
	Fungi (multicelulares, heterótrofos, absorben nutrimentos)		hongos
		Chytridiomycota	quitridos
		Zygomycota	zigomicetos
		Ascomycota	hongos de saco
		Basidiomycota	hongos de clava
	Plantae (multicelulares, fotosintetizadores)		plantas
		Bryophyta	hepáticas, musgos
		Pteridophyta	helechos
		Coniferophyta	plantas perennifolias
		Anthophyta	plantas con flor
	Animalia (multicelulares, heterótrofos, ingieren nutrimentos)		animales
		Porifera	esponjas
		Cnidaria	hidras, anémonas de mar, medusas, corales
		Ctenophora	medusas de peine
		Platyhelminthes	gusanos planos
		Nematoda	gusanos cilíndricos
		Annelida	gusanos segmentados
		Oligochaeta	lombrices de tierra
		Polychaeta	gusanos tubulares
		Hirudinea	sanguijuelas
		Arthropoda	artrópodos ("patas articuladas")
		Insecta	insectos
		Arachnida	arañas, garrapatas
		Crustacea	cangrejos, langostas
		Mollusca	moluscos ("de cuerpo blando")
		Gastropoda	caracoles
		Pelecypoda	mejillones, almejas
		Cephalopoda	calamares, pulpos
		Echinodermata	estrellas de mar, erizos de mar, pepinos de mar
		Chordata	cordados
		Urochordata	tunicados
		Cephalochordata	anfioxos
		Myxini	mixinos
		Vertebrata	vertebrados
		Pertromyzontiformes	lampreas
		Chondrichthyes	tiburones, rayas
		Osteichthyes	peces óseos
		Amphibia	ranas, salamandras
		Anapsida	tortugas
		Diapsida	
		Archosauria	aves, cocodrilos
		Squamata	lagartos, serpientes
		Mammalia	*mamíferos*

*Esta tabla muestra sólo las categorías taxonómicas que se describen en el texto.

Glosario

abdomen: segmento corporal del extremo posterior de un animal segmentado; contiene la mayor parte de las estructuras digestivas.
abiótico: no viviente; la porción abiótica de un ecosistema que comprende el suelo, las rocas, el agua y la atmósfera.
aborto: procedimiento para interrumpir un embarazo; se dilata el cuello uterino y se extrae el embrión y la placenta.
absorción: proceso mediante el cual se incorporan nutrimentos a la célula.
accidente cerebrovascular: interrupción del flujo de sangre a una parte del cerebro causada por la ruptura de una arteria o la obstrucción de una arteria por un coágulo sanguíneo. La pérdida del suministro de sangre causa en poco tiempo la muerte del área afectada del cerebro.
aceite: lípido compuesto por tres ácidos grasos, algunos de los cuales son insaturados, unidos por enlaces covalentes a una molécula de glicerina; es líquido a temperatura ambiente.
acetilcolina: neurotransmisor localizado en el cerebro y de las sinapsis de las neuronas motoras que inervan el músculo esquelético.
ácido (n.): sustancia que libera iones hidrógeno (H^+) en una solución; solución cuyo pH es menor de 7.
ácido (adj.): que tiene una concentración de H^+ mayor que la de OH^-; que libera H^+.
ácido abscísico: hormona vegetal que inhibe en general la acción de otras hormonas; induce letargo o dormancia en semillas y brotes y hace que los estomas se cierren.
ácido desoxirribonucleico (DNA): molécula compuesta de nucleótidos de desoxirribosa; contiene la información genética de todas las células vivas.
ácido graso: molécula orgánica que se compone de una cadena larga de átomos de carbono con un grupo carboxílico (COOH) en un extremo; puede ser saturado (sólo enlaces sencillos entre los átomos de carbono) o insaturado (uno o más dobles enlaces entre los átomos de carbono).
ácido graso esencial: ácido graso que es un nutrimento indispensable; el organismo es incapaz de elaborar los ácidos grasos esenciales, por lo que es necesario suministrarlos en la dieta.
ácido nucleico: molécula orgánica compuesta por unidades de nucleótidos; los dos tipos comunes de ácidos nucleicos son el ácido ribonucleico (RNA) y el ácido desoxirribonucleico (DNA).
ácido ribonucleico (RNA): molécula formada por nucleótidos de ribosa, cada uno de los cuales consiste en un grupo fosfato, el azúcar ribosa y una de las bases adenina, citosina, guanina o uracilo; transfiere instrucciones hereditarias del núcleo al citoplasma; también es el material genético de algunos virus.
ácido úrico: producto de desecho nitrogenado de la descomposición de los aminoácidos; cristales blancos relativamente insolubles excretados por aves, reptiles e insectos.
acrosoma: vesícula localizada en el extremo del espermatozoide animal; contiene las enzimas necesarias para digerir las capas protectoras que envuelven el óvulo.
actina: importante proteína muscular cuya interacción con la miosina produce contracción; está presente en los filamentos finos de la fibra muscular; véase también *miosina*.
adaptación: rasgo que aumenta la capacidad de un individuo para sobrevivir y reproducirse, en comparación con los individuos que carecen del rasgo.
adenina: base nitrogenada presente en el DNA y en el RNA; su abreviatura es *A*.
aeróbico: que utiliza oxígeno.
aglutinación: aglomeración de sustancias extrañas o microbios, provocada por la unión con anticuerpos.
agresión: comportamiento antagonista, normalmente entre miembros de la misma especie, frecuentemente como resultado de la competencia por los recursos.
aislamiento de comportamiento: ausencia de apareamiento entre especies de animales que difieren en grado considerable en cuanto a sus rituales de cortejo y apareamiento.
aislamiento ecológico: ausencia de apareamiento entre organismos pertenecientes a poblaciones diferentes que ocupan hábitats distintos dentro de la misma región general.
aislamiento geográfico: separación de dos poblaciones por una barrera física.
aislamiento reproductivo: cuando los organismos de una población no logran cruzarse con los miembros de otra; podría deberse a mecanismos aislantes previos o posteriores al apareamiento.
aislamiento temporal: incapacidad de los organismos para aparearse si tienen temporadas de celo muy distintas.
alantoides: una de las membranas embrionarias de los reptiles, aves y mamíferos; en los reptiles y aves sirve como órgano almacenador de desechos; en los mamíferos, forma la mayor parte del cordón umbilical.
albura: xilema joven que transporta agua y minerales en el tronco de un árbol.
aldosterona: hormona que secreta la corteza suprarrenal; ayuda a regular la concentración de iones en la sangre estimulando la reabsorción de sodio por los riñones y las glándulas sudoríparas.
alelo: una de varias formas alternativas de un gen específico.
alelos múltiples: alelos que pueden llegar a docenas, producidos por cada gen como resultado de diferentes mutaciones.
alergia: respuesta inflamatoria producida por el cuerpo en respuesta a la invasión por materiales extraños, como el polen, por ejemplo, que por sí solos son inofensivos.
alga: todo miembro fotosintetizador del reino eucariótico Protista.
almidón: polisacárido compuesto de cadenas ramificadas o no ramificadas de moléculas de glucosa; las plantas lo utilizan como molécula para almacenar carbohidratos.
alternación de generaciones: ciclo vital, característico de las plantas, en el que una generación de esporofito diploide (productora de esporas) se alterna con una generación de gametofito haploide (productora de gametos).
altruismo: tipo de conducta que puede disminuir el éxito reproductivo del individuo que lo practica, pero beneficia al de otros individuos.
alveolo: diminuto saco de aire del interior de los pulmones, rodeado de capilares, donde se lleva a cabo el intercambio de gases con la sangre.
amiba: tipo de protista, semejante a los animales, que utiliza un sistema de locomoción por corrientes mediante el cual extiende una prolongación celular llamada *pseudópodo*.
amígdala: parte del prosencéfalo de los vertebrados que interviene en la generación de respuestas de comportamiento apropiadas ante los estímulos ambientales.
amilasa: enzima que está presente en la saliva y en las secreciones pancreáticas; cataliza la degradación del almidón.
aminoácido: subunidad individual que compone las proteínas, compuesta de un átomo de carbono central unido a un grupo amino ($—NH_2$), un grupo carboxilo (—COOH), un átomo de hidrógeno y un grupo variable de átomos que se denota con la letra *R*.
aminoácido esencial: aminoácido que es un nutrimento indispensable; el organismo es incapaz de elaborar los aminoácidos esenciales, por lo que es necesario suministrarlos en la dieta.
amniocentesis: procedimiento para tomar muestras del líquido amniótico que rodea al feto: se inserta una aguja estéril a través de la pared abdominal, el útero y el saco amniótico de una mujer embarazada; se extraen de 10 a 20 mililitros de líquido amniótico. Se pueden practicar diversas pruebas al fluido y a las células fetales suspendidas en él, a fin de obtener información acerca de las características genéticas y el desarrollo del feto.
amnios: una de las membranas embrionarias de reptiles, aves y mamíferos; encierra una cavidad llena de líquido que envuelve al embrión.
amoniaco: NH_3; producto residual nitrogenado muy tóxico de la degradación de los aminoácidos. En el hígado de los mamíferos se transforma en urea.
AMP cíclico: nucleótido cíclico que se forma en muchas células blanco como resultado de la recepción de derivados de aminoácidos u hormonas peptídicas e induce cambios metabólicos en la célula; suele llamársele segundo mensajero.
amplexus: en los anfibios, forma de fecundación externa en la que el macho sostiene a la hembra durante el desove y deposita el esperma directamente sobre los óvulos.
amplificación biológica: acumulación creciente de una sustancia tóxica hasta niveles tróficos progresivamente más elevados.
ámpula: bulbo muscular que es parte del sistema hidrovascular de los equinodermos; controla el movimiento de los pies ambulacrales que se usan para la locomoción.
anaeróbico: que no utiliza oxígeno.
anaerobio: organismo cuya respiración no requiere oxígeno.
anafase: en la mitosis, etapa en que las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan una de otra y se desplazan hacia polos opuestos de la célula; en la meiosis I, etapa en la que se

separan los cromosomas homólogos, compuestos de dos cromátidas hermanas; en la meiosis II, etapa en la que las cromátidas hermanas de cada cromosoma se separan una de otra y se desplazan hacia polos opuestos de la célula.
análisis de huellas digitales de DNA: uso de enzimas de restricción para cortar segmentos de DNA y obtener un conjunto único de segmentos de restricción de un individuo, el cual se puede distinguir de los fragmentos de restricción de otro individuo por medio de electroforesis en gel.
andrógeno: hormona sexual masculina.
anemia drepanocítica o de células falciformes: enfermedad recesiva causada por la sustitución de un solo aminoácido en la molécula de la hemoglobina. Las moléculas de hemoglobina drepanocítica tienden a formar cúmulos y distorsionar la forma de los glóbulos rojos, lo que hace que rompan y taponen los capilares.
angina de pecho: dolor pectoral asociado con una reducción del flujo sanguíneo hacia el músculo cardiaco, provocada por la obstrucción de las arterias coronarias.
angiosperma: planta vascular con flores.
angiotensina: hormona que interviene en la regulación del agua en los mamíferos estimulando cambios fisiológicos que aumentan el volumen sanguíneo y la presión arterial.
anillo anual: patrón alternante de xilema claro (temprano) y oscuro (tardío) de los tallos y raíces leñosos, que se forma como resultado de la desigual disponibilidad de agua en las diferentes estaciones del año, por lo general en primavera y verano.
anillo de hada: distribución circular de hongos que se forma cuando las estructuras reproductoras son arrojadas violentamente desde las hifas subterráneas de un hongo de clava que ha estado creciendo hacia fuera en todas direcciones a partir de su ubicación original.
antera: parte superior del estambre donde se forma el polen.
anteridio: estructura en la que se producen células sexuales masculinas; está presente en las briofitas y en ciertas plantas vasculares sin semilla.
anterior: extremo frontal o de la cabeza de un animal.
anticodón: secuencia de tres bases de un RNA de transferencia que es complementaria respecto a las tres bases de un codón de RNA mensajero.
anticoncepción: prevención del embarazo.
anticuerpo: proteína, producida por células del sistema inmune, que se combina con un antígeno específico y generalmente facilita la destrucción del antígeno.
anticuerpo monoclonal: anticuerpo producido en el laboratorio clonando células de hibridoma; cada clon de células produce un solo anticuerpo.
antígeno: molécula compleja, por lo general una proteína o un polisacárido, que estimula la producción de un anticuerpo específico.
aprendizaje: cambio adaptativo en la conducta como resultado de la experiencia.
aprendizaje por discernimiento: forma compleja de aprendizaje que requiere la manipulación de conceptos mentales para llegar a un comportamiento adaptativo.
aprendizaje por ensayo y error: proceso mediante el cual se aprenden respuestas adaptativas a través de recompensas o castigos proporcionados por el entorno.
árbol genealógico (pedigrí): diagrama que muestra relaciones genéticas entre un conjunto de individuos, normalmente con respecto a un rasgo genético específico.
Archaea: uno de los tres dominios de la vida; comprende los procariotas que tienen un parentesco lejano con los miembros del dominio Bacteria.
arquegonio: estructura en la que se producen las células sexuales femeninas; está presente en las briofitas y en ciertas plantas vasculares sin semilla.
arteria: vaso de paredes musculares y elásticas que conduce la sangre del corazón al resto del cuerpo.
arteria renal: la arteria que lleva sangre a cada riñón.
arteriola: arteria pequeña que vierte su sangre en capilares. La contracción de la arteriola regula el flujo sanguíneo hacia diversas partes del cuerpo.
articulación: región flexible entre dos unidades rígidas de un exoesqueleto o endoesqueleto, que permite el movimiento entre las unidades.
articulación en bisagra: articulación en la que los músculos mueven uno de los huesos y el otro permanece fijo, como en la rodilla, el codo o los dedos; permite el movimiento únicamente en dos dimensiones.
articulación esfera-cavidad (diartrosis): articulación en la que el extremo redondo de un hueso encaja en la depresión hueca de otro, como en la cadera, por ejemplo; permite el movimiento en varias direcciones.
asa de Henle: porción especializada del túbulo de la nefrona en las aves y mamíferos que crea un gradiente de concentración osmótica en el fluido que la rodea. A su vez, este gradiente hace posible la producción de orina más concentrada osmóticamente que el plasma sanguíneo.
asca: estructura con forma de saco donde forman sus esporas los miembros de la división fúngica Ascomycota.
ataque cardiaco: reducción u obstrucción grave del flujo de sangre a través de una arteria coronaria, que priva a un parte del músculo cardiaco de suministro de sangre.
aterosclerosis: enfermedad que se caracteriza por la obstrucción de arterias por depósitos de colesterol y el engrosamiento de las paredes arteriales.
átomo: la partícula más pequeña de un elemento que conserva las propiedades del elemento.
aurícula: cámara del corazón que recibe la sangre venosa y la transfiere a un ventrículo.
autofecundación: unión de espermatozoides y óvulos del mismo individuo. En plantas se conoce como autopolinización.
autosoma: cromosoma dispuesto en pares homólogos tanto en machos como en hembras y que no porta los genes que determinan el sexo.
autótrofo: "que se alimenta por sí mismo"; generalmente un organismo fotosintetizador; un productor.
auxina: hormona vegetal que influye en muchas de las funciones de las plantas, como, por ejemplo, el fototropismo, la dominancia apical y la ramificación de las raíces; por lo general estimula el alargamiento de las células y, en ciertos casos, la división y diferenciación celulares.
axón: extensión larga de las neuronas; se extiende desde el cuerpo celular hasta las terminaciones sinápticas en otras neuronas o músculos.
azúcar: molécula de carbohidrato simple; puede ser un monosacárido o un disacárido.
bacilo: bacteria con forma de bastón.
bacteria desnitrificante: bacteria que descompone los nitratos y libera nitrógeno gaseoso a la atmósfera.
Bacteria: (1) uno de los tres dominios de la vida; comprende los procariotas que tienen un parentesco lejano con los miembros del dominio Archaea. (2) organismo consistente en una sola célula procariótica rodeada de una cubierta de polisacáridos complejos.
bacteria fijadora de nitrógeno: bacteria capaz de tomar nitrógeno (N_2) de la atmósfera y combinarlo con hidrógeno para producir amonio (NH_4^+).
bacteriófago: virus que se especializa en atacar bacterias.
banda de Caspary: banda cérea e impermeable, situada en las paredes celulares entre las células endodérmicas de las raíces, que impide la entrada y salida de agua y minerales del cilindro vascular, a través del espacio extracelular.
barrera coralina: bioma creado por animales (corales constructores de arrecifes) y plantas en aguas tropicales cálidas.
barrera hematoencefálica: capilares relativamente impermeables del encéfalo que protegen las células cerebrales contra las sustancias químicas potencialmente nocivas que entran en el torrente sanguíneo.
base: (1) sustancia capaz de combinarse con los iones H^+ de una solución y neutralizarlos; solución cuyo pH es mayor que 7. (2) en genética molecular, una de las estructuras nitrogenadas de uno o dos anillos que representan la diferencia entre un nucleótido y otro. En el DNA, las bases son adenina, guanina, citosina y timina.
básico: que tiene una concentración de H^+ menor que la de OH^-; que se combina con H^+.
basidio: célula diploide, con forma característica de maza o clava, que forman los miembros de la división fúngica Basidiomycota; produce basidiosporas por meiosis.
basidiospora: espora sexual que forman los miembros de la división fúngica Basidiomycota.
basófilo: tipo de leucocito que libera sustancias que inhiben la coagulación sanguínea y compuestos químicos que participan en las reacciones alérgicas y en las respuestas al daño tisular y a la invasión microbiana.
bastón: célula fotorreceptora con forma cilíndrica presente en la retina de los vertebrados; es sensible a luz tenue, pero no participa en la visión del color; véase también *cono*.
bazo: órgano del sistema linfático en el que se producen linfocitos y se filtra la sangre haciéndola pasar por linfocitos y macrófagos para eliminar partículas ajenas y glóbulos rojos viejos.

biblioteca de DNA: juego completo, fácilmente accesible y duplicable, de todo el DNA de un organismo específico, por lo general clonado en plásmidos bacterianos.
bicapa fosfolipídica: doble capa de fosfolípidos que constituye la base de todas las membranas celulares. Las cabezas de los fosfolípidos, que son hidrofílicas, dan hacia el agua del fluido extracelular o del citoplasma; las colas, que son hidrofóbicas, están en la parte media de la bicapa.
bilis: secreción líquida que se produce en el hígado, se almacena en la vesícula biliar y se libera en el intestino delgado durante la digestión; mezcla compleja de sales biliares, agua, otras sales y colesterol.
biodegradable: capaz de ser descompuesto en sustancias inocuas por agentes de descomposición.
biodiversidad: número total de especies que integran un ecosistema y la complejidad resultante de las interacciones entre ellas.
bioma: ecosistema terrestre que ocupa un área geográfica extensa y se caracteriza por un tipo específico de comunidad vegetal; por ejemplo, los desiertos.
biomasa: peso seco del material orgánico de un ecosistema.
biosfera: parte de la Tierra habitada por organismos vivos; incluye componentes tanto animados como inanimados.
biotecnología: todo uso o alteración industrial o comercial de organismos, células o moléculas biológicas para alcanzar metas prácticas específicas.
biótico: viviente.
blastocisto: etapa temprana del desarrollo embrionario humano; es una esfera hueca de células que encierra una masa de células adherida a su superficie interna, la cual se convierte en el embrión.
blastoporo: sitio en el que la blástula se invagina para formar una gástrula.
blástula: en los animales, la etapa embrionaria que se alcanza al final de la segmentación, en la que normalmente el embrión es una esfera hueca con una pared de una o varias células de espesor.
boca: abertura de un sistema digestivo tubular en la que se introduce inicialmente el alimento.
bocio: hinchazón del cuello debida a una deficiencia de yodo que afecta el funcionamiento de la glándula tiroides y de sus hormonas.
bomba de sodio-potasio: en la membrana plasmática de las células nerviosas, conjunto de moléculas de transporte activo que utilizan energía de ATP para bombear iones sodio hacia afuera de la célula e iones potasio hacia adentro para mantener los gradientes de concentración de estos iones a través de la membrana.
bosque caducifolio de clima templado: bioma en el que los inviernos son fríos y la precipitación pluvial veraniega proporciona suficiente humedad para que crezcan árboles y con su sombra impidan el crecimiento de pastos.
bosque caducifolio tropical: bioma con estaciones húmeda y seca pronunciadas y plantas que deben perder sus hojas durante la temporada de seca para reducir al mínimo la pérdida de agua.
bosque de clima templado lluvioso: bioma en el que no hay escasez de agua líquida en todo el año y está dominado por coníferas.
bosque septentrional de coníferas (bosque boreal): bioma con inviernos largos y fríos y apenas unos cuantos meses de tiempo cálido; poblado casi totalmente por coníferas siempreverdes; también se denomina *taiga*.
bradicinina: sustancia química que se forma cuando los tejidos sufren lesiones; se une a las moléculas receptoras de las terminaciones nerviosas del dolor y origina la sensación de dolor.
branquia: en los animales acuáticos, tejido ramificado con abundante provisión de capilares, en torno al cual circula el agua para llevar a cabo el intercambio de gases.
briofita: planta no vascular simple de la división Bryophyta; las briofitas comprenden los musgos y las hepáticas.
bronquio: tubo que conduce aire de la tráquea a los pulmones.
bronquiolo: tubo estrecho, formado por ramificaciones repetidas de los bronquios, que conduce aire hasta los alveolos.
bronquitis crónica: infección pulmonar persistente que se caracteriza por tos, hinchazón del revestimiento del tracto respiratorio, mayor producción de moco y reducción del número y la actividad de los cilios.
buche: órgano de las lombrices de tierra y de las aves en el que se almacena temporalmente el alimento ingerido antes de hacerlo pasar a la molleja, donde es pulverizado.
***buffer*:** sustancia que reduce al mínimo los cambios de pH tomando o liberando iones H^+.
bulbo raquídeo: en los vertebrados, parte del rombencéfalo que controla las actividades automáticas como la respiración, deglución, ritmo cardiaco y presión arterial.
burbuja de replicación: la porción desenrollada de las dos cadenas del DNA progenitor, separada por DNA helicasa, en la replicación de DNA.
cabeza: el segmento anterior de un animal con segmentación.
cadena: un solo polímero de nucleótidos; el DNA se compone de dos cadenas.
cadena alimentaria: relación lineal de alimentación de una comunidad, con base en un solo representante de cada nivel trófico.
cadena plantilla: cadena de la doble hélice del DNA a partir de la cual se transcribe el RNA.
calcitonina: hormona que secreta la glándula tiroides; inhibe la liberación de calcio de los huesos.
calentamiento global: elevación gradual de la temperatura atmosférica del planeta, como resultado de una amplificación del efecto de invernadero natural debida a las actividades humanas.
calor de fusión: energía que es preciso extraer de un compuesto líquido para transformarlo en un sólido a su temperatura de congelación.
calor de vaporización: energía que es preciso suministrar a un compuesto líquido para transformarlo en un gas a su temperatura de ebullición.
calor específico: cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 gramo de una sustancia en 1°C.
caloría: cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 gramo de agua en 1 grado Celsius.
Caloría (con mayúscula): unidad de energía en la que se mide el contenido energético de los alimentos; cantidad de energía necesaria para elevar la temperatura de 1 litro de agua en un grado Celsius; también recibe el nombre de *kilocaloría* y equivale a 1000 calorías.
calostro: líquido amarillento, rico en proteínas y que contiene anticuerpos, que producen las glándulas mamarias antes que se inicie la secreción de leche.
cambium **(pl., *cambia*):** meristemo lateral, paralelo al eje longitudinal de las raíces y tallos, que da origen al crecimiento secundario de tallos y raíces de plantas leñosas. Véase *cambium suberígeno; cambium vascular; felógeno.*
cambium suberígeno (felógeno): meristemo lateral de las raíces y tallos leñosos que da origen a células suberosas.
cambium vascular: meristemo lateral situado entre el xilema y el floema de una raíz o tallo leñoso y que da origen al xilema y floema secundarios.
camuflaje: coloración o forma que hace a un organismo menos llamativo en su ambiente.
cáncer: enfermedad en la que algunas de las células del cuerpo escapan a los procesos de control celular y se dividen sin control.
capa de abscisión: capa de células de pared delgada que se localiza en la base del peciolo de las hojas y produce una enzima que digiere la pared celular que sujeta la hoja al tallo, lo que permite que la hoja caiga.
capa de ozono: la capa enriquecida en ozono de la atmósfera superior, que filtra parte de la radiación ultravioleta del Sol.
capa electrónica: región en cuyo interior se mueven los electrones que corresponden a un nivel de energía fijo a cierta distancia del núcleo del átomo.
capa germinal: capa de tejido que se forma durante el inicio del desarrollo embrionario.
capacidad de transportación: tamaño máximo de población que un ecosistema puede mantener de forma indefinida; está determinada principalmente por la disponibilidad de espacio, nutrimentos, agua y luz.
caperuza cervical (diafragma): dispositivo anticonceptivo que consiste en una caperuza de caucho que se ajusta sobre el cuello del útero para impedir que los espermatozoides entren en el útero.
capilar: el tipo más pequeño de vaso sanguíneo; comunica las arteriolas con las vénulas. Las paredes de los capilares, a través de las cuales se lleva a cabo el intercambio de nutrimentos y desechos, tienen sólo una célula de espesor.
cápsula de Bowman: parte de la nefrona con forma de taza, en la que se recoge el filtrado de la sangre por el glomérulo.
cápsula: (1) recubrimiento pegajoso de polisacárido o proteína que algunas bacterias patógenas secretan afuera de su pared celular; ayuda a las células a formar agregados y adherirse a superficies lisas. (2) cubierta de

polisacárido o proteína que ciertas bacterias patógenas secretan al exterior de su pared celular.
carbohidrato: compuesto de carbono, hidrógeno y oxígeno cuya fórmula química aproximada es $(CH_2O)_n$; los azúcares y los almidones son carbohidratos.
cariotipo: preparación que muestra el número, tamaño y forma de todos los cromosomas de una célula y, por tanto, del individuo o especie de donde proviene la célula.
carnívoro: literalmente, "que come carne"; organismo depredador que se alimenta de herbívoros o de otros carnívoros; consumidor secundario (o superior).
carotenoide: pigmento rojo, anaranjado o amarillo que está presente en los cloroplastos y sirve como molécula recolectora de luz auxiliar en los fotosistemas de los tilacoides.
carpelo: estructura reproductora femenina de las flores; se compone de estigma, estilo y ovario.
cartílago: forma de tejido conectivo que constituye partes del esqueleto; se compone de condrocitos y su secreción extracelular de colágeno; se asemeja al hueso flexible.
casquete radical (pilorriza): cúmulo de células en la punta de una raíz en crecimiento, derivado del meristemo apical; evita que la punta sufra daños al penetrar en el suelo.
catalizador: sustancia que acelera una reacción química sin sufrir ella misma cambios permanentes durante el proceso; reduce la energía de activación de la reacción.
catastrofismo: hipótesis de que la Tierra ha experimentado una serie de catástrofes geológicas, probablemente impuestas por un ente sobrenatural, que explican la multitud de especies, tanto extintas como modernas. El catastrofismo sostiene el creacionismo.
causalidad natural: principio científico de que los sucesos naturales son resultado de causas naturales anteriores.
cavidad gastrovascular: cámara con apariencia de saco con funciones digestivas que está presente en los invertebrados simples; una sola abertura sirve como boca y ano a la vez y la cámara permite el acceso directo de los nutrimentos a las células.
cefalización: tendencia de los órganos sensoriales y el tejido nervioso a concentrarse en la región de la cabeza a lo largo del tiempo evolutivo.
celoma: espacio o cavidad que separa la pared corporal de los órganos internos.
célula: la unidad más pequeña de vida; se compone, como mínimo, de una membrana exterior que encierra un medio acuoso en el que hay moléculas orgánicas, inclusive el material genético compuesto de DNA.
célula acompañante: célula adyacente a un elemento del tubo criboso del floema, que interviene en el control y la nutrición del elemento del tubo criboso.
célula amiboide: célula protista o animal que se desplaza extendiendo una prolongación celular llamada seudópodo.
célula asesina natural: tipo de glóbulo blanco que destruye algunas células infectadas por virus y células cancerosas al ponerse en contacto con ellas; forma parte de la defensa interna inespecífica del sistema inmune contra las enfermedades.
célula B: tipo de linfocito que participa en la inmunidad humoral; da origen a las células plasmáticas que secretan anticuerpos en el sistema circulatorio y a las células de memoria.
célula B de memoria: tipo de glóbulo blanco que se produce como resultado de la unión de un anticuerpo de una célula B a un antígeno de un microorganismo invasor. Las células B de memoria persisten en el torrente sanguíneo y proporcionan inmunidad futura ante invasores que llevan ese antígeno.
célula blanco: célula en la que una hormona dada ejerce su efecto.
célula de lámina de haz: miembro de un grupo de células que rodean las venas de las plantas; en las plantas C_4 (pero no C_3), las células de vaina de haz contienen cloroplastos.
célula de Sertoli: en el túbulo seminífero, célula grande que regula la espermatogénesis y nutre al espermatozoide en desarrollo.
célula de tubo: célula más exterior de un grano de polen; crea por digestión un tubo polínico a través de los tejidos del carpelo y finalmente penetra en el gametofito femenino.
célula diferenciada: célula madura especializada en una función determinada; en las plantas, generalmente las células diferenciadas no se dividen.
célula en collar (coanocito): célula especializada que recubre los canales internos de las esponjas. Presenta flagelos que se extienden desde un collar criboso y crean una corriente de agua que atrae organismos microscópicos a través del collar y al interior del cuerpo, donde quedan atrapados.
célula en empalizada: célula mesofílica columnar que contiene cloroplastos y está inmediatamente por debajo de la epidermis superior de las hojas.
célula endospérmica primaria: célula central del gametofito femenino de una fanerógama; contiene los núcleos polares (normalmente dos); después de la fertilización, sufre divisiones mitóticas repetidas para producir el endospermo de la semilla.
célula epitelial: célula aplanada que cubre las superficies externas del cuerpo de las esponjas.
célula esponjosa: célula del mesófilo de forma irregular que contiene cloroplastos, situada inmediatamente por encima de la epidermis inferior de las hojas.
célula fagocítica: tipo de célula del sistema inmune que destruye a microbios invasores mediante fagocitosis, envolviendo y digiriendo los microbios.
célula flamígera: en los gusanos planos, célula especializada que tiene cilios pulsátiles y dirige el agua y los residuos a través de los tubos ramificados que sirven como sistema excretor.
célula ganglionar: tipo de células, de las cuales está compuesta la capa más interna de la retina de los vertebrados, cuyos axones forman el nervio óptico.
célula generadora: en las plantas con flor, una de las células haploides del grano de polen; sufre mitosis para formar dos espermatozoides.
célula glial: célula del sistema nervioso que proporciona soporte y aislamiento a las neuronas.
célula intersticial: en los testículos de los vertebrados, célula productora de testosterona que se localiza entre los túbulos seminíferos.
célula madre de megasporas: célula diploide, dentro del óvulo de una fanerógama, que sufre meiosis para producir cuatro megasporas haploides.
célula madre de microsporas: célula diploide contenida en una antera de una fanerógama y que sufre meiosis para producir cuatro microsporas haploides.
célula meristemática: célula no diferenciada que conserva la capacidad para dividirse durante toda la vida de una planta.
célula meristemática: célula procedente de un embrión en una etapa temprana de desarrollo, capaz de diferenciarse y asumir cualquiera de los tipos celulares adultos.
célula neurosecretora: célula nerviosa especializada que sintetiza y libera hormonas.
célula pilosa: tipo de célula receptora del oído interno; tiene prolongaciones como pelos, cuya flexión crea el potencial receptor entre dos membranas.
célula plasmática: descendiente de una célula B, que secreta anticuerpos.
célula suberosa: célula protectora de la corteza de los tallos y raíces leñosos; en la madurez, las células suberosas están muertas y su pared celular es gruesa e impermeable.
célula T: tipo de linfocito que reconoce y destruye células o sustancias ajenas específicas o que regula a otras células del sistema inmune.
célula T citotóxica: tipo de célula T que, al entrar en contacto con células extrañas, las destruye directamente.
célula T de memoria: tipo de glóbulo blanco que se produce como resultado de la unión de un receptor de una célula T con un antígeno de un microorganismo invasor. Las células T de memoria persisten en el torrente sanguíneo y proporcionan inmunidad futura ante invasores que llevan ese antígeno.
célula T facilitadora: tipo de célula T que ayuda a otras células del sistema inmune a reconocer y a actuar contra los antígenos.
célula T supresora: tipo de célula T que deprime la respuesta de otras células inmunológicas a antígenos ajenos.
células del islote: grupo de células de la parte endocrina del páncreas que produce insulina y glucagón.
células oclusivas: par de células epidérmicas especializadas que rodean la abertura central de los estomas de las hojas; regulan el tamaño de la abertura.
celulasa: enzima que cataliza la descomposición del carbohidrato celulosa en las moléculas de glucosa de que se compone; prácticamente sólo está presente en microorganismos.
celulosa: carbohidrato insoluble compuesto de subunidades de glucosa; forma la pared celular de los vegetales.
centriolo: en las células animales, anillo corto con forma de barril compuesto de nueve tripletes de microtúbulos; estructura que contiene microtúbulos y está situada en la base de cada cilio y flagelo; da origen a los microtúbulos de los cilios y flagelos e interviene en la formación del huso durante la división celular.
centro de reacción: en el complejo recolector de luz de un fotosistema, la molécula de clorofila a la que las moléculas antena (pigmentos que absorben luz) transfieren energía luminosa; la

energía capturada expulsa un electrón de la clorofila del centro de reacción, el cual se transfiere al sistema de transporte de electrones.
centro respiratorio: cúmulo de neuronas, situado en la médula del cerebro, que envía ráfagas rítmicas de impulsos nerviosos a los músculos respiratorios y da como resultado la respiración.
centrómero: región de los cromosomas replicados donde las cromátidas hermanas se mantienen unidas hasta que se separan durante la división celular.
cera: lípido compuesto por ácidos grasos unidos por enlaces covalentes a alcoholes de cadena larga.
cerebelo: parte posterior del encéfalo de los vertebrados que se encarga de coordinar los movimientos del cuerpo.
cerebro: parte del prosencéfalo o cerebro anterior de los vertebrados que se encarga del procesamiento sensorial, la dirección de los estímulos motores y la coordinación de la mayor parte de las actividades corporales; se compone de dos mitades casi simétricas (los hemisferios) enlazadas por una banda ancha de axones conocida como cuerpo calloso.
cerebro medio (mesencéfalo): durante el desarrollo, la porción central del cerebro; contiene un importante centro de retransmisión, la formación reticular.
chaparral: bioma que se localiza en las regiones costeras, y que recibe muy poca precipitación pluvial anual.
cianobacteria: célula procariótica fotosintética que utiliza clorofila y desprende oxígeno como subproducto de la fotosíntesis; también se conoce como *alga verdeazul*.
ciclo biogeoquímico: también conocido como *ciclo de los nutrimentos;* es el proceso por el que se transfiere un nutrimento específico de un ecosistema entre los organismos vivos y el depósito del nutrimento en el ambiente inanimado.
ciclo C_3: serie cíclica de reacciones mediante las cuales se fija dióxido de carbono en carbohidratos durante las reacciones independientes de la luz de la fotosíntesis; también recibe el nombre de *ciclo de Calvin-Benson*.
ciclo cardiaco: alternancia de contracción y relajación de las cámaras del corazón.
ciclo celular: secuencia de procesos que se dan en la vida de una célula, de una división a la siguiente.
ciclo de auge y decadencia: ciclo demográfico que se caracteriza por un rápido crecimiento exponencial seguido de una mortandad masiva repentina; se observa en las especies estacionales y en ciertas poblaciones de roedores pequeños, como los lemmings, por ejemplo.
ciclo de Calvin-Benson: véase *ciclo C_3*.
ciclo de Krebs: serie cíclica de reacciones que se efectúan en la matriz de las mitocondrias y en el que el grupo acetilo de las moléculas de ácido pirúvico producidas por la glucólisis se descompone hasta llegar a CO_2, acompañado por la formación de ATP y portadores de electrones; también se llama *ciclo del ácido cítrico*.
ciclo de los nutrimentos: descripción de las rutas que sigue un nutrimento específico (como carbono, nitrógeno, fósforo o agua) a través de las partes viva e inanimada de un ecosistema.
ciclo de población: patrones cíclicos desfasados de poblaciones de depredadores y presas.
ciclo del ácido cítrico: véase *ciclo de Krebs*.
ciclo hidrológico: ciclo del agua, impulsado por la energía solar; ciclo de nutrimentos en el que el depósito principal de agua es el océano y la mayor parte del agua permanece en forma de tal durante todo el ciclo (en vez de ser utilizada en la síntesis de otras moléculas).
ciclo menstrual: en la hembra humana, complejo ciclo de 28 días durante el cual interacciones hormonales entre el hipotálamo, la pituitaria y los ovarios coordinan la ovulación y la preparación del útero para recibir y nutrir al huevo fertilizado. Si no hay embarazo, el revestimiento uterino se expulsa durante la menstruación.
ciclo vital: sucesos en la vida de un organismo, de una generación a la siguiente.
cigospora: espora de hongo, producida por la división Zygomycota, que está rodeada por una pared gruesa y resistente y se forma a partir de un cigoto diploide.
cigoto: en la reproducción sexual, célula diploide (óvulo fecundado) que se forma por la fusión de dos gametos haploides.
ciliado: protozoario que se caracteriza por tener cilios y una estructura unicelular compleja que incluye organelos parecidos a arpones, llamados *tricocistos*. Los miembros del género *Paramecium* son ciliados muy conocidos.
cilindro vascular: tejido conductor central de una raíz joven; consiste en xilema y floema primarios.
cilio: prolongación de la superficie de ciertas células eucarióticas, parecida a un pelo, que contiene microtúbulos en una disposición de 9 + 2. El movimiento de los cilios impulsa las células en un medio líquido o mueve los líquidos sobre la capa superficial estacionaria de las células.
cinetocoro: estructura proteica que se forma en la región del centrómero de los cromosomas; une los cromosomas al huso.
circunvolución: pliegue de la corteza cerebral del encéfalo de los vertebrados.
citocinesis: división del citoplasma y los organelos en dos células hijas durante la división celular; generalmente se lleva a cabo durante la telofase de la mitosis.
citocinina: hormona vegetal que promueve la división celular, el crecimiento del fruto y el brote de yemas laterales, y previene el envejecimiento de ciertas partes de la planta, especialmente de las hojas.
citoesqueleto: red de fibras proteínicas del citoplasma que da forma a la célula, sostiene y mueve los organelos y por lo regular interviene en el movimiento celular.
citoplasma: material contenido dentro de la membrana plasmática de la célula, con exclusión del núcleo.
citosina: base nitrogenada presente en el DNA y en el RNA; su abreviatura es C.
clamidia: género de bacterias que causan una enfermedad de transmisión sexual, que provoca la inflamación de la uretra en los varones y de la uretra y el cuello del útero en las mujeres.
clase: categoría taxonómica compuesta de géneros afines. Las clases que guardan una relación estrecha constituyen una división o *phylum*.
clima: patrones meteorológicos que prevalecen año con año o incluso siglo con siglo en una región específica.
clítoris: estructura externa del sistema reproductor femenino; se compone de tejido eréctil; es un punto sensible de estimulación durante la respuesta sexual.
clon: descendencia producida por mitosis; por tanto, genéticamente idéntica.
clonación: procedimiento por el que se producen muchas copias idénticas de un gen; también, producción de muchas copias genéticamente idénticas de un organismo.
clorofila: pigmento presente en los cloroplastos que captura energía luminosa durante la fotosíntesis; absorbe la luz violeta, azul y roja y refleja la luz verde.
cloroplasto: organelo de las plantas y de los protistas semejantes a plantas, donde se lleva a cabo la fotosíntesis; lo envuelve una doble membrana y alberga un extenso sistema de membranas internas que contiene clorofila.
cnidocito: en los miembros del *phylum Cnidaria*, célula especializada que alberga el aparato que actúa como aguijón.
coagulación sanguínea: proceso complejo mediante el cual las plaquetas, la proteína fibrina y los eritrocitos obstruyen una superficie irregular del interior o de la superficie del cuerpo, como, por ejemplo, un vaso sanguíneo lesionado, para cerrar la herida.
cóclea: tubo enroscado, óseo y lleno de líquido que se encuentra en el oído interno de los mamíferos; contiene receptores (células pilosas) que responden a la vibración del sonido.
código genético: conjunto de codones de RNAm, cada uno de los cuales dirige la incorporación de un aminoácido específico en una proteína durante la síntesis de proteínas.
codominancia: relación entre dos alelos de un gen, según la cual ambos alelos se expresan fenotípicamente en los individuos heterocigóticos.
codón: secuencia de tres bases de RNA mensajero que especifica un aminoácido determinado que debe ser incorporado en una proteína; ciertos codones también señalan el comienzo o el final de la síntesis de una proteína.
codón de detención: codón del RNA mensajero que detiene la síntesis de proteínas y hace que la cadena proteica terminada se suelte del ribosoma.
codón de inicio: el primer codón AUG de una molécula de RNA mensajero.
coenzima: molécula orgánica que está unida a ciertas enzimas y es necesaria para el buen funcionamiento de las enzimas; por lo común, es un nucleótido unido a una vitamina hidrosoluble.
coevolución: evolución de adaptaciones en dos especies debida a la extensa interacción de ambas, de tal manera que cada especie actúa como una importante fuerza de selección natural sobre la otra.
cohesión: tendencia de las moléculas de una sustancia a mantenerse unidas.
cola postanal: cola que se extiende más allá del ano; la presentan todos los cordados en alguna etapa de su desarrollo.
colágeno: proteína fibrosa del tejido conectivo, como hueso y cartílago, por ejemplo.

colecistocinina: hormona digestiva producida por el intestino delgado y que estimula la liberación de enzimas pancreáticas.
colénquima: tipo de célula vegetal poligonal alargada con paredes celulares primarias engrosadas de forma irregular, que está viva en la madurez y sostiene el cuerpo de la planta.
coleóptilo: vaina protectora que envuelve los brotes de las semillas monocotiledóneas y permite que el brote aparte las partículas de suelo a medida que crece.
colon: la parte más larga del intestino grueso, con exclusión del recto.
coloración de advertencia: coloración brillante para advertir a los depredadores que la presa potencial tiene sabor desagradable o incluso es venenosa.
coloración de sobresalto: forma de mimetismo en la que un organismo presa exhibe repentinamente un patrón de colores (que en muchos casos se asemeja a grandes ojos) cuando se aproxima un depredador.
columna vertebral: columna de unidades esqueléticas (vértebras) dispuestas en serie, las cuales encierran a la médula espinal en los vertebrados; la espina dorsal.
combustible fósil: combustible como la hulla, el petróleo y el gas natural, formado a partir de los restos de organismos antiguos.
comensalismo: relación simbiótica en la que una especie se beneficia al mismo tiempo que otra especie ni se daña ni se beneficia.
compartimiento intermembranoso: espacio lleno de líquido que está comprendido entre las membranas interna y externa de las mitocondrias.
competencia: interacción entre individuos que intentan utilizar un recurso (por ejemplo: alimento o espacio) que está limitado respecto a la demanda.
competencia de lucha: contienda desesperada entre individuos de la misma especie por obtener recursos limitados.
competencia interespecífica: competencia entre individuos de especies diferentes.
competencia por aptitud: mecanismo para resolver la competencia intraespecífica mediante interacciones sociales o químicas.
complejo colector de luz: en los fotosistemas, el conjunto de moléculas de pigmento (clorofila y pigmentos accesorios) que absorben energía luminosa y la transfieren a los electrones.
complejo de Golgi: pila de sacos membranosos, presente en casi todas las células eucarióticas, donde se procesan y separan los componentes de la membrana y los materiales de secreción.
complejo principal de histocompatibilidad (MHC): proteínas, situadas normalmente en las superficies de las células corporales, que identifican a la célula como parte del individuo; también son importantes para estimular y regular la respuesta inmunológica.
complemento: grupo de proteínas que transporta la sangre y que participan en la destrucción de las células extrañas a las que se han unido los anticuerpos.
comportamiento: toda actividad observable de un animal vivo.
compuesto: sustancia cuyas moléculas están formadas de diferentes tipos de átomos; pueden descomponerse en sus elementos constitutivos por medios químicos.
comunicación: acto de producir una señal que provoca que otro animal, normalmente de la misma especie, modifique su conducta en un sentido que es provechoso para uno de los participantes o para ambos.
comunidad: todas las poblaciones que interactúan dentro de un ecosistema.
comunidad clímax: comunidad diversa y relativamente estable que constituye el punto final de la sucesión.
comunidad de los respiraderos hidrotérmicos: comunidad de organismos fuera de lo común que viven en las grandes profundidades del océano, cerca de los respiraderos hidrotérmicos y que dependen de las actividades quimiosintéticas de las bacterias de azufre.
concentración: número de partículas de una sustancia disuelta en una unidad de volumen dada.
conclusión: operación final del método científico; decisión que se toma acerca de la validez de una hipótesis sobre la base de los datos experimentales.
condensación: compactación de cromosomas eucarióticos en unidades discretas, como preparación para la mitosis o la meiosis.
condicionamiento operante: procedimiento de adiestramiento en laboratorio en el que un animal aprende a responder de cierta manera (por ejemplo, empujar una palanca) mediante recompensas o castigos.
condón: funda anticonceptiva que se pone sobre el pene durante el coito para impedir que se deposite esperma en la vagina.
condrocito: célula viva del cartílago. Los condrocitos forman cartílago junto con sus secreciones extracelulares de colágeno.
conducto: tubo o abertura por el que se emiten secreciones exocrinas.
conducto auditivo: conducto dentro del oído externo que conduce el sonido desde el pabellón auricular al tímpano.
conducto colector: tubo conductor del interior del riñón que recolecta la orina de muchas nefronas y la conduce a través de la médula renal hasta la pelvis renal. En presencia de hormona antidiurética (ADH), la orina se concentra en los conductos colectores
conducto deferente: tubo que conecta el epidídimo del testículo a la uretra.
conífera: miembro de las traqueofitas (Coniferophyta) que se reproduce mediante semillas que se forman dentro de conos y conserva sus hojas durante todo el año.
conjugación bacteriana: intercambio de material genético entre dos bacterias.
cono: célula fotorreceptora de forma cónica de la retina de los vertebrados; no es tan sensible a la luz como los bastones. Los tres tipos de conos son más sensibles a diferentes colores de la luz y permiten la visión cromática; véase también *bastón*.
consumidor: organismo que come otros organismos; un heterótrofo.
consumidor primario: organismo que se alimenta de productores; un herbívoro.
consumidor secundario: organismo que se alimenta de consumidores primarios; un carnívoro.
consumidor terciario: carnívoro que se alimenta de otros carnívoros (consumidores secundarios).
control: parte de un experimento en la que se mantienen constantes todas las variables posibles, en contraste con la parte "experimental", en la que se altera una variable específica.
convergencia: condición en la que un gran número de neuronas aportan estímulos a un número menor de células.
copulación: comportamiento reproductivo en el que se inserta el pene del macho en el cuerpo de la hembra, donde emite esperma.
corazón: órgano muscular que se encarga de bombear la sangre del sistema circulatorio hacia todo el cuerpo.
cordón nervioso: estructura nerviosa apareada en la mayoría de los animales que conduce señales nerviosas a y desde los ganglios; en los cordados, estructura nerviosa que se extiende a lo largo de la parte dorsal del cuerpo; se llama también médula espinal.
corion: la membrana embrionaria más externa de reptiles, aves y mamíferos; en aves y reptiles, su función es principalmente el intercambio de gases; en los mamíferos, forma la mayor parte de la porción embrionaria de la placenta.
córnea: cubierta exterior transparente del ojo, por delante de la pupila y el iris.
coroides: capa de tejido con pigmentación oscura que está detrás de la retina y contiene vasos sanguíneos y un pigmento que absorbe la luz dispersa.
corona radiata: capa de células que rodean al óvulo después de la ovulación.
corteza: (1) capa externa de un tallo leñoso, compuesta de floema, cambium suberoso y células suberosas. (2) parte de la raíz o tallo primario, que se encuentra entre la epidermis y el cilindro vascular.
corteza cerebral: capa delgada de neuronas de la superficie del cerebro de los vertebrados, donde se lleva a cabo la mayor parte del procesamiento neural y la coordinación de las actividades.
corteza renal: la capa externa del riñón, donde se encuentran las nefronas.
corteza suprarrenal: parte externa de la glándula suprarrenal; secreta hormonas esteroideas que regulan el metabolismo y el equilibrio salino.
cotiledón: estructura parecida a una hoja que se encuentra dentro de la semilla y absorbe moléculas de alimento del endosperma, las cuales transfiere al embrión en crecimiento; también se llama *hoja seminal*.
creacionismo: hipótesis según la cual todas las especies de la Tierra fueron creadas fundamentalmente en su forma actual por un ente sobrenatural y que no pueden ocurrir modificaciones importantes de esas especies, específicamente, su transformación en nuevas especies, por procesos naturales.
crecimiento exponencial: aumento continuamente acelerado del tamaño de una población.
crecimiento primario: crecimiento en longitud y desarrollo de las estructuras iniciales de las raíces y brotes de las plantas, debido a la división celular de meristemos apicales y a la diferenciación de las células hijas.
crecimiento secundario: crecimiento en el diámetro de un tallo o raíz debido a división celular en meristemos laterales y diferenciación de sus células hijas.

cresta: pliegue de la membrana interior de las mitocondrias.
cromátida: cada una de las dos cadenas idénticas de DNA y proteína que constituyen un cromosoma replicado. Las dos cromátidas hermanas están unidas por el centrómero.
cromatina: complejo de DNA y proteína que constituye los cromosomas eucarióticos.
cromosoma: conjunto de una doble hélice individual de DNA y las proteínas que ayudan a organizar el DNA.
cromosoma duplicado: cromosoma eucariótico después de la replicación del DNA; se compone de dos cromátidas hermanas unidas por los centrómeros.
cromosomas sexuales: el par de cromosomas que normalmente determina el sexo de un organismo; por ejemplo, los cromosomas X y Y en los mamíferos.
cruza de prueba: experimento de crianza en el cual un individuo que presenta el fenotipo dominante se aparea con un individuo que es homocigóticamente recesivo para el mismo gen. La proporción de progenie con fenotipo dominante *versus* recesivo puede usarse para determinar el genotipo del individuo fenotípicamente dominante.
cubierta seminal: cubierta más exterior de una semilla; es delgada, resistente e impermeable y se forma a partir de los tegumentos del óvulo.
cuello de botella de población: forma de deriva genética en la que una población se vuelve extremadamente pequeña; podría dar pie a diferencias en las frecuencias alélicas en comparación con otras poblaciones de la especie y a una pérdida de variabilidad genética.
cuello del útero: anillo de tejido conectivo situado en el extremo exterior del útero y que conduce hacia la vagina.
cuerda vocal: una de un par de bandas de tejido elástico que se extienden transversalmente en la abertura de la laringe y producen sonido cuando se hace pasar aire forzado entre ellas. Ciertos músculos alteran la tensión de las cuerdas vocales y controlan el tamaño y la forma de la abertura, lo que a su vez determina si se produce o no sonido y qué tono tendrá.
cuerpo basal: estructura semejante a un centriolo que produce un cilio o flagelo y ancla esta estructura dentro de la membrana plasmática.
cuerpo calloso: banda de axones que comunica los dos hemisferios cerebrales de los vertebrados.
cuerpo celular: parte de la neurona que contiene la mayor parte de los organelos celulares comunes; es típicamente un sitio de integración de los estímulos que llegan a la neurona.
cuerpo de Barr: cromosoma X inactivado de las células de los mamíferos hembra, que tienen dos cromosomas X; normalmente se observa como una mancha oscura en el núcleo.
cuerpo fructífero: estructura reproductora formadora de esporas de ciertos protistas, bacterias y hongos.
cuerpo lúteo: en el ovario de los mamíferos, estructura que se forma a partir del folículo después de la ovulación y que secreta las hormonas estrógeno y progesterona.
cuerpo polar: en la ovogénesis, célula pequeña que contiene un núcleo, pero prácticamente ningún citoplasma; se produce en la primera división meiótica del ovocito primario.
curva de supervivencia: curva que se obtiene cuando el número de individuos de cada edad en la población se grafica contra su edad, que por lo regular se expresa como un porcentaje de su esperanza de vida máxima.
curva J: curva de crecimiento, con forma de J, de una población en crecimiento exponencial en la que números crecientes de individuos se unen a la población durante cada periodo sucesivo.
curva S: curva de crecimiento, con forma de S, que describe a una población de organismos longevos introducidos en un área nueva; consiste en un periodo inicial de crecimiento exponencial seguido de un índice de crecimiento decreciente y, por último, estabilidad relativa en torno a un índice de crecimiento de cero.
cutícula: recubrimiento céreo o graso de las superficies expuestas de las células epidérmicas de muchas plantas terrestres; favorece la retención de agua.
danza ondulante: forma simbólica de comunicación empleada por las abejas recolectoras de miel para comunicar la ubicación de una fuente de alimentos a sus compañeras de colmena.
de vida libre: no parásito.
deficiencia inmunológica combinada grave (SCID): desorden en el que no se forman células inmunológicas, o se forman muy pocas; el sistema inmune no puede responder debidamente a la invasión de organismos patógenos y el individuo es muy vulnerable a infecciones comunes.
deforestación: tala excesiva de árboles, principalmente en las selvas tropicales, para desmontar tierras destinadas a la agricultura.
dendrita: ramificación que se extiende hacia afuera desde el cuerpo celular de una neurona; especializada para responder a las señales provenientes del medio externo o de otras neuronas.
dependiente de la densidad: todo factor, como la depredación, por ejemplo, que limita el tamaño de una población con más eficacia a medida que la densidad de población aumenta.
deposición ácida: sedimentación de ácido nítrico o sulfúrico, ya sea disuelto en la lluvia (lluvia ácida) o en forma de partículas secas, como resultado de la producción de óxidos de nitrógeno o dióxido de azufre por combustión, principalmente de combustibles fósiles.
depredación: el acto de matar y comer otro organismo vivo.
depredador: organismo que mata y come otros organismos.
deriva genética: cambio en la frecuencia alélica de una población pequeña por razones puramente fortuitas.
dermis: capa de piel que está debajo de la epidermis; se compone de tejido conectivo y contiene vasos sanguíneos, músculos, terminaciones nerviosas y glándulas.
desarrollo: proceso por el cual un organismo se convierte en adulto a partir de un óvulo fecundado y finalmente muere.
desarrollo directo: vía de desarrollo en la que el hijo nace en forma de versión en miniatura del adulto y su forma corporal no cambia radicalmente al crecer y madurar.
desarrollo indirecto: vía de desarrollo en la que un descendiente sufre cambios radicales de forma corporal a medida que madura.
descomponedor: organismo, generalmente un hongo o una bacteria, que digiere material orgánico secretando enzimas digestivas en el medio; al mismo tiempo, el proceso libera nutrimentos hacia el medio.
desertificación: propagación de los desiertos debido a las actividades humanas.
desierto: bioma en el que caen menos de 25 a 50 centímetros de lluvia cada año.
desmosoma: fuerte empalme de célula con célula que fija células adyacentes unas a otras.
desnaturalización: disrupción de la estructura secundaria o terciaria de una proteína, dejando intacta su secuencia de aminoácidos. Las proteínas desnaturalizadas ya no pueden desempeñar sus funciones biológicas.
desove: método de fecundación externa en el que los progenitores masculino y femenino liberan gametos en el agua, y los espermatozoides deben nadar para llegar a los óvulos.
detritívoro: miembro de un variado grupo de organismos, que comprende desde gusanos hasta buitres, que vive de los desperdicios y restos muertos de otros organismos.
deuterostoma: animal que presenta una modalidad de desarrollo embrionario en la que el celoma se forma a partir de evaginaciones externas del intestino; es característica de los equinodermos y los cordados.
diabetes mellitus: enfermedad que se caracteriza por defectos en la producción, liberación o recepción de insulina y por altos niveles de glucosa en la sangre que fluctúan con la ingesta de azúcar.
diafragma: en el sistema respiratorio, músculo con forma de domo que constituye el piso de la cavidad torácica y que, cuando se contrae, tira de sí mismo hacia abajo para agrandar la cavidad torácica e introducir aire en los pulmones; en un sentido reproductivo, caperuza de caucho anticonceptiva que ajusta perfectamente sobre el cuello del útero e impide la entrada de espermatozoides al útero, con lo cual se imposibilita el embarazo.
diálisis: difusión pasiva de sustancias a través de una membrana semipermeable artificial.
diatomea: protista que incluye formas fotosintetizadoras con cubiertas externas vítreas compuestas de dos partes; importantes organismos fotosintetizadores de aguas dulces y saladas.
dicotiledónea: planta con flores que se caracteriza por tener embriones con dos cotiledones, u hojas seminales, modificados para almacenar alimento.
diferenciación: proceso mediante el cual células relativamente poco especializadas, en particular de embriones, se especializan para convertirse en tipos de tejidos determinados.
difosfato de adenosina (ADP): molécula compuesta del azúcar ribosa, la base adenina y dos grupos fosfato; componente del ATP.
difusión: desplazamiento neto de partículas de una región de alta concentración de la partícula a una región de baja concentración, inducido por el gradiente de concentración; puede llevarse a cabo dentro de un fluido en su totalidad, o a través de una barrera, como una membrana, por ejemplo.

difusión facilitada: difusión de moléculas a través de una membrana, asistida por poros de naturaleza proteínica o transportadores integrados a la membrana.
difusión simple: difusión de agua, gases disueltos o moléculas solubles en lípidos a través de la bicapa fosfolipídica de una membrana celular.
digestión: proceso de degradación física y química de los alimentos para convertirlos en moléculas capaces de ser absorbidas por las células.
digestión extracelular: degradación física y química del alimento que se lleva a cabo fuera de una célula, normalmente en una cavidad digestiva.
digestión intracelular: degradación química del alimento dentro de células individuales.
dinoflagelado: protista que incluye formas fotosintetizadoras con dos flagelos que se proyectan a través de placas como de armadura; los dinoflagelados son abundantes en los océanos; se reproducen con rapidez y dan origen a las "mareas rojas".
dioico: término que se aplica a los organismos en que los gametos masculino y femenino son producidos por individuos diferentes, no por un mismo individuo.
diploide: célula que tiene pares de cromosomas homólogos.
disacárido: carbohidrato que se forma por la unión covalente de dos monosacáridos.
disco embrionario: en el desarrollo embrionario humano, es el grupo de células plano y de dos capas que separa la cavidad amniótica del saco vitelino.
disco intervertebral: cojincillo de cartílago entre dos vértebras que actúa como amortiguador de impactos.
disolvente: líquido capaz de disolver (dispersar de manera uniforme) otras sustancias en sí mismo.
dispositivo intrauterino (DIU): pequeña espira, objeto curvo de forma irregular o escudo de cobre o plástico que se inserta en el útero; método anticonceptivo que actúa irritando el revestimiento del útero para que no reciba el embrión.
disruptores endocrinos: contaminantes ambientales que interfieren con la función endocrina, en muchos casos trastornando la acción de las hormonas sexuales.
distribución aleatoria: distribución característica de poblaciones en la que la probabilidad de hallar un individuo es igual en todas las partes de un área.
distribución independiente: véase *ley de distribución independiente de los caracteres*.
distribución por grupos (dispersión amontonada): distribución característica de las poblaciones en las que los individuos se asocian en grupos; éstos pueden ser sociales o estar basados en la necesidad de un recurso localizado.
distribución uniforme: distribución característica de una población que tiene un reparto relativamente regular de los individuos, comúnmente como resultado de un comportamiento territorial.
divergencia: condición en la que un número reducido de neuronas aportan estímulos a un número mayor de células.
división: categoría taxonómica comprendida dentro de un reino y constituida por clases afines de plantas, hongos, bacterias o protistas parecidos a plantas.
división celular: división de una célula en dos; es el proceso de reproducción celular.
división celular meiótica: meiosis seguida de citocinesis.
división celular mitótica: mitosis seguida de citocinesis.
división parasimpática: división del sistema nervioso autónomo que produce respuestas en buena parte involuntarias relacionadas con el mantenimiento de funciones normales del cuerpo, como la digestión.
división simpática: división del sistema nervioso autónomo que produce respuestas en gran medida involuntarias para preparar al cuerpo ante situaciones de tensión o altamente energéticas.
DNA helicasa: enzima que ayuda a desenroscar la doble hélice de DNA durante la replicación del DNA.
DNA ligasa: enzima que une los azúcares y fosfatos de una cadena de DNA para formar un esqueleto continuo de azúcar-fosfato.
DNA polimerasa: enzima que enlaza los nucleótidos de DNA para formar una cadena continua, con base en una cadena de DNA preexistente que se usa como plantilla o molde.
DNA recombinante: DNA que ha sido alterado por la recombinación de genes de un organismo distinto, por lo regular de otra especie.
doble enlace covalente: enlace covalente en el que dos átomos comparten dos pares de electrones.
doble hélice: forma de la molécula de DNA de doble cadena; es como una escalerilla retorcida a lo largo con forma de sacacorchos.
dominancia apical: fenómeno mediante el cual el extremo de un brote en crecimiento inhibe el retoño de yemas laterales.
dominancia incompleta: patrón hereditario en el cual el fenotipo heterocigótico es intermedio entre los dos fenotipos homocigóticos.
dominante: alelo capaz de determinar en su totalidad el fenotipo de los heterocigotos, de modo que resulta imposible distinguir a éstos de otros individuos homocigóticos respecto al alelo; en los heterocigotos se enmascara totalmente la expresión del otro alelo (el recesivo).
dominio: la categoría más amplia de clasificación de los organismos; los organismos se clasifican en tres dominios: Bacteria, Archaea y Eukarya.
dopamina: transmisor cerebral que tiene acciones principalmente inhibitorias. La pérdida de neuronas que contienen dopamina da origen a la enfermedad de Parkinson.
dormancia o letargo: estado en el que un organismo no crece ni se desarrolla; se caracteriza habitualmente por una reducción de la actividad metabólica y resistencia a condiciones ambientales adversas.
dorsal: referente a la superficie superior, posterior o más alta de un animal cuya cabeza está orientada hacia adelante.
ducha vaginal: lavado de la vagina; después del coito, intento por arrastrar los espermatozoides fuera de la vagina mediante un lavado antes que entren en el útero; es un método anticonceptivo poco eficaz.
duramen: xilema más viejo que contribuye a la resistencia del tronco de los árboles.
ecolocación: uso de sonidos ultrasónicos, que rebotan en los objetos cercanos, para generar una "imagen" auditiva del medio circundante; la utilizan los murciélagos y los delfines.
ecología: estudio de las relaciones entre los organismos y con su entorno inanimado.
ecosistema: todos los organismos comprendidos en una región definida, junto con su entorno inanimado.
ectodermo: la capa más externa de tejido embrionario que da origen a estructuras como el pelo, la epidermis y el sistema nervioso.
efecto fundador: tipo de deriva genética en el que una población aislada fundada por un número reducido de individuos desarrolla frecuencias alélicas muy diferentes de las de la población progenitora, como resultado de la inclusión fortuita de cantidades desproporcionadas de ciertos alelos en los fundadores.
efecto invernadero: proceso en el que ciertos gases, como el dióxido de carbono y el metano, atrapan la energía de la luz solar en forma de calor, en la atmósfera de un planeta; el vidrio de un invernadero produce el mismo efecto. El resultado, que es el calentamiento global, se intensifica debido a la producción de estos gases por los seres humanos.
efector: dícese de la parte del cuerpo (normalmente un músculo o una glándula) que ejecuta respuestas con la dirección del sistema nervioso.
eficacia biológica: éxito reproductivo de un organismo; se expresa comúnmente en relación con el éxito reproductivo promedio de todos los individuos de la misma población.
eficacia biológica inclusiva: éxito reproductivo de todos los organismos que tienen un alelo determinado; normalmente se expresa en relación con el éxito reproductivo promedio de todos los individuos de la misma población; compárese con *eficacia biológica*.
electroforesis en gel: técnica en la que se colocan moléculas (como fragmentos de DNA, por ejemplo) en pistas restringidas de una lámina fina de material gelatinoso y se exponen a un campo eléctrico; las moléculas migran con una rapidez que está determinada por ciertas características, como la longitud, por ejemplo.
electrolocación: producción de señales eléctricas de alta frecuencia mediante un órgano eléctrico situado delante de la cola de los peces débilmente eléctricos; se utiliza para percibir y localizar objetos cercanos.
electrón: partícula subatómica, presente en una capa electrónica que rodea el núcleo de un átomo, que tiene una unidad de carga negativa y muy poca masa.
elemento: sustancia que no se puede descomponer ni transformar en una sustancia más simple por los medios químicos ordinarios.
elemento de vaso: una de las células de un vaso de xilema; alargada, muerta en la madurez, con gruesas paredes celulares laterales lignificadas para soporte, pero con muchas perforaciones o sin pared en los extremos.
elemento del tubo criboso: una de las células de un tubo criboso, que forman el floema.
embrioblasto: en el desarrollo embrionario humano, grupo de células a un lado del blasto-

cisto, a partir de las cuales se desarrolla el embrión.
embrión: en los animales, etapas del desarrollo que se inician con la fecundación del óvulo y terminan con la eclosión o el nacimiento; en los mamíferos, en particular, etapas iniciales en las que el animal en desarrollo aún no se asemeja al adulto de la especie.
emigración: migración de individuos fuera de una región.
encéfalo: parte del sistema nervioso central de los vertebrados que está encerrada dentro del cráneo.
endergónico: dícese de una reacción química que necesita una aportación de energía para llevarse a cabo; reacción "cuesta o corriente arriba".
endocitosis: proceso por el que la membrana plasmática engloba el material extracelular y forma sacos envueltos en membrana que entran en el citoplasma y de este modo introducen material en la célula.
endocitosis mediada por receptores: toma selectiva de moléculas del fluido extracelular por unión a un receptor situado en una punteadura recubierta de la membrana plasmática y estrangulación de la punteadura recubierta para formar una vesícula que se introduce en el citoplasma.
endodermis: la capa más interna de células pequeñas y estrechamente ajustadas de la corteza de la raíz, que forman un anillo en torno del cilindro vascular.
endodermo: la capa tisular embrionaria más interna que da origen a estructuras como el revestimiento de los tractos digestivo y respiratorio.
endoesqueleto: esqueleto rígido interno con articulaciones flexibles que permiten el movimiento.
endometrio: revestimiento nutritivo interior del útero.
endorfina: miembro de un grupo de neuromoduladores cerebrales peptídicos de los vertebrados que, al reducir la sensación de dolor, imita en parte la acción de los narcóticos opiáceos.
endospermo: tejido triploide que almacena alimento en las semillas de las plantas con flores para nutrir al embrión vegetal en desarrollo.
endospora: estructura protectora en reposo de ciertas bacterias con forma de bastón que soporta las condiciones ambientales desfavorables.
energía: capacidad para realizar trabajo.
energía cinética: la energía de movimiento; incluye luz, calor, movimiento mecánico y electricidad.
energía de activación: en una reacción química, la energía necesaria para obligar a las capas electrónicas de los reactivos a juntarse antes de la formación de los productos.
energía potencial: energía "almacenada"; normalmente, energía química o energía de posición dentro de un campo gravitacional.
enfermedad autoinmune: trastorno en el que el sistema inmune produce anticuerpos contra las células del propio cuerpo.
enfermedad de Huntington: trastorno genético incurable, cuya causa es un alelo dominante, que produce un deterioro cerebral progresivo con pérdida de coordinación motora, movimientos agitados, alteraciones de la personalidad y finalmente la muerte.
enfermedad de transmisión sexual: enfermedad que se comunica de una persona a otra por contacto sexual.
enfisema: afección en la que los alveolos pulmonares se tornan frágiles y se rompen, lo que reduce el área de intercambio de gases.
enlace covalente: enlace químico entre átomos en el que se comparten electrones.
enlace covalente no polar: enlace covalente en el que los electrones se comparten equitativamente.
enlace covalente polar: enlace covalente en el que los electrones se comparten de forma desigual, de manera que un átomo es relativamente negativo y el otro es relativamente positivo.
enlace covalente sencillo: enlace covalente en el que dos átomos comparten un par de electrones.
enlace covalente triple: enlace covalente en el que dos átomos comparten tres pares de electrones.
enlace iónico: enlace químico que se forma debido a la atracción eléctrica entre iones con carga positiva e iones con carga negativa.
enlace peptídico: enlace covalente entre el nitrógeno del grupo amino de un aminoácido y el carbono del grupo carboxilo de un segundo aminoácido; une a dos aminoácidos en un péptido o una proteína.
enlace químico: fuerza de atracción entre átomos vecinos que los mantiene unidos en una molécula.
entrecruzamiento: intercambio de segmentos correspondientes de las cromátidas de dos cromosomas homólogos durante la meiosis.
entrenudo: parte de un tallo comprendida entre dos nudos.
entropía: medida del grado de aleatoriedad y desorden de un sistema.
envoltura nuclear: sistema de doble membrana que rodea al núcleo de las células eucarióticas; la membrana externa suele continuar en el retículo endoplásmico.
enzima: catalizador de naturaleza proteica que acelera reacciones biológicas específicas.
enzima de restricción: enzima que se aisla generalmente de bacterias y que corta DNA de doble cadena en una secuencia de nucleótidos específica; la secuencia de nucleótidos cortada difiere según la enzima de restricción.
eosinófilo: tipo de leucocito que converge hacia los invasores parasitarios y libera sustancias que los matan.
epicótilo: parte del brote embrionario situado arriba de los cotiledones, pero abajo de la punta del brote.
epidermis: en los animales, tejido epitelial especializado que forma la capa externa de la piel; en las plantas, la capa celular más externa de una hoja, una raíz joven o un tallo tierno.
epidídimo: serie de tubos que tienen comunicación con los túbulos seminíferos de los testículos y reciben esperma de ellos.
epiglotis: lámina de cartílago de la parte baja de la laringe que cubre el orificio de la laringe durante la deglución; dirige el alimento hacia el esófago.
epinefrina: hormona que secreta la médula suprarrenal; se libera en respuesta al estrés y estimula diversas respuestas, como la liberación de glucosa del músculo esquelético y la aceleración del ritmo cardiaco.
equilibrio genético: estado en el que las frecuencias de alelos y la distribución de genotipos de una población no cambian de una generación a la siguiente.
equilibrio químico: condición en la que la reacción "directa" que convierte los reactivos en productos se lleva a cabo con la misma rapidez que la reacción "inversa" que transforma los productos en reactivos, de forma tal que no cambia la composición química.
eritroblastosis fetal: afección en la cual los eritrocitos de un bebé Rh positivo recién nacido son atacados por los anticuerpos que produce su madre Rh negativa, lo que provoca ictericia y anemia. Dos posibles consecuencias de un tratamiento inadecuado son retraso mental y muerte.
eritrocito: glóbulo rojo de la sangre que participa activamente en el transporte de oxígeno y contiene el pigmento rojo hemoglobina.
eritropoyetina: hormona que producen los riñones en respuesta a una deficiencia de oxígeno, lo que estimula la producción de eritrocitos por la médula ósea.
escala pH: escala, con valores de 0 a 14, que se usa para medir la acidez relativa de una solución; una solución con pH = 7 es neutra, un pH de 0 a 7 es ácido y de 7 a 14, básico; cada unidad de la escala representa un cambio de 10 veces en la concentración de H^+.
esclerénquima: tipo de célula vegetal con paredes celulares secundarias gruesas y endurecidas, que generalmente muere como última etapa de la diferenciación y proporciona soporte y protección al cuerpo de la planta.
esclerótica: capa blanca y fibrosa de tejido conectivo que cubre el exterior del globo ocular y forma el blanco del ojo.
escroto: bolsa de piel que contiene los testículos en los mamíferos macho.
esfínter pilórico: músculo circular situado en la base del estómago; regula el paso de quimo al intestino delgado.
esfínter precapilar: anillo de músculo liso entre una arteriola y un capilar que regula el flujo de sangre hacia el lecho capilar.
esófago: conducto muscular por el que pasa el alimento desde la faringe al estómago en los seres humanos y en otros mamíferos.
especiación: proceso de formación de especies, en el que una sola especie se divide en dos o más.
especiación alopátrica: especiación que ocurre cuando dos poblaciones están separadas por una barrera física que impide el flujo de genes entre ellas (aislamiento geográfico).
especiación simpátrica: especiación que se da en poblaciones que no están divididas físicamente; por lo regular se debe a aislamiento ecológico o a aberraciones cromosómicas (como poliploidia).
especie: la unidad básica de la clasificación taxonómica; consta de una población o una serie de poblaciones de organismos estrechamente relacionados y similares. En los organismos de reproducción sexual, una especie se puede definir como una población o serie de poblaciones de organismos que se cruzan libremente en condiciones naturales, pero que no se cruzan con miembros de otras especies.

especie clave: especie cuya influencia sobre la estructura comunitaria es mayor de lo que sugeriría su abundancia.
especie exótica: especie extraña que se introduce en un ecosistema donde no evolucionó; las especies de este tipo pueden prosperar y desarrollarse mejor que las especies nativas.
espermátida: célula haploide derivada del espermatocito secundario por meiosis II; al diferenciarse, da origen al espermatozoide maduro.
espermatocito primario: célula diploide, derivada del espermatogonio por crecimiento y diferenciación, que sufre meiosis para producir cuatro espermatozoides.
espermatocito secundario: célula haploide grande derivada por meiosis I del espermatocito primario diploide.
espermatóforo: en una variación de la fecundación interna en algunos animales, los machos empacan sus espermatozoides en un recipiente que puede insertarse en el tracto reproductor femenino.
espermatogénesis: proceso por el cual se forman los espermatozoides.
espermatogonio: célula diploide que reviste las paredes de los túbulos seminíferos y que da origen a un espermatocito primario.
espermatozoide: el gameto masculino haploide, normalmente pequeño, móvil y con poco citoplasma en su interior.
espermicida: sustancia que mata espermatozoides; se usa para fines anticonceptivos.
espícula: subunidad del endoesqueleto de las esponjas; está hecha de proteína, sílice o carbonato de calcio.
espina: excrecencia dura y puntiaguda de un tallo; normalmente es una rama modificada.
espiráculo: abertura en el segmento abdominal de los insectos, a través del cual ingresa aire en la tráquea.
espirilo: bacteria de forma espiral.
espora: célula reproductora haploide que puede desarrollarse para convertirse en un adulto sin fusionarse con otra célula; en el ciclo de vida de alternancia de generaciones de las plantas, célula haploide producida por meiosis que después sufre repetidamente divisiones mitóticas y diferenciación de células hijas para producir el gametofito, un organismo multicelular haploide.
esporangio: estructura en la que se producen esporas.
esporofito: forma diploide de una planta que produce esporas haploides asexuales por meiosis.
esporozoario: protista parásito con un ciclo de vida complejo en el que por lo regular interviene más de un huésped; se llaman así por su capacidad para formar esporas infecciosas. Un esporozoario muy conocido (género *Plasmodium*) causa el paludismo.
esqueleto: estructura de soporte del cuerpo, sobre el cual actúan los músculos para cambiar la configuración del cuerpo; puede ser externo o interno.
esqueleto apendicular: parte del esqueleto que comprende los huesos de las extremidades y sus uniones al esqueleto axial; cinturas pectoral y pelviana, los brazos, piernas, manos y pies.
esqueleto axial: esqueleto que constituye el eje del cuerpo; incluye el cráneo, la columna vertebral y la caja torácica.
esqueleto de azúcar-fosfato: parte importante de la estructura del DNA; se forma por la unión del azúcar de un nucleótido con el fosfato del nucleótido adyacente, en una cadena de DNA.
esqueleto hidrostático: tipo de organismo que utiliza un fluido contenido en compartimentos del cuerpo para proporcionar soporte y masa contra los que los músculos pueden contraerse.
estambre: estructura reproductora masculina de la flor; consta de filamento y antera, en la que se desarrollan granos de polen.
esterilidad híbrida: reducción de la fecundidad (por lo regular esterilidad total) de los descendientes híbridos de dos especies.
esterilización: método anticonceptivo, en general permanente, en el que se interrumpen las vías por las que los espermatozoides (conducto deferente) o el óvulo (oviductos) deben pasar; es la forma más común de control de la natalidad.
esteroide: véase *hormona esteroidea*.
estigma: extremo de un carpelo que captura el polen.
estilo: filamento que conecta el estigma de un carpelo con el ovario que está en su base.
estoma: abertura ajustable en la epidermis de una hoja, rodeada por un par de células oclusivas, que regula la difusión de dióxido de carbono y agua hacia el interior y el exterior de la hoja.
estómago: bolsa muscular entre el esófago y el intestino delgado, donde se almacena la comida que se desintegra mecánicamente; sitio donde se inicia la digestión de las proteínas.
estría primitiva: en reptiles, aves y mamíferos, la región del ectodermo del disco embrionario de dos capas a través del cual migran células para formar el mesodermo.
estrógeno: en los vertebrados, hormona sexual femenina que producen las células del folículo del ovario; estimula el desarrollo del folículo, la ovogénesis, el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios y el crecimiento del revestimiento uterino.
estrógenos ambientales: sustancias químicas del ambiente que mimetizan algunos de los efectos de los estrógenos en los animales.
estroma: el material semifluido dentro de los cloroplastos, donde están embebidos los *grana*.
estructura cuaternaria: la compleja estructura tridimensional de una proteína compuesta por más de una cadena peptídica.
estructura de edades: distribución de machos y hembras en una población con arreglo a grupos de edad.
estructura primaria: la secuencia de aminoácidos de una proteína.
estructura secundaria: estructura regular repetitiva que adoptan las cadenas proteicas unidas por puentes de hidrógeno; por ejemplo, en una hélice.
estructura terciaria: la compleja estructura tridimensional de una sola cadena peptídica; mantiene su forma gracias a puentes disulfuro entre cisteínas.
estructura vestigial: estructura que no tiene función aparente, pero es homóloga a estructuras funcionales en organismos relacionados y es prueba de la evolución.
estructuras análogas: estructuras con funciones similares y apariencia superficialmente semejante, pero con diferente anatomía, como las alas de los insectos y de las aves. Las semejanzas se deben a presiones ambientales similares, no a una ascendencia común.
estructuras homólogas: estructuras que pueden diferir en cuanto a función, pero que tienen una anatomía similar, supuestamente porque los organismos que las poseen descienden de antepasados que les son comunes.
estuario: zona pantanosa que se forma donde un río desemboca en el océano; en los estuarios la salinidad es muy variable, pero es menor que en el agua de mar y mayor que en el agua dulce.
etileno: hormona vegetal que favorece la maduración de los frutos y la caída de hojas y frutos.
etología: estudio del comportamiento de los animales en condiciones naturales o casi naturales.
eucariótico: dícese de las células de organismos del dominio Eukarya (reinos Protista, Fungi, Plantae y Animalia). Las células eucarióticas tienen material genético encerrado en un núcleo envuelto en una membrana y contienen otros organelos envueltos en membranas.
euglenoide: protista que se caracteriza por tener uno o más flagelos, que asemejan látigos y se usan para la locomoción, y un fotorreceptor que detecta la luz. Los euglenoides son fotosintéticos, pero, si se les priva de clorofila, algunos de ellos son capaces de nutrirse heterotróficamente.
evolución: descendencia de los organismos modernos, con modificaciones, de formas de vida ya existentes; en términos estrictos, todo cambio en las proporciones de diferentes genotipos en una población, de una generación a la siguiente.
evolución convergente: evolución independiente de estructuras semejantes entre organismos no relacionados, como resultado de presiones ambientales similares; véase *estructuras análogas*.
evolución cultural: cambios que se producen en el comportamiento de una población de animales, en especial de seres humanos, en virtud del aprendizaje de comportamientos adquiridos por miembros de generaciones precedentes.
evolución divergente: cambio evolutivo en el que las diferencias entre dos linajes se tornan más pronunciadas al paso del tiempo.
evolución prebiótica: evolución antes de que existiera la vida; en especial, la síntesis abiótica de moléculas orgánicas.
excreción: eliminación de sustancias residuales del organismo; puede llevarse a cabo desde el sistema digestivo, las glándulas cutáneas, el sistema urinario o los pulmones.
exergónico: dícese de una reacción química que libera energía, ya sea en forma de calor o de mayor entropía; reacción "corriente abajo".
exhalación: acto de eliminar aire de los pulmones como resultado de un relajamiento de los músculos respiratorios.
exocitosis: proceso por el que se encierra material intracelular en un saco de paredes membranosas que se desplaza hasta la membrana plasmática, donde se fusiona con ésta y libera el material fuera de la célula.

exoesqueleto: esqueleto rígido externo que sostiene el cuerpo, protege los órganos internos y tiene articulaciones flexibles que permiten el movimiento.
exón: segmento de DNA de un gen eucariótico que codifica los aminoácidos de una proteína (véase también *intrón*).
experimento: tercera operación del método científico; puesta a prueba de una hipótesis mediante observaciones adicionales que llevan a una conclusión.
extensor: músculo que extiende una articulación.
extinción: muerte de todos los miembros de una especie.
extinción masiva: la extinción de un número extraordinariamente grande de especies en un periodo corto de tiempo geológico. Se han presentado extinciones masivas periódicamente durante toda la historia de la vida.
factor Rh: proteína presente en los glóbulos rojos de algunas personas (Rh-positivas), pero no en los de otras (Rh-negativas); la exposición de individuos Rh-negativos a sangre Rh-positiva provoca la producción de anticuerpos para los glóbulos Rh-positivos.
fagocitosis: tipo de endocitocis en la que extensiones de la membrana plasmática envuelven a partículas extracelulares y las transportan al interior de la célula.
familia: categoría taxonómica comprendida dentro de un orden y que se compone de géneros afines.
faringe: en los vertebrados, cámara situada en la parte posterior de la boca y compartida por los sistemas digestivo y respiratorio; en algunos invertebrados, porción del tubo digestivo inmediatamente posterior a la boca.
fecundación: fusión de los gametos haploides masculino y femenino para formar un cigoto.
fecundación cruzada: unión del espermatozoide y el óvulo de dos individuos de la misma especie. Cuando se refiere a las plantas, se conoce como polinización cruzada.
fecundación doble: en las plantas con flores, fusión de dos núcleos de espermatozoides con los núcleos de dos células del gametofito femenino. Un núcleo de espermatozoide se fusiona con el óvulo para formar el cigoto; el segundo núcleo de espermatozoide se fusiona con los dos núcleos haploides de la célula endospérmica primaria para formar una célula endospérmica triploide.
fecundación externa: unión del espermatozoide y el óvulo fuera del cuerpo de uno u otro de los progenitores.
fecundación interna: unión del espermatozoide y el óvulo dentro del cuerpo de la hembra.
fenotipo: características físicas de un organismo; se pueden definir como apariencia externa (digamos, el color de las flores), como conducta o en términos moleculares (como glucoproteínas en los glóbulos rojos).
fermentación: reacciones anaeróbicas que transforman el ácido pirúvico producido por glucólisis en ácido láctico o alcohol y CO_2.
feromona: sustancia producida por un organismo que altera la conducta o el estado fisiológico de otro miembro de la misma especie.
fertilidad a nivel de reemplazo (RLF): tasa de nacimiento media con la que una población reproductora se reemplaza exactamente durante su vida.
feto: etapas tardías del desarrollo embrionario de los mamíferos (después del segundo mes en el caso de los seres humanos), cuando el animal en desarrollo comienza a asemejarse al adulto de la especie.
fibra muscular: célula muscular individual.
fibrilación: contracciones rápidas, mal coordinadas e ineficaces de las células del músculo cardiaco.
fibrina: proteína coagulante que se forma en la sangre en respuesta a una herida; se une a otras moléculas de fibrina y forma una matriz en torno a la cual se forma un coágulo sanguíneo.
fibrosis quística: trastorno hereditario que se caracteriza por la acumulación de sal en los pulmones y la producción de una mucosidad espesa y pegajosa que obstruye las vías respiratorias; restringe el intercambio de aire y favorece las infecciones.
ficocianina: pigmento azul o púrpura que se encuentra en las membranas de los cloroplastos y sirve como molécula auxiliar para recolectar luz en los fotosistemas tilacoides.
fiebre: elevación de la temperatura corporal provocada por sustancias químicas (pirógenos) que los leucocitos liberan en respuesta a una infección.
fijación de carbono: etapas iniciales del ciclo C_3, en las que el dióxido de carbono reacciona con el bisfosfato de ribulosa para formar una molécula orgánica estable.
fijación de nitrógeno: proceso que combina nitrógeno atmosférico con hidrógeno para formar amonio (NH_4^+).
filamento: en las flores, el pedúnculo del estambre, que porta una antera en la punta.
filamento delgado: en el sarcómero, cadena proteica que interactúa con filamentos gruesos para producir contracción muscular; se compone primordialmente de actina, con proteínas accesorias.
filamento grueso: en el sarcómero, haz de miosina que interactúa con filamentos delgados para producir contracción muscular.
filamento intermedio: parte del citoesqueleto de las células eucarióticas que probablemente tiene como función principal el soporte; se compone de varios tipos de proteínas.
filo *(phylum)*: categoría taxonómica de animales y protistas similares a animales que está contenida en un reino y consta de clases relacionadas.
filogenia: la historia evolutiva de un grupo de especies.
filotráquea o pulmón libro: estructura compuesta de capas delgadas de tejido, semejantes a las páginas de un libro, que se halla encerrada en una cámara y sirve como órgano respiratorio de ciertos tipos de arácnidos.
filtración: dentro de la cápsula de Bowman de cada nefrona del riñón, proceso por el que se bombea la sangre a presión, a través de los capilares permeables de los glomérulos para forzar la salida de agua, residuos disueltos y nutrimentos.
filtrado: líquido que se obtiene de una filtración; en los riñones, el líquido producto de la filtración de la sangre a través de los capilares glomerulares.
fimbria: en los mamíferos hembras, prolongaciones ciliadas del oviducto, parecidas a dedos, que empujan el óvulo desde el ovario hacia el oviducto durante la ovulación.
fisión binaria: (1) proceso por el cual una bacteria se divide a la mitad y produce dos descendientes idénticos. (2) reproducción asexual que se lleva a cabo dividiendo el cuerpo en dos organismos completos más pequeños.
fitocromo: pigmento vegetal sensible a la luz que media muchas respuestas de las plantas a la luz, como la floración, el alargamiento de los tallos y la germinación de las semillas.
fitoplancton: protistas fotosintetizadores que abundan en los ambientes marinos y de agua dulce.
flagelo: extensión larga de la membrana plasmática, parecida a un pelo; en las células eucarióticas, contiene microtúbulos dispuestos según un patrón de 9 + 2. El movimiento de los flagelos impulsa a ciertas células en los medios líquidos.
flexor: músculo que flexiona (reduce el ángulo de) una articulación.
floema: tejido conductor de las plantas vasculares que transporta verticalmente una solución concentrada de azúcares en la planta.
floema primario: floema de tallos jóvenes producidos a partir de un meristemo apical.
floema secundario: floema producido a partir de las células que surgen hacia el exterior del *cambium* vascular.
flor: estructura reproductora de las angiospermas.
flor completa: flor que tiene las cuatro partes florales (sépalos, pétalos, estambres y carpelos).
flor incompleta: flor a la que le falta alguna de las cuatro partes florales (sépalos, pétalos, estambres o carpelos).
florígena: miembro de un grupo de hormonas vegetales que activan o inhiben la floración; la duración del día es un estímulo.
fluido: un líquido o gas.
flujo de genes: desplazamiento de alelos de una población a otra debido a la migración de organismos individuales.
flujo en masa: movimiento armónico de muchas moléculas de un gas o líquido, de una región de mayor presión a una región de presión más reducida.
folículo: en el ovario de los mamíferos hembras, el ovocito y las células accesorias que lo rodean.
folículo piloso: glándula de la dermis en los mamíferos, formada a partir de tejido epitelial, que produce el pelo.
foraminífero: protista acuático (principalmente marino) que se caracteriza por tener una concha de carbonato de calcio típicamente muy elaborada.
formación reticular: red difusa de neuronas que se extiende desde el rombencéfalo, pasando por el mesencéfalo y llega a las regiones inferiores del prosencéfalo; participa en el filtrado de señales sensoriales y en la regulación de la información que se retransmite a los centros conscientes del cerebro para atención ulterior.
fosfolípido: lípido que consiste en glicerina unida a dos moléculas de ácido graso y un grupo fosfato, el cual lleva otro grupo de áto-

mos que por lo regular está cargado y contiene nitrógeno. Una doble capa de fosfolípidos es un componente de todas las membranas celulares.
fósil: restos de un organismo muerto, normalmente preservados en roca; pueden ser huesos o madera petrificada; conchas; impresiones de formas corporales, como plumas, piel u hojas; o marcas dejadas por organismos, como huellas de patas, por ejemplo.
fotón: la unidad más pequeña de energía luminosa.
fotopigmento: sustancia química de células fotorreceptoras que, al incidir en ella la luz, cambia su conformación molecular.
fotorreceptor: célula receptora que responde a la luz; en vertebrados, los bastones y conos.
fotorrespiración: serie de reacciones en las plantas en las que el O_2 reemplaza al CO_2 durante el ciclo C_3, lo que impide la fijación de carbono; este proceso de desecho domina cuando las plantas C_3 se ven obligadas a cerrar sus estomas para evitar la pérdida de agua.
fotosíntesis: la serie completa de reacciones químicas en las que se utiliza la energía de la luz para sintetizar moléculas orgánicas energéticas, por lo general carbohidratos, a partir de moléculas inorgánicas poco energéticas, generalmente dióxido de carbono y agua.
fotosistema: en las membranas tilacoides, un complejo recolector de luz y su correspondiente sistema de transporte de electrones.
fototáctico: capaz de detectar y responder a la luz.
fototropismo: crecimiento respecto a la dirección de la luz.
fóvea: en la retina de los vertebrados, la región central donde se enfocan las imágenes; contiene conos en una disposición muy cerrada.
fragmento de restricción: trozo de DNA que se aisló cortando un trozo más grande de DNA con enzimas de restricción.
frecuencia de alelos: respecto a cualquier gen específico, la proporción relativa de cada alelo de ese gen en una población.
fruto: en las plantas con flor, ovario maduro (más, en ciertos casos, otras partes de la flor) que contiene las semillas.
fuente: en las plantas, cualquier estructura que sintetiza activamente azúcares y desde la cual se transportará fluido de floema.
gameto: célula sexual haploide que se forma en los organismos que se reproducen sexualmente.
gametofito: etapa multicelular haploide del ciclo vital de las plantas.
ganglio: agrupamiento de neuronas.
ganglio de raíz dorsal: ganglio situado en la rama dorsal (sensorial) de cada nervio espinal, que contiene los cuerpos celulares de las neuronas sensoriales.
ganglio linfático: pequeña estructura que filtra linfa; contiene linfocitos y macrófagos que inactivan a partículas ajenas como bacterias.
gas de invernadero: gas, como el dióxido de carbono o el metano, que atrapa la energía de la luz solar en forma de calor, en la atmósfera de un planeta; gas que participa en el efecto invernadero.
gastrina: hormona producida por el estómago; estimula la secreción de ácido en respuesta a la presencia de alimento.
gástrula: en el desarrollo animal, embrión de tres capas celulares llamadas ectodermo, mesodermo y endodermo. Generalmente, el endodermo encierra el intestino primitivo.
gastrulación: proceso por el que una blástula se transforma en gástrula; incluye la formación del endodermo, el ectodermo y el mesodermo.
gemación: reproducción asexual por crecimiento de una copia en miniatura del animal adulto, o yema, sobre el cuerpo del progenitor. La yema se separa e inicia una existencia independiente.
gen: unidad de herencia que codifica la información necesaria para especificar la secuencia de aminoácidos de las proteínas y, por tanto, rasgos determinados; segmento de DNA que tiene una función y está situado en un lugar específico de un cromosoma.
gen egoísta: concepto de que los genes promueven su propia supervivencia en los individuos mediante un comportamiento innato de autosacrificio que promueve la supervivencia de otros que llevan los mismos genes; ayuda a explicar la evolución del altruismo.
generación espontánea: la propuesta de que seres vivos pueden surgir de materia inanimada.
género: categoría taxonómica incluida dentro de una familia y que comprende especies que guardan una relación muy estrecha unas con otras.
genética poblacional: estudio de la frecuencia, distribución y herencia de alelos en una población.
genoma: juego completo de genes que posee un miembro de una especie determinada.
genotipo: composición genética de un organismo; los alelos de cada gen que el organismo tiene efectivamente.
germinación: crecimiento y desarrollo de una semilla, espora o grano de polen.
giberelina: hormona vegetal que estimula la germinación de la semilla, el desarrollo del fruto y la división y alargamiento de las células.
gimnospermas: plantas de semilla sin flor, como las coníferas, las cicadáceas y el gingko.
giro: distribución aproximadamente circular de corrientes oceánicas que se forma porque los continentes interrumpen el flujo de aquéllas; gira en el sentido de las manecillas del reloj en el Hemisferio Norte y en sentido contrario en el Hemisferio Sur.
glándula: grupo de células especializadas en secretar sustancias como sudor u hormonas, por ejemplo.
glándula bulbouretral: en los mamíferos machos, glándula que secreta un líquido mucoso básico que forma parte del semen.
glándula endocrina: glándula sin conductos productora de hormonas; se compone de células que liberan sus secreciones en el fluido extracelular, desde donde las secreciones se difunden al interior de los capilares cercanos.
glándula exocrina: glándula que libera sus secreciones hacia conductos que llevan al exterior del cuerpo o al interior del tracto digestivo.
glándula mamaria: glándula que produce leche y que los mamíferos usan para nutrir a sus crías.
glándula pineal: pequeña glándula dentro del cerebro que secreta melatonina; controla los ciclos reproductivos estacionales de algunos mamíferos.
glándula sebácea: glándula de la dermis, formada a partir de tejido epitelial, que produce la sustancia oleosa llamada sebo que lubrica la epidermis.
glándula suprarrenal: glándula endocrina de los mamíferos, adyacente a los riñones; secreta hormonas esteroideas cuya función tiene que ver con la regulación del agua y la respuesta al estrés.
glicerol: alcohol de tres átomos de carbono al que se enlazan de forma covalente ácidos grasos para formar grasas y aceites.
glomérulo: densa red de capilares de paredes finas, situada dentro de la cápsula de Bowman de cada nefrona del riñón, donde la presión sanguínea fuerza el paso de agua y nutrimentos disueltos a través de las paredes de los capilares para su filtración en la nefrona.
glucagón: hormona que secreta el páncreas; aumenta el azúcar en sangre estimulando el desdoblamiento de glucógeno (a glucosa) en el hígado.
glucocorticoides: clase de hormonas que libera la corteza suprarrenal en respuesta a la presencia de ACTH; aumentan la disponibilidad de energía en el organismo estimulando la síntesis de glucosa.
glucógeno: polímero de glucosa largo y ramificado que los animales almacenan en los músculos y el hígado y que se metaboliza como fuente de energía.
glucólisis: serie de reacciones que se llevan a cabo en el citoplasma para descomponer la glucosa en dos moléculas de ácido pirúvico y producir dos moléculas de ATP; no necesita oxígeno, pero puede llevarse a cabo en presencia de él.
glucoproteína: proteína que está unida a un carbohidrato.
glucosa: el monosacárido más común, cuya fórmula es $C_6H_{12}O_6$; casi todos los polisacáridos, como la celulosa, el almidón y el glucógeno, se componen de subunidades de glucosa unidas entre sí por enlaces covalentes.
gónada: órgano donde se forman las células reproductoras; en los machos, los testículos, y en las hembras, los ovarios.
gonadotropina coriónica (GC): hormona que secreta el corion (una de las membranas fetales); mantiene la integridad del cuerpo lúteo durante las primeras etapas del embarazo.
gonorrea: infección bacteriana de transmisión sexual de los órganos reproductores; si no se trata, puede provocar esterilidad.
gradiente: diferencia de concentración, presión o carga eléctrica entre dos regiones.
gradiente de concentración: diferencia de concentración de una sustancia entre dos partes de un fluido o a través de una barrera, como una membrana, por ejemplo.
granum **(plural, *grana*):** pila de tilacoides de los cloroplastos.
grasa (molecular): lípido que se compone de tres ácidos grasos unidos por enlaces covalentes a glicerol; es sólida a temperatura ambiente.
graso (tejido): tejido adiposo; tejido conectivo que almacena la grasa lipídica; se compone de células repletas de triglicéridos.
gravitropismo: crecimiento con respecto a la dirección de la gravedad.
grupo funcional: uno de varios grupos de átomos que es común encontrar en las molécu-

las orgánicas, como, por ejemplo, los grupos hidrógeno, hidroxilo, amino, carboxilo y fosfato, que determina las características y la reactividad química de la molécula.
guanina: base nitrogenada presente en el DNA y en el RNA; su abreviatura es *G*.
gusto: sentido químico para detectar sustancias disueltas en agua o saliva; en los mamíferos, percepciones de sabor dulce, agrio, amargo o salado producidas por la estimulación de receptores en la lengua.
habituación: aprendizaje simple que se caracteriza por la disminución de la respuesta a un estímulo inocuo repetido.
halófilo: literalmente "amante de la sal"; tipo de arqueo que medra en soluciones salinas concentradas.
haploide: dícese de las células que tienen un solo miembro de cada par de cromosomas homólogos.
haz vascular: cadena de xilema y floema de las hojas y tallos; en las hojas suele llamarse *vena*.
heces: material residual semisólido que queda en el intestino una vez que ha terminado la absorción y que se evacua a través del ano. Las heces contienen residuos no digeribles y cuerpos de bacterias muertas.
hélice: estructura secundaria de una proteína, enroscada como un resorte.
heliozoario: protista acuático (principalmente de agua dulce) semejante a los animales; algunos heliozoarios tienen conchas muy elaboradas a base de sílice.
hemisferio cerebral: una de las dos mitades casi simétricas del cerebro, enlazadas por una banda ancha de axones conocida como cuerpo calloso.
hemocele: cavidad sanguínea del cuerpo de ciertos invertebrados donde la sangre baña los tejidos directamente; parte de un sistema circulatorio abierto.
hemodiálisis: procedimiento que estimula la función renal en los individuos con riñones dañados o ineficaces; se desvía la sangre fuera del cuerpo, se filtra por medios artificiales y se devuelve al cuerpo.
hemofilia: enfermedad recesiva vinculada al sexo, en la cual la sangre no se coagula de forma normal.
hemoglobina: proteína que contiene hierro y que imparte a los eritrocitos su color; se une al oxígeno en los pulmones y libera este elemento en los tejidos.
hendidura branquial de la faringe: abertura situada en la parte posterior de la boca, que conecta el tubo digestivo con el entorno exterior; presente (en alguna etapa de la vida) en todos los cordados.
herbívoro: literalmente "que come plantas"; organismo que se alimenta directa y exclusivamente de productores; consumidor primario.
herencia: transmisión genética de características del progenitor a sus descendientes.
herencia de características adquiridas: hipótesis que afirma que el cuerpo de los organismos cambia a lo largo de su vida por el uso y la falta de uso, y que estos cambios se heredan a los descendientes.
herencia poligénica: patrón de herencia en el que las interacciones de dos o más genes funcionalmente similares determinan el fenotipo.
hermafrodita: (n.) organismo que posee órganos sexuales tanto masculinos como femeninos; (adj.) que posee órganos sexuales tanto masculinos como femeninos. Algunos animales hermafroditas se autofecundan; otros deben intercambiar células sexuales con una pareja.
herpes genital: enfermedad de transmisión sexual cuya causa es un virus; origina la formación de dolorosas ampollas en los órganos genitales y en la piel cercana a ellos.
heterocigótico: que tiene dos alelos diferentes de un mismo gen; también se usa el término *híbrido* con el mismo significado.
heterótrofo: literalmente "que se alimenta de otros"; organismo que se alimenta de otros organismos; consumidor.
hibridación de DNA-DNA: técnica mediante la cual se separa el DNA de dos especies en cadenas individuales y luego se permite que se forme de nuevo; puede existir DNA híbrido de doble cadena de dos especies si la secuencia de nucleótidos es complementaria. Cuanto mayor es el grado de hibridación, más próxima es la afinidad evolutiva de las dos especies.
híbrido: organismo cuyos progenitores difieren en al menos una característica genéticamente determinada; también se aplica a los descendientes de progenitores de especies diferentes.
hibridoma: célula que se produce al fusionarse una célula productora de anticuerpos con una célula de mieloma; se usa para producir anticuerpos monoclonales.
hidrofílico: dícese de una sustancia que se disuelve fácilmente en agua o de partes de una molécula grande que forman puentes de hidrógeno con el agua.
hidrofóbico: dícese de una sustancia que no se disuelve en agua.
hidrólisis: reacción química en la que se rompe un enlace covalente por medio de la adición de hidrógeno al átomo de un lado del enlace original y de un grupo hidroxilo al átomo del otro lado; es la inversa de la síntesis por deshidratación.
hifa: estructura parecida a un hilo que se compone de células alargadas, por lo general con muchos núcleos haploides; muchas hifas constituyen el cuerpo fúngico.
hígado: órgano con diversas funciones que incluyen producción de bilis, almacenamiento de glucógeno y destoxificación de venenos.
hipermetropía: incapacidad para enfocar la vista en objetos cercanos; se debe a que el globo ocular es un poco más corto de lo debido.
hipertensión: presión arterial sanguínea que está crónicamente por encima del nivel normal.
hipertónica: dícese de una solución que tiene una concentración mayor de partículas disueltas (y, por tanto, una concentración menor de agua libre) que el citoplasma de una célula.
hipocampo: parte del prosencéfalo de los vertebrados que es importante para las emociones y, en especial, para el aprendizaje.
hipocótilo: parte del brote embrionario que se localiza por debajo de los cotiledones, pero por encima de la raíz.
hipotálamo: región del encéfalo que regula la actividad secretora de la glándula pituitaria; sintetiza, almacena y libera ciertas hormonas peptídicas; dirige las respuestas del sistema nervioso autónomo.
hipótesis: segunda operación del método científico; suposición, basada en observaciones previas, que se plantea como explicación del fenómeno observado y se usa como base para subsiguientes observaciones o experimentos.
hipótesis de un gen, una proteína: proposición de que cada gen codifica la información para sintetizar una sola proteína.
hipótesis endosimbiótica: hipótesis según la cual ciertos organelos, en especial los cloroplastos y las mitocondrias, surgieron como resultado de asociaciones mutuamente provechosas entre los antepasados de las células eucarióticas y bacterias capturadas que vivían en el interior del citoplasma de la célula preeucariótica.
hipotónica: dícese de una solución que tiene una concentración menor de partículas disueltas (y, por tanto, una concentración mayor de agua libre) que el citoplasma de una célula.
histamina: sustancia que liberan ciertas células en respuesta al daño tisular y a la invasión del cuerpo por sustancias extrañas; favorece la dilatación de las arteriolas y la permeabilidad de los capilares y activa algunas de las reacciones de la respuesta inflamatoria.
hoja: excrecencia de un tallo, normalmente plana y capaz de fotosintetizar.
homeobox: secuencia de DNA que contiene el código de ciertas proteínas especiales de 60 aminoácidos que activan o desactivan genes encargados de regular el desarrollo; estas secuencias especifican la diferenciación de las células embrionarias.
homeostasis: mantenimiento de un ambiente relativamente constante, necesario para el funcionamiento óptimo de las células, mediante la actividad coordinada de numerosos mecanismos reguladores que incluyen los sistemas respiratorio, endocrino, circulatorio y excretor.
homínido: ser humano o antepasado prehistórico de los seres humanos, a partir del australopiteco, cuyos fósiles datan de hace al menos 4.4 millones de años.
homocigótico: organismo que tiene dos copias del mismo alelo de un gen determinado; también se dice que es *de raza pura*.
homólogo: cromosoma que es similar en cuanto a apariencia e información genética a otro cromosoma, con el que se aparea durante la meiosis; también recibe el nombre de *cromosoma homólogo*.
hongo cigoto: hongo de la división Zygomycota, que incluye las especies que hacen que se pudra la fruta y el pan se enmohezca.
hongo de clava: hongo de la división Basidiomycota, cuyos miembros (entre los que se cuentan los champiñones, los bejines y los hongos de repisa) se reproducen mediante basidiosporas.
hongo de saco (ascomiceto): hongo de la división Ascomycota, cuyos miembros forman esporas en una especie de saco llamado asca.
hongo imperfecto: hongo de la división Deuteromycota; en ninguna especie de esta división se ha observado la formación de estructuras reproductoras sexuales.
hormona: sustancia química, sintetizada por un grupo de células, que se secreta y luego es transportada por el torrente sanguíneo hasta otras células, cuya actividad se modifica al recibir la hormona.

hormona adrenocorticotrópica (ACTH): hormona que secreta la pituitaria anterior y que estimula la liberación de hormonas por las glándulas suprarrenales, especialmente como respuesta al estrés.
hormona antidiurética (ADH): hormona que se produce en el hipotálamo y que la pituitaria posterior libera en el torrente sanguíneo cuando el volumen de sangre es bajo; aumenta la permeabilidad al agua del túbulo distal y del tubo colector, con lo que se reabsorbe más agua en el torrente circulatorio.
hormona del crecimiento: hormona que produce la pituitaria anterior; estimula el crecimiento, en especial el del esqueleto.
hormona esteroidea: clase de hormona cuya estructura química (cuatro anillos de carbono unidos a diversos grupos funcionales) semeja la del colesterol; los ovarios y la placenta, los testículos y la corteza suprarrenal secretan esteroides, que son lípidos.
hormona estimuladora de la tiroides (TSH): hormona liberada por la pituitaria anterior que estimula la glándula tiroides para que libere hormonas.
hormona estimuladora de melanocitos: hormona liberada por la pituitaria anterior que regula la actividad de los pigmentos cutáneos en algunos vertebrados.
hormona foliculoestimulante (FSH): hormona que produce la pituitaria anterior; estimula la espermatogénesis en los machos y el desarrollo del folículo en las hembras.
hormona inhibidora: hormona que secretan las células neurosecretoras del hipotálamo; inhibe la liberación de hormonas específicas de la pituitaria anterior.
hormona liberadora: hormona secretada por el hipotálamo que causa la liberación de hormonas específicas por la pituitaria anterior.
hormona liberadora de gonadotropina (GnRH): hormona que producen las células neurosecretoras del hipotálamo; estimula la liberación de FSH y LH por las células de la pituitaria anterior. La GnRH interviene en el ciclo menstrual y en la espermatogénesis.
hormona luteinizante (LH): hormona producida por la pituitaria anterior que estimula la producción de testosterona en los machos y el desarrollo del folículo, la ovulación y la producción del cuerpo lúteo en las hembras.
hormona peptídica: hormona que consiste en una cadena de aminoácidos; incluye proteínas pequeñas que funcionan como hormonas.
hormona vegetal: sustancias que regulan el crecimiento de las plantas: auxina, giberelinas, citocininas, etileno y ácido abscísico; se parecen un poco a las hormonas animales en cuanto a que son sustancias producidas por células de un lugar que influyen en el crecimiento o la actividad metabólica de otras células, casi siempre a cierta distancia dentro del cuerpo de la planta.
hueso: tejido conectivo mineralizado y duro que es uno de los componentes principales del endoesqueleto de los vertebrados; proporciona apoyo y puntos para la fijación de los músculos.
hueso compacto: hueso externo duro y resistente; se compone de osteones (sistemas haversianos).
hueso esponjoso: tejido óseo poroso y ligero del interior de los huesos; ubicación de la médula ósea.
huésped: organismo presa en cuya superficie o en cuyo interior vive un parásito; la relación lo daña.
huevo amniótico: huevo de los reptiles y aves; contiene un amnios que encierra un embrión en un ambiente acuoso, lo que permite que el huevo se deposite en tierra firme.
humor acuoso: líquido transparente y acuoso que está entre la córnea y el cristalino del ojo.
humor vítreo: sustancia gelatinosa transparente que llena la cámara grande del ojo entre el lente y la retina.
implantación: proceso mediante el cual el embrión temprano se inserta en el revestimiento del útero.
impresión: proceso por el cual un animal forma una asociación con otro animal u objeto del medio durante un periodo sensitivo de su desarrollo.
incompatibilidad gamética: incapacidad de los espermatozoides de una especie para fecundar el óvulo de otra especie.
incompatibilidad mecánica: incapacidad de organismos macho y hembra para intercambiar gametos, generalmente porque sus estructuras reproductoras son incompatibles.
independiente de la densidad: todo factor que limita el tamaño y el crecimiento de una población, cualquiera que sea su densidad.
índice de masa corporal (IMC): cifra que se calcula a partir del peso y la estatura de un individuo y que se utiliza para estimar la grasa corporal. La fórmula es: peso (en kg)/estatura^2 (en metros cuadrados).
inducción: proceso mediante el cual un grupo de células hace que otras células se diferencien para formar un tipo de tejido específico.
ingeniería genética: modificación dirigida del material genético para alcanzar metas específicas.
inhalación: acto de aspirar aire al interior de los pulmones agrandando la cavidad torácica.
inhibición competitiva: proceso por el cual dos o más moléculas de algún modo similares en cuanto a estructura compiten por el sitio activo de una enzima.
inhibición por retroalimentación (*feedback*): en las reacciones químicas mediadas por enzimas, condición en la que el producto de una reacción inhibe una o más de las enzimas que intervienen en la síntesis del producto.
inmigración: migración de individuos hacia una región.
inmunidad humoral: respuesta inmunitaria en la que los anticuerpos que circulan en la sangre desactivan o destruyen las sustancias extrañas.
inmunidad mediada por células: respuesta inmunitaria en la que las células o sustancias extrañas se destruyen por contacto con células T.
innato: congénito, instintivo; determinado por la constitución genética del individuo.
inorgánico: dícese de toda molécula que no contiene carbono e hidrógeno.
insaturado: dícese de un ácido graso que tiene menos del número máximo de átomos de hidrógeno unidos a su esqueleto de carbono; un ácido graso con uno o más dobles enlaces en su esqueleto de carbono.
insensibilidad a los andrógenos: afección poco común en la que un individuo con cromosomas XY tiene apariencia femenina porque las células de su cuerpo no responden a las hormonas masculinas que están presentes.
inserción: punto de fijación de un músculo al hueso relativamente móvil de un lado de una articulación.
instintivo: innato, congénito; determinado por la constitución genética del individuo.
insulina: hormona que secreta el páncreas; reduce el nivel de azúcar en la sangre estimulando la conversión de glucosa en glucógeno en el hígado.
integración: en las neuronas, proceso consistente en sumar las señales eléctricas provenientes de estímulos sensoriales o de otras neuronas para determinar las señales de salida apropiadas.
intensidad: fuerza de la estimulación o de la respuesta.
interacción hidrofóbica: tendencia de las moléculas hidrofóbicas a agruparse cuando se sumergen en agua.
interfase: etapa del ciclo celular que se desarrolla entre dos divisiones; etapa en la que los cromosomas se replican y se llevan a cabo otras funciones celulares, como el crecimiento, el movimiento y la adquisición de nutrimentos.
interferón: proteína que liberan ciertas células infectadas por virus; incrementa la resistencia de otras células, no infectadas, al ataque viral.
interrupción del coito (coito interrupto): extracción del pene de la vagina justo antes de la eyaculación en un intento por evitar el embarazo; método anticonceptivo poco eficaz.
intestino delgado: porción del tracto digestivo situada entre el estómago y el intestino grueso, en la que se efectúa la mayor parte de la digestión y absorción de nutrimentos.
intestino grueso: sección final del tracto digestivo; consta del colon y el recto, donde se forman y almacenan las heces.
intrón: segmento de DNA de un gen eucariótico que no codifica aminoácidos de una proteína.
invertebrado: animal que no tiene columna vertebral.
ion: átomo o molécula con carga eléctrica; átomo o molécula que tiene un exceso de electrones y, por tanto, carga negativa, o ha perdido electrones y, por consiguiente, tiene carga positiva.
iris: tejido muscular pigmentado del ojo de los vertebrados que rodea y controla el tamaño de la pupila, a través de la cual entra la luz.
isotónica: dícese de una solución que tiene la misma concentración de partículas disueltas (y, por tanto, la misma concentración de agua libre) que el citoplasma de una célula.
isótopo: una de varias formas de un elemento, cuyos núcleos contienen el mismo número de protones, pero diferentes números de neutrones.
jerarquía de dominancia: disposición social en la que un grupo de animales, habitualmente mediante interacciones agresivas, establece un rango en algunos o en todos los miembros del grupo, el cual determina el acceso a los recursos.
jugo pancreático: mezcla de agua, bicarbonato de sodio y enzimas que el páncreas secreta al intestino delgado.

mente concentrado, importante en la producción de orina concentrada.
médula suprarrenal: parte interna de la glándula suprarrenal; secreta epinefrina (adrenalina) y norepinefrina (noradrenalina).
medusa: etapa del ciclo de vida de muchos cnidarios, como las aguasmalas, que tienen forma de campana y por lo regular nadan libremente.
megacariocito: célula grande que permanece en la médula ósea y estrangula fragmentos de sí misma que luego entran en la circulación en forma de plaquetas.
megaspora: célula haploide formada por meiosis a partir de una célula madre de megasporas diploide; por mitosis y diferenciación, se convierte en el gametofito femenino.
meiosis: tipo de división celular empleada por los organismos eucarióticos, en la que una célula diploide se divide dos veces para producir cuatro células haploides.
melatonina: hormona secretada por la glándula pineal que participa en la regulación de los ciclos circadianos.
membrana: en los organismos multicelulares, una lámina continua de células epiteliales que cubre al cuerpo y reviste las cavidades corporales; en una célula, delgada lámina de lípidos y proteínas que rodea a la célula o a sus organelos y los separa de su entorno.
membrana basilar: membrana de la cóclea con células pilosas que responden a las vibraciones producidas por el sonido.
membrana mucosa: revestimiento interior de los tractos respiratorio y digestivo.
membrana plasmática: membrana exterior de la célula, compuesta por una bicapa de fosfolípidos con proteínas incrustadas.
membrana pleural: membrana que reviste la cavidad torácica y rodea a los pulmones.
membrana tectorial: una de las membranas de la cóclea, en la que están embebidos los cilios de las células ciliadas. Durante la recepción de sonidos, el movimiento de la membrana basilar relativo a la membrana tectorial dobla los cilios.
membrana timpánica: el tímpano; membrana tensa que cubre la abertura del oído y transmite las vibraciones del sonido a los huesecillos del oído medio.
membranas embrionarias: en el desarrollo embrionario de reptiles, aves y mamíferos, ya sea el corion, el amnios, el alantoides o el saco vitelino; desempeña una función en el intercambio de gases, la creación del medio acuoso necesario para el desarrollo, el almacenamiento de residuos y el almacenamiento de la yema, respectivamente.
memoria a largo plazo: la segunda fase del aprendizaje; una memoria más o menos permanente que se forma por un cambio estructural en el cerebro, debido a la repetición.
memoria funcional: la primera fase del aprendizaje; memoria a corto plazo de naturaleza eléctrica o biológica.
meninges: tres capas de tejido conectivo que rodean al cerebro y la médula espinal.
menstruación: en la hembra humana, la descarga mensual de tejido uterino y sangre del útero.
meristemo apical: conjunto de células meristemáticas del extremo de un brote o la raíz (o de una de sus ramas).
meristemo lateral: tejido meristemático que forma cilindros paralelos al eje longitudinal de raíces y tallos; normalmente está situado entre el xilema primario y el floema primario (*cambium* vascular) y justo afuera del floema (*cambium* suberígeno); también se llama *cambium*.
mesodermo: capa media de tejido embrionario, entre el endodermo y el ectodermo, que generalmente es la última en desarrollarse; da origen a estructuras como músculos y huesos.
mesófilo: células de parénquima poco apretadas que están bajo la epidermis de las hojas.
mesoglea: capa intermedia gelatinosa dentro de la pared corporal de los cnidarios.
metabolismo: el total de las reacciones químicas que se efectúan dentro de una célula o dentro de todas las células de un organismo multicelular.
metafase: etapa de la mitosis en la que los cromosomas, unidos a las fibras del huso en los cinetocoros, se acomodan sobre el ecuador de la célula.
metamorfosis: en animales con desarrollo indirecto, cambio radical en la forma del cuerpo, de larva a adulto sexualmente maduro; se observa en anfibios (renacuajo a rana) y en insectos (oruga a mariposa).
metanógeno: tipo de arqueo anaeróbico que puede convertir el dióxido de carbono en metano.
método científico: procedimiento riguroso para hacer observaciones de fenómenos específicos y buscar el orden subyacente de dichos fenómenos; consiste en cuatro operaciones: observación, hipótesis, experimento y conclusión.
método del cuadrado de Punnett: forma intuitiva de predecir los genotipos y fenotipos de la progenie en cruzas específicas.
método del ritmo: método anticonceptivo que implica abstenerse del coito durante la ovulación.
micelio: el cuerpo de un hongo, que consiste en una masa de hifas.
micorriza: relación simbiótica entre un hongo y las raíces de una planta terrestre, que facilita la extracción y absorción de minerales.
microbio: un microorganismo.
microevolución: cambio a lo largo de generaciones sucesivas en la composición de la reserva de genes de una población.
microfilamento: parte del citoesqueleto de las células eucarióticas que se compone de las proteínas actina y (en algunos casos) miosina; funciona en el movimiento de los organelos celulares y en la locomoción por extensión de la membrana plasmática.
micronutrimento: nutrimento que sólo se requiere en pequeñas cantidades (suele definirse como constituyente de menos de 0.01 % del cuerpo del organismo).
microsfera: pequeña esfera hueca hecha de proteínas o de proteínas que forman un complejo con otros compuestos.
microspora: célula haploide formada por meiosis a partir de una célula madre de microsporas; por mitosis y diferenciación, se convierte en el gametofito masculino.
microtúbulo: cadena cilíndrica gruesa que se encuentra en las células eucarióticas y está compuesta de la proteína tubulina; es la parte del citoesqueleto que se usa en el movimiento de los organelos, el crecimiento celular y la construcción de cilios y flagelos.
microtúbulos del huso: microtúbulos organizados en una forma ahusada que separan los cromosomas durante la mitosis o la meiosis.
microvellosidad: proyección microscópica de la membrana plasmática de cada vellosidad; aumenta el área superficial de la vellosidad.
mielina: envoltura de membranas aislantes de células especializadas no nerviosas en torno al axón de una célula nerviosa de vertebrado; aumenta la velocidad de conducción de los potenciales de acción.
mimetismo: situación en la que una especie ha evolucionado para parecerse a otra cosa, por lo regular otro tipo de organismo.
mimetismo agresivo: evolución de un organismo depredador por la que se asemeja a un animal inofensivo o a una parte del entorno, con lo cual gana acceso a su presa.
mineral: sustancia inorgánica, especialmente las contenidas en rocas o suelos.
miofibrilla: subunidad cilíndrica de una célula muscular; consiste en una serie de sarcómeros rodeados por retículo sarcoplásmico.
miometrio: capa externa muscular del útero.
miopía: incapacidad para enfocar objetos distantes debido a que el globo ocular es demasiado largo.
miosina: una de las principales proteínas de los músculos, cuya interacción con la proteína actina produce la contracción muscular; está presente en los filamentos gruesos de la fibra muscular; véase también *actina*.
mitocondria: organelo delimitado por dos membranas, en el cual se efectúan las reacciones del metabolismo aeróbico.
mitosis: tipo de división nuclear, empleado por las células eucarióticas, en el que una copia de cada cromosoma (ya duplicado durante la interfase antes de la mitosis) pasa a cada uno de los dos núcleos hijos; éstos son, por tanto, genéticamente idénticos.
modelo del mosaico fluido: modelo de estructura de la membrana; según este modelo, las membranas se componen de una doble capa de fosfolípidos con diversas proteínas incrustadas en ella. La bicapa de fosfolípidos es una matriz relativamente fluida que permite el movimiento de proteínas en su interior.
moho de agua: protista semejante a los hongos que incluye algunos patógenos, como el mildiu aterciopelado que ataca a las uvas.
moho deslizante acelular: tipo de protista semejante a un hongo, que forma una estructura multinucleada que se arrastra como una ameba e ingiere materia orgánica en descomposición; también se conoce como *moho viscoso plasmodial*.
moho deslizante celular: protista semejante a un hongo que se compone de células amiboides individuales capaces de aglutinarse para formar una masa viscosa que, a su vez, forma un cuerpo fructífero.
moho viscoso plasmodial: véase *moho deslizante acelular*.
molécula: partícula compuesta de uno o más átomos que se mantiene unida por enlaces químicos; la partícula más pequeña de un com-

puesto que exhibe todas las propiedades de ese compuesto.
molécula portadora de energía: molécula que almacena energía en enlaces químicos "de alta energía" y libera la energía para llevar a cabo reacciones endotérmicas acopladas. En las células, el ATP es el portador de energía más común.
molleja: órgano muscular, presente en las lombrices de tierra y en las aves, en el que se desintegra mecánicamente el alimento antes de la digestión química.
monocotiledónea: tipo de fanerógama caracterizada por embriones con una sola hoja seminal o cotiledón.
monofilético: dícese de un grupo de especies que contiene todos los descendientes conocidos de una especie ancestral.
monoicos: organismos en los que el mismo individuo produce los gametos masculinos y femeninos.
monómero: molécula orgánica pequeña, varias de las cuales pueden unirse para formar una cadena llamada *polímero*.
monosacárido: unidad molecular básica de todos los carbohidratos; generalmente se compone de una cadena de átomos de carbono unidos a grupos hidrógeno e hidroxilo.
monotrema: mamífero que pone huevos; por ejemplo, el ornitorrinco.
mórula: en los animales, etapa embrionaria durante la segmentación, cuando el embrión consiste en una esfera sólida de células.
movimiento por segmentación: contracción del intestino delgado que mezcla alimentos parcialmente digeridos y enzimas digestivas; estos mo ponen a los nutrimentos en contacto con la pared intestinal absorbente.
mudar: desechar una cobertura externa del cuerpo, como un exoesqueleto, piel, plumas o pelo.
muestreo de las vellosidades coriónicas (MVC): procedimiento para tomar muestras de células de las vellosidades coriónicas producidas por el feto: se inserta un tubo en el útero de una mujer embarazada y se extrae por succión una pequeña muestra de las vellosidades, a la cual se le practican análisis genéticos y bioquímicos.
multicelular: compuesto por muchas células; casi todos los miembros de los reinos Fungi, Plantae y Animalia son multicelulares, con una cooperación íntima entre las células.
músculo cardiaco: músculo especializado del corazón, capaz de iniciar su propia contracción con independencia del sistema nervioso.
músculo esquelético: el tipo de músculo que se sujeta al esqueleto y lo mueve, y está bajo el control directo, normalmente voluntario, del sistema nervioso; también se denomina *músculo estriado*.
músculo estriado: véase *músculo esquelético*.
músculo liso: tipo de músculo que rodea a órganos huecos, como el tracto digestivo, la vesícula y los vasos sanguíneos; por lo general no se controla voluntariamente.
músculos antagonistas: par de músculos, uno de los cuales se contrae y al hacerlo extiende el otro; disposición que hace posible el movimiento del esqueleto en las articulaciones.
mutación: cambio en la secuencia de bases del DNA de un gen; generalmente se refiere a un cambio genético lo bastante importante como para alterar el aspecto o la función del organismo.
mutación neutral: mutación que tiene poco o ningún efecto sobre la función de la proteína codificada.
mutación por deleción: mutación en la que se elimina uno o más pares de nucleótidos de un gen.
mutación por inserción: mutación en la que se inserta un par de nucleótidos o más en un gen.
mutación puntual: mutación en la que sólo se ha modificado un par de bases en el DNA.
mutualismo: relación simbiótica en la que ambas especies participantes se benefician.
nefridio: órgano excretor que se encuentra en las lombrices de tierra, moluscos y otros invertebrados; se asemeja a una sola nefrona de vertebrado.
nefrona: unidad funcional del riñón; donde la sangre se filtra y se forma la orina.
nefrostoma: abertura con forma de embudo del nefridio de algunos invertebrados como las lombrices de tierra; el fluido del celoma se introduce en el nefrostoma para ser filtrado.
nervio: haz de axones de células nerviosas, envueltos por una vaina.
nervio auditivo: nervio que va de la cóclea al cerebro de los mamíferos; transmite información sonora.
nervio óptico: el nervio que va del ojo al cerebro y lleva información visual.
nervio periférico: nervio que conecta el cerebro y la médula espinal con el resto del cuerpo.
neurona: célula nerviosa individual.
neurona de asociación: en las redes neuronales, neurona que es postsináptica a una neurona sensorial y presináptica a una neurona motora. En los circuitos puede haber muchas neuronas de asociación entre neuronas sensoriales y motoras individuales.
neurona motora: neurona que recibe instrucciones de las neuronas de asociación y activa órganos efectores, como los músculos o las glándulas.
neurona postsináptica: en una sinapsis, la célula nerviosa que cambia su potencial eléctrico en respuesta a una sustancia (el neurotransmisor) liberada por otra célula (presináptica).
neurona presináptica: célula nerviosa que libera una sustancia (el neurotransmisor) en una sinapsis y causa cambios en la actividad eléctrica de otra célula (postsináptica).
neurona sensorial: célula nerviosa que responde a un estímulo del entorno interior o exterior.
neuropéptido: pequeña molécula proteica que actúa como neurotransmisor.
neurotransmisor: sustancia liberada por una célula nerviosa cerca de una segunda célula nerviosa, una célula muscular o una célula glandular y que influye en la actividad de la segunda célula.
neutralización: proceso de cubrir o inactivar una sustancia tóxica con un anticuerpo.
neutrón: partícula subatómica que se encuentra en el núcleo de los átomos; no lleva carga y tiene una masa aproximadamente igual a la del protón.
nicho ecológico: papel que desempeña una especie determinada en un ecosistema; incluye todos los aspectos de su interacción con los entornos animado e inanimado.
nivel energético: cantidad específica de energía que es característica de una capa electrónica dada de un átomo.
nivel trófico: literalmente, "nivel de alimentación"; las categorías de organismos de una comunidad y la posición de un organismo en una cadena alimentaria, definida por su fuente de energía; incluye productores, consumidores primarios, consumidores secundarios, etcétera.
no disyunción: error de la meiosis por el que los cromosomas no se segregan correctamente a las células hijas.
no viabilidad del híbrido: incapacidad de un descendiente híbrido de dos especies para sobrevivir hasta la madurez.
nodo: en los vertebrados, una interrupción de la mielina en un axón mielinado, que deja al descubierto membrana desnuda donde se generan potenciales de acción.
nodo auriculoventricular (AV): masa muscular especializada de la base de la aurícula derecha, a través de la cual se transmite a los ventrículos la actividad eléctrica que se inicia en el nodo sinoatrial.
nodo sinoauricular: masa pequeña de músculo especializado en la pared de la aurícula derecha; genera señales eléctricas de forma rítmica y espontánea y actúa como marcapasos del corazón.
nódulo: engrosamiento en la raíz de una leguminosa u otra planta que consiste en células de corteza y en el que habitan bacterias fijadoras de nitrógeno.
nombre científico: nombre de un organismo formado a partir de las dos categorías taxonómicas principales más limitadas: el género y la especie.
norepinefrina: neurotransmisor liberado por neuronas del sistema nervioso parasimpático, que prepara al cuerpo para responder a situaciones de tensión; también se llama *noradrenalina*.
notocordio: estructura axial poco flexible, de soporte, que aparece en todos los miembros del *phylum* Chordata en alguna etapa de su desarrollo.
núcleo atómico: región central de un átomo, compuesta de protones y neutrones.
núcleo celular: organelo encerrado por membranas en las células eucarióticas que contiene el material genético de la célula.
núcleo polar: en las fanerógamas, uno de dos núcleos de la célula de endospermo primaria del gametofito femenino; se forma por la división mitótica de una megaspora.
nucleoide: lugar donde se encuentra el material genético en las células procarióticas; no está encerrado por membranas.
nucleolo: región del núcleo eucariótico en la que se sintetizan ribosomas; consiste en los genes que codifican el RNA ribosomal recién sintetizado y proteínas ribosómicas.
nucleótido: subunidad de que están compuestos los ácidos nucleicos; un grupo fosfato unido a un azúcar (desoxirribosa en el DNA), la cual a su vez está unida a una base nitrogenada (adenina, guanina, citosina o timina en el

DNA). Los nucleótidos se encadenan para formar una cadena de ácido nucleico: el grupo fosfato de un nucleótido forma un enlace con el azúcar del siguiente nucleótido.
nucleótido cíclico: nucleótido en el que el grupo fosfato está ligado al azúcar en dos puntos y forma un anillo; sirve como mensajero intracelular.
nucleótidos libres: nucleótidos que no han sido unidos para formar una cadena de DNA o RNA.
nudo: en las plantas, región de un tallo en la que se encuentran hojas y yemas laterales.
número atómico: número de protones del núcleo de un átomo de un elemento específico.
nutrición: proceso de adquirir nutrimentos del ambiente y, si es necesario, pasarlos a una forma que el cuerpo pueda utilizar.
nutrimento: sustancia adquirida del ambiente, necesaria para la supervivencia, crecimiento y desarrollo de un organismo.
observación: la primera operación del método científico; tomar nota de un fenómeno específico, lo cual lleva a formular una hipótesis.
oído externo: (1) parte carnosa del oído que se extiende por fuera del cráneo. (2) parte exterior del oído de los mamíferos; incluye la oreja y el canal auditivo que conduce a la membrana timpánica.
oído interno: parte más interna del oído de los mamíferos; se compone de los tubos óseos llenos de líquido de la cóclea y del aparato vestibular.
oído medio: parte del oído de los mamíferos integrada por la membrana timpánica, la trompa de Eustaquio y tres huesecillos (martillo, yunque y estribo) que transmiten vibraciones del canal auditivo a la ventana oval.
ojo compuesto: tipo de ojo, presente en los artrópodos, que se compone de numerosas subunidades llamadas *omatidios*. Al parecer, cada omatidio aporta un fragmento de la imagen semejante a un mosaico que el animal percibe.
olfato: sentido químico que capta olores; en los vertebrados terrestres, resultado de la detección de moléculas transportadas por el aire.
omatidio: subunidad sensible a la luz de un ojo compuesto; consta de una lente y varias células receptoras.
omnívoro: organismo que consume tanto plantas como otros animales.
oogénesis: proceso por el cual se forman los óvulos.
oogonio: en animales hembra, célula diploide que da origen a un oocito primario.
opérculo: cubierta externa, con soporte óseo, que cubre y protege las agallas de la mayor parte de los peces.
opioide: uno de un grupo de neuromoduladores peptídicos del cerebro de los vertebrados que imita algunas de las acciones de los opiáceos (como el opio) y al parecer también influye en muchos otros procesos como las emociones y el apetito.
orden: categoría taxonómica contenida en una clase y que consiste en familias relacionadas.
organelo: estructura que se encuentra en el citoplasma de las células eucarióticas y desempeña una función específica; a veces se refiere específicamente a estructuras delimitadas por membranas, como el núcleo y el retículo endoplásmico.
orgánico/molécula orgánica: describe una molécula que contiene tanto carbono como hidrógeno.
organismo: ser vivo individual.
órgano: estructura (como el hígado, el riñón o la piel) compuesta por dos o más tipos de tejidos distintos que funcionan juntos.
organogénesis: proceso por el cual las capas de la gástrula (endodermo, ectodermo, mesodermo) se reacomodan para formar órganos.
origen: sitio de sujeción de un músculo al hueso relativamente estacionario de un lado de una articulación.
orina: fluido producido y excretado por el sistema urinario de los vertebrados; contiene agua y desechos disueltos, como urea.
ósmosis: difusión de agua a través de una membrana con permeabilidad diferencial, normalmente descendiendo por un gradiente de concentración de moléculas de agua libre. Entra agua en la solución que tiene menor concentración de agua libre, desde una solución que tiene más alta concentración de agua libre.
osteoblasto: tipo de célula que produce hueso.
osteocito: célula ósea madura.
osteoclasto: tipo de célula que disuelve hueso.
osteón: unidad de hueso duro consistente en capas concéntricas de matriz ósea, con osteocitos embebidos, que rodea a un canal central pequeño el cual contiene a un capilar.
osteoporosis: condición en la que los huesos se vuelven porosos, débiles y quebradizos; es más común en mujeres de edad avanzada.
ovario: en los animales, la gónada de las hembras; en las fanerógamas, estructura en la base del carpelo que contiene uno o más óvulos y al desarrollarse forma el fruto.
oviducto: en los mamíferos, el tubo que va del ovario al útero.
ovocito primario: célula diploide, derivada del oogonio por crecimiento y diferenciación, que sufre meiosis para producir el óvulo.
ovocito secundario: célula haploide grande derivada de la primera división meiótica del ovocito primario diploide.
ovulación: liberación de un ovocito secundario, listo para fertilizarse, del ovario.
óvulo: (1) en las fanerógamas, estructura dentro del ovario de una flor, dentro de la cual se desarrolla el gametofito femenino; después de la fertilización se convierte en la semilla. (2) gameto haploide femenino, por lo general grande e inmóvil, que contiene reservas de alimento para el embrión en desarrollo.
oxitocina: hormona liberada por la pituitaria posterior que estimula la contracción de los músculos del útero y la glándula mamaria.
páncreas: glándula mixta, exocrina y endocrina, situada en la cavidad abdominal junto al estómago. La porción endocrina secreta las hormonas insulina y glucagón, que regulan las concentraciones de glucosa en la sangre. La porción exocrina secreta al intestino delgado enzimas para digerir grasas, carbohidratos y proteínas y neutralizar el quimo.
papila gustativa: cúmulo de células receptoras del gusto y células de apoyo situado en un pequeño foso bajo la superficie de la lengua; se comunica con la boca a través de un pequeño poro. La lengua humana tiene aproximadamente 10 000 papilas gustativas.
par de bases complementarias: en los ácidos nucleicos, bases que se aparean mediante puentes de hidrógeno. En el DNA, la adenina es complementaria respecto a la timina y la guanina lo es respecto a la citosina; en el RNA, la adenina es complementaria respecto al uracilo y la guanina, respecto a la citosina.
parasitismo: relación simbiótica en la que un organismo (por lo regular más pequeño y numeroso que su huésped) se beneficia al alimentarse del otro, el cual generalmente sufre daños, pero no muere de inmediato.
parásito: organismo que vive dentro, o sobre, de un organismo mayor, llamado *huésped*, y lo debilita.
parathormona: hormona secretada por la glándula paratiroides, que estimula la liberación de calcio de los huesos.
paratiroides: una de cuatro pequeñas glándulas endocrinas, embebidas en la superficie de la glándula tiroides, que produce parathormona, la cual (con calcitonina de la glándula tiroides) regula la concentración de ion calcio en la sangre.
pared celular: capa de celulosa o de materiales similares a la celulosa, que está fuera de la membrana plasmática de plantas, hongos, bacterias y algunos protistas.
pared celular primaria: celulosa y otros carbohidratos secretados por una célula vegetal joven entre la lámina media y la membrana plasmática.
pared celular secundaria: gruesa capa de celulosa y otros polisacáridos secretada por ciertas células vegetales entre la pared celular primaria y la membrana plasmática.
parénquima: tipo de célula vegetal que está viva en su madurez; generalmente, tiene paredes celulares primarias delgadas y efectúa la mayor parte del metabolismo de la planta. Casi todas las células del meristemo de una planta que sufren división son parénquima.
partenogénesis: especialización de la reproducción sexual en la que un óvulo haploide se desarrolla sin fertilización.
partición de recursos: coexistencia de dos especies con necesidades similares, cada una de las cuales ocupa un nicho más pequeño que el que ocuparía si estuviera sola; forma de reducir al mínimo sus interacciones competitivas.
partícula subatómica: partículas que componen los átomos: electrones, protones y neutrones.
parto: serie de contracciones del útero que dan como resultado un nacimiento.
patógeno: que puede producir enfermedad; se refiere a un organismo con tal capacidad (un patógeno).
peciolo: rabillo que conecta una hoja al tallo.
pelágico: que nada libremente o flota.
pelo radicular: proyección fina de una célula epidérmica de una raíz joven que incrementa el área superficial de absorción de la raíz.
pelvis renal: cámara interna del riñón, donde se acumula la orina de los conductos colectores antes de entrar en los uréteres.
pene: estructura externa de los sistemas reproductor y urinario masculinos; sirve para depositar espermatozoides en el sistema reproductor femenino y conduce orina al exterior.
péptido: cadena formada por dos o más aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.

péptido inhibidor gástrico: hormona que produce el intestino delgado; inhibe la actividad del estómago.
péptido natriurético atrial: hormona que secretan las células del corazón de los mamíferos; reduce el volumen sanguíneo al inhibir la liberación de ADH y aldosterona.
peptidoglicano: componente de las paredes de células procarióticas que consiste en cadenas de azúcares unidas transversalmente por cadenas cortas de aminoácidos llamadas *péptidos*.
pericíclo: la capa más exterior de las células del cilindro vascular de una raíz.
peridermo: capas celulares exteriores de las raíces y tallos que han experimentado un crecimiento secundario y constan primordialmente de *cambium* suberígeno y células suberosas.
periodo sensible: etapa específica de la vida de un animal durante la cual tiene lugar la impresión.
peristaltismo: contracciones coordinadas rítmicas de los músculos lisos del tracto digestivo, que desplazan sustancias a través de dicho tracto.
permafrost: capa de suelo permanentemente congelada en la tundra ártica, donde no pueden crecer árboles.
permeabilidad diferencial: capacidad de ciertas sustancias para atravesar una membrana con más facilidad que otras sustancias.
pétalo: parte de la flor, por lo regular de colores brillantes y con fragancia, que atrae a posibles polinizadores animales.
pie ambulacral: extensión cilíndrica del sistema hidrovascular de los equinodermos; sirve para locomoción, sujeción de alimentos y respiración.
piel: tejido que constituye la superficie externa del cuerpo de un animal.
pigmentos accesorios: moléculas coloreadas distintas de la clorofila que absorben energía luminosa y la transmiten a la clorofila.
píldora para el control de la natalidad: método anticonceptivo temporal que impide la ovulación mediante el suministro continuo de estrógeno y progesterona, el cual, a su vez, inhibe la liberación de LH; debe tomarse diariamente, por lo regular, durante 21 días de cada ciclo menstrual.
pilus (plural, ***pili***)**:** proyección delgada hecha de proteínas y situada en la superficie de ciertas bacterias; por lo regular sirve para unir a la bacteria a otra célula.
pinocitosis: movimiento no selectivo de fluido extracelular, encerrado en una vesícula formada a partir de la membrana plasmática, hacia el interior de una célula.
pionero: organismo que es de los primeros en colonizar un hábitat desocupado durante las primeras etapas de la sucesión.
pirámide de energía: representación gráfica de la energía contenida en niveles tróficos sucesivos, donde la energía máxima está en la base (productores primarios) y los niveles más altos corresponden a cantidades progresivamente menores.
pirógeno endógeno: sustancia química, producida por el organismo, que estimula la producción de fiebre.
piruvato: molécula de tres carbonos que se forma en la glucólisis y luego se utiliza en la fermentación o la respiración celular.
pituitaria: glándula endocrina situada en la base del cerebro que produce varias hormonas, muchas de las cuales influyen en la actividad de otras glándulas.
pituitaria anterior: lóbulo de la glándula pituitaria que produce prolactina y hormona del crecimiento, además de hormonas que regulan la producción hormonal de otras glándulas.
pituitaria posterior: lóbulo de la glándula pituitaria que es una excrecencia del hipotálamo y que libera una hormona antidiurética y oxitocina.
placa: depósito de colesterol y otras sustancias grasas en la pared de una arteria.
placa celular: en la división de células vegetales, la serie de vesículas que se fusionan para formar las nuevas membranas plasmáticas y la pared celular que separa las células hijas.
placa cribosa: en las plantas, estructura entre dos elementos adyacentes del tubo criboso en el floema, donde agujeros formados en las paredes celulares primarias interconectan el citoplasma de los elementos; en los equinodermos, la abertura a través de la cual ingresa agua en el sistema hidrovascular.
placenta: en los mamíferos, estructura formada por una interposición compleja del revestimiento uterino y las membranas embrionarias, especialmente el corion; opera en el intercambio de gases, nutrimentos y desechos entre los sistemas circulatorios embrionario y materno y secreta hormonas.
placentario: dícese de un mamífero que tiene placenta (es decir, una especie que no es marsupial ni monotrema).
plancton: organismos microscópicos que viven en entornos marinos o de agua dulce; comprende el fitoplancton y el zooplancton.
planta de día corto: planta que sólo florece si la luz solar dura menos que cierta fracción del día, que es específica para cada especie.
planta de día largo (macrohemera): planta que sólo florece si la luz de día tiene una duración mayor que cierto valor específico para cada especie.
planta de día neutro: planta que florece tan pronto como ha crecido y se ha desarrollado, sin que influya en ello la duración del día. También se conoce como fotoperiódicamente neutra y mesohemera.
planta de hoja perenne: planta que conserva hojas verdes durante todo el año.
plaqueta: fragmento celular que se forma a partir de megacariocitos en la médula ósea y no tiene núcleo; circula en la sangre y participa en su coagulación.
plasma: la porción fluida, no celular, de la sangre.
plásmido: pequeño fragmento circular de DNA situado en el citoplasma de muchas bacterias; normalmente no lleva genes necesarios para el funcionamiento normal de la bacteria, pero podría llevar genes que ayudan a la bacteria a sobrevivir en ciertos ambientes, como un gen para la resistencia a antibióticos.
plasmodesma: puente de célula a célula en las plantas, que conecta el citoplasma de células adyacentes.
plasmodio: masa de citoplasma que semeja una babosa y contiene miles de núcleos que no están confinados a células individuales.
plástidos: en las células vegetales, organelo delimitado por dos membranas que podría participar en la fotosíntesis (cloroplastos) o en el almacenaje de pigmentos o alimentos.
pleiotropía: situación en la que un solo gen influye en más de una característica fenotípica.
población: todos los miembros de una especie dada dentro de un ecosistema, que se encuentran en el mismo tiempo y lugar y que pueden cruzarse real o potencialmente.
población de equilibrio: población en la que las frecuencias alélicas y la distribución de los genotipos no cambian de una generación a la siguiente.
polen/grano de polen: gametofito masculino de una planta con semillas.
polímero: molécula compuesta de tres o más (quizá miles de) subunidades más pequeñas llamadas *monómeros*, que pueden ser idénticas (como los monómeros de glucosa del almidón) o diferentes (como los aminoácidos de una proteína).
polimorfismo de la longitud del fragmento de restricción (RFLP): diferencia en la longitud de los fragmentos de restricción que se producen cortando muestras de DNA de diferentes individuos de la misma especie con el mismo conjunto de enzimas de restricción; es resultado de diferencias en las secuencias de nucleótidos entre individuos de la misma especie.
polimorfismo equilibrado: conservación prolongada de dos o más alelos en una población, generalmente debido a que cada alelo es favorecido por una presión ambiental diferente.
polinización: en las fanerógamas, cuando los granos de polen caen en el estigma de una flor de la misma especie; en las coníferas, cuando granos de polen caen en la cámara de polen de un cono femenino de la misma especie.
polipéptido: polímero corto de aminoácidos; a menudo se usa como sinónimo de proteína.
poliploide: que tiene más de dos cromosomas homólogos de cada tipo.
pólipo: etapa sedentaria, con forma de jarrón, del ciclo de vida de muchos cnidarios; incluye la hidra y las anémonas de mar.
polisacárido: molécula grande de carbohidrato compuesta de cadenas (ramificadas o no) de subunidades de monosacárido repetidas, que generalmente son moléculas de glucosa o glucosa modificada; incluye almidones, celulosa y glucógeno.
porción conductora: parte del sistema respiratorio de los vertebrados de respiración pulmonar que lleva aire a los pulmones.
porción intercambiadora de gases: parte del sistema respiratorio de los vertebrados de respiración pulmonar donde se intercambian gases en los alveolos de los pulmones.
poro excretor: abertura de la pared corporal de ciertos invertebrados, como la lombriz de tierra, por donde se excreta la orina.
portador: individuo que es heterocigótico respecto a una afección recesiva; manifiesta el fenotipo dominante, pero puede transmitir el alelo recesivo a sus descendientes.
portador de electrones: molécula capaz de ganar o perder electrones de forma reversible. En general, los portadores de electrones aceptan electrones de alta energía producidos durante una reacción exergónica y los donan a mo-

léculas receptoras que utilizan la energía para llevar a cabo reacciones endergónicas.
posterior: el extremo trasero o de cola de un animal.
potencial biótico: tasa máxima a la que una población podría crecer en el supuesto de condiciones ideales que hacen posible una tasa de natalidad máxima y una tasa de mortalidad mínima.
potencial de acción: cambio rápido de un potencial eléctrico negativo a uno positivo en una neurona. Esta señal viaja por el axón sin que cambie su intensidad.
potencial de receptor: cambio de potencial eléctrico en una célula receptora que se produce en respuesta a la recepción de un estímulo ambiental (sustancias químicas, sonido, luz, calor, etc.). La magnitud del potencial de receptor es proporcional a la intensidad del estímulo.
potencial de reposo: potencial eléctrico negativo en células nerviosas no estimuladas.
potencial postsináptico (PSP): señal eléctrica que se produce en una célula postsináptica por transmisión a través de la sinapsis; podría ser de excitación (EPSP), con lo que aumenta la probabilidad de que la célula produzca un potencial de acción, o de inhibición (IPSP), que tiende a inhibir un potencial de acción.
poza de genes (*gene pool*): total de los alelos de todos los genes de una población; en el caso de un gen individual, total de los alelos de ese gen que se presentan en una población.
pradera: bioma situado en los centros de los continentes, que da sustento a pastos; también se llama *pastizal*.
pastizal: bioma que se encuentra en el centro de los continentes y en donde crecen pastos; también se llama *pradera*.
preadaptación: característica que evolucionó dentro de un conjunto de condiciones ambientales y que, por casualidad, ayuda a un organismo a adaptarse a nuevas condiciones ambientales.
presa: organismos que son muertos y comidos por otro organismo.
presión de turgencia: presión que se produce dentro de una célula (especialmente la vacuola central de las células vegetales) como resultado del ingreso osmótico de agua.
presión osmótica: presión necesaria para contrarrestar la tendencia del agua a pasar de una solución con mayor concentración de moléculas de agua libre a una solución con menor concentración de agua libre.
primate: mamífero que se caracteriza por la presencia de un pulgar oponible, ojos que miran hacia adelante y una corteza cerebral bien desarrollada; comprende los lemures, monos, simios y seres humanos.
primera ley de la termodinámica: principio físico que establece que, dentro de todo sistema aislado, la energía no se crea ni se destruye, sino que se transforma de una forma en otra.
primordio foliar: cúmulo de células meristemáticas situadas en el nudo de un tallo, que al desarrollarse produce una hoja.
principio de exclusión competitiva: concepto de que dos especies cualesquiera no pueden ocupar de forma simultánea y continua el mismo nicho ecológico.
principio de Hardy-Weinberg: modelo matemático que propone que, en ciertas condiciones, las frecuencias alélicas y las frecuencias de genotipos de una población que se reproduce sexualmente permanecen constantes al paso de las generaciones.
prión: proteína que, en forma mutada, actúa como agente infeccioso que causa ciertas enfermedades neurodegenerativas, como la conocida como kuru y la tembladera (*scrapie*) de las ovejas y las cabras.
procariótico: dícese de las células de los dominios Bacteria o Archaea. Las células procarióticas no tienen su material genético encerrado en un núcleo delimitado por membranas; tampoco tienen otros organelos encerrados en membranas.
productividad primaria neta: la energía que se almacena en los autótrofos de un ecosistema durante un periodo dado.
producto: átomo o molécula que se forma a partir de reactivos en una reacción química.
productor: organismo fotosintético; un autótrofo.
profase: primera etapa de la mitosis, en la que los cromosomas comienzan a hacerse visibles al microscopio óptico como hebras engrosadas y condensadas, y se empieza a formar el huso; conforme se completa el huso, la envoltura nuclear se desintegra y las fibras del huso invaden la región nuclear y se unen a los cinetocoros de los cromosomas. También, la primera etapa de la meiosis: en la meiosis I, los cromosomas homólogos se aparean e intercambian partes en los quiasmas; en la meiosis II, el huso vuelve a formarse y los cromosomas se unen a los microtúbulos.
progesterona: hormona producida por el cuerpo lúteo; promueve el desarrollo del revestimiento uterino en las hembras.
prolactina: hormona secretada por la pituitaria anterior que estimula la producción de leche en la mujer.
promotor: secuencia específica de DNA a la que se une la RNA polimerasa para iniciar la transcripción de genes.
propiedad emergente: atributo intangible que surge como resultado de complejas interacciones ordenadas entre partes individuales.
prosencéfalo: durante el desarrollo, parte anterior del encéfalo. En los mamíferos, el prosencéfalo se diferencia para dar origen al tálamo, el sistema límbico y el cerebro. En los seres humanos, el cerebro contiene alrededor de la mitad de las neuronas del encéfalo.
prostaglandina: familia de hormonas de ácido graso modificado, fabricadas por muchas células del cuerpo.
próstata: glándula que produce parte del fluido componente del semen; el fluido prostático es alcalino y contiene una sustancia que activa el movimiento de los espermatozoides.
proteasa: enzima que digiere proteínas.
proteína: polímero de aminoácidos unidos por enlaces peptídicos.
proteína de canal: proteína de la membrana que forma un canal o poro que atraviesa totalmente la membrana y que habitualmente es permeable a una o a unas pocas moléculas solubles en agua, especialmente iones.
proteína de reconocimiento: proteína o glucoproteína que sobresale de la superficie externa de una membrana plasmática e identifica a la célula como perteneciente a una especie dada, a un individuo específico de esa especie y, en muchos casos, a un órgano específico dentro del individuo.
proteína de transporte: proteína que regula el movimiento de moléculas solubles en agua a través de la membrana plasmática.
proteína receptora: proteína, situada en una membrana (o en el citoplasma), que reconoce moléculas específicas y se une a ellas. La unión a proteínas receptoras por lo regular hace que la célula produzca una respuesta, como endocitosis, aumento en la tasa metabólica o división celular.
proteína transportadora: proteína de la membrana que facilita la difusión de sustancias específicas a través de la membrana. La molécula que se ha de transportar se fija a la superficie externa de la proteína transportadora, la cual cambia entonces de forma y permite que la molécula atraviese la membrana a través de la proteína.
Protista: reino taxonómico que incluye organismos unicelulares eucarióticos.
protocélula: precursor evolutivo hipotético de las células vivientes; consiste en una mezcla de moléculas orgánicas dentro de una membrana.
protón: partícula subatómica presente en el núcleo del átomo; lleva una unidad de carga positiva y tiene una masa relativamente grande, casi igual a la masa del neutrón.
protonefridio: sistema excretor que consiste en túbulos con abertura externa, pero sin aberturas internas; por ejemplo, el sistema de células flamígeras de los platelmintos.
protostoma: animal con un modo de desarrollo embrionario en el que el celoma se deriva de divisiones en el mesodermo; característico de los artrópodos, anélidos y moluscos.
protozoario: protista no fotosintético, con características semejantes a los animales.
pseudocele: "falso celoma"; cavidad corporal con un origen embrionario diferente del celoma, pero con una función similar; presente en nematelmintos.
pseudoplasmodio: agregado de células amiboides individuales que forman una masa similar a una babosa.
pseudópodo: extensión de la membrana plasmática con la cual ciertas células, como las amibas, se desplazan y envuelven a su presa.
puente: porción del romboencéfalo inmediatamente arriba de la médula; contiene neuronas que influyen en el sueño y el ritmo y patrón de la respiración.
puente de disulfuro: enlace covalente que se forma entre los átomos de azufre de dos cisteínas de una proteína; habitualmente hace que la proteína se pliegue al acercar partes de la proteína que de otro modo estarían distantes.
puente de hidrógeno: atracción débil entre un átomo de hidrógeno que tiene carga positiva parcial (debido a que está unido por un enlace covalente polar con otro átomo) y otro átomo, que generalmente es oxígeno o nitrógeno, con carga negativa parcial; los puentes de hidrógeno se forman entre átomos de una misma molécula o de diferentes moléculas.

puente transversal: en los músculos, extensión de la miosina que se une a la actina y tira de ella para producir la contracción muscular.
pulmón: uno de un par de órganos respiratorios que constan de cámaras inflables dentro de la cavidad torácica, en las cuales se efectúa intercambio gaseoso.
punteadura: área de las paredes celulares entre dos células vegetales en la que no se formaron paredes secundarias, de modo que las dos células están separadas sólo por una pared primaria relativamente delgada y porosa.
punto ciego: zona de la retina en la que los axones de las células ganglionares se fusionan para formar el nervio óptico; punto ciego de la retina.
pupa: etapa del desarrolo de algunas especies de insectos en la que el organismo deja de moverse y alimentarse y podría encerrarse en un capullo; se presenta entre las etapas larvaria y adulta.
pupila: abertura ajustable en el centro del iris, a través de la cual entra luz en el ojo.
queratina: proteína fibrosa del cabello, las uñas y la epidermis de la piel.
quiasma: punto en el que una cromátida de un cromosoma se entrecruza con una cromátida del cromosoma homólogo durante la profase I de la meiosis; lugar de intercambio de material genético entre cromosomas.
quimiorreceptor: receptor sensorial que responde a los estímulos químicos del medio; se utiliza en los sentidos del gusto y el olfato.
quimiosintético: capaz de oxidar moléculas inorgánicas para obtener energía.
quimiósmosis: proceso de generación de ATP en los cloroplastos y mitocondrias. Se utiliza el movimiento de electrones en un sistema de transporte de electrones para bombear iones hidrógeno a través de una membrana, con lo cual se crea un gradiente de concentración de iones hidrógeno a través de la membrana; los iones hidrógeno regresan por difusión a través de la membrana por los poros de las enzimas sintetizadoras de ATP; la energía liberada por su desplazamiento hacia el lado bajo del gradiente de concentración impulsa la síntesis de ATP.
quimiotáctico: que se desplaza hacia las sustancias químicas que liberan los alimentos o se aleja de las sustancias químicas tóxicas.
quimo: mezcla ácida con apariencia de caldo parcialmente digerido, agua y secreciones digestivas que pasa del estómago al intestino delgado.
quiste: etapa encapsulada de latencia del ciclo vital de ciertos invertebrados, como los platelmintos y nematodos parásitos.
quitina: compuesto presente en la pared celular de los hongos y en el exoesqueleto de los insectos y algunos otros artrópodos; se compone de cadenas de moléculas de glucosa nitrogenadas y modificadas.
radiación adaptativa: surgimiento de muchas especies nuevas en un tiempo relativamente corto como consecuencia de que una especie invada diferentes hábitats y su posterior evolución por diferentes presiones ambientales en esos hábitats.
radiactivo: dícese de un átomo con núcleo inestable que se desintegra espontáneamente y al hacerlo emite radiación.
radiolario: protista acuático (generalmente marino) que se caracteriza por conchas de sílice casi siempre de diseño complicado.
rádula: listón de tejido en la boca de los moluscos gasterópodos; tiene numerosos dentículos en su superficie externa y sirve al animal para raspar e introducir alimento en su boca.
raíz: parte del cuerpo de la planta, generalmente subterránea, que proporciona anclaje, absorbe agua y nutrimentos disueltos y los transporta al tallo, produce varias hormonas y, en algunas plantas, sirve como almacén de carbohidratos.
raíz primaria: la primera raíz que se desarrolla a partir de una semilla.
raíz ramificada: raíz que brota como ramificación de otra raíz por división de las células del periciclo y diferenciación subsiguiente de las células hijas.
razonamiento deductivo: proceso consistente en generar hipótesis acerca del probable resultado de un experimento u observación.
razonamiento inductivo: proceso de elaborar una generalización sobre la base de muchas observaciones específicas que respaldan la generalización, junto con la ausencia de observaciones que la contradigan.
reabsorción tubular: proceso por el cual células de la nefrona eliminan agua y nutrimentos del filtrado que está dentro del túbulo y devuelven esas sustancias a la sangre.
reacción acoplada: par de reacciones, una exergónica y otra endergónica, vinculadas entre sí de tal forma que la energía producida por la reacción exergónica aporta la energía necesaria para llevar a cabo la reacción endergónica.
reacción de complemento: interacción entre células extrañas, anticuerpos y proteínas de complemento que da por resultado la destrucción de las células extrañas.
reacción en cadena de la polimerasa (PCR): método para producir un número prácticamente ilimitado de copias de un fragmento específico de DNA, partiendo incluso de una sola copia del DNA deseado.
reacción química: proceso que forma y rompe enlaces químicos que mantienen unidos los átomos.
reacciones dependientes de la luz: la primera etapa de la fotosíntesis, en la que la energía luminosa se captura como ATP y NADPH; se efectúa en los tilacoides de los cloroplastos.
reacciones independientes de la luz: la segunda etapa de la fotosíntesis, en la que la energía obtenida por las reacciones dependientes de la luz se usa para fijar dióxido de carbono en los carbohidratos; se efectúa en el estroma de los cloroplastos.
reactivo: átomo o molécula que se consume en una reacción química para formar un producto.
receptor: célula que responde a un estímulo ambiental (sustancias químicas, sonido, luz, pH, etc.) modificando su potencial eléctrico; también molécula proteica de una membrana plasmática que se une a otra molécula (hormona, neurotransmisor) y causa cambios metabólicos o eléctricos en una célula.
receptor de célula T: receptor proteico situado en la superficie de una célula T; se une a un antígeno específico e inicia la respuesta inmune de la célula T.
receptor del dolor: receptor provisto de extensas áreas membranosas salpicadas de proteínas receptoras especiales que responden a la luz o a una sustancia química.
receptor sensorial: célula (por lo regular una neurona) especializada para responder a estímulos ambientales internos o externos específicos produciendo un potencial eléctrico.
recesivo: alelo que se expresa únicamente en homocigotos y está totalmente enmascarado en heterocigotos.
recombinación: formación de nuevas combinaciones de los diferentes alelos de cada gen de un cromosoma; el resultado de un entrecruzamiento.
recombinación genética: generación de nuevas combinaciones de alelos de cromosomas homólogos debida al intercambio de DNA durante el entrecruzamiento.
recombinación sexual: durante la reproducción sexual, la formación de nuevas combinaciones de alelos en la progenie como resultado de la herencia de un cromosoma homólogo de cada uno de dos progenitores genéticamente distintos.
recto: porción terminal del tubo digestivo de los vertebrados, donde se acumulan las heces hasta que pueden eliminarse.
red alimentaria: representación de las complejas relaciones de alimentación (en términos de cadenas alimentarias que interactúan) de una comunidad; se incluyen numerosos organismos en diversos niveles tróficos, y muchos de los consumidores ocupan más de un nivel simultáneamente.
red nerviosa: forma simple de sistema nervioso; consta de una red de neuronas que se extienden por todos los tejidos de un organismo como un cnidario.
reflejo: movimiento simple, estereotipado, de una parte del cuerpo, que se efectúa automáticamente en respuesta a un estímulo.
regeneración: nuevo crecimiento de una parte del cuerpo perdida o dañada; también, reproducción asexual mediante el crecimiento de todo un cuerpo a partir de un fragmento.
región constante: parte de una molécula de anticuerpo que es similar en todos los anticuerpos.
región variable: parte de la molécula de un anticuerpo que difiere entre los anticuerpos; los extremos de las regiones variables de las cadenas ligera y pesada forman el sitio de unión específico para los antígenos.
regulación alostérica: proceso por el cual la acción enzimática aumenta o se inhibe, por efecto de pequeñas moléculas orgánicas que actúan como reguladoras al unirse a la enzima y alterar su sitio activo.
reino: la segunda categoría taxonómica más amplia, contenida dentro de un dominio y que consiste en *phyla* o divisiones relacionados. Este texto reconoce cuatro reinos dentro del dominio Eukarya: Protista, Fungi, Plantae y Animalia.
reloj biológico: mecanismo metabólico de medición del tiempo, presente en casi todos los organismos, mediante el cual el organismo mide la duración aproximada del día (24 horas), incluso en ausencia de señales ambientales externas como la luz y la oscuridad.
renina: enzima que se libera (en los mamíferos) cuando la presión arterial o la concentra-

ción de sodio en la sangre, o ambas cosas, caen por debajo de cierto punto; inicia una cascada de sucesos que restaura la presión arterial y la concentración de sodio.
replicación de DNA: proceso de copiado de la molécula de DNA de doble cadena; produce dos dobles hélices idénticas de DNA.
replicación semiconservativa: proceso de replicación de la doble hélice del DNA; las dos cadenas de DNA se separan y cada una se utiliza como plantilla o molde para la síntesis de una cadena de DNA complementaria. Por ello, cada doble hélice hija consiste en una cadena parental y una cadena nueva.
reproducción asexual: reproducción en la que no hay fusión de células sexuales haploides. El organismo progenitor puede dividirse y regenerar partes nuevas, o puede formarse un individuo nuevo más pequeño adherido al progenitor que se desprende cuando está completo.
reproducción diferencial: diferencias cuantitativas de reproducción entre individuos de una población, generalmente como resultado de diferencias genéticas.
reproducción sexual: forma de reproducción en la que material genético de dos organismos progenitores se combina en la descendencia; generalmente, dos gametos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide.
reservorio: principal fuente y sitio de almacenamiento de un nutrimento en un ecosistema, normalmente en la porción abiótica.
resistencia a los antibióticos: capacidad de un patógeno mutante para resistir a los efectos de un antibiótico que normalmente lo mataría.
resistencia ambiental: todo factor que tiende a contrarrestar el potencial biótico y a limitar así el tamaño de una población.
respiración celular: reacciones que requieren oxígeno; se llevan a cabo en las mitocondrias y descomponen los productos finales de la glucólisis en dióxido de carbono y agua, al tiempo que capturan grandes cantidades de energía en forma de ATP.
respuesta inflamatoria: respuesta local no específica a una lesión del organismo; se caracteriza por la fagocitosis de las sustancias extrañas y restos de tejidos por los leucocitos y por el aislamiento de la zona lesionada por coagulación de los líquidos que escapan de los vasos sanguíneos cercanos.
respuesta inmunitaria: respuesta específica del sistema inmunitario ante la invasión del organismo por parte de una sustancia extraña o un microorganismo; se caracteriza por el reconocimiento de la sustancia extraña por las células inmunitarias y su posterior destrucción por anticuerpos o por ataque celular.
retículo endoplásmico (RE): sistema de tubos y poros membranosos del interior de las células eucarióticas; en él se sintetizan casi todas las proteínas y lípidos.
retículo endoplásmico liso: retículo endoplásmico sin ribosomas.
retículo endoplásmico rugoso: retículo endoplásmico cubierto en su cara exterior por ribosomas.
retículo sarcoplásmico: retículo endoplásmico especializado de las células musculares; forma tubos huecos interconectados. El retículo sarcoplásmico almacena iones calcio y los libera al interior de la célula muscular para iniciar la contracción.
retina: membrana de tejido nervioso, con varias capas, situada al fondo de los ojos tipo cámara; se compone de células fotorreceptoras más las células nerviosas asociadas que refinan la información de fotorrecepción y la transmiten al nervio óptico.
retoño: tallo que crece horizontalmente y podría dar origen a nuevas plantas en nudos que tocan el suelo.
retroalimentación negativa: situación en la que un cambio inicia una serie de sucesos que tienden a contrarrestar el cambio y restaurar el estado original. La retroalimentación negativa en los sistemas fisiológicos mantiene la homeostasis.
retroalimentación positiva: situación en la que un cambio da pie a sucesos que tienden a amplificar el cambio original.
retrovirus: virus que usa RNA como material genético. Cuando invade una célula eucariótica, un retrovirus "transcribe a la inversa" su RNA a DNA, el cual dirige entonces la síntesis de más virus, empleando la maquinaria de transcripción y traducción de la célula.
ribosoma: organelo que consta de dos subunidades, cada una compuesta por RNA ribosomal y proteína; sitio de la síntesis de proteínas, durante la cual la secuencia de bases del RNA mensajero se traduce en la secuencia de aminoácidos de una proteína.
ribozima: molécula de RNA que puede catalizar ciertas reacciones químicas, sobre todo las que participan en la síntesis y el procesamiento del mismo RNA.
riñón: uno de un par de órganos del sistema excretor situado a los lados de la columna vertebral, que filtra la sangre para eliminar desechos y regular su composición y contenido de agua.
ritmo circadiano: suceso recurrente que se produce cada 24 horas, aun en ausencia de señales ambientales.
rizoide: estructura semejante a una raíz, presente en las briofitas, que ancla a la planta y absorbe agua y nutrimentos del suelo.
rizoma: tallo subterráneo, por lo regular horizontal, que almacena alimentos.
RNA de transferencia (tRNA): tipo de RNA que se une a un aminoácido específico por medio de un conjunto de tres bases (el anticodón) del tRNA que complementan el *codón* de mRNA para ese aminoácido; lleva su aminoácido a un ribosoma durante la síntesis de proteína, reconoce un codón de mRNA y acomoda su aminoácido para que se incorpore a la cadena proteica en crecimiento.
RNA mensajero (mRNA): cadena de RNA que es complemento del DNA de un gen y comunica la información genética del DNA a los ribosomas para usarla durante la síntesis de proteínas; las secuencias de tres bases (codones) del mRNA especifican los aminoácidos que deben incorporarse a una proteína.
RNA polimerasa: en la síntesis de RNA, enzima que cataliza la unión de nucleótidos de RNA libres para formar una cadena continua, empleando nucleótidos de RNA que son complementarios a los de una cadena de DNA.
RNA ribosómico (rRNA): tipo de RNA que se combina con proteínas para formar ribosomas.
rombencéfalo (cerebro posterior): parte posterior del encéfalo que contiene la médula oblonga, el puente y el cerebelo.
ruta metabólica: sucesión de reacciones químicas dentro de una célula, en la que los productos de una reacción son los reactivos de la siguiente reacción.
sabana: bioma dominado por pastos y que sustenta árboles dispersos y bosques de matorral espinoso; por lo regular tiene una estación de lluvias en la que cae toda la precipitación del año.
sacarosa: disacárido compuesto de glucosa y fructosa.
saco embrionario: gametofito femenino haploide de las plantas con flores.
saco vitelino: una de las membranas de los embriones de reptiles, aves y mamíferos; en las aves y reptiles, membrana que rodea a la yema del huevo; en los mamíferos forma parte del cordón umbilical y del tracto digestivo pero está vacía.
sales biliares: sustancias que se sintetizan en el hígado a partir de colesterol y aminoácidos; ayudan a descomponer los lípidos dispersándolos en partículas pequeñas sobre las cuales las enzimas pueden actuar.
sangre: líquido compuesto de plasma y eritrocitos en suspensión; se transporta dentro del sistema circulatorio.
saprobiota: organismo que obtiene sus nutrimentos de los cuerpos de organismos muertos.
sarcodina: protista no fotosintético (protozoario) que se caracteriza por la capacidad de formar pseudópodos; algunas sarcodinas, como las amibas, son desnudas, mientras que otras tienen conchas de diseño complicado.
sarcómero: unidad de contracción de una fibra muscular; subunidad de la miofibrilla que consiste en filamentos de actina y miosina y está delimitado por líneas Z.
saturado: dícese de un ácido graso que tiene el mayor número posible de átomos de hidrógeno unidos al esqueleto de carbono; ácido graso sin dobles enlaces en su esqueleto de carbono.
secreción tubular: proceso por el cual las células del túbulo de la nefrona extraen otros desechos de la sangre, secretando activamente esos desechos hacia el túbulo.
secretina: hormona producida por el intestino delgado que estimula la producción y liberación de secreciones digestivas por el páncreas y el hígado.
secuenciación del DNA: procedimiento mediante el cual se establece la composición química de una molécula de DNA (en particular, el orden en el que están dispuestos los ácidos nucleicos que constituyen la molécula).
segmentación: (1) plan corporal de un animal, en el que el cuerpo se divide en unidades repetidas que por lo regular son similares. (2) primeras divisiones celulares del embrión, en las que hay poco o ningún crecimiento entre divisiones; se reduce el tamaño de las células y se distribuyen sustancias reguladoras de los genes a la célula recién formada.
segregación: véase *ley de la segregación*.
segunda ley de la termodinámica: principio de la física que dice que cualquier cambio en un sistema aislado hace que la cantidad de ener-

gía útil concentrada disminuya y que aumente la cantidad de aleatoriedad y desorden (entropía).
segundo mensajero: sustancia intracelular, como el AMP cíclico, que se sintetiza o libera dentro de una célula como respuesta a la unión de una hormona o neurotransmisor (el primer mensajero) con receptores de la superficie celular; provoca cambios específicos en el metabolismo de la célula.
selección artificial: procedimiento de cruzamiento selectivo en el que se eligen como reproductores sólo los individuos con rasgos específicos; se usa principalmente para fomentar rasgos deseables en plantas y animales domésticos; también se usa en experimentos de biología evolutiva.
selección clonal: mecanismo mediante el cual el sistema inmunitario aumenta su especificidad; un antígeno invasor suscita una respuesta de sólo unos pocos linfocitos, los cuales proliferan hasta formar un clon de células que atacan sólo el antígeno específico que estimuló su producción.
selección de linaje: tipo de selección natural que favorece cierto alelo porque mejora la supervivencia o el éxito reproductivo de individuos afines que llevan el mismo alelo.
selección direccional: tipo de selección natural en el que se favorece un fenotipo extremo por encima de todos los demás.
selección disruptiva: tipo de selección natural en la que se favorecen ambos fenotipos extremos por encima del fenotipo medio.
selección estabilizante: tipo de selección natural en la que se eliminan los organismos que exhiben fenotipos extremos.
selección natural: supervivencia y reproducción desiguales de organismos debido a fuerzas del entorno, cuyo resultado es la preservación de adaptaciones favorables. Por lo regular, la selección natural se refiere específicamente a la supervivencia y reproducción diferenciales con base en diferencias genéticas entre los individuos.
selección sexual: tipo de selección natural en que la pareja escogida por un sexo es el agente selectivo.
selva tropical: bioma con condiciones uniformemente cálidas y húmedas; dominado por árboles siempreverdes de hoja ancha; es el bioma más diverso.
semen: fluido producido por el tracto reproductor masculino; contiene los espermatozoides.
semilla: estructura reproductora de las plantas de semilla; está protegida por un tegumento; contiene un embrión de la planta y un abasto de alimento para éste.
senectud: en las plantas, proceso de envejecimiento específico que por lo regular incluye deterioro y la caída de hojas y flores.
sépalo: conjunto de hojas modificadas que rodean y protegen al capullo de una flor; por lo regular forman estructuras verdes, similares a hojas, cuando la flor se abre.
septo: división que separa la hifa de un hongo en células individuales; poros en los septos permiten la transferencia de materiales entre células.
serotonina: en el sistema nervioso central, neurotransmisor que interviene en el estado de ánimo, el sueño y la inhibición del dolor.
sésil: que no puede desplazarse; por lo regular está pegado a una superficie.
sífilis: enfermedad bacteriana de transmisión sexual que afecta a los órganos reproductores; si no se trata, puede dañar a los sistemas nervioso y circulatorio.
simbiosis: interacción estrecha entre organismos de diferentes especies durante un periodo prolongado. Una de las dos especies, o ambas, podrían beneficiarse por la asociación o (en el caso del parasitismo) uno de los participantes podría salir perjudicado. La simbiosis incluye parasitismo, mutualismo y comensalismo.
simbiótico: referente a una relación ecológica basada en simbiosis.
simetría bilateral: distribución corporal en la que sólo un plano que pasa por el eje central divide el cuerpo en mitades que son imágenes especulares.
simetría radial: esquema corporal en el que cualquier plano que pase por un eje central dividirá el cuerpo en mitades que son aproximadamente imágenes especulares. Los cnidarios y muchos equinodermos adultos tienen simetría radial.
sinapsis: sitio de comunicación entre células nerviosas. En una sinapsis, una célula (presináptica) normalmente libera una sustancia (el neurotransmisor) que altera el potencial eléctrico de la segunda célula (postsináptica).
síndrome alcohólico fetal (SAF): conjunto de síntomas que incluyen retraso mental y anomalías físicas; se presenta en bebés nacidos de madres que consumieron grandes cantidades de bebidas alcohólicas durante el embarazo.
síndrome de Down: trastorno genético debido a la presencia de tres copias del cromosoma 21; sus características más comunes incluyen retraso mental, párpados de forma peculiar, boca pequeña con lengua prominente, defectos cardiacos y escasa resistencia a las enfermedades infecciosas; también recibe el nombre de *trisomía 21*.
síndrome de inmunodeficiencia adquirida (SIDA): enfermedad infecciosa causada por el virus de la inmunodeficiencia humana (VIH); ataca y destruye las células T, lo que debilita el sistema inmunitario.
síndrome de Klinefelter: conjunto de características que suelen hallarse en individuos que tienen dos cromosomas X y uno Y; estos individuos son fenotípicamente de sexo masculino, pero son estériles y tienen varios rasgos femeninos, como caderas anchas y desarrollo parcial de mamas.
síndrome de Turner: conjunto de características típicas de una mujer que sólo tiene un cromosoma X: esterilidad, con tendencia a ser de muy baja estatura y carecer de las características sexuales secundarias femeninas.
síndrome de Werner: condición poco común en la que un gen defectuoso causa envejecimiento prematuro; la causa es una mutación en el gen que codifica las enzimas de replicación/reparación del DNA.
síntesis por deshidratación: reacción química en la que se unen dos moléculas mediante un enlace covalente, con eliminación simultánea de un átomo de hidrógeno de una molécula y un grupo hidroxilo de otra, que forman agua; reacción inversa de la hidrólisis.
sistema circulatorio abierto: tipo de sistema circulatorio de algunos invertebrados, como los artrópodos y moluscos, que incluye un espacio abierto (el hemocele) en el que la sangre baña directamente tejidos corporales.
sistema circulatorio cerrado: tipo de sistema circulatorio, presente en ciertos gusanos y vertebrados, en el que la sangre siempre está confinada dentro del corazón y los vasos.
sistema de complemento: serie de reacciones por las que las proteínas de complemento se unen a los anticuerpos y atraen hacia ese punto leucocitos fagocíticos que destruyen la célula invasora que desencadena las reacciones.
sistema de órganos: dos o más órganos que colaboran para desempeñar una función específica; por ejemplo, el sistema digestivo.
sistema de raíces fibrosas: sistema de raíces que es común encontrar en las monocotiledóneas y que se caracteriza por un gran número de raíces, todas aproximadamente del mismo tamaño, que salen de la base del tallo.
sistema de raíz axonomorfa: sistema de raíces, común en las dicotiledóneas, que consiste en una raíz principal larga y gruesa y muchas raíces laterales más pequeñas, todas las cuales crecen de la raíz primaria.
sistema de tejido dérmico: sistema de tejido vegetal que constituye la cubierta externa del cuerpo de la planta.
sistema de tejido fundamental: sistema de tejido vegetal compuesto de células de parénquima, colénquima y esclerénquima, que constituye la mayor parte de una hoja o un tallo tierno, con exclusión de los tejidos vascular y dérmico. Casi todas las células del tejido fundamental participan en la fotosíntesis, el sostén o el almacenamiento de carbohidratos.
sistema de tejido vascular: sistema de tejido vegetal que consiste en xilema (que transporta agua y minerales de la raíz al brote) y floema (que transporta agua y azúcares por toda la planta).
sistema de transporte de electrones: serie de moléculas portadoras de electrones, presentes en las membranas del tilacoide de los cloroplastos y en la membrana interna de las mitocondrias, que extraen energía de los electrones y generan ATP u otras moléculas de alta energía.
sistema digestivo: conjunto de órganos encargados de ingerir y luego digerir sustancias alimenticias para transformarlas en moléculas simples que se pueden absorber y de expeler del cuerpo los residuos no digeridos.
sistema endocrino: sistema de órganos de los animales que se encarga de la comunicación de célula a célula; se compone de hormonas y de las células que las secretan y las reciben.
sistema haversiano: véase *osteón*.
sistema hidrovascular: en los equinodermos, sistema que consiste en una serie de canales a través de los cuales se conduce agua de mar y se utiliza para inflar los pies ambulacrales para locomoción, sujeción de alimentos y respiración.
sistema inmunitario: células como los macrófagos, las células B y las células T, y moléculas como los anticuerpos, que colaboran para combatir a los microorganismos que invaden el cuerpo.
sistema límbico: grupo diverso de estructuras cerebrales, en su mayor parte en el prosencéfalo inferior, que incluye el tálamo, el hipotá-

lamo, la amígdala, el hipocampo y partes del cerebro; interviene en las emociones básicas, impulsos, conducta y aprendizaje.
sistema linfático: sistema que consta de vasos linfáticos, capilares linfáticos, ganglios linfáticos, el timo y el bazo; ayuda a proteger al cuerpo contra infecciones, absorbe grasas y devuelve el exceso de fluido y proteínas pequeñas al sistema circulatorio sanguíneo.
sistema nervioso autónomo: parte del sistema nervioso periférico de los vertebrados que hace sinapsis en glándulas, órganos internos y músculo liso y produce principalmente respuestas involuntarias.
sistema nervioso central: en los vertebrados, el encéfalo y la médula espinal.
sistema nervioso periférico: en los vertebrados, la parte del sistema nervioso que conecta el sistema nervioso central con el resto del cuerpo.
sistema nervioso somático: porción del sistema nervioso periférico que controla el movimiento voluntario activando músculos esqueléticos.
sistema radicular: parte de la planta, generalmente subterránea, que ancla a la planta en el suelo, absorbe agua y minerales, almacena alimentos, transporta agua, minerales, azúcares y hormonas y produce algunas hormonas.
sistemática: rama de la biología que se ocupa de reconstruir filogenias y nombrar y clasificar a las especies.
sitio activo (*locus*): región de una molécula enzimática que se une a los sustratos y ejecuta la función catalítica de la enzima.
sombra pluvial: área seca local creada por la modificación de los patrones de lluvia por una cordillera montañosa.
sonda de DNA: secuencia de nucleótidos que es complementaria respecto a la secuencia de nucleótidos del gen que se estudia; se usa para localizar un gen específico en una biblioteca de DNA.
subclímax: comunidad en la que la sucesión se detiene antes de llegarse a la comunidad clímax y se mantiene por perturbaciones regulares; por ejemplo, pradera de pastos altos mantenida por incendios periódicos.
subunidad: molécula orgánica pequeña, varias de las cuales podrían unirse para formar una molécula mayor. Véase también *monómero*.
sucesión: cambio estructural en una comunidad y en su entorno inanimado, al paso del tiempo. Los cambios en la comunidad alteran el ecosistema de formas que favorecen a los competidores y las especies son sustituidas por otras de forma un tanto predecible, hasta que se llega a una comunidad clímax autosuficiente.
sucesión primaria: sucesión que se da en un entorno, como roca desnuda, en el que no estaba presente rastro alguno de una comunidad previa.
sucesión secundaria: sucesión que se da después de que una comunidad existente es perturbada; por ejemplo, después de un incendio forestal. Es mucho más rápida que la sucesión primaria.
sumidero: en las plantas, cualquier estructura que consume azúcares o convierte azúcares en almidón y hacia la cual fluyen los fluidos del floema.
surgencia: flujo ascendente que lleva agua fría, cargada de nutrimentos, de las profundidades del océano a la superficie; se presenta a lo largo de costas occidentales.
sustancia de la reina: sustancia química producida por una abeja reina que puede actuar como iniciador y también como feromona.
sustitución de nucleótidos: mutación que cambia un nucleótido de una molécula de DNA por otro; por ejemplo, adenina por guanina.
sustrato: átomos o moléculas que son los reactivos de una reacción química catalizada por enzimas.
taiga: bioma con inviernos largos y fríos y sólo unos cuantos meses de tiempo cálido; dominado por coníferas siempreverdes; también llamado *bosque septentrional de coníferas* o *bosque boreal*.
tálamo: parte del prosencéfalo que retransmite información sensorial a muchas partes del cerebro.
tallo: porción del cuerpo de una planta que generalmente está sobre el suelo y que sustenta hojas y estructuras reproductoras como flores y frutos.
tasa de crecimiento: medida del cambio de tamaño de una población por individuo y por unidad de tiempo.
taxia: comportamiento innato que es un movimiento dirigido de un organismo hacia un estímulo como calor, luz o gravedad o hacia la dirección opuesta.
taxonomía: ciencia que clasifica a los organismos en categorías organizadas jerárquicamente con el fin de reflejar sus relaciones evolutivas.
Tay-Sachs, enfermedad de: enfermedad recesiva causada por una deficiencia de las enzimas que regulan la degradación de los lípidos en el cerebro.
tegumento: en las plantas, capas externas de células del óvulo que rodean el saco embrionario; se transforma en la cubierta de la semilla.
tejido: grupo de células (generalmente similares) que juntas desempeñan una función específica; por ejemplo, músculo; podría incluir material extracelular producido por sus células.
tejido adiposo: tejido compuesto de células que contienen grasa.
tejido conectivo: tipo de tejido compuesto de diversos tejidos como el óseo, el adiposo y el sanguíneo, que generalmente contiene grandes cantidades de material extracelular.
tejido epidérmico: tejido dérmico de las plantas que forma la epidermis, esto es, la capa celular más externa que recubre las plantas jóvenes.
tejido epitelial: tipo de tejido que forma membranas que cubren la superficie del cuerpo y recubren sus cavidades; también da origen a glándulas.
tejido nervioso: el tejido que constituye el cerebro, la médula espinal y los nervios; consta de neuronas y células de la glía.
telofase: en la mitosis, la etapa final en la que se vuelve a formar una envoltura nuclear alrededor de cada nuevo núcleo hijo, las fibras del huso desaparecen y los cromosomas se tornan difusos, perdiendo su forma condensada; en la meiosis I, etapa durante la cual desaparecen las fibras del huso y los cromosomas generalmente se tornan difusos, perdiendo su forma condensada; en la meiosis II, etapa durante la que los cromosomas se tornan difusos y pasan a su estado extendido, se vuelven a formar las envolturas nucleares y se efectúa la citocinesis.
tendón: banda fibrosa de tejido conectivo que conecta un músculo a hueso.
tensión superficial: propiedad de un líquido por la cual resiste la penetración de objetos en su interfaz con el aire, debido a la cohesión entre las moléculas del líquido.
tentáculo: proyección alargada y extensible del cuerpo de los cnidarios y moluscos cefalópodos que puede servir para sujetar, picar e inmovilizar a la presa y para locomoción.
teoría: en ciencia, explicación de sucesos naturales que se basa en un gran número de observaciones y es congruente con los principios científicos, especialmente el de causalidad.
teoría científica: explicación general de fenómenos naturales desarrollada mediante extensas observaciones reproducibles; es más general y confiable que una hipótesis.
teoría de flujo-presión: modelo para el transporte de azúcares en el floema, por el cual el movimiento de azúcares al interior de un tubo criboso de floema hace que ingrese agua en el tubo por ósmosis, mientras que la salida de azúcar por otra parte del mismo tubo criboso hace que salga agua por ósmosis; el gradiente de presión que resulta causa el movimiento en volumen de agua y azúcares disueltos del extremo del tubo en el que se introduce azúcar al extremo del cual se saca azúcar.
teoría de la cohesión-tensión: modelo del transporte de agua en el xilema, según el cual el agua sube por los tubos del xilema impulsada por la fuerza de evaporación del agua en las hojas (que produce tensión) y se mantiene unida por efecto de los puentes de hidrógeno que se forman entre moléculas cercanas (cohesión).
terminaciones nerviosas libres: en ciertas neuronas receptoras, terminación finamente ramificada que responde al tacto y a la presión, al calor y al frío, o al dolor; produce sensaciones de comezón y cosquilleo.
terminal sináptica: engrosamiento en el extremo ramificado de un axón; donde el axón forma una sinapsis.
termoacidófilo: arqueo que medra en ambientes calientes y ácidos.
termorreceptor: receptor sensorial que responde a cambios de temperatura.
territorialidad: defensa de un área que contiene recursos importantes.
testículo: gónada de los mamíferos machos.
testosterona: en los vertebrados, hormona producida por las células intersticiales de los testículos; estimula la espermatogénesis y el desarrollo de características sexuales masculinas secundarias.
tiempo: fluctuaciones a corto plazo en la temperatura, la humedad, la nubosidad, el viento y la precipitación durante periodos de horas a días.
tiempo de duplicación: tiempo que tomaría a una población duplicar su tamaño a su frecuencia de crecimiento actual.
tilacoide: bolsa membranosa con forma de disco que se encuentra en los cloroplastos y cuyas membranas contienen los fotosistemas y las enzimas sintetizadoras de ATP que se usan en

las reacciones dependientes de la luz de la fotosíntesis.
timina: base nitrogenada que sólo está presente en el DNA; se abrevia *T*.
timo: órgano del sistema linfático situado en la parte superior del pecho, frente al corazón, y que secreta timosina, la cual estimula la maduración de los linfocitos; comienza a degenerarse en la pubertad y casi no tiene función en el adulto.
timosina: hormona secretada por el timo que estimula la maduración de las células del sistema inmune.
tinción de Gram: tinción que incorporan selectivamente las paredes celulares de las bacterias de ciertos tipos (bacterias grampositivas) y que son rechazadas por las paredes celulares de otras (bacterias gramnegativas); se usa para distinguir las bacterias sobre la base de la composición de su pared celular.
tiroides: glándula endocrina situada frente a la laringe en el cuello; secreta las hormonas tiroxina (que afecta la velocidad metabólica) y calcitonina (que regula la concentración de ion calcio en la sangre).
tiroxina: hormona secretada por la glándula tiroides que estimula y regula el metabolismo.
tonsila: placa de tejido linfático que consiste en tejido conectivo con muchos linfocitos; situada en la faringe y la garganta.
tórax: segmento entre la cabeza y el abdomen en animales segmentados; el segmento al cual están sujetas las estructuras de locomoción.
traducción: proceso por el cual la secuencia de bases del RNA mensajero se traduce en la secuencia de aminoácidos de una proteína.
transcripción: síntesis de una molécula de RNA a partir de una plantilla de DNA.
transcriptasa inversa: enzima presente en los retrovirus que cataliza la síntesis de DNA a partir de un molde de RNA.
transductor: dispositivo que convierte señales de una forma a otra. Los receptores sensoriales son transductores que convierten estímulos ambientales, como calor, luz o vibración, en señales eléctricas (como potenciales de acción) que el sistema nervioso reconoce.
transformación: método para adquirir nuevos genes, en el que el DNA de una bacteria (generalmente liberado después de morir la bacteria) se incorpora al DNA de otra bacteria viva.
transgénico: dícese de un animal o planta que expresa DNA derivado de otra especie.
transpiración: evaporación de agua a través de los estomas de una hoja.
transporte activo: movimiento de materiales a través de una membrana mediante el uso de energía celular, normalmente contra un gradiente de concentración.
transporte pasivo: movimiento de materiales a través de una membrana por un gradiente de concentración, presión o carga eléctrica sin consumir energía celular.
tráquea: en aves y mamíferos, tubo duro pero flexible, sostenido por anillos cartilaginosos, que conduce el aire entre la laringe y los bronquios; en insectos, tubo con complejas ramificaciones que lleva aire desde aberturas llamadas *espiráculos* cerca de cada célula del cuerpo.
traqueofito: planta que tiene vasos conductores; planta vascular.
traqueoide: célula de xilema alargada con extremos en forma de huso, la cual contiene poros en la pared celular; forma tubos que transportan agua.
tricomoniasis: enfermedad de transmisión sexual, causada por el protista *Trichomonas*, que causa inflamación de las membranas mucosas que recubren el tracto urinario y los genitales.
trifosfato de adenosina (ATP): molécula compuesta del azúcar ribosa, la base adenina y tres grupos fosfato; es el principal portador de energía de las células. Los dos últimos grupos fosfato están unidos por enlaces de "alta energía".
triglicérido: lípido compuesto por tres moléculas de ácido graso unidas a una sola molécula de glicerina.
trisomía 21: véase *síndrome de Down*.
trisomía X: condición de hembras que tienen tres cromosomas X en vez de dos, como es normal. Casi todas estas mujeres son fenotípicamente normales y fértiles.
trombina: enzima que se produce en la sangre como resultado de una lesión a un vaso sanguíneo; cataliza la producción de fibrina, una proteína que ayuda a formar coágulos de sangre.
trompa de Eustaquio: conducto que comunica el oído medio con la faringe; permite que se equilibre la presión entre el oído medio y la atmósfera.
tubo criboso: en el floema, una sola línea de elementos que transportan soluciones azucaradas.
tubo neural: estructura derivada del ectodermo durante el desarrollo embrionario temprano, la cual posteriormente se convierte en el cerebro y la médula espinal.
tubo uterino: también llamado oviducto, es el tubo que va del ovario al útero y por el que sale el ovocito secundario (óvulo).
túbulo: porción tubular de la nefrona; incluye una porción proximal, el asa de Henle, y una porción distal. La orina se forma a partir del filtrado de la sangre al pasar por el túbulo.
túbulo distal: en las nefronas del riñón de los mamíferos, último segmento del túbulo renal por el que pasa el filtrado antes de vaciarse en el conducto colector; lugar de secreción y reabsorción selectivas durante el paso de agua e iones entre la sangre y el filtrado, a través de la membrana tubular.
túbulo proximal: en nefronas del riñón de los mamíferos, la porción del túbulo renal que está inmediatamente después de la cápsula de Bowman; recibe filtrado de la cápsula y es donde se inicia la secreción y reabsorción selectivas entre el filtrado y la sangre.
túbulo seminífero: en los testículos de los vertebrados, serie de tubos en los que se producen espermatozoides.
túbulo T: pliegue profundo de la membrana plasmática muscular; conduce el potencial de acción dentro de una célula.
tumor: masa que se forma en un tejido por lo demás normal; se debe al crecimiento de células sin control.
tundra: bioma con condiciones climáticas rigurosas (frío y viento extremos y poca lluvia) que no pueden sustentar árboles.
umbral: potencial eléctrico (menos negativo que el potencial de reposo) en el que se dispara un potencial de acción.
unicelular: formado por una sola célula; casi todos los miembros de los dominios Bacteria y Archaea y del reino Protista son unicelulares.
unidad motora: neurona motora individual y todas las fibras musculares en las que forma sinapsis.
uniformitarianismo: hipótesis de que la Tierra se desarrolló gradualmente a través de procesos naturales, similares a los que operan actualmente, y que se llevan a cabo a lo largo de mucho tiempo.
unión abierta: tipo de unión entre células animales que tiene canales que comunican el citoplasma de las células adyacentes.
unión apretada: tipo de unión entre las células de animales que impide el paso de materiales a través de los espacios entre células.
unión neuromuscular: sinapsis que se forma entre una neurona motriz y una fibra muscular.
uracilo: base nitrogenada presente en el RNA; se abrevia *U*.
urea: producto de desecho de la descomposición de los aminoácidos; contiene nitrógeno, es soluble en agua y es uno de los principales componentes de la orina de los mamíferos.
uréter: tubo que lleva la orina de cada riñón a la vejiga.
uretra: tubo que va de la vejiga urinaria al exterior del cuerpo; en los machos, la uretra también recibe semen del conducto deferente y conduce tanto semen como orina (en ocasiones distintas) al extremo del pene.
útero: en mamíferos hembra, la parte del tracto reproductor que alberga al embrión durante el embarazo.
vacuna: inyección que contiene antígenos característicos de cierto organismo patógeno y que estimula una respuesta inmune.
vacuola: vesícula que suele ser grande y consiste en una sola membrana que encierra un espacio lleno de fluido.
vacuola alimentaria: saco membranoso que se encuentra en el interior de una célula individual y contiene alimento. Se liberan enzimas digestivas en el interior de la vacuola, donde se lleva a cabo la digestión intracelular.
vacuola central: vacuola grande y llena de líquido que ocupa la mayor parte del volumen de muchas células vegetales; desempeña varias funciones, entre ellas la de mantener la presión de turgencia.
vacuola contráctil: vacuola llena de líquido de ciertos protistas que toma agua del citoplasma, se contrae y expele el agua hacia afuera de la célula a través de un poro de la membrana plasmática.
vagina: conducto que lleva del exterior del cuerpo de un mamífero hembra al cuello del útero.
válvula auriculoventricular: válvula cardiaca entre las aurículas y los ventrículos; impide el reflujo de sangre a las aurículas durante la contracción ventricular.
válvula semilunar: par de válvulas entre los ventrículos del corazón y la arteria pulmonar y la aorta; impide el reflujo de sangre hacia los ventrículos cuando se relajan.
válvula tricúspide: válvula que está entre el ventrículo derecho y la aurícula derecha del corazón.

variable: condición sujeta a cambio, especialmente en un experimento científico.
vascular: dícese de tejidos que contienen vasos para transportar líquidos.
vasectomía: procedimiento quirúrgico en el que se cortan los conductos deferentes para impedir que los espermatozoides lleguen al pene durante la eyaculación y que el hombre sea fértil.
vaso: tubo de xilema compuesto por elementos de vaso apilados verticalmente y con paredes muy perforadas, o ausentes, en sus extremos, para formar un cilindro hueco ininterrumpido.
vaso quilífero: capilar linfático individual que penetra cada vello del intestino delgado.
vaso sanguíneo: conducto por el que se transporta sangre a todas partes del cuerpo.
vástago: todas las partes de una planta vascular excepto la raíz; normalmente está sobre el suelo y consta de tallo, hojas, yemas y (en temporadas) flores y frutos; entre sus funciones están la fotosíntesis, el transporte de materiales, la reproducción y la síntesis de hormonas.
vector: portador que introduce genes ajenos en las células.
vejiga urinaria: órgano muscular hueco en el que se almacena la orina.
vellosidad: proyección delgada de la pared del intestino delgado que incrementa el área de absorción.
vellosidades coriónicas: en los embriones de mamífero, prolongaciones del corion, con apariencia de dedos, que penetran el recubrimiento uterino y constituyen la porción embrionaria de la placenta.
vena: en los vertebrados, vaso de diámetro grande y pared delgada que lleva sangre de las vénulas al corazón; en las plantas vasculares, haz vascular o cadena de xilema y floema en las hojas.
vena renal: la vena que lleva sangre depurada después de pasar por el riñón.
ventana oval: entrada del oído interno, cubierta por una membrana.
ventral: el lado inferior de un animal cuya cabeza está orientada hacia adelante.
ventrículo: cámara muscular inferior de cada lado del corazón, que bombea sangre hacia fuera por las arterias. El ventrículo derecho envía sangre a los pulmones; el ventrículo izquierdo bombea sangre al resto del cuerpo.
vénula: vaso angosto con paredes delgadas que lleva sangre de los capilares a las venas.
verrugas genitales: enfermedad de transmisión sexual cuya causa es un virus; forma excrecencias o protuberancias sobre los genitales externos, adentro o alrededor de la vagina o ano, o en el cuello del útero en las mujeres y en el pene, el escroto, la ingle o los muslos en los varones.
vertebrado: animal que posee una columna vertebral.
vesícula: pequeña bolsa delimitada por membrana dentro del citoplasma.
vesícula biliar: saco pequeño, próximo al hígado, en el que se guarda y se concentra la bilis que ha secretado el hígado. La bilis se vierte de la vesícula biliar al intestino delgado a través del conducto biliar.
vesícula seminal: en mamíferos machos, glándula que produce un fluido alcalino que contiene fructosa y forma parte del semen.
vía C_4: serie de reacciones de ciertas plantas mediante la cual se fija dióxido de carbono en ácido oxalacético, el cual se degrada posteriormente para utilizarlo en el ciclo C_3 de la fotosíntesis.
viroide: partícula de RNA que puede infectar a una célula y dirigir la producción de más viroides; causa ciertas enfermedades de las plantas.
virus: partícula parásita acelular que consiste en un recubrimiento proteico que rodea a una cadena de material genético; sólo se multiplica dentro de las células de un organismo vivo (el huésped).
virus de la inmunodeficiencia humana (VIH): retrovirus patógeno que produce el síndrome de inmunodeficiencia (SIDA) al atacar y destruir las células T del sistema inmunitario.
visión binocular: capacidad para ver los objetos simultáneamente con los dos ojos, lo que brinda mayor profundidad de percepción y un juicio más exacto del tamaño de un objeto y su distancia respecto a los ojos.
vitamina: una de un grupo de diversas sustancias que deben estar presentes en muy pequeñas cantidades en la dieta para mantener la salud; el cuerpo las usa junto con las enzimas en diversas reacciones metabólicas.
xilema: tejido conductor de las plantas vasculares que transporta agua y minerales de la raíz al brote.
xilema primario: xilema de tallos jóvenes producidos a partir de un meristemo apical.
xilema secundario: xilema producido a partir de células que surgen en la parte interior del *cambium* vascular.
yema: en los animales, copia pequeña de un adulto que se desarrolla en el cuerpo del progenitor y finalmente se desprende y vive de forma independiente; en las plantas, brote embrionario que normalmente es muy corto y se compone de un meristemo apical con varios primordios de hojas.
yema de huevo: sustancias ricas en proteínas o en lípidos contenidas en el huevo y que proporcionan alimento para el embrión en desarrollo.
yema lateral: grupo de células meristemáticas en el nudo de un tallo; en condiciones apropiadas, crece para formar una rama.
yema terminal: tejido meristemático y primordio de hoja circundante situados en la punta del brote de la planta.
zarcillo: delgada excrecencia de un tallo que se enrosca en objetos externos y proporciona soporte al tallo; generalmente es una hoja o rama modificada.
zona afótica: región del océano por debajo de los 200 m, donde no penetra la luz solar.
zona costera cercana: región de aguas costeras que son relativamente someras, pero está siempre sumergida; incluye bahías y pantanos costeros y puede dar sustento a plantas o algas marinas grandes.
zona de entre mareas: zona de la costa oceánica que alternadamente queda expuesta y cubierta por las mareas.
zona fótica: región del océano donde la luz tiene la intensidad suficiente para que se efectúe la fotosíntesis.
zona limnética: zona de un lago en la que penetra suficiente luz para que se lleve a cabo la fotosíntesis.
zona litoral: zona lacustre, cercana a la orilla, en la que el agua es somera y las plantas encuentran luz abundante, anclaje y suficientes nutrimentos.
zona pelúcida: capa transparente, no celular, entre la corona radiada y el óvulo.
zona profunda: zona de un lago donde la luz no es suficiente para sustentar fotosíntesis.
zooflagelado: protista no fotosintético que se desplaza mediante flagelos.
zooplancton: protistas no fotosintéticos que abundan en entornos marinos y de agua dulce.
zoospora: célula reproductora no sexual que nada con flagelos; la forman miembros de la división Oomycota de los protistas.

Créditos de fotografías

Unidad uno
Foto de entrada Francois Gohier/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 1
Foto de entrada Louis Mazzatenta/NGS Image Collection **1-1** Dorling Kindersley.
1-3a John Cancalosi/DRK Photo **1-3b** David M. Dennis/Tom Stack & Associates **1-3c** Chip Clark **1-7a,** Photodisc **1-7c** Photodisc
1-7d Gerard Lacz/Peter Arnold, Inc.
1-10a-c Photo Lennart Nilsson/Albert Bonniers Forlag AB **1-11a** Dorling Kindersley
1-11b Timothy O'Keefe/Tom Stack & Associates
E1-1 Corbis **E1-2a** Dorling Kindersley
E1-2b Christian Grzimek/Okapia/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 2
Foto de entrada David Scharf/Peter Arnold, Inc. **2-3b** Dorling Kindersley **2-4** Gregory Dimijian/Photo Researchers, Inc. **2-5** Ed Degginger/Color-Pic **2-7** Dorling Kindersley
2-9b Tim Davis/Photo Researchers, Inc.
2-11 Glen E. Woolfenden/Archbold Biological Station **2-12** Thomas A. Wiewandt
E2-1 Dorling Kindersley

Capítulo 3
Foto de entrada Alan Rabinowitz **3-1a** Wayne Lankinen/Valan Photos **3-1b** Edgar T. Jones/Bruce Coleman, Inc. **3-3a,b** Pat y Tom Leeson/Photo Researchers, Inc.
3-4 Guy L. Bush, Michigan State University
3-7a, c Mark Smith/Photo Researchers, Inc.
3-7b Thomas Kitchin/Tom Stack & Associates **3-8** Tim Laman/NGS Image Collection
3-9 Joy Spurr/Bruce Coleman, Inc.
3-10 Tom McHugh/Steinhart Aquarium/Photo Researchers, Inc.
3-11 The Kern Company

Capítulo 4
Foto de entrada Photodisc **4-3** Sidney Fox/Science VU/Visuals Unlimited
4-5 Michael Abbey/Visuals Unlimited
4-6a Milwaukee Public Museum, Photograph Collection **4-6b** James L. Amos/Photo Researchers, Inc. **4-6c** Phototake/Carolina Biological Supply Company **4-6d** Douglas Faulkner/Photo Researchers, Inc. **4-7** Ilustración por Ludek Pesek/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **4-8** Terry Whittaker/Photo Researchers, Inc. **4-9** Ilustración por Chris Butler/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **4-12a** Tom McHugh/Chicago Zoological Park/Photo Researchers, Inc. **4-12b** Frans Lanting/Minden Pictures
4-12c Nancy Adams/Tom Stack & Associates
4-13 Tim D. White/Brill Atlanta **4-15** Neanderthal Museum, Mettmann, Germany.

Capítulo 5
Foto de entrada Tom Brakefield/DRK Photo
5-1a Wayne Lankinen/Bruce Coleman, Inc.
5-1b M. C. Chamberlain/DRK Photo
5-1c Maslowski/Photo Researchers, Inc.
5-2a C. Steven Murphree/Biological Photo Service **5-2b** Dr. Greg Rouse, Department of Invertebrate Zoology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution
5-2c Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **5-4a** Hans Gelderblom/ Stone **5-4b** Cortesía de W. Jack Jones, reimpreso con permiso de Springer-Verlag **5-7** Zig Koch/Kino Fotoarquivo/©1992. Reimpreso con permiso de la revista Discover.

Capítulo 6
Foto de entrada U.S. Army Photo **6-2b** Centers for Disease Control and Prevention/Photo Researchers, Inc. **6-4** Lee Simon/Stammers/ Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.
6-5 Reproducida con permiso de K.-M. Pan *et al.*, Proceedings of the National Academy of Sciences 90:1962-1966, Fig. 4c (1993).© National Academy of Sciences, U.S.A. **6-6a** David M. Phillips/Visuals Unlimited **6-6b** Karl O. Stetter, University of Regensburg, Regensburg, Germany **6-6c** CNRI/Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **6-7** Photo Lennart Nilsson/Albert Bonniers Forlag **6-8a** Karl O. Stetter, University of Regensburg, Regensburg, Germany **6-9** A. B. Dowsett/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **6-10** CNRI/ Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **6-11** Dennis Kunkel/Phototake NYC
6-12 Yellowstone National Park **6-13** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc.
6-14 C. P. Vance/Visuals Unlimited
6-15a Phototake/Carolina Biological Supply Company **6-15b** Eric Grave/Science Source/ Photo Researchers, Inc. **6-16** William Merrill, Penn State University **6-17a** P. W. Grace/ Science Source/Photo Researchers, Inc.
6-17b Cabisco/Visuals Unlimited
6-18 Cabisco/Visuals Unlimited **6-19** David M. Phillips/ Visuals Unlimited **6-20** Kevin Schafer/Peter Arnold, Inc. **6-21** Stone
6-23 Jeffrey L. Rotman/Jeffrey L. Rotman Photography **6-24a** D. P. Wilson/Eric y David Hosking/Photo Researchers, Inc. **6-24b** Lawrence E. Naylor/Photo Researchers, Inc.
6-25 Harry Rogers/Photo Researchers, Inc.
6-26 Oliver Meckes/Photo Researchers, Inc.
6-27 P. M. Motta and F. M. Magliocca/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc.
6-28 M. I. Walker/Photo Researchers, Inc.
6-29 M. I. Walker/Science Source/Photo Researchers, Inc. **6-30a** Ed Degginger/ Color-Pic, Inc **6-30b** Manfred Kage/Peter Arnold, Inc. **6-32** Oliver Meckes & Nicole Ottawa/Eye of Science/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 7
Foto de entrada Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc. **7-1a** Fotografía de Robert y Linda Mitchell/Robert & Linda Mitchell Photography
7-1b Elmer Koneman/Visuals Unlimited
7-2 Jeff Lepore/Photo Researchers, Inc.
7-3 Thomas J. Volk, University of Wisconsin-La Crosse **7-4b** Breck P. Kent **7-4c** Carolina Biological Supply/Phototake NYC
7-5a W. K. Fletcher/Photo Researchers, Inc.
7-5b David Dvorak, Jr. **7-7a** Scott Camazine/ Photo Researchers, Inc. **7-7b** David M. Dennis/Tom Stack & Associates **7-7c** Hans Reinhard/Bruce Coleman, Inc. **7-8** Robert & Linda Mitchell Photography **7-10a** Jeff Foott Productions **7-10b** Robert & Linda Mitchell Photography **7-11** Stanley L. Flegler/Visuals Unlimited **7-12** David M. Dennis/Tom Stack & Associates **7-13** Michael Fogden/DRK Photo **7-14** David M. Phillips/Visuals Unlimited **7-15** Teresa y Gerald Audesirk
7-16 M. Viard/Jacana/Photo Researchers, Inc.
7-17 G. L. Barron/Biological Photo Service
7-18 Cabisco/Visuals Unlimited

Capítulo 8
Foto de entrada Tom y Pat Leeson/Photo Researchers, Inc. **8-3a** John Gerlach/Tom Stack & Associates **8-3b** John Shaw/Tom Stack & Associates **8-4** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **8-5a** Dwight Kuhn Photography **8-5b** Milton Rand/Tom Stack & Associates **8-5c** Larry Ulrich/DRK Photo
8-6 Milton Rand/Tom Stack & Associates
8-7c Andy Roberts/Stone **8-7d** John Kaprielian/Photo Researchers, Inc. **8-8a** Maurice Nimmo/A-Z Botanical Collection, Ltd.
8-8b Teresa y Gerald Audesirk **8-9 (izquierda)** Dr. William M. Harlow/Photo Researchers, Inc.
8-9 (derecha) Gilbert S. Grant/Photo Researchers, Inc. **8-10a** Dwight R. Kuhn/ Dwight Kuhn Photography **8-10b** David Dare Parker/Auscape International Pty. Ltd.
8-10b inserto Matt Jones/Auscape International Pty. Ltd. **8-10c** Dwight Kuhn Photography
8-10d Teresa y Gerald Audesirk **8-10e** Larry West/Photo Researchers, Inc. **8-12** Thomas Kitchin/Tom Stack & Associates

Capítulo 9
Foto de entrada Martin A. Collins, University of Aberdeen, Aberdeen, Scotland, U.K.
9-5a Larry Lipsky/DRK Photo **9-5b** Brian Parker/ Tom Stack & Associates **9-5c** Charles Seaborn/Odyssey Productions **9-6a** Gregory Ochocki/Photo Researchers, Inc. **9-6b** Charles Seaborn/Odyssey Productions **9-6c** Teresa y Gerald Audesirk **9-6d** David B. Fleetham/ Innerspace Visions **9-9a** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC
9-10(1) Martin Rotker/Phototake NYC
9-10(2) Stanley Flegler/Visuals Unlimited
9-11 Tom E. Adams/Peter Arnold, Inc.
9-12a Carolina Biological Supply Company/ Phototake NYC **9-12b** Howard Shiang, D.V.M., J. Am. Vet. Med. Assoc. 163:981, Oct. 1973. **9-14a** Kjell B. Sandved/ Butterfly Alphabet, Inc. **9-14b** David L. Bull/David Bull Photography **9-14c** J. H. Robinson/ Photo Researchers, Inc. **9-15** Teresa y Gerald Audesirk **9-16** Dwight Kuhn Photography
9-18 David Scharf/Peter Arnold, Inc.
9-19a Carolina Biological Supply Company/ Phototake NYC **9-19b** Peter J. Bryant/Biological Photo Service **9-19c** Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. **9-19d** Werner H. Muller/Peter Arnold, Inc. **9-19e** Stanley Breeden/DRK Photo **9-20a** Dwight Kuhn Photography **9-20b** Tim Flach/Stone
9-20c Teresa y Gerald Audesirk **9-21a** Tom Branch/ Photo Researchers, Inc. **9-21b** Peter J. Bryant/Biological Photo Service **9-21c** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **9-21d** Alex Kerstitch **9-23a** Ray Coleman/ Photo Researchers, Inc.
9-23b Alex Kerstitch **9-24a** Fred Bavendam/ Peter Arnold, Inc. **9-24b** Ed Reschke/ Peter Arnold, Inc. **9-25a** Fred Bavendam/ Peter Arnold, Inc. **9-25b** Kjell B. Sandved/ Photo

Researchers, Inc. **9-25c** Alex Kerstitch **9-26a** Teresa y Gerald Audesirk **9-26b** Jeff Foott Productions **9-26c** Chris Newbert/ Bruce Coleman, Inc. **9-27b** Michael Male/ Photo Researchers, Inc. **9-28** John Giannicchi/Science Source/ Photo Researchers, Inc. **9-9b** Tom McHugh/ Photo Researchers, Inc. **9-30a** Tom McHugh/Steinhart Aquarium/ Photo Researchers, Inc. **9-30b** Tom Stack/ Tom Stack & Associates **9-30b** inserto Breck P. Kent **9-31a** Jeffrey L. Rotman/Jeffrey L. Rotman Photography **9-31b** David Hall/ Photo Researchers, Inc. **9-32a** Peter David/ Getty Images/Planet Earth Pictures Ltd. **9-32b** Mike Neumann/Photo Researchers, Inc. **9-32c** Stephen Frink/Stone **9-32d** Peter Scoones/Getty Images/Planet Earth Pictures Ltd. **9-33a** Breck P. Kent/Animals Animals/ Earth Scenes **9-33b** Joe McDonald/Tom Stack & Associates **9-33c** Cosmos Blank/ National Audubon Society/Photo Researchers, Inc. **9-34a** David G. Barker/Tom Stack & Associates **9-34b** Roger K. Burnard/Biological Photo Service **9-34c** Dorling Kindersley **9-35** Carolina Biological Supply Company/ Phototake NYC **9-36a** Walter E. Harvey/ Photo Researchers, Inc. **9-36b** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **9-37** Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. **9-38a** Flip Nicklin/Minden Pictures **9-38b** Jonathan Watts/Science Photo Library/ Photo Researchers, Inc. **9-38c** C. y M. Denis-Huot/Peter Arnold, Inc. **9-38d** Photodisc **9-39a** Yves Kerban/Jacana/Photo Researchers, Inc. **9-39b** Mark Newman/Auscape International Pty. Ltd. **9-39b** inserto D. Parer y E. Parer-Cook/Auscape International Pty. Ltd. **E9-1** Stanley Breeden/DRK Photo

Unidad dos
Foto de entrada John Shaw/Tom Stack & Associates

Capítulo 10
Foto de entrada Kim Taylor/Bruce Coleman, Inc. **10-4a** Dr. Jeremy Burgess/Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **10-4b** John D. Cunningham/Visuals Unlimited **10-5a-c** George Wilder/Visuals Unlimited **10-8a** Lynwood M. Chace/Photo Researchers, Inc. **10-8b** Dwight Kuhn Photography **10-9 (superior)** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **10-9 (inferior)** E. R. Degginger/Animals Animals/Earth Scenes **10-10** Teresa y Gerald Audesirk **10-12** J. Robert Waaland, University of Washington/Biological Photo Service **10-13** Ed Reschke/Peter Arnold, Inc. **10-16a** D. C. Cunningham/Visuals Unlimited **10-16b** Stephen J. Krasemann/Photo Researchers, Inc. **10-17** John D. Cunningham/ Visuals Unlimited **10-20a** Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc. **10-20b** R. Roncadori/Visuals Unlimited **10-21** Hugh Spencer/National Audubon Society/ Photo Researchers, Inc. **10-23a** Ray Simon/ Photo Researchers, Inc. **10-23b** Dr. Jeremy Burgess/ Science Photo Library/Photo Researchers, Inc. **10-24a** E. R. Degginger/Animals Animals/Earth Scenes **10-24b** Dr. Martin H. Zimmermann/ Harvard Forest, Harvard University **10-26** Francois Gohier/Photo Researchers, Inc. **10-27a** Kenneth W. Fink/Photo Researchers, Inc. **10-27b** Belinda Wright/DRK Photo **10-28a** Teresa y Gerald Audesirk **10-28b** Carr Clifton/Minden Pictures **10-28c** Teresa y Gerald Audesirk **E10-1** Michael Fogden/DRK Photo

Capítulo 11
Foto de entrada F. Stuart Westmorland/Photo Researchers, Inc. **11-1** Jeff Foott/Bruce Coleman, Inc. **11-3** Robert & Linda Mitchell Photography **11-4b** James L. Castner **11-5** Teresa y Gerald Audesirk **11-6 (superior, centro, inferior)** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **11-7** Dennis Kunkel/MicroVision **11-9** Carolina Biological Supply Company/Phototake NYC **11-13** Teresa y Gerald Audesirk **11-14** Teresa y Gerald Audesirk **11-15a, b** Thomas Eisner **11-16a,b** Nuridsany y Perennou/ The National Audubon Society Collection/ Photo Researchers, Inc. **11-17** Huntington Botanical Gardens, San Marino, California **11-18a** Merlin D. Tuttle/Bat Conservation International/ Photo Researchers, Inc. **11-18b** Oxford Scientific Films/Animals Animals/Earth Scenes **11-19** Dr. J. A. L. Cooke/Oxford Scientific Films/ Animals Animals/Earth Scenes **11-20a** Tom Bean/DRK Photo **11-20b** Michael Fogden/ DRK Photo **11-21a** Teresa y Gerald Audesirk **11-21b** Carolina Biological Supply Company/ Phototake NYC **11-22** Teresa y Gerald Audesirk **11-23** Scott Camazine/Photo Researchers, Inc. **11-24** Fogden Natural History Photographs **E11-1a** George Holton/Photo Researchers, Inc. **E11-1b** Merlin D. Tuttle/Bat Conservation International/Photo Researchers, Inc.

Capítulo 12
Foto de entrada Roberto Osti
12-1c Runk/Schoenberger/Grant Heilman Photography, Inc. **12-6** John Cancalosi/DRK Photo **12-7** Biophoto Associates/Photo Researchers, Inc. **12-8a, b** Carolina Biological Supply Company/Phototake NY

Capítulo 13
13-1 Eric y David Hosking/Frank Lane Picture Agency Limited FLPA **13-3a-e** Boltin Picture Library **13-5** Frans Lanting/Minden Pictures **13-7** Thomas McAvoy/TimePix **13-9** Renee Lynn/Photo Researchers, Inc. **13-10** Ken Cole/Animals Animals/Earth Scenes **13-11** Richard K. LaVal/Animals Animals/Earth Scenes **13-12** Nuridsany y Perennou/Photo Researchers, Inc. **13-13** Robert & Linda Mitchell/Robert & Linda Mitchell Photography **13-14a** Stephen J. Krasemann/Photo Researchers, Inc. **13-14b** Hans Pfletschinger/Peter Arnold, Inc. Unlimited **13-17** William Ervin/Natural Imagery **13-18** Michael K. **13-15a** M. P. Kahl/DRK Photo **13-15b** Marc Chamberlain/Stone **13-16** Ray Dove/Visuals Nichols/National Geographic Image Collection **13-19** John D. Cunningham/Visuals Unlimited **13-21** Joe McDonald/Visuals Unlimited
13-22a Norbert Wu/Peter Arnold, Inc.
13-22b Frans Lanting/Minden Pictures
13-23 Anne y Jacques Six **13-25a** Dwight Kuhn Photography **13-25b** Teresa y Gerald Audesirk **13-26** Fred Bruemmer/Peter Arnold, Inc.
13-29 Raymond A. Mendez/Animals Animals/ Earth Scenes **13-30** Photo Lennart Nilsson/ Albert Bonniers Forlag **13-31** William P. Fifer, New York State Psychiatric Institute, Columbia University **13-32a** Frans Lanting/Minden Pictures **13-32b** Daniel J. Cox/Liaison Agency, Inc. **13-32c** Michio Hoshino/Minden Pictures

Unidad tres
Foto de entrada Paradise, Part One of The Trilogy of the Earth por Suzanne Duranceau/ Illustratrice, Inc.

Capítulo 14
Foto de entrada Michael P. Gadomski/Photo Researchers, Inc. inserto 1 de foto entrada Ken Wilson; Papilio/Corbis inserto 2 de foto de entrada W. Perry Conway/Corbis **14-1a** Prof. S. Cinti/University of Ancona, Italy/CNRI/Phototake NYC **14-1b** Thomas Kitchin/Tom Stack & Associates **14-6** Bryan y Cherry Alexander **14-7** Tom McHugh/Photo Researchers, Inc. **14-8** Hellio-Van Ingen/Auscape International Pty. Ltd. **14-9a** Robert & Linda Mitchell Photography **14-9b** Tom Bean/DRK Photo **14-9c** Gary Braasch Photography **14-11** NASA/ Johnson Space Center **E14-3** Frans Lanting/ Minden Pictures **E14-3** inserto Andy Holbrooke/The Stock Market

Capítulo 15
Foto de entrada Ron Peplowski/The Detroit Edison Company, inserto de foto de entrada James F. Lubner, University of Wisconsin Sea Grant Advisory Services **15-3b** Stephen Dalton/Photo Researchers, Inc. **15-3c** Frans Lanting/Minden Pictures **15-4a** Art Wolfe/Art Wolfe, Inc. **15-4b** Frans Lanting/Minden Pictures **15-5a** Marty Cordano/DRK Photo **15-5b** Paul A. Zahl/Photo Researchers, Inc. **15-5c** Ray Coleman/Photo Researchers, Inc. **15-6** Robert & Linda Mitchell Photography **15-7a** Ferrero-Labat/Auscape International Pty. Ltd. **15-7b** Charles V. Angelo/Photo Researchers, Inc. **15-8** James L. Castner **15-9a** Zig Leszczynski/Animals Animals/Earth Scenes **15-9b** Breck P. Kent **15-9c, d** Ed Degginger/ Color-Pic, Inc. **15-10a** Robert P. Carr/Bruce Coleman, Inc. **15-10b** Monica Mather y Bernard Roitberg, Simon Fraser University **15-11a** Zig Leszczynski/Animals Animals/Earth Scenes **15-11b** James L. Castner **15-11c** Jeff Lepore/Photo Researchers, Inc. **15-12a** Dan Aneshausley, Cornell University/Thomas Eisner **15-12b** Frans Lanting/Minden Pictures **15-13a** Teresa Audesirk **15-13b** W. Gregory Brown/Animals Animals/Earth Scenes **15-14a** Jim Zipp/Photo Researchers, Inc. **15-14b** Photodisc **15-15a (izquierda)** Dennis Oda/Stone **15-15a (derecha)** Krafft-Explorer/Photo Researchers, Inc. **15-15b** Gary Braasch/Gary Braasch Photography **15-15c (izquierda)** Wendy Shattil/Bob Rozinski/ Tom Stack & Associates **15-15c (derecha)** M. P. Kahl/DRK Photo **15-18a-c** Robert & Linda Mitchell Photography **E15-1** Gilbert Grant/ Photo Researchers, Inc. **E15-1** inserto Carol Hughes/Bruce Coleman, Inc. **E15-2a** Chuck Pratt/Bruce Coleman, Inc. **E15-2b** Robert & Linda Mitchell Photography **E15-2c** Jack Jeffrey/Photo Resource Hawaii Stock Photography

Capítulo 16
Foto de entrada Photodisc **16-12** Tom Walker/Stock Boston **16-13** William E. Ferguson **16-14** Will McIntyre/Photo Researchers, Inc. **E16-1** Thomas A. Schneider/SchneiderStock Photography

Capítulo 17
Foto de entrada (e insertos) Don L. Boroughs **17-2b** NASA/Johnson Space Center **17-6a** Teresa y Gerald Audesirk **17-6b** Tom McHugh/ Photo Researchers, Inc. **17-9a** Loren McIntyre

17-9b Schafer y Hill/Peter Arnold, Inc. **17-9c** Michael Fogden/Oxford Scientific Films Ltd. **17-9d** Michael Fogden/DRK Photo **17-9e** Frans Lanting/Minden Pictures **17-10** Jacques Jangoux/Peter Arnold, Inc. **17-12** James Hancock/Photo Researchers, Inc. **17-13a** Photodisc **17-13b** Brian Parker/Tom Stack & Associates. **17-13c** Tom McHugh / Photo Researchers Inc. **17-14** William H. Mullins/Photo Researchers, Inc. **17-15** Brian Parker/Tom Stack & Associates **17-16** Harvey Payne/Harvey Payne **17-17a** Tom Bean/DRK Photo **17-17b** W. Perry Conway/Tom Stack & Associates **17-17c** Nicholas DeVore III/Photographers/Aspen, Inc. **17-17d** Bob Gurr/ Valan Photos **17-17e** Jim Brandenburg/Minden Pictures **17-18** Teresa y Gerald Audesirk **17-19a** Gary Braasch Photography **17-19b** Thomas Kitchin/Tom Stack & Associates **17-19c** Stephen J. Krasemann/DRK Photo **17-19d** Joe McDonald/Animals Animals/Earth Scenes **17-20a** Susan G. Drinker/The Stock Market **17-20b** Teresa y Gerald Audesirk **17-20c** Jeff Foott Productions **17-20d** Richard Thom/Tom Stack & Associates **17-21a** Teresa y Gerald Audesirk **17-21b** Marty Stouffer Productions/Animals Animals/Earth Scenes **17-21c** Wm. Bacon III/National Audubon Society/Photo Researchers, Inc. **17-22** Gary Braasch Photography **17-23a** Stephen J. Krasemann/DRK Photo **17-23b** Jeff Foott/ Tom Stack & Associates **17-23c** Michael Giannechini/Photo Researchers, Inc. **17-23d** James Simon/Photo Researchers, Inc. **17-26a** T. P. Dickinson/Comstock **17-26b** Teresa y Gerald Audesirk **17-26b** inserto Walter Dawn/National Audubon Society/Photo Researchers, Inc. **17-26c** Teresa y Gerald Audesirk **17-26c** inserto Thomas Kitchin/Tom Stack & Associates **17-26d** Robert Given, Marymount College **17-26d** inserto Stan Wayman/Photo Researchers, Inc. **17-27a** Franklin J. Viola/Viola's Photo Visions, Inc. **17-27b** Alex Kerstitch **17-27c** Charles Seaborn/Odyssey Productions **17-27d** Alex Kerstitch **17-28 a** Stephen J. Krasemann/DRK Photo **17-28b** Paul Humann/ Jeffrey L.Rotman Phorography **17-28c** Fred McConnaughey/Photo Researchers, Inc. **17-28d** James D. Watt/Getty Images/Planet Earth Pictures Ltd. **17-28e** Biophoto Associates/Science Source/Photo Researchers, Inc. **17-28f** Robert Arnold/Getty Images/Planet Earth Pictures Ltd. **17-29** J. Frederick Grassle, Institute of Marine and Coastal Sciences, Rutgers University **E17-1** NASA Headquarters **E17-2** Roy Morsch/The Stock Market

Índice

Abdomen, 177
Abedul, 155
Abeja reina, 284
Abejas, 243-44, 245, 270, 271, 276, 284-85
Aborto, 238
Abrojos, 157
Acacias, 497
Acianos de Texas, 199
Ácido abscísico, 221, 253, 254
Ácido desoxirribonucleico. *Véase* DNA
Ácido ribonucleico. *Véase* RNA
Ácido salicílico, 264
Acuicultura, 386
Acuíferos, 312
Adaptaciones, 32-33
Ademanes y gestos universales, 287-88
Adirondacks, macizo de los, 352, 380-81
Advertencia, coloración de, 322, 324
Áfido de la rosa, 179
Áfidos, 221-22
Aflatoxinas, 134-35
Agar, 116
Agassiz, Louis, 5
Agresión, 274, 277-78, 280, 285-86
Agricultura
  efectos de los hongos en la, 133-44
  revolución en la, 308
Agricultura orgánica, 497, 498
Agua, 57
  adquisición de, por las plantas, 218-19
  conducción de, en las plantas, 207
  contaminación del, 388
  en el entorno, 220
  transporte de potasio en las células oclusivas y, 221
  transporte de, en las plantas, 211, 218-19
Agua, dispersión de semillas por, 247
Agua dulce, lagos de, 379-81
Aguas costeras, 381-84
Águila calva, 337, 338, 356
Águila dorada, 299
Agujeros, 277
Aislamiento de comportamiento, aislamiento reproductivo por, 48, 49-50
Aislamiento de poblaciones, 42
  conductual, 48, 49-50
  ecológico, 43-45, 48, 49
  geográfico, 43, 48, 49
  reproductivo, 44, 45-47, 48-49
  temporal, 48, 49
Aislamiento ecológico, 43-45
  aislamiento reproductivo por, 48, 49
Aislamiento geográfico de las poblaciones, 43
  aislamiento reproductivo por, 48, 49
Aislamiento reproductivo de poblaciones, 44, 45-47
Aislamiento reproductivo entre especies, 48-50
  mecanismos anteriores al apareamiento de, 48, 49, 50
  mecanismos posteriores al apareamiento de, 48, 49, 50
Aislamiento temporal, 48-49
Albura, 211
Alcaloides, 325
Alcatraz, 235
Alelos, 22
Alelos, frecuencia de, 22
  cuellos de botella de población y, 26
  flujo de genes y, 23-24
  poblaciones pequeñas y, 24-25
Algas, 114-115, 145, 327
  fotosintetizadoras, 131-32
  marinas, 114, 116
  multicelulares, 65
  pardas, 112, 114, 117, 118
  rojas, 112, 114, 116
  unicelulares. *Véase* Fitoplancton
  verdeazules, 379
  verdes, 112, 114, 116, 117, 145
Almejas, 169, 182, 189
Altamira, 76
Alternancia de generaciones, 144, 151, 232
Altitud, temperatura y, 364
Altman, Sidney, 60
Altruismo, 283
Álvarez, Luis y Walter, 71-72
Amanita, 124, 125, 128, 138
Amatoxinas, 138
Ambiente abiótico, 32-33, 300, 346
Amiba, 118
Aminoácidos, conducción de, en las plantas, 207
Amish, población fundadora, 27
Amnios, 189-91
Amonites, 66
Amorphophallus titanum (flores cadáver), 244, 245
Amplificación biológica, 344
Ámpula, 184
Anatomía
  como criterio taxonómico, 87
  evidencia evolutiva en la, 11-13
Anélidos, 167, 169, 175, 176
  cavidad corporal de los, 165,166
Anemia de células falciformes, polimorfismo equilibrado y, 32
Anémona. *Véase* Anémona de mar
Anémona de mar, 167, 168 169-70, 171, 270, 327
Anfibios, 188-89
  evolución de los, 68-69
Anfioxos, 167, 184-85, 186
Angiospermas, 150, 152, 153-57, 202. *Véase también* Plantas con flor; Flores
Anillos anuales de crecimiento, 212
Anillos de hada, 130, 132
Anillos de los árboles, 212, 214
Animal(es), 87, 88, 163-98 adaptaciones de los, para la vida terrestre, 68-70
  artrópodos. *Véase* Artrópodos
  caníbales, 35
  características anatómicas de los, que indican puntos de bifurcación evolutiva, 164-66
  características de los, 91
  características que definen a los, 164
  cnidarios. *Véase* Cnidarios
  cordados. *Véase* Cordados
  dispersión de semillas por, 247-48, 261
  equinodermos, 164-65, 169, 182-84
  esponjas, 164, 166-69
  gusanos cilíndricos, 165, 166, 168, 174-75
  gusanos planos, 171-74
  gusanos segmentados (anélidos), 167, 169, 175, 176
  moluscos. *Véase* Moluscos
  multicelulares, evolución de los, 65-67
  principales *phyla*, 166-64
Animalia. *Véase* Animal(es)
Annamitas, montes, 41, 52
Anolis, lagarto, 15, 275
Anopheles, 119
Anquilostoma, 174
Antenas, 179
Antera, 156, 157, 234, 235
Anteridio, 147
Anterior (cabeza), extremo, 165
Antibióticos, bacterias resistentes a los, 20, 21, 28, 36
Antílope berrendo, 374
Ántrax, 99, 121
Apareamiento
  concordante, 27
  no aleatorio, 27-28
Apéndices articulados, 177
Aprendizaje, 269
  por discernimiento, 271, 272
  por ensayo y error, 270, 271
  restricciones innatas sobre el, 272-73
Aptitud de un organismo, 29
Aptitud inclusiva, 34
Arabuko-Sokoke, selva de, 360, 392
Arácnidos, 167, 169, 179, 180
Araña de jardín, 177
Arañas, 179
Árbol de la vida, 89, 91
Árbol de la vida eucariótico, 89, 91
Árbol evolutivo, 47
Árboles de hoja perenne (coníferas), 67, 145, 152-53, 233-34
Arce, 247
Archaea, 88, 89, 105, 107, 108, 109, 110, 120
Archaeopteryx, 216, 192
Architeuthis (calamar gigante), 162, 163, 195
Ardilla roja, 269
Ardillas de tierra, 514
Ardipithecus ramidus, 73
Argón, 63
Aristelliger, 30
Aristóteles, 4, 5
Armas biológicas, 98, 99, 101, 111
Arquegonio, 147
Arrecifes, 116
Arrecifes coralinos, 383-84
Artemisa, desierto de, 371, 373, 374
Arthrobotrys, 137
Artrópodos, 68, 165, 167, 169, 175-79
  arácnidos, 167, 169, 179, 180
  crustáceos, 167, 169, 179
  exoesqueletos de los, 177
  insectos, 166, 167, 169, 178-79, 234, 243-44
  intercambio de gases en los, 178
  segmentación en los, 177-78
  sistema sensorial de los, 78
Asca(s), 128
Ascomicetes, 130
Ascomycota, 127, 128
Asimiento de potencia, 72
Asimiento de precisión, 72

Aspergillus, 134, 135
Atmósfera, evolución prebiótica y, 58-61
Atrapamoscas, 225, 262-63
Australopithecus, 73
Australopithecus afarensis, 75
Australopithecus africanus, 75
Australopithecus anamensis, 75
Australopithecus boisei, 75
Australopithecus robustus, 75
Autótrofos, 340
Auxina, 253, 254-55, 257, 261
  brote de yemas laterales y, 258
  desarrollo de frutos y, 261
  descubrimiento de la, 257
  fototropismo y, 255, 257
  gradientes de, 256
  gravitropismo y, 255
  orientación de plántulas y, 254-55
  ramificación de raíces y, 259
Aves, 189-93
  como reptiles, 193
  evolución a partir de los reptiles, 69-70
Avestruz, 192
Avispa de mar (*Chironex fleckeri*), 170, 171
Avispa del higo, 49
Avispas, 246, 253
Azúcar(es),
  transporte de, en las plantas, 207, 221-22
Azufre, ciclo del, 351-52
Azulejos, especies de, 86
Azulejos occidentales, 33

Babosas, 181
Babosas de mar, 181
  de mantilla española, 181
Babuino, 23, 277, 278
Babuino oliváceo, 277
Bacillus anthracis, 99
Bacterias, 88, 89, 103-4, 327
  anaerobias, 61, 63, 109
  cápsulas alrededor de las, 105
  colonias de, 105
  conjugación de las, 107-8
  cubiertas viscosas en torno a las, 105
  desnitrificantes, 348
  diferencia entre Archaea y, 105
  en las raíces, 217
  endosimbióticas, 64
  endosporas que protegen, 106-7
  fijadoras de nitrógeno, 109-10, 217, 218
  fimbrias (pili) de, 105, 107
  fisión binaria de, 107-8
  fotosintetizadoras, 61, 131-32
  fototácticas, 106
  infección viral de, 100-1
  magnetotácticas, 106
  paredes celulares de, 94
  patógenas, 110
  potencial biótico de las, 297
  quimiosintéticas, 108
  quimiotácticas, 106
  resistentes a los antibióticos, 20, 21, 28, 36
  simbióticas, 109
Bacterias anaerobias, 61, 63, 109
Bacterias fotosintetizadoras, 61
Bacterias fototácticas, 106
Bacterias magnetotácticas, 106
Bacterias patógenas, 110
Bacterias quimiosintéticas, 109
Bacterias quimiotácticas, 106
Bacterias simbióticas, 109
Bacteriófagos, 100, 101
Baer, Karl von, 13
Bagre cabeza de toro, 285-86
Balanus, 321
Ballena, 14
Ballenas jorobadas, 193, 616
Baobab, árbol, 224
Bardanas, 259, 260
Basidiomicetos, 130
Basidiomycota, 127, 128
Basidios, 130
Basidiosporas, 130
Beagle, 8
Bejín, 132
Bennett, Alan, 263
Biodegradabilidad, 109, 344
Biodiversidad, 92-94, 367
Biomas, 334, 366-78. *Véase también* Ecosistemas
Biomasa, 340
Bioprospección, 143
Bioterrorismo, 121
Bisonte, 374
Bivalvos, 182
Blaustein, Andrew, 191
Boa *constrictor*, 14
Bolsa, hongos de, 127, 128-30
Borrelia burgdorferi, 110
Bosques
  caducifolios, 370, 373-75
  lluviosos, 367-70, 375-76
  septentrionales de coníferas (taiga), 376-77
  tropicales, 51
Bosques caducifolios
  de clima templado, 373-74
  tropicales, 370
Bosques de clima templado lluvioso, 375-76
Bosques septentrionales de coníferas, 376-77
Botulismo, 110
Boysen-Jensen, Peter, 256-57
Branquias, 178
Briofitas (plantas no vasculares), 147, 148
Brote, 202
  epidermis del, 205
  estructura del, 204
  gravitropismo en el, 255
Brote de la yema lateral, 258
Brundtland, Gro Harlem, 359
Buche, 175
Byers, John, 289

Caballo evolución del, 11
Caballito de mar, 188
Cabello de Venus (ginkgo), árbol del, 152, 153
Cabeza, 177
Cacto roca viva, 323
Cactos, 225
Cadenas alimentarias, 341, 342
Caimán americano, 190
Caimanes, 190, 193
Caja de Skinner, 270
Calabacitas, 235
Calabaza, plantas familia de la, 235, 243
Calamar, 169, 182, 183
Calamar gigante (*Architeuthis*), 162, 163, 195
Calanólido, 369
Caldo primigenio (sopa primitiva), 60
Calentamiento global, 220, 352-54
Camarón, 179
Cambium (meristemos laterales), 204
Cambium de corcho, 213
Cambium vascular, 211-13
Cámbrico, periodo, 66
Camuflaje, 322, 323
Cáncer, 362
  virus y, 101
Candida, 134, 135
Cangrejo ermitaño, 180
Cangrejos, 179
Cangrejos barrilete, 278
Canibalismo, 35, 104
Canidae, 93
Capa de abscisión, 254, 262
Capa proteínica viral, 100
Capacidad de sostenimiento, 302, 303, 311
Capas germinales, 164
Cápsulas bacterianas, 105
Capuchina, 243
Caracol arbóreo de Florida, *181*
Caracol lobo rosado, 333
Caracoles, 167, 169, 181, 277
Carbonato de calcio, 116
Carbonífero, periodo, 68
Carbono, ciclo del, 346-47, 352-62
Carboxipeptidasa, 331
Caries dental, 105, 106
Carnero de Dall, 306
Carnívoros, 341, 387
Carpelos, 234, 235
Carragenina, 116
Cartílago, 185
Castaño, plaga del, 128, 133-40
Catastrofismo, teoría del, 5
Cattleya, orquídea, 224
Caudipteryx, 2
Caulerpa, 333
Cavidad gastrovascular, 170
Cavidades corporales, 165
Caza y recolección cooperativas, 79
Cech, Thomas, 60
Cefalización, 165
Cefalópodos, 182, 183
Celacanto, 188
Celoma, 165, 166, 175
Celomados, 165-66
Célula(s). *Véase* Células eucarióticas; Células procarióticas; Tipos específicos de células
Célula acompañante, 207
Célula de tubo, 235
Célula generadora, 235
Célula huésped, 100
Célula madre de megaspora, 236
Células amiboides, 168
Células de empalizada, 215
Células diferenciadas, 202-4
Células epiteliales, 168
Células esponjosas, 215
Células eucarióticas,
  evolución de los organelos encerrados en la membrana y el núcleo de las, 63-65
Células madre de microsporas, 235
Células meristemáticas, 202-4
Células nerviosas. *Véase* Neurona(s)
Células oclusivas, 215, 221
Células procarióticas, 61
Células T, leucemia de, 101
Centros para el Control de Enfermedades, 36
Cerveza, 136
Chaparral, 372
Chícharos, 225

Chicxulub, cráter de, 72
Chiles, 248
Chimpancés, 87, 89, 271, 278-79
Chironex fleckeri (avispa de mar), 170, 171
Chlorella, 65
Chondrichthyes, 186, 187
Chthamalus, 321
Cianobacterias, 64, 109, 379
Ciclo del agua (hidrológico), 349-50
Ciclo hidrológico (del agua), 349-50
Ciclo menstrual, 288
Ciclos biogeoquímicos (ciclos de nutrimentos), 346
Ciervo de cola blanca, 375
Ciervo ladrador (muntjac gigante), 41, 52
Cigoto, 126
Ciliados, 112, 119-20
Cilindro vascular, 208, 216
Cilios, 119
Circulación,
  de los equinodermos, 184
Citocininas, 250, 251, 255, 256, 259
Citoplasma,
  de células vegetales, 216
Clase, 85
Clasificación. *Véase* Sistemática
Clava, hongos de, 127, 128, 130
Clava, musgos de, 147-48
Claviceps purpurea, 135
Clima, 360-65
  el Sol y el, 360-61
  evolución prebiótica y, 58-61
  extinción por cambios de, 71
  influencias en el, 360-65
  tectónica de placas y, 71
Clima templado, bosques caducifolios de, 373-75
Clima templado lluvioso, bosques de, 375-76
Clinton, Bill, 338
Clordano, 346
Cloro, 362
Clorofila, 261
Clorofluorocarbonos (CFC), 362
Cloroplastos,
  evolución de los, 64, 120
Clostridium, 107
Clostridium botulinum, 110
Clostridium tetani, 110
Cnidarios, 164, 167, 168, 169-71, 172
  cavidad corporal de los, 166
Cnidocitos, 170, 172
Cochinilla, 180
Coco, 247
Cocodrilos, 189, 193
Cocotero, 152
Coevolución, 33, 242-48, 304, 319, 326
Cofia, 207-8
Cohesión-tensión, teoría de, 218-19
Cola, 165, 184
Colas de caballo, 147-48
Colénquima, 205, 206
Coleóptilos, 241, 256-57
Cólera, 110
Colibrí, 192, 244
Collar, células de, 168
Colonias de bacterias, 105
Coloración
  de advertencia, 322, 324
  de sobresalto, 325
Columna vertebral (espina dorsal), 185
Combat®, 15
Combustibles fósiles, 346, 351, 387
Comensalismo, 33, 319, 326
Comité Intergubernamental para el Cambio Climático (IPCC), 353, 354
Competencia, 33, 304-5
  conducta animal y, 277-80
  de invasión, 305
  definición de, 304
  extinción por, 51
  interespecífica, 304-5, 318-20
  intraespecífica, 305, 321
  por concurso, 305
  regulación de la población y, 304-5, 321
Comportamiento, 268-93
  competencia y, 277
  componentes genéticos del, 288-89
  comunicación, 274-77
  cooperativo, 284
  de juego, 289-90
  definición de, 269
  humano, 77-79, 286-89
  innato (instintivo), 269, 271-74, 288
    condicionamiento, 270-71
    discernimiento, 271, 272
    habituación, 270, 272
  interacción genotipo-ambiente en, 273-74
  reproducción sexual y, 280-82
  social, 281-86
    en abejas, 284-85
    en bagres cabeza de toro, 285-86
    en ratas topo desnudas, 286
    ventajas y desventajas del, 283-84
  territorialidad, 279-80
Comportamiento aprendido, 269-74
  condicionamiento, 270-71
  habituación, 270, 272, 273
Comportamiento cooperativo, 284
Comportamiento de bebés, 287
Comportamiento de succión, 287, 288
Comportamiento humano, 154-55, 286-89
Comportamiento innato (instintivo), 269, 271-74, 287-88
Comportamiento instintivo (innato), 269, 287-88
Comportamiento migratorio, 274
Comportamiento social, 281-86
  de la abeja, 284-85
  de la rata topo desnuda, 286
  del bagre cabeza de toro, 285-86
  ventajas y desventajas del, 283-84
Comunicación animal, 274-77
  mensajes químicos, 276
  por sonido, 275
  por tacto, 276-77
  visual, 274-75
Comunicación visual, 274-75
Comunidad(es), 318-36. *Véase también* Ecosistemas
  clímax, 329, 332-34
  competencia en las, 319-21
  definición de, 296
  especies clave de las, 327-29
  interacciones entre depredador y presa, 319, 321-26
  simbiosis en las, 319, 326-27
  sucesión en las, 329-34
Comunidad clímax, 329, 332-34
Concurso, competencia por, 305
Condicionamiento, 270-71
Condicionamiento operante, 270-71
Conejo rayado, 41, 52
Coníferas (árboles de hoja perenne), 67, 145, 152-53, 233-34
Conjugación
  bacteriana, 107-8
  reproducción de protistas por, 111
Connell, J., 321
Consumidores (heterótrofos), 390, 391
Consumidores primarios, 341
Consumidores secundarios, 341
Consumidores terciarios, 341
Contaminación, 137, 334, 388
  del mar abierto, 384-85
Continentes, efectos meteorológicos y climáticos de los, 364-65
Coprolitos (heces fosilizadas), 5, 70
Coral, 115, 170
Corales, 170, 171
Corazón,
  de las aves, 192-93
  de los anfibios, 189
  de los reptiles, 189
Corcho leñoso, 212-13, 214, 281
Corcho, células de, 205, 213
Cordados, 167, 169, 184-94
  anfibios, 68-69, 188-89
  anfioxos, 184-85, 186
  aves, 69-70, 189-90
  cavidad corporal de los, 166
  mamíferos, 69-70, 193-94
  reptiles, 69-70, 189-93
  tunicados, 184-85, 186
  vertebrados, 169, 185, 194
Cordones nerviosos, 172, 184
Cordyceps, 134
Cornezuelo del centeno, 135
Corrientes de aire, 363
Corrientes oceánicas, 363-64
Corte anular, 213
Corteza, 213
  de la raíz, 208
  del tallo, 211
Corteza terrestre, 61
Costa de Marfil, 312
Costera cercana, zona, 381, 382
Cotiledones (hojas de la semilla), 202, 238, 239, 241-42, 243
Creación, noción de, 5
Crecimiento demográfico cero, 308
Crecimiento exponencial de la población, 297-99, 306-08
Crecimiento primario, 204, 207-8
Crecimiento secundario, 204, 211-12, 213
Cretácica, era, 68, 70
Creutzfeldt-Jakob, enfermedad de, 104
  variante de la, 104
Cro-Magnon, hombres de, 76-77
Cromosoma(s),
  de seres humanos y chimpancés, similitud entre los, 87, 89
Cromosomas humanos, 87, 89
Crustáceos, 167, 169, 179
Ctenóforos, 164, 167
Cubiertas viscosas, 105
Cucarachas, 15
Cuclillo, 269
Cuello de botella poblacional, 26-27
Cuerpo fructífero, 112, 113, 114
Cuerpos filamentosos de los hongos, 126
Cumbre de la Tierra, conferencias mundiales de la, 354

Curva J de crecimiento de la población, 298
Curva S de crecimiento de población, 302
Curvatura del hipocótilo, 243, 261
Cutícula, 146, 204-5
Cuvier, Georges, 5, 41
Cycadaceas, 152, 153

Danza ondulante, 284, 285
Daphnia pulex (pulga de agua), 180
Darwin, Charles, 7, 10, 14, 16, 18, 22, 33, 36, 40, 42, 87, 256, 295
Darwin, Francis, 256
Darwin, pinzones de, 7, 26, 47-48
Datación radiométrica, 63
DDT, 302, 303, 338, 344, 355
Dedalera, 243
Delfines hocico de botella, 289
Densidad, factores dependientes de la, 302, 303
Densidad, factores independientes de la, 302, 303
Depredación, 33
  formas de, 321
  población y, 303-4
Depredador-presa, interacciones, 33, 319, 321-26
  adaptaciones evolutivas y, 321-26
  ciclos de población, 301
Deriva genética, 25-26
Descomponedores, 341
Desertificación, 312, 372
Desforestación, 352
  desertificación y, 312
Desiertos, 371-72
Desmonte, 377
Desnitrificantes, bacterias, 348
Detritos, comedores de, 341
Deuteromicetos, 127, 130
Deuterostoma, 166
Diatomeas, 112, 114, 115
Dicotiledóneas, 202, 203, 208, 210, 211, 213, 238, 239
Dictyostelium, 113
Didinium, 120
Diener, T.O., 103
Diente de león, 152, 247
Digestión, en los anélidos, 175
Dimorfismo sexual, 281
Dinoflagelados, 112, 114-15, 383
Dinosaurios, 69, 70
  con plumas, 2, 3, 16
Dióxido de carbono, 136
  atmosférico, 220
  calentamiento global y, 353
  transporte de potasio al interior de las células oclusivas y, 221
Discernimiento, aprendizaje por, 271, 272
Disentería amebiana, 118
Distribución "aglutinada" de la población, 305, 306
Distribución aleatoria de la población, 305-6
Distribución localizada, extinciones por, 50-51
Distribución uniforme de población, 305, 306
Divergencia genética de dos poblaciones, 42-43
División (*phylum*), 85
Djekoule, Sep, 312
DNA,
  viral, 100
DNA, secuencia de, 90-91
  como criterio taxonómico, 87, 90-91
Doble fecundación, 237
Dobzhansky, Theodosius, 2
Dodo, 240
Dominación apical, 258
Dominios, 85, 88. *Véase también* Archaea; Bacterias; Eukarya
  de organismos procarióticos, 89, 90
Dragón de mar frondoso, 323
Driopitecos, 72-73
Drosera rotundifolia (rosolí), 200, 201, 225, 226
Duración del día, floración y, 259
Duramen, 211
Dylan, Bob, 135

E. coli, 100, 107, 108
Ébola, fiebre hemorrágica, 21, 101-2
Ecología, 296
  papel de los hongos en la, 136
Ecosistemas, 338-58
  aguas costeras, 381-84
  bosques caducifolios de clima templado, 383-85
  bosques caducifolios tropicales, 370
  bosques de clima templado lluvioso, 385-86
  calentamiento global, 220, 352-54
  clima y estado del tiempo de los, 360-65
    sol y, 360-61
  comunidades de los respiraderos marinos, 386
  chaparral, 372
  definición de, 296
  desiertos, 371-72
  efectos de la precipitación pluvial y la temperatura en la vegetación de los, 378-79
  flujo de energía por los, 338-45
    cadenas alimentarias y redes alimentarias, 341, 342, 343
    comedores de detritos y descomponedores, 341
  influencia humana en los, 369, 370-71, 372, 373, 375, 377, 378, 380-81, 382-83, 384-85, 386, 87
  lagos de agua dulce, 379-81
  lluvia ácida (sedimentación ácida), 350-52
  mar abierto, 384-86
  marinos, 381
  pastizales (praderas), 302, 312, 343, 346, 373
  relaciones de alimentación en los, 339, 341
  requisitos para la vida, 365-66
  sabana, 370-71
  selvas tropicales, 367-70
  taiga (bosques septentrionales de coníferas), 376-77
  tundra, 377-78
  vías de los nutrimentos a través de los, 338, 339, 345-49
    ciclo del agua (ciclo hidrológico), 349-50
    ciclo del carbono, 346-47, 352-54
    ciclo del fósforo, 349
    ciclo del nitrógeno, 347-48, 351-52
Ecosistemas marinos, 381
Ectodermo, 164
Eibl-Eibesfeldt, Irenaus, 287
Eigen, Manfred, 60
Eisely, Loren, 230
El origen de las especies (Darwin), 9, 10, 33, 87
Elefante marino del norte, 26
Elefantes, 329, 370
Elementos de vasos, 205
Ellis-van Creveld, síndrome de, 27
Embrión(es),
  de mamíferos, 194
  de monocotiledónea y de dicotiledónea, 203
Emergence of Life on Earth, The (Fry), 61
Encéfalo,
  de los mamíferos, 194
  de los vertebrados, 185
  del hombre de Neanderthal, 75-76
  humano, 194
  tamaño del, 72, 77
Encéfalo humano, 194
Encefalopatía espongiforme bovina ("enfermedad de las vacas locas"), 104
Endodermis, 209-19
Endodermo, 164
Endoesqueleto, 182, 184, 185
Endospermo, 237
Endosporas, 106
Energía. *Véase* Metabolismo; Fotosíntesis en ecosistemas. *Véase* Ecosistemas
Enfermedad(es)
  causadas por hongos, 133-35
"Enfermedad de las vacas locas" (encefalopatía espongiforme bovina), 104
Enfermedad del sueño africana, 118
Enfermedad "devoradora de carne" (fascitis necrosante), 111
Engaño sexual, polinización y, 244-46
Enredadera de Boston, 224
Ensayo sobre la población (Malthus), 6
Entorno. *Véase también* Ecosistemas
  abiótico, 32-33, 346
  biótico, 33
  características y, 22
  comportamiento animal y, 273-74
  crecimiento de las poblaciones y, 300, 305
    fenotipo y, 29, 30
Entorno biótico, 33, 296
Entrenudos, 210
Epicótilo, 238
Epidermis, 177, 204-5
  de la hoja, 215, 219
  de la raíz, 208
  del tallo, 211, 212-13
Epstein, R., 271
Equilibrio
  genético, 23
Equinodermos, 164-65, 167, 169, 182-84
Equisetum, 148
Erizos de mar, 167, 169, 182-84
Erupciones volcánicas, 71
"Escala de la Naturaleza", 4
Escarabajo bombardero, 326
Escarabajo de junio, 179
Escarabajos, 234, 244, 245
Escarabajos Hércules, 179
Escherichia coli (*E. coli*), 100, 107, 108
Esclerénquima, 205, 206
Escoba escocesa, flor de, 243-44, 245
Escopeta, dispersión de semillas por el método de, 247
Escorpiones, 182
Especiación, 42-48
  alopátrica, 43, 44, 52
  por radiación adaptativa, 47-48
  simpátrica, 43-45
    en el registro fósil, 47
    por aislamiento ecológico, 43-45
    por poliploidía, 45-47
Especiación simpátrica, 43-45
  en el registro fósil, 47

modelos de, 44
por aislamiento ecológico, 43-45
por poliploidía, 45-47
Especialización del comportamiento, 51
Especialización excesiva, extinción por, 50-51
Especie(s), 4, 42-55, 85
aislamiento reproductivo entre, 48-50
clave, 327
definición de, 42
definición de "especie biológica", 92
exóticas, 300, 333
extinciones en masa y diversidad de las, 70-72
Especie biológica, concepto de, 42, 92
Especies en peligro de extinción, destrucción de hábitats y, 29
Espermatozoides, 67
Espículas, 168
Espina dorsal (columna vertebral), 185
Espinacas, 259
Espinas (de plantas), 223-24
Esponjas, 166-69, 70
organización celular de las, 164
plan corporal de las, 167-68, 170
Esporangios, 128, 148
Esporas, 126-27, 232, 233
de hongos, 126-27, 136-37
gametos o, 232
nadadoras, 127-28
Esporofito, 144, 232
Esporozoarios, 112, 118-19
Esqueleto,
endoesqueletos, 182, 184, 185
exoesqueleto, 68, 177
hidrostático, 174
interno, 67
Esquistosomiasis, 173
Estaciones, 362
Estados Unidos, crecimiento demográfico en los, 311
Estambres, 234, 235, 246
Estanques, sucesión en los, 332
Estigma, 156, 157, 234, 235
Estilete, 222
Estilo, 234, 235
Estoma(s), 146
de las hojas, 215
en la epidermis del tallo, 211
tasa de transpiración y, 220-21
Estrada, Alejandro, 240
Estrella de tierra, hongo, 127
Estrellas de mar, 167, 169, 182-84
Estructura de edades de la población, 308-19
Estructuras análogas, 11-12
Estructuras homólogas, 12-13
Estructuras vestigiales, 12, 14
Estuarios, 381
Etapas del desarrollo, como criterio taxonómico, 87
Etileno, 257, 258, 261-62
Etología, 272
Etólogos, 273
Eubacterias, 88
Eucalipto, 155
Euglena, 115-16
Euglenoides, 112, 114, 115-16
Eukarya, 89
características de, 91
Euplotes, 111
Europa, 56, 57, 79
Eutroficación, 380
Evidencia bioquímica de la evolución, 13
Evidencia embriológica de la evolución, 13, 14
Evidencia genética de la evolución, 13
Evidencia geológica de la evolución, 5-6
Evolución, 3-19. *Véase también* Vida en la Tierra
actual, 14-16
anatómica, 11-13
causas de la, 23-29
selección natural. *Véase* Selección natural
tamaño de población pequeño, 24-27
como cambio en las frecuencias de genes dentro de la población, 22-23, 29
convergente, 11-13
cultural, 79
de las mandíbulas, 186
de las mitocondrias, 64, 120
de las poblaciones, 22, 24-27
de las respuestas de disparo rápido de las plantas, 262-67
de los caballos, 11
de los cloroplastos, 64, 100
definición de, 3
evidencia de, 4-7, 10-13
geológica, 5-6
herencia y, 22
humana. *Véase* Evolución humana
interacciones depredador-presa y, 321-26
mecanismo propuesto por Lamarck de la, 6-7
prebiótica, 58-61
Evolución convergente, 11-12
Evolución cultural, 79
Evolución humana, 72-79
árbol evolutivo, 74
comportamiento, 77-79
homínidos, 72-77
manos prensiles, 72
tamaño del encéfalo, 72, 77
visión binocular, 72
Evolución prebiótica, 58-61
Exclusión competitiva, principio de, 319-20
Exhibiciones sexuales, 280-81. *Véase también* Rituales de cortejo
Éxito reproductivo, 29
Exoesqueleto, 68, 177
Experiencia, comportamientos innatos modificados por la, 271-72
Expresiones agresivas, 278
Extinciones,
causas de las, 50-51
en masa, 70-72
Extinciones masivas, 70-72
Exxon Valdez, desastre del, 109

Fagos. *Véase* Bacteriófagos
Familia, 85
Fanerógamas, 68, 145, 202
ciclo vital de las, 156
pared ovárica de las, 240
Faringe, 175
Fascitis necrosante (infección "devoradora de carne"), 111
Fecundación, 237
doble, 237
interna, 69, 89
Fenotipo, 22
entorno y, 29, 30
selección natural y, 30
Feromonas, 276, 283
comportamiento reproductor y, 281-82
respuesta humana a las, 288
sociedades de insectos y, 284-85
Feromonas preparadoras, 284
Fertilidad
de nivel de reposición (RLF), 309
Fertilidad de nivel de reposición (RLF), 309
Fifer, William, 287-88
Fijación, 273, 287, 288
Fijación de nitrógeno, 217, 218, 347
Filamento(s), 234, 235
Filogenia, 85
Fimbrias (*pili*),
de bacterias, 105, 107
Fimbrias (*pili*) sexuales, 108
Fincas agrícolas, 338
daños causados por la sedimentación ácida a las, 352
Fisión, 107-8
Fisión binaria, 107-8
Fitocromos (P_r y P_{fr}), 259-61
Fitoplancton, 114, 362, 379, 384, 385
diatomeas, 112, 114, 115
dinoflagelados, 112, 114-15
euglenoides, 112, 114, 115-16
Flagelos,
de dinoflagelados, 114-15
en los euglenoides, 115-16
Flagelos, movimiento de, en los procariotas, 105-6, 107
Floema, 205, 207, 211
movimiento de azúcares en el, 222-23
Floema primario, 211
Floema secundario, 211-12, 213
Flor de carroña, 244
Floración
duración del día y, 259-61
regulación hormonal de la, 259-61
Flores, 147, 153, 155, 202, 203-4
coevolución con los polinizadores, 242
como modificación de hojas, 195
completas, 234, 235
de monocotiledóneas y dicotiledóneas, 203
desarrollo de gametofitos en, 233, 234-37
incompletas, 234
polinización y fecundación de, 237-38
Flores cadáver (*Amorphophallus titanium*), 244, 245
Flores completas, 234
Flores incompletas, 234
Flores silvestres, 375, 378
Florígenos, 259
Flujo masivo, 218, 222
Foose, Thomas, 29
Foraminíferos, 118, 119
Fore, tribu de los, 103-4
Formas corporales simétricas, 164-66
Formas de vida pelágicas, 384
Fósforo, ciclo del, 349
Fósil(es)
cómo averiguar la antigüedad de los, 63
de hongos, 127
fraudulentos, 16
tipos de, 5
Fótica, zona, 381
Fotosíntesis,
flujo de energía en la comunidad y, 339-40
por el fitoplancton, 362
Fototropismo, 254, 256
auxina y, 255, 257

Frambuesa, 248
Franja de Caspary, 209, 216, 219
Frecuencias de genes, evolución como cambio en las, 22-23, 30
Fresa de playa, 224
Frijol, germinación de la semilla de, 242
Frío, germinación de semillas y, 241
Frisch, Karl von, 284
Fruto, 147, 157, 202, 234
  desarrollo de, 238-41, 261-62
  que hace "autostop", 247
Frutos, 246-48
  diseminados por animales, 247-48
  diseminados por el agua, 247
  diseminados por el viento, 247
  explosivos, 247
Fry, Iris, 61
Fucus, 121
Fundador, efecto de, 26-27
Fungicidas, 134

Galápagos, islas, 7
Galápagos, tortugas, 8-9
Galileo (vehículo espacial), 57
Gametofito, 144, 232, 233
  polen como, 235-36
  saco embrionario como, 236-37
Gametos,
  esporas y, 232
Gangestad, Steven, 268, 290
Ganglio(s), 172
Gangrena, 135
Garrapatas, 180
"Gas de los pantanos", 108
Gasterópodos, 181
Gastronomía, 135-36
Gause, G.F., 319-20
Gaviota argéntea, 269, 272
Gemación, 135, 166
Gemelos, 288-89
  fraternos, 288-89
  idénticos, 288-89
Gen(es). *Véase también* Herencia
  características determinadas por los, 22
  comportamiento animal y, 273-74
  comportamiento y, 289
Generación espontánea, 58
Género(s), 85
Genes, flujo de, 23
  aislamiento respecto al, especiación y, 42, 43, 44
  evolución mediante, 23-24
Genética
  de poblaciones, 22
  molecular, 87, 90
Genética molecular, 87, 90
Genoma humano, proyecto del, 90
Genotipo, 22
  adaptatividad del, 28-29
  selección natural y, 28-29, 30
Germinación, 232
Germinación, regulación hormonal de la, 254
Giardia, 118
Giberelina, 253, 254, 261
Gimnospermas, 150, 152-53, 233-34
Ginkgo (árbol del cabello de Venus), 152, 153
Giros, 363, 364
Glándula(s)
  mamarias, 193
Gobio redondo, 334
Gonorrea, 105, 110, 234
Goodall, Jane, 278-79
Gordon, Ian, 360
Gorjeadores, 42
Gorrión costero, 280
Gould, Stephen Jay, 79, 84
Grajo azul, 375
Grajo del matorral de Florida, 34-35, 283
Gram, tinción de, 105
Gran Barrera Coralina, 383
Gran búho cornudo, 377
Gran Cañón, 4
Gran Cuenca, desierto de la, 371
Granos de polen, 68, 233, 234, 236
Gravedad, detección de, por las plantas, 255-57
Gravitropismo, 254, 255
Groos, K., 289
Grupo natural, 93-94
Grupos monofiléticos, 93-94
Guano, 349
Guepardos, 26, 323, 370
Guerra química, entre depredadores y presas, 325-26
Guías rastreras, 224
Guppies, 14-15, 281
Gusano cornudo del tomate, 253
"Gusano de fuego", poliqueto, 176
Gusanos cilíndricos, 167, 168, 174-75
  cavidad corporal de los, 165, 166
  hongos como Némesis de los, 137
Gusanos planos, 167, 168, 171-74, 191
  cavidad corporal de los, 165, 166
Gusanos planos de vida libre, 172
Gusanos segmentados. *Véase* Anélidos
Gusanos tubulares gigantes, 386

Hábitat, destrucción del, 51, 191
Habituación, 270, 272, 273
Haces vasculares (nervaduras), 215
Haldane, John B.S., 58
Hardy, Godfrey H., 23
Hardy-Weinberg, principio de, 23
Heces
  fosilizadas (coprolitos), 5, 70
Hecht, M.K., 30
Helechos, 144, 145, 147-48, 151, 232
Helechos arbóreos, 148
Heliozoarios, 118
Helix (caracol), 277
Hemocele, 178
Hendidura oral, 119, 120
Hendiduras branquiales faríngeas, 184, 185
Henson, Jim, 111
Hepáticas, 144, 145, 147, 148, 149
Herbívoros, 341
  coevolución de las plantas y los, 326
Herencia. *Véase también* Gen(es); Genética
  de características adquiridas, 6-7
  evolución y, 22
Hermafroditas, 174
Herpes, virus del, 100, 101, 103
Herpetólogos, 190
Herramientas, tecnología de, 75, 76, 79
Herrumbre, 61
Heterotrofismo en hongos, 126
Heterótrofos (consumidores), 340
Híbrido, infertilidad del, 48, 50
Híbrido, no viabilidad del, 48, 50
Hidroideos, 116
Hidrovascular, sistema, 183-84
Hierba de la mariposa, 155
Hifas, 126
Higuera chumba (nopal de tuna), 261, 304
Hipocótilo, 238
Hipótesis endosimbiótica, 64, 120
Hipótesis multirregional, 78
Histoplasmosis, 134
Hojas, 202, 203, 213-15
  adaptaciones de las, 224-25
  crecimiento de, 261
  de las angiospermas, 157
Hojas de la semilla (cotiledones), 202, 238, 239, 241-42, 243
Homínidos, 72-77
  género *Homo*, 75
  hombres de Neanderthal, 75-6, 77
  postura erguida y locomoción bípeda, 73-75
  seres humanos modernos, 76-77
Homo erectus, 75, 77, 79
Homo ergaster, 75, 77, 79
Homo habilis, 75, 77, 79
Homo heidelbergensis, 75, 77
Homo neanderthalensis, 75, 76, 77
Homo rudolfensis, 75, 79
Homo sapiens, 73, 75, 77, 78
Hongo(s), 87, 88, 125-41, 327
  adaptaciones de los, 126-27, 136-37
  características de los, 91
  clasificación de los, 127-33
  hongos de bolsa, 127, 128-30
  zigomicetos, 127, 128
  como némesis de los nematodos, 137
  disminución del número de anfibios debida a, 190-91
  efecto en los seres humanos, 133-36
  en raíces, 216-17
  esporas de, 126-27, 136-37
  trufas, 136
Hongos de repisa, 132
Hongos imperfectos, 127, 130, 136-7
Hooper, Edward, 94
Hormigas, 283, 328
Hormona(s), 253 conducción de, en plantas, 207
  regulación del ciclo de vida de las plantas por, 254-62
  transporte de, en plantas, 211
  vegetales, 253-66
    abscisión y, 262
    ácido abscísico, 253, 254
    auxina, 257, 261
    citocininas, 253, 254, 258, 259, 262
    clases de, 253
    desarrollo de frutos y semillas y, 261-62
    descubrimiento de las, 256-57
    equilibrio raíz-brote y, 259
    etileno, 253, 254, 261-62
    florígenos, 259
    forma madura y, 258-59
    giberelina, 253, 254, 261
    regulación del ciclo de vida por, 254, 262
    senectud y, 262
Huella de piel fosilizada, 5
Huellas fosilizadas, 5
Hueso(s). *Véase también* Esqueleto fosilizados, 5
Huéspedes, 172, 303, 327
Huevo(s)
  amnióticos, 189, 191, 247
  de anfibios, 189, 190, 191
  de reptiles, 89
  fosilizados, 5
Huitlacoche, 134
Hutton, James, 5-6
Hydra, 168, 169-70, 172

Incesto, tabú contra el, 288
Incompatibilidad gamética, 48, 50
Incompatibilidad mecánica, aislamiento reproductivo por, 48, 50
Índice de crecimiento de población, 297
Infecciones
  "devoradora de carne" (*fascitis necrosante*), 111
  por priones, 103-4
  por viroides, 103
  vaginales, 134, 135
  virales, 100-2
Infertilidad
  del híbrido, 48, 50
Insecto espina de Florida, 323
Insectos, 166, 167, 169, 178-79
  como polinizadores, 234, 243-44, 245
  sociedades de, 284-85
Intemperismo, 330
Intercambio gaseoso
  en los artrópodos, 178
Intermareas, zona, 321, 381
Intermediarios vivientes, 64
Intestino (tubo digestivo), 165
Invasión, competencia por, 305
Invernadero, efecto de, 352, 361
Invernadero, gases de, 352-53, 361
Invertebrados, 166
Invierno de impacto, 72
Isle Royale, Michigan, 329-30

Jacinto acuático, 333
Janzen, Daniel, 328
Jeffers, Robinson, 325
Jerarquías de dominación, 277-78
Jeringa de mar, 184, 185
Jirafas, cuello largo de las, 17, 30
Juego, 289-90
Juncos para fregar, 148
Jurel azul, 385

Kilauea, monte, 330
Kioto, tratado de, 354
Kohler, Wolfgang, 271
Kudzú, 333
Kuru, 103-4

Lagartijas, 15, 189, 281
Lagos
  daños que causa la sedimentación ácida a los, 352
  de agua dulce, 379-81
  sucesión en los, 332
Lagos eutróficos, 380
Lagos oligotróficos, 379-80
Lamarck, Jean Baptiste, 6-7
Lampreas, 185, 186, 187
Langosta (crustáceo), 179
Langostas (insectos), 179
Langostinos, 179
Lascaux, caverna de, 76, 77
Latencia (también dormancia o letargo) de las semillas, 241, 262
  regulación hormonal de la, 254
Latitud, 361-63
Leakey, Mary, 73
Lechuga de mar (*Ulva*), 117
LeClerc, Georges Louis, 5-6
Leguminosas, 109, 347
  fijación de nitrógeno en, 217, 218
Lemmings, poblaciones de, 300
Lémur, 73
Lenguaje, desarrollo del, 287
Lenteja de agua, 155
Leopold, Aldo, 337
Leptospirosis interrogans, 106
Leucemia, 101
Levadura, 125, 128-29, 134, 135-56
Ley sobre Especies en Peligro de Extinción, 29, 338, 355
Liebres zapatos de nieve, 301
Lignina, 146
Limbo de las hojas, 213-14
Limnética, zona, 379
Lince, 301
Linneo, Carl von (también conocido como Carl von Linné o Carolus Linnaeus), 87, 166
Líquenes, 126, 131-32, 133, 327, 329, 330-31
Litoral, zona, 379
Lobo, 274, 276
Lobo rojo, 92
Lobos grises, 92
Locomoción, 86
Locomoción bípeda, 73-75, 77
Lombrices del corazón, 175
Lombriz de tierra, 175
Lorenz, Konrad, 267, 272, 273
LSD, 135
Luciérnaga, 281
Lupinos, 325
Lycopedon giganteum, 132
Lycopodium (pinillo), 148
Lyell, Charles, 5-6
Lyme, enfermedad de, 110
Lluvia ácida, 350-2, 380-91

Macaco cola de león, 73
MacArthur, R., 320
Macrocystis, 117
Macronutrimentos, 346
Maduración, etileno y, 261-62
Maíz, 242
Maíz, planta del, 264
Malthus, Thomas, 8
Mamíferos, 193-94
  evolución de los, a partir de los reptiles, 69-70
Mamíferos placentarios, 194
Mancha ocular, 116
Mandíbula, peces sin, 185-87
Mandíbulas, evolución de las, 186
Mandril, 274, 275
Manos prensiles, 72
Mantarraya de manchas azules, 187
Mantarrayas, 187
Mantis religiosa, 177
Manto, 181
"Marea roja", 115
Margulis, Lynn, 64
Mariposas, 179, 244, 358, 359, 389
Marsopas, 385
Marsupiales, 193, 194
Matriz (útero), 193
Mauricio, 240
Mayr, Ernst, 42-43
McClintock, Martha, 288
McDonald, M. Victoria, 280
Medicina, aplicaciones biotecnológicas en, proyecto del genoma humano, 90
Médula (vegetal), 211
Medusa (aguamala), 169-70, 171
Medusas, 167, 168, 169-70, 171
Megaspora, 233, 236
Mejillones, 182
Mejillones cebra, 317, 318, 334
Membrana
  precursores de, 60
Mendel, Gregor, 7
Meristemos apicales, 204
Meristemos laterales (*cambium*), 204
Mesodermo, 164
Mesófilo, 215
Mesoglea, 169
Metabolismo,
  aeróbico, 63
  de procariotas, 108-9
Metamorfosis, 178-79
Metamorfosis incompleta, 179
Metanógenas, 109
Meteoritos, extinciones masivas por, 71-72
Methanococcus jannaschi, 89
Micelio fúngico, 126
Micólogos, 137
Micorrizas, 126, 132-33, 134, 216-17
Microbios, 99-123
  priones, 103-6
  procariotas, 103-13
  reino Protista, 87, 111-20
  protozoarios, 117-20
  viroides, 103, 104
  virus. *Véase* Virus
Micrococcus, 101
Micronutrimentos, 346
Microorganismos. *Véase* Microbios
Microsferas, 60
Microspora, 233, 235
Migración, 297, 305
Milano de los Everglades, 51
Mildiu velloso, 113
Miller, Stanley, 59-61
Mimetismo, 322-25
Mimetismo agresivo, 323, 324
Mimetismo de comportamiento, 325
Minerales
  obtención de, por las raíces, 215-16
  transporte de, en las plantas, 209, 211, 218-21
Mirlo de alas rojas, 269
Mitchell, monte, 352
Mitocondrias
  evolución de las, 64, 120
Mixinos, 185-86, 187
Moho(s), 134
  acuáticos, 112-13
  negro del pan, 128, 129
  viscosos, 112-14
Moho negro del pan, 128, 129
Mohos acuáticos, 112-13
Mohos deslizantes, 112-14
Mohos deslizantes celulares, 113-14
Mohos viscosos acelulares, 113
Mojave, desierto de, 372
Molécula(s)
  energéticas, 61
Moléculas biológicas. *Véase* Molécula(s)
Moluscos, 165, 167, 169, 179-82, 183
  defensas químicas de los, 325-26
Molleja, 175
Monera, 87, 88

Monocotiledóneas, 202, 203, 208, 239
Monotremas, 193, 194
Montañas, efectos de las, en el tiempo y el clima, 364-65
Mora, 92
Morena, 188
Morillas, 130, 135
Mortalidad, tasas de, 297, 299
Mosaico del tabaco, virus del, 101
Mosca de la baya de nieve, 324-25
Mosca escorpión japonesa, 268
Moscas, como polinizadores, 244, 245
Muda, 177
Muérdago, 247
Müller, Paul, 344
Muntjac gigante (ciervo ladrador), 41, 52
Murciélagos, 193, 240, 245, 253
Murciélagos vampiro, 289
Muriqui (mono carbonero), 93
Musaraña, 341
Musgos, 144, 145, 147, 148, 149
Mutaciones
  en las ribozimas, 60
  especiación por poliploidía a partir de, 46
  evolución y, 23, 24
  herencia de enfermedades priónicas y, 104
  virales, 102
Mutualismo, 33, 319, 327, 328
Myxini, 185

Nagana, 327
Narciso, bulbos de, 225
Natalidad, tasas de, 297
Nautilo con celdas, 66, 183
Neanderthal, hombres de, 75-76, 77
Néctar, 234
Nefridios, 175
Nemátodos, 137, 168
Nemátodos. *Véase* Gusanos cilíndricos
Nervaduras de las hojas (haces vasculares), 214
Nichos ecológicos, 319-21
Nigeria, 308
Nitratos, 109
Nitrógeno, 217
Nitrógeno, bacterias fijadoras de, 109-10, 217, 218
Nitrógeno, ciclo del, 347-48, 351-52
Niveles tróficos, 341-45
Nódulos, 109, 110, 217, 218
Nódulos de las raíces, 109, 110
Nombre científico, 86
Notocordio, 184
Núcleo(s)
  origen del, 64-65
  polar(es), 236-37
Núcleos polares, 236-37
Nudos del tallo, 210
Número de cromosomas
  aislamiento reproductivo y número de, 44, 45-46
Nutrimentos
  adquisición de, por las plantas, 211, 215-18
  de comedores de detritos y descomponedores, 341
  en ecosistemas. *Véase* Ecosistemas
  influencia humana en los, 388
Nutrimentos (ciclos biogeoquímicos), ciclos de, 346

Obreras, abejas, 284
Oceano abierto, 384-86
Octópodos, 167
Ojo(s)
  compuestos, 178
Ojos compuestos, 178
Oligoquetos, 175
Olmo holandés, enfermedad del, 128, 133
Omnívoros, 341
Oomicetos (mohos acuáticos), 112-13
Oparin, Alexander, 58
Orangután, 193
Orbiter, vehículo espacial, 79
Orden, 85
Organismos heterocigóticos, 22
Organismos homocigóticos, 22
Órganos, 166
Origen, 222
"Origen en África", teoría del, 78
Ornitorrinco, 194
Oropéndola de Baltimore, 92
Oropéndola de Bullock, 92
Oropéndola del norte, 92
Oruga monarca, 326
Orugas, 179
Ósculos, 167, 168
Ósmosis
  penetración de agua en la raíz por, 219-20
Osteichthyes, 186, 187-88
Ostras, 182
Ovario(s)
  de las flores, 156, 157, 234, 235
  en las fanerógamas, 237
Óvulos (semillas inmaduras), 153, 156, 157, 234
Oxígeno, 58, 61, 63
Ozono, capa de, 59, 361-62

Paine, R., 327-28
Pájaro campana, 281
Pájaro de enramada satinado, 281
Pájaro fragata, 192
Pájaros carpinteros belloteros, 279
Paleozoica, era, 66, 67
Palomas, 279
Paludismo (malaria), 119, 304, 327
Pan, elaboración de, 136
Panamá, istmo de, 51
Papa, hambruna de, 113
Paramecium, 64, 65, 111, 119-20
Paramecium aurelia, 319-20
Paramecium bursaria, 320
Paramecium caudatum, 319-20
Parasitismo, 33, 303, 319, 327
Parásitos, 50, 104, 173, 303-4, 327
Pared celular, 105
Pared ovárica de las fanerógamas, 240
Parénquima, 205, 206
Partenogenicidad, 92
Partición de recursos, 320-21
Pasos hacia la vida (Steps Towards Life) (Eigen), 60
Pasteur, Louis, 58
Pastizales (praderas), 302, 312, 343, 346, 373
Pasto de la pradera, planta de, 33
Pastoreo excesivo, 374
Pastos, 155, 326
Pastos altos, pradera de, 373
Pastos cortos, pradera de, 373, 374, 379
Patrones de comportamiento fijos, 269
Pavo real, plumaje del, 28
PCB, 346

Peces
  cartilaginosos, 186, 187
  exhibición agresiva en, 278
  óseos, 186, 187-88
  pesca excesiva, 312
  sin mandíbula, 185, 187
Peces cartilaginosos, 186, 187
Peces cíclidos, 48
Peces de aletas lobuladas, 68-69
Peces espinosos, 279-80, 282
Peces óseos, 186, 187-88
Pecíolo, 213-14
Pejesapo de aguas profundas, 188
Pelomyxa palustris, 64
Pelos absorbentes de la raíz, 205, 208, 209, 216
Penicilina, 28, 135
Penicillium, 135
Pepinos de mar, 182-84
Peptidoglicano, 105
Percebe cuello de ganso, 180
Percebes, 179, 180, 182
Pérdida constante, supervivencia de, 306, 307
Pérdida tardía, supervivencia de, 306, 307
Pérdida temprana, supervivencia de, 306, 307
Pericíclo, 209, 216
Peridermo, 205
Periodo sensible, 273
Permafrost, 378
Perros
  diversidad de los, 15
Perros de la pradera, 374
Perturbadores endocrinos, 346
Pesca excesiva, 312
Peste bubónica ("peste negra"), 110, 121
Pétalos, 234, 235
Petromyzontiformes, 185
Pez cachorrito del Agujero del Diablo, 50-51
Pez rana, 323
Phylum (división), 85
Physarum, 113
Pie de los gasterópodos, 181
Piedra caliza, 116
Pies tubulares, 183, 184
Pilobolus, 136
Pinillo (*Lycopodium*), 148
Pino, ciclo vital del, 154
Pinos de Monterey, 49
Pinos obispo, 49
Pioneros, 329
Pirámide de biomasa, 345
Pirámide de energía, 345-46
Pisaster, 327-28, 329
Piscicultura, 386
Placa
  dental, 105, 106
Placa cribosa, 184, 207
Plagas, control de, con feromonas, 276
Planarias, 172
Plancton, 379
Planta(s), 87, 88, 143-61, 201-29, 430-51
  ácido salicílico en, 264
  adaptaciones de las, 123-25
    para la vida terrestre, 67-68
  adquisición de agua por las, 218-21
  características de las, 91
  características fundamentales de las, 144, 145
  ciclos de vida de las, 231-33
  coevolución de herbívoros y, 326
  comunicación mediante sustancias químicas, 264

con flores. *Véase* Fanerógamas; Flores
crecimiento de, 202-4, 211-13
de día corto, 259
de día largo, 259
de subclímax, 332
distribución de agua en el entorno y, 220
floema en, 205, 207, 211-12, 213, 222-23
formación de ramas en, 211, 212
herbáceas, 204
hojas de. *Véase* Hojas
hormonas de, 253
abscisión y, 262
senectud y, 262
invasión de la tierra por las, 145-47
requisitos de protección y reproducción para la, 147
traqueofitas (plantas vasculares), 144, 147-48
latencia de, 262
leñosas, 204
medicinales, 142, 149
minerales, 215-16
neutrales respecto al día, 259
obtención de nutrimentos por las, 211, 215-16
organización del cuerpo de las, 202-4
origen evolutivo de las, 144-45
poliploidía en las, 45
raíces de, 202, 203, 204, 205, 207-10
reproducción de, 144-45. *Véase también* Flores; Fruto; Semillas
respuestas de disparo rápido de las, 262-63
salicilato de metilo en, 264
semilla de, 232
sentido de gravedad de las, 255-57
tallos de, 210-11, 221-22
tejidos de las, 204-5
transporte de agua y minerales en las, 211, 218-21
transporte de azúcar en, 221-23
xilema en, 205-7, 211-12, 213, 216, 218-19
Planta de día corto, 259
Planta neutral respecto al día, 259
Plantas de día largo, 259
Plantas herbáceas, 204
Plantas leñosas, 204
Plantas no vasculares (briofitas), 147, 148
Plantas vasculares (traqueofitas), 144, 147-48
Plantas vasculares sin semilla, 144, 147-48
Plántulas, desarrollo de, 242
Plásmido, 108
Plasmodesmos, 207
Plasmodium, 113, 119
Plasmopara, 113
Plástidos
llenos de almidón, 255-57
Plástidos llenos de almidón, 255-57
Plátanos, 261-62
Plathyhelminthes, 167, 168, 171-74
Platón, 4
Población(es), 9, 296-306, 388
aislamiento de, 42
conductual, 48, 49-50
ecológico, 43-44, 48, 49
geográfico, 43, 48, 49
reproductivo, 44, 45-47, 48-50
capacidad de sostenimiento y, 302, 303, 312
competencia y, 321
crecimiento de, 297-99
curva J de, 298
curva S de, 302
exponencial, 297-99, 306-8
regulación del, 299-305
definición de, 297
distribución de, 305-6
divergencia genética de dos, 42-43
equilibrio de, 23
evolución de, 22, 24-27
humana, cambios en la, 306-12
adelantos tecnológicos y, 308
de Estados Unidos, 311
estructura de edades y, 308-11
modalidades de supervivencia de, 306-7
Población, ciclos de
de auge y decadencia, 299-300
de depredador y presa, 301
desfasados, 303
Población en equilibrio, 23
Poblaciones, genética de, 22
Polen, 147, 148-50, 156, 157, 235-36
Polillas, 244
Polillas de la yuca, 246
Polimorfismo equilibrado, 32
Polimorfismos
equilibrados, 32
Polinización, 237
por el viento, 233-34, 242, 243
por insectos, 234, 243-44, 245
Poliploidía, 43, 45-47
Pólipo (cnidarios), 169, 171
Poliquetos, 175, 176
Póngidos, 73
Porífera, 166-69, 170
Poro, células de, 168
Poro anal, 119, 120
Portadores heterocigóticos, 22
Posterior, 165
Postura erguida, 73-75
Potasio, 63, 221
Potencial biótico, 295
Poza génica (*gene pool*), 22
Pradera (pastizales), 302, 312, 343, 346, 373
Preadaptación, 68
Precámbrica, era, 61
Precipitación pluvial, 220, 378-79
Presa, 304
Presión-flujo, teoría de, 222-23
Primates, evolución de los, 72
Primordios foliares, 210
Priones, 103-4
Procariotas, 104-11
arqueos, 88, 89, 105, 107, 108, 109, 110, 129
bacterias. *Véase* Bacteria(s)
dificultad para clasificar los, 105
dominios de los, 89, 90
especialización de hábitats de, 108
fisión binaria en los, 107-8
funciones benéficas de los, 109-10
metabolismos de los, 108-9
movimiento de flagelos en los, 105-6, 107
pared celular de los, 105
Productividad primaria neta, 340
Productores (autótrofos), 340
Profunda, zona, 379
Programa para la Lluvia Ácida, 352
Protistas, 87, 111-20
algas unicelulares. *Véase* Fitoplancton
características de los, 91
diversidad de los, 112
grupos principales de, 112
mohos acuáticos, 112-13
mohos deslizantes, 112-14
protozoarios. *Véase* Protozoarios
semejantes a animales. *Véase* Protozoarios
semejantes a plantas, 112, 114-15
Protistas semejantes a animales. *Véase* Protozoarios
Protistas semejantes a hongos, 112-14
Protistas semejantes a plantas, 112, 114-17
Protocélulas, 60
Protostoma, 166
Protozoarios, 112, 117-20
ciliados, 112, 119-20
esporozoarios, 112, 118-19
sarcodinos, 112, 118
zooflagelados, 112, 117-18
Proyecto Kipepeo, 360
Prusiner, Stanley, 104
Psilocibina, 138
Psilocina, 138
Psilocybe, hongos, 125, 138
Puentes de hidrógeno
cohesión producida por, 218
Pulga acuática, 180
Pulgar oponible, 77
Pulmón en libro (filotráquea), 178
Pulmones
de anfibios, 189
de peces óseos, 188
de reptiles, 189
en libro, 178
Pulmonía, 111
Pulpo, 182, 183, 383
Pulpo de anillos azules, 383
Punta del brote, 240
Pupa, 178

Quelpo gigante, 116, 117
Quesos, 135
Quetzal, 248
Quimiosíntesis, 386
Quistes, 118, 172
Quitina, 177
Quítridos, 127-28

Rabia, virus de la, 100, 101
Radiación adaptativa, 47-48
Radiación UV (ultravioleta), 191, 361, 362
Radiolarios, 118, 119
Rádula, 181
Raíces, 202, 207-10
adaptación de las, 223, 224
adquisición de minerales por las, 215-16
de monocotiledóneas y dicotiledóneas, 203
de ramas, 209-10
epidermis de las, 105, 108
estructura de las, 104
gravitropismo en las, 255
ingreso de agua en las, 219-20
primarias, 207
Raíz primaria, 207
Raíz secundaria, 209-10
Raíz típica, sistema de, 207
Raíz-bacterias, relación, 217
Raíz-hongos, relación (micorriza), 126, 132-33, 134, 216-17
Ramificación del tallo, 258-59
Ranas
disminución de la población de, 190-91
Ranas de patas amarillas, 190
Ranas leopardo, 190
Rascamoño, 205

Raskin, Ilya, 264
Rata de Noruega, 270-71
Rata topo desnuda, 286
Ratas, 270-71
Rayas, 187
Reacción en cadena de la polimerasa (RCP), 90
Recolección y caza cooperativas, 79
Red nerviosa, 169
Redes alimentarias, 341, 343
Redi, Francesco, 58
Rees, William, 312
Registro fósil
  como evidencia de la evolución, 4-5, 6, 11-13
  de primates, 72
  especiación simpátrica en el, 47
Reino(s), 85, 87-92. *Véase también* Animal(es); Hongo(s); Planta(s); Protistas
Relación simbiótica, 64
Reloj biológico, 259
Renacuajo, 189
Reproducción
  de anfibios, 189
  de angiospermas, 153-57
  de coníferas, 153
  de equinodermos, 184
  de esponjas, 168-69
  de gusanos planos, 174
  de hongos, 126-30
  de moluscos, 181
  diferencial, 30
  sexual. *Véase* Reproducción sexual
Reproducción diferencial, 30
Reproducción sexual. *Véase también* Reproducción
  comportamiento animal y, 273-82
  de los procariotas, 107-8
  de los protistas, 111-12
Reptiles, 69-70, 189-93
  adaptaciones a la tierra firme, 69
  como grupo natural, 93-94
  evolución de aves y mamíferos a partir de los, 69-70
Reservas, 346
Resistencia ambiental, 297
Respiraderos de las profundidades marinas, 61, 386
Respiraderos marinos, comunidades de los, 386
Retrovirus, 103
Revolución cultural, 308
Revolución industrial y médica, 308
Rhagoletis, 43-45, 49
Rhizopus, 128, 129
Ribozimas, 60
Rinoceronte, 371
  negro, 371
Rituales
  de cortejo, 49-50, 277
  de los hombres de Neanderthal, 75-76
Rituales de cortejo, 49-50, 277
Rizoides, 147
Rizomas, 224
RNAcomo primera molécula autorreproductora, 60
  de arqueos, 105
  reinos y, 88
  viral, 100
Ronco, 278
Roper, Clyde, 163, 195
Rosolí, 222
Rosolí (*Drosera rotundifolia*), 200, 201, 225, 226
Rotíferos, 167
Roya tardía, 113
Royas, 134
Rumiantes, 109

Sabana, 370-71
Sabana africana, 370
Sacarosa, 222-23
Saco embrionario, 225-26, 236-37
Saco polínico, 235
Sahara, desierto del, 371-72
Salamandras, 14, 189, 190
Salamandras tigre, 190
Salicilato de metilo, 264
Salmonella, 121
Samson, Kahindi, 359, 360
San Gabriel, montes de, 372
Sangre caliente, animales de, 192-93
Sanguijuelas, 175, 176
Santa Elena, monte, 329, 330
Saola, 40, 41, 52
Sapo corroborí, 190
Sapo dorado, 190
Sapos, 189, 190-91, 270
Sapos de Yosemite, 190
Saprobios, 126
Sarampión, virus del, 100, 101
Sarcodinos, 112, 118
Schistosoma, 173
Scrapie, 104
Secado, germinación de las semillas y, 241
Secoya, 114
Segmentación de los artrópodos, 177
Selección artificial, 14, 15
Selección de linaje, 34-35, 283-84
Selección direccional, 30, 31
Selección disruptiva, 30, 31, 32
Selección estabilizadora, 30-32
Selección natural, 7-10
  causas de la, 32-34
  evidencia de la, 13-16
  extinción y, 50-51
  fenotipo y, 30
  genotipo y, 28-29, 30
  individuos y, 28-29
  reproducción diferencial y, 30
  selección de linaje, 34-35, 283-84
  selección direccional, 30, 31
  selección disociativa, 30, 31, 32
  selección estabilizadora, 30-32
  selección sexual, 33-34
  supervivencia del más apto y, 9, 30
Selección sexual, 33-34
Selva tropical amazónica, 220
Selvas
  tropicales, 367-70
Semilla, plantas de, 144, 148-52, 232-33
  angiospermas, 150, 152, 153-57, 202
  gimnospermas, 150, 152-53
Semilla de bardana, 247
Semillas, 147, 150, 233, 238-42
  crecimiento de, 241-42
  de monocotiledóneas y dicotiledóneas, 239
  desarrollo de, 238-41, 261-62
  dispersión de, 246-48, 261
  germinación de, 241-42
  inmaduras (óvulos), 146, 156, 157, 234
  latencia en, 233, 241, 254
Senectud, 262
Sentido(s)
  ojos compuestos, 178
  visión binocular, 72
Sépalos, 234, 235
Sepias, 182
Septos fúngicos, 126
Serpientes, 190
Sésil, 165
Sessions, Stanley, 191
Setas, 126, 128
  anillos de hadas de, 130, 132
  que desaparecen, 137
Seudocele. *Véase* Gusanos cilíndricos
Seudocelomados, 165-66
Seudoplasmodio, 113-14
Seudópodos, 113
Sexo
  simetría y, 267, 268, 290
Sialia, 86
SIDA, 84, 85, 94, 100, 101, 103
Sífilis, 110
Sílice, 115
Silúrico, periodo, 66, 68
Simbiosis, 33, 319-20
  adquisición de nutrimentos por, en las plantas, 216-17
  de hongos, 131-32, 133
  intracelular, 64, 65
Simbiosis intracelular, 64, 65
Simetría, sexo y, 267, 268, 290
Simetría bilateral, 164-66
Simetría radial, 164-65
Simplocarpo, 244
Síndrome de inmunodeficiencia adquirida. *Véase* SIDA
Sistema circulatorio abierto y cerrado 175, 178 184, 284
Sistema de raíces fibroso, 207, 208
Sistema linfático sistemas circulatorios abiertos y cerrados, 175, 178
Sistema nervioso
  de los anélidos, 175
  de los artrópodos, 178
  de los equinodermos, 184
  de los mamíferos, 194
  de los moluscos, 181
  de los vertebrados, 185
  del hombre de Neanderthal, 75-76
  humano, 194
Sistema sensorial de los artrópodos, 178
Sistemas de órganos
  en los gusanos planos, 172
Sistemática, 85-97
  biodiversidad y, 92-93
  definición de, 85
  taxonomía, 85, 86-87
    cambios en la, 91-92
    criterios de clasificación, 87, 90-91
    origen de la, 86-87
    reinos, 85, 87-88
sistematistas, 85
Skinner, B.F., 270
Smith, William, 4
Sobresalto, coloración de, 325
Sociedades de vertebrados, 285-86
Sombra pluvial, 365
Sombrero de la muerte (*Amanita phalloides*), hongo, 124, 125
Sonido, 275-76
Sonora, desierto de, 372
Sonrisa, 87

Spirogyra, 116-17
Staphylococcus, 299
Staphylococcus aureus, 20, 21
Stewart, Margaret, 191
Streptococcus, 111
Struhsaker, Thomas, 275
Subclímax, estado de, 334
Subclímax, plantas de, 332
Succión del pulgar, 287
Sucesión, 329-34
  en estanques y lagos, 332
  en la comunidad clímax, 332-34
  primaria y secundaria, 329-32
Sucesión primaria, 329-31
Sucesión secundaria, 329, 331-32
Sulfatos, 109
Sumidero, 222
Superficie dorsal, 164
Superficie ventral, 164
Supergérmenes, 21
Supervivencia, curvas de, 306, 307
Supervivencia del más apto, 9, 30
Surcos de branquias, 256
Surgencia, 381
Sustancia de la reina, 276, 284
Sverdlovsk, ciudad de, 99

Taiga, 376-77
Tallos, 202, 210-13, 223-24
  adaptaciones de los, 223-24
  crecimiento secundario en, 211-12, 213
  formación de ramas en, 211, 212
Tambalacoque, árbol, 240
Tarántula, 180
Tarsero, 73
Taxis, 106
Taxol®, 143, 158
Taxonomía, 85, 86-87
  cambios en la, 91-92
  criterios de clasificación, 87, 90-91
  origen de la, 86-87
  reinos, 85, 87-92
Tectónica de placas, 70-71
Tegumento de la semilla, 150, 152, 238, 241
Tegumentos, 236
Tejidos, 164-65
  vegetales, 204-5
Tejidos dérmicos en las plantas, 204-5
Tejidos fundamentales, 204, 205, 206
Tejidos vasculares, 67, 204, 205-6
  de monocotiledóneas y dicotiledóneas, 203
  en los tallos, 211
Tejo, 142, 143, 158
Tejo del Pacífico, 142, 143, 158
Temperatura
  altitud y, 364
  vegetación y, 378-79
Temperaturas corporales de las aves, 192
Tenias, 172-73
Tentáculos, 169
Teoría de la práctica, para explicar el juego, 289
Territorialidad, 279-80
Tétanos, 109, 110
Tetraploidía, 45-46
Thimann, Kenneth, 257
Thomas, Donald, 240
Thomas, Lewis, 111
Thornhill, Randy, 268, 290
Tiburón tigre, 187
Tiburones, 187
Tiempo, estado del, 360-65
Tiempo de duplicación, 298-99
Tinbergen, Niko, 272, 273, 279-80
Tizones, 133, 134
Todd, John, 285
Tomeguín lapizlázuli, 33
Tórax, 177
Toronja, 261
Tortugas, 189, 190
Transcriptasa inversa, 103
Transpiración, 218-20
Tráquea(s), 68, 178
Traqueidas, 205-7
Traqueofitas (plantas vasculares), 144, 147-48
Trastornos genéticos
  anemia de células falciformes, 32
Trematodos, 173
  de la sangre, 173
  hepáticos, 173
Triceratops, 1
Trichinella, 174-75
Trilobites, 66
Triploidía, 45-47
Triquinosis, 174-75
Trópicos, 363
Tropillas de babuinos, 23
Trufas, 136
Trypanosoma, 117, 118, 327
Tuberculosis (TB), 110
"Tubo dentro de un tubo", plan corporal de, 165
Tubo digestivo (intestino), 165
Tubos cribosos, 207, 222, 223
Tundra, 377-78
Tunicados, 167, 184-85, 186
Tyndall, John, 58

Ultravioleta (UV), radiación, 361, 362
Ulva (lechuga de mar), 117
Uniformitarianismo, 6
Urey, Harold, 59
Útero (matriz), 193

Vacuolas contráctiles, 120
Vagina
  infecciones de la, 134, 135
Valles, fiebre de los, 134
Variabilidad genética
  deriva genética y, 26-27
Vasos, 147
Vejiga
  natatoria, 188
Velocirraptores, 70
Verdes, montes, 352
Vertebrados, 166, 167, 169, 185-94
  peces cartilaginosos, 186, 187
  peces óseos, 186, 187-88
  peces sin mandíbula, 185-87
Víbora real de montaña, 190
Vibrio cholerae, 89
Vida en la Tierra, 57-83
  comienzo de la, 58-61
  evolución humana, 72-79
    árbol evolutivo, 74
    comportamiento, 77-79
    homínidos, 72-77
    manos prensiles, 72
    tamaño del encéfalo, 72, 77
    visión binocular, 72
  invasión de la tierra, 67-70
  multicelularidad, 65-67
  papel de las extinciones en la, 70-72
  primeros organismos, 61-65
Vida media, 63
Vieiras, 182
Viento, dispersión de las semillas por el, 247
Viento, polinización por el, 233-34, 242, 243
VIH, 84, 85, 94, 102, 103
  corte transversal del, 101
Vino, 136
Viroides, 103, 104
Viruela, 21
Virus, 100-4, 327. *Véase también* VIH
  bacteriófagos, 100, 101
  de la viruela, 304
  estructura y replicación de los, 100, 101, 102-3
  infecciones por, 100-2
  origen de los, 104
retrovirus, 103
Virus de inmunodeficiencia humana. *Véase* VIH
Virus de viruela, 304
Visión binocular, 72
Visión cromática, 72
Vitaminas, 111
Volicitina, 264
Volvox, 117
Vostok, lago, 79
Vuelo, 178

Wallaby, 194
Wallace, Alfred Russel, 7, 9, 14, 28
Weinberg, Wilhelm, 23
Went, Frits, 257
Wheeler, Peter, 73-75
White, James, 353
Whittaker, Robert H., 87
Wilson, E.O., 369
Wilson, H.V., 167
Williams, Stephen, 263
Woese, Carl, 88

Xilema, 205-7, 211-12
  transporte de agua en el, 218-20
  transporte de minerales al, 216
Xilema primario, 211
Xilema secundario, 211-12, 213

Yellowstone, Parque Nacional, 330
Yema lateral, 210, 211, 212, 258
Yema terminal, 210
Yemas, 202, 262
  laterales, 210, 211, 212, 258
Yersinia pestis, 110
Yuca, 246

Zánganos, 284
Zarcillos, 223-24, 225
Zarigüeya mielera, 245
Zigomicetos, 127, 128
Zigosporas, 128
Zona afótica, 381
Zooflagelados, 112, 117-18
Zooplancton, 110, 384, 385
Zooxanthellae, 115
Zygomycota, 127, 128

BIOLOGÍA 3

SEXTA EDICIÓN

EVOLUCIÓN Y ECOLOGÍA

Nunca ha sido más urgente que las personas entiendan los conceptos y problemas básicos de la biología. Por ello, los autores nos presentan esta nueva edición de ***Biología 3. Evolución y ecología***, que es el resultado del esfuerzo por crear un libro que responda a las necesidades de los estudiantes de hoy, que además contribuya a:

- Facultarlos para analizar artículos científicos con ojo educado y crítico;
- Prepararlos para hacer preguntas inteligentes y tomar decisiones informadas;
- Entender y apreciar el funcionamiento de su propio cuerpo;
- Conocer un poco de los organismos con los cuales compartimos el planeta, las fuerzas evolutivas que moldearon a los seres vivos y cómo las complejas interacciones dentro de los ecosistemas sustentan a los seres humanos y al resto de la vida en la Tierra.

La aplicabilidad de este texto inculcará en los estudiantes una fascinación ante la vida que los impulsará a seguir aprendiendo.

Esta obra se ha revisado cuidadosamente y hace hincapié en la forma como una adecuada comprensión de la biología puede enriquecer e iluminar la vida cotidiana. Este texto resultará útil al estudiante de muchas formas: desde "un manual de usuario" del cuerpo humano hasta un "instructivo de uso" del entorno.

Adicionalmente, este texto cuenta con la página Web *Audesirk Live!*, donde podrás continuar tu exploración de la biología en la dirección:

http://www.pearsonedlatino.com/audesirk

PEARSON Educación ®

Visítenos en:
www.pearsonedlatino.com

ISBN 970-26-0374-9

9 789702 603740 90000