

Fundamentos básicos de fisiología vegetal y animal

Fernando Escaso Santos
José Luis Martínez Guitarte
Ma^a del Rosario Planelló Carro



Fundamentos básicos de fisiología vegetal y animal

Fundamentos básicos de fisiología vegetal y animal

Fernando Escaso Santos
José Luis Martínez Guitarte
M.^a del Rosario Planelló Carro

Departamento de Física, Matemáticas y Fluidos
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED)

Ilustraciones

Pedro José Martínez de Paz

Departamento de Física, Matemáticas y Fluidos
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional de Educación a Distancia (UNED)



Prentice Hall
es un sello editorial de



Fundamentos básicos de fisiología vegetal y animal

Fernando Escaso Santos, José Luis Martínez Guitarte
y M.^a del Rosario Planelló Carro

PEARSON EDUCACIÓN, S. A., Madrid, 2010

ISBN: 978-84-832-2735-0

ISBN UNED: 978-84-362-5956-8

Materia: 573 Biología general

Formato: 170 × 240 mm

Páginas: 264

Cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública o transformación de esta obra solo puede ser realizada con la autorización de sus titulares, salvo excepción prevista por la ley. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (arts. 270 y sgts. Código penal).

Dirijase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos —www.cedro.org), si necesita fotocopiar o escanear algún fragmento de esta obra.

Publicado por la editorial Pearson Educación y la Universidad Nacional de Educación a Distancia. Los autores son responsables de la elección y presentación de los hechos contenidos en esta obra, así como de las opiniones expresadas en ella, que no son necesariamente las de la editorial ni de la UNED, ni comprometen a estas entidades.

DERECHOS RESERVADOS

© 2010, PEARSON EDUCACIÓN S.A.

Ribera del Loira, 28

28042 Madrid (España)

ISBN: 978-84-832-2735-0

ISBN UNED: 978-84-362-5956-8

Depósito Legal:

Equipo editorial:

Editor: Miguel Martín Romo

Técnico Editorial: Ester Martín

Equipo de producción:

Director: José A. Clares

Técnico: Isabel Muñoz

Diseño de cubierta: Equipo de diseño de Pearson Educación S.A.

Composición: COPIBOOK, S. L

Impreso por:

Nota sobre enlaces a páginas web ajenas: Este libro puede incluir enlaces a sitios web gestionados por terceros y ajenos a PEARSON EDUCACIÓN S.A. que se incluyen solo con finalidad informativa.

PEARSON EDUCACIÓN S.A. no asume ningún tipo de responsabilidad por los daños y perjuicios derivados del uso de los datos personales que pueda hacer un tercero encargado del mantenimiento de las páginas web ajenas a PEARSON EDUCACIÓN S.A. y del funcionamiento, accesibilidad o mantenimiento de los sitios web no gestionados por PEARSON EDUCACIÓN S.A. Las referencias se proporcionan en el estado en que se encuentran en el momento de publicación sin garantías, expresas o implícitas, sobre la información que se proporcione en ellas.

Contenido

Introducción	IX	4.3. Auxina.....	59
CAPÍTULO 1 Estructura de las angiospermas	1	4.4. Giberelinas	61
1.1. Introducción	2	4.5. Citoquininas	63
1.2. La célula vegetal	2	4.6. Etileno	65
1.3. Histología vegetal	5	4.7. Ácido abscísico	66
Meristemos	5	4.8. Brasinoesteroides	68
Tejidos adultos	7	4.9. Oligosacarinas	68
1.4. Estructura de una angiosperma	10	4.10. Fitocromos	68
Raíz	11	4.11. Inmunidad frente a agentes patógenos	70
Tallo	13	4.12. Fisiología del estrés	71
Hojas	14	Estrés hídrico	73
Cuestiones de repaso	16	Estrés salino	73
Cuestionario de autoevaluación	17	Estrés térmico	74
Bibliografía utilizada	18	Estrés por hipoxia o anoxia	74
		Cuestiones de repaso	75
		Cuestionario de autoevaluación	75
		Bibliografía utilizada	77
CAPÍTULO 2 Transporte y nutrición en las plantas con flor	19	CAPÍTULO 5 Tejidos y sistemas: estructura básica de los animales	79
2.1. Introducción	20	5.1. Introducción	80
2.2. Absorción de agua y sales minerales	20	5.2. Tipos de tejidos	80
2.3. Transporte de agua y sales minerales en el xilema	24	Tejido epitelial	80
2.4. Producción de hidratos de carbono: fotosíntesis	27	Tejido conjuntivo	82
Etapa de absorción de la luz	28	Tejido muscular	83
Fijación del dióxido de carbono y biosíntesis de hidratos de carbono	30	Tejido nervioso	85
2.5. Transporte de productos fotosintéticos y otros nutrientes	31	5.3. Relación entre célula, tejido, órgano y sistema	85
2.6. Macro y micronutrientes: elementos limitantes del crecimiento de la planta	33	5.4. Estructura de un animal: diseño y simetría	85
2.7. Ciclo del nitrógeno y del azufre	35	5.5. El tegumento y las estructuras de sostén	86
Cuestiones de repaso	37	Tegumento	86
Cuestionario de autoevaluación	37	Estructuras de sostén	88
Bibliografía utilizada	39	Cuestiones de repaso	89
CAPÍTULO 3 Reproducción y desarrollo de las plantas con flor	41	Cuestionario de autoevaluación	90
3.1. Introducción	42	Bibliografía utilizada	91
3.2. Reproducción sexual	42	CAPÍTULO 6 Las hormonas en los animales	93
3.3. Reproducción asexual	43	6.1. Introducción	94
3.4. Desarrollo de las semillas	44	6.2. Las hormonas y sus acciones	94
3.5. Germinación de las semillas	46	6.3. Sistema endocrino en invertebrados	97
3.6. Crecimiento y desarrollo	46	Gusanos no segmentados	97
3.7. Floración	50	Anélidos	98
Cuestiones de repaso	53	Moluscos	98
Cuestionario de autoevaluación	53	Artrópodos	100
Bibliografía utilizada	55	Equinodermos	108
CAPÍTULO 4 Hormonas vegetales: desarrollo y respuesta de las plantas con flor al ambiente	57	6.4. Sistema endocrino en vertebrados	109
4.1. Introducción	58	Peces	109
4.2. Hormonas vegetales: conceptos básicos	58	Anfibios y reptiles	110
		Aves y mamíferos	112
		Cuestiones de repaso	118
		Cuestionario de autoevaluación	118
		Bibliografía utilizada	120

CAPÍTULO 7 El sistema nervioso	121	CAPÍTULO 10 Sistemas circulatorios	161
7.1. Introducción	122	10.1. Introducción	162
7.2. Elementos básicos del proceso de relación.	122	10.2. Sistemas de transporte no especializados.	162
7.3. La neurona: tipos	122	10.3. Sistema de transporte especializado. El aparato circulatorio	162
7.4. El impulso nervioso	124	Sistemas circulatorios abiertos.	163
El potencial de reposo y potencial de acción	124	Sistemas circulatorios cerrados	164
7.5. Transmisión del impulso nervioso entre neuronas: sinapsis	125	10.4. Evolución del sistema circulatorio en vertebrados	164
La sinapsis química.	126	El corazón de vertebrados.	165
La naturaleza química de los neurotransmisores	127	10.5. Funcionamiento del corazón de mamíferos	167
7.6. El sistema nervioso en invertebrados	128	Activación eléctrica del corazón	168
7.7. El sistema nervioso en vertebrados.	129	10.6. Panorámica del sistema cardiovascular	169
Sistema Nervioso Central (SNC).	129	Cuestiones de repaso.	169
Sistema Nervioso Periférico (SNP)	132	Cuestionario de autoevaluación.	169
Cuestiones de repaso.	134	Bibliografía utilizada	171
Cuestionario de autoevaluación.	134		
Bibliografía utilizada	136		
CAPÍTULO 8 Órganos sensoriales y sistemas musculares	137	CAPÍTULO 11 Sistemas respiratorios	173
8.1. Introducción	138	11.1. Introducción	174
8.2. Receptores sensoriales	138	11.2. Respiración celular y extracelular.	174
Quimiorrecepción: el gusto y el olfato	138	11.3. Intercambio gaseoso	174
Mecanorrecepción: equilibrio y audición.	139	11.4. Evolución del sistema respiratorio	175
8.3. La respuesta motora.	142	Respiración a través de la superficie corporal	175
8.4. El músculo en invertebrados y vertebrados.	143	Respiración Branquial.	175
Músculo liso	143	Respiración Traqueal	176
Músculo estriado	143	Respiración Pulmonar: los pulmones en invertebrados y vertebrados	177
Músculo cardíaco	143	11.5. Pigmentos respiratorios	180
8.5. Adaptaciones musculares en vertebrados.	143	Cuestiones de repaso.	180
Cuestiones de repaso.	144	Cuestionario de autoevaluación.	181
Cuestionario de autoevaluación.	144	Bibliografía utilizada	182
Bibliografía utilizada	146		
CAPÍTULO 9 La nutrición en los animales	147	CAPÍTULO 12 Sistema excretor	185
9.1. Introducción	148	12.1. Introducción	186
9.2. Estrategias alimentarias	148	12.2. Estructuras de excreción no especializadas.	186
9.3. La función digestiva	149	12.3. Sistemas de excreción especializados	186
9.4. Fisiología de la digestión	149	Aparatos excretores de invertebrados.	186
Tracto cefálico: recepción del alimento	150	Aparatos excretores de vertebrados	189
Tracto anterior: conducción, almacenamiento y digestión.	150	12.4. El riñón de mamíferos: Fisiología de la nefrona	191
Tracto medio: digestión y absorción	151	12.5. Control de la función renal	192
Tracto posterior: absorción de agua y defecación	151	Excreción	193
9.5. Tipos de aparatos digestivos en invertebrados.	153	Osmorregulación	194
Poríferos	153	Cuestiones de repaso.	196
Cnidarios	154	Cuestionario de autoevaluación.	196
Anélidos	154	Bibliografía utilizada	198
Moluscos	154		
Artrópodos.	154	CAPÍTULO 13 Homeostasis y regulación de la temperatura	199
Equinodermos	154	13.1. Introducción	200
9.6. El aparato digestivo en vertebrados	155	13.2. Regulación y conformismo.	200
Adaptaciones respecto al patrón morfológico básico	156	13.3. Mecanismos de homeostasis	200
Glándulas anejas	157	13.4. La termorregulación	201
Cuestiones de repaso.	158	Ectotermia y endotermia	201
Cuestionario de autoevaluación.	158	Estrategias que ayudan a la termorregulación	202
Bibliografía utilizada	160	Adaptación a los cambios de temperatura	204
		Situaciones extremas: hibernación y estivación	205
		13.5. La regulación de la glucosa	205
		13.6. La osmorregulación	205

Animales marinos	206	Cuestionario de autoevaluación	221
Animales dulceacuícolas	206	Bibliografía utilizada	222
Animales que viven en aguas temporales	207		
Animales terrestres	207	CAPÍTULO 15 Reproducción y desarrollo	223
Cuestiones de repaso	207	15.1. Introducción	224
Cuestionario de autoevaluación	207	15.2. Reproducción asexual	224
Bibliografía utilizada	209	15.3. Reproducción sexual	225
CAPÍTULO 14 Sistema inmune	211	Gametogénesis	226
14.1. Introducción	212	Fecundación	227
14.2. Conceptos básicos de inmunología	212	Reconocimiento de los gametos	228
Inmunidad inespecífica	213	Mecanismos para evitar la poliespermia	228
Inmunidad adquirida	213	Tipos de fecundación	230
14.3. Inmunidad en invertebrados	214	Estrategias reproductoras	230
14.4. Inmunidad en vertebrados	214	Ciclos reproductores	231
Respuesta inespecífica	214	15.4. Desarrollo embrionario	233
Respuesta adquirida	216	Segmentación	233
Respuesta humoral	216	Gastrulación	235
Respuesta celular	217	Organogénesis	236
Estructura de los anticuerpos	217	Anexos embrionarios	236
Hipersensibilidad	219	Cuestiones de repaso	238
14.5. Funcionamiento incorrecto del sistema inmune	219	Cuestionario de autoevaluación	238
Cuestiones de repaso	221	Bibliografía utilizada	240

Introducción

Siguiendo la tradición aristotélica, la clasificación de los seres vivos ha estado históricamente marcada por la dicotomía entre organismos animales y organismos vegetales. Este fue el criterio básico de clasificación hasta que, a finales del siglo XIX se descubren los organismos unicelulares y Ernst Haeckel incorpora a la clasificación el concepto de Protista para referirse a los microorganismos. Posteriormente, en 1969, el ecólogo estadounidense Robert Whittaker propuso una clasificación de las formas vivas basada en cinco reinos: Monera (bacterias), Protista (protozoos), Fungi (hongos), Animalia y Plantae. Este sistema sufrió una pequeña modificación en 1977, cuando el propio Whittaker junto con Lynn Margulis, propusieron la inclusión de las algas dentro del grupo Protista, que pasó a denominarse Protoctista.

Sin embargo, en las últimas tres décadas los sistemas de clasificación han empezado a realizarse de acuerdo a las relaciones de parentesco o filogenéticas de los organismos vivos. Así, en 1990, Woese, Kandler y Wheelis en base a la secuencia nucleotídica del ADN que codifica el ARN ribosómico establecen una clasificación basada en la sistemática filogenética, en la que se proponen la división de los seres vivos en tres linajes denominados dominios, que constituyen grupos monofiléticos: Archaea, Bacteria y Eukarya (Figura 1). Las hipótesis de relación de

parentesco entre los organismos dentro de cada uno de estos tres linajes se encuentran en continuo cambio y discusión.

De los tres dominios en que se divide la diversidad de los seres vivos, este libro únicamente trata de Eukarya. Hoy en día este linaje, en el que se incluyen todos los organismos que presentan un núcleo rodeado por una doble membrana (células eucariotas) comprende dos grandes grupos: Unikonta y Bikonta.

Unikonta engloba tanto a formas unicelulares, como a los animales y los hongos. Por su parte, Bikonta está constituido por una enorme disparidad de organismos unicelulares y otros, más complejos, entre los que se encuentran las plantas. La pertenencia de algunos organismos a uno de estos grupos, atendiendo a criterios moleculares y celulares, continúa siendo objeto de debate y los detalles de la clasificación sufren modificaciones frecuentes.

En los distintos temas de este libro se trata aspectos de la fisiología de las plantas con flor o angiospermas y de ciertos grupos de metazoos (animales) (Figura 2). La gran diversidad que se observa en los seres vivos hace imposible incluir las particularidades fisiológicas de cada uno de ellos, objetivo que excede las posibilidades de esta obra que solo pretende ofrecer unas nociones básicas de fisiología.

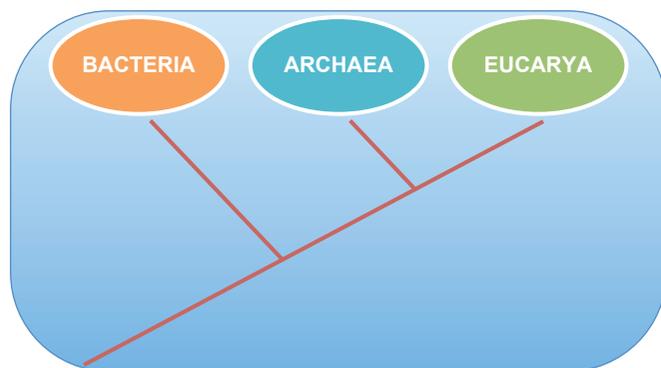


Figura 1. Cladograma que muestra la relación filogenética de los dominios Archaea, Bacteria y Eukarya.

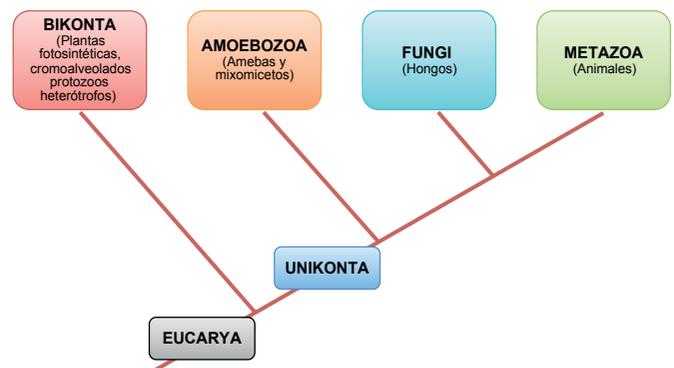
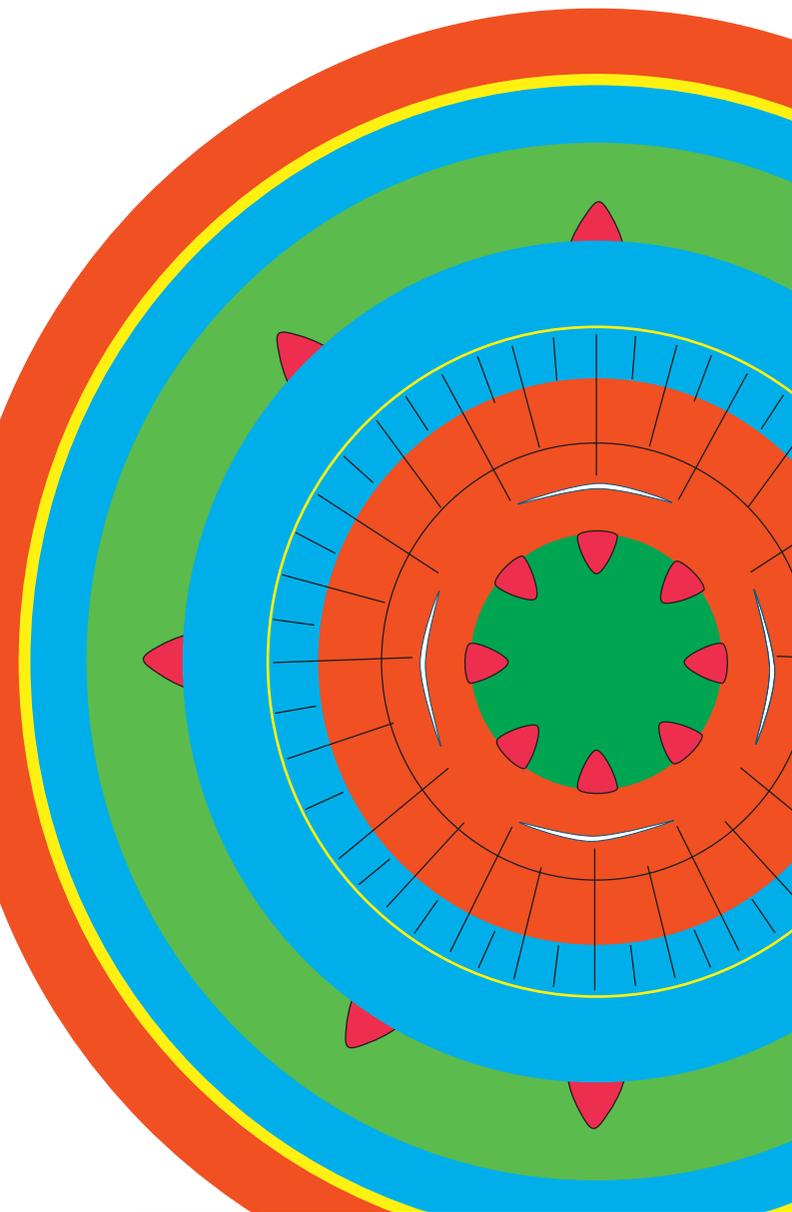


Figura 2. Cladograma que muestra la relación filogenética de los principales linajes de Eukarya.

CAPÍTULO 1

ESTRUCTURA DE LAS ANGIOSPERMAS



RESUMEN

El primer paso para entender la fisiología de un ser vivo es conocer las distintas estructuras que presenta y los diferentes niveles de organización que existen. En el caso de los vegetales, su gran variedad y la amplia diversidad que muestran hacen prácticamente imposible acercarse a todos ellos por lo que se va a analizar el caso de los vegetales más modernos, las plantas con flores o angiospermas.

El primer nivel de organización que encontramos en una planta es la célula, que presenta unos elementos propios que la hacen singular respecto a las células procariontas o el resto de células eucariotas. La pared celular, la vacuola central o los cloroplastos son los orgánulos característicos de las células vegetales y deben considerarse a la hora de analizar las distintas funciones de la planta.

Las angiospermas, al igual que otros vegetales y animales, presentan sus células agrupadas en tejidos. Estos tejidos pueden clasificarse de acuerdo con su función o tomando como criterio el momento en que se desarrollan. En cualquier caso, se puede ver una relación entre la estructura que adquieren y la función que tienen encomendada.

Finalmente, la planta presenta una estructura con distintos órganos que, a diferencia de los animales, no se agrupan en sistemas ya que su plan corporal es distinto así como sus necesidades. Pueden observarse dos partes diferenciadas, el vástago y la raíz, siendo la parte aérea la que tiene la misión de obtener energía y transformarla en hidratos de carbono mientras que la otra aparece enterrada en el suelo con la misión de obtener agua y minerales.

Índice de contenidos

- 1.1. Introducción
- 1.2. La célula vegetal
- 1.3. Histología vegetal
- 1.4. Estructura de una angiosperma

Objetivos de estudio:

- Conocer las peculiaridades de la célula vegetal.
- Aprender los distintos tejidos que aparecen en las angiospermas y entender su estructura.
- Comprender la estructura de las angiospermas y su relación con el medio.

1.1. Introducción

Los seres vivos se caracterizan por su gran complejidad. Se componen de una serie de estructuras con diferentes tipos celulares que se organizan en tejidos para dar órganos y sistemas. A semejanza de lo que se observa en organismos eucariotas unicelulares, donde hay orgánulos especializados en las distintas funciones necesarias para la vida, los seres pluricelulares han desarrollado una especialización celular para cubrir las diferentes necesidades del organismo. De esta forma, tanto plantas como animales tienen tipos celulares y tejidos específicos que, al combinarse, dan lugar a estructuras corporales de lo más diverso y características de cada grupo.

Las plantas son organismos arraigados al sustrato que presentan órganos que pueden ser numerosos (raíces, flores, hojas) y que crecen hacia el exterior. De esta forma la superficie corporal se extiende al máximo por medio de ramificaciones y evaginaciones, siendo un organismo abierto que, en el caso de las plantas perennes, crece en cada nuevo periodo vegetativo. Esta disposición abierta hace que sea más complicado desarrollar órganos centrales como ocurre en los animales, por lo que no se encuentran análogos a riñones, corazón o sistema nervioso sino que las funciones se llevan a cabo de forma local y, por ejemplo, cada célula se ocupa de eliminar sus desechos. Por otro lado, es característico de los vegetales su gran capacidad de regeneración lo que permite que cada punto vegetativo sea capaz de dar lugar a un nuevo individuo.

Para conocer la estructura de las plantas primero se analizan las características de la célula vegetal para pasar luego al estudio de los distintos tejidos y la disposición que tienen en el individuo.

1.2. La célula vegetal

La célula vegetal es una célula eucariota que posee orgánulos comunes a los de las células animales pero también presenta características propias como son la presencia de una pared vegetal externa a la membrana plasmática, orgánulos especializados como los plastos que pueden llevar a cabo distintas funciones según el tipo celular y una vacuola central que ocupa la mayor parte del volumen de la célula (**Figura 1.1**).

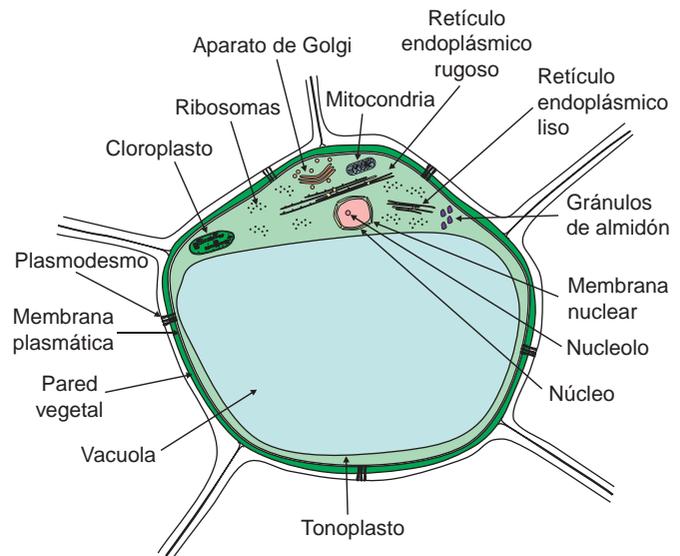


Figura 1.1. Esquema de la estructura de una célula vegetal. La membrana plasmática delimita la célula y en su interior se encuentra el citoplasma con los orgánulos. En el exterior, la pared vegetal rígida define la forma y los procesos de intercambio con el medio.

La membrana plasmática delimita la célula dejando en el interior el citoplasma con los orgánulos. La estructura de la membrana es una bicapa fosfolipídica con proteínas embebidas en la misma, bien atravesándola por completo o insertándose en su superficie. Además se pueden encontrar hidratos de carbono y otros elementos que también aparecen en células animales.

El núcleo contiene el material genético que lleva la información para el funcionamiento de la célula. Presenta una membrana doble con poros para permitir el intercambio con el citoplasma. En conexión con la membrana nuclear encontramos el sistema de endomembranas, formado por el aparato de Golgi y el retículo endoplásmico. El aparato de Golgi se compone de una serie de cisternas membranosas, denominadas dictiosomas, que participan en la modificación de proteínas y la formación de lisosomas. El retículo endoplásmico se compone de dos elementos, el retículo endoplásmico rugoso (RER) y el retículo endoplásmico liso (REL). Se forman por una serie de túbulos y sáculos relacionados entre sí que en el caso del RER presenta en su superficie ribosomas, encargados de la síntesis de proteínas que van a dirigirse a la secreción o a otros orgánulos. El REL participa en distintas funciones como pueden ser la del metabolismo de lípidos o la detoxificación de sustancias.

Al igual que en la célula animal encontramos ribosomas dispersos por el citoplasma encargados de la síntesis de proteínas, con diversas funciones en el metabolismo celular. La respiración celular se lleva a cabo en las mitocondrias, encargadas de producir la energía necesaria para las distintas funciones celulares.

En cuanto a las estructuras y orgánulos específicos de las células vegetales, la pared celular es una estructura de varios micrómetros de grosor que aparece externamente a la membrana plasmática. Se compone de hidratos de carbono, proteínas, lignina, suberina, cutina, sales minerales y ceras. Entre los hidratos de carbono aparecen celulosa, hemicelulosa y pectinas. La celulosa forma microfibrillas compuestas por cadenas que se unen entre sí por medio de puentes de hidrógeno. La hemicelulosa es un polímero de glucosa con cadenas laterales formadas por otros monosacáridos como la manosa y la xilosa. Las pectinas son polímeros de ácido galacturónico (enlaces α 1:4) esterificado con metanol (Figura 1.2).

Por su parte, las proteínas representan un 10% del peso de la pared celular, estando muchas de ellas glucosiladas. Hay también enzimas como peroxidasa, fosfatasa, esterasa, proteasa, glucosidasa, etc.

La lignina es una sustancia formada por la polimerización de los radicales libres de varios alcoholes (Figura 1.3). Su presencia y proporción varía según la especie siendo característica de la pared de tráqueas, traqueidas y esclerénquima. La suberina se compone de ácidos grasos, lignina y celulosa y taninos. Se localiza en las células que forman el suber de las plantas.

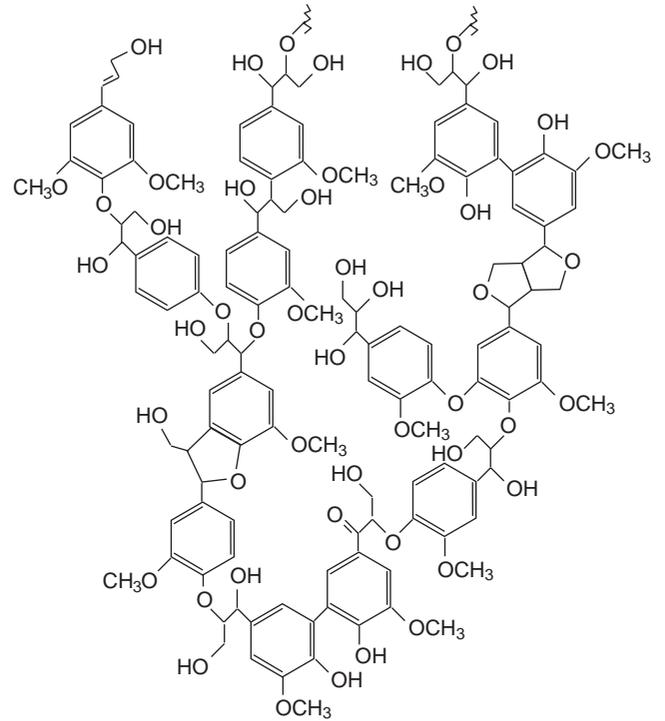


Figura 1.3. Estructura química de la lignina. La lignina es una macromolécula compleja que presenta una forma ramificada.

La cutina es un polímero de derivados lipídicos, siendo impermeable al agua. Aparece en la cara externa de la epidermis formando la cutícula, protegiendo la epidermis y el interior de la planta. En la pared de células epidérmicas es posible encontrar sales minerales y ceras en el exterior de la cutícula, pero con frecuencia también impregnan la cutícula.

La pared celular se va formando a medida que la célula madura, de tal manera que presenta varias capas. Desde fuera hacia el interior, estas capas son: lámina media, pared primaria y pared secundaria. En las células epidérmicas se añade la cutícula. En aquellas zonas donde hay división celular, la pared celular se empieza a formar tras la división de tal forma que con el tiempo se convierte en una estructura rígida, pero antes puede expandirse por la acción de la presión de turgencia.

Durante la formación de la pared celular se establecen entre las células canales o poros para comunicarlasy. Estos canales se denominan plasmodesmos y aparecen en todas las células jóvenes y en algunas persisten durante toda la vida. A través de ellos se establece la libre circulación de líquidos, solutos y macromoléculas necesarios para la vida de la célula. Frecuentemente se observa una estructura tubular atravesando el plasmoma-

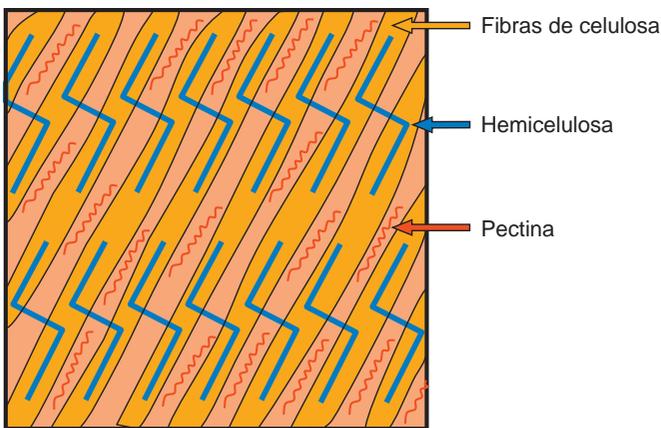


Figura 1.2. Estructura de la pared vegetal. En las plantas la pared se forma con microfibras de celulosa que aportan el almacén principal al que se incorporan hemicelulosa y pectina para proporcionar consistencia.

desmo denominada desmotúbulo, situado en el centro del plasmodesmo pero sin ocupar todo el espacio. Los plasmodesmos suelen agruparse en hileras pero también pueden aparecer dispersos. Aparecen muy agrupados en los denominados campos de poros y puntaduras que sirven para favorecer el intercambio en células con gruesas paredes como las tráqueas, las traqueidas o las fibras esclerenquimáticas.

Los plastidios son orgánulos exclusivos de células vegetales y se relacionan con procesos metabólicos, sintetizando y almacenando sustancias. Hay diversos tipos de plastidios pero todos presentan doble membrana. Se clasifican en:

- **Indiferenciados:** dentro de este grupo encontramos los proplastos (se piensa que son el origen de todos los demás) y los etioplastos (proplastos que se han diferenciado en condiciones de oscuridad).
- **Diferenciados:** incluye a los cloroplastos (fotosintéticamente activos y coloreados) (**Figura 1.4**), los cromoplastos (coloreados y fotosintéticamente inactivos) y los leucoplastos (incolores y fotosintéticamente inactivos). Los leucoplastos se especializan en el almacenaje de sustancias y según la que almacenan se diferencian amiloplastos (almidón), oleoplastos (aceites) y proteioplastos (proteínas).

Los plastidios también pueden participar en el metabolismo intermedio de la célula ya que producen ATP y poder reductor necesarios para distintas reac-

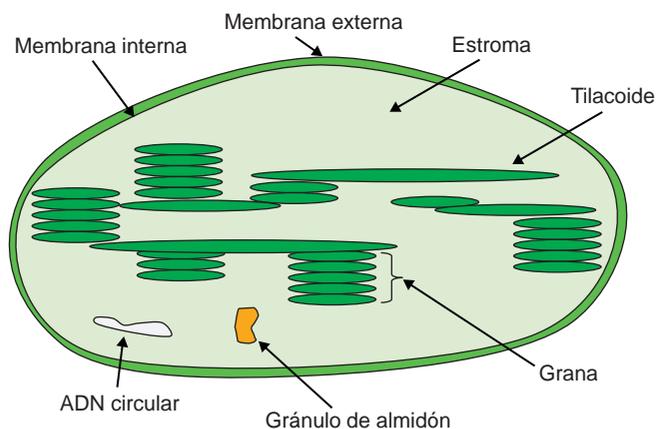


Figura 1.4. El cloroplasto con sus distintos componentes. En el interior del mismo encontramos la clorofila y los otros pigmentos que permiten la realización de la fotosíntesis así como las distintas moléculas y enzimas que participan en la síntesis de ATP, NADPH y sacarosa.

ciones de biosíntesis. La síntesis de bases púricas y pirimidínicas así como la de algunos aminoácidos y ácidos grasos de la planta se producen en los plastidios.

En las células meristemáticas existen numerosas vesículas y vacuolas de pequeño tamaño que solo se aprecian bien con el microscopio electrónico. Cuando crecen, las vacuolas adquieren mayor tamaño y se fusionan hasta formar una gran vacuola central, que puede llegar a ocupar hasta el 90% del volumen celular, como ocurre por ejemplo en las células parenquimatosas. El origen de la vacuola no está aún claro, es posible que las vesículas que la forman procedan del retículo endoplásmico rugoso o que procedan del aparato de Golgi. Lo que sí se sabe es que las proteínas que la forman proceden del retículo endoplásmico rugoso.

La vacuola tiene una membrana citoplásmica, denominada tonoplasto, con estructura trilaminar y menor espesor que la membrana plasmática. En el interior de la vacuola hay un jugo vacuolar de apariencia amorfa, pero a veces pueden observarse estructuras, cristalinas o no, según el material que almacena la vacuola y que guardan relación con su función. Las funciones de la vacuola son variadas. Entre ellas encontramos:

- **Facilitar el intercambio con el medio externo:** el intercambio de sustancias entre el interior y el exterior celular solo se puede realizar a través de la membrana plasmática. Las células animales que desean incrementar dicho intercambio aumentan la relación superficie/volumen de membrana, como ocurre en las microvellosidades. Sin embargo, las células vegetales carecen de esta posibilidad ya que la pared celular lo impide. El problema se solventa gracias a la vacuola. Si esta no estuviera, los orgánulos y el citoplasma ocuparían el mismo volumen pero con una superficie mucho menor. Al aparecer la vacuola, el volumen del citoplasma no aumenta pero se extiende ocupando una capa fina entre la pared celular y la vacuola. De esta manera, la célula aumenta de tamaño y desarrolla una gran superficie de membrana plasmática en relación con el pequeño volumen que ocupa el citoplasma, si no incluimos en este volumen el ocupado por la vacuola. Esta misma disposición aumenta la eficiencia de los cloroplastos, evitando que se hagan sombra unos a otros.
- **Turgencia celular:** debido a la gran concentración de azúcares y sales que contiene, la vacuola se encuentra a una gran presión osmótica. Su membra-

na tiene propiedades especiales de permeabilidad y transporte. Gracias a esto, la célula se mantiene turgente ya que el agua tiende a penetrar en la vacuola para compensar la presión osmótica. El citoplasma queda así apretado contra la pared celular. En respuesta a cambios ambientales, la célula puede cambiar la presión de turgencia de la vacuola. La presión intracelular se aumenta al incrementar la concentración de solutos, bien en el citoplasma tomando solutos desde el espacio extracelular o bien en la propia vacuola por medio de la hidrólisis de las sustancias almacenadas. Cuando se realiza el proceso inverso, se disminuye la presión. El control de la presión de turgencia se regula por receptores de la membrana plasmática que responden a cambios de presión bombeando potasio hacia el citoplasma si hay que contrarrestar la disminución de presión o por la difusión de potasio hacia el exterior a favor de gradiente si hay que contrarrestar el aumento de presión.

- **Digestión celular:** en el interior de la vacuola hay enzimas digestivas, por lo que actúa como fagosoma y como autolisosoma.
- **Acumulación de sustancias de reserva y subproductos del metabolismo:** en la vacuola encontramos agua y otras sustancias, entre las que están aniones y cationes, hidratos de carbono, aminoácidos, polipéptidos y proteínas, alcaloides y glucósidos, pigmentos antociánicos y flavónicos, taninos y ácidos orgánicos.

Al igual que ocurre en otros organismos multicelulares, las plantas tienen distintos tipos celulares especializados que se combinan en tejidos. Cada tipo celular presenta a su vez características específicas que son las que definen su capacidad de llevar a cabo una función u otra. A continuación veremos los tejidos de las plantas y las características que presentan.

1.3. Histología vegetal

En el reino vegetal existe una variedad de niveles de organización que representan las diferentes estrategias adaptativas. El caso más sencillo es el de un organismo unicelular, como ocurre en el caso de muchas algas. A partir de este inicio unicelular se produjo una asociación de células para formar unidades más complejas que produjeron los organismos multicelulares. Dentro de estos, se pueden distinguir las talo-

fitas (adaptadas a la vida en el agua) y las cormofitas, que se adaptaron a la vida en la tierra.

Las talofitas se caracterizan por tener generalmente cuerpos filamentosos con poca diferenciación en su parte vegetativa. Las cormofitas, por su parte, tienen una organización clara en raíz y vástago. Dentro de las cormofitas se diferencian las plantas vasculares más primitivas, como los helechos, y las gimnospermas y angiospermas, que representan la mayor parte de las plantas terrestres y también se las denomina como plantas con semilla. Las gimnospermas son más antiguas y se conocen unas setecientas especies mientras que las angiospermas son las plantas más modernas y se han descrito cerca de un cuarto de millón de especies. Como la principal innovación de las angiospermas es la flor también se las conoce como plantas con flor.

A pesar de la aparente diversidad que se observa en las plantas con semilla, presentan un plan corporal básico común. Tienen un cuerpo vegetativo compuesto por tres partes: la raíz, con una función primaria de anclaje y absorción de nutrientes minerales y agua, el tallo, con la misión de actuar como soporte, y las hojas, lugar donde se produce el proceso de la fotosíntesis. Las hojas se unen al tallo en los nodos y la región entre dos nodos se conoce como internodo.

A la hora de estudiar los distintos tejidos que pueden encontrarse en una planta hay que tener en cuenta que una característica de la célula vegetal es la pared celular rígida, que restringe su crecimiento y su capacidad de variar de forma y tamaño a lo largo de la vida de la planta. Esta es una de las razones por las que la planta concentra su crecimiento en determinadas zonas, donde se pueden encontrar células en división y que generalmente son de tipo indiferenciado. A estas regiones se las conoce como meristemos. Conforme se alejan de estas regiones las células ya se van diferenciando y presentan las características propias del tejido al que pertenecen, de tal forma que a menudo se refiere a estos tejidos como tejidos adultos.

Meristemos

Como cualquier otro ser vivo, las plantas presentan un ciclo vital con varias fases. Se puede decir que el inicio del mismo sería la fase de embrión. Este, cuando la semilla germina, da lugar a una plántula que comienza a crecer para alcanzar la luz y los nutrientes que tiene a su alrededor.

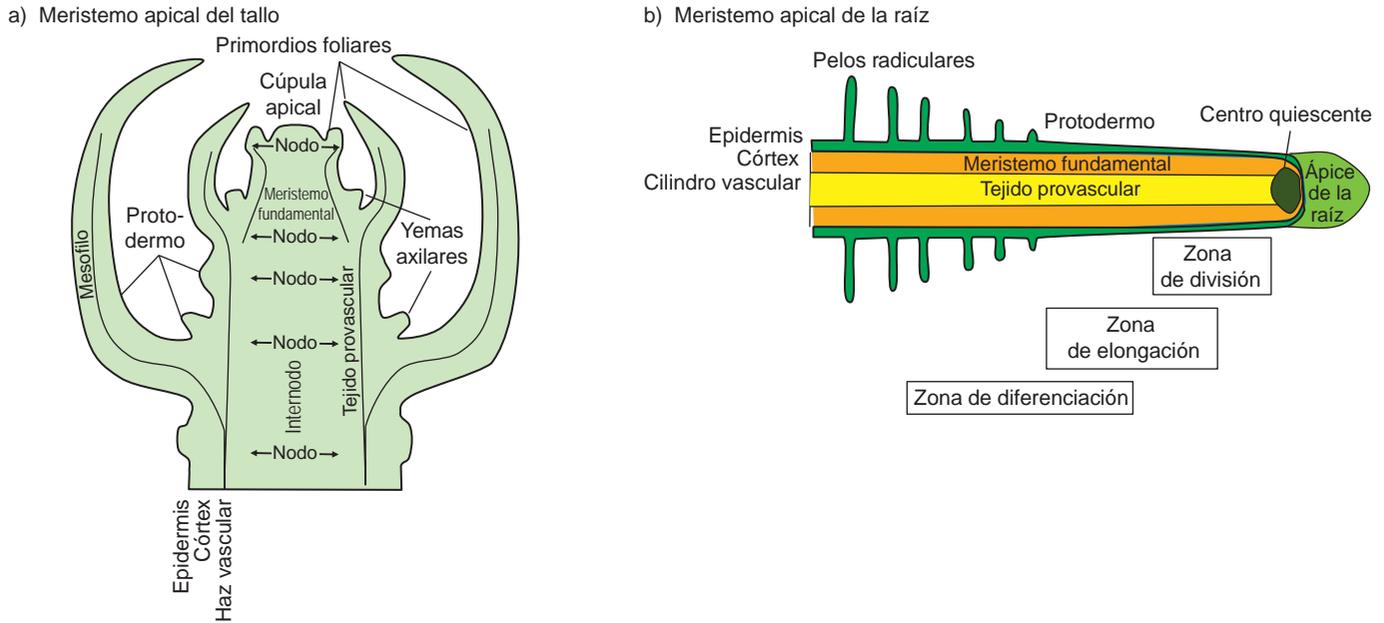


Figura 1.5. Esquemas del meristemo apical del tallo (a) y del meristemo apical de la raíz (b). Ambos meristemos son responsables del crecimiento longitudinal de la planta, aunque difieren en estructura.

Tan pronto como se produce la germinación, el crecimiento se concentra en zonas localizadas donde se produce la división celular conocidas como meristemos. En una planta joven el crecimiento se concentra en el tallo y la raíz, por lo que los meristemos que se encuentran en esas zonas se denominan meristemos apicales (Figura 1.5a). Al llegar a cierto desarrollo comienza el crecimiento en los nodos, donde las yemas laterales contienen los meristemos apicales que darán lugar a las ramas. En el caso de la raíz, las raíces laterales se desarrollan a partir del periciclo, un tejido meristemático interno (Figura 1.5b).

La división celular que se produce en los meristemos da lugar a dos células, una de las cuales permanece como célula en división para seguir creciendo mientras que la otra se diferencia para dar lugar al tejido. Esto hace que, generalmente, a continuación de las regiones meristemáticas, y también solapando con ellas, se observe una región de elongación celular donde las nuevas células incrementan su longitud y su anchura. Gracias a este crecimiento se origina la forma básica de la planta, por lo que se le conoce como crecimiento primario.

Al estudiar la estructura de los meristemos podemos encontrar que se forman por la protodermis, que dará lugar a la epidermis, el meristemo fundamental o parenquimático, que dará lugar al tejido fundamental o parénquima, y el procámbium, que origina los teji-

dos conductores. En la mayoría de las plantas con flor estos meristemos presentan una forma cónica, pero también pueden ser aplanados o hundidos. La multiplicación celular en las primeras células del meristemo es relativamente escasa, siendo sus descendientes las que presentan una mayor actividad en este sentido.

Aunque ambos tienen la misma función, el meristemo apical de la raíz y el del tallo presentan diferencias. En el caso del tallo este se encuentra protegido por hojas que se originan en protuberancias laterales del mismo, mientras que en la raíz encontramos la caliptra, una estructura producida directamente por el meristemo apical. Las raíces laterales, por su parte, se producen a partir de zonas diferenciadas mientras que en el caso de las ramas laterales y los primordios foliares se producen a partir del meristemo apical directamente.

En el caso de plantas perennes o leñosas también se observa un crecimiento en anchura, conocido como crecimiento secundario (Figura 1.6). Este se genera en los llamados meristemos laterales, el cámbium vascular y el cámbium del corcho (o suberógeno). A partir del cámbium vascular se originan el xilema y el floema secundarios mientras que el cámbium del corcho produce el peridermo, consistente en células del corcho. Gracias a este tipo de crecimiento secundario las plantas leñosas pueden desarrollar troncos macizos y leñosos.

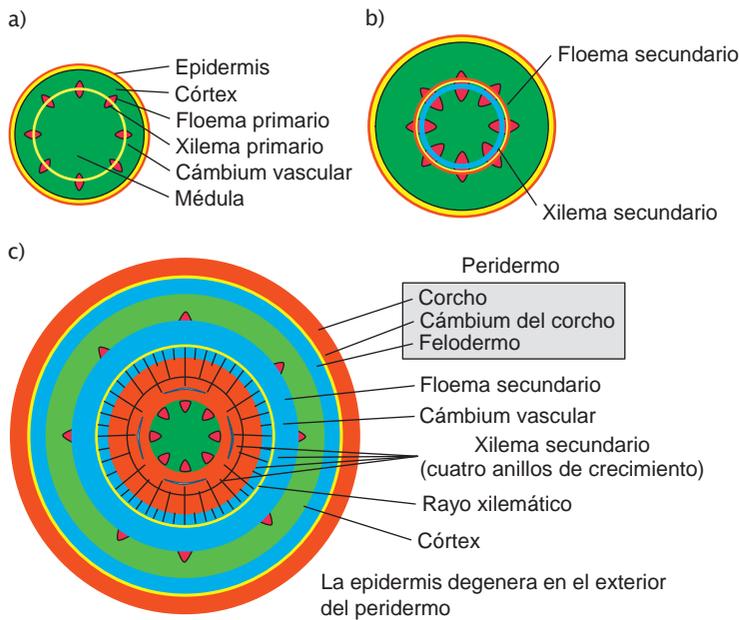


Figura 1.6. Crecimiento secundario en plantas leñosas. El crecimiento secundario de las plantas leñosas se produce en anchura. En la figura se muestran tres etapas del crecimiento del tallo desde un vástago inicial (a) hasta un individuo desarrollado (c) incluyendo un estadio intermedio. El cambium del corcho y el cambium vascular participan en el crecimiento, siendo este último el principal responsable al producir el floema y el xilema secundarios.

Las células iniciales del cambium se distinguen de las de los meristemos apicales en que presentan una mayor masa y una marcada vacuolización. En general, estas células no proceden de células de un meristemo apical sino que son producto de una reembrionalización de las células adultas. Las células se dividen en sentido perpendicular a las células del meristemo apical, alternando de tal manera que una vez lo hace hacia el exterior y otra hacia el interior. Las células que se dirigen hacia el interior forman el xilema secundario o leño, mientras que las células que se forman hacia el exterior dan lugar al floema secundario o líber. Hay que tener en cuenta que conforme aumenta el diámetro del tronco son necesarias más células en división, lo que se consigue con una división en sentido longitudinal.

El cambium del corcho forma las células del corcho hacia el exterior de la planta. Estas células mueren al alcanzar la madurez y se suberizan, lo que las hace impermeables al agua. Al realizar un corte transversal aparecen como células ordenadas en filas. El cambium del corcho también produce el felodermo, un tejido consistente en células vivas que se encuentra hacia el interior y contacta con el floema secundario.

Tejidos adultos

Un tejido es un conjunto de células homogéneas que se estructura junto con otros para formar órganos, que en el caso de las plantas a veces no son tan definidos como en los animales. En general, los tejidos diferenciados no

tienen capacidad de división y presentan una variedad de estructuras que dependen de su localización en el individuo. En algunos casos es también posible que el tejido se encuentre formado por células muertas, bien llenas de aire o de agua. De esta forma, podemos encontrar que un mismo tipo de tejido puede presentar estructuras diferentes según el lugar de la planta donde se encuentre. Suelen diferenciarse tres tipos de tejidos básicos: fundamental, dérmico y vascular.

El parénquima o tejido fundamental es el tejido menos especializado y su principal función es de relleno. Se compone de grandes células con paredes delgadas, siendo una parte importante de su volumen los espacios intercelulares. Posee una gran variedad de funciones, gracias a su poca diferenciación, como es el almacenaje de sustancias de reserva, agua en plantas de zonas secas, aire en plantas acuáticas para facilitar el intercambio de gases o formar el clorénquima de las hojas favoreciendo la fotosíntesis y el intercambio de gases.

Aunque las plantas terrestres presentan células con paredes resistentes y rígidas, las plantas herbáceas y los órganos delicados de las plantas leñosas no presentan una gran resistencia debido a la turgencia y a la presión ejercida sobre la pared. Por ello, las plantas leñosas tienen un tejido de sostén, en parte muerto, que presenta paredes engrosadas localmente o por depósitos de capas enriquecidas en celulosa. En estas células las paredes son más rígidas y resistentes gracias a la lignificación, recurso que también puede emplearse para acorazar frutos y semillas.

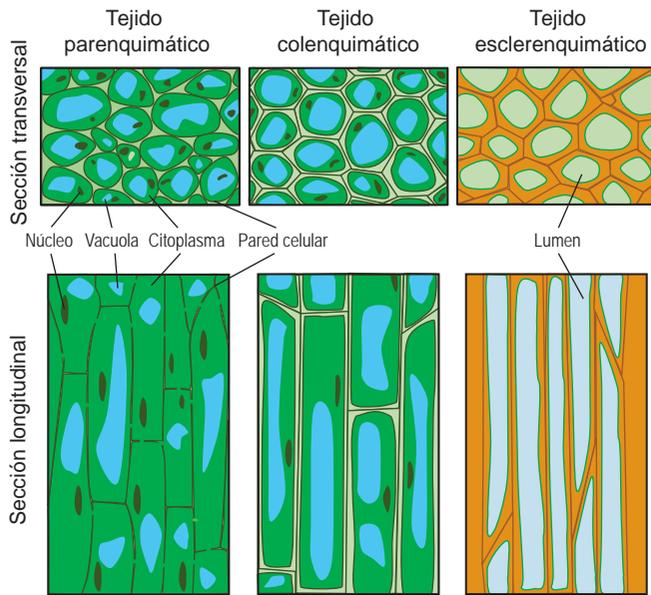


Figura 1.7. Estructura de los tejidos adultos en plantas. El parénquima, el colénquima y el esclerénquima son los tipos de tejidos que se pueden encontrar en la planta formando las distintas estructuras del adulto. Se muestra un corte longitudinal y un corte transversal de los mismos. El esclerénquima es producto de la evolución del colénquima, actuando como un elemento de sostén importante.

En las zonas en crecimiento y en las herbáceas el tejido de sostén, denominado colénquima, se forma por células vivas que presentan un engrosamiento de la pared en determinadas zonas y se pueden dividir y crecer. En aquellas zonas ya diferenciadas, el tejido de sostén se denomina esclerénquima y se forma por tejido muerto de células con paredes gruesas (**Figura 1.7**).

Las plantas herbáceas y las partes herbáceas de las leñosas tienen una epidermis que se forma por una sola capa celular. Es un tejido aislante caracterizado por no tener espacios intercelulares pero presenta una serie de aberturas regulables, los estomas, que permiten el intercambio de gases. Por otro lado, en el interior de la planta encontramos la endodermis, un tipo de tejido uniestratificado que actúa de aislante.

Cuando la epidermis se rompe, bien de forma accidental o por acción del crecimiento secundario, se produce un tejido aislante secundario formado por varias capas celulares, el corcho, producido por un cámbium especial. Tras formarse la capa de suberina, las células de este tejido aislante mueren pero para permitir el intercambio de gases se establecen unas aberturas conocidas como lenticelas.

En el tallo, la epidermis secreta una capa de cutina que forma la cutícula. Su función es impedir la evaporación por lo que forma una estructura continua en la mayor parte del tallo y las hojas, apareciendo agrietada o porosa en las zonas donde es preciso que haya permeabilidad. Las raíces carecen de cutícula, ya que su función primordial es de absorción y supondría un impedimento importante a su actividad. En la superficie de la cutícula aparece cera que tiene una función limpiadora al hacer que las gotas de agua resbalen, arrastrando así también otras cosas como esporas de hongos o suciedad.

Como se ha comentado, en la epidermis los estomas permiten el intercambio de gases. Estas estructuras se agrupan principalmente en el envés de la hoja pero también aparecen en el tallo. Constan de dos células oclusivas o guarda unidas solo por sus extremos dejando entre ellas una hendidura intercelular, el poro u ostiolo (**Figura 1.8**). A través del mismo se comunica el aire exterior con el mesofilo, tejido fotosintético de tipo parenquimático. La apertura del ostiolo depende de la turgencia de las células oclusivas, que regulan así el intercambio de gases y la transpiración. Anexas a estas células oclusivas se encuentran otras células que forman parte, junto con los estomas, del aparato estomático.

La endodermis es una capa de tejido dérmico que se encuentra en el interior de la planta, se diferencia bastante bien de los tejidos que la rodean, especial-

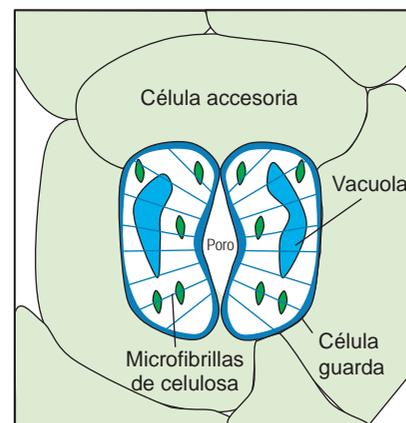


Figura 1.8. Estructura del complejo estomático. Los estomas se encuentran formados por dos células guarda que dejan en su centro el ostiolo, lugar por donde entra y sale el aire. El complejo estomático se completa con las células acompañantes. La apertura y cierre de los estomas se produce gracias a la entrada y la salida de agua de las células guarda por el movimiento de los iones que tiene lugar en su interior.

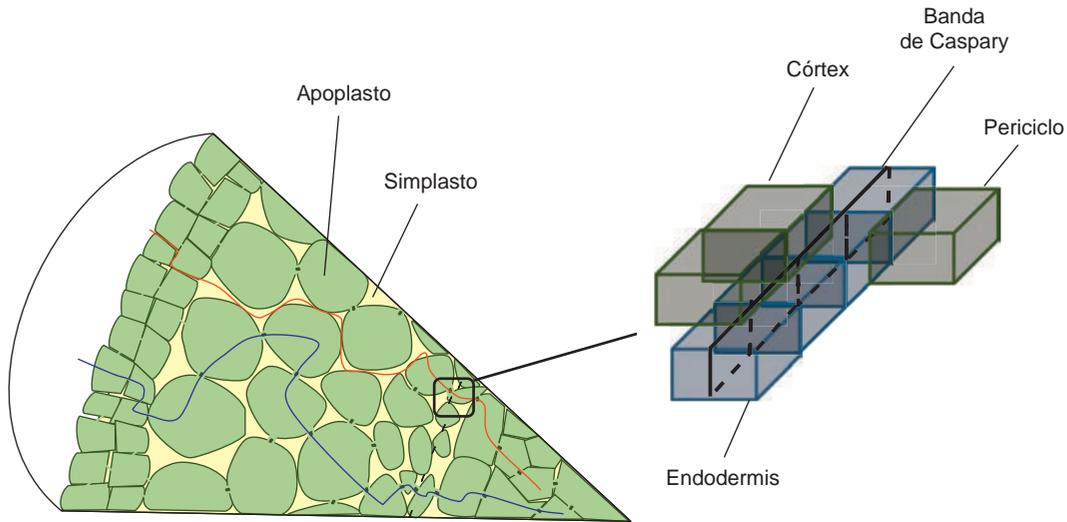


Figura 1.9. Entrada del agua y los iones a través de la raíz. La entrada del agua y los iones por la raíz se produce a través del apoplasto y del simplasto. Por medio de mecanismos de transporte de iones se consigue superar la banda de Caspary, una región impermeable que provoca el paso por el citoplasma de los iones y el agua antes de alcanzar el xilema.

mente en la raíz donde separa el tejido conductor, situado en el centro, del parénquima cortical. Las paredes celulares de la raíz presentan una zona acintada, con unas pocas micras de espesor, que rodea a cada célula: la banda de Caspary. Esta banda es impermeable y carente de plasmodesmos, quedando la membrana plasmática de las células estrechamente unida a ellas. Su presencia permite que la endodermis lleve a cabo su función. Los iones y el agua pueden llegar hasta la endodermis a través de las paredes celulares del parénquima cortical pero la impermeabilidad de la banda de Caspary hace que para atravesarla solo puedan pasar por medio de los plasmodesmos presentes en las paredes celulares de la endodermis. De esta forma, la planta puede absorber los iones y el agua en función de sus necesidades (Figura 1.9).

Para sobrevivir, la planta debe distribuir los distintos nutrientes por todo su cuerpo. De esta función se encargan los tejidos vasculares, donde las células que lo forman dan lugar al floema y al xilema. El floema es un tejido formado por células vivas sin núcleo y con finas paredes lignificadas que transporta compuestos orgánicos por toda la planta. El xilema, por su parte, se forma por células muertas con paredes lignificadas y transporta iones y agua desde las zonas de absorción de la raíz hasta el resto de la planta (Figura 1.10).

El floema se compone de células cribosas, que no presentan un diseño especialmente eficiente. Tienen un lumen estrecho y se unen a las otras células cribosas por medio de plasmodesmos engrosados que atraviesan las paredes intermedias, denominados poros cribosos, que se agrupan formando campos cri-

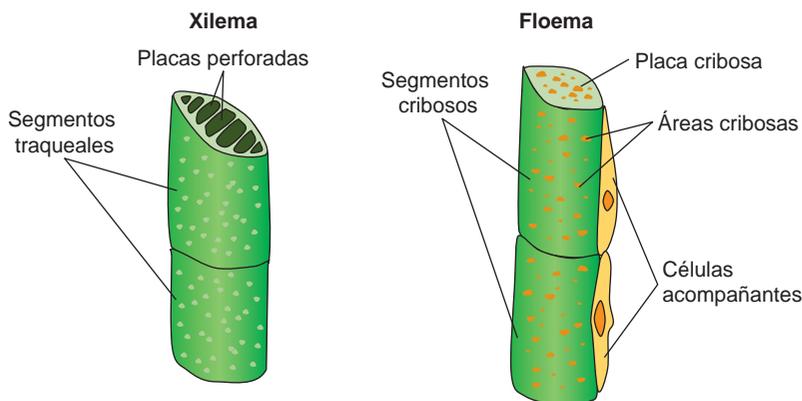


Figura 1.10. Estructura del xilema y el floema. El xilema es el tejido vascular que transporta el agua y los iones a toda la planta. Se compone de un tubo hueco producto de la apoptosis de las células una vez formada la pared celular. El floema lo forman las células cribosas permitiendo el transporte de los productos orgánicos desde las fuentes a los sumideros.

bosos. En muchas angiospermas este sistema ha evolucionado hasta dar lugar a un sistema continuo de tubos cribosos constituidos por células alargadas de paredes transversales y oblicuas atravesadas a modo de cribas, formando lo que se denomina segmentos de los tubos cribosos. Dentro de las células cribosas y los segmentos de los tubos cribosos encontramos protoplastos con pocas mitocondrias y plastidos que almacenan almidón y proteínas, habiendo perdido el núcleo y otros orgánulos. Flanqueando estas células encontramos las células anexas, de pequeño tamaño, nucleadas y con muchas mitocondrias. Su función es suplementar el metabolismo de los protoplastos y cargar y descargar el tubo criboso.

El xilema se forma por células tubulares que mueren dejando solo las paredes celulares lignificadas y atravesadas por punteaduras. Las traqueidas son células de lumen estrecho, alargadas, con paredes angulosas cubiertas de punteaduras por las cuales se unen con el resto de traqueidas. Por su parte, los segmentos traqueales son más cortos y tienen un lumen amplio, presentando las paredes muy perforadas o, incluso, que han desaparecido.

Ambos tipos de tejidos conductores, xilema y floema, forman los haces conductores que recorren toda la planta para distribuir los nutrientes. A menudo el haz conductor se encuentra flanqueado por fibras esclerenquimáticas y endodermis. En el caso de las an-

giospermas, entre el floema y el xilema se sitúa una capa de meristemo, el cámbium fascicular, con un importante papel en el crecimiento secundario.

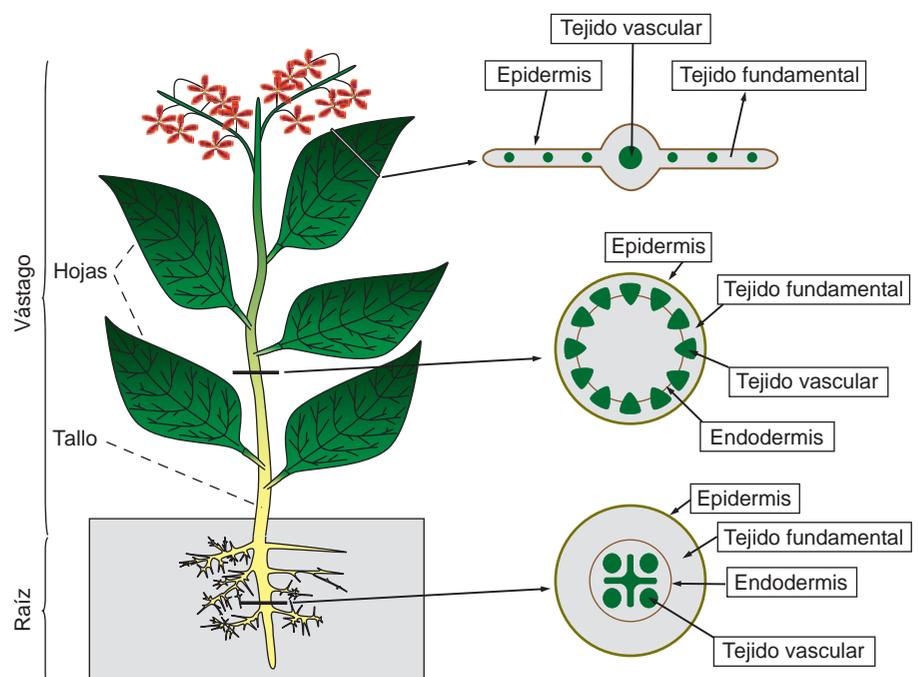
Además de los tejidos comentados, existe una serie de células y tejidos que se encargan de secretar sustancias o desechos. Generalmente las células glandulares de las plantas aparecen aisladas pero presentan una gran diversidad funcional. De esta forma, ejercen funciones de protección, atracción de animales o eliminación de productos tóxicos. Como ejemplo pueden citarse los tubos laticíferos que secretan látex en respuesta a una herida o los conductos resiníferos, que hacen lo propio pero en forma de resina.

Al contrario que los meristemos, los tejidos adultos no son capaces de dividirse y se especializan en funciones concretas.

1.4. Estructura de una angiosperma

Cuando se observa una planta pueden diferenciarse distintas estructuras (**Figura 1.11**). Inicialmente, lo más visible es el vástago, formado por el tallo y las hojas. El tallo es el soporte de las hojas, que tienen la misión de realizar la fotosíntesis, y de otros órganos que tendrán un papel durante las distintas fases del desarro-

Figura 1.11. Elementos del tallo y la raíz en el individuo adulto. Tanto en el tallo como en el resto de estructuras que forman la planta, hojas y raíz, encontramos elementos comunes como la epidermis, el parénquima y los tejidos vasculares. Este esquema fundamental es básico para que la planta pueda realizar su función y mantenga su estabilidad.



llo de la planta. Además del vástago existe una parte de la planta de vital importancia que se encuentra, generalmente, enterrada en el suelo: la raíz. La principal función de la raíz es proporcionar a la planta los nutrientes minerales y el agua que precisa para poder sobrevivir.

Raíz

Las raíces de la planta tienen muchas funciones críticas para la planta y deben sobrevivir en un medio que alterna periodos secos con periodos húmedos, dependiendo del vástago para el sustento, buscando agua, nutrientes y oxígeno en competencia con animales, microorganismos y otras plantas. En comparación con las hojas, que son finas y planas para maximizar la intercepción de luz solar, las raíces son cilíndricas y a menudo muy finas para maximizar la superficie para absorber el agua. Las raíces responden a la gravedad, hospedan hongos y bacterias a cambio de ciertos nutrientes e indican a la planta sobre las condiciones del suelo vía hormonas y otras señales.

Las funciones básicas de la raíz se pueden decir que son anclar la planta al suelo proporcionando soporte para mantener la planta enhiesta, absorber agua y nutrientes minerales del suelo y, en algunos casos, ser lugar de almacenaje de ciertos componentes nutritivos.

La mayoría de las monocotiledóneas presentan sistemas radiculares fibrosos con un extenso grupo de raíces relativamente finas de tamaño similar (**Figura 1.12a**). Estos sistemas de raíces a menudo son poco profundos y absorben agua y nutrientes de la parte superior del suelo. En la hierba la raíz que se desarrolla de la radícula es la raíz primaria y el resto se desarrollan de la base del primer nodo de la semilla. El sitio de desarrollo permanente de raíces en las hierbas es la base de los internodos no elongados más bajos del tallo. Las raíces que se desarrollan de otros órganos se denominan adventicias y se localizan cerca o por debajo de la superficie del suelo.

La mayoría de las dicotiledóneas tienen sistemas de raíces con una raíz central de la que salen pequeñas raíces fibrosas y mucho más pequeñas (**Figura 1.12b**). El desarrollo de este sistema depende de hormonas producidas en la raíz central de forma similar a cómo las ramas dependen del tronco para su desarrollo. Si la raíz central se daña, su papel lo asume una de las raíces laterales que aumenta de tamaño. Con este sistema se puede explorar el suelo hasta grandes profundidades.

Las raíces tienen zonas de crecimiento responsables de la elongación de las mismas (**Figura 1.5b**). Normalmente el crecimiento se produce en la punta de las raíces y la región más activa en la absorción también se encuentra próxima a la raíz, en zonas que se han elongado pero aún no son maduras.

La caliptra es como un dedal que cubre y protege la punta de la raíz capaz de detectar la luz y la presión ejercida por las partículas del suelo. Aunque no regula la tasa de elongación radicular, es el lugar de la percepción de la gravedad por la raíz. Tiene su propio meristemo de tal manera que las células se van empujando desde el mismo conforme aumentan por la división celular continua y a su vez sustituyen a las células más viejas que se han ido perdiendo en los bordes externos de la punta de la raíz. La capa más externa de células de la caliptra así como las células epidérmicas de la raíz secretan una sustancia mucosa denominada mucigel que contiene azúcares y otros compuestos producidos por el aparato de Golgi. El mucigel lubrica el camino a través del suelo para la raíz, protege a la raíz de la desecación y proporciona un camino para la captación de agua y nutrientes al actuar de puente entre la raíz y las partículas circundantes del suelo.

La zona de división celular se localiza detrás de la caliptra y es la fuente de nuevas células para el creci-

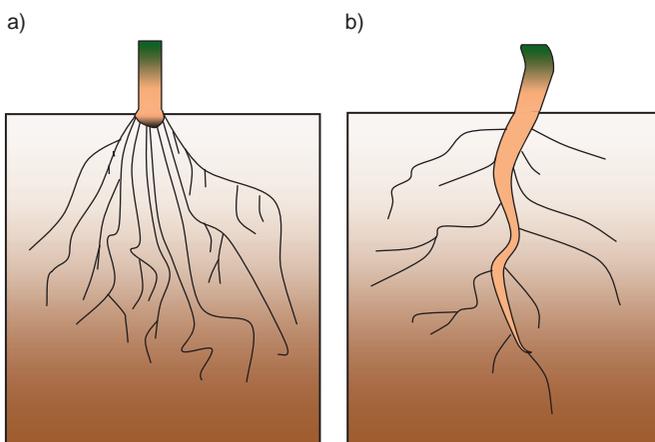


Figura 1.12. Estructura de las raíces en angiospermas. Las angiospermas se dividen en monocotiledóneas y dicotiledóneas. Entre otras diferencias, presentan estructuras radiculares diferentes siendo en monocotiledóneas de tipo fibroso y disperso (a) mientras que en dicotiledóneas la tendencia es a presentar una raíz principal de la que salen muchas raíces secundarias (b).

miento radicular. Un grupo de células presente entre el meristemo de la caliptra y la zona del meristemo de la raíz se denomina centro quiescente y comprende células meristemáticas pero que se dividen muy lentamente y proporciona células nuevas para ambos tipos de meristemos conforme se necesitan. Los meristemos tienden a ser pequeños.

La zona de elongación comprende la parte de la raíz donde se produce el aumento del tamaño de las células por la toma de agua en sus vacuolas. Las raíces, que crecen generalmente en longitud, obtienen su impulso de la expansión celular que puede llevar a profundizar hasta dos centímetros por día a través del suelo. Después de que las células se han dividido y elongado se produce la maduración de las mismas por la adquisición de las distintas funciones dentro de la zona de maduración de la raíz.

La toma de agua es mayor en la zona posterior a la punta de raíz y se reduce por la suberización de la endodermis. En esta región, los pelos radiculares forman extensiones de células epidérmicas incrementando así el área de raíz y, por tanto, incrementando su capacidad de absorción.

Al realizar una sección de la raíz durante el crecimiento primario se pueden distinguir la epidermis, el córtex, la endodermis, el periciclo, el xilema y el floema. La epidermis generalmente es una gruesa capa celular pero formada por células sin una cutícula gruesa ya que interferiría con la toma de agua.

El córtex comprende la exodermis, el parénquima de reserva y la endodermis. La exodermis, también denominada a veces hipodermis, es una capa de células suberizadas que se encuentran justo bajo la epidermis. Se observa en la región relativamente madura de la raíz por encima de la zona de maduración y es más pronunciada en raíces que se han visto sometidas a la sequía. Su misión es prevenir la pérdida del agua que se absorbe en otras partes del sistema radicular.

El parénquima de reserva se compone de unas células con paredes finas que pueden emplearse para almacenar almidón. En los sistemas radiculares con raíces principales puede encontrarse una gran cantidad de parénquima de reserva pero cuando se trata de sistemas radiculares fibrosos ocupa una pequeña parte del parénquima cortical.

La endodermis es la capa más interna del córtex y su función es regular la entrada de los minerales di-

sueltos en el agua. Para ello se forma por células que tienen la pared rodeada con una banda de suberina y de lignina que componen la denominada banda de Caspary, que se forma por debajo de las células endodérmicas de la región de maduración, donde aparecen los pelos radiculares. Debido a su impermeabilidad, bloquea el movimiento del agua y los minerales disueltos a través de las paredes de las células endodérmicas forzándoles a moverse a través de la membrana plasmática de la endodermis, el córtex o la epidermis antes de alcanzar el xilema y el floema del estele. Fuera de la endodermis, estas sustancias pueden moverse libremente a través del apoplasto (el espacio intercelular y las paredes celulares) pero deben entrar en el simplasto (el interior de las células vivas) para absorberse y transportarse al tallo.

El estele es el término con el que se denomina a todos los tejidos que se encuentran hacia el interior de la raíz a partir de la endodermis y comprende el periciclo, los tejidos vasculares y en algunos casos la médula. El periciclo es un tejido meristemático de una o más capas celulares gruesas que es el origen de las raíces laterales. Estas se forman por división celular en el periciclo y fuerzan su camino a través del córtex conforme se desarrollan. El número y localización de las raíces laterales depende de la estimulación hormonal.

El xilema de la raíz en dicotiledóneas forma una sección lobulada con las células del xilema en el centro y dos o más prolongaciones radiando del centro hacia el perímetro del estele. El número de lóbulos puede variar, incluso dentro de la misma planta. En las monocotiledóneas el patrón del xilema es cilíndrico con la médula en el centro y células xilemáticas situadas entre el anillo de los vasos xilemáticos más grandes y el perímetro del estele. Las células del floema en el estele se localizan entre o por fuera de los elementos del xilema.

Más allá de la zona de maduración, en las zonas de la raíz donde la absorción ya no es una función importante, la endodermis se convierte en una zona tan gruesa e impermeable que genera un sello alrededor del estele. Esto permite que la presión radicular que se produce por la noche, cuando la demanda de agua por el vástago cesa pero siguen entrando sales minerales, continúe impulsando el agua en la zona de maduración de la raíz. Esto permite la formación de gotas de agua en las puntas de las hojas por la presión ejercida por la raíz, un fenómeno denominado gutación.

Al igual que ocurre en los tallos, existe un crecimiento secundario o un incremento en la médula en la raíz central con una organización de tejidos similar al crecimiento secundario de los tallos.

Tallo

Las raíces obtienen los recursos del suelo en tres dimensiones y los tallos permiten a las hojas adquirir los recursos de la superficie de la misma manera, permitiendo a las hojas organizarse de manera efectiva para competir por el dióxido de carbono y la luz solar.

Los tallos tienen la función de determinar el dosel de las hojas en las tres dimensiones del espacio así como proporcionar las conexiones vasculares entre las raíces y las hojas que permiten el transporte de agua y sales desde el suelo a las hojas y la distribución de los azúcares sintetizados en las hojas hacia los tejidos no fotosintéticos, las regiones de almacenaje o las zonas de crecimiento rápido que necesitan esa energía.

Los tallos se forman por nodos, donde se encuentran las yemas axilares y las hojas, e internodos, que son las regiones entre los nodos que se extienden para dar altura al tallo. El resultado es que los vástagos de algunas plantas parecen no tener tallo mientras que los de otras parecen ser solo tallos. Las plantas que crecen como rosetas tienen internodos no elongados y sus hojas se encuentran insertadas a diferentes nodos del tallo pero parecen generarse todas en la misma localización. En ciertos casos, como los cactus, lo que ocurre es que las hojas se reducen a espinas y la función fotosintética reside en el tallo.

Las yemas axilares son zonas meristemáticas que se forman en la unión del tallo y la hoja y se desarrollan en inflorescencias o ramas. Los estolones y rizomas se forman a partir de yemas axilares y dan lugar a plantas independientes. Los estolones son tallos horizontales o ramas que exploran la superficie del suelo buscando sitios ricos en nutrientes. Presentan nodos e internodos y cuando los nodos entran en contacto con el suelo producen raíces y un nuevo vástago. De esta forma, los estolones son formas de propagación vegetativa. Los rizomas son tallos subterráneos horizontales que también sirven de almacén de reservas. Presentan nodos e internodos, siendo los nodos los que producen las raíces y extienden los vástagos.

Las enredaderas son tallos modificados y los zarcillos son hojas o ramas modificadas para producir apoyo sin excesivo coste metabólico. El crecimiento des-

igual de estos órganos produce el movimiento de la punta del tallo que eventualmente le permite contactar con apoyos externos. Después del contacto, el vástago o el zarcillo crecen en una fuerte espiral en torno al apoyo permitiendo a la planta invertir los hidratos de carbono de la fotosíntesis en el crecimiento más que en la formación de fibras para las paredes celulares que reafirmen el apoyo.

Los bulbos, por su parte, presentan tallos no elongados compactos con hojas carnosas subterráneas que rodean el meristemo apical y almacenan alimento. El meristemo apical se convierte en el pedúnculo de la flor y de las hojas y las yemas axilares de las hojas carnosas del bulbo se desarrollan en los bulbos del año siguiente. Los cormos son tallos subterráneos consistentes en varios nodos e internodos no elongados que se incrementan en diámetro para almacenar reservas. Cuando se plantan, la yema axilar superior rompe la dormición y se elonga en un pedúnculo floral alimentado por el cormo madre.

Estructuralmente, los tallos presentan una epidermis, un córtex, haces vasculares y una médula. En la mayoría de los tallos de dicotiledóneas los haces vasculares se organizan en un anillo en el córtex que encierra la médula. En los tallos inmaduros de algunas monocotiledóneas pequeños haces vasculares se dispersan dentro del tejido basal mientras que en tallos maduros la médula puede degenerar dejando un tallo hueco.

El crecimiento secundario del tallo leñoso es en anchura y se produce a partir del cámbium vascular, que añade nuevo xilema y floema, y del cámbium del corcho, que produce nuevas capas de protección exterior.

El xilema secundario que se produce entre el interior y el exterior del tallo se forma a partir de células parenquimáticas del cámbium vascular. La división se produce a través del eje longitudinal de la célula, dirigiendo de la división en otros meristemos en que se produce perpendicular a este eje para producir un crecimiento en altura. Un tallo incrementa su circunferencia por medio de divisiones longitudinales que generan dos tipos de células, las que se encuentran en la zona interna producen células del xilema mientras que las externas producen células del floema. El cámbium vascular produce varias veces más xilema que floema y el resultado es que la madera comprende cerca del 90% del tronco de un árbol.

El xilema secundario producido en primavera consiste en células grandes de pared relativamente fina

mientras que la madera producida en verano consiste en células más pequeñas con paredes más gruesas. El crecimiento celular tiene lugar a través de la entrada de agua que fuerza la expansión de la pared celular en crecimiento. Esto se debe a que en primavera la necesidad de transporte de agua es mayor, para permitir el crecimiento de nuevas hojas y ramas, mientras que en verano se necesita menos agua porque el crecimiento de las hojas ya ha parado. Los anillos anuales que se observan en los árboles de zonas templadas son resultado del cambio en el tamaño de la célula durante el curso de cada temporada de crecimiento.

Todos los tejidos externos al cámbium vascular se consideran que forman la corteza, por lo que esta incluye el floema y el corcho. El floema secundario deriva del cámbium vascular e incluye elementos cribosos, células de almacenaje parenquimáticas y bandas de fibras gruesas. Dado que el xilema y el floema primario son los tejidos iniciales que se forman en el tallo, encontraremos el xilema primario más antiguo en la zona más interna del mismo mientras que el floema primario se encontrará en la zona más externa, cerca de la epidermis.

Los elementos cribosos funcionales del floema secundario viven menos de un año y son los más próximos al cámbium, los que se encuentran en la zona externa están muertos y no son funcionales. Solo las células fibrosas, que retienen su forma por sus paredes celulares lignificadas, pueden inducir a pensar que se observa floema.

Para mantener la cubierta externa de un tronco que crece continuamente en diámetro se forma el corcho. Es una capa externa suberizada que sustituye a la epidermis y protege y aísla los tejidos subyacentes. Esta capa debe sustituirse continuamente durante la época de crecimiento y requiere, por tanto, de su propio meristemo, el cámbium del corcho. El corcho incluye una o más capas de células situadas en la parte exterior del cámbium y puede producir también un córtex secundario en el interior. La corteza externa se considera que tiene todos los tejidos del exterior del corcho mientras que la corteza interior se compone de los tejidos que están entre el cámbium vascular y el del corcho.

En la superficie externa del corcho existen una serie de poros, las lenticelas, que tienen la función de permitir el intercambio de gases a través del corcho. Estos canales son necesarios porque el floema es un tejido muy activo y requiere oxígeno así como eliminar el dióxido de carbono.

Hojas

Las hojas varían en tamaño, forma y complejidad entre las distintas plantas. En climas templados hay plantas cuyas hojas duran solo una estación pero antes de perderlas se reciclan sus nutrientes, siendo este el motivo de que cambien de color en otoño, mientras que en otros casos las hojas son perennes y duran muchos años.

La función primordial de las hojas es realizar la fotosíntesis, la producción de azúcares empleando como fuente de energía la luz solar. La mayoría de las hojas son producto de una relación que optimiza la superficie para la intercepción de luz y la protección de la pérdida excesiva de agua. Además, como la fotosíntesis requiere de dióxido de carbono y produce oxígeno, también deben existir zonas de aire internas. El intercambio gaseoso se produce a través de los estomas, los poros en la epidermis, llegando al caso de ciertas plantas en entornos extremos que desarrollan canales en el mesofilo para realizar en ellos el intercambio de gases. Las hojas de las dicotiledóneas tienden a orientarse horizontalmente mientras que en las monocotiledóneas tienden a ser más verticales.

Las hojas pueden ser simples o compuestas, presentando varias láminas (**Figura 1.13**). De acuerdo con el ordenamiento de las láminas se diferencian hojas palmeadas (todas las láminas se anclan al pecíolo en un solo punto) o pinnadas (las láminas se ordenan en pares a lo largo del eje de la hoja). A partir de estos modelos pueden producirse distintas combinaciones que dan lugar a una amplia variedad de hojas.

Las hojas se encuentran ancladas a los tallos en los nodos, donde puede haber una o docenas de hojas ordenadas alrededor de un solo nodo. El anclaje puede ser directo al tallo, hojas sésiles, o por medio de un pecíolo, un pedúnculo que se ancla en el tallo. Generalmente hay una yema axilar asociada con cada hoja, justo debajo del sitio de anclaje de la hoja al tallo. Un par de estípulas, apéndices en forma de hoja o escama, pueden encerrar la hoja en desarrollo y la yema axilar.

La adaptación al entorno se consigue desarrollando distintos tipos de mecanismos en las hojas. Algunas presentan pubescencia, o lo que es lo mismo, una pelusa para reflejar la luz y repeler a los insectos y, que también actúa reduciendo el movimiento del aire próximo a la hoja y, por tanto, disminuyendo la tasa de transpiración. Para reducir la transpiración en zo-

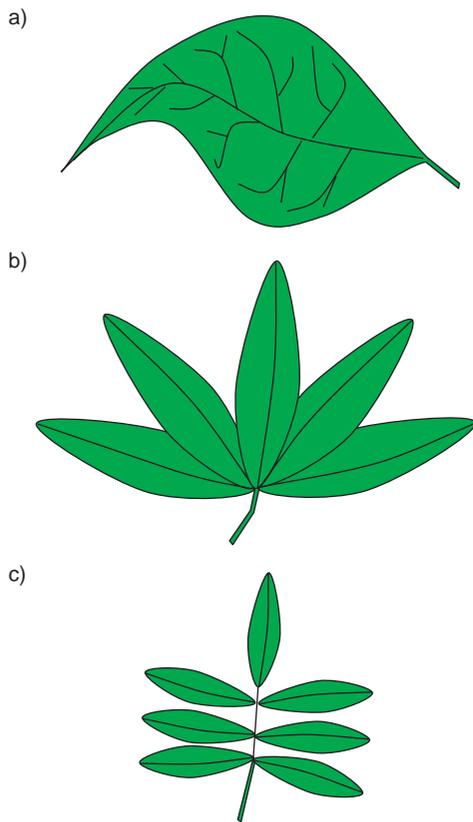


Figura 1.13. Tipos de hojas en angiospermas. Las angiospermas pueden presentar muchos tipos de hojas siendo una diferenciación inicial el tipo simple (a) y el compuesto (b) y (c). Dentro de las compuestas pueden diferenciarse también distintos tipos en función del anclaje de la hoja, como por ejemplo palmadas (b) o pinnadas (c).

nas muy secas las plantas pueden reducir la relación superficie-volumen siendo la esfera la forma con menor relación, de tal manera que cuanto más esférica y gruesa sea la hoja, menos superficie tendrá para transpirar.

Para proteger los meristemos apicales de las ramas de plantas leñosas se han desarrollado hojas modificadas. Las escalas de la yema son hojas gruesas y correosas que cubren los meristemos apicales y axilares para protegerlos de la congelación y la deshidratación durante el invierno. En primavera las escalas de la yema se abren y los meristemos continúan creciendo.

En medios con poco nitrógeno las plantas pueden emplear hojas modificadas para atrapar insectos para obtener nitrógeno. Pueden ser trampas pasivas donde el insecto no puede volver por el camino de entrada porque se encuentra bloqueado por espinas o

trampas activas donde la estimulación mecánica hace que se cierre sobre el insecto. En ambos casos los tricomas de la epidermis secretan fluidos digestivos y la epidermis absorbe los nutrientes. Por su parte, los zarcillos son láminas modificadas adaptadas al crecimiento alrededor de apoyos verticales. De esta forma la planta no precisa invertir muchos hidratos de carbono en las paredes secundarias de las células. Algunas plantas, sin embargo, prefieren invertir una gran cantidad de hidratos de carbono para obtener hojas fibrosas que les permiten mantenerlas de manera perenne, como ocurre con las plantas con hojas esclerófilas como la yuca.

Las hojas se desarrollan en los meristemos apicales de los tallos o las ramas como primordios foliares. Conforme se desarrollan, cada nuevo primordio foliar rodea y protege el meristemo apical. En hojas de monocotiledóneas en desarrollo, los meristemos se localizan en la base de la hoja. Las células de la hoja de monocotiledóneas se dividen en estos meristemos basales y se expanden y diferencian linealmente, como las raíces. La división en hojas muy jóvenes de dicotiledóneas se produce a través de la hoja en dos dimensiones, longitud y anchura. Las hojas de dicotiledóneas maduran primero en la punta y en los márgenes con divisiones continuas cerca de la base de la hoja hasta que alcanza entre la mitad y tres cuartos de su tamaño final.

El mesofilo de las hojas incluye células fotosintéticas y células de apoyo. Las células fotosintéticas de las hojas de monocotiledóneas se ordenan en capas alrededor de las venas mientras que en las dicotiledóneas, donde las hojas se orientan horizontalmente y la intensidad de la luz es más grande en los tejidos superiores de la hoja, las células parenquimáticas en empalizada son largas y empaquetadas. El parénquima en empalizada realiza hasta el 90% de la fotosíntesis en las hojas de dicotiledóneas. Las células parenquimáticas esponjosas, en la parte inferior, se conectan entre ellas pero dejan amplios espacios para el aire (**Figura 1.14**).

Las venas de las hojas se localizan en el centro de la hoja, entre el parénquima en empalizada y el mesofilo esponjoso. Dentro de la vena el xilema siempre se encuentra en la cara superior mientras que el floema aparece en la cara inferior. La orientación se produce de forma natural desde las venas de la rama que salen del tallo ya que el xilema se encuentra en la zona interior mientras que el floema se encuentra

en la zona exterior del tallo. En algunas hojas adaptadas a intensidades altas de luz el mesofilo puede ser igualmente denso bajo las epidermis superior e inferior.

El ordenamiento de las venas principales en las hojas puede ser como una red, más habitual en las dicotiledóneas, o paralelo, más general en monocotiledóneas. En dicotiledóneas cada vena pequeña aca-

ba en el sitio de intercambio de agua y solutos con unas pocas docenas de células del mesofilo rodeándola. En las hojas de monocotiledóneas, sin embargo, las venas menores van en paralelo a la vena mayor pero presentan muchas conexiones laterales entre ellas que son perpendiculares a la venación paralela. De esta forma, tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas la mayoría de las células fotosintéticas se encuentran próximas a una vena.

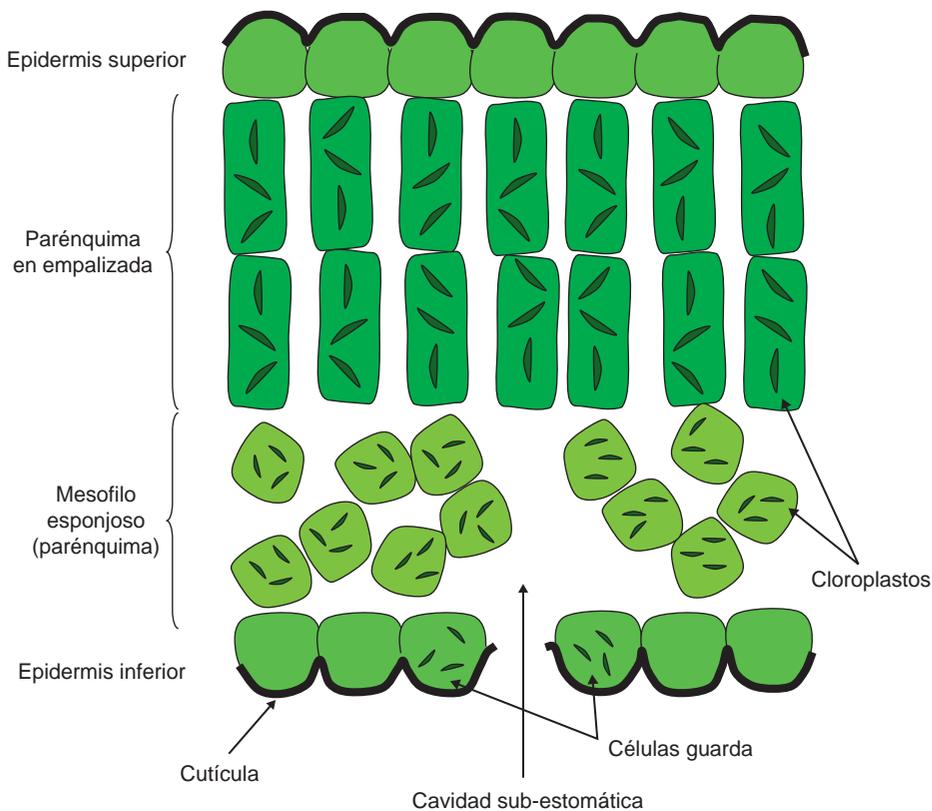


Figura 1.14. Corte de una hoja. En la hoja encontramos las células que realizan la fotosíntesis así como los estomas por los que se capta el aire para la misma. Delimitado por la epidermis se encuentra el mesofilo, compuesto por las células fotosintéticas.

Cuestiones de repaso

1. Las plantas, como el resto de seres vivos pluricelulares, presentan una arquitectura general. ¿Cuáles son los elementos, conocidos como órganos vegetativos, que conforman esta arquitectura? Explicar brevemente su función primaria.
2. Hacer un esquema de una célula vegetal resaltando los elementos propios de ellos en relación a los encontrados en la célula animal tipo.
3. Como en los animales, las células presentan distintos tipos celulares que llevan a cabo papeles diferentes. Explicar las funciones de las células del colénquima, del parénquima y del esclerénquima.
4. Realizar un esquema con los distintos tejidos que se pueden encontrar en una planta en función de su origen, composición y función.
5. Los tejidos conforman sistemas y órganos, ¿cuáles son los sistemas de tejidos que conoce? Definir brevemente cada uno de ellos.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

- En la planta el sistema del vástago lo forman:
 - flores y hojas
 - raíces y tallo
 - raíces y hojas
 - tallo y hojas
- En las plantas se conocen como meristemos a:
 - las regiones de la planta que realizan la fotosíntesis
 - las zonas que absorben los nutrientes
 - las zonas de la planta que producen celulosa
 - las regiones donde se produce la división celular
- Los tejidos vegetales simples son:
 - colénquima, esclerénquima y parénquima
 - xilema, floema y epidermis
 - peridermo, plasmodesmo y epidermis
 - cutícula, meristemo y cámbium
- Solo aparecen en células vegetales:
 - cloroplastos y cilios
 - cloroplastos y pared celular de celulosa
 - mitocondrias y flagelos
 - pared celular y plásmidos
- El cámbium vascular es:
 - un tejido cilíndrico de células alargadas que se dividen con frecuencia provocando el crecimiento en grosor de la planta
 - un tejido cilíndrico que contribuye al crecimiento primario de la planta
 - un tejido cilíndrico que se divide intensamente para producir el crecimiento vertical de la planta
 - un tejido apical de células protectoras que crecen hacia afuera
- El transporte de agua y minerales se produce a través de:
 - el xilema
 - el tubo criboso
 - el floema
 - las venas
- Las células acompañantes del tubo criboso aparecen en:
 - las radículas
 - el estoma
 - el xilema
 - el floema
- La principal función de las células del esclerénquima es:
 - absorción
 - sostén
 - transporte
 - nutrición
- La comunicación entre células vegetales se produce por:
 - fosas en hendiduras
 - plasmodesmos
 - poros citoplásmicos
 - desmosomas
- En las plantas encontramos los tejidos:
 - fundamental, vascular y conjuntivo
 - básico, vascular y nutricional
 - fundamental, nervioso y dérmico
 - fundamental, vascular y dérmico
- La suberina es:
 - un lípido propio del corcho
 - una planta característica de montaña
 - una estructura de la hoja
 - un tejido vegetal
- Si una planta tiene un sistema radicular fibroso:
 - posee una raíz principal con muchas raicillas
 - posee solo una raíz fibrosa
 - posee muchas raíces delgadas similares
 - posee raíces que salen de las hojas

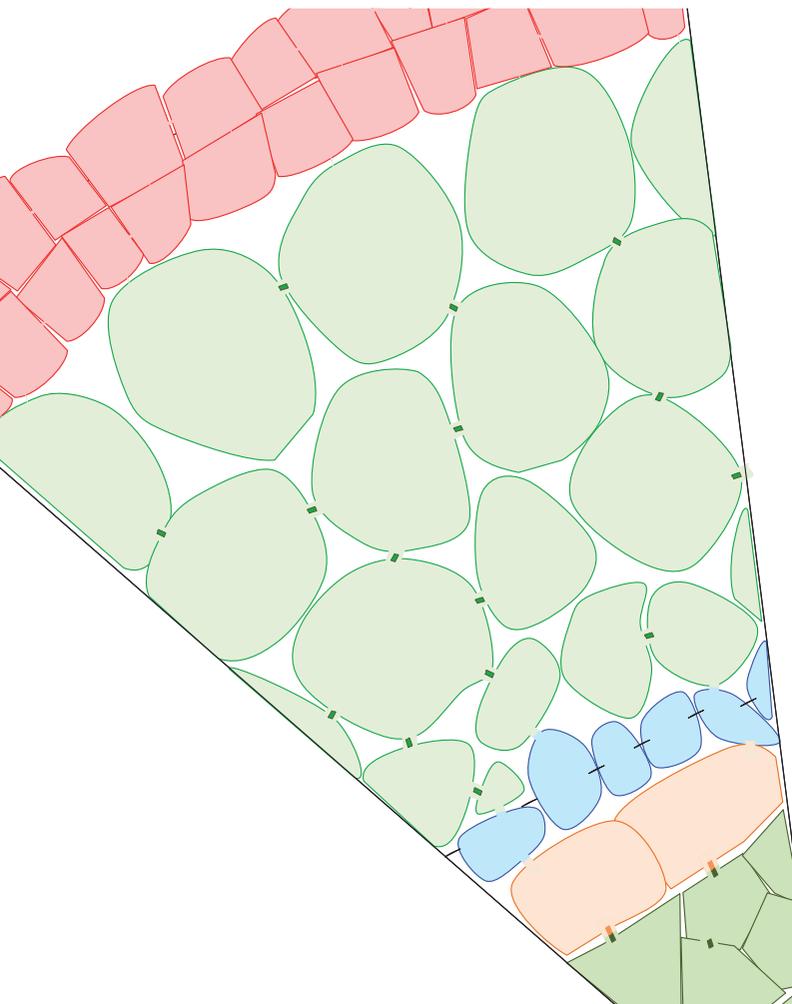
13. En la estructura de la hoja diferenciamos:
- a) lámina y tallo
 - b) tallo y brote
 - c) pecíolo y lámina
 - d) pecíolo y brote
14. Entre las células parenquimáticas encontramos:
- a) las células de la pared celular
 - b) las células fotosintéticas de las hojas
 - c) las células de la madera
 - d) las células de los elementos traqueales
15. Las células del floema se conocen como:
- a) traqueidas
 - b) elementos traqueales
 - c) elementos del tubo criboso
 - d) floemocitos
16. El patrón apical-basal se refiere:
- a) a la disposición de células y tejidos a lo largo del eje principal del vástago
 - b) a la disposición de células y tejidos en sentido concéntrico desde el eje principal del vástago
 - c) a la disposición de la hoja en el vástago
 - d) a la disposición de las raíces en un sistema de raíces
17. Los meristemos laterales:
- a) dan origen al cuerpo primario de la planta
 - b) dan lugar a las hojas
 - c) son responsables del crecimiento secundario de la planta
 - d) dan lugar a las flores
18. En la estructura de una raíz se pueden diferenciar:
- a) pecíolo, cofia radicular y lámina
 - b) cofia radicular, zona de división celular, zona de alargamiento y zona de diferenciación
 - c) cofia radicular, meristemo apical y cámbium del corcho
 - d) cámbium vascular, epidermis y estele
19. El mesofilo se puede encontrar en:
- a) flores
 - b) raíces
 - c) tallo
 - d) hojas
20. En el crecimiento secundario de una planta:
- a) la madera es el xilema
 - b) la madera es el suberógeno
 - c) la madera es el cámbium vascular
 - d) la madera es el floema

Bibliografía utilizada

- Azcón-Bieto, Joaquín; Talón, Manuel. *Fundamentos de fisiología vegetal* (2.^a Ed.). Editorial McGraw-Hill, 2008.
- Campbell, Neil; Reece, Jane. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana, 2007.
- MacAdam, Jennifer. *Structure and function of plants*. Editorial Wiley-Blackwell, 2009.
- Nabors, Murray. *Introducción a la botánica*. Editorial Pearson-Addison Wesley, 2006.
- Paniagua Gómez Álvarez, Ricardo. *Biología celular* (3.^a Ed.). McGraw-Hill, 2007.
- Sadava, David; Heller, Graig; Orians, Gordon; Purves, William; Hillis, David. *Vida. La ciencia de la biología* (8.^a Ed.). Editorial Panamericana, 2008.
- Taiz, Lincoln; Zeiger, Eduardo. *Plant Physiology* (4.^a Ed.). Editorial Sinauer, 2006.

CAPÍTULO 2

TRANSPORTE Y NUTRICIÓN EN LAS PLANTAS CON FLOR



Índice de contenidos

- 2.1. Introducción
- 2.2. Absorción de agua y sales minerales
- 2.3. Transporte de agua y sales minerales en el xilema
- 2.4. Producción de hidratos de carbono: fotosíntesis
- 2.5. Transporte de productos fotosintéticos y otros nutrientes
- 2.6. Macro y micronutrientes: elementos limitantes del crecimiento de la planta
- 2.7. Ciclo del nitrógeno y del azufre

RESUMEN

Las plantas obtienen sus nutrientes del entorno, bien del suelo (agua y nutrientes minerales) o bien de la atmósfera (luz solar y dióxido de carbono). El agua y los nutrientes minerales se absorben por las raíces y posteriormente se dirigen hacia el xilema, el sistema conductor que se encarga de distribuirlos por toda la planta. La luz solar y el dióxido de carbono se emplean para obtener hidratos de carbono en un proceso denominado fotosíntesis realizado mayoritariamente en las hojas, desde donde se distribuyen a toda la planta por un sistema vascular denominado floema.

Existe una gran variedad de nutrientes minerales necesarios para la planta pero varían en su importancia y contenido. Aquellos que se precisan en mayor cantidad y son imprescindibles se denominan macronutrientes, los que aún siendo necesarios solo se precisan en pequeñas cantidades para poder cumplir las necesidades del individuo se denominan micronutrientes. Su papel es muy variado pudiendo tener funciones estructurales, enzimáticas, etc.

Otro componente esencial de la materia viva es el nitrógeno, pero las plantas no son capaces de absorber el nitrógeno libre en la atmósfera. Para poder obtenerlo debe encontrarse en el suelo en forma de amonio o nitratos, sustancias que son el resultado de la acción de bacterias que fijan el nitrógeno atmosférico y transforman los productos resultantes. A todo este proceso se le denomina ciclo del nitrógeno.

Objetivos de estudio:

- Conocer los procesos vitales de las angiospermas para obtener los nutrientes.
- Aprender la estructura y la fisiología de los sistemas conductores que permiten la distribución de nutrientes en la planta.
- Entender la importancia de los distintos procesos y nutrientes que permiten a la planta sobrevivir.

2.1. Introducción

Al igual que el resto de los seres vivos, las plantas deben obtener del medio los nutrientes que les permiten sobrevivir y desarrollarse, distribuyéndolos a todas las células que, en definitiva, son las responsables últimas del metabolismo y la supervivencia.

Los nutrientes son productos de naturaleza orgánica e inorgánica empleados tanto en reacciones metabólicas, que proporcionan la energía necesaria para la supervivencia, como en la formación de las distintas estructuras de la planta o la síntesis de componentes necesarios para sobrevivir. Una característica importante a tener en cuenta en el caso de las plantas es que son capaces de realizar la fotosíntesis, es decir, utilizar la luz solar para la síntesis de hidratos de carbono que emplean en su metabolismo. Llevan a cabo este proceso gracias a que tienen una serie de pigmentos que les permiten absorber la energía y emplearla posteriormente en la fijación del CO_2 atmosférico, produciendo hidratos de carbono que pueden emplear tanto en la obtención de energía para su metabolismo como en la formación de macromoléculas estructurales como la celulosa o la lignina.

Además, las plantas precisan otros productos del medio como son agua, sales minerales o nitrógeno, que obtienen a través de la absorción que se realiza en la raíz. Por lo tanto existen dos fuentes principales de nutrientes, aquella donde se realiza la fotosíntesis (generalmente las hojas y otras zonas verdes de la planta) y la raíz. Desde ambos lugares deben distribuirse los nutrientes a toda la planta por medio de los sistemas vasculares, floema y xilema.

A continuación se tratan los mecanismos de absorción y transporte de los nutrientes inorgánicos y orgánicos en las plantas con flor así como los ciclos del nitrógeno y del azufre.

2.2. Absorción de agua y sales minerales

La vida de la planta depende de manera importante de la absorción de iones y agua ya que estos productos son esenciales para su supervivencia al estar en la base de múltiples reacciones metabólicas y en el mantenimiento de las condiciones idóneas en el interior celu-

lar. Su fuente de obtención es el suelo, del que absorben los productos a través de las raíces y se distribuyen al resto de la planta. A su vez, las raíces obtienen los hidratos de carbono de las hojas por lo que hay un movimiento de nutrientes a lo largo de la planta.

El agua no solo tiene importancia por su papel en el metabolismo sino que también participa en el transporte de nutrientes, en el enfriamiento de la planta o en el desarrollo de la presión interna que sostiene al individuo. Sin embargo, la planta pierde continuamente agua y debe reemplazarla de manera constante, proceso en el cual esta debe atravesar al menos la membrana de una célula por lo que es importante la ósmosis.

La ósmosis consiste en la difusión del agua a través de las membranas según el gradiente de concentración que existe a ambos lados de las mismas. El potencial de soluto u osmótico de una solución es una medida del efecto que tienen los solutos disueltos sobre el comportamiento osmótico de una solución. Así, cuanto mayor es la concentración de un soluto en una solución más negativo es el potencial de soluto y, por tanto, mayor es la tendencia del agua a trasladarse desde una solución más diluida hacia esta solución más concentrada. La ósmosis solo se produce si la membrana que separa ambas soluciones es selectivamente permeable de tal forma que permite el paso del agua pero es relativamente impermeable al soluto (Figura 2.1).

El potencial de presión, por su parte, es una presión hidráulica que ejerce la pared vegetal sobre la cé-

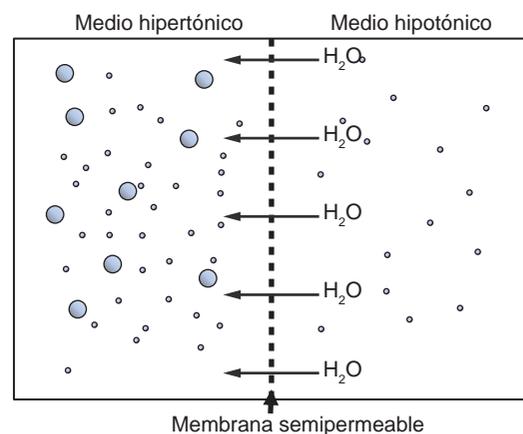


Figura 2.1. Ósmosis. La ósmosis es un proceso vital en los seres vivos ya que permite mantener las concentraciones de los medios y el transporte de agua asociado a los fenómenos de transporte activo. El agua se mueve desde un medio más diluido al más concentrado al no poder atravesar las moléculas disueltas la membrana semipermeable.

lula. La naturaleza relativamente rígida de la pared impide que, a diferencia de lo que ocurre en las células animales, la entrada de agua acabe haciendo estallar la célula. En este caso, la entrada de agua en la célula debido al potencial de soluto se contrarresta por la presión que ejerce la pared, siendo mayor cuanto más agua entra, hasta alcanzar un equilibrio, momento en el que se dice que la célula se encuentra turgente.

La tendencia global de una solución de captar agua a través de la membrana se conoce como potencial hídrico y se representa como ψ (psi), siendo el resultado de la suma del potencial osmótico, el potencial de presión, el potencial matricial y el potencial gravitacional o, lo que es lo mismo, de la osmolaridad de la disolución acuosa, la presión que ejercen las paredes celulares vegetales contra la célula, la absorción por capilaridad del agua y la fuerza de gravedad. Por tanto, para calcularlo se realiza la suma del potencial de soluto u osmótico (ψ_s , negativo), el potencial de presión (ψ_p , normalmente positivo), el potencial matricial (ψ_m , generalmente nulo o negativo) y el potencial gravitacional (ψ_g , habitualmente positivo), por lo que $\psi = \psi_s + \psi_p + \psi_m + \psi_g$. Estos parámetros se miden en MegaPascuales, una unidad de presión (una atmósfera equivale aproximadamente a 0.1 MPa).

El agua se mueve en dirección a la zona que presente un potencial hídrico menor o más negativo, hecho de gran importancia en las plantas ya que es lo que permite que mantengan su estructura al presentar un potencial de presión positivo en sus células (Figura 2.2). Además, el movimiento del agua en los tejidos sigue el gradiente de potencial hídrico. En el caso de las largas distancias, como pueda ser transporte a través del xilema y del floema, el flujo de solutos y de agua se mantiene por un gradiente de potencial de presión y no por un gradiente de potencial hídrico, denominándose flujo de carga al movimiento de una solución que se produce por una diferencia de potencial de presión entre dos puntos. En el caso del xilema esta diferencia se da entre dos puntos de diferente potencial de presión negativo mientras que en el floema se produce entre dos puntos con diferente potencial de presión positivo.

En el movimiento del agua a través de la membrana tienen importancia unas proteínas de membrana denominadas acuaporinas (Figura 2.3). Son canales que permiten pasar el agua sin necesidad de atravesar directamente la bicapa de fosfolípidos. Son abundantes en la membrana y el tonoplasto (membrana de la vacuola) de la célula vegetal, variando su número en

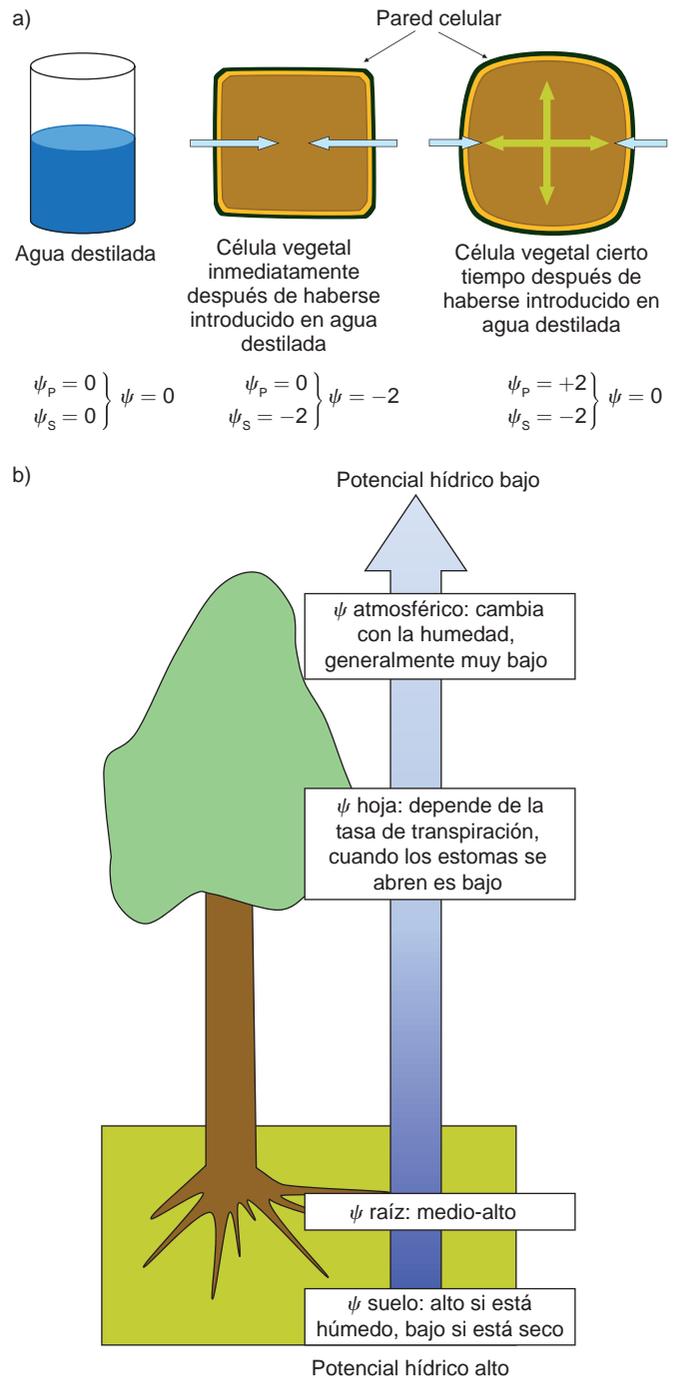


Figura 2.2. Potencial hídrico y movimiento del agua en angiospermas. Al introducir una célula en agua destilada el potencial hídrico en el interior de la célula es menor que en el exterior, lo que produce la entrada del agua desde el exterior. La pared celular sufre una tensión que contrarresta el potencial hídrico, lo que lleva al equilibrio y se produzca un fenómeno de turgencia (a). El potencial hídrico de la atmósfera es menor que en el interior de la planta y en el suelo, lo que produce una diferencia de potencial que permite el movimiento del agua desde el suelo hacia las partes superiores de las plantas (b).

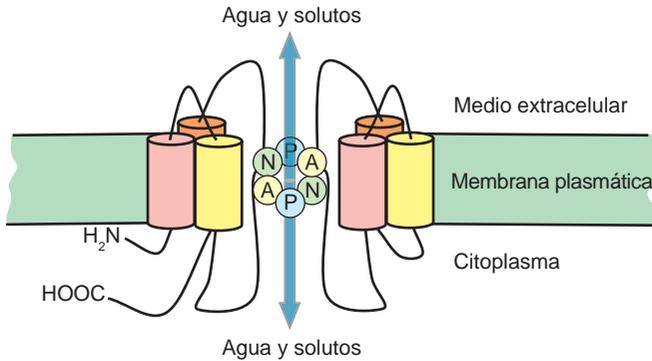


Figura 2.3. Acuaporina. Las acuaporinas son proteínas que permiten el transporte a través de membrana y la regulación del mismo. Aunque el agua puede atravesar de manera más o menos sencilla la bicapa lipídica, las acuaporinas permiten un mejor control del flujo entre el exterior y el interior.

función de las necesidades de la célula. Dado el carácter pasivo de su función, no alteran la dirección del movimiento del agua sino que lo facilitan.

En el caso de los iones el movimiento se produce a través de proteínas de membrana, ya que son normalmente moléculas cargadas que no pueden atravesar la membrana plasmática fácilmente. Si la diferencia de concentración a ambos lados de la membrana lo permite, el transporte es por difusión facilitada. Sin embargo, la concentración de iones en el suelo suele ser más baja que en las células por lo que es frecuente que se tenga que realizar un transporte contragradiente que requiere el aporte de energía.

En el caso del movimiento de los iones también es relevante la carga eléctrica, ya que existe un gradiente entre ambos lados de la membrana. Si el transporte de un determinado ion es en dirección a una zona que presenta su misma carga, el transporte es contragradiente y requiere el aporte de energía. La combinación de los gradientes de concentración y de carga eléctrica se conoce como gradiente electroquímico.

Las plantas carecen de bomba sodio-potasio pero presentan una bomba de protones que les permite realizar el transporte activo. Al funcionar, esta bomba envía fuera de la célula protones cargados positivamente generando al mismo tiempo un gradiente eléctrico (la zona externa de la membrana se convierte en más positiva que la interna) y un gradiente de concentración (hay más protones fuera que dentro de la célula). Estos dos gradientes tienen consecuencias para el movimiento de otros iones ya que al generar un interior más negativo permite que los cationes como el pota-

sio o el sodio puedan moverse por difusión facilitada hacia el interior mientras que el gradiente de concentración de protones permite el transporte de aniones acoplados en un transporte secundario tipo simporte con el reingreso de los protones (Figura 2.4). De esta forma, y con ayuda de otras proteínas de membrana, la célula genera un potencial de membrana muy negativo (su interior es fuertemente negativo respecto al exterior) que permite el transporte de los iones tanto por medios activos como pasivos.

Todo lo comentado previamente tiene importancia para poder entender cómo la planta incorpora agua y minerales del suelo en el que se encuentra. En una planta en crecimiento existe una fase de agua líquida que va desde la epidermis de la raíz hasta las paredes celulares del parénquima foliar produciéndose el movimiento del agua a través de la planta porque existen gradientes de potencial hídrico. En la hoja, el aire presente en la zona del mesofilo se encuentra a presión de vapor de agua saturada mientras que en el exterior esto no es así, por lo tanto se produce un movimiento de vapor de agua hacia el exterior en el proceso que se conoce como transpiración, siendo esta una de las fuerzas motrices más importantes para el movimiento del agua en la planta.

La planta debe reponer el agua que pierde a través de la transpiración para mantener sus zonas aéreas turgentes y llevar a cabo las reacciones metabólicas que aseguran su supervivencia. Aunque es capaz de absorber algo de agua de la niebla y el rocío a través de las hojas, su fuente principal es el suelo y la absorción que realiza por la raíz. En el proceso de absor-

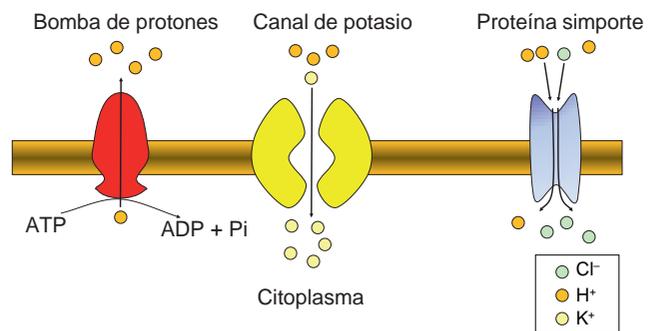


Figura 2.4. Mecanismos de transporte de iones en plantas. Las distintas formas de transportar iones permiten al individuo realizar el movimiento iónico a pesar de carecer de una bomba de sodio-potasio como ocurre en los animales. El transporte de protones hacia el exterior y su reingreso hacia el interior acoplados a iones es un mecanismo efectivo. Además, también existen canales iónicos similares a los de los animales.

ción hay que considerar dos aspectos esenciales para la eficacia del proceso: el contacto íntimo entre la raíz y el suelo y el crecimiento constante de la raíz a menos que el suelo se encuentre muy húmedo. La demanda de agua por parte de la planta es tan intensa que va desecando el suelo por lo que necesita ampliar la superficie de absorción a no ser que el suelo sea muy húmedo. En cuanto a la asociación íntima con el suelo, se puede observar que al arrancar una plántula sin dañar las raíces parte del sustrato sigue unido fuertemente a cierta distancia del ápice. Esta unión se produce por medio de mucílago o mucigel, sustancia viscosa producida por la caliptra o bacterias, que tiene el objetivo adicional de anclar la planta.

Las raíces principales de una planta son aquellas que se desarrollan a partir de la semilla o del tallo creciendo durante toda la vida de la planta mientras que las raíces secundarias son aquellas que se producen a partir de las raíces principales y crecen durante cierto tiempo para posteriormente perder sus órganos de extensión (caliptra y meristemo apical) aunque mantengan su función de absorción. En conjunto, la superficie que alcanzan las raíces secundarias es mucho mayor que la que tienen las raíces primarias y son la zona de absorción principal de la planta.

El agua entra en las raíces gracias al gradiente de potencial hídrico que se produce en el xilema como consecuencia de la transpiración, siendo su entrada más rápida en las zonas que opongan menor resistencia. En este sentido, la zona meristemática parece ser relativamente impermeable siendo la zona de mayor absorción la que se encuentra en la zona más próxima al meristemo pero distal a la zona de suberización y lignificación (Figura 2.5), que reducen la permeabilidad. Solo cuando los vasos xilemáticos han madurado conducen agua por flujo masivo hacia el tallo, siendo más rápido este flujo cuanto mayor es el diámetro del vaso. En las especies leñosas, el sistema radicular consta de raíces muy suberificadas por lo que es probable que la mayor parte de la absorción en estas zonas se produzca a través de fisuras de la peridermis y la felodermis que rodean el tejido vascular secundario.

El movimiento del agua desde el suelo hacia el interior de la raíz a través de la epidermis y la endodermis se produce por tres vías: apoplástica, simplástica y transcelular (Figura 2.6), dependiendo el uso de una u otra en gran medida de la especie y las condiciones ambientales. El movimiento del agua se produce por una diferencia de potencial hídrico entre el suelo y el

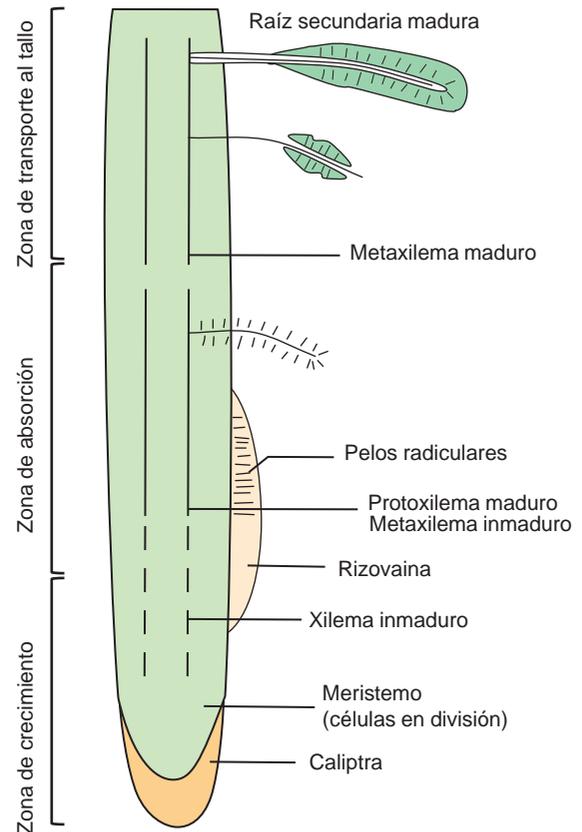
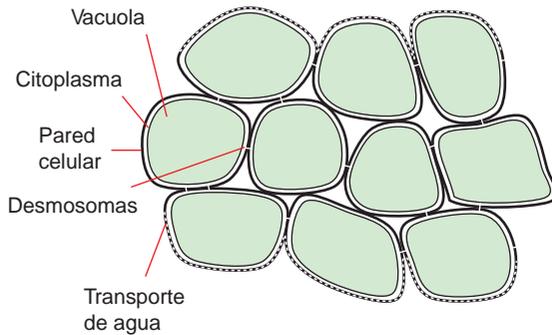


Figura 2.5. La raíz. Una de las partes más importantes de las plantas son las raíces. Se puede dividir en distintas secciones: en la parte apical se encuentra la zona de crecimiento, a continuación la de absorción y finalmente la de transporte al tallo. Desde la zona de crecimiento a la de transporte se produce un gradiente en el que se ve una diferenciación progresiva de las células.

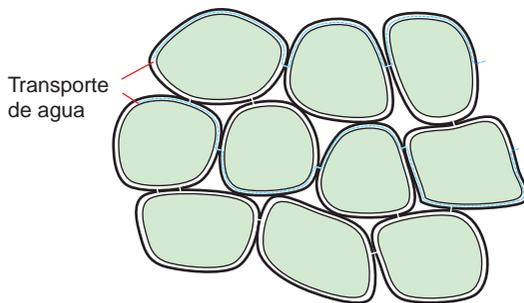
xilema. Inicialmente el agua atraviesa la epidermis, la exodermis y una zona cortical parenquimática de unas cinco a diez capas celulares con gran número de espacios intercelulares llenos de aire, llegando hasta la endodermis, que presenta la banda de Caspary, para alcanzar finalmente el tejido vascular tras atravesar una capa de periciclo (Figura 2.7). La banda de Caspary es una capa de células suberificadas que impide el paso del agua por la vía apoplástica, ya que no deja espacio entre las células y la zona suberificada.

El apoplasto es la zona que comprende las paredes celulares y los huecos entre la célula y la pared mientras que el simplasto es todo aquello que comprende los citoplasmas. De esta forma, la vía apoplástica supone el movimiento del agua por los huecos que dejan las células y las paredes mientras que la vía simplástica comprende el movimiento por los citoplasmas y de

a) Vía apoplástica



b) Vía simplástica



c) Vía transcelular

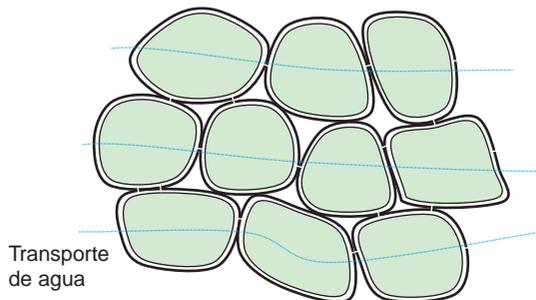


Figura 2.6. Vías de entrada de agua e iones en las células de la raíz. El agua puede entrar en la raíz a través de tres vías. La vía apoplástica (a) es aquella en la que el agua viaja a través de las paredes vegetales y los huecos que dejan. En la vía simplástica (b) el agua viaja a través del citoplasma mientras que la vía transcelular (c) es aquella en la que el agua atraviesa las células de manera directa, independientemente de que pase por zona citoplásmica, por pared celular o vacuola.

célula a célula a través de los plasmodesmos. La vía transcelular, por su parte, es el movimiento que se da en el interior de las células pero cuando el agua circula a través de las paredes celulares y las membranas sin emplear los plasmodesmos. La utilización mayoritaria de una vía u otra para que el agua llegue a la zona de la endodermis depende fundamentalmente de las condi-

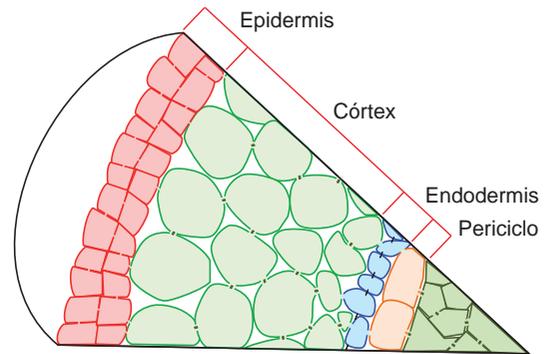


Figura 2.7. Corte transversal de una raíz. En la raíz encontramos distintos tejidos que van desde la epidermis externa protectora hasta la endodermis, donde la banda de Caspary actúa como elemento selectivo para el paso de iones y agua, permitiendo el control sobre la cantidad de agua incorporada.

ciones ambientales de tal manera que cuando predomina la transpiración suele dominar la vía apoplástica mientras que en condiciones de transpiración lenta dominan la vía simplástica y la vía transcelular.

La presencia de la banda de Caspary no impide el movimiento del agua ya que esta se puede mover libremente a través de las vías simplástica y transcelular. Sin embargo, permite el control del movimiento de solutos ya que impide que pasen por el apoplasto, dirigiéndolos hacia la zona del simplasto para permitir un transporte activo y selectivo hacia el interior y evitar su pérdida una vez se encuentren en la estela de la raíz. Además, el movimiento de los iones desde el simplasto hacia el apoplasto una vez superada la banda de Caspary provoca que también se produzca un movimiento de agua por ósmosis hacia ese compartimento. De esta forma, el movimiento activo de los iones permite el transporte de los mismos y el agua los sigue pasivamente en dirección al xilema (**Figura 2.8**).

2.3. Transporte de agua y sales minerales en el xilema

Una vez que el agua y los iones alcanzan el xilema, el siguiente paso es distribuirlos por toda la planta. El xilema se compone de células de los vasos que han perdido su citoplasma y formado paredes con perforaciones durante la maduración formando un tubo largo que puede tener varios metros de extensión y oscila

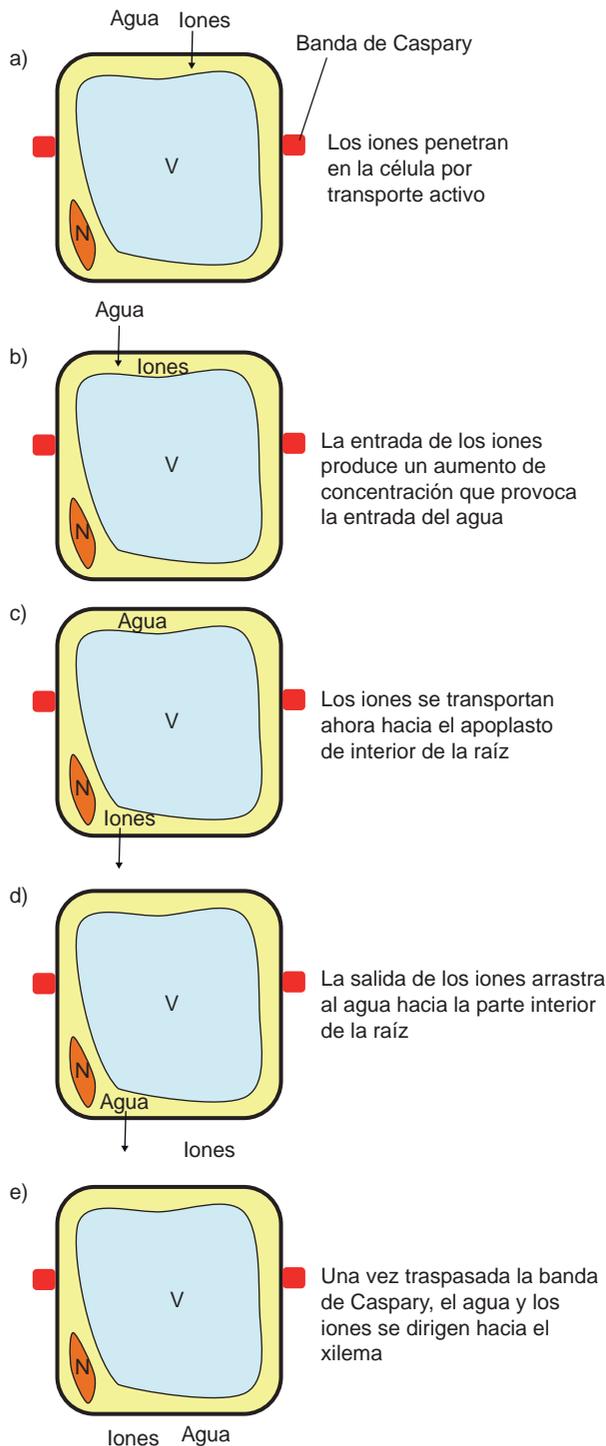


Figura 2.8. Transporte de iones y agua a través de una célula de la endodermis. La entrada de los iones (a) produce a su vez la entrada de agua (b) por la diferencia de concentración con el exterior. El movimiento de los iones hacia la zona del interior de la raíz (c) y su envío hacia el apoplasto del interior (d) producen, al mismo tiempo, el movimiento del agua. De esta forma la planta aprovecha el transporte activo de iones como mecanismo para arrastrar el agua y superar la banda de Caspary.

entre los 20 y 700 μm de diámetro. Gracias a la perforación de las paredes la resistencia al flujo de agua es baja produciéndose el transporte por medio de un flujo masivo en el que tienen importancia la transpiración, la cohesión y la tensión, por lo que el modelo que explica el transporte en el xilema se conoce como modelo de tensión-cohesión-transpiración.

Cuadro 2.1. Ecuación de Hagen-Poiseuille

$$q_v = \frac{\pi r^4}{8\eta l} \Delta P$$

q_v = flujo
 η = viscosidad del líquido
 l = longitud del capilar
 r = radio del capilar
 ΔP = gradiente de presión hidrostática

El flujo masivo en el xilema responde a la ecuación de Hagen-Poiseuille, la cual indica que el flujo total depende de la viscosidad del líquido circulante, del gradiente de presión entre los dos puntos del flujo, del radio del capilar y de la longitud del mismo. El movimiento en el xilema se debe a la diferencia de tensión entre el suelo y las hojas, por lo que al aplicar esta ecuación es muy importante la relación que existe con el diámetro del tubo ya que el resto de parámetros son más o menos similares en todos los vasos del xilema. Además, en el caso de los vasos de mayor diámetro también hay que considerar la fricción que sufren las moléculas más próximas a la pared debido a la adhesión entre el agua y las paredes. En estos vasos la mayor parte del transporte se realiza en la zona central del vaso por lo que cuanto mayor sea su diámetro menos proporción de moléculas se encontrarán sometidas a la fricción.

El modelo propuesto plantea que cuando el agua se encuentra en tubos con un diámetro estrecho y paredes humedecibles, al aplicar un tirón desde la parte superior la tensión (o presión negativa) se transmitirá a través de la columna de agua sin que se pierda el contacto con la pared del tubo gracias a las fuerzas de adhesión. Es decir, en el interior del tubo las moléculas de agua se comportan como si estuvieran conectadas y la tensión aplicada a cualquier parte de la columna se transmite a través de ella. Por tanto, si se aplica una tensión a un extremo de la columna el agua se moverá hacia la fuente de tensión.

La transpiración crea un gradiente de potencial hídrico a través del mesofilo foliar que hace que el agua

desaparezca de los extremos de los nervios foliares, que se encuentran conectados con el xilema. La pérdida de agua genera una presión negativa o tensión en la columna del xilema que dependerá del grado de transpiración. Esta reducción del potencial hídrico en la hoja se transmite hasta la raíz a través del xile-

ma provocando que el agua fluya desde el suelo hacia el interior, variando el nivel de absorción con el nivel de tensión, y generando así un flujo en masa continua desde el suelo, vía raíces, tallo y hojas, hasta la atmósfera exterior gracias a la cohesión de la columna de agua (Figura 2.9). Este modelo implica que la plan-

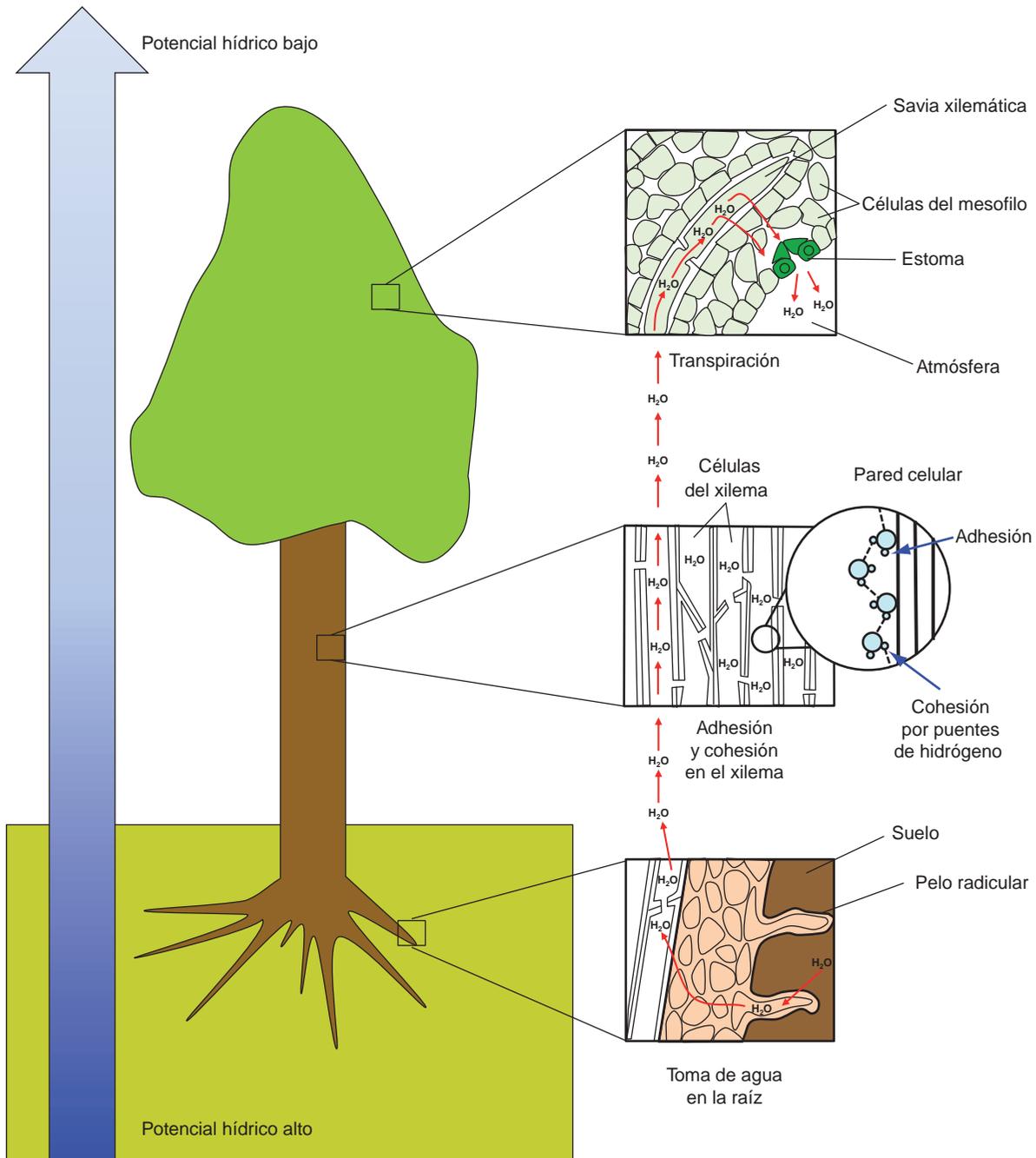


Figura 2.9. Modelo de transporte de agua y solutos en el xilema. El modelo de transpiración-tensión-cohesión propone que la transpiración genera un potencial hídrico negativo en la zona de las hojas que gracias a la cohesión de las moléculas de agua y su adhesión a la pared de los vasos permite el movimiento en forma de una columna de agua. De esta forma, la planta aprovecha fenómenos físicos para realizar el transporte sin necesidad de aportar energía, al menos de forma directa.

ta no realiza un aporte de energía al transporte siendo resultado de los fenómenos físicos. Por otro lado, al mismo tiempo que se produce el movimiento del agua se produce el transporte de los iones que van disueltos en ella, de tal manera que alcanzan las células de las hojas, donde pueden incluso ser redistribuidos en algunos casos a través del floema.

Un factor importante en todo el proceso es la transpiración. Es evidente que si la planta no tuviera un cierto control en la capacidad de regular la transpiración se encontraría totalmente a merced de los cambios ambientales de tal manera que en situaciones de sequía se deshidrataría rápidamente y moriría. La mayor parte de la pérdida de agua se produce a través de las hojas, principalmente por la difusión del vapor de agua desde los estomas a la atmósfera cuando se encuentran abiertos para permitir el intercambio de oxígeno y dióxido de carbono. Para controlar la pérdida, la planta puede regular la apertura y cierre de los estomas y alcanzar así un equilibrio en el que pueda permitir el suficiente intercambio de gases para los distintos procesos metabólicos y minimizar la pérdida de agua.

La regulación temporal de las aberturas estomáticas lleva a que generalmente se cierran por la noche, cuando no hay demanda de dióxido de carbono para la fotosíntesis, y se abran durante el día. La apertura de los estomas durante el día permite la transpiración, que además de permitir el movimiento del agua en el xilema también tiene consecuencias positivas cuando hay agua abundante ya que permite enfriar la hoja en aquellas situaciones de gran radiación solar. Sin embargo, lo habitual es que la planta deba alcanzar un equilibrio para poder optimizar los recursos.

Los estomas son poros situados en la superficie foliar compuestos por dos células oclusivas que rodean el poro (ver **Figura 1.8** del Capítulo 1). La apertura y el cierre se produce por las características de las células oclusivas, entre las que se encuentran la capacidad de alterar su turgencia rápidamente, presentar una pared interna menos elástica que la externa, poder alcanzar un mayor contenido en solutos que las células epidérmicas circundantes y no estar conectadas a las células adyacentes por plasmodesmos. La apertura del estoma se produce cuando la célula oclusiva aumenta los solutos en su interior disminuyendo el potencial osmótico y, por tanto, provocando un descenso en el potencial hídrico. Esto hace que el agua se mueva hacia las células oclusivas haciéndolas más turgentes. En el cierre estomático se realiza lo contrario, la salida de

solutos de la célula conllevan la pérdida de agua causando la disminución de la turgencia de la célula hasta cerrar el estoma.

El control de la apertura y el cierre de los estomas depende de las necesidades de dióxido de carbono y de conservación de agua de la planta. La luz y la concentración intercelular de dióxido de carbono son los parámetros que determinan la apertura en función de la demanda fotosintética de dióxido de carbono. Por su parte, la diferencia de presión de vapor entre la atmósfera y la hoja y los niveles de ácido abscísico son los elementos que controlan el proceso en relación a la conservación de agua. Por lo tanto, el resultado final depende de la combinación de todos estos factores que, a su vez, también pueden verse modificados por condiciones ambientales como la temperatura, la disponibilidad de sales, etc.

2.4. Producción de hidratos de carbono: fotosíntesis

En la naturaleza podemos encontrar organismos que obtienen la energía para la síntesis primaria de hidratos de carbono a partir de reacciones químicas, organismos autótrofos quimiosintéticos, o a partir de la luz del sol, organismos autótrofos fotosintéticos. Las plantas entran dentro del segundo grupo.

Mientras el agua y los minerales los obtienen del suelo, las plantas consiguen la energía que necesitan a partir de la luz solar por la fotosíntesis, un proceso biológico de fotoabsorción y fotoasimilación que permite sintetizar hidratos de carbono a partir de dióxido de carbono y agua.

La luz solar es parte de un conjunto de ondas electromagnéticas de distinta frecuencia que conforman el llamado espectro electromagnético (**Figura 2.10**). Las ondas de mayor longitud son las que tienen menos energía mientras que las de menor longitud de onda son las que tienen mayor energía. La luz visible ocupa la parte del espectro entre los 400 y los 700 nm de longitud de onda, entre las radiaciones ultravioleta e infrarroja, constituyendo la franja del espectro fotosintéticamente activa. La primera etapa de la fotosíntesis consiste en la absorción de la energía de la luz y su conversión en energía química y poder reductor, para utilizarlos en la segunda etapa donde se produce

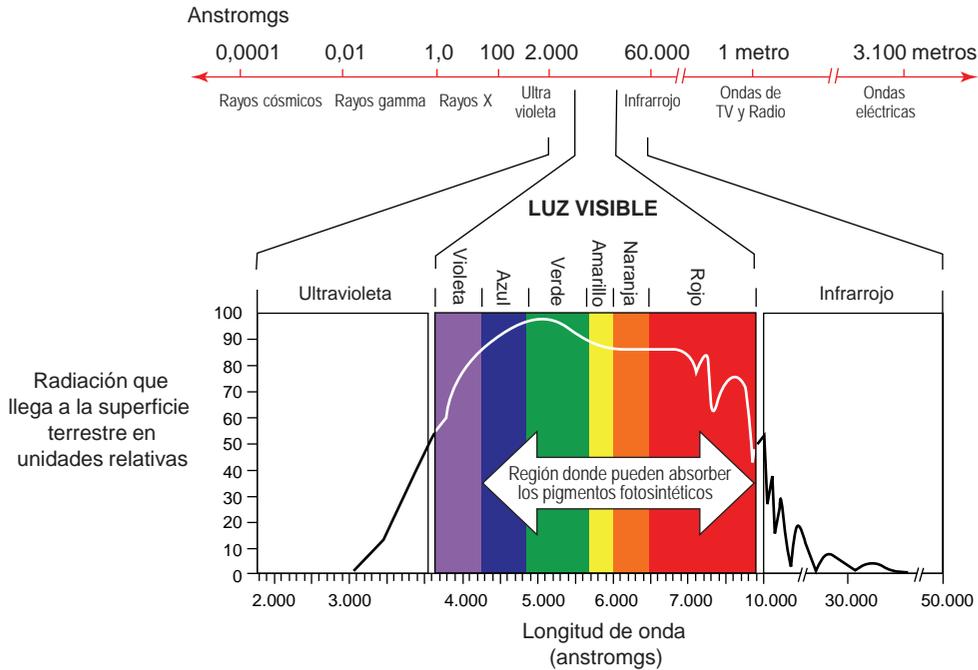
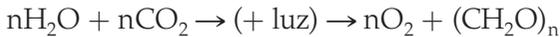


Figura 2.10. Espectro electromagnético. El espectro electromagnético abarca una gran variedad de longitud de ondas pero solo algunas de ellas pueden absorberse por las plantas. Esto supone que de la cantidad de energía que llega al suelo solo se aprovecha una parte de la misma.

la toma y asimilación biológica de los elementos constitutivos de la materia orgánica (Figura 2.11). La ecuación global de la fotosíntesis se puede expresar como:



Etapa de absorción de la luz

La absorción de la luz se realiza a través de los pigmentos que forman parte de los complejos antena, un conjunto de pigmentos y proteínas embebidos en la membrana de los tilacoides capaces de captar y transferir la energía de la luz (Figura 2.12). Los principales pigmentos son las clorofilas y los carotenoides, que cubren prácticamente todo el espectro de luz visible y, por tanto, obtienen la mayor eficiencia de la luz incidente. Los órganos fotosintéticos de las plantas son fundamentalmente las hojas, donde las células fotosintéticas son las células del mesofilo, aunque también puede realizarse la fotosíntesis en el tallo por ejemplo.

Cuando la luz incide sobre los pigmentos, estos se excitan y alcanzan un nivel de energía superior. Al regresar a su estado normal canalizan esa energía hacia los centros de reacción de los fotosistemas, donde se transforma en una corriente de electrones y protones entre moléculas oxidorreductoras para producir finalmente ATP y NADPH. El ATP proporcionará la energía para la segunda etapa de la fotosíntesis mientras que el NADPH servirá de poder reductor.

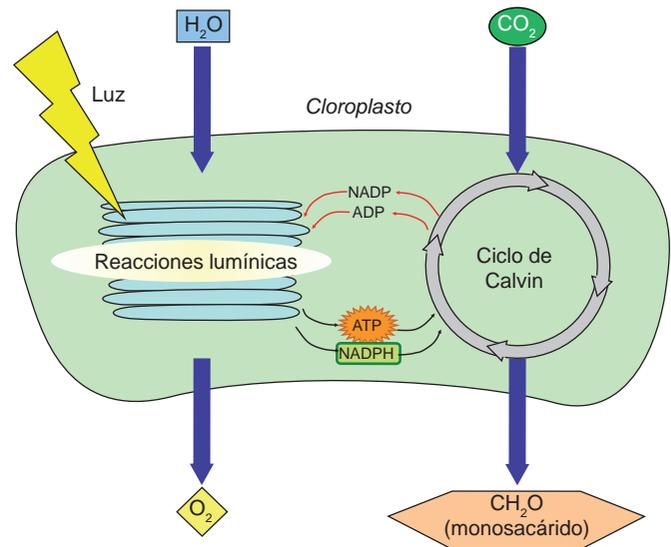


Figura 2.11. Esquema general de la fotosíntesis. La transformación de la energía lumínica en energía química por parte de las plantas consta de dos etapas. En la primera la absorción de luz permite la síntesis de ATP y poder reductor a partir de la utilización de la luz y el agua para producir oxígeno. En la segunda el ATP y el poder reductor se emplean en la síntesis de hidratos de carbono, que serán empleados por las células en distintas funciones.

Esta primera fase de la fotosíntesis se realiza gracias a cuatro complejos proteínicos: los complejos de los fotosistemas I y II, el complejo citocromo b6f y el complejo ATP sintasa. El complejo del fotosistema II

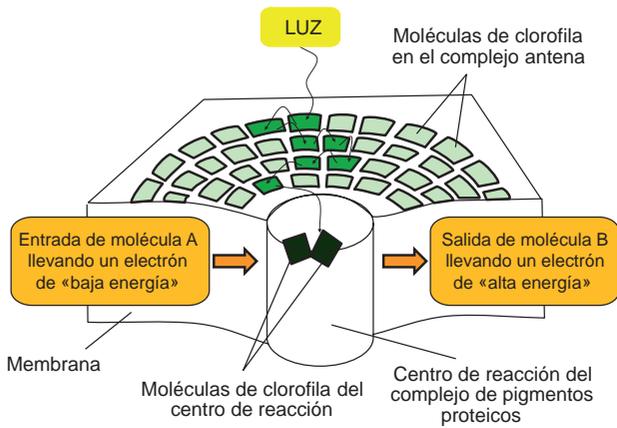


Figura 2.12. Complejo antena. El complejo antena es una estructura que permite un mejor aprovechamiento de la luz que llega al emplear distintas moléculas de pigmentos que captan la energía y la transfieren hacia el pigmento del centro de reacción. Este sistema supone un ejemplo de eficiencia en el aprovechamiento de recursos.

realiza la separación inicial de la carga, la transformación del flujo fotónico en un flujo químico y la hidrólisis del agua que proporciona los protones y los electrones originando oxígeno molecular como producto residual. El fotosistema I por su parte interviene en la parte final de la transferencia electrónica fotosintética al transferir los electrones desde una proteína del lumen, la plastocianina, hasta una proteína del estroma, la ferredoxina. La conexión entre ambos fotosistemas se realiza a través del complejo citocromo b6f al oxidar una molécula del fotosistema II, el plastoquinol, y reducir la plastocianina. La ferredoxina será oxidada por una enzima, la ferredoxina NADP⁺-reductasa, para dar NADPH. Finalmente, la ATP sintasa (situada en la membrana del tilacoide) aprovecha el gradiente de protones que se genera durante el transporte de electrones en el lumen para realizar la síntesis de ATP (Figura 2.13).

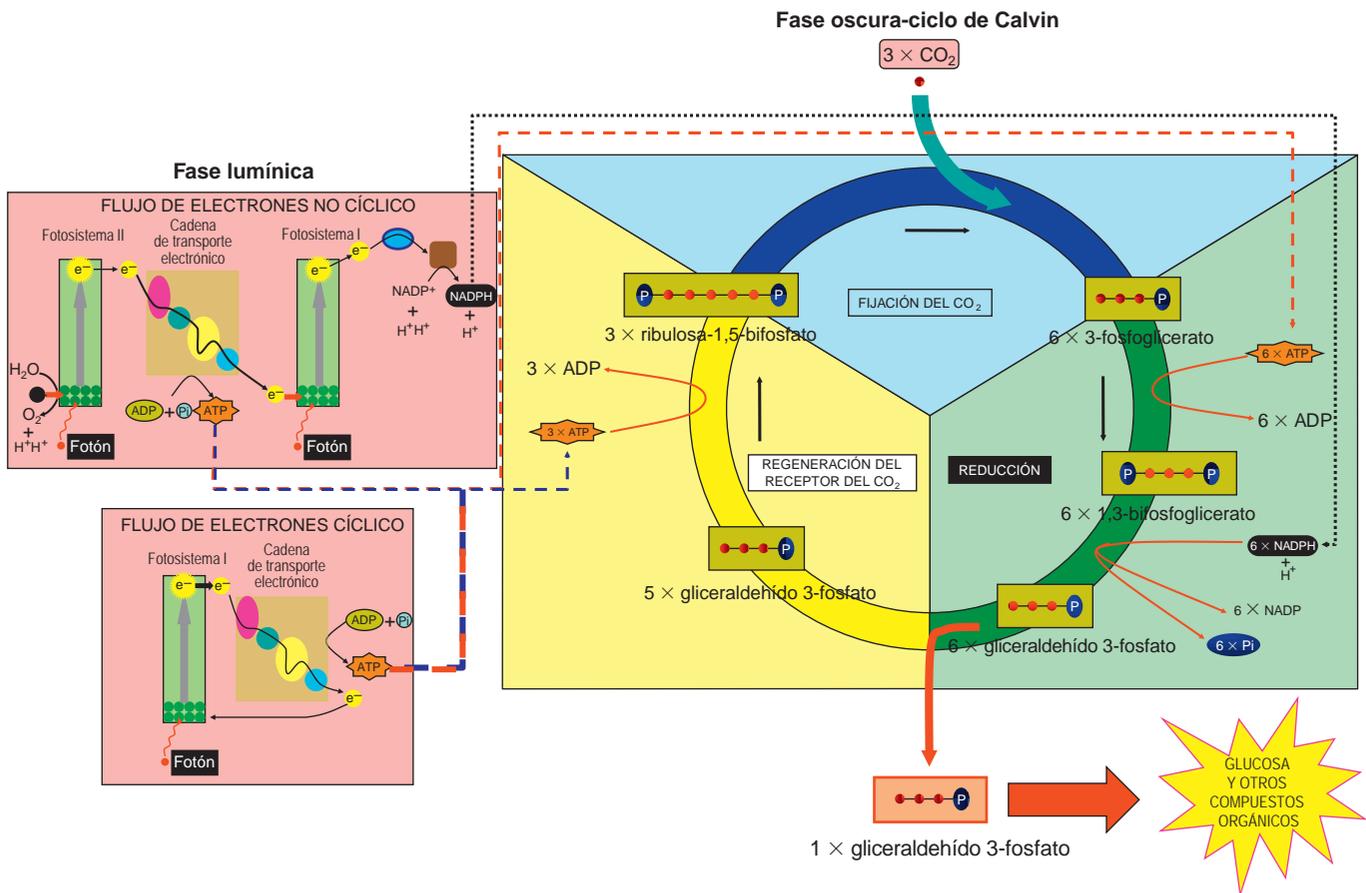


Figura 2.13. Fotosíntesis. En la fase lumínica de la fotosíntesis se produce la obtención de ATP y poder reductor en forma de NADPH + H⁺. La obtención de ambos elementos se produce por medio de la excitación de electrones en los fotosistemas, siendo el resultado la emisión de oxígeno procedente del agua. El ATP y el NADPH + H⁺ se utilizan en la fase oscura, o ciclo de Calvin-Benson, para fijar dióxido de carbono a una molécula de ribulosa-1,5-bisfosfato e iniciar la síntesis de hidratos de carbono. El ciclo permite la regeneración de la molécula de ribulosa-1,5-bisfosfato.

Fijación del dióxido de carbono y biosíntesis de hidratos de carbono

En esta fase se produce el denominado ciclo de Calvin, donde aprovechando el poder reductor y el ATP producido en la primera fase se fija y reduce el dióxido de carbono para incorporarlo a moléculas biológicas. El proceso se compone de diversos pasos en los que utilizando ribulosa-1,5-bifosfato, una pentosa, se produce una carboxilación seguida por una reducción del carbono y una regeneración de la ribulosa-1,5-bifosfato (Figura 2.13).

La carboxilación de la ribulosa-1,5-bifosfato se realiza por medio de la enzima ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCO), que presenta también una actividad oxigenasa por la que puede realizar la oxigenación de la ribulosa-1,5-bifosfato. Los pasos siguientes de reducción del carbono incorporado y la regeneración de la ribulosa-1,5-bifosfato se realizan por varias enzimas distintas que rinden como producto final la ribulosa-1,5-bifosfato y un hidrato de car-

bono que se deriva a la síntesis de sacarosa y almidón. El proceso completo se muestra en la Figura 2.14.

La actividad oxigenasa de la RuBisCO es el inicio de un proceso que se conoce como fotorrespiración, simultáneo a la fotosíntesis y que consume oxígeno liberando dióxido de carbono. La relación entre las actividades carboxilasa y oxigenasa de la RuBisCO depende de las propiedades cinéticas de la enzima, las concentraciones de los gases y la temperatura de tal forma que la tasa neta de asimilación de dióxido de carbono es el resultado del balance entre el dióxido de carbono fijado en la fotosíntesis y el perdido en la fotorrespiración.

Hay determinadas situaciones en las que la fotosíntesis puede verse excesivamente afectada por las condiciones ambientales, por lo que las plantas han desarrollado adaptaciones para superar estas condiciones. Un ejemplo son determinadas plantas adaptadas a ambientes cálidos, donde mantener los estomas abiertos supone una importante pérdida de agua,

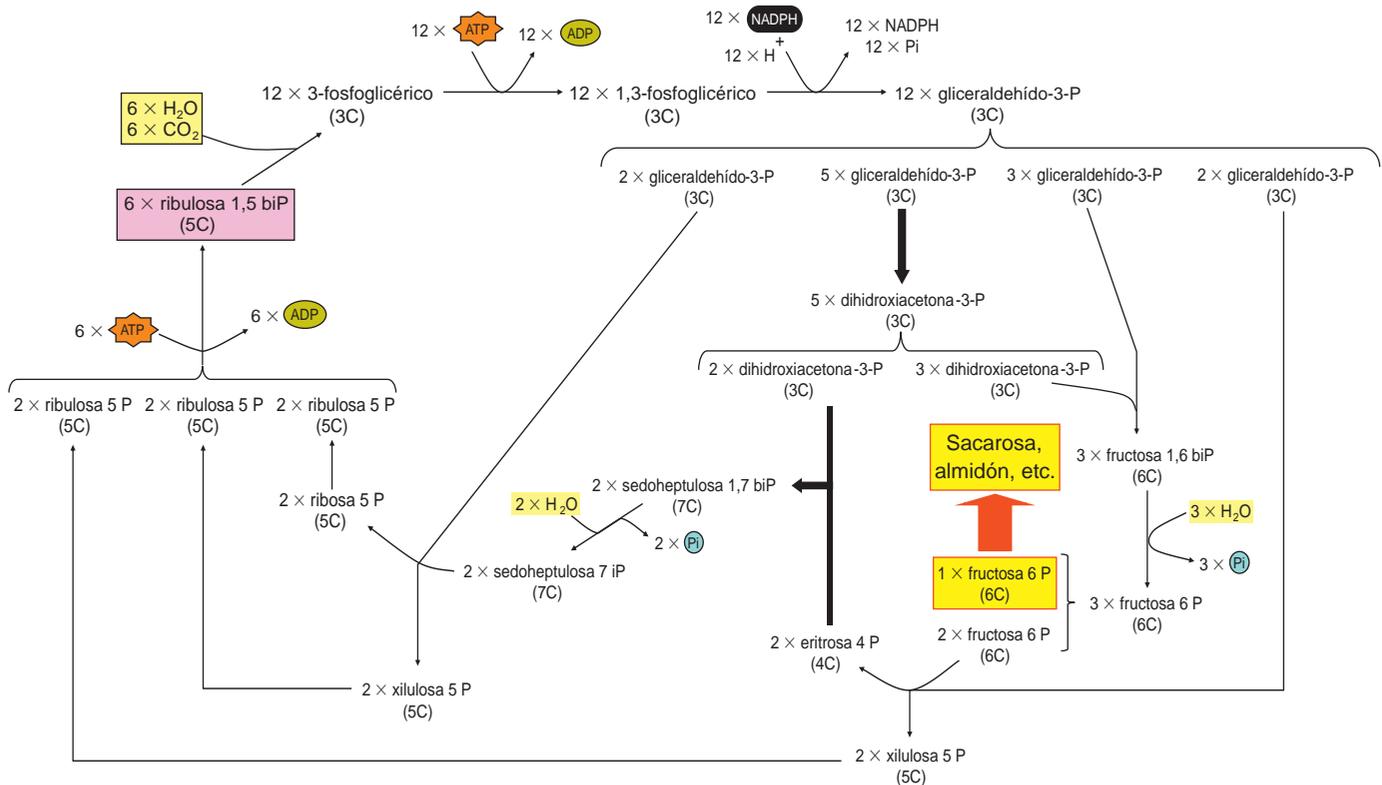


Figura 2.14. Ciclo de Calvin-Benson. El ciclo de Calvin-Benson consiste en una serie de reacciones de oxidación y reducción con hidratos de carbono intermediarios de tres, cinco, seis y siete carbonos que permite tanto la fijación del dióxido de carbono como la recuperación del sustrato que inicia el ciclo, la ribulosa-1,5-bifosfato, y la liberación de un hidrato de carbono como rendimiento del mismo.

Tabla 2.1. Fotosíntesis según el tipo de planta de acuerdo con la forma de fijar el CO₂.

Plantas C3	Fijan el CO ₂ por medio de la RuBisCO. En presencia de oxígeno obtienen menos rendimiento, por lo que si tienen que tener los estomas cerrados disminuye el rendimiento.
Plantas C4	Fijan el CO ₂ gracias a la fosfoenolpiruvato carboxilasa produciendo oxalacetato que se utiliza en las células del mesofilo. Pueden mantener los estomas cerrados al poder fijar CO ₂ con presiones de CO ₂ más bajas.
Plantas CAM	Captan el CO ₂ por la noche y lo almacenan en el mesofilo como oxalacetato. Se utiliza durante el día manteniendo los estomas cerrados y evitando la evapotranspiración.

que han desarrollado un sistema donde el dióxido de carbono se fija inicialmente a fosfoenol piruvato, por la fosfoenol piruvato descarboxilasa, para generar ácido málico o ácido aspártico y posteriormente se realiza una reacción de descarboxilación liberando el dióxido de carbono en las proximidades de la RuBisCO, que lo emplea en la carboxilación de la ribulosa-1,5-bisfosfato. A estas plantas se las conoce como plantas C4 frente a las plantas que no presentan este sistema, que se denominan plantas C3. Una variante de este mecanismo es el del metabolismo ácido de las crasuláceas o plantas CAM. En este caso la separación de las carboxilaciones no es espacial sino temporal. Estas plantas fijan por la noche el dióxido de carbono por la acción de la fosfoenol piruvato descarboxilasa dando oxalacetato que se transforma en malato y se almacena en la vacuola de las células del mesofilo. Luego, durante el día, se produce la descarboxilación del malato para liberar el dióxido de carbono y pueda ser empleado por la RuBisCO.

Se denomina fuentes a las zonas donde se produce la síntesis de hidratos de carbono por la fotosíntesis, lugares desde donde se reparten al resto de la planta a través del floema para llegar a los tejidos consumidores o sumideros.

2.5. Transporte de productos fotosintéticos y otros nutrientes

La síntesis de hidratos de carbono en regiones especializadas requiere la distribución de los mismos al resto del individuo. Para ello, existe un sistema vas-

cular denominado floema que consiste en un sistema de transporte para el movimiento de sustancias orgánicas desde los órganos productores (hojas) hasta los órganos consumidores (frutos, raíces y zonas de almacenamiento) en distancias que implican desde unos pocos centímetros hasta varias decenas de metros. Para este tipo de transporte no son eficaces ni los mecanismos de difusión ni el transporte célula a célula por lo que es necesario un sistema que mueva los solutos arrastrados por el agua en el lumen de los conductos especializados.

El transporte floemático se caracteriza por realizarse en un conducto constituido por células vivas en forma de una solución acuosa rica en hidratos de carbono que tiene una presión positiva superior a la atmosférica. Los principales elementos constituyentes del floema son los tubos cribosos, que se acompañan de células parenquimáticas, fibras y, en algunos casos, laticíferos (ver [Figura 1.10](#) del Capítulo 1). Mientras la función de los tubos cribosos es el transporte, las células parenquimáticas participan en la regulación de su metabolismo y en la carga de los fotoasimilados.

El tubo criboso es un tubo formado por elementos cribosos unidos por sus paredes terminales que presentan un alto número de perforaciones originando la placa cribosa. Cada célula del tubo se denomina elemento del tubo y sufre un proceso de maduración por el que va perdiendo la mayoría de los orgánulos celulares. El resultado es un tubo donde existe una continuidad citoplasmática a través de los poros de la placa cribosa.

La composición de la solución transportada por el floema varía según la especie, el momento del ciclo de la planta y el estado fisiológico del tejido donde se encuentra pero en general presenta un pH próximo a 8, una viscosidad elevada y un potencial osmótico muy negativo por la gran presencia de sustancias de

bajo peso molecular. El componente mayoritario son los azúcares (fundamentalmente sacarosa) existiendo también proteínas, aminoácidos, amidas, aniones, cationes, nucleótidos (ATP y ADP principalmente) y diversas hormonas vegetales (en bajas concentraciones).

El transporte en el floema se produce desde las fuentes a los sumideros. En las fuentes se produce la incorporación de los hidratos de carbono al tubo criboso, bien procedentes de la fotosíntesis o bien por haberse movilizado reservas. La relación entre las fuentes y los sumideros viene determinada por la distancia y las conexiones vasculares que presentan, de tal manera que los sumideros se alimentan de las fuentes más próximas y por eso encontramos movimiento en el floema hacia la base y hacia el ápice. Por otro lado, existe una competición por los productos del floema entre los distintos tejidos ya que existe la limitación de la fotosíntesis en la disponibilidad de hidratos de carbono de manera que la cantidad de nutrientes que reciba un sumidero puede variar a lo largo del tiempo por múltiples factores que afectan a las distintas partes de la planta.

El mecanismo de transporte en el floema comprende tres procesos: carga del floema, transporte en el lumen del floema y descarga del floema. En las fuentes se produce un transporte de los hidratos de carbono desde los lugares de síntesis hasta los tubos cribosos de las venas menores, siendo un transporte a corta distancia que no suele implicar un recorrido mayor de tres o cuatro veces el diámetro de las células. Una vez incorporadas al tubo, los hidratos de carbono y el resto de sustancias se mueven hasta el sumidero donde se incorporan a las células. Estos procesos se relacionan de manera mecánica porque tanto la carga como la descarga de los tubos cribosos son las que producen la fuerza para el movimiento del agua a larga distancia (Figura 2.15).

En el proceso de carga el movimiento de la sacarosa desde las células del mesofilo hasta el parénquima floemático se produce a través de los plasmodesmos a favor de un gradiente de concentración, mientras que el paso final de entrada en el tubo criboso requiere de un aporte de energía debido a la alta concentración de sacarosa en el lumen. En el caso de la descarga, se puede producir por un gradiente de concentración en el tejido del sumidero que al consumir la sacarosa mantiene esa diferencia de concentración. En el caso de los tejidos de reserva, la descarga se produce de di-

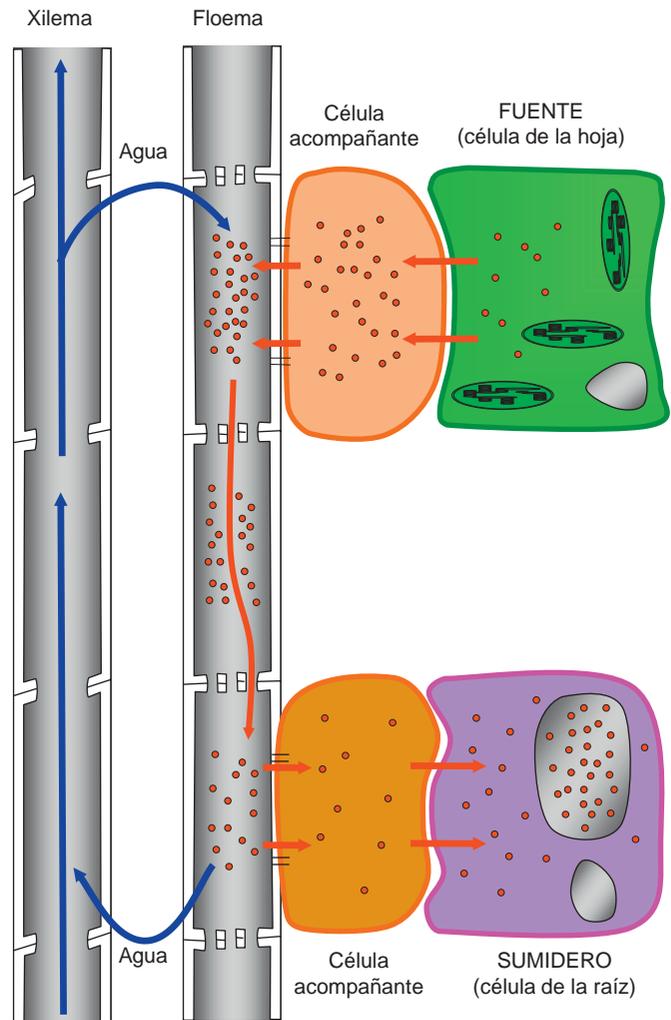


Figura 2.15. Modelo de flujo por presión. El transporte en el floema se produce por medio del modelo de flujo por presión. La carga de sacarosa en las fuentes por medio de transporte activo provoca la entrada de agua desde el xilema hacia el floema. Esto genera una tensión elástica que se traduce en presión que, junto con la diferencia de concentración de la sacarosa en los sumideros, provoca el movimiento de la columna de agua. En el sumidero la retirada de sacarosa permite que el agua vuelva al xilema.

versas maneras entre las que encontramos la posibilidad de hidrolizar la sacarosa para mantener el gradiente o el paso a células parenquimáticas.

El modelo para explicar el movimiento en los tubos cribosos propone que es consecuencia de un gradiente de presión hidrostática, o turgencia, entre las fuentes y los sumideros que origina un flujo másico. La elevada concentración osmótica en los tubos cribosos por la acumulación de hidratos de carbono provoca la entrada de agua, produciendo una reacción elástica de

las paredes que ejerce una presión sobre el contenido del tubo. Esta presión es mayor en la zona de las fuentes que en la de los sumideros, por lo que se produce una diferencia de presión que provoca el movimiento del agua y, con ella, el de los solutos. Por lo tanto, se produce una incorporación de agua en las fuentes y una salida en los sumideros. Gracias a la diferencia de presión se produce el movimiento del agua y como esta se debe a la diferencia de concentración, para que se mantenga el movimiento del agua es preciso que los procesos de carga y descarga, que en último término son los que mantienen la diferencia de presión, se continúen produciendo.

Al igual que ocurría en el caso del transporte en el xilema, este modelo plantea un transporte pasivo que no requiere aporte directo de energía aunque sí se produzca ese gasto en el proceso de carga al incorporar los hidratos de carbono por transporte activo. El aporte de agua procede del xilema ya que en las fuentes el potencial hídrico de los tubos cribosos es muy bajo debido a la gran concentración osmótica que tienen, mientras que en los sumideros la salida de los solutos disminuye el potencial hídrico y permite la salida del agua hacia el xilema. En todo caso, el tubo criboso presenta una elevada concentración osmótica en todo el recorrido por lo que se mantiene una presión hidrostática positiva.

2.6. Macro y micronutrientes: elementos limitantes del crecimiento de la planta

Los nutrientes de las plantas se clasifican en dos grandes grupos, orgánicos e inorgánicos, siendo los primeros alrededor del 90-95% del peso seco de las plantas e incluyen carbono, hidrógeno y oxígeno, obtenidos directa o indirectamente de la atmósfera, y agua, tomada del suelo. El resto del peso seco corresponde a la fracción mineral formada por una diversidad de compuestos.

Se entiende por elemento esencial a aquel cuya función no puede ser desempeñada por otro elemento, se encuentra implicado en el metabolismo y sin el cual la planta no puede completar su ciclo vital. De

esta forma, aquellos elementos minerales que sustituyen a algunos minerales en funciones menores o compensan efectos tóxicos se consideran elementos beneficiosos pero no esenciales.

Tradicionalmente los elementos esenciales se dividen en micronutrientes y macronutrientes, en función de su concentración en la planta y no de su importancia cualitativa ya que todos ellos son esenciales. Dentro de los micronutrientes se incluyen todos aquellos necesarios en muy bajas concentraciones, normalmente por ser utilizados en reacciones enzimáticas, mientras que en el grupo de los macronutrientes se encuentran aquellos que son necesarios en ciertas cantidades por tener generalmente funciones estructurales, al ser parte de las moléculas orgánicas, o actuar como componentes de soluciones. A la hora de analizar el contenido en cada elemento de una planta se puede observar que su función tiende a reflejarse en la concentración, pero varía con la especie, la edad y el contenido en otros componentes minerales.

Tabla 2.2. Elementos esenciales para las plantas

Macronutrientes	C, O, H, N, P, S, K, Mg, Ca
Micronutrientes	Fe, Mn, Zn, Cu, B, Mo, Cl, Ni
Elementos beneficiosos	Na, Si, Co, I, V, ...

La definición de un elemento como esencial depende de los datos experimentales que se obtienen utilizando sustratos inertes, como por ejemplo la arena de cuarzo, que solo dan soporte físico. A estos sustratos se añaden sales inorgánicas y se analizan los efectos que tiene la ausencia de una de ellas como reflejo de la falta de un determinado elemento. Así, en función de los resultados puede determinarse si el producto eliminado es esencial o no.

Los elementos que se consideran actualmente como macronutrientes son el nitrógeno (N), el fósforo (P), el azufre (S), el potasio (K), el sodio (Na) y el magnesio (Mg), apareciendo en una cantidad de 0.1% o más del peso de la planta y a menudo forman parte de las macromoléculas biológicas.

El nitrógeno es el nutriente más importante para el desarrollo de la planta después del agua y supone entre el 1,5 y el 5% del peso seco de la planta. Su deficiencia en los suelos hace de él uno de los elementos clave a nivel mineral. Las formas iónicas por las que se

absorbe a través de la raíz son nitrato (NO_3^-) y amonio (NH_4^+), aunque también se puede obtener a través de relaciones simbióticas de la atmósfera y en forma de amoníaco gaseoso por los estomas, siendo transformado en estos dos últimos casos en amonio. La mayor parte del nitrógeno presente en el suelo se encuentra como nitrógeno orgánico (aminas, amidas, etc), por lo que la planta no puede absorberlo, siendo importantes los procesos de mineralización que generalmente se regulan por microorganismos. El nitrógeno aparece en la planta fundamentalmente formando parte de grandes macromoléculas (proteínas y ácidos nucleicos), en forma de nitrógeno orgánico soluble (aminoácidos, aminas, amidas, etc) y en forma de nitrógeno inorgánico (nitratos y amonio principalmente).

El fósforo se absorbe preferentemente como H_2PO_4^- en suelos con pH menor a 7 y como HPO_4^{2-} en suelos con un pH superior a 7. En las plantas aparece como fosfato, bien en forma libre o como parte de compuestos orgánicos (como el ATP, por ejemplo), teniendo una especial importancia en el metabolismo energético y en ciertas macromoléculas como el DNA o los fosfolípidos.

El potasio es el catión más abundante en las plantas, pudiendo representar en algunos casos hasta el 10% del peso seco de la planta. Se acumula en la vacuola y en el citoplasma, desempeñando diversos papeles como la osmorregulación de la apertura y cierre de estomas, la activación de sistemas enzimáticos o participando en procesos de tactismo.

El azufre se absorbe como sulfato (SO_4^{2-}) del suelo y en forma de dióxido de azufre (SO_2) por los estomas. El SO_2 procede de la combustión de carbón, madera y petróleo y reacciona en el interior de las células formando bisulfito (HSO_3^-), que desplaza al magnesio de la clorofila disminuyendo así la fotosíntesis. El azufre como sulfato lo encontramos formando parte de lípidos y polisacáridos y reducido en aminoácidos, coenzimas (biotina, tiamina, etc). Su papel en muchas proteínas tiene especial relevancia, como por ejemplo en enzimas o proteínas como las fitoquelatinas que participan en la respuesta a metales pesados.

El calcio se absorbe como ion divalente (Ca^{2+}) y puede suponer hasta el 1% del peso seco de la planta. Su presencia en el interior celular es muy baja, localizándose mayoritariamente por fuera de la pared celular, en los pectatos de la lámina media, y en las membranas. Actúa activando algunas enzimas, tiene importancia en la integridad y funcionalidad de mem-

branas y puede tener un papel de segundo mensajero en el caso de algunas respuestas a hormonas y al medio ambiente.

El magnesio no suele ser limitante para el crecimiento de las plantas excepto en suelos arenosos o muy ácidos. Se absorbe como ion divalente (Mg^{2+}) y es un componente muy importante de la clorofila con lo que tiene un papel relevante en la fotosíntesis además de en otros procesos como la unión y estabilización de las subunidades del ribosoma o como activador de enzimas de transcripción o replicación.

Tanto la deficiencia como el exceso de estos seis elementos produce alteraciones a la planta, por lo que debe mantener un equilibrio de las concentraciones que necesita. Así, una mineralización del suelo excesiva o deficitaria es perjudicial para la planta.

El resto de elementos esenciales, hierro (Fe), manganeso (Mn), zinc (Zn), cobre (Cu), boro (B), molibdeno (Mb), cloro (Cl) y níquel (Ni), se catalogan como micronutrientes porque se necesitan en cantidades menores. Estos elementos son imprescindibles para la planta pero cuando se acumulan en exceso son tóxicos, por lo que su absorción y distribución debe ser regulada muy cuidadosamente.

El hierro se puede absorber como Fe^{3+} o como Fe^{2+} . En algunas plantas aparece en tanta cantidad que puede considerarse más un macronutriente que un micronutriente. Su importancia se relaciona con su papel en hemoproteínas, sulfo-ferro proteínas y en el proceso de síntesis de clorofila como regulador de una enzima del proceso.

El manganeso se absorbe como catión divalente (Mn^{2+}) y participa en la activación de diversas enzimas, entre las que se cuentan algunas del ciclo de Krebs. El cobre se absorbe también como catión divalente (Cu^{2+}) o como ion cuproso (Cu^+), formando parte de enzimas relacionadas con procesos de óxido-reducción y con proteínas. El zinc se absorbe como catión divalente (Zn^{2+}), generalmente en forma de quelato, participando en diversas reacciones enzimáticas así como en la estabilidad del ribosoma. El molibdeno participa en procesos redox y forma parte de la nitrogenasa y otras enzimas. El 95% del boro aparece en las paredes celulares, por lo que probablemente tenga un papel estructural, y su deficiencia produce muchos problemas en distintos procesos del desarrollo aunque su función aún es muy poco conocida. El cloro se absorbe en grandes cantidades

pero solo se utiliza una mínima parte del mismo participando en el mantenimiento del gradiente del pH entre la vacuola y el citosol y como soluto osmóticamente activo en diversos procesos como la apertura y cierre de estomas o en los tactismos. Su papel principal es en la fotólisis del agua, aunque no se sabe exactamente cómo. Por último, el níquel es un elemento que aparece en cantidades mínimas y su papel como nutriente esencial se ha descubierto hace poco, por lo que aún es bastante desconocido.

Además de los macro y micronutrientes existen una serie de elementos minerales que pueden ser necesarios para una serie de plantas y se agrupan como elementos beneficiosos. Entre ellos encontramos el sodio, el silicio, el cobalto, el aluminio, el selenio o el titanio. Las funciones que pueden llevar a cabo son muy diversas según la especie. Del resto de elementos minerales, es posible que algunos sean esenciales pero aún se sigue investigando para poder determinar este hecho.

2.7. Ciclo del nitrógeno y del azufre

Tanto el nitrógeno como el azufre forman una parte importante de la materia viva, apareciendo en aminoácidos y otras biomoléculas. Gracias a la presencia de bacterias en los suelos es posible que tanto el nitrógeno como el azufre aparezcan en distintos estados de oxidación lo que permite, en definitiva, que existan formas asimilables por parte de las plantas. Los suelos aireados presentan de forma mayoritaria las formas más oxidadas del nitrógeno y del azufre, es decir, las formas NO_3^- y SO_4^{2-} , que pueden ser reducidas por las plantas a sus formas amonio (NH_4^+) y sulfuro (H_2S) o tiol ($-\text{SH}$) para incorporarlos a moléculas orgánicas. Estas reacciones de reducción conforman los procesos de asimilación del nitrato y el sulfato.

Asimilación del nitrógeno. El nitrógeno inorgánico se convierte en orgánico a través de la fijación del nitrógeno molecular (N_2) atmosférico y la asimilación del nitrato. A pesar de que el N_2 es el mayor reservorio de nitrógeno, solo ciertas bacterias son capaces de fijarlo y asimilarlo iniciando así un proceso que consta de tres etapas: absorción, reducción del nitrato a amonio e incorporación del amonio a esqueletos carbonados para la síntesis de aminoácidos.

El triple enlace del N_2 es muy estable y requiere una gran cantidad de energía para romperse, algo que solo algunas bacterias consiguen gracias a que poseen una enzima, la nitrogenasa, que participa en la reacción para producir amoníaco. A estas bacterias se las denomina fijadoras del nitrógeno y son las principales responsables de la fijación del nitrógeno aunque también se puede fijar por medios no biológicos por acción de fenómenos como los relámpagos o las erupciones volcánicas o de forma industrial para su uso en agricultura.

Entre las bacterias fijadoras de nitrógeno encontramos cianobacterias marinas y de agua dulce y bacterias del suelo. En este último caso, la liberación del nitrógeno puede darse cuando la bacteria muere o cuando se establece una relación mutualista o simbiótica con otro organismo. Cuando se produce una relación simbiótica entre una planta y una bacteria la primera proporciona hidratos de carbono a cambio de los compuestos nitrogenados de la bacteria. Un ejemplo de este tipo de colaboración es el que se da entre las leguminosas y las bacterias del género *Rhizobium*, que se desarrollan en nódulos tras infectar la raíz de la planta.

La fijación del N_2 es una reacción de reducción que añade tres hidrógenos al nitrógeno, siendo necesaria la presencia de un fuerte agente reductor (transfiere los átomos de hidrógeno al N_2 y a los productos intermediarios de la reacción), una gran cantidad de energía (la proporciona el ATP) y nitrogenasa, una enzima que tiene hierro y azufre en su estructura formada por dos subunidades proteicas y requiere molibdeno o vanadio como cofactor.

La presencia del oxígeno inhibe la nitrogenasa, por lo que es habitual que muchos fijadores del N_2 sean anaerobios. Esta podría ser una de las razones por las que las distintas especies de *Rhizobium* crecen en nódulos, ya que en esas condiciones la presencia de oxígeno es baja y permite la respiración pero su concentración no es suficiente para inhibir la nitrogenasa.

Una vez que el N_2 se ha fijado y liberado en forma de amoníaco e iones amonio, participan un segundo grupo de bacterias que transforman ambos en nitratos. A este proceso se le conoce como nitrificación y también lo realizan bacterias, denominadas nitrificantes, consistiendo en la oxidación del amoníaco a nitrato. Las plantas pueden captar entonces los nitratos y los iones amonio, estos en cantidades más bajas, para proceder a su empleo en la síntesis de biomoléculas.

La introducción del nitrato en la célula se produce por medio de un mecanismo de transporte activo tipo simporte con protones. Una vez en el interior de la célula se produce la reducción del nitrato a amonio por medio de dos reacciones consecutivas catalizadas por la nitrato reductasa y la nitrito reductasa. El nitrato producido de esta forma se puede utilizar en la síntesis de aminoácidos. La asimilación del nitrato se regula por diversos factores siendo esenciales la luz, los metabolitos nitrogenados y los carbonados. En este sentido tiene especial importancia el hecho de que el metabolismo del nitrógeno y el del carbono se encuentran conectados y se regulan mutuamente para mantener la proporción interna adecuada de cada componente. El nitrógeno absorbido se emplea durante el desarrollo de la planta.

Los nitratos del suelo pueden ser reducidos de nuevo por la acción bacteriana a N_2 por medio del proceso de desnitrificación. Estas bacterias se denominan desnitrificantes y junto con los procesos de lixiviación y de la remoción de cultivos son los responsables de los niveles de nitratos de los suelos.

Todos estos procesos comentados forman parte del llamado ciclo del nitrógeno, donde se pueden diferenciar cuatro etapas (Figura 2.16):

- Fijación del N_2 atmosférico a ion amonio y amoníaco por las bacterias fijadoras de nitrógeno.
- Nitrificación del amonio y el amoníaco a nitratos por las bacterias nitrificantes.
- Reducción del nitrato a amonio en las plantas.

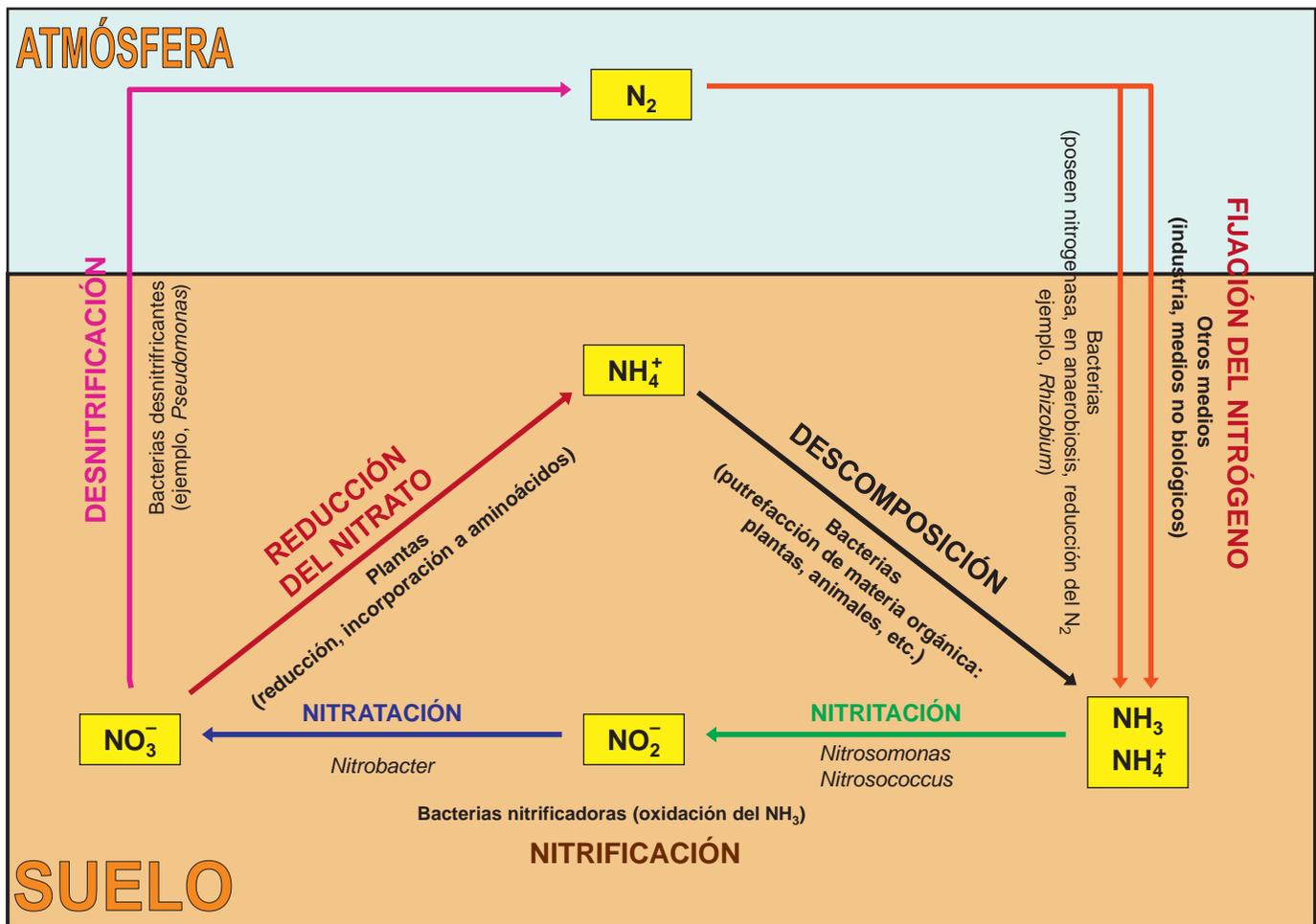


Figura 2.16. Ciclo del nitrógeno. Las plantas no son capaces de fijar nitrógeno atmosférico por lo que se aprovechan de la capacidad de las bacterias para hacerlo. En un primer paso las bacterias transforman el N_2 en amonio y amoníaco, que a su vez se transforman en nitritos y nitratos. Las plantas sí pueden absorber estas últimas formas del nitrógeno y producir aminoácidos y otras moléculas nitrogenadas. La muerte de los individuos así como su transferencia a otros organismos vivos continúan el ciclo, que se completa por la acción de bacterias capaces de transformar los nitratos en nitrógeno libre.

- d) Desnitrificación del nitrato a N_2 por la acción de las bacterias desnitrificantes.

Asimilación del azufre. En los suelos el azufre se encuentra en forma oxidada como sulfato (SO_4^{2-}) y como tal se absorbe en la raíz para transportarlo hasta la hoja, donde se reduce a sulfuro (S^{2-}), el cual se asimila de manera inmediata como grupo sulfhidrilo o tiol ($-SH$) de los aminoácidos cisteína y metionina. Aunque la mayor parte del azufre de las plantas se encuentra en estos aminoácidos, también apare-

ce en otras macromoléculas como por ejemplo diversas coenzimas o vitaminas. De manera similar al nitrato, el sulfato se absorbe por un transporte activo de tipo simporte de protones y posteriormente se transporta hasta las hojas donde se produce la reacción de reducción tras haber sido activado por ATP. Una vez reducido se incorpora a los aminoácidos. La asimilación del sulfato se regula por la disponibilidad del mismo y por la demanda de azufre que tiene la planta.

Cuestiones de repaso

1. La planta capta agua y minerales del medio, explicar qué elementos intervienen en este proceso. ¿Qué es el potencial hídrico?
2. El xilema tiene un papel importante en el transporte de iones y agua, explicar qué estructuras participan en el mismo y cómo se lleva a cabo.
3. Describir el papel de los minerales esenciales en la planta.
4. Describir brevemente el modelo de flujo por presión.
5. Las plantas ejercen un papel crucial en el ciclo del nitrógeno. Explicar cómo participan en el ciclo del nitrógeno indicando los elementos esenciales y su importancia.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. A través de la apertura y cierre de los estomas la planta regula:
 - a) la pérdida de agua y la captación de nitrógeno
 - b) la pérdida de agua y la captación de dióxido de carbono
 - c) la absorción de agua y la captación de dióxido de carbono
 - d) la absorción de agua y la captación de oxígeno
2. El agua se mueve a través de la membrana de las células por:
 - a) canales iónicos
 - b) transporte activo
 - c) cotransporte con glucosa
 - d) ósmosis
3. Las plantas CAM tienen un mecanismo de apertura y cierre de estomas que les permite adaptarse bien a:
 - a) condiciones de altas presiones
 - b) condiciones de exceso de agua
 - c) ambientes acuáticos
 - d) condiciones de escasez de agua
4. El apoplasto lo forman:
 - a) las paredes y los espacios intercelulares
 - b) las células y los espacios intercelulares
 - c) las paredes y las células
 - d) los espacios intercelulares y el citoplasma celular
5. La banda de Caspary la encontramos en:
 - a) la epidermis
 - b) la endodermis
 - c) la corteza
 - d) el estele
6. El transporte a través del xilema se produce por:
 - a) el sistema transpiración-cohesión-tensión
 - b) el sistema cohesión-transpiración-respiración

- c) el sistema tensión-respiración-cohesión
d) el sistema respiración-cohesión-tensión
7. El transporte por el xilema:
- precisa de un aporte de energía
 - no requiere energía
 - puede darse de manera activa o pasiva
 - necesita de un sistema de bombeo
8. El modelo de flujo por presión que explica el transporte en el floema se produce primariamente por:
- un transporte pasivo de la sacarosa hacia las células de la fuente que provoca la entrada de agua en los tubos cribosos desde el xilema
 - un transporte pasivo de la sacarosa fuera de las células de la fuente que provoca la entrada de agua en los tubos cribosos desde el xilema
 - un transporte activo de la sacarosa fuera de las células de la fuente que provoca la entrada de agua en los tubos cribosos desde el xilema
 - un transporte activo de la sacarosa hacia las células de la fuente que provoca la entrada de agua en los tubos cribosos desde el xilema
9. La apertura o cierre de los estomas se produce gracias a:
- el transporte de aminoácidos que genera un cambio en la composición de proteínas
 - un transporte activo de azúcares que crea gradientes de concentración
 - un mecanismo de contracción de fibras de elastina
 - el transporte de iones que crea una alteración del potencial hídrico
10. El paso del agua hacia el interior de la raíz se favorece con:
- transporte de iones hacia el interior
 - porinas
 - transporte de iones hacia el exterior
 - proteínas que la transportan
11. Dentro de los organismos autótrofos encontramos:
- fotosintéticos y quimiosintéticos
 - fotófobos y quimiotransformadores
 - detritívoros y descomponedores
 - sulfosintéticos y carbo-sintéticos
12. Entre los macronutrientes podemos encontrar:
- hierro
 - molibdeno
 - uranio
 - fósforo
13. El nitrógeno atmosférico se fija en forma de:
- nitratos
 - amoníaco
 - nitritos
 - aminoácidos
14. La nitrogenasa es:
- una enzima
 - una bacteria
 - un viroide
 - un simbiote
15. La nitrogenasa:
- oxida el nitrógeno
 - reduce los nitratos
 - oxida el amoníaco
 - reduce el nitrógeno
16. Las bacterias desnitrificantes:
- oxidan el amoníaco a nitrito
 - oxidan el amoníaco a nitrógeno atmosférico
 - reducen el amoníaco a nitrato
 - reducen el amoníaco a nitrógeno atmosférico
17. Una planta necesita macronutrientes:
- en una cantidad mínima de 0.1% el peso de la planta
 - en una cantidad mínima de 10% el peso de la planta
 - en una cantidad mínima de 0.01% el peso de la planta
 - en una cantidad mínima de 1% el peso de la planta
18. El hierro es:
- un factor necesario para el transporte en el xilema
 - un micronutriente
 - un pigmento
 - un ion esencial en la cadena de transporte electrónico

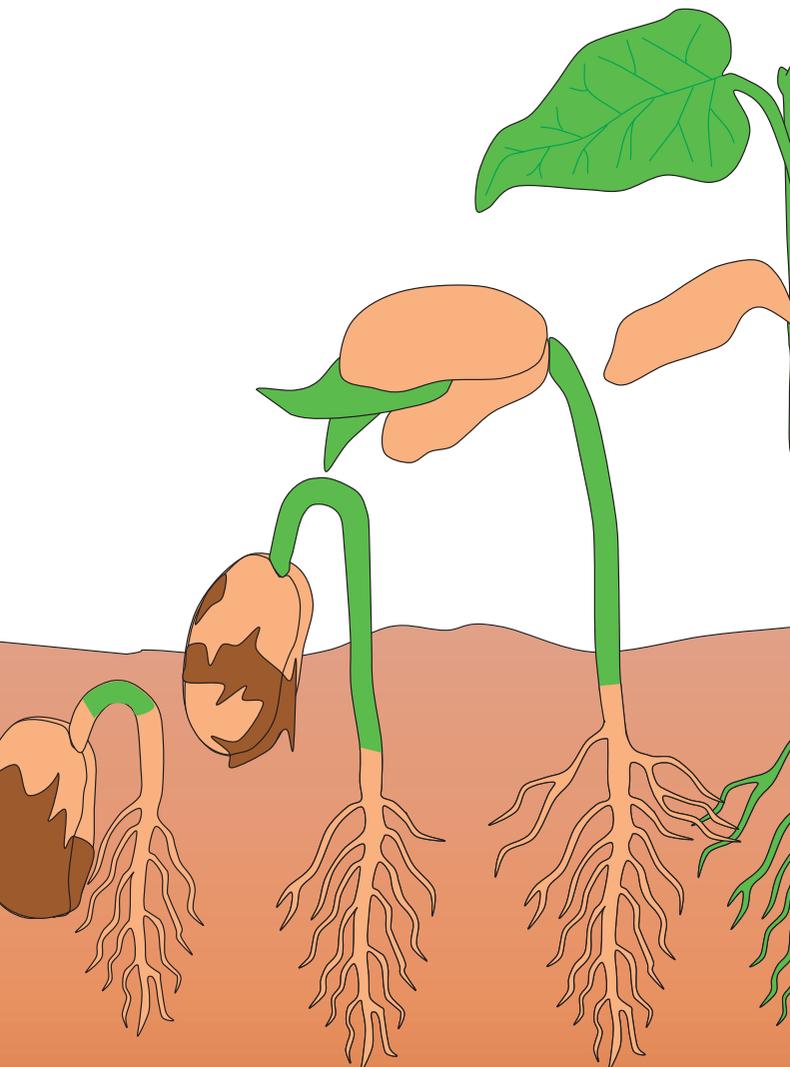
19. Los organismos del género *Rhizobium* son:
- a) insectos
 - b) virus
 - c) bacterias
 - d) hongos
20. Los elementos esenciales para las plantas se caracterizan por:
- a) ser necesarios, reemplazables y de requerimiento directo
 - b) ser necesarios, irremplazables y de requerimiento directo
 - c) ser escasos, de requerimiento directo y de absorción activa
 - d) ser necesarios, irremplazables y de requerimiento indirecto

Bibliografía utilizada

- Azcón-Bieto, Joaquín; Talón, Manuel. *Fundamentos de fisiología vegetal* (2.^a Ed.). Editorial McGraw-Hill, 2008.
- Campbell, Neil; Reece, Jane. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana, 2007.
- MacAdam, Jennifer. *Structure and function of plants*. Editorial Wiley-Blackwell, 2009.
- Nabors, Murray. *Introducción a la botánica*. Editorial Pearson-Addison Wesley, 2006.
- Sadava, David; Heller, Graig; Orians, Gordon; Purves, William; Hillis, David. *Vida. La ciencia de la biología* (8.^a Ed.). Editorial Panamericana, 2008.
- Taiz, Lincoln; Zeiger, Eduardo. *Plant Physiology* (4.^a Ed.). Editorial Sinauer, 2006.

CAPÍTULO 3

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO DE LAS PLANTAS CON FLOR



RESUMEN

El ciclo vital de las angiospermas incluye una fase haploide y otra diploide en las que se producen esporas y gametos para poder dar lugar a la reproducción sexual. La alternancia de generaciones hace que existan una serie de procesos que incluyen la mitosis y la meiosis para generar las distintas formas del ciclo. Además de esta reproducción sexual también hay distintos tipos de reproducción asexual dependiendo de la planta por lo que esta realiza una u otra en función del ambiente y otros factores.

El producto de la reproducción sexual es un cigoto que da lugar a un embrión en el interior de la semilla. Para que se produzca un nuevo individuo es preciso que la semilla germine pasando por una serie de etapas que finalmente originan una plántula. El individuo crece y se desarrolla hasta alcanzar la madurez, momento en el cual puede llevar a cabo su propia reproducción, proceso en el que tiene especial importancia la floración.

Objetivos de estudio:

- Conocer las distintas etapas del ciclo vital de una angiosperma.
- Entender el mecanismo reproductivo de las angiospermas.
- Comprender la importancia de cada etapa dentro del ciclo y el objetivo que persigue.

Índice de contenidos

- 3.1. Introducción
- 3.2. Reproducción sexual
- 3.3. Reproducción asexual
- 3.4. Desarrollo de las semillas
- 3.5. Germinación de las semillas
- 3.6. Crecimiento y desarrollo
- 3.7. Floración

3.1. Introducción

Las plantas, como el resto de los organismos, se reproducen dando lugar a nuevos individuos que siguen un desarrollo establecido hasta alcanzar la madurez, momento en el cual son capaces de reproducirse. En el caso de las angiospermas el ciclo comprende una fase haploide y una fase diploide presentando distintos estadios de desarrollo. Este ciclo corresponde a su reproducción sexual pero en ciertos casos también han desarrollado distintos mecanismos de reproducción asexual que, a menudo, se emplean en agricultura.

A continuación se va a ver la reproducción sexual y algunos de los distintos mecanismos de reproducción asexual que pueden encontrarse en las angiospermas. Partiendo del momento de la fecundación se van a ver los procesos de desarrollo que sigue el individuo para alcanzar la madurez y la capacidad de reproducirse.

3.2. Reproducción sexual

El ciclo vital de las angiospermas se caracteriza por presentar una alternancia de generaciones heteromórficas que son un gametofito haploide y un esporofito diploide (**Figura 3.1**). En este tipo de plantas el gametofito se encuentra muy reducido y se incluye en el esporofito. El gametofito es el individuo haploide multicelular, por lo que sus células solo presentan un juego de cromosomas. Su función es producir gametos, bien masculinos o bien femeninos, que se fusionan para dar lugar al cigoto diploide. Este por sucesivas mitosis da lugar al esporofito, que presenta células diploides. Cuando alcanza la madurez el esporofito produce las esporas por meiosis, las cuales se desarrollan en el gametofito.

Las flores del esporofito no producen gametos de forma directa sino que las meiosis que sufren determinadas células en los órganos sexuales originan megasporas y microsporas haploides, que por divisiones mitóticas dan lugar a los gametofitos femenino y masculino.

Los gametofitos se encuentran en el interior de los esporangios. El megasporangio, denominado nucela, es un tejido rodeado por una o dos envueltas protectoras que dejan una apertura apical. Una de las célu-

las del megasporangio, el megasporocito, origina por meiosis cuatro megasporas haploides, de las que tres generalmente degeneran. La megaspora que queda se divide por mitosis tres veces, originando dentro del óvulo el gametofito femenino o saco embrionario con ocho núcleos que darán lugar a siete células cuando se forme la pared celular. Estas siete células se disponen de tal forma que tres se sitúan en un polo (células antipodales, tienen un solo núcleo cada una), una en el centro (tiene dos núcleos, esta célula se unirá con un núcleo espermático para dar el endospermo) y tres en el otro polo, una que es la oosfera (célula huevo) y las otras dos células que son las sinérgidas.

Los microsporangios, los sacos polínicos, tienen en su interior microesporocitos que por meiosis dan lugar a microsporas haploides. Una microspora origina por mitosis en el lóbulo de una antera el gametofito masculino o grano de polen, que tiene tres células (dos células espermáticas y una célula vegetativa).

Un hecho importante en el proceso de formación de gametos en las plantas es que difiere bastante del caso de los animales ya que no existe una línea germinal sino que cualquiera de sus células retiene la capacidad potencial para la reproducción por lo que el hecho de que desarrolle un gameto depende de su posición en el organismo.

Tras la formación de los gametos tiene que producirse la fecundación del gameto femenino por el gameto masculino. En este proceso el primer paso es la apertura de los sacos polínicos para liberar los granos de polen, que transportados por distintos vectores (viento, agua, etc.) alcanzan la proximidad de un óvulo. En ese momento el grano de polen absorbe agua y nutrientes e inicia el proceso de fecundación con la formación del tubo polínico por parte de la célula vegetativa, que crece a través del pistilo hasta el óvulo, donde liberará las dos células espermáticas en el citoplasma de una célula sinérgida que degenera y libera las células espermáticas en el saco embrionario. Allí una de ellas se unirá a la oosfera para dar el cigoto diploide mientras que la otra se une a los dos núcleos polares de la célula central para originar el endospermo $3n$. A este proceso se le denomina doble fecundación por implicar dos fenómenos de fusión nuclear (**Figura 3.1**).

Cuando la fecundación se produce entre gametos de la misma planta se habla de autofecundación mientras que si implica a gametos procedentes de

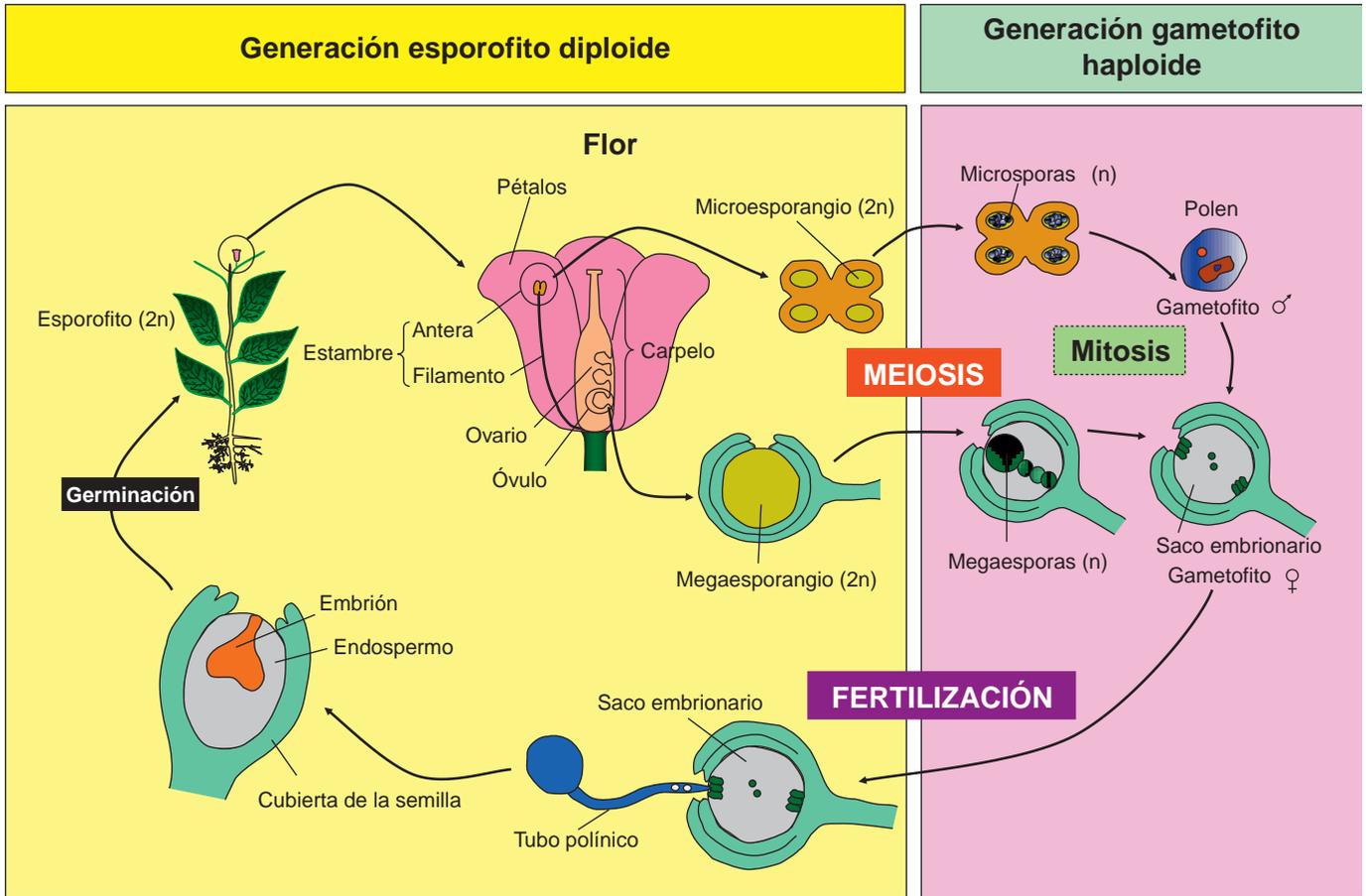


Figura 3.1. Alternancia de generaciones. Las plantas angiospermas presentan un ciclo caracterizado por la alternancia de generaciones, donde el esporofito diploide da lugar a esporas por meiosis. Estas esporas originan el gametofito haploide, una fase del ciclo que producirá los gametos. Por último, la unión de los gametos femenino y masculino produce de nuevo el esporofito con una dotación cromosómica 2n.

plantas diferentes se denomina fecundación cruzada. Para evitar la autofecundación y así aumentar la diversidad genética de la especie hay plantas que han desarrollado mecanismos de autoincompatibilidad que tienen carácter génico, de esta forma la planta es incapaz de fecundarse a sí misma.

3.3. Reproducción asexual

Las angiospermas presentan diversas formas de reproducción asexual, también denominada reproducción vegetativa porque se produce a partir de órganos vegetativos como hojas, tallos y raíces. Ejemplos de reproducción asexual a partir de tallos son los estolones, las capas apicales, los rizomas o los bulbos. Los estolones son tallos horizontales que crecen a lo largo de la superficie del suelo y forman raíces a in-

tervalos de forma que pueden dar individuos independientes. Las capas apicales son ramas rectas cuyas puntas caen al suelo y desarrollan raíces. Los rizomas, por su parte, son tallos horizontales subterráneos que dan lugar a nuevas plantas. Los bulbos son grandes yemas subterráneas que pueden originar nuevas plantas al dividirse o producir nuevos bulbos de las yemas axilares.

La apomixis es un tipo de reproducción asexual por el que se producen semillas de forma asexual. En algunos casos se producen semillas dentro del ovario sin que se haya producido fecundación, originando una semilla con embrión que genéticamente es idéntico a la planta madre.

La reproducción vegetativa es altamente eficiente en un ambiente estable pero tiene la principal desventaja de no favorecer la variabilidad, lo que hace más sensible a la planta a los cambios ambientales.

3.4. Desarrollo de las semillas

Las transformaciones progresivas que tienen lugar en el ovario para producir el fruto se producen gracias a una serie de cambios moleculares y estructurales coordinados temporal y espacialmente por un programa genético de desarrollo y por las hormonas. El órgano de dispersión de las angiospermas, la semilla, se forma por medio de la embriogénesis cigótica que comprende los cambios morfológicos, estructurales y de expresión génica que van desde la formación del cigoto hasta la maduración del embrión, que germinará cuando las condiciones ambientales y endógenas sean apropiadas para dar un nuevo individuo (Figura 3.2).

Tras la doble fecundación, el cigoto crece de forma unidireccional y se divide de forma asimétrica originando la célula apical, de pequeño tamaño y que origina el embrión, y una célula basal, de mayor tamaño y que da lugar al suspensor. El suspensor es una estructura que actúa de conducto transportador de nutrientes desde el tejido materno hacia el embrión aunque también produce sus propios compuestos, como por ejemplo giberelinas. Cuando comienza la desecación de la semilla el suspensor degenera y sus funciones las realizan los tejidos de reserva, el endospermo y los cotiledones (dependiendo del tipo de semilla). La disposición de las células apical y basal confiere una cierta polaridad al cigoto, hecho importante ya que el establecimiento de la polaridad se regula por el programa de desarrollo y es de especial importancia en la embriogénesis.

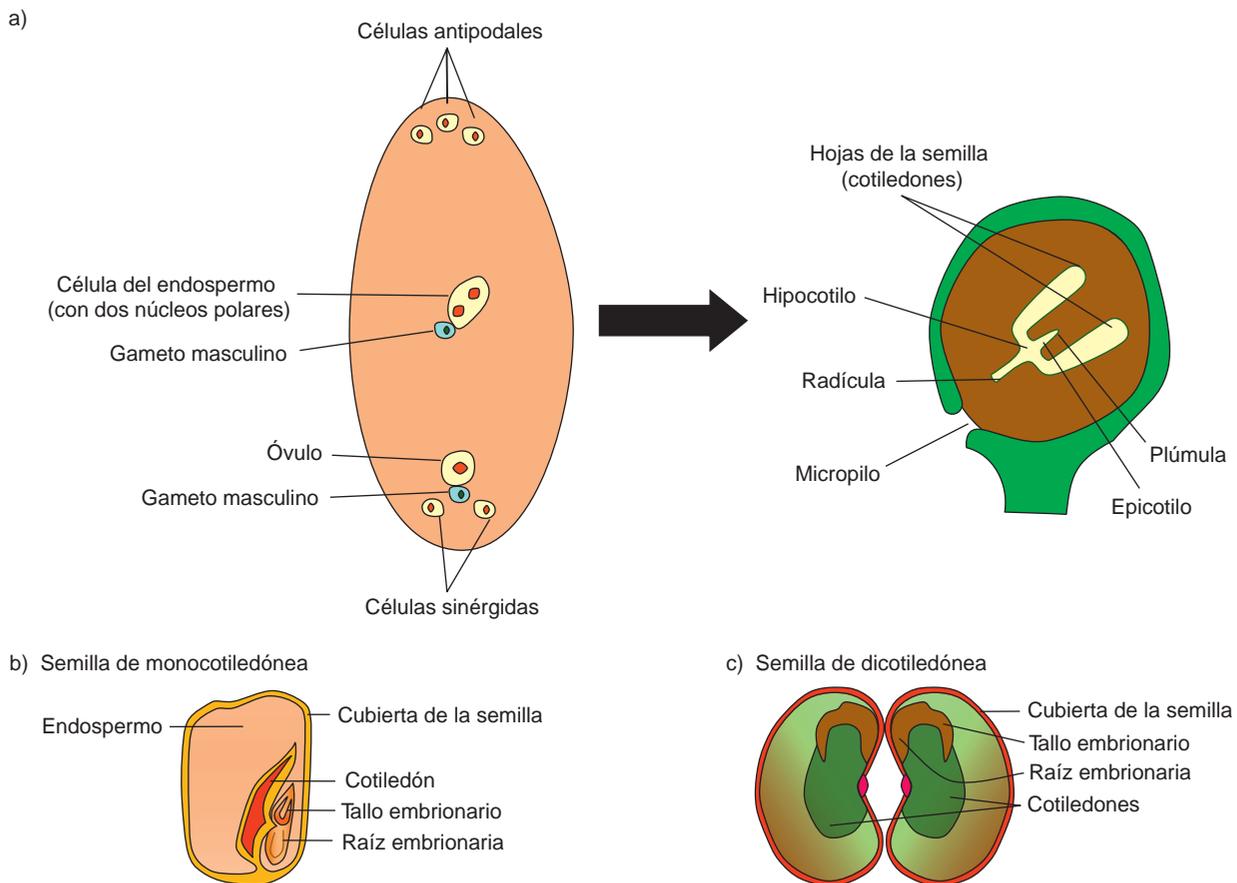


Figura 3.2. Doble fecundación y germinación de la semilla. La doble fecundación es una característica de las angiospermas por las que una célula espermática fecunda el óvulo mientras que otra célula espermática se une a dos corpúsculos polares para dar el endospermo, un tejido $3n$ con función de reserva (a). Una vez que se produce la doble fecundación se produce la formación de la semilla, que es distinta entre las monocotiledóneas (b) y las dicotiledóneas (c) por la presencia de uno o dos cotiledones, los primordios de las futuras hojas de la plántula.

El desarrollo de la semilla se divide habitualmente en cuatro fases, que tienen duración variable según la especie:

- **Histodiferenciación:** en esta fase se produce una gran cantidad de divisiones nucleares y la formación correspondiente de paredes celulares dando origen a muchas células. Las auxinas y las citoquininas intervienen en la regulación de esta fase controlando la mitosis y el ciclo celular mientras que las giberelinas tienen un papel en los procesos de alargamiento celular de los tejidos de reserva y el embrión.
- **Expansión:** en el inicio de esta etapa cesa el crecimiento por división y se produce un crecimiento por elongación celular. La embriogénesis lleva a que aparezcan tejidos bien organizados que realizan funciones concretas en la semilla, entre los que destacan el cotiledón y el endospermo. En estos se produce la acumulación de productos de reserva como proteínas, hidratos de carbono y lípidos. El crecimiento del cotiledón comprende una primera fase de desarrollo con mitosis para posteriormente producirse una segunda fase de elongación celular. En el endospermo inicialmente se producen divisiones nucleares periféricas con una posterior vacuolización próxima a estos núcleos y formación de pared que origina células individualizadas. Después se produce la expansión celular al tiempo que se depositan sustancias de reserva en el centro del endospermo y la formación y diferenciación de las capas aleuronales. La acumulación de sustancias de reserva se produce en cuerpos proteicos, cuerpos lipídicos y amiloplastos.

La regulación de la expansión celular se produce a través de auxinas y giberelinas siendo escasa la presencia de citoquininas que tienden a desaparecer.

- **Maduración y desecación:** son fases más o menos simultáneas. El inicio de la maduración lleva a que se paralice el ciclo celular y se produzca un aumento de los niveles de ácido abscísico. La desecación comienza con un descenso del peso fresco de la semilla al perder agua y aumentar su tolerancia a la desecación. En la tolerancia a la desecación de la mayor parte de las semillas tienen especial importancia las proteínas LEA (*late embryogenic abundant*) y los azúcares. Las proteínas LEA son proteínas hidrófilas que se unen a membranas y a otras

proteínas celulares para preservarlas del estrés que produce la pérdida de agua. El papel de los azúcares parece ser que tiene relación con la estabilización de las membranas al sustituir al agua sobre las superficies macromoleculares.

Generalmente en estos momentos se ha completado el programa genético de desarrollo de la semilla siendo el ácido abscísico el responsable de que la semilla no inicie la germinación y adquiera lo que se denomina estado de dormición primaria. En este punto del desarrollo de la semilla han desaparecido las citoquininas y las formas libres de auxinas y giberelinas, aunque se mantienen en forma conjugada (unidas a otras moléculas).

Conforme avanza el proceso de maduración de la semilla las capas externas inician un proceso de endurecimiento al incorporar más sustancias ceras, cutina o lignina. En la parte final se produce una inhibición general del metabolismo que lleva a que se detecten niveles mínimos de respiración para mantener los niveles basales de los orgánulos celulares y de la semilla en su conjunto.

La mayor parte de las plantas producen semillas que no son capaces de germinar antes de su dispersión, diciéndose que están durmientes, y en algunos casos, este estado puede mantenerse incluso tras la dispersión. Este fenómeno, denominado dormición de la semilla, se define como el bloqueo que tiene lugar en una semilla viable que le impide completar la germinación en condiciones favorables. Puede ser primaria, cuando el bloqueo es antes de la dispersión, o secundaria, cuando se mantiene el bloqueo tras la dispersión.

Para superar el estado de dormición debe actuar el mecanismo adecuado. En el caso de la dormición primaria, tratamientos con frío, luz, giberelinas o etileno pueden hacer que la semilla germine en el laboratorio. Como se ha comentado, depende de los niveles de ácido abscísico y se ha observado en determinadas especies que el tratamiento realizado puede disminuir los niveles de la forma activa de ácido abscísico. Por otro lado, parece que la salida del estado de dormición primaria también tiene relación con un incremento a la sensibilidad a giberelinas.

La dormición secundaria parece relacionarse con los ciclos anuales de las semillas que caen al suelo de tal manera que la salida se produce cuando las con-

diciones ambientales cambian y son adecuadas para germinar. Posiblemente la temperatura y el potencial hídrico del suelo son los factores más importantes a la hora de determinar el carácter cíclico anual de la dormición secundaria, aunque también participan la luz y el NO_3 .

3.5. Germinación de las semillas

La germinación es el proceso que se inicia con la imbibición (la semilla seca toma agua) y finaliza con la emergencia (una parte de la semilla atraviesa las estructuras envolventes de la misma). La imbibición es un proceso que se produce en tres etapas, una primera de absorción rápida de agua, una fase de meseta y una fase final de incremento en la absorción de agua, que coincide con el periodo de elongación del embrión o de la radícula. La duración de cada etapa difiere entre las distintas especies ya que viene determinada por el tipo de semilla y las condiciones externas que se encuentre.

En la primera fase la entrada rápida de agua hace que se produzcan alteraciones temporales en la permeabilidad de las membranas de la semilla, lo que lleva a la pérdida de solutos de bajo peso molecular (iones, ácidos orgánicos, azúcares, aminoácidos, etc.) y de ciertos inhibidores de la germinación como el ácido abscísico o los fenoles. Una vez pasada esta fase la membrana recupera su estabilidad y se reduce la pérdida de solutos.

Al mismo tiempo que entra el agua se produce una reanudación de la actividad metabólica, especialmente de la respiración para obtener la energía necesaria para los procesos siguientes. Debido al déficit interno de oxígeno que tiene la semilla al principio la energía se obtiene por medio de la fermentación. La activación del metabolismo es progresiva e implica la reiniciación de todos los procesos de transcripción y traducción, empezando por los genes del metabolismo básico para continuar con todos aquellos relacionados con la germinación, hasta que las células de la semilla recuperan su actividad completa.

La emergencia radicular es el proceso por el que la radícula o el eje embrionario atraviesa los tejidos envolventes y pasa de un metabolismo preferentemente anaerobio a uno aerobio, marcando el fin de la ger-

minación y el inicio del crecimiento de la plántula. La emergencia se produce principalmente por elongación celular, aunque puede haber mitosis, y se debe a un ablandamiento de la pared celular al que sigue una presión de turgencia de las células localizadas en la zona subapical. Un ejemplo del proceso de germinación de una semilla de una dicotiledónea y la formación de la plántula se muestra en la **Figura 3.3**.

Hasta que la plántula es autosuficiente, lo que ocurre cuando desarrolla su capacidad fotosintética, debe utilizar las reservas que se almacenaron en la semilla. Se produce una hidrólisis de las mismas a través de las enzimas que se sintetizan desde las células aleuronales y que actúan degradando las proteínas, los lípidos y los azúcares almacenados en el endospermo. En todo este proceso participan las giberelinas como principales hormonas reguladoras.

3.6. Crecimiento y desarrollo

El ciclo de vida de las plantas se suele dividir en distintas etapas que permiten una descripción más sencilla del desarrollo o proceso de formación del cuerpo de una planta (**Figura 3.4**). Una característica del desarrollo de las plantas es que la mayor parte de sus órganos tienen origen postembrionario. La plántula que se genera a partir del embrión presenta una raíz, unos cotiledones, un pequeño tallo y, en algunos casos, primordios foliares. En la zona apical y en la radicular tiene dos meristemas con células indiferenciadas y capacidad mitótica que son los responsables del desarrollo de la planta.

Tras la germinación, el meristemo apical inicia el desarrollo de la parte aérea de la planta, que es el resultado de la producción repetitiva de primordios de órganos y de células del tallo. De esta forma se producen estructuras similares que tienen un segmento de tallo o entrenudo y un nudo en el que se sitúa la hoja con un meristemo axilar, que tiene capacidad de originar una rama que da lugar a la misma estructura. Este desarrollo postembrionario permite que la planta, ante su falta de motilidad, pueda reaccionar a los cambios ambientales generando nuevas estructuras funcionales. Por ejemplo, si dos hojas de una misma planta se forman con distinto grado de iluminación presentarán un tamaño, una morfología, una

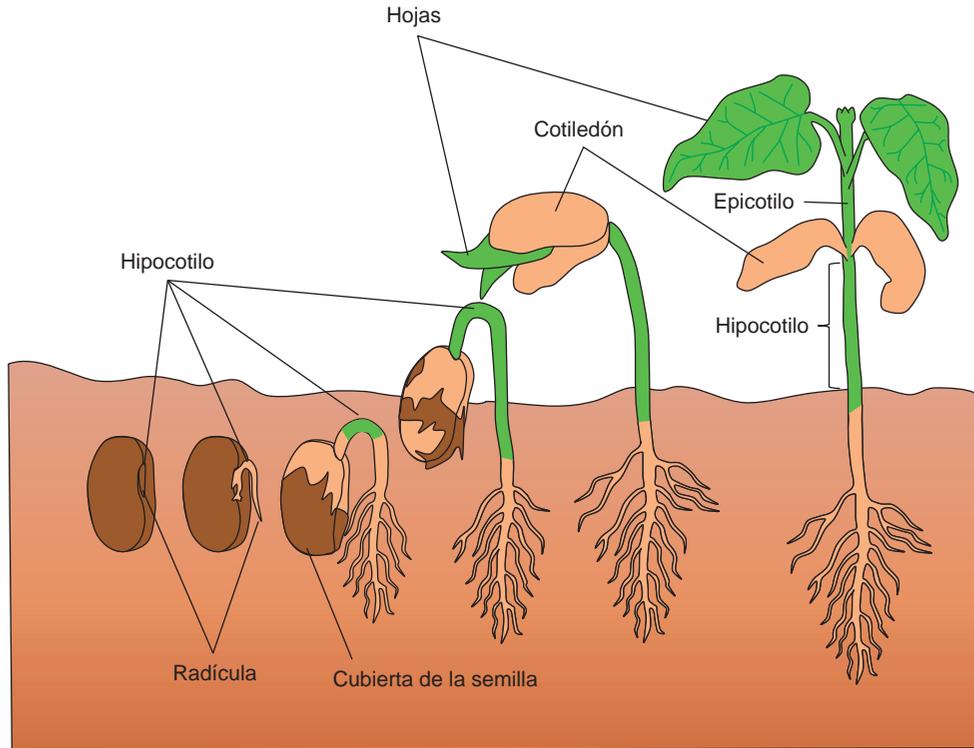


Figura 3.3. Germinación de la semilla y formación de la plántula. La semilla comienza la germinación desarrollando la raíz para obtener el agua y los minerales que necesita mientras aprovecha las sustancias de reserva que posee. Una vez llega a la superficie despliega los cotiledones y comienza la formación de hojas para realizar la fotosíntesis. Hasta el momento de empezar la fotosíntesis el individuo depende de las reservas de la semilla.

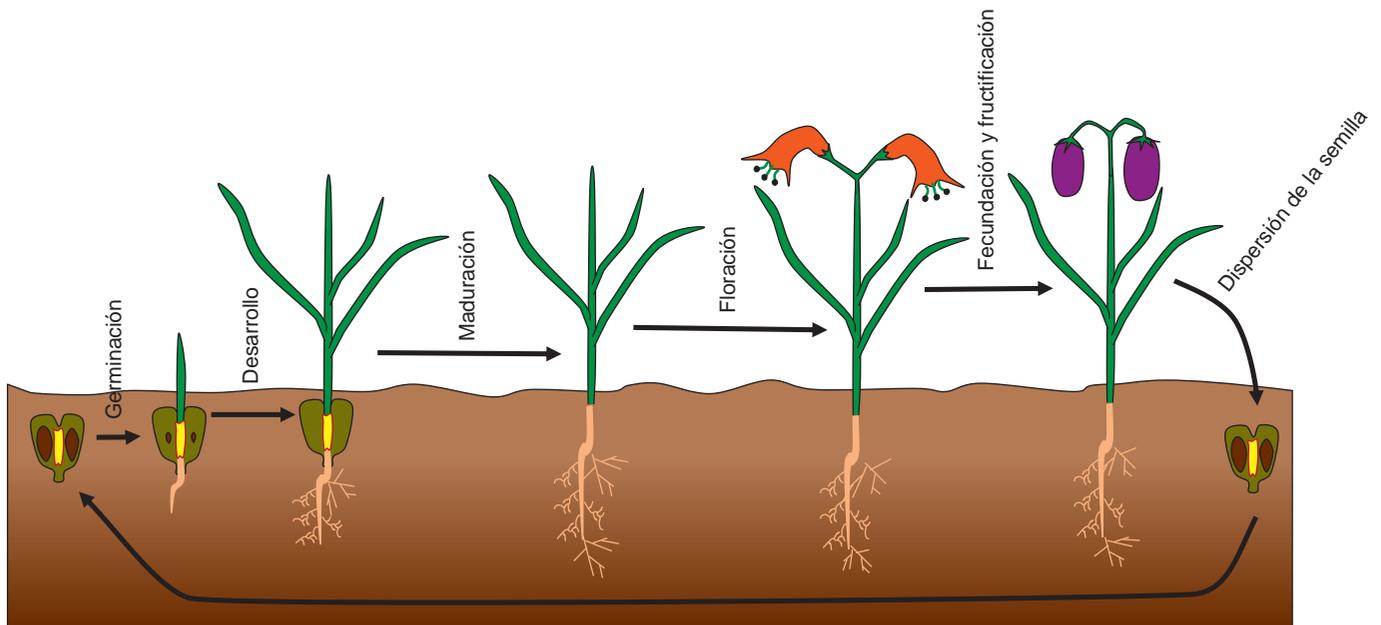


Figura 3.4. Fases de la vida de una planta. Tras la germinación, la plántula crece hasta convertirse en un individuo maduro capaz de realizar la reproducción. Para ello debe desarrollar las flores a partir de los meristemas modificados, en las cuales encontramos los gametos que realizarán la fertilización. A partir de la flor se produce una serie de transformaciones que originan el fruto, un sistema de dispersión de la semilla que se presenta en múltiples formas y permite a la planta colonizar otros lugares. Una vez la semilla alcanza el suelo y encuentra las condiciones adecuadas, germina para dar un nuevo individuo.

anatomía y una composición proteica y pigmentaria distinta, de tal manera que cada una de ellas reaccionará a la radiación que recibe de la mejor manera posible. Esto supone que el desarrollo de las plantas es constante, presentando un fenotipo más plástico que el de los animales.

Desde el punto de vista fisiológico, el desarrollo de la planta después de la germinación se puede dividir de diversas formas siendo la más sencilla distinguir una etapa juvenil, una etapa adulta o madura y una etapa senescente.

En la etapa juvenil los procesos que predominan son todos aquellos relacionados con el crecimiento vegetativo ya que es una fase que se establece entre el fin de la germinación y el inicio del proceso reproductivo. Su duración depende de la especie y las condiciones ambientales, variando entre los días y semanas de las plantas herbáceas hasta los años de las especies leñosas.

La etapa madura o adulta comprende el periodo en el que la planta es capaz de florecer si se dan las condiciones necesarias. La transición entre ambas etapas es lo que se conoce como cambio de fase y depende de las transformaciones que se producen en los meristemas, especialmente del cambio de meristemo vegetativo a meristemo reproductivo. Además también se producen otras modificaciones a nivel de arquitectura de la planta, fisiología y morfología. En la **Tabla 3.1** se indican algunas diferencias entre el estado juvenil y el adulto que se observan en ciertas especies. La regulación del cambio de fase es principalmente hormonal, teniendo un papel relevante las giberelinas.

La etapa senescente se identifica a menudo con una etapa terminal pero este concepto es erróneo ya que la senescencia es un proceso de desarrollo cuyo objetivo es eliminar y reciclar de manera ordenada estructuras y moléculas que ya no son útiles para la planta en un momento dado. En las plantas herbáceas anuales se produce la senescencia monocárpica, donde el proceso concluye con la muerte del individuo y los componentes reciclados se almacenan en la semilla para que los emplee la siguiente generación. En las plantas de ciclo plurianual se da la senescencia policárpica, produciéndose la senescencia en órganos como las hojas, las flores y los frutos cuando han finalizado su periodo de vida. En la **Tabla 3.2** se indican procesos de senescencia que se dan en diferentes etapas del desarrollo.

Tabla 3.1. Comparación de las características de la fase juvenil y la fase adulta de una planta.

Característica	Fase juvenil	Fase adulta
Tipo de crecimiento	Crecimiento horizontal (plagiotrópico)	Crecimiento vertical (ortotrópico)
Forma de la hoja	Palmada (3, 5 lóbulos) Acicular	Entera ovalada En forma de escama
Disposición de las hojas en la rama (filotaxia)	Opuesta, alterna	Alterna, espiral
Presencia de espinas	Sí	No
Ramas	Forman ángulos obtusos	Forman ángulos agudos
Caída de hojas otoñal	No ocurre	Sí ocurre
Capacidad de organogénesis <i>in vivo</i>	Alta	Baja
Meristemo apical	Cúpula meristemática pequeña	Cúpula meristemática grande

La senescencia mejor estudiada es la de las hojas, donde se producen cambios celulares complejos que son similares a los que se producen durante la senescencia en otros órganos y tejidos. En general, los primeros cambios incluyen la degradación de los cuerpos proteicos y una transición del retículo endoplásmico, que se torna tubular y vesiculado. Posteriormente se produce una clarificación del citoplasma con una desaparición de los orgánulos, siendo los primeros en desaparecer los cloroplastos y el último el núcleo. En las fases finales la membrana del tonoplasto se fragmenta y se pierde la compartimentación celular. A nivel metabólico los procesos de degradación predominan sobre los de síntesis y los productos resultantes se almacenan en estructuras de reserva o se desvían hacia zonas en crecimiento como yemas, hojas, frutos o semillas.

Como cualquier proceso de desarrollo, la senescencia se encuentra regulada por procesos endógenos y ambientales. Existe un control genético del proceso

que se refleja en los niveles de determinados reguladores del crecimiento y en el desarrollo reproductivo, siendo también importante la edad del individuo. En el caso de la hoja, por ejemplo, en ausencia de factores externos es su propia edad la que determina la entrada en senescencia, generalmente en relación a su capacidad fotosintética que disminuye con el tiempo. Este factor varía según la especie ya que depende en gran medida del genoma de la planta. En otros casos, como algunas plantas anuales, es la situación reproductiva de la planta lo que determina la entrada en senescencia de los tejidos vegetativos y, posteriormente, de los tejidos reproductivos como resultado de un control correlativo entre órganos.

Respecto a las hormonas que puedan intervenir en el control de la senescencia, las auxinas, las giberelinas, el ácido abscísico, el etileno y las citoquininas tienen un papel en el proceso siendo generalmente inhibida por las auxinas, las citoquininas y las giberelinas y favorecida por el ácido abscísico y el etileno. Además, también se ha observado que otros compuestos como el ácido jasmónico, el ácido salicílico y los brassinosteroides actúan favoreciendo la senescencia mientras que las poliaminas la inhiben.

En cuanto a las señales ambientales que pueden regular la senescencia tenemos distintos tipos de estrés que actúan como promotores de la senescencia. Situaciones de sequía, estrés oxidativo, altas temperaturas o las agresiones por otros organismos hacen que la planta trate de desprenderse de órganos y tejidos no esenciales, bien para evitar la progresión de un patógeno o bien para dirigir los nutrientes hacia órganos esenciales como puedan ser los reproductivos.

En el caso de las flores y los frutos su propia naturaleza hace que la senescencia sea un paso inevitable. En las flores, tras la polinización, se produce la senescencia de la corola (sépalos y pétalos) y de los estambres mientras que el carpelo polinizado se desarrolla para originar el fruto. En algunos casos interviene el etileno recibiendo este tipo de flores el nombre de climatéricas mientras que en aquellos casos que no participa se habla de flores no climatéricas. El proceso de senescencia es similar al de las hojas con una hidrólisis de componentes celulares cuyos productos se dirigen al ovario, a la semilla y a otros tejidos en crecimiento.

En el fruto la senescencia es necesaria para que se produzca la dispersión de la semilla. El fruto procede del desarrollo del ovario y ofrece un entorno adecuado a la semilla para su maduración y dispersión. Siguiendo un proceso similar a lo que ocurre en la hoja, se produce una hidrólisis de componentes pero con la diferencia de que se acumulan en forma de azúcares y ácidos que dan al fruto un sabor atractivo. Si la fruta no se consume, continúa con el proceso de maduración que lleva a que se vaya deteriorando progresivamente. Un cambio importante es la degradación de las paredes celulares que se produce por la acción de enzimas hidrolíticas, reblandeciendo el fruto. En todo este proceso de senescencia hay un programa genético que lleva a la expresión de las distintas enzimas y una regulación de tipo hormonal. Al igual que ocurre en las flores, se diferencian frutos climatéricos y no climatéricos en función de su respuesta al etileno.

El proceso por el que la planta se desprende de hojas, frutos, flores o pequeñas ramas se conoce como abscisión. Es el resultado de una secuencia de pasos bioquímicos y celulares que llevan a la separación de células en zonas determinadas que se denominan zonas de abscisión. Las células de estas zonas se encuentran programadas para realizar el proceso y se diferencian morfológicamente del resto de células que no se van a separar.

Tabla 3.2. Senescencia en las distintas etapas de vida del individuo.

Etapas del desarrollo	Proceso de senescencia
Plántula	De cotiledones. En la diferenciación de traqueidas y tubos cribosos. De los pelos radiculares y las células del ápice radicular.
Vegetativo	En la diferenciación y el recambio celulares. De la hoja, secuencial o sincrónica. En el desarrollo de espinas y púas. En el proceso de abscisión.
Floración	En la abscisión de partes florales.
Fructificación	De toda la planta (monocárpica). De tallos aéreos. De frutos secos y su dehiscencia. De frutos carnosos y su abscisión.

A menudo se relaciona la abscisión con la senescencia por ser el medio por el que la planta se deshace de las hojas, frutos y flores senescentes pero esto no implica que no pueda darse la abscisión sin que se haya producido senescencia. El mecanismo de la abscisión consiste en la disolución de las paredes que unen los distintos estratos celulares de la zona de abscisión, proceso que se puede activar por un programa de desarrollo o por señales ambientales. Al mismo tiempo, se produce un crecimiento de una capa celular más próxima a la planta que provoca que la lámina media entre esta capa y la adyacente se disuelva, generando un plano de ruptura. El crecimiento de esta capa y su suberización junto con el viento son los que finalmente llevan a que se produzca la separación del órgano. La herida resultante se sella por medio de depósitos de suberina, lignina o sustancias gomosas procedentes de los vasos que quedan al descubierto.

El control de la abscisión depende en gran medida del equilibrio entre dos tipos de hormonas, las auxinas y el etileno. Mientras las auxinas frenan el proceso, el etileno actúa como promotor por lo que según el predominio de una u otra la decisión se decanta por la abscisión o no.

3.7. Floración

La floración es la etapa del desarrollo con la que se inicia la fase reproductiva de la planta. Se debe dar en el momento y lugar adecuados, además de presentar cierta sincronía entre los individuos de una misma región para que se pueda establecer el intercambio genético entre ellos. Esto, unido a la imposibilidad de moverse, ha hecho que las plantas desarrollen mecanismos de control del momento de la floración que aseguren el éxito reproductivo.

La floración puede considerarse como un cambio del patrón de desarrollo habitual en la planta que se produce cuando esta alcanza un determinado tamaño y en respuesta a determinados factores ambientales y endógenos. El desarrollo de la hoja se inhibe para dar lugar a una bráctea o desaparece mientras que el meristemo axilar se transforma en un meristemo floral para dar una flor en vez de una rama.

Las especies herbáceas anuales que finalizan su ciclo vital con la producción de semillas se denominan monocárpicas porque florecen una sola vez, mientras

que las especies policárpicas (leñosas y herbáceas) florecen más de una vez. En las primeras, el meristemo apical puede dar lugar a una flor o producir inflorescencias hasta que muere por la senescencia de toda la planta mientras que en las segundas algunos de los meristemos permanecen en estado quiescente dentro de estructuras denominadas yemas.

Antes de florecer la planta debe superar su periodo juvenil y alcanzar el periodo de madurez reproductiva. La imposibilidad de florecer durante la fase juvenil se debe a que los órganos que participan en la floración no son capaces de responder a los estímulos como ocurre con la falta de sensibilidad de las hojas juveniles al fotoperiodo o a otras condiciones ambientales inductivas. Además, el meristemo apical no es sensible a las señales procedentes de las hojas y no inicia el proceso reproductivo.

A nivel ambiental existen dos factores que varían de manera regular a lo largo del año: la duración relativa de los periodos de luz y oscuridad, el fotoperiodo, y la temperatura. Ambos factores cambian de manera gradual conforme nos alejamos del ecuador hacia los polos, de tal forma que la mayor parte de las especies vegetales han desarrollado mecanismos para reconocer las variaciones y detectar el momento adecuado para florecer. Aunque se suele diferenciar entre especies con requerimientos de fotoperiodo o requerimientos de temperatura, en general los requerimientos de cada especie son complejos y no dependen solo de un factor. Según el grado de necesidad de determinadas condiciones se habla de requerimientos absolutos, cuando la planta no florece a menos que se den unas condiciones determinadas, y de requerimientos relativos, cuando la planta florece en distintas condiciones pero estas marcan que la floración se produzca de una forma más o menos acelerada. En algunas especies, denominadas autónomas, se puede observar que la floración depende del estado de desarrollo siendo independiente de las condiciones ambientales.

La longitud del fotoperiodo regula muchos procesos en las plantas pero en este caso este factor determina si la planta entra en su desarrollo reproductivo o mantiene el estado vegetativo. De acuerdo a su respuesta al fotoperiodo se distinguen tres tipos de plantas: de día largo, de día corto y neutras. Las primeras requieren días largos para florecer, las segundas días cortos y las últimas florecen independientemente del fotoperiodo. Además de estos tres tipos básicos

de respuesta puede haber combinaciones de tal forma que, por ejemplo, puede haber plantas que requieran inicialmente días largos y posteriormente días cortos para florecer.

Cada especie que requiere un determinado fotoperiodo presenta lo que se conoce como fotoperiodo crítico, es decir, una longitud del día a partir de la cual se induce la floración. En las plantas de día largo la floración se produce si el día sobrepasa este fotoperiodo mientras que en las de día corto sucede lo contrario, el día debe tener menor duración que este fotoperiodo crítico. Además de la duración del día también puede ser importante la intensidad del estímulo. Hay plantas que con un solo fotoperiodo inician la floración mientras que otras precisan de varios fotoperiodos.

La detección de la duración del fotoperiodo se realiza a través de sensores específicos, que se denominan fotorreceptores, y en el caso de la floración tienen importancia los fitocromos y los criptocromos. Estos sensores participan en los llamados ritmos circadianos que regulan un gran número de procesos en la planta. Los mecanismos que generan los ritmos circadianos implican tres elementos. El primer elemento es un sistema o reloj que genera un ritmo de aproximadamente veinticuatro horas, el segundo elemento es un sistema de sincronización con respecto a los ciclos diarios de luz y oscuridad y el tercer elemento es un sistema de transmisión de la señal que genera el reloj para regular los distintos procesos fisiológicos. En *Arabidopsis* el oscilador central, o reloj, se compone de al menos cuatro proteínas mientras que la sincronización de este sistema con los ciclos diarios de luz y oscuridad se produciría a través de los fotocromos y criptocromos.

La respuesta de los fotorreceptores, especialmente el fitocromo, en las plantas se traduce en la floración por acción del florigeno, una sustancia que durante muchos años no se supo qué naturaleza tenía pero se sabía que debía existir por los distintos experimentos que se realizaban. Por ejemplo, cuando una planta de día corto expuesta a la luz tenía hojas, la planta florecía. Sin embargo, si se exponía solo el meristemo apical no se producía la floración. De estos experimentos se dedujo que el florigeno se producía en las hojas y a través del floema llegaba a los meristemos apicales o axilares para transformarlos en tejidos reproductivos (primero flores y luego frutos).

La identificación del florigeno se realizó en 2007 y resultó ser una proteína conservada entre las distintas

especies. El día largo produce un aumento del fitocromo infrarrojo en las células de las hojas que se transloca al núcleo de tal forma que en las plantas de día largo activa la síntesis de esta proteína mientras que en las de día corto lleva a la síntesis de un inhibidor de la floración. Cuando los días son cortos, las plantas de día largo no son capaces de transformar suficiente fitocromo rojo a infrarrojo y no se produce la síntesis de la proteína mientras que en las de día corto este efecto inactiva la síntesis del inhibidor permitiendo que se sintetice la proteína. El florigeno, o proteína FT, se sintetiza en las células del floema de las hojas y se transporta hasta el meristemo por el floema, donde estimula la transformación del tejido vegetativo en tejido reproductor (Figura 3.5).

La presencia del florigeno no supone que no existan otros elementos que participen en la regulación de la floración. De todos los reguladores hormonales, las giberelinas son las que tienen un papel más acusado en la floración de ciertas especies de día corto.

En cuanto a la temperatura, se conoce desde hace tiempo que la exposición a temperaturas bajas acelera el tiempo de floración en ciertas plantas. A este fenómeno se le conoce como vernalización. La floración de estas plantas requiere la exposición al frío invernal, bien en su estado vegetativo o bien como semillas hidratadas o germinadas en el suelo. En función de los requerimientos que tienen se diferencian requerimientos cualitativos, no florecen a menos que se expongan a temperaturas bajas durante un periodo determinado de tiempo, o requerimientos cuantitativos, la floración se acelera más cuanto mayor es la exposición a temperaturas bajas. A menudo estos requerimientos se combinan con el fotoperiodo, por lo que la floración es una combinación de las distintas condiciones posibles.

En el efecto de la vernalización los factores importantes son la temperatura, el tiempo de exposición y el estado de desarrollo de la planta. En general, si la planta se encuentra en un estado vegetativo inicial la exposición a temperaturas menores de 10 °C acelera la floración, siempre y cuando no se alcance la temperatura por debajo de la cual se congelan los fluidos extracelulares (aproximadamente -4 °C). En estas plantas, cuanto mayor es el tiempo de exposición y más baja es la temperatura, más rápido se produce la floración. De igual manera, el efecto de la vernalización es más acusado si la planta se expone en fase de semilla hidratada o de plántula que de planta adulta.

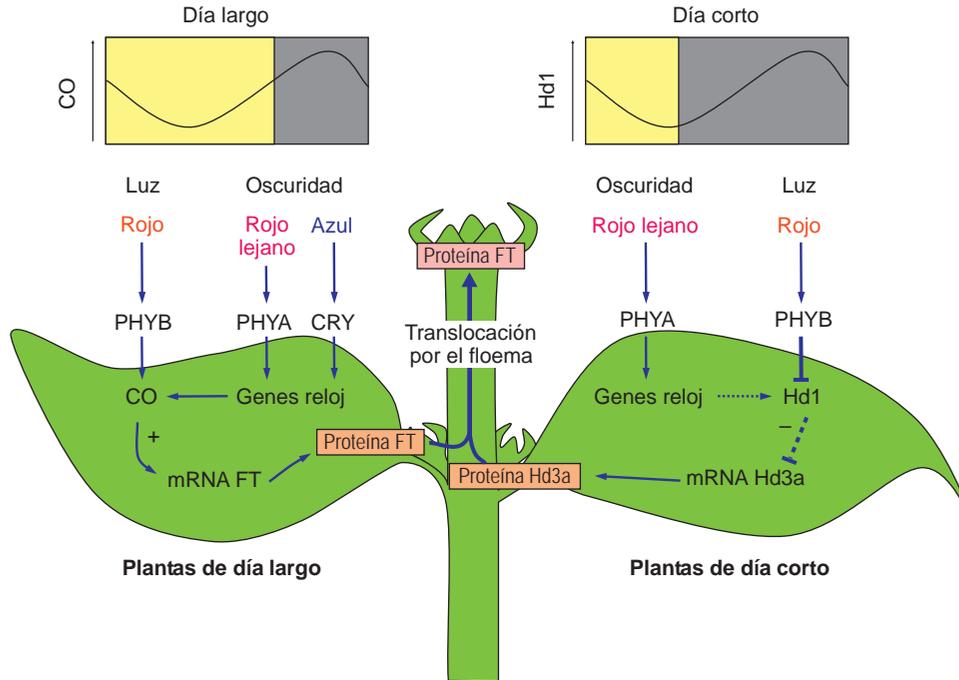


Figura 3.5. Floración y florigeno. El florigeno es un nuevo factor que participa en el proceso de la floración. Según la necesidad que tiene la planta de horas de luz se consideran plantas de día largo y plantas de día corto. En el caso de las plantas de día largo la correcta duración del fotoperiodo produce la síntesis de la proteína CO que, a su vez, activa la expresión del gen de la proteína FT, el florigeno, que se dirige al meristemo floral por el floema activando la floración. En el caso de las plantas de día corto la duración adecuada del día provoca la inhibición de una proteína que reprimía la expresión de la proteína responsable de la floración, así esta se puede expresar y se produce la floración.

A diferencia de lo que ocurre en el caso del fotoperiodo, en la vernalización es el meristemo apical el que debe ser expuesto al estímulo para que se produzca la floración. Dado que los meristemos de las plántulas no florecen hasta que completan el desarrollo vegetativo, el efecto debe durar hasta entonces y mantenerse a través de las sucesivas divisiones celulares. Los estudios a nivel molecular para discernir la regulación de este fenómeno han mostrado que, a diferencia de lo que ocurre con el fotoperiodo, en el caso de la vernalización los genes implicados en el proceso son muy diversos entre las distintas especies indicando que cada grupo botánico ha reclutado un conjunto distinto de genes para esta función.

El desarrollo de la flor en sí mismo comienza con el estímulo de la floración. Una vez que se ha producido, en el meristemo se produce una gran actividad mitótica, especialmente en las zonas laterales donde se generan los nuevos primordios. El estímulo floral también provoca el cambio de identidad del meristemo hacia meristemo floral, aunque el patrón de desarrollo es similar en ambos casos y las estructuras generadas presentan distinto grado de variación entre

ambas situaciones. Se podría decir que una flor es una rama en la que las hojas se han modificado en los distintos órganos florales. Los primordios del meristemo floral darán lugar a las distintas partes de la flor: sépalos, pétalos, estambres y carpelos.

En las especies leñosas es frecuente que los meristemos florales se inicien en verano durante la etapa de mayor crecimiento y reduzcan su actividad durante el otoño quedando englobados en unas estructuras denominadas yemas, que se mantienen en estado de dormición hasta la primavera siguiente. Tanto la dormición como la inducción del desarrollo de las yemas se regulan por factores ambientales y hormonales. La dormición es similar a la de las semillas, participando el ácido abscísico que induce la reducción de la actividad metabólica a niveles mínimos. La salida de la dormición se produce por el efecto de las giberelinas, de manera similar a lo que ocurría en la semilla. Entre los factores ambientales que actúan encontramos el fotoperiodo y la temperatura así como la falta de agua en determinadas especies. La influencia de estos factores es en ambos sentidos, tanto para la entrada como la salida de la dormición.

Cuestiones de repaso

1. Dentro de las plantas existen varios tipos de reproducción. Explicar los distintos tipos que se conocen.
2. La flor es parte crucial en el proceso de reproducción sexual. Dibujar una flor indicando los elementos que la componen y la función que desempeñan.
3. Definir embrión y semilla explicando la diferencia entre ambos. ¿Cómo se puede dispersar la semilla para poder reproducirse?
4. ¿Qué es la floración? Explicar la relación entre la floración y los ritmos circadianos.
5. Una planta pasa, a lo largo de su vida, por distintas etapas. Realizar un esquema cronológico de esas etapas indicando las características más relevantes de las mismas.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. La fecundación doble que se observa en angiospermas da lugar a:
 - a) un endospermo n y un cigoto $2n$
 - b) un endospermo $3n$ y un cigoto $2n$
 - c) un endospermo $2n$ y un cigoto n
 - d) un endospermo $2n$ y un cigoto $3n$
2. El esporofito:
 - a) es el individuo haploide en la alternancia de generaciones
 - b) es el embrión que da lugar al endospermo
 - c) es un individuo $2n$
 - d) es una flor que crece a partir de una hoja
3. En la formación del gameto femenino se produce:
 - a) una meiosis seguida de cuatro mitosis que produce siete células como resultado final
 - b) una meiosis seguida de cuatro mitosis que produce diez células como resultado final
 - c) una meiosis que produce ocho células como resultado final
 - d) una mitosis seguida de cuatro meiosis que produce ocho células como resultado final
4. Una forma de reproducción vegetativa en plantas es:
 - a) la apomixis
 - b) los rizomas
 - c) la partenogénesis
 - d) la gemación
5. La autoincompatibilidad busca:
 - a) permitir la autofertilización de una planta
 - b) producir el rechazo de injertos de otras plantas
 - c) promover la variación genética
 - d) fomentar la endogamia
6. La doble fecundación se produce gracias a:
 - a) las dos células espermáticas
 - b) las dos células ferilizadoras
 - c) las dos células gametofíticas
 - d) las dos células antípodas
7. La floración se debe a:
 - a) la activación de un único gen
 - b) la inactivación de un gen
 - c) una cascada de expresión génica
 - d) la inhibición de un promotor
8. La alternancia de generaciones en las plantas quiere decir:
 - a) que solo hay un adulto cada dos generaciones
 - b) que hay una alternancia entre una planta perenne y una anual
 - c) que hay una generación que produce esporas y otra generación que produce gametos
 - d) que la planta produce en una generación plantas macho y en la siguiente plantas hembra

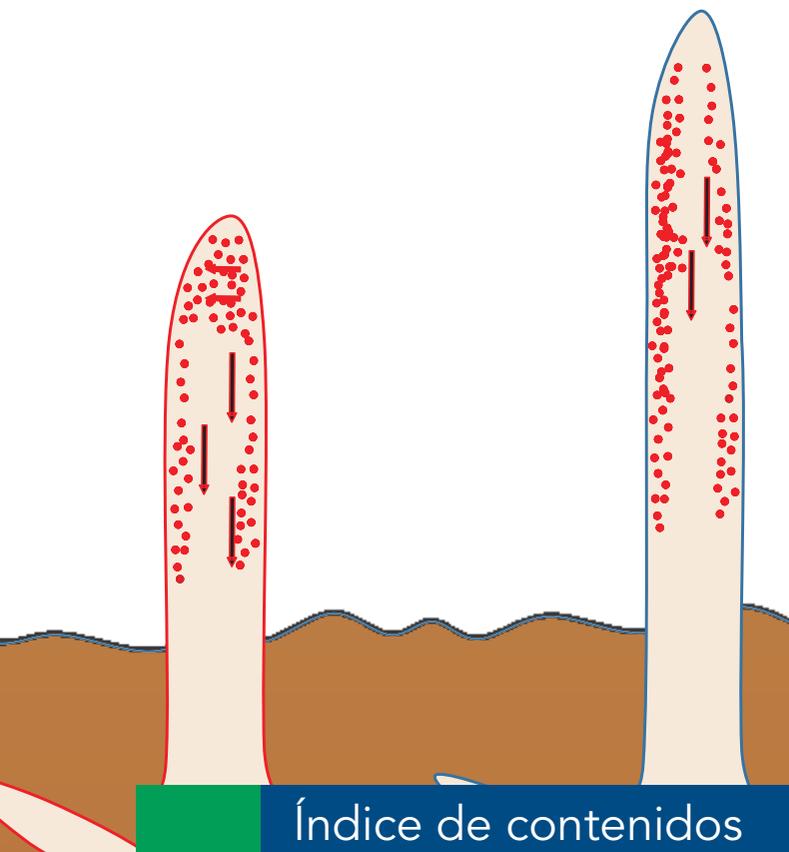
9. Los meristemos que se diferencian para dar flores se dice que tienen un crecimiento:
- determinado
 - modificado
 - indeterminado
 - impreciso
10. En el proceso de floración tiene mucha relevancia:
- la cantidad de agua disponible
 - la duración del día
 - la altura de la planta
 - la intensidad de luz
11. El gametangio es:
- una estructura unicelular o pluricelular que produce gametos
 - una estructura unicelular o pluricelular que contiene esporas
 - un gameto propio de las angiospermas
 - una de las formas pluricelulares de las angiospermas
12. El esporofito:
- es un órgano que contiene esporas
 - es un órgano que contiene gametos
 - posee muchas raíces delgadas similares
 - posee raíces que salen de las hojas
13. En la estructura de la hoja diferenciamos:
- lámina y tallo
 - tallo y brote
 - pecíolo y lámina
 - pecíolo y brote
14. Entre las células parenquimáticas encontramos:
- las células de la pared celular
 - las células fotosintéticas de las hojas
 - las células de la madera
 - las células de los elementos traqueales
15. Las células del floema se conocen como:
- traqueidas
 - elementos traqueales
 - elementos del tubo criboso
 - floemocitos
16. El patrón apical-basal se refiere:
- a la disposición de células y tejidos a lo largo del eje principal del vástago
 - a la disposición de células y tejidos en sentido concéntrico desde el eje principal del vástago
 - a la disposición de la hoja en el vástago
 - a la disposición de las raíces en un sistema de raíces
17. Los meristemos laterales:
- dan origen al cuerpo primario de la planta
 - dan lugar a las hojas
 - son responsables del crecimiento secundario de la planta
 - dan lugar a las flores
18. En la estructura de una raíz se pueden diferenciar:
- pecíolo, cofia radicular y lámina
 - cofia radicular, zona de división celular, zona de alargamiento y zona de diferenciación
 - cofia radicular, meristemo apical y cámbium del corcho
 - cámbium vascular, epidermis y estele
19. El mesofilo se puede encontrar en:
- flores
 - raíces
 - tallo
 - hojas
20. En el crecimiento secundario de una planta:
- la madera es el xilema
 - la madera es el suberógeno
 - la madera es el cámbium vascular
 - la madera es el floema

Bibliografía utilizada

- Azcón-Bieto, Joaquín; Talón, Manuel. *Fundamentos de fisiología vegetal* (2.^a Ed.). Editorial McGraw-Hill, 2008.
- Campbell, Neil; Reece, Jane. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana, 2007.
- MacAdam, Jennifer. *Structure and function of plants*. Editorial Wiley-Blackwell, 2009.
- Sadava, David; Heller, Graig; Orians, Gordon; Purves, William; Hillis, David. *Vida. La ciencia de la biología* (8.^a Ed.). Editorial Panamericana, 2008.
- Taiz, Lincoln; Zeiger, Eduardo. *Plant Physiology* (4.^a Ed.). Editorial Sinauer, 2006.

CAPÍTULO 4

HORMONAS VEGETALES: DESARROLLO Y RESPUESTA DE LAS PLANTAS CON FLOR AL AMBIENTE



Índice de contenidos

- 4.1. Introducción
- 4.2. Hormonas vegetales: conceptos básicos
- 4.3. Auxina
- 4.4. Giberelinas
- 4.5. Citoquininas
- 4.6. Etileno
- 4.7. Ácido Abscísico
- 4.8. Brasinoesteroides
- 4.9. Oligosacarinas
- 4.10. Fitocromos
- 4.11. Inmunidad frente a agentes patógenos
- 4.12. Fisiología del estrés

RESUMEN

Las plantas son seres vivos que no pueden escapar de las condiciones que les rodean por lo que deben desarrollar mecanismos para responder a los cambios a los que se ven sometidas. Además, el ciclo vital de una planta implica una serie de etapas que se controlan para poder coordinar los distintos fenómenos que se dan en los diferentes órganos y tejidos del individuo. Los responsables de ese control son las hormonas vegetales, unas sustancias denominadas así por su propiedad de actuar a concentraciones muy bajas y de regular los cambios gracias a los equilibrios que alcanzan entre sus efectos.

Debido a la diversidad de hábitat que colonizan las plantas así como la gran variedad de productos que presentan con actividad hormonal, es complicado realizar una clasificación de las hormonas vegetales aunque, en general, se distinguen cinco grupos principales a los que se añaden los particulares de cada especie. Los cinco tipos de hormonas básicas de las angiospermas son las auxinas, las giberelinas, el etileno, el ácido abscísico y las citoquininas.

Por otro lado, las plantas, como los animales y el resto de seres vivos, responden al ambiente para poder mantener su equilibrio interno. Para lograrlo, han desarrollado una serie de adaptaciones a los distintos agentes que les pueden afectar como son la sequía, las altas temperaturas o los suelos con alta salinidad.

Objetivos de estudio:

- Conocer las distintas hormonas que presentan las angiospermas.
- Integrar los efectos de las distintas hormonas para entender la regulación de los procesos fisiológicos de las angiospermas.
- Conocer y entender los mecanismos de adaptación de las angiospermas a las situaciones extremas que se encuentran en los hábitats que colonizan.

4.1. Introducción

Las plantas responden de manera habitual a estímulos del ambiente como la temperatura, la luz, la gravedad o a los ataques de otros organismos. Al ser organismos inmóviles, no tienen la posibilidad de escapar como hacen los animales por lo que han desarrollado mecanismos de respuesta para superar las distintas situaciones a las que se enfrentan a lo largo de su vida, interviniendo en muchos de ellos las hormonas vegetales. Se entiende por hormona vegetal a una sustancia, que puede ser de muy diversa naturaleza química, que tiene diversos efectos sobre la planta y que al actuar conjuntamente con otras ofrece a la planta un amplio abanico de posibilidades de adaptación al entorno.

Por otro lado, a la hora de asegurar la supervivencia de la especie las respuestas más importantes de la planta son las relacionadas con la floración, la producción de semillas y la germinación. Cada especie ha desarrollado su propia estrategia para superar este desafío y adaptarse lo mejor posible al entorno en que vive.

El presente tema se acerca a la acción de las hormonas vegetales y a las situaciones en las que se producen, analizando tanto el papel que presentan en el desarrollo como en la respuesta a los retos ambientales que se plantean al individuo.

4.2. Hormonas vegetales: conceptos básicos

La denominación de hormonas a estas sustancias vegetales que causan un efecto cuando aparecen en pequeñas cantidades se debe a su homología con las hormonas animales. En general, son mensajeros químicos de muy diversa naturaleza química que actúan en bajas concentraciones y a distancia del lugar donde se producen. Las células susceptibles a cada hormona presentan receptores específicos, en la membrana o en el citoplasma, que transmiten la señal para que se produzca una respuesta fisiológica variada que puede incluir modificaciones en la actividad de enzimas, en la permeabilidad de la membrana o la activación/inhibición de la transcripción de genes (**Figura 4.1**). Los efectos que se produzcan dependerán de la sensibilidad de la célula o el tejido afectado así como de las concentraciones de la hormona.

Para comprender la acción de las hormonas es necesario tener presente que los efectos se observan a diferentes niveles y que se pueden producir de manera secuencial. Aunque las hormonas actúan a nivel celular, las respuestas que generan se observan en distintos niveles, tanto celulares como tisulares o de individuo completo. Los cambios que producen a menudo son producto de activaciones en forma de cascada que amplifica la respuesta de tal manera que no es raro diferenciar entre efectos tempranos y tardíos en la acción hormonal, poniendo así de manifiesto las distintas velocidades que presentan los procesos fisiológicos en función de su importancia y la necesidad en la inmediatez para la supervivencia. Por ejemplo, un aumento brusco en la temperatura de un día para otro necesita una respuesta adaptativa rápida mientras que un aumento en la temperatura gradual a lo largo de varios días precisa de una respuesta más lenta que puede implicar la activación o la inhibición de mecanismos diferentes a los anteriores.

Las hormonas vegetales pueden ejercer tanto efectos a corto plazo como a medio y largo plazo, participando tanto en respuestas inmediatas al ambiente como en el desarrollo de la planta produciendo cambios estructurales o funcionales. Es frecuente que el resultado final no sea producto de una sola hormona sino que intervengan varias, permitiendo así una amplia variedad de respuestas según las hormonas implicadas.

A menudo los procesos fisiológicos se encuentran regulados por dos o más hormonas que realizan papeles antagónicos o complementarios, de tal forma que el efecto final que muestra la planta depende del equilibrio en las concentraciones de cada participante del proceso. En general, todas las hormonas vegetales participan de una manera u otra en los distintos procesos del desarrollo, llegando incluso a ejercer una misma hormona efectos opuestos en tejidos diferentes. Por otro lado, también es preciso tener en cuenta que unas hormonas pueden modificar los niveles de síntesis y liberación de otra hormona, aunque estos procesos varían según la especie. La auxina, por ejemplo, puede estimular en el guisante la síntesis de giberelinas y el etileno.

Habitualmente se diferencian cinco tipos principales de hormonas, auxinas, giberelinas, etileno, citoquininas y ácido abscísico, pero existen otros productos que también pueden considerarse como hormonas o que participan en el desarrollo de la planta.

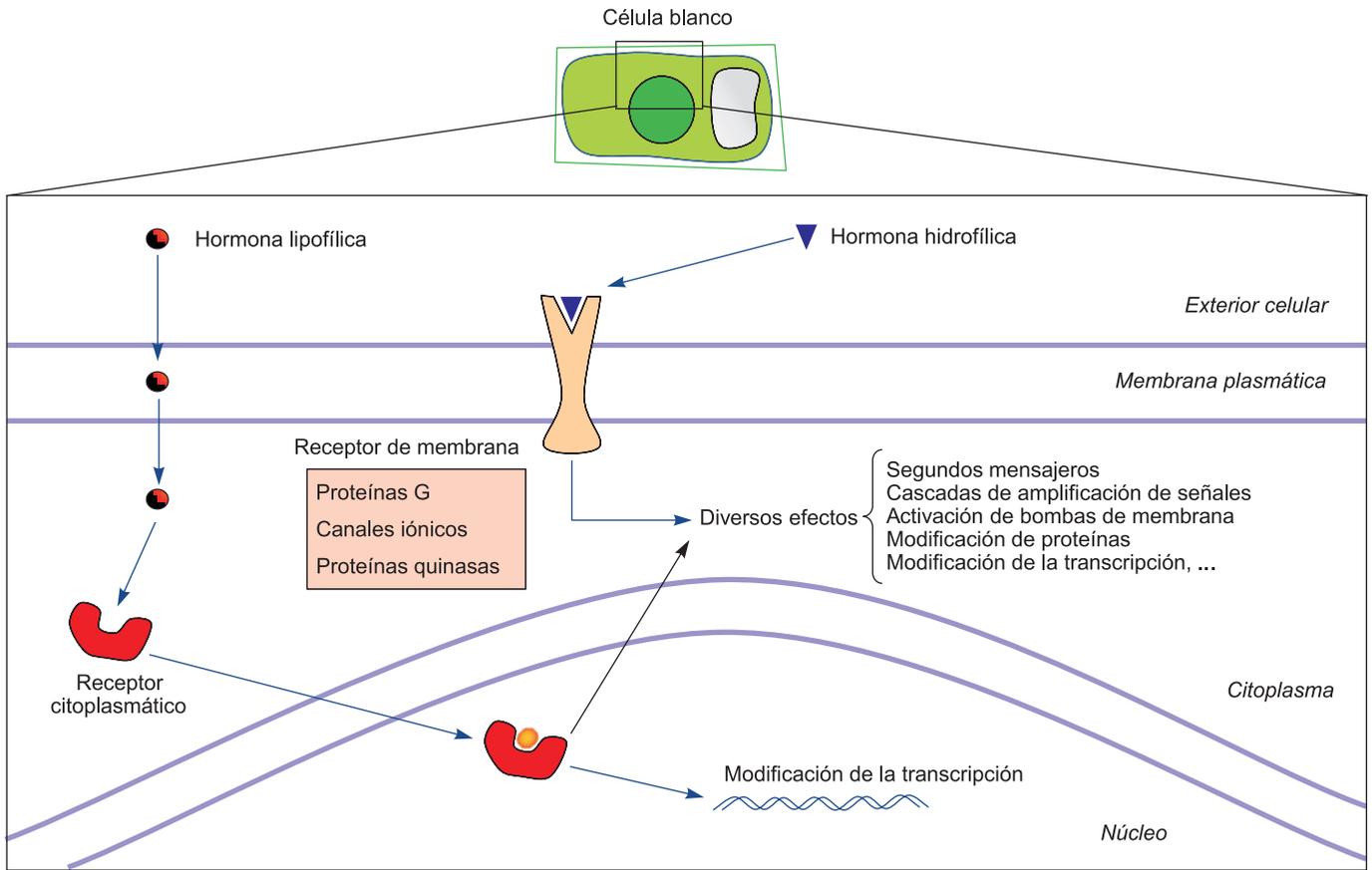


Figura 4.1. Transducción de señales. En las plantas las distintas señales químicas pueden alcanzar su objetivo a través de dos tipos de mecanismos. Aquellas señales de tipo hidrofílico suelen tener receptores en la membrana plasmática y a través de segundos mensajeros alcanzan sus dianas específicas. En el caso de las señales de tipo lipofílico el receptor es citoplásmico ya que pueden atravesar la membrana. En este caso la acción más habitual es la activación de conjuntos de genes que forman la respuesta a la señal.

4.3. Auxina

La auxina fue la primera hormona vegetal en descubrirse y comparte con las citoquininas la característica de ser necesaria para que la planta sea viable. Entre los procesos que regula encontramos la elongación del tallo, la dominancia apical, la iniciación de la raíz, el desarrollo de la fruta, el desarrollo del meristemo o los tropismos.

El efecto de las auxinas, cuyo representante mejor conocido es el ácido indolil-3-acético (ácido indolacético, IAA), depende de su concentración y el órgano donde actúan. Su naturaleza química es muy diversa, especialmente las de origen sintético, pero comparten la propiedad de tener una distancia de 0.5 nm entre una carga fraccional positiva en el anillo aromático y un grupo carboxilo cargado negativamente (Figura 4.2).

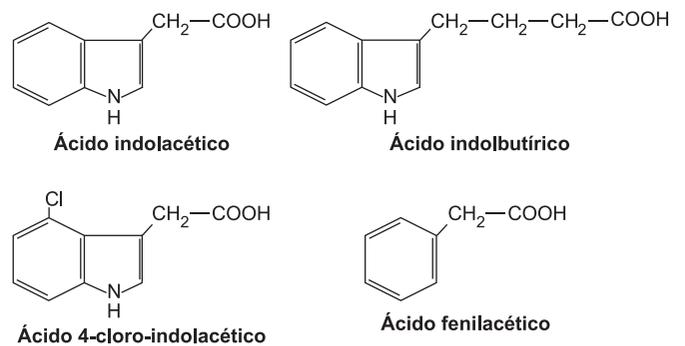


Figura 4.2. Estructura de las auxinas. Aunque comparten una serie de características, las auxinas pueden presentar distintos grupos en los lugares característicos.

La biosíntesis de IAA se asocia con tejidos en división, especialmente los meristemos apicales del vástago y las hojas jóvenes, aunque prácticamente todos los tejidos parecen poder producir ciertos niveles de

IAA. Existen múltiples rutas de síntesis de IAA, siendo precursores del mismo el triptófano y el indol-3-glicerol fosfato procedente del ácido corísmico (Figura 4.3), lo que hace prácticamente imposible que la planta carezca de la capacidad de síntesis de esta hormona. Al igual que para su obtención, también existen múltiples rutas de degradación de auxina. Por otro lado, se puede almacenar de forma conjugada con compuestos de alto y bajo peso molecular, algo relevante para su función en la semilla y los órganos de reserva teniendo un papel en el control de los niveles de auxina libre.

En el caso de las auxinas es de gran importancia la forma de distribución en la planta. Los ejes principales de raíces y tallos presentan una polaridad que depende del transporte polar de la auxina. Como el ápice del tallo sirve de órgano primario de síntesis de auxina, se piensa que hay un gradiente desde este hasta el ápice de la raíz y desde el centro hacia las zonas laterales. Este gradiente longitudinal afecta a múltiples procesos que van desde el desarrollo embrionario a la senescencia de las hojas. El transporte de auxina

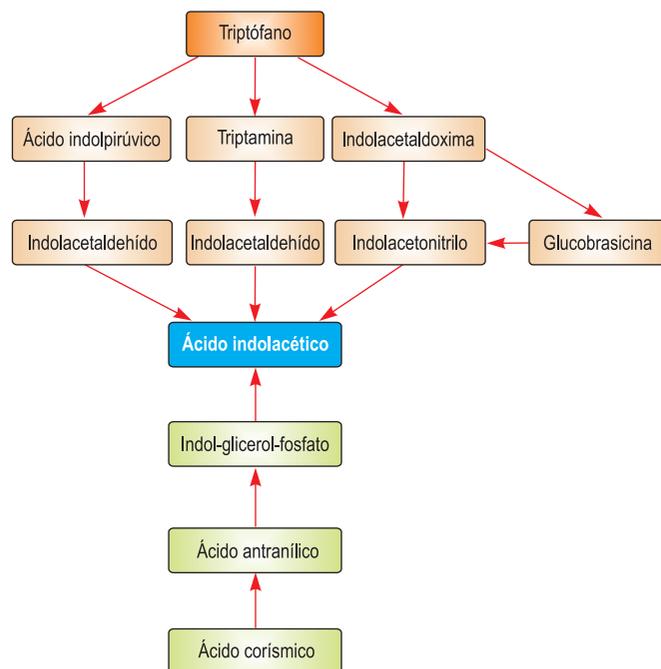


Figura 4.3. Rutas de síntesis de ácido indolacético. La posibilidad de obtenerlo de distintas maneras hace que sea muy difícil que la planta carezca de esta auxina. La redundancia de vías de síntesis indica que su papel es de especial relevancia y por eso se han desarrollado distintos mecanismos de obtención, garantizando así el suministro de hormona.

necesita de energía y es independiente de la gravedad, produciéndose de célula a célula a través de la membrana plasmática habiéndose detectado transportadores específicos. Además de este transporte polar, hay cierta parte de auxina que se transporta por el floema, probablemente para una distribución más rápida a larga distancia.

Las acciones de la auxina son muy diversas, siendo una de las principales su efecto sobre la división, el crecimiento y la diferenciación de las células. En el caso de tallos y coleoptilos estimula el crecimiento mientras que en la raíz lo inhibe, efecto que puede realizar en pocos minutos. El mecanismo de acción de la auxina tiene que ver con la pared celular, favoreciendo la extensibilidad de la pared gracias a que activa una ATPasa en la membrana celular que al bombear protones permite el debilitamiento de los puentes de hidrógeno entre los polisacáridos que componen la pared.

A nivel del metabolismo celular la auxina puede tener múltiples efectos. Su unión a una serie de receptores celulares que regulan la degradación de proteínas por medio del proteosoma produce la hidrólisis de una serie de represores transcripcionales. Gracias a esta actividad, los genes que se encontraban bajo la acción de estos represores pueden activarse dando lugar generalmente a una respuesta secuencial que permite diferenciar entre genes tempranos y tardíos en cuanto a respuesta a auxina. Por otra parte, también tiene otros efectos no relacionados con la expresión génica como por ejemplo la activación de la ATPasa, que lleva a cabo a través de otros receptores.

Los efectos de la auxina en el desarrollo del individuo incluyen la regulación de la dominancia apical (inhibición del crecimiento de las yemas laterales frente a la yema apical), el desarrollo de los brotes de flores, organización de las hojas (filotaxia), la formación de raíces laterales, el desarrollo vascular, abscisión de la hoja y la formación del fruto.

La influencia en la dominancia apical parece depender de la actuación que tiene la auxina sobre el xilema y el esclerénquima interfascicular del tallo más que de una acción directa sobre las yemas laterales. En el caso del desarrollo floral, en cambio, sí hay una acción directa de la auxina sobre el meristemo floral. También el transporte de auxina desde los tejidos subapicales regula la iniciación de la hoja y la filotaxia (patrón de la emergencia de la hoja desde el ápice del tallo).

Aunque el crecimiento de la raíz se encuentra inhibida a partir de ciertas concentraciones de auxina, a altos niveles sí estimula la iniciación de las raíces laterales y adventicias a partir de determinados grupos de células en la zona del periciclo.

La diferenciación vascular se produce directamente a continuación de las yemas en desarrollo y las hojas jóvenes en crecimiento. Altas concentraciones de auxina inducen la diferenciación del xilema y el floema mientras que si las concentraciones son bajas solo se diferencia el floema. La auxina procedente de las hojas próximas a sitios dañados participa en el control de la regeneración de los tejidos vasculares de esa zona.

La abscisión de la hoja, por su parte, se retrasa en presencia de auxina. El contenido de auxina de la hoja va variando a lo largo del tiempo, siendo alto en hojas jóvenes y relativamente bajo en hojas senescentes. La abscisión se produce por la digestión de las paredes celulares de la zona que se romperá, lo cual debilita esa zona.

A nivel del desarrollo del fruto, la producción o movilización de auxina se realiza a partir de la almacenada en el polen y en el endospermo y el embrión de las semillas en desarrollo. El estímulo inicial puede ser la polinización. La auxina puede tener múltiples usos comerciales siendo uno de ellos la partenocarpia, es decir, la producción de frutos a partir de flores no polinizadas. Este fenómeno se da también de forma natural.

El fototropismo, crecimiento dirigido hacia la luz, y el gravitropismo, crecimiento en respuesta a la gravedad, también son respuestas reguladas por la auxina. El fototropismo es producto de un gradiente lateral de auxina, de tal forma que al percibir la incidencia lateral de la luz se produce un transporte de la auxina desde la zona apical en forma lateral hacia la zona sombreada. Esto hace que esa zona crezca más originando un giro hacia la luz (Figura 4.4).

En el gravitropismo el modo de acción es igual con la diferencia de que el estímulo es la gravedad. Para hacerlo, la planta debe detectar su posición lo que parece se realiza a través de algún tipo de elemento que sedimenta que podrían ser los amiloplastos actuando como estatolitos. En los coleoptilos y el tallo la gravedad se detecta en la cubierta de almidón, una capa de células que rodean los tejidos vasculares del tallo mientras que en la raíz la detección se realiza en la colúmena, en la punta de la raíz.

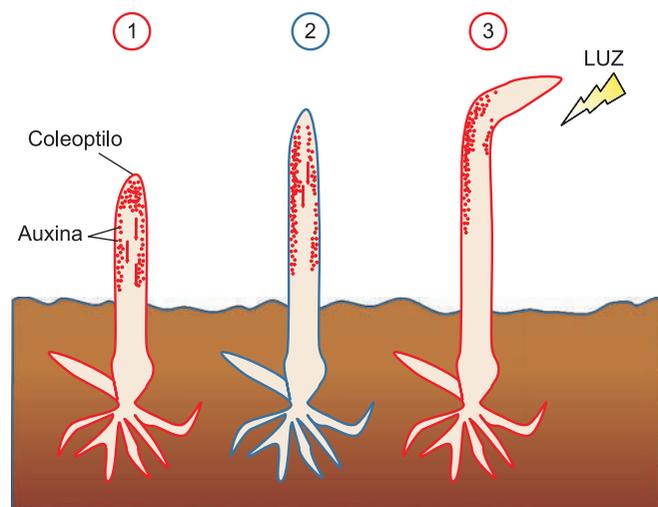


Figura 4.4. Fototropismo. La presencia de la luz genera un movimiento de la auxina (1) que da lugar a una concentración mayor en la zona donde no incide la luz (2). El aumento de auxina en el lado en sombra provoca que se produzca un mayor crecimiento del mismo y, por tanto, una flexión en la posición del coleoptilo en crecimiento (3).

4.4. Giberelinas

Fue el segundo grupo de hormonas en caracterizarse y hoy se conocen unas ciento cuarenta diferentes. De todas ellas solo unas cuantas tienen actividad biológica mientras que el resto son precursores o productos de degradación de las que presentan actividad. La síntesis de giberelinas depende del momento del desarrollo y el medio ambiente. Su efecto más conocido es sobre la elongación del tallo de tal forma que la deficiencia produce plantas enanas, aunque también se han implicado en la germinación de la semilla, la transición a la floración, el desarrollo de las anteras, el crecimiento del tubo polínico, el desarrollo de la flor, el desarrollo del fruto o el desarrollo de la semilla.

La primera giberelina descrita fue el ácido giberélico, siendo químicamente una familia de diterpenos tetracíclicos ácidos que tienen una estructura común de un esqueleto ent-giberelano (una molécula con veinte átomos de carbono) o un esqueleto de 20-nor-ent-giberelano (una molécula de diecinueve carbonos), siendo las moléculas de diecinueve carbonos productos metabólicos de las de veinte carbonos. Las diferencias entre las distintas giberelinas se deben a los grupos adicionales que presentan sobre este esqueleto básico (Figura 4.5).

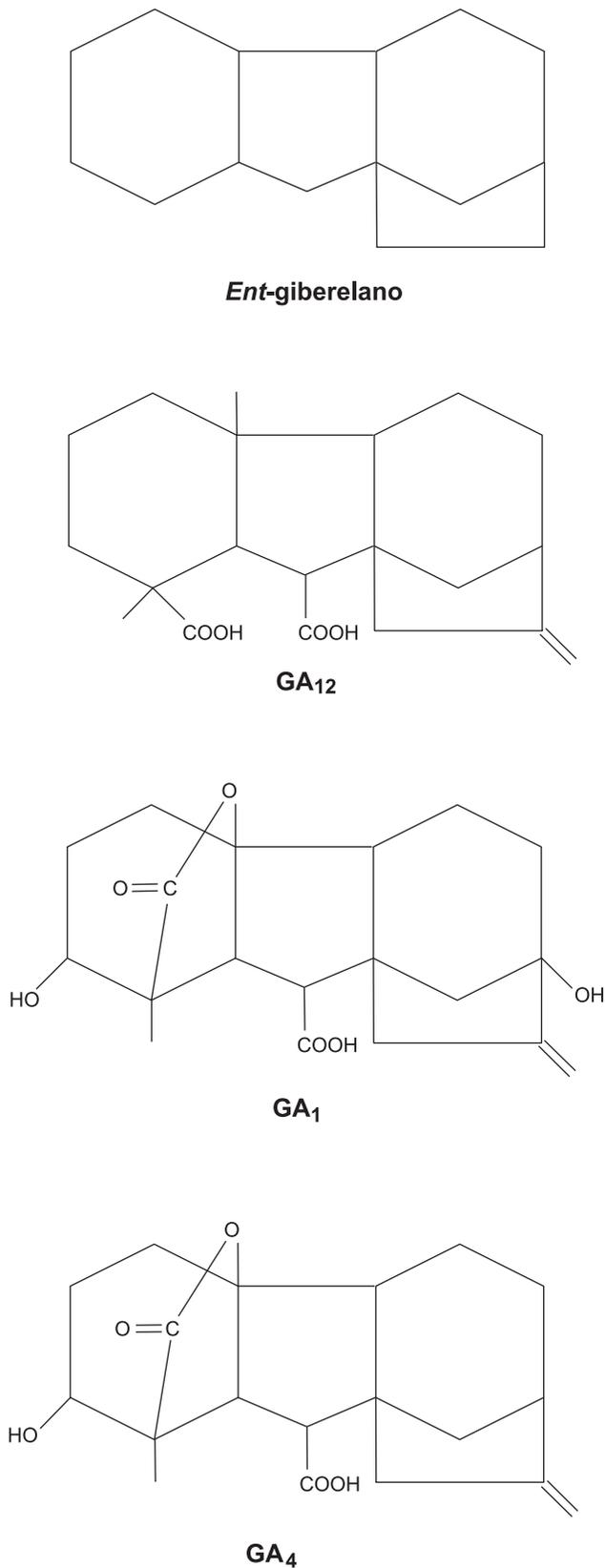


Figura 4.5. Estructuras químicas del ent-gibberelano y algunos ejemplos de giberelinas.

La síntesis de giberelinas se produce por medio de una ruta de síntesis de terpenoides, compuestos de cinco átomos de carbono que se utilizan como monómeros para construir el anillo final (**Figura 4.6**). El proceso final se realiza en tres etapas, que ocurren en tres compartimentos celulares diferentes (plastos, retículo endoplásmico y citosol), siendo fuertemente regula-

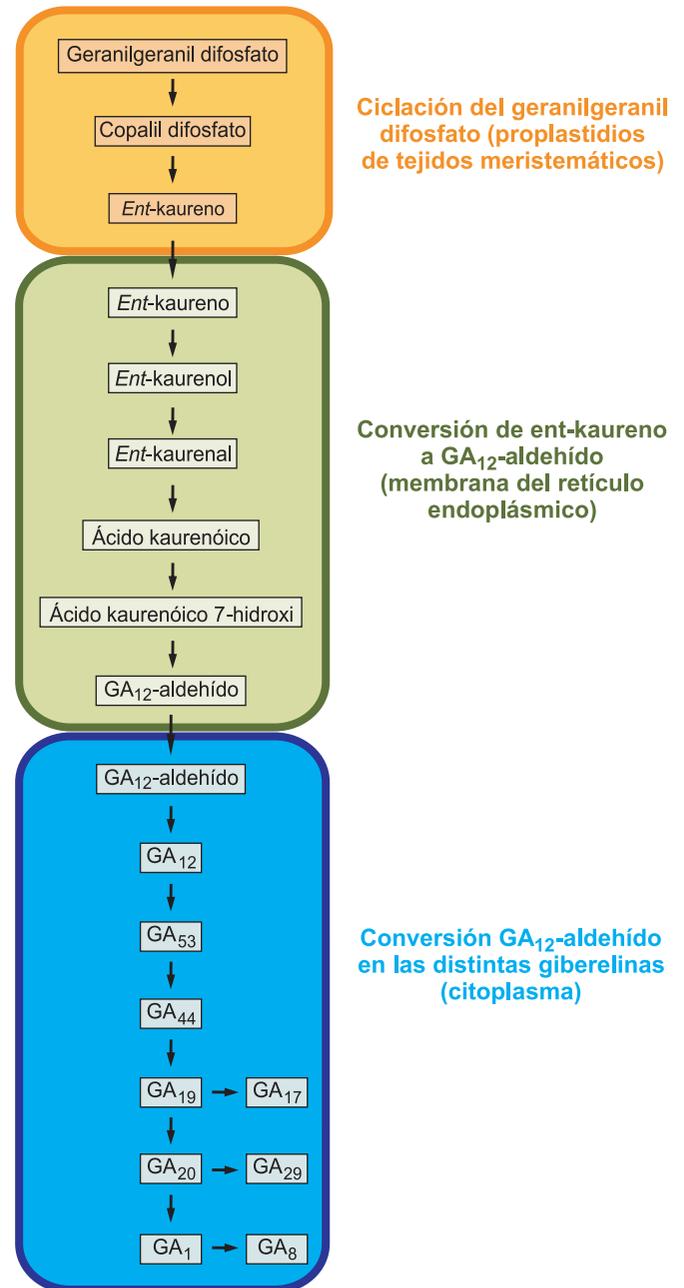


Figura 4.6. Ruta de biosíntesis de giberelinas. A partir de un precursor, el geranilgeranil difosfato, se produce la síntesis a través de distintos compartimentos celulares para dar las distintas giberelinas.

do por medio de procesos de retroalimentación, tanto positiva como negativa, por parte de los niveles de giberelinas y condiciones ambientales. En la respuesta a giberelinas pueden participar tanto receptores de membrana como receptores citoplásmicos, siendo frecuente que exista una serie de segundos mensajeros para amplificar la señal.

A nivel fisiológico los efectos de las giberelinas son de lo más variado. En el tallo producen la elongación al actuar sobre la extensión de los internodos, como se ha visto en gramíneas. Actúan sobre el meristemo intercalar, que se encuentra cerca de la base del internodo. Además, también tienen efecto sobre la raíz ya que mutantes enanos presentan raíces más cortas de lo normal y se puede revertir el efecto añadiendo giberelinas.

Hay ciertas plantas leñosas perennes que no producen flores hasta que no alcanzan cierto estado de madurez, diferenciándose así una fase juvenil y una fase madura. En estas plantas el efecto de las giberelinas depende de la especie, ya que unas veces favorecen el paso de la fase juvenil a la madura mientras que en otras detienen la floración en la fase madura y favorecen el crecimiento de los ápices del tallo.

En ciertas especies los factores ambientales como el fotoperiodo o el estado nutricional tienen un papel importante en la determinación del sexo en plantas unisexuales. Las giberelinas son los mediadores de esta influencia y su efecto depende de la especie ya que se ha observado que en ciertos casos favorecen la formación de flores femeninas mientras que en otros casos favorecen la formación de flores masculinas.

La deficiencia en el desarrollo de las anteras y la formación del polen que se observa en mutantes enanos pueden revertirse aplicando giberelinas, lo que indica que estas hormonas tienen algún papel en estos procesos.

En algunas especies se ha observado también que la aplicación de giberelinas puede inducir el desarrollo del fruto, incluso en ausencia de polinización.

A nivel de la semilla, los niveles bajos de giberelinas llevan a que la semilla no pueda desarrollarse lo que indica un papel de estas hormonas en el desarrollo temprano de la semilla. En ciertos tipos de semilla es necesario someter la semilla a un tratamiento de frío o luz para que germine, en estas semillas las giberelinas pueden hacer innecesarios estos tratamientos

apuntando a que pueden actuar como reguladores de distintos procesos implicados en la germinación.

4.5. Citoquininas

Descubiertas al buscar factores relacionados con la división de células vegetales, tienen diversos efectos a nivel fisiológico al participar en procesos como la senescencia de la hoja, la movilización de nutrientes, la dominancia apical, la formación y actividad de los meristemos apicales del tallo, el desarrollo de la flor, la ruptura de la dormición de las yemas o la germinación de la semilla. Además, parece que intervienen en distintos aspectos del desarrollo regulados por la luz, como son la diferenciación de cloroplastos, el desarrollo del metabolismo autótrofo o la expansión de la hoja y el cotiledón.

El papel central de las citoquininas, que hace que junto con las auxinas sean las únicas hormonas imprescindibles, se debe a su influencia en la división de las células ya que esta tiene una especial relevancia al habilitar a la planta para crecer y reparar sus heridas. Químicamente las citoquininas son derivados de la base púrica adenina con un sustituyente de naturaleza isoprenoide o aromática en la posición seis del anillo de purina (Figura 4.7). En las plantas aparecen libres o formando conjugados con otros compuestos químicos que se unen al anillo de purina o a la cadena lateral, pero parece que la forma biológicamente activa es la libre. Además de las citoquininas naturales existen citoquininas sintéticas con aplicaciones biotecnológicas.

Entre los principales lugares de síntesis de citoquininas se encuentran los meristemos apicales de la raíz, desde donde se distribuyen a través del xilema hacia el tallo, aunque existen otros puntos de síntesis. En la regulación de su síntesis participa la auxina controlando la expresión de ciertos genes de enzimas que participan en la ruta de síntesis de citoquininas, pero también hay otras formas de control como es la conjugación con distintos compuestos o la degradación en las células del tejido diana.

Al igual que otras hormonas, las citoquininas actúan por medio de receptores y procesos de transducción de señales que llevan a la activación transcripcional de distintos genes y diversos efectos en las células de los tejidos afectados.

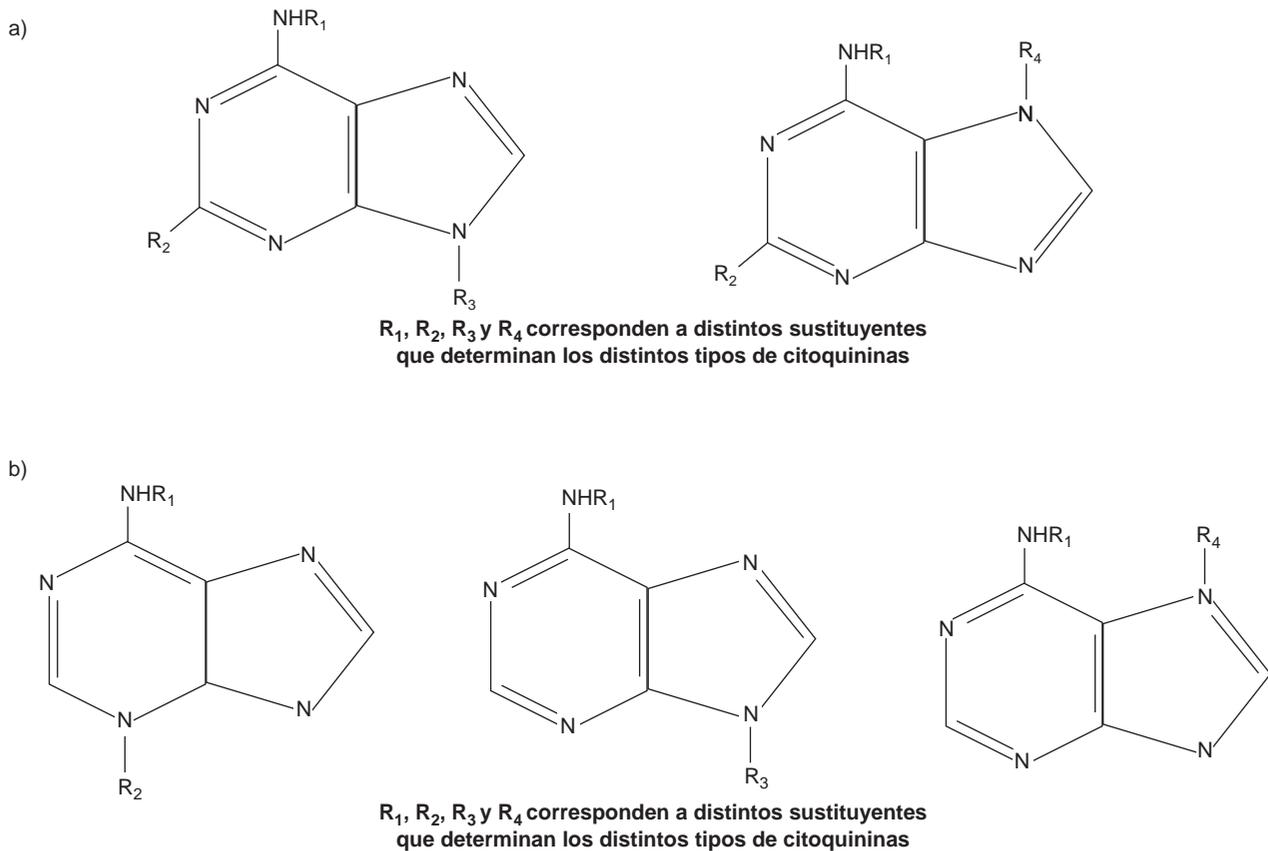


Figura 4.7. Estructura química de los distintos tipos de citoquininas, a) isoprenoides y b) aromáticas. Las citoquininas son derivados de la adenina que en función de los sustituyentes que presente pueden diferenciarse en isoprenoides y aromáticas.

Los efectos biológicos de las citoquininas son variados, pudiendo actuar de activadores o inhibidores de procesos fisiológicos y metabólicos. En raíces y tallos regulan la división celular, influyendo así en el desarrollo de estas estructuras. De manera similar a cómo actúa la auxina, los niveles elevados de citoquininas estimulan la división celular en el tallo pero en la raíz parecen hacerlo a bajos niveles. El control sobre la división celular se produce actuando sobre los mecanismos de regulación celulares como son las proteínas de los puntos de control. En este proceso también participa la auxina.

La estimulación que producen sobre la actividad de división celular en las yemas axilares les permite regular la dominancia apical, siendo el resultado final producto de un equilibrio entre las citoquininas y la auxina, así como otros factores aún desconocidos pero que parece proceden de la raíz.

La influencia sobre la senescencia, un proceso en el cual la hoja sufre un proceso de envejecimiento programado que incluye pérdida de clorofila, proteínas,

lípidos y RNA, se pone de manifiesto cuando se aplican citoquininas ya que producen un retardo del mismo aunque el mecanismo es aún poco conocido.

También se ven implicadas en la movilización de nutrientes en las hojas desde otras partes de la planta. Al tratar una planta con citoquininas los nutrientes se movilizan hacia las zonas tratadas, lo que se puede deber a que actúen modificando el metabolismo de tal forma que convierten esa región en un sumidero. Los niveles de citoquininas son directamente proporcionales a la cantidad de nutrientes que recibe la planta, de esta forma se puede decir que los niveles de nutrientes regulan los niveles de citoquininas y estos, a su vez, controlan las tasas de crecimiento relativo de tallos y raíces gracias a la relación relativa entre citoquininas y auxina. Altos niveles de citoquininas promueven el crecimiento del tallo y altos niveles de auxina promueven el crecimiento de la raíz. Si hay pocos nutrientes, disminuyen los niveles de citoquininas y se estimula el crecimiento de la raíz para que la planta adquiera más.

Otros efectos de las citoquininas son la estimulación del desarrollo de cloroplastos en las semillas que crecen en presencia de luz y la estimulación de la expansión celular en hojas y cotiledones.

4.6. Etileno

El etileno es una hormona de naturaleza gaseosa que puede sintetizarse en prácticamente todas las partes de la planta adulta pero cuyos niveles de síntesis dependen de la etapa de desarrollo y el tipo de tejido. Durante la maduración del fruto, la abscisión de la hoja y la senescencia de la flor aumentan las concentraciones de etileno y cualquier herida puede inducir su biosíntesis, al igual que algunos tipos de estrés fisiológico como la inundación, la enfermedad o la sequía. Se sintetiza a partir de la metionina a través de una ruta cíclica (Figura 4.8), siendo liberado desde los tejidos y difundiendo a través de los espacios intercelulares y la zona externa del tejido. La síntesis de etileno se estimula por las situaciones de estrés así como por la auxina.

La acción del etileno se produce a través de receptores celulares que se encuentran en el interior celular, algunos unidos al retículo endoplásmico. Los efectos que lleva a cabo implican la activación transcripcional de determinados genes.

Entre las acciones biológicas del etileno encontramos que participa en la germinación, la maduración

del fruto, el crecimiento de la plántula, la expansión celular, la diferenciación celular, la floración, la senescencia y la abscisión. La maduración del fruto es importante ya que supone que las semillas se encuentran listas para su dispersión. Aquellas plantas que realizan la dispersión de semillas a través de los animales, deben hacer el fruto apetitoso para estos y así conseguir su objetivo. En las plantas que dispersan sus semillas de forma mecánica la maduración del fruto supone que se seque y se abra para dispersar las semillas. La iniciación de la maduración va acompañada de un aumento en los niveles de etileno, pero esto no ocurre en todas las especies. En aquellas que son sensibles al etileno se observa un aumento de la respiración antes de la fase de maduración, momento que se llama climaterio. En estas especies, el tratamiento con etileno induce a la fruta a producir más etileno y este actúa de dos formas. Por un lado, inhibe su propia síntesis en los tejidos vegetativos mientras que por otro estimula su síntesis en el fruto y los pétalos senescentes. Las especies no climatéricas, es decir, que no producen un aumento de la respiración y de la síntesis de etileno antes de la maduración, esta no depende de los niveles de etileno pero al tratarlas con etileno se produce un aumento de la respiración pero no una aceleración de la maduración.

La epinastia es la curvatura de las hojas hacia abajo cuando la zona superior del pecíolo crece más rápida que la inferior, respuesta que se desconoce si tiene una función biológica. El etileno y las altas concentraciones de auxina inducen este fenómeno, si bien el papel de la auxina es indirecto porque estimula la síntesis de etileno. Este fenómeno se puede producir también por la acción de diversas situaciones de estrés como la infección por un patógeno o un exceso de sales.

Por otro lado, el etileno produce cambios en el crecimiento de la plántula al reducir la tasa de elongación e incrementando la expansión lateral. Estos efectos son comunes en los tallos en crecimiento de las dicotiledóneas, formando parte de la llamada triple respuesta. Por ejemplo, en *Arabidopsis* la triple respuesta consiste en la inhibición y apertura del hipocotilo, la inhibición de la elongación de la raíz y la exageración de la curvatura del gancho apical. El etileno actúa en este caso al inducir la reorientación de los microtúbulos y, por tanto, cambiando la deposición de las fibras de celulosa.

En las plantas dicotiledóneas etioladas la formación y el mantenimiento del gancho apical depende

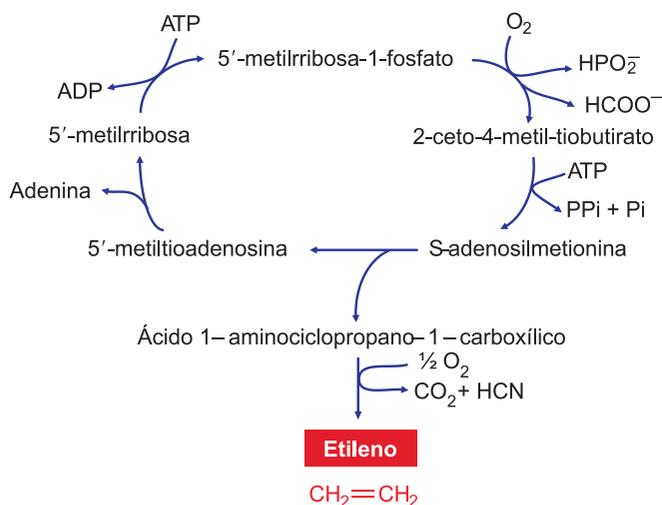


Figura 4.8. Síntesis de etileno. La producción de etileno es un proceso complejo que se muestra simplificado.

de la producción de etileno y el crecimiento diferencial que produce. El crecimiento más rápido de una zona respecto a la otra hace que tenga esa forma de gancho, pero al ser irradiado con luz blanca se produce un incremento del crecimiento en la zona interna que lleva a que se abra. En este proceso el fitocromo, que se verá posteriormente, actúa de receptor de la luz y produce, a su vez, la inhibición de la síntesis de etileno en la zona interna. Esta inhibición permite el crecimiento de la zona interna del gancho y permite su apertura.

Otro efecto del etileno es la ruptura de la dormición de yemas y semillas en algunas especies, proceso en el que también tienen influencia las giberelinas y el ácido abscísico. La dormición es el fenómeno por el que las semillas no germinan bajo condiciones normales de agua, temperatura y oxígeno.

Aunque habitualmente se considera un inhibidor del crecimiento del tallo, en ciertas especies acuáticas o parcialmente acuáticas puede actuar como estimulador del crecimiento del tallo y la elongación del pecíolo. Por otro lado, también induce en ciertas especies la formación de raíces y pelos radiculares adventicios en hojas, tallos, tallos de flores y raíces.

En las hojas aumenta la tasa de senescencia, actuando junto con la citoquinina en un equilibrio que determinará la velocidad a la que se producirá este proceso. En el caso de la abscisión, el etileno parece ser el regulador primario de la misma mientras la auxina actúa como supresor de su efecto (aunque altas concentraciones de auxina estimulan la producción de etileno ejerciendo el efecto contrario). En este proceso se produce primero una caída de los niveles de auxina permitiendo que la capa de abscisión (unas células que sufren el debilitamiento de su pared y llevan a que se pierda la hoja, el fruto, la flor u otros órganos de la planta) sea sensible al etileno. La presencia del etileno estimula la producción de enzimas degradantes de los componentes de la pared celular por parte de las células.

4.7. Ácido abscísico

El desarrollo de la planta se controla por la coordinación de reguladores positivos y negativos. Uno de los ejemplos más claros de este fenómeno es la dormición de las yemas y semillas hasta que el momento sea favorable, algo que ocurre gracias a un compuesto denominado ácido abscísico (ABA). Esta hormona

interviene en la regulación del crecimiento, en la maduración de la semilla, en la dormición y en la apertura de estomas, especialmente en situaciones de estrés. En algunas especies parece que también participa en la senescencia.

La síntesis de ácido abscísico se produce en prácticamente todos los tejidos que tienen cloroplastos o amiloplastos, siendo un compuesto sesquiterpeno apocarotenoide de quince carbonos con similitud a la zona terminal de algunos carotenoides que se produce a partir de neoxantina y violoxantina (Figura 4.9). La inactivación se produce por medio de oxidación o conjugación. Los niveles de ABA son altamente variables, dependiendo del tejido y el momento del desarrollo, y su transporte se produce a través del tejido vascular, tanto xilema como floema, siendo más abundante en la savia floemática.

Los efectos del ABA se producen a través de efectos rápidos, como el que produce en los estomas al re-

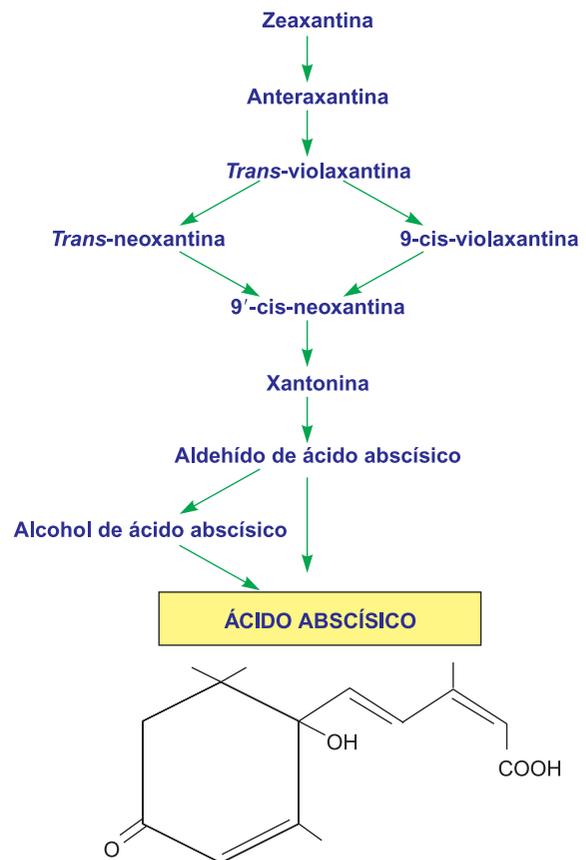


Figura 4.9. Ruta de biosíntesis del ácido abscísico. La síntesis de ABA se produce a partir de zeaxantina, un pigmento liposoluble.

gular los canales de iones, y efectos más lentos, que implican modulación de la expresión génica. Actualmente se piensa que existen receptores para el ABA tanto de tipo intracelular como de membrana, activando cascadas de señalización celular que transmiten al interior las señales.

Los efectos del ABA son diversos, siendo un regulador primario en la iniciación y mantenimiento de la dormición de la semilla y las yemas así como en la respuesta de estrés, especialmente al estrés hídrico. Influye en otros aspectos del desarrollo de la planta, generalmente como antagonista de auxina, etileno, citoquininas, giberelinas y brasinosteroides.

A nivel fisiológico el ABA interviene en la maduración de la semilla. La maduración presenta tres fases, la primera consiste en divisiones celulares y diferenciación de tejidos para que se produzca la embriogénesis a partir del cigoto y la formación del endospermo por proliferación. En la segunda fase se acumulan reservas y se detiene la división celular. Finalmente, el embrión se hace tolerante a la desecación produciéndose la deshidratación de la semilla y la quiescencia (detención del metabolismo). En algunos casos, la semilla se convierte en latente siendo la principal diferencia que mientras la semilla germina con la rehidratación la semilla latente requiere de señales adicionales para hacerlo. En todo este proceso, los niveles de ABA cambian de tal forma que en la fase inicial son bajos y van aumentando hasta alcanzar el máximo en el punto medio del desarrollo para luego caer de nuevo. El ABA parece que actúa manteniendo el embrión en su estado embriogénico e impidiendo que se desarrolle antes de tiempo. Por otro lado, estimula la acumulación de reservas en la semilla e induce la tolerancia a la desecación favoreciendo la síntesis de proteínas y lípidos de almacenamiento así como las llamadas proteínas abundantes en la embriogénesis tardía, unas proteínas que se piensa participan en la tolerancia a la desecación.

La dormición es un fenómeno por el cual se retrasa la germinación de la semilla aunque existan las condiciones adecuadas para ello, su objetivo es favorecer la dispersión a mayores distancias. Además, también puede prevenir la germinación ante condiciones desfavorables para aumentar las probabilidades de supervivencia de la plántula. Existen dos tipos de dormición, la que se debe a la cubierta y la que depende del embrión. En la primera, si se eliminan los tejidos que acompañan al embrión este germina. Existen cinco mecanismos posibles:

- Prevención de la toma de agua, se da en plantas de zonas áridas y semiáridas. Se impide la entrada de agua por cubiertas cerosas, capas suberizadas y esclereidas lignificadas.
- Restricción mecánica, la cubierta es demasiado dura para ser atravesada por la radícula y solo después de producir enzimas degradantes de la pared celular del endospermo la semilla germina.
- Interferencia en el intercambio gaseoso, la baja permeabilidad de la cubierta impide la entrada de oxígeno impidiendo la germinación.
- Retención de inhibidores, la cubierta de la semilla impide que se pierdan inhibidores de la semilla.
- Producción de inhibidores, el pericarpo y la cubierta de la semilla pueden contener altas concentraciones de inhibidores del crecimiento, como el ABA, que impiden la germinación del embrión.

En la dormición que depende del embrión se piensa que es la presencia de inhibidores, como el ABA, y la ausencia de activadores del crecimiento, como las giberelinas, lo que impide la germinación. En estos casos, la germinación suele asociarse a un cambio en la relación ABA/giberelinas.

La liberación de la dormición se produce por diversos factores, entre los que se cuentan el descenso de la humedad de la semilla a unos ciertos niveles, el enfriamiento y/o la presencia de luz.

En respuesta al estrés hídrico el ABA induce el cierre de los estomas. Las condiciones de sequía provocan un aumento de los niveles de ABA en las hojas que llevan al cierre de los estomas para prevenir la pérdida de agua por transpiración. El cierre se produce por movimientos de iones que generan un descenso de la presión de turgor de las células de guarda.

La influencia del ABA en el crecimiento del tallo y de la raíz es variable. Cuando la disponibilidad de agua es moderada estimula el crecimiento de la raíz mientras que si la sequía es importante lo que hace es inhibirlo. En el caso del tallo tiene un pequeño efecto estimulante del crecimiento en individuos con un suministro normal de agua, aparentemente inhibiendo la producción de etileno.

Aunque el ABA se aisló inicialmente en relación con la senescencia de las hojas, esto ocurre solo en

ciertas especies y su efecto se produce de manera independiente al etileno, que es la principal hormona implicada en este fenómeno.

En las plantas leñosas, la dormición es una adaptación importante a las condiciones frías. En estas condiciones, el árbol protege los meristemas con unas escamas y detiene de manera temporal el crecimiento de la yema. La participación del ABA en estos procesos es conjunta con otras hormonas y depende de la relación que existe entre ellas de tal manera que el resultado es producto del equilibrio entre las que inhiben el crecimiento, como el ABA, y las que lo favorecen (ver **Tabla 4.1**).

4.8. Brasinoesteroides

Los brasinoesteroides son un grupo de polihidroxiesteroides sintetizados en bajas cantidades cuyo representante más activo es el brasinólido pero que tiene más de sesenta representantes. Aparecen en semillas, frutos, tallos, hojas y brotes florales, siendo sus niveles altos en polen. Estimulan el crecimiento en tallos y plántulas favoreciendo la elongación y división celular mientras que en raíces actúan como inhibidores del crecimiento. Estimulan el gravitropismo, inducen la diferenciación del xilema, retrasan la abscisión de la hoja, estimulan la producción

de etileno y potencian la resistencia al estrés biótico y abiótico.

La síntesis de brasinoesteroides se produce a partir de los esteroides que tiene la planta, siendo el que usa preferentemente el campesterol.

4.9. Oligosacarinas

Son carbohidratos complejos que participan en la modulación del crecimiento y el desarrollo de las plantas e inducen respuestas de defensa frente a patógenos u otros tipos de estrés como heridas. Se diferencian dos grupos en función de si derivan de la pectina o del xiloglucano. A nivel fisiológico pueden antagonizar la acción de las auxinas en la estimulación del crecimiento de los tallos, en la embriogénesis y en el enraizamiento. Parece que tienen alguna función en la formación de las flores, las raíces y los tallos. Su modo de acción no se conoce de manera precisa.

4.10. Fitocromos

La semilla, al caer al suelo, se encuentra en la oscuridad y comienza a germinar produciendo los primordios del tallo y la raíz. Inicialmente el individuo se alimenta de las reservas que tiene la semilla, pero

Tabla 4.1. Resumen de la naturaleza química de las principales hormonas vegetales y algunas funciones que desarrollan

Hormonas	Naturaleza química	Funciones
Auxinas	El ácido indolacético, deriva del triptófano por biosíntesis.	Control de la longitud del tallo, iniciación de raíces adventicias, crecimiento del fruto, inhibe el crecimiento de brotes laterales y la abscisión de hojas. Participa en fenómenos de gravitropismo y fototropismo.
Giberelinas	Diterpenoides ácidos derivados del anillo gibereno (hidrocarburo tetracíclico).	Promueven la germinación, el crecimiento del tallo y el desarrollo del fruto, interrumpen la latencia invernal.
Citocininas	Derivados de bases nitrogenadas (purinas como adenina o zeatina).	Afectan al crecimiento de la raíz, inhiben la senescencia de las hojas, promueven la división celular y el crecimiento de brotes laterales.
Etileno	Olefina producida a partir de la metionina	Promueve la maduración del fruto, la abscisión de las hojas e inhibe el crecimiento del tallo y el gravitropismo.
Ácido Abscísico	Sesquiterpeno derivado del ácido mevalónico.	Mantiene la latencia de la semilla, la latencia invernal y cierra los estomas. Inhibe el crecimiento del tallo y participa en procesos de estrés hídrico.

posteriormente debe comenzar a realizar la fotosíntesis para poder seguir creciendo. En este proceso debe producirse un cambio metabólico que incluye un descenso en la tasa de crecimiento del tallo, el comienzo del enderezamiento del gancho apical y el inicio de la síntesis de pigmentos. En todo este proceso la luz actúa como una señal para inducir el cambio en la semilla de tal forma que pasa de un sistema de crecimiento en oscuridad donde se aprovecha de los nutrientes que tenía a un crecimiento que utiliza la luz como fuente de energía para la síntesis de los productos que precisa, iniciándose la fotomorfogénesis.

Entre los distintos pigmentos que propician la respuesta fotomorfogénica de la planta los más importantes son los que absorben la luz roja y la luz azul. El fitocromo, que absorbe la luz roja, participa en el control dependiente de la luz del crecimiento y la reproducción. El pigmento que absorbe la luz azul participa, por su parte, en los procesos de fototropismo y de control de las células de guarda.

El fitocromo es un pigmento proteico codificado por una familia multigénica que da lugar a diversas formas con distintas funciones dependiendo de la cantidad y la calidad de la luz que llega. Puede absorber luz en la zona roja (650-680 nm) y en la infrarroja (710-740 nm) del espectro ya que existen dos formas del mismo. Una de ellas absorbe en la zona roja y se convierte en la forma capaz de absorber en la zona infrarroja. Esta forma, a su vez, se vuelve a convertir en la primera forma al absorber la luz de esta región del espectro. Además de absorber la luz roja ambas formas del fitocromo son capaces de absorber parte del espectro azul, con lo que este tipo de luz puede ejercer el mismo efecto que la luz roja. La forma activa del fitocromo es la que absorbe la luz infrarroja.

Las acciones que lleva a cabo el fitocromo son muy variadas, pero se pueden agrupar en dos tipos básicos: cambios bioquímicos rápidos y cambios morfológicos lentos, incluyendo movimiento y crecimiento. Entre ambos existe una relación ya que los cambios bioquímicos pueden producir a su vez cambios morfológicos. En todos estos procesos es importante tanto la cantidad como la duración de la irradiación que recibe la planta.

Las respuestas a nivel morfológico son diversas y existe un tiempo de retraso entre la irradiación y la respuesta, un tiempo que varía entre minutos y semanas. Lo más inmediato suelen ser movimientos de orgánulos o cambios de volúmenes celulares, pero

también pueden producirse respuestas a corto plazo como la inhibición de la elongación del tallo observada en el cenizo. Los efectos sobre la floración se producen en tiempos más largos, generalmente semanas. Entre los distintos efectos del fitocromo podemos encontrar promover la germinación, la caída de la hoja, la formación de primordios de hojas, el desarrollo de hojas primarias, la inhibición de la elongación internodal o la producción de antocianinas. El efecto final que ejerce depende de la especie y el momento del desarrollo.

A nivel bioquímico, la activación del fitocromo lleva a la modificación de los flujos de iones, produciendo cambios en la turgencia celular, y a la modificación de la actividad transcripcional, lo que afecta a procesos a más largo plazo.

Un fenómeno importante en el que participa el fitocromo es el fototropismo, un proceso por el cual las plantas se mueven hacia la luz a través de la modificación de sus patrones de crecimiento. En este proceso también intervienen los pigmentos de luz azul, igual que ocurre en otros procesos como son la elongación del hipocotilo, la estimulación de la síntesis de clorofila y carotenoides, la activación de la expresión génica, los movimientos estomáticos, el aumento de la respiración celular o el seguimiento del movimiento del sol por las hojas de la planta. Los receptores de luz azul son de tres tipos: criptocromos, fototropinas y zeaxantina. Los criptocromos y las fototropinas son de tipo proteico mientras que la zeaxantina es un carotenoide. La región del espectro que induce las respuestas a la luz azul es aquella que se encuentra entre los 400 y los 500 nm. Del mismo modo que ocurre con el fitocromo, las respuestas pueden ser prácticamente inmediatas o necesitar más tiempo, en este caso hasta días, por implicar cambios morfológicos.

En el fototropismo el crecimiento desigual se produce solo en órganos que crecen y en el proceso participan las auxinas al relajar la pared celular y permitir la extensión de las células. El gradiente de auxina generado por la incidencia de la luz da lugar a que también se produzca un gradiente de crecimiento de tal forma que la zona no irradiada crece más que la irradiada, originando así la curvatura del individuo.

En las células guarda de los estomas puede observarse una respuesta rápida ante la irradiación con luz azul. En plantas que no tengan problemas de suministro de agua, la incidencia de la luz abre los estomas mientras que la oscuridad los cierra. Esto no sig-

nifica que no existan otros mecanismos de regulación de apertura y cierre de estomas, ya que como se ha visto depende de muchos factores como temperatura, transpiración, etc. El efecto de la luz azul se debe a que provoca el incremento de la cantidad de agua en la célula de guarda, abriendo así el estoma, al modificar la osmorregulación de la célula de guarda a través de una ATPasa que actúa de bomba de protones en la membrana celular.

4.11. Inmunidad frente a agentes patógenos

Las plantas, como el resto de los seres vivos, también sufren agresiones por parte de otros organismos. A este tipo de situaciones se las conoce como estrés biótico y las respuestas que pone en marcha la planta para defenderse forman lo que se conoce como inmunidad de la planta.

La mayor parte de las agresiones que sufren las plantas proceden de bacterias, hongos, virus e invertebrados, que desarrollan mecanismos por los que intentan superar las barreras que pone la planta para defenderse. En algunos casos intentan aprovecharse de los órganos de comunicación con el exterior de la planta, como por ejemplo los estomas, y en otros intentan abrir su propio camino por medios mecánicos o enzimáticos, pero en general tratan de invadir tejidos dañados o enfermos.

Una vez en el interior de la planta, desarrollan distintas estrategias para alimentarse. La necrotrofia, común entre los hongos y las bacterias, supone la muerte de las células de la planta y la colonización por el agente patógeno, proceso en el cual utiliza enzimas que hidrolizan la pared y/o toxinas además de llevar a la putrefacción del tejido. La biotrofia supone que las células vegetales viven pero producen alimentos para el patógeno, existiendo una íntima relación entre la planta y el patógeno. Se da en virus, hongos y ciertos nematodos endoparásitos. La hemibiotrofia es una combinación de ambas estrategias implicando un proceso inicial de biotrofia que se culmina en una fase final de necrotrofia. Los insectos no solo causan daños a las plantas al alimentarse de ellas, bien picando o bien masticando el tejido vegetal, sino que actúan como vectores o facilitan la entrada de agentes patógenos al dañar los tejidos.

Ante estas acciones las plantas tienen mecanismos de respuesta que intentan evitar o minimizar los daños. Por un lado, la tendencia es a sellar las partes infectadas para limitar el daño que sufren a través de tejidos como el corcho o la epidermis, depositando polisacáridos que sellan los plasmodesmos y refuerzan la pared celular o depositando lignina. Además de estas barreras químicas o estructurales que han generado, el reconocimiento de un patógeno lleva a que se activen respuestas complejas como las respuestas de hipersensibilidad y la respuesta de resistencia sistémica adquirida. Las respuestas de hipersensibilidad son respuestas de tipo local implicando el llamado reconocimiento gen a gen. Por su parte, la respuesta de resistencia sistémica adquirida es un mecanismo preventivo que permite a la planta activar las defensas en lugares alejados del punto de infección. En ambos procesos participan varios mecanismos.

Las fitoalexinas, que actúan sobre hongos y bacterias, o las proteínas relacionadas con la patogénesis (proteínas PR) son parte de este tipo de respuestas. Las fitoalexinas son terpenos o fenoles que también actúan contra herbívoros y se producen en las células afectadas por la infección y las células adyacentes. Tienen un carácter inespecífico y actúan sobre una amplia variedad de especies de hongos y bacterias. Las proteínas PR, por su parte, son de distintos tipos. Unas son enzimas que actúan degradando la pared celular de los patógenos y otras actúan como señales de alarma para las células que no han sido aún afectadas.

La respuesta de resistencia sistémica tarda unas horas en ponerse en marcha e induce la activación de determinados genes que incrementan la resistencia a posteriores infecciones por diversos patógenos. El agente patógeno tiene importancia a la hora de modular la respuesta de tal forma que, por ejemplo, muchos virus, bacterias y hongos hacen que se produzca una acumulación local de ácido salicílico en la zona necrótica pero también un transporte por el floema hasta otras partes de la planta donde se produce una acumulación de este ácido. Los insectos, por su parte, provocan la difusión de un gas, el metiljasmonato, y de sistemina provocando respuestas en zonas alejadas del punto de infección.

Aunque las respuestas de hipersensibilidad y resistencia sistémica adquirida se utilizan a menudo como respuestas inespecíficas, la activación se realiza por medio de un mecanismo específico. La resis-

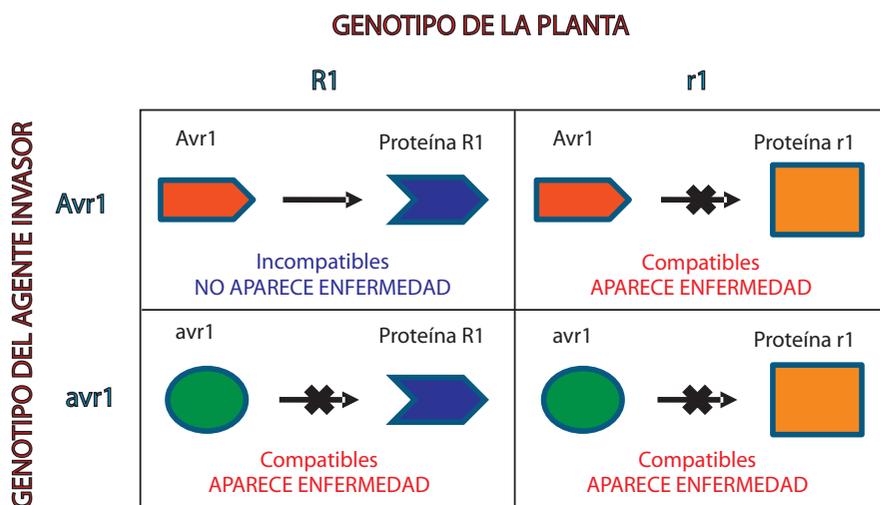


Figura 4.10. Hipótesis gen a gen. Para que haya resistencia debe existir incompatibilidad y, por tanto, han de encontrarse genes dominantes complementarios. Si uno de los dos muta, el portado por la planta o el invasor, la enfermedad se produce.

tencia gen a gen (Figura 4.10) consiste en el reconocimiento del patógeno debido a una interacción, directa o indirecta, del producto de un gen de resistencia de la planta (gen R) con el producto del correspondiente gen de avirulencia del patógeno (gen Avr). Este reconocimiento activa una serie de rutas metabólicas que incrementan las defensas de la célula (síntesis de enzimas que refuerzan la pared o producen especies reactivas de oxígeno, fitoalexinas y proteínas defensivas) y la muerte de células que acumulan estas defensas para impedir la acción de patógenos necrotróficos. En el proceso de regulación de ambos procesos también hay una participación de distintos compuestos como puedan ser el ácido abscísico, el etileno o el ácido salicílico.

Además de los organismos microscópicos también existe una acción de los organismos de mayor tamaño, especialmente los herbívoros. Aunque en ciertos casos la acción de los grandes herbívoros no perjudica a la planta e incluso la favorece, al eliminar parte de las hojas aumenta la actividad fotosintética del resto, en general su actividad supone un problema para las plantas. Estas a menudo producen una serie de compuestos tóxicos, conocidos como metabolitos secundarios por no ser imprescindibles para el metabolismo celular. Su naturaleza es muy diversa y existen miles de ellos, produciendo efectos de lo más diverso que van desde actuar sobre el sistema nervioso a imitar hormonas de insectos o atacar el sistema digestivo.

Los insectos son uno de los patógenos más habituales de las plantas dada su estrecha relación. Frente a ellos algunas plantas han desarrollado sistemas de defensa que implican la acción de dos productos,

la sistemina y los jasmonatos, que actúan de manera secuencial. La sistemina se considera una hormona de naturaleza polipeptídica que se produce en respuesta a la acción del insecto (muy frecuentemente en forma de larva). Su acción se produce al dirigirse a otras partes de la planta donde se une a su receptor provocando la degradación de fosfolípidos de la membrana para producir jasmonatos, que activan la producción de un inhibidor de proteasas. Al alimentarse el insecto de esta parte de la planta ingerirá el inhibidor de proteasas que impide que pueda digerir las proteínas viendo su crecimiento afectado.

El hecho de que las plantas produzcan sustancias tóxicas no significa que no puedan envenenarse con ellas. Para evitarlo tienden a recluir los productos en compartimentos especiales (por ejemplo, en los tubos laticíferos o distribuyéndolo en la superficie de la hoja) o en distintos lugares de la planta (almacenan precursores en un lugar y la enzima que realiza la activación en otro de tal forma que solo al romper las células se combinan ambos productos), a producir la sustancia solo en el caso de que haya daño en los tejidos o desarrollando enzimas que no son susceptibles a estos productos.

4.12. Fisiología del estrés

Se considera como estrés a una situación en la que el factor ambiental actúa de manera desfavorable para la planta afectando a su desarrollo óptimo. La imposibilidad de moverse que tienen las plantas hace que no puedan escapar a los cambios que se producen en

su entorno, por lo que deben adaptarse a las situaciones de estrés a través de respuestas que les permitan sobrevivir.

Tabla 4.2. Factores de estrés. La planta puede ver afectado su crecimiento y su desarrollo por distintos agentes, tanto bióticos como abióticos.

Factores bióticos	Factores abióticos
Grandes y pequeños animales.	Sequía.
Otras plantas.	Exceso de sales.
Insectos.	Temperaturas extremas.
Bacterias, hongos, virus y viroides.	Encharcamiento e inundación.
Nematodos.	Contaminantes medioambientales (metales pesados, herbicidas, etc.).
	Deficiencia de elementos minerales.
	Viento, compactación del suelo, etc.
	Lesiones o heridas.

El término respuesta es amplio y se refiere a cualquier alteración estructural o funcional que se produce como consecuencia del estrés, incluyendo la adaptación, que sería un cambio heredable que se manifiesta de manera continua en la fisiología de la planta, y la acomodación, que sería la expresión fenotípica de uno o varios fenómenos de adaptación. Por otro lado, la aclimatación hace referencia al fenómeno por el cual una planta sometida a fenómenos suaves de estrés puede resistir posteriormente condiciones más duras de ese mismo estrés. La denominación de resistencia o tolerancia se emplea cuando se trata de la capacidad de resistencia de una planta para sobreponerse a unas condiciones ambientales desfavorables.

Es importante tener presente que el concepto de estrés es relativo ya que las condiciones que para una planta son estresantes no tienen por qué serlo para otra. Esto es especialmente visible en los casos de aquellas plantas que se adaptan a condiciones extremas como por ejemplo las xerófitas, cuyo medio ambiente habitual sería estresante para muchas plantas de condiciones más suaves.

En la respuesta al estrés se distinguen cuatro etapas:

1. Etapa de alarma: la planta ralentiza sus funciones fisiológicas básicas y comienza a activar los mecanismos de respuesta al estrés.

2. Etapa de resistencia: la planta comienza a adaptarse a la situación de estrés gracias a los distintos mecanismos de respuesta activados. Los cambios metabólicos, morfológicos y los procesos de reparación del daño temprano producido por el estrés permiten a la planta alcanzar un nuevo estado óptimo de desarrollo.

3. Etapa de agotamiento: si la situación de estrés se prolonga demasiado, la capacidad de respuesta de la planta se agota y detiene sus funciones. Si las condiciones de estrés no desaparecen, la planta morirá.

4. Etapa de regeneración: si las condiciones de estrés desaparecen, la planta comienza un periodo de recuperación que le lleva a alcanzar de nuevo la situación óptima para las condiciones ambientales habituales.

La planta puede ser incapaz de responder al estrés si este es demasiado extremo, de tal manera que supera su capacidad de respuesta e impide que pueda realizar sus funciones fisiológicas de manera adecuada. En este caso, no se producen las distintas etapas comentadas.

A la hora de estudiar los diferentes agentes de estrés se puede diferenciar entre aquellos que son de tipo abiótico y aquellos que son de tipo biótico. Los primeros incluyen todos aquellos agentes físicos y químicos capaces de activar una respuesta de estrés como pueden ser el déficit hídrico, la salinidad, la temperatura, la anaerobiosis, la falta de elementos minerales, los metales pesados, etc. Los agentes bióticos son seres vivos que de una u otra forma actúan de forma agresiva con la planta como pueden ser otras plantas, animales o cualquier otro organismo vivo.

Aunque normalmente hablamos de las situaciones de estrés de manera individualizada, en el medio ambiente ocurren de manera simultánea de tal forma que la planta debe activar las distintas respuestas al mismo tiempo e integrarlas para poder sobrevivir. Los estímulos de naturaleza química o física que llegan a la planta indicando que se encuentra en una situación de estrés se transforman en señales de información que inician procesos en cascada que transmiten la información hacia el interior de las células para que estas pongan en marcha las respuestas adecuadas, que a menudo implican la modulación de la expresión génica para activar o inhibir determinados genes. A pesar del intenso estudio que se ha realizado de la respues-

ta al estrés, la detección de la situación de estrés sigue siendo uno de los aspectos menos conocidos de todo el proceso. Es probable que existan sensores específicos para cada tipo de estrés, cada uno con sus propiedades, pudiendo ser procesos como cambios en la turgencia, los equilibrios iónicos, presencia de distintas sustancias como proteínas o lípidos, etc.

Tras la detección, la señal debe transmitirse para que las células puedan responder. Las hormonas pueden ser uno de los agentes capaces de hacerlo y activar procesos en cascada que llevan a la activación de la respuesta, la cual es muy variada implicando tanto activación o inactivación de proteínas (por ejemplo a través de la fosforilación o de la desfosforilación de enzimas), modulación de la transcripción génica por medio de factores de transcripción (que activan o inhiben genes) y/o cambios a nivel epigenético (alterando la modificación de las proteínas unidas al DNA y del DNA, lo que produce un cambio en la expresión de esas zonas). A partir de estos cambios la acción de las proteínas afectadas producirá los distintos cambios fisiológicos en la producción de energía, apertura y cierre de estomas, formación de nuevas estructuras, etc.

Aunque cada situación de estrés presenta una respuesta específica, en general existe un conjunto de cambios fisiológicos que son comunes a todas las situaciones de estrés como son la modificación del patrón de crecimiento de la planta, la estimulación de la senescencia y la abscisión de aquellos órganos deteriorados y la alteración de las rutas más eficaces de obtención de energía. Esto supone que la mayor parte de las situaciones de estrés deben activar rutas de transmisión de la señal similares que llevan a un abanico de respuestas defensivas comunes.

Existen múltiples formas de estrés de las que se van a comentar algunas de tipo abiótico ya que las de tipo biótico se han comentado previamente en el apartado de inmunidad de las plantas. No se tratará el estrés debido a la acción humana ya que se debe a una gran variedad de agentes que van desde metales pesados a lluvia ácida e implica una gran diversidad de respuestas.

Estrés hídrico

El agua es el recurso más importante para la planta y también es el más limitado. Supone la mayor parte del contenido de la planta y la absorbe constantemente

por la raíz al mismo tiempo que la pierde por las hojas. La absorción solo se produce si el potencial hídrico de la planta es más negativo que el del suelo de tal manera que si se igualan la planta no puede absorber agua y se deshidrata. Esta situación se produce en lugares que presentan baja pluviosidad y en momentos puntuales durante el mediodía. Las adaptaciones a este tipo de estrés son muy variadas incluyendo por ejemplo la capacidad de desecarse, generar un sistema de raíces de crecimiento rápido en los momentos que hay agua (para absorber la mayor cantidad en el menor tiempo posible), acumular prolina y otros productos en sus raíces para hacer su potencial hídrico más negativo (las células presentan una concentración mayor de estos productos que el exterior y tenderán a captar agua), desarrollar hojas o tallos carnosos (a este fenómeno se le denomina succulencia y busca almacenar agua en esas estructuras), transformar las hojas en espinas o carecer de ellas (para reducir la superficie de transpiración), tener raíces profundas (para captar el agua de los acuíferos más profundos), producir una gruesa cutícula o desarrollar una cubierta de pelos epidérmicos para ralentizar el aire circulante. También es posible que desarrollen adaptaciones metabólicas, como pueda ser el metabolismo ácido de las crasuláceas, para evitar la pérdida de agua durante el día al mantener los estomas cerrados. Las plantas que se han adaptado a las condiciones de sequía se denominan xerófitas y pueden presentar varias de las adaptaciones mencionadas al mismo tiempo.

Estrés salino

El efecto que el estrés salino tiene sobre las plantas se debe a dos factores: el osmótico y el iónico. Por un lado, el factor osmótico supone que las plantas tienen más problemas para compensar el valor negativo que alcanza el potencial hídrico de un suelo salino. La presencia de sales en el agua que se encuentra en los intersticios del suelo hace que este sea más negativo, lo que dificulta la capacidad de la planta para poder alcanzar un valor más negativo por los mecanismos habituales. El factor iónico de la salinidad es el efecto tóxico que tiene la presencia de iones como el cloruro, el sodio, el nitrato, el sulfato o el amonio. Su acumulación en las hojas reduce la tasa de fotosíntesis además de producir la pérdida de pigmentos y la senescencia. Las plantas halófitas, adaptadas a los suelos salinos, han desarrollado adaptaciones como almacenar los iones en las vacuolas de las células foliares, te-

ner glándulas de sal que expulsan la sal para que sea arrastrada por la lluvia o el viento o acumular prolina u otras sustancias en las vacuolas para hacer su potencial hídrico más negativo.

Estrés térmico

La temperatura condiciona la velocidad de las reacciones metabólicas, modifica la estructura química de las macromoléculas y determina el estado físico del agua. Según el lugar donde se encuentran, las plantas pueden verse sometidas a cambios de temperatura muy diversos de tal forma que en verano las temperaturas tienden a ser altas mientras que en invierno tienden a ser bajas, produciéndose un estrés térmico tanto de alta como de baja temperatura, que puede llegar incluso a la congelación. En general, se puede decir que en una planta los órganos subterráneos son más sensibles al estrés que los aéreos.

La mayor parte de las plantas comienzan a ralentizar su crecimiento por encima de los 40 °C mientras que en el extremo opuesto temperaturas de entre 0 °C y 15 °C tienen efectos similares, produciéndose estrés por congelación por debajo de los 0 °C. En el caso del estrés por congelación la formación de cristales en el exterior de la célula provoca que se incremente la concentración de solutos extracelulares, produciendo la salida de agua y, por tanto, la deshidratación de la célula. En el estrés por frío y calor se modifica la permeabilidad de la membrana al alterarse las propiedades físicas de los componentes, se produce una inhibición de la fotosíntesis y la respiración así como una reducción de la tasa de crecimiento y la activación de la senescencia y la abscisión. En condiciones de humedad relativa baja el estrés por frío se agudiza porque se bloquean los estomas y se reduce la capacidad de las raíces de absorber agua.

Entre las adaptaciones a las altas temperaturas podemos encontrar el desarrollo de pelos y espinas que irradian calor, situar las hojas en la posición de menor irradiación posible o la adquisición del metabolismo ácido de las crasuláceas. Es importante resaltar que en los cambios a corto plazo que se deben a situaciones puntuales las plantas, al igual que el resto de seres vivos, pueden activar la respuesta de estrés térmico que

implica a las proteínas de choque térmico. En realidad, estas proteínas intervienen en una diversidad de situaciones de estrés y su función primordial es mantener la estructura de las proteínas. Forman parte de una respuesta a corto plazo, por lo que si el estrés se prolonga su efecto deja de ser efectivo.

En las adaptaciones al frío encontramos modificaciones en la proporción de ácidos grasos no saturados en la membrana, pero este proceso requiere de cierto tiempo para llevarse a cabo. En el caso de la congelación, una adaptación que se observa es la producción de proteínas que actúan retardando el crecimiento de los cristales de hielo, impidiendo así que se pierda el agua del citoplasma, o incluso impidiéndolo. Estas proteínas se conocen como proteínas anticongelantes.

Estrés por hipoxia o anoxia

Este tipo de estrés afecta de manera especial a la raíz, ya que es normalmente la parte de la planta más susceptible a padecerlo. En condiciones normales las raíces obtienen del suelo el oxígeno pero en situaciones de inundación esto no es posible ya que el contenido de oxígeno en el suelo será mínimo. Inicialmente la planta se ve sometida a una situación de hipoxia, con concentraciones bajas de oxígeno, pero el consumo que realizan los microorganismos y las mismas raíces a temperaturas superiores a 20 °C hacen que en menos de un día se produzca una situación de anoxia, con ausencia total de oxígeno. La falta de oxígeno lleva a que se detenga la respiración y se detenga el metabolismo de la raíz. Aunque esta situación puede ser rara en la mayoría de las plantas, hay algunas de ellas que crecen en terrenos inundados desarrollando adaptaciones como puedan ser un crecimiento lento de las raíces para evitar que profundicen mucho, realizar una fermentación alcohólica o la presencia de neumatóforos (extensiones radicales que crecen hacia el exterior). En algunos casos también pueden presentar aerénquimas, espacios aéreos en el parénquima de la hoja y en los pecíolos, que almacenan el oxígeno producido en la fotosíntesis y permiten que se difunda hacia otras partes de la planta.

Cuestiones de repaso

1. Como el resto de seres vivos, las plantas tienen mecanismos de defensa ante la agresión de organismos. Describir las posibles respuestas que puede llevar a cabo la planta.
2. Realizar un esquema de las distintas hormonas vegetales que se conocen indicando en qué procesos participan y cómo realizan su función.
3. La planta depende en gran medida de la luz para sobrevivir, respondiendo a la misma según varía en el entorno. Explicar los distintos tipos de fotorreceptores que se conocen y qué influencia tienen en la respuesta a la luz de la planta.
4. En la vida de la planta hay distintas fases. Realizar un esquema cronológico que incluya las hormonas que intervienen en cada una de ellas y el efecto que realizan.
5. Realizar un esquema de los distintos estímulos físicos que se conocen que pueden actuar y las respuestas que lleva a cabo la planta en su interacción con el medio.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. En el control del fototropismo de una planta participan:
 - a) auxinas
 - b) giberelinas
 - c) ácido abscísico
 - d) citocininas
2. La liberación de enzimas que digieren el almidón y las proteínas del endospermo se produce por acción de:
 - a) el ácido abscísico
 - b) las giberelinas
 - c) las auxinas
 - d) las citocininas
3. El fenómeno por el cual los brotes apicales inhiben el crecimiento de los brotes laterales se conoce como:
 - a) inhibición lateral
 - b) imbibición
 - c) partenocarpia
 - d) dominancia apical
4. Los fitocromos:
 - a) forman parte de la cadena respiratoria
 - b) son fotorreceptores
 - c) son proteínas que captan la luz en la fotosíntesis
 - d) son receptores de luz en el gravitropismo
5. Tanto en el gravitropismo como en el fototropismo es importante:
 - a) la degradación de ácido abscísico
 - b) los gradientes de giberelinas
 - c) la síntesis de etileno
 - d) la distribución del ácido indolacético
6. Para alargar el tallo de una planta podemos usar:
 - a) etileno
 - b) ácido abscísico
 - c) giberelina
 - d) ácido salicílico
7. En la dormición debida al embrión la germinación se produce posiblemente por la relación :
 - a) luz/temperatura
 - b) ABA/giberelinas
 - c) citocininas/etileno
 - d) brasinoesteroides/fitocromos
8. La imbibición se produce en:
 - a) la floración
 - b) la germinación
 - c) la fructificación
 - d) la senescencia

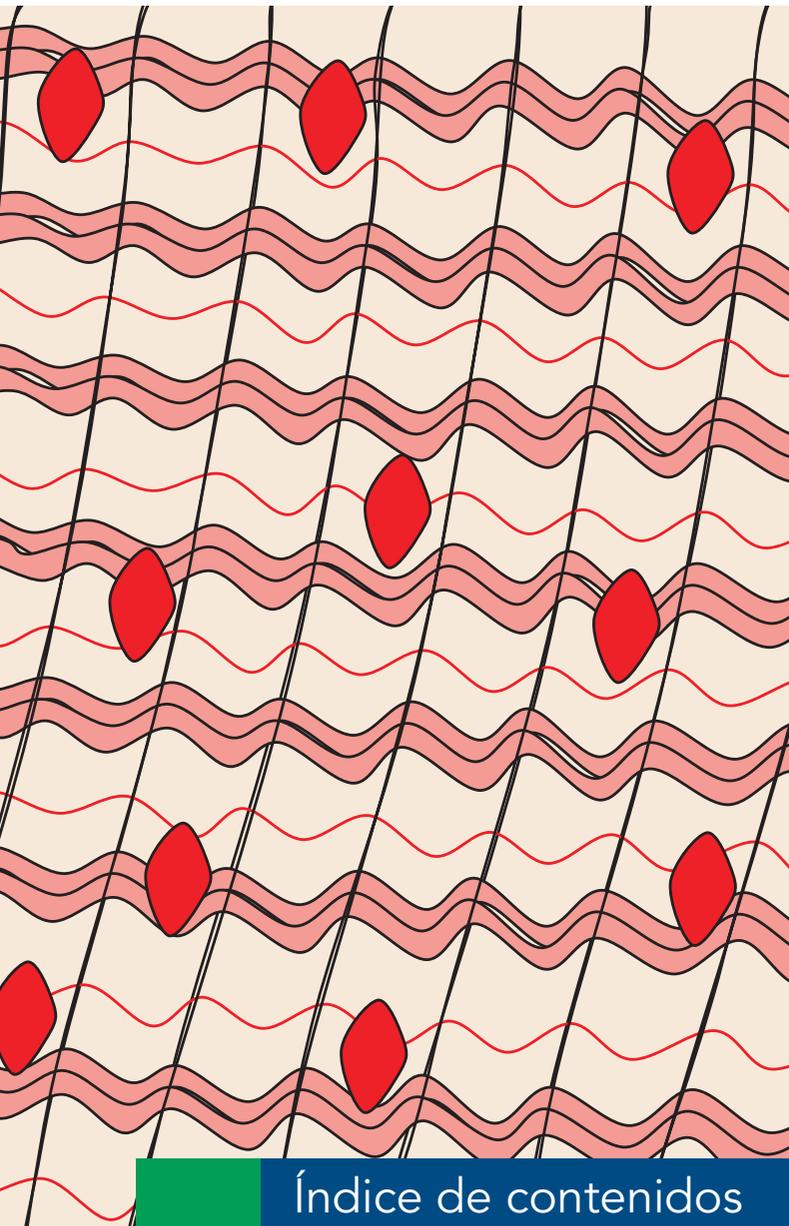
9. Un proceso que se da en las plantas es la abscisión de las hojas, en la que participa:
- el fitocromo
 - el etileno
 - ácido abscísico
 - la giberelina
10. El ácido abscísico promueve, entre otras cosas:
- la adaptación a condiciones de estrés
 - la floración
 - el gravitropismo positivo
 - la senescencia radicular
11. Los brasinoesteroides:
- inducen la diferenciación de la flor
 - inducen la división celular
 - inducen la diferenciación del xilema
 - favorecen la dominancia apical
12. En muchas plantas que florecen según la estación del año:
- la floración depende principalmente de la cantidad de agua
 - la floración depende de la cantidad de CO₂ disponible
 - la floración depende de la duración del día
 - la floración depende de los niveles de clorofila que tienen las hojas
13. Las plantas perennes:
- mantienen sus hojas todo el año
 - pierden sus hojas en verano
 - carecen de hojas
 - pierden sus hojas en otoño
14. En la maduración del fruto influye:
- el etileno
 - el ácido abscísico
 - las oligosacarinas
 - las giberelinas
15. La dominancia apical depende de:
- las oligosacarinas
 - el etileno
 - las auxinas
 - el ácido abscísico
16. La partenocarpia se define como:
- el desarrollo de la flor a partir de una hoja
 - el desarrollo del fruto a partir de un ovario no fertilizado
 - el desarrollo del fruto a partir de una rama o una raíz
 - el desarrollo de flores femeninas a partir de flores masculinas
17. El reblandecimiento de la pared celular es el modo de acción de:
- el ácido abscísico
 - el etileno
 - las oligosacarinas
 - las auxinas
18. En los sistemas de defensa de las plantas participan:
- las auxinas
 - las giberelinas
 - las oligosacarinas
 - las defensinas
19. En el retardo del envejecimiento de las hojas participan:
- las auxinas
 - las oligosacarinas
 - las giberelinas
 - las citocininas
20. Las citocininas, en cuanto a la longitud del tallo, realizan la acción contraria a:
- etileno
 - ácido abscísico
 - oligosacarinas
 - auxinas

Bibliografía utilizada

- Azcón-Bieto, Joaquín; Talón, Manuel. *Fundamentos de fisiología vegetal* (2.^a Ed.). Editorial McGraw-Hill, 2008.
- Campbell, Neil; Reece, Jane. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana, 2007.
- MacAdam, Jennifer. *Structure and function of plants*. Editorial Wiley-Blackwell, 2009.
- Sadava, David; Heller, Graig; Orians, Gordon; Purves, William; Hillis, David. *Vida. La ciencia de la biología* (8.^a Ed.). Editorial Panamericana, 2008.
- Taiz, Lincoln; Zeiger, Eduardo. *Plant Physiology* (4.^a Ed.). Editorial Sinauer, 2006.

CAPÍTULO 5

TEJIDOS Y SISTEMAS: ESTRUCTURA BÁSICA DE LOS ANIMALES



Índice de contenidos

- 5.1. Introducción
- 5.2. Tipos de tejidos
- 5.3. Relación entre célula, tejido, órgano y sistema
- 5.4. Estructura de un animal: diseño y simetría
- 5.5. El tegumento y las estructuras de sostén

RESUMEN

Un animal se compone de un conjunto de células que se estructuran en tejidos que, a su vez, se integran para formar los órganos y los sistemas. Los tejidos básicos que encontramos en un animal son el epitelial, el conjuntivo, el muscular y el nervioso, cada uno con características propias que les permiten llevar a cabo sus funciones. La gran variedad de animales y la amplia diversidad de entornos que colonizan hacen que estos tejidos básicos se especialicen dando lugar a una gran cantidad de subtipos con funciones específicas que se traducen en modificaciones de la morfología y las propiedades que tienen.

A la hora de acercarse a la fisiología de un animal es preciso conocer las propiedades de cada tejido ya que esto permite conocer las funciones que realiza la estructura en que se encuentran y el posible papel que tiene en la supervivencia del animal.

En un nivel superior de organización encontramos que el animal puede presentar un diseño y una simetría que definen su estructura, lo que tiene una especial influencia en la capacidad de adaptarse al entorno. Conocer los distintos tipos de simetría y los elementos que influyen en el diseño del animal permite apreciar la adaptación y anticipar, en cierta manera, cómo pueden ser sus sistemas.

Por último, el animal se delimita por su tegumento, la estructura que le protege y sirve de primera barrera a la hora de interactuar con el entorno. Los distintos grupos animales han desarrollado durante su proceso evolutivo una estructura básica con añadidos que les han permitido adaptarse de manera eficiente a su entorno y, por tanto, sobrevivir.

Objetivos de estudio:

- Conocer los distintos tipos de tejidos que tiene un animal y sus principales propiedades.
- Entender los distintos niveles de organización que existen en el cuerpo de un animal y su desarrollo evolutivo.
- Conocer los distintos tipos de simetría que tienen los animales y el significado de la metamerización.
- Diferenciar los principales elementos del tegumento y los distintos tipos de estructuras de sostén que existen.

5.1. Introducción

A pesar de la gran diversidad de formas que encontramos en los animales todos ellos presentan una serie de estructuras anatómicas, denominadas órganos, que se organizan en sistemas para poder mantener la homeostasis del organismo. Debido a la diversidad de ecosistemas que existe puede haber una gran variedad en cuanto a estructura y funcionalidad, pero en general todos los órganos se forman a partir de cuatro tipos de tejidos básicos: epitelial, conjuntivo, nervioso y muscular. Cada uno de estos tejidos tiene sus propias características estructurales y funcionales, que determinan su fisiología.

El tejido epitelial forma las membranas o estructuras externas, que cubren las superficies corporales, y las glándulas, que pueden ser exocrinas o endocrinas según dónde viertan los productos que producen. En el caso de las membranas encontramos distintos tipos de epitelios, que reflejan las funciones que llevan a cabo, distribuidos por la mayor parte de los sistemas del cuerpo.

Las glándulas exocrinas vierten las sustancias que producen hacia el exterior de las membranas epiteliales, como ocurre con las glándulas lagrimales o las glándulas sebáceas. Las glándulas endocrinas, que se verán al analizar el sistema endocrino, vierten las sustancias que producen, denominadas hormonas, al líquido encargado de la distribución de nutrientes, gracias al cual llegan a las células diana donde realizan su acción.

El tejido conjuntivo, por su parte, tiene diversas funciones. Su principal característica es presentar una gran cantidad de material extracelular en los espacios entre las células que lo forman. Según este material, pueden diferenciarse distintos tipos de tejidos como el conjuntivo, el cartilaginoso o el óseo. Al tejido conjuntivo también se le denomina a veces tejido conectivo por tener una función de cohesión y estructural. Por su parte, el cartilaginoso es un tipo de tejido formado por un tipo celular específico y sustancia extracelular semisólida, presentando cierta flexibilidad. Finalmente, el óseo es un tejido formado por células rodeadas de material extracelular calcificado.

El tejido muscular, especializado en la contracción, presenta proteínas contráctiles que le permiten llevar

a cabo su función. El tejido nervioso, especializado en la transmisión de impulsos eléctricos, tiene como unidad fundamental la neurona.

Todos estos tejidos se combinan para dar lugar a los órganos. Estos pueden presentar algunos o todos los tejidos, por lo que según estas combinaciones presentarán distintas propiedades. Los órganos, a su vez, se combinan para dar lugar a los sistemas, que se interrelacionan y permiten mantener la homeostasis. En un animal generalmente se diferencian el sistema tegumentario, el nervioso, el endocrino, el esquelético, el muscular, el circulatorio, el inmune, el respiratorio, el excretor, el digestivo y el reproductor. Sobre este esquema más o menos común pueden producirse variaciones según el grupo animal que nos encontremos y el tipo de vida que presente.

En este tema se tratarán los distintos tipos de tejidos así como las estructuras generales que se pueden encontrar en un animal, aunque siempre teniendo en cuenta que se trata de un acercamiento demasiado genérico como para poder tratar todos los casos especiales que se encuentran en la naturaleza.

5.2. Tipos de tejidos

Tejido epitelial

Un epitelio es una capa celular que tapiza una superficie, interna o externa, formado por las llamadas células epiteliales. Estas pueden presentar una gran diversidad de formas y estructuras, ya que se adaptan a la función que deben realizar. De esta forma, encontramos células planas, cúbicas, prismáticas, con cilios, etc. La clasificación de los epitelios se realiza por la forma de sus células y el número de capas que presentan. Así, se diferencian epitelios simples o estratificados según tengan una o más capas, y epitelios planos, cúbicos o prismáticos según la forma de las células (**Figura 5.1**). Los epitelios simples aparecen en todos los animales mientras que los estratificados se encuentran restringidos prácticamente a los vertebrados.

Las células epiteliales pueden modificarse para dar lugar a células productoras de distintas sustancias, como moco, hormonas, enzimas, etc. Estas cé-

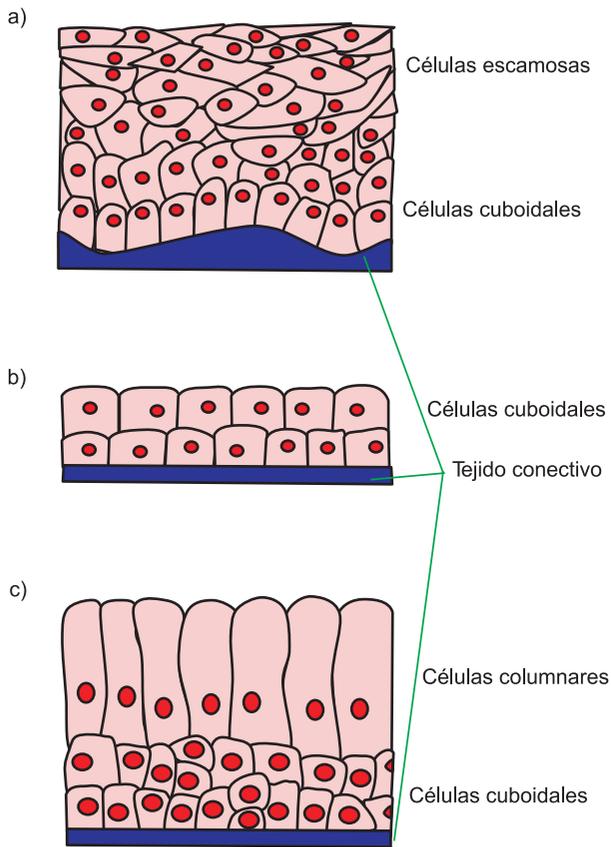


Figura 5.1. Tejido epitelial. El tejido epitelial puede presentar distintas estructuras formando desde epitelios simples con una monocapa de células hasta epitelios estratificados con múltiples capas. Además, pueden diferenciarse en función del tipo de células como pueda ser el epitelio estratificado escamoso (a) que presenta células con distintas formas, el epitelio cúbico estratificado (b) con células cúbicas o el epitelio columnar (c) que mezcla células cuboidales con células columnares.

lulas modificadas suelen organizarse en glándulas, aunque también pueden aparecer individualmente dispersas por el epitelio.

Todos los epitelios presentan una membrana basal, que les sustenta, formada por una condensación de sustancia fundamental del tejido conjuntivo que se encuentra debajo.

Los tipos básicos de tejidos epiteliales que se pueden encontrar en los animales se resumen en la **Tabla 5.1**, y a partir ellos se originan el resto de epitelios.

Las funciones que desempeñan los distintos epitelios son muy variadas y dependen del lugar donde se encuentren. Una de las más básicas es la de protección, siendo evidente en el caso de la piel de los

Tabla 5.1. Tipos de tejidos epiteliales

Tipo	Estructura básica
Epitelio de cobertura y revestimiento simple	Una única capa de células
Epitelio de cobertura y revestimiento pseudoestratificado	Una sola capa de células pero con los núcleos a múltiples alturas
Epitelio de cobertura y revestimiento estratificado	Varias capas de células
Epitelio glandular endocrino	Agrupamientos de células secretoras.
Epitelio glandular exocrino	Una o más capas de células secretoras que forman una estructura tubular o de saco y terminan en un conducto simple o ramificado.

vertebrados. También pueden llevar a cabo procesos de absorción o filtración, como ocurre en el intestino con las células que lo recubren o en los órganos excretores, para lo cual suelen presentar un gran número de transportadores en sus membranas celulares. También encontramos epitelios actuando como sensores, por ejemplo los epitelios olfativos o gustativos con receptores químicos que permiten proporcionar información al sistema nervioso. En muchos animales encontramos que los vasos sanguíneos se forman por epitelios, así como otros conductos y tubos permitiendo la compartimentalización en el individuo.

En el caso de los epitelios glandulares su función es producir sustancias que vierten al exterior o a zonas del cuerpo. En este sentido se diferencian glándulas endocrinas y glándulas exocrinas, según viertan en el interior del cuerpo o a cavidades o el exterior del cuerpo respectivamente. En las primeras se incluyen todas aquellas que producen hormonas mientras que entre las segundas encontramos las que producen moco, sudor, enzimas, ácido, etc. La estructura de las glándulas es muy variada existiendo muchas formas y tamaños (**Figura 5.2**).

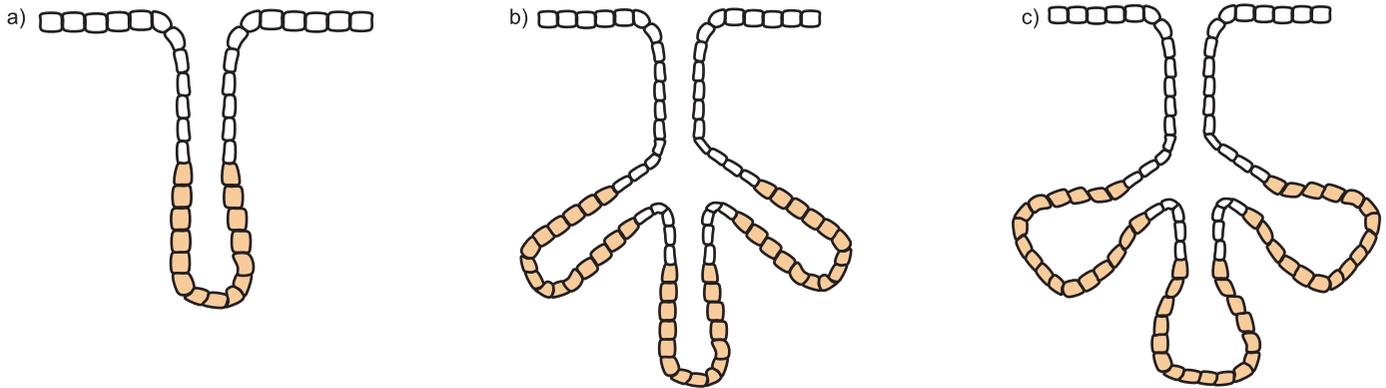


Figura 5.2. Tipos de glándulas. Las glándulas son estructuras formadas por epitelios que vierten secreciones a una luz, desde donde se dirigen hacia el exterior. La morfología de las glándulas puede ser variada, como por ejemplo tubular (a), tubular ramificada (b) o alveolar (c). Estos tipos además pueden combinarse para dar lugar a glándulas compuestas donde aparecen varias glándulas simples conectadas.

El tejido epitelial participa en la formación de elementos conductores pero no se encuentra irrigado, por lo que los nutrientes y los gases los obtiene por medio de difusión desde los tejidos adyacentes.

Tejido conjuntivo

También conocido como tejido conectivo, dentro de este tipo de tejido se incluyen una gran variedad de subtipos, todos con una función de unión y soporte. Es el tipo de tejido más abundante y se compone de células, una matriz extracelular y fibras extracelulares. La principal diferencia entre el tejido conjuntivo de invertebrados y vertebrados es que en un invertebrado no presentan una organización tan elaborada como ocurre en los vertebrados.

Según el tipo de tejido conjuntivo la riqueza en células va a variar, pero en general no son tan abundantes como en el resto de tejidos. La matriz extracelular es producida por estas células, variando su composición en función del tipo de tejido y puede incluir proteínas e hidratos de carbono. En el caso de las fibras extracelulares son de tipo proteico. La más conocida y abundante es el colágeno, una fibra resistente al estiramiento y fuerte que da cohesión al tejido, aunque también existen otras como la elastina. Las propiedades de los distintos tipos de tejido conjuntivo vienen dadas por las células y la composición de la matriz y las fibras, que varían en proporción haciendo que el tejido sea más rígido o más laxo (Figura 5.3).

La misma naturaleza del tejido conjuntivo, que da cohesión a los distintos órganos y sirve de sopor-

Tabla 5.2. Principales tipos de tejido conjuntivo

Tipo	Estructura básica
Laxo (adiposo, reticular)	Parte celular y matriz con fibras de distintos tipos entrelazadas laxamente
Denso (elástico, denso)	Parte celular y matriz con fibras gruesas, numerosas y densas
Cartílagos	Parte celular y matriz de condroitín sulfato con colágeno y fibras elásticas
Óseo	Parte celular y matriz con calcio y fósforo
Líquido (sangre/linfa)	Parte celular y matriz líquida

te, hace que presente una gran variedad de funciones. El tejido adiposo, por ejemplo, además de presentar una función de reserva también tiene funciones de aislamiento, tanto térmico como mecánico. También hay tejido conjuntivo formando los ligamentos o los tendones, elementos que permiten la movilidad. Los tejidos óseo y cartilaginoso son principalmente de sostén, aunque el cartílago es semirrígido y presenta cierta flexibilidad. Por último, hay tejidos conjuntivos que son líquidos. El más estudiado y conocido es la sangre, donde la matriz extracelular es el plasma y el componente fibrilar prácticamente nulo aunque sí presente una gran cantidad de proteínas.

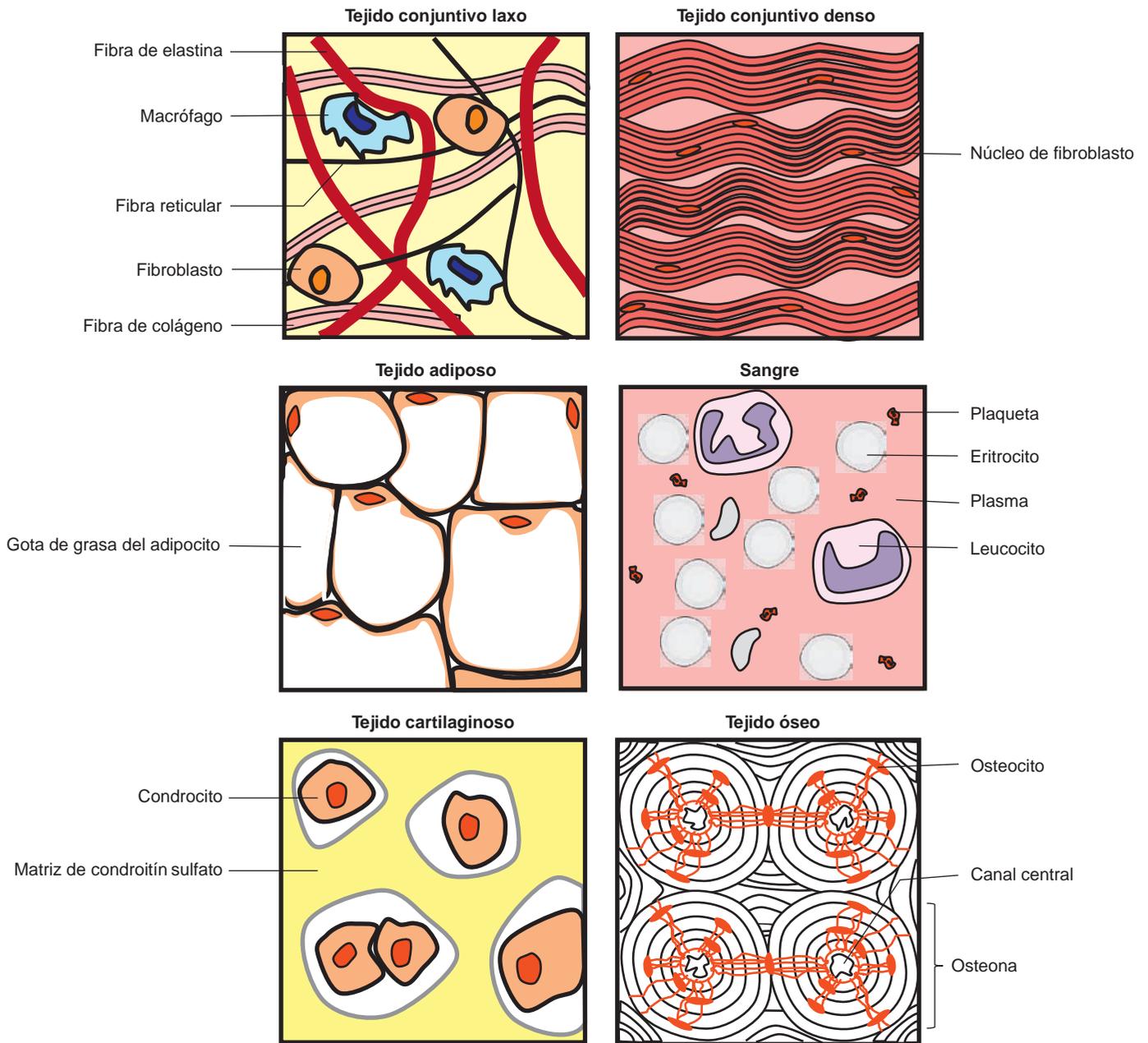


Figura 5.3. Tipos de tejido conjuntivo. El tejido conjuntivo es quizá el tejido con más variedad de tipos de tejidos. Se caracteriza por tener una parte celular y una matriz que, según el tipo, puede ser desde un líquido (como el plasma) a una estructura sólida, como la formada por carbonato cálcico y otros componentes en el hueso.

Todos estos tipos de tejidos presentan sus tipos celulares específicos, como puedan ser los adipocitos, los osteoblastos, los condrocitos o las células sanguíneas o de la linfa.

Tejido muscular

El tejido muscular se encuentra en la mayor parte de los animales y es el tejido más común. Se forma por

células musculares, también conocidas como fibras musculares, especializadas en la contracción. Existen dos tipos de tejidos musculares básicos, el liso y el estriado (**Figura 5.4**). Este último origina dos tipos de tejidos en vertebrados, el estriado y el cardíaco.

El tejido muscular estriado se forma por células multinucleadas que al microscopio presentan una estructura con estrías, que corresponden a las bandas de

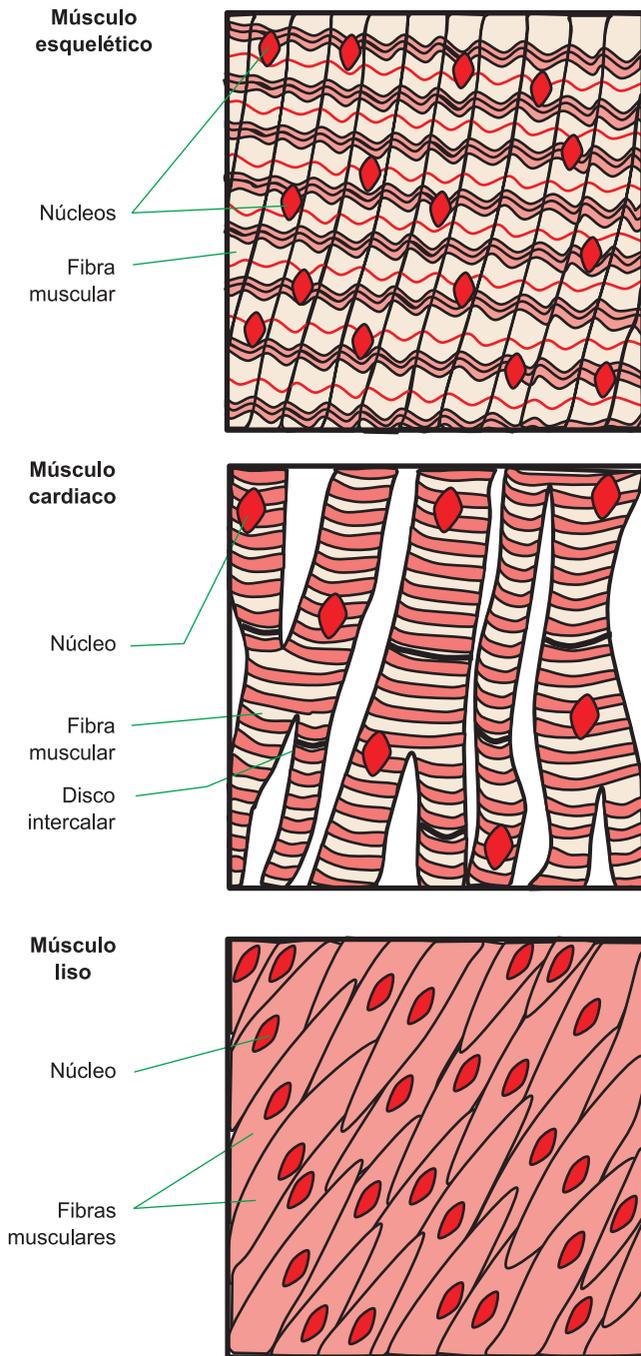


Figura 5.4. Tipos de tejido muscular. Dentro del tejido muscular se diferencian tres tipos. El esquelético es el tejido que forma, por ejemplo, los músculos para la locomoción y suele ser de contracción voluntaria. El tejido muscular cardíaco se encuentra en el corazón y es de contracción involuntaria. El tejido muscular liso aparece en diversos órganos y generalmente es de contracción involuntaria aunque en determinados casos también puede ser de contracción voluntaria. Todos ellos deben su capacidad de contracción a la presencia de proteínas contráctiles como la actina y la miosina, variando en la disposición de las mismas.

actina y miosina que se encargan de la contracción. El músculo liso, por su parte, presenta células largas con extremos aguzados y un solo núcleo. En los invertebrados encontramos ambos tipos de células musculares pero dan lugar a una gran variedad siendo incluso posible encontrarlas mezcladas en determinados músculos. En vertebrados, los músculos que permiten el movimiento se forman en su mayor parte por las fibras estriadas mientras que las fibras lisas aparecen en órganos que requieren una contracción más lenta. A nivel funcional las fibras estriadas son más rápidas en la contracción pero pueden mantenerla durante menos tiempo.

El tejido muscular cardíaco de vertebrados se forma por células con un solo núcleo que se conectan entre ellas por medio del llamado disco intercalar, presentando la estriación característica que corresponde a las estructuras de actina y miosina.

Los elementos contráctiles de los músculos, conocidos como miofibrillas, son proteínas que forman estructuras especiales. Las principales proteínas son la actina y la miosina, que adoptan distinta estructura en las células musculares lisas y estriadas.

Tabla 5.3. Tipos de tejidos musculares

Tipo	Estructura básica
Liso	Fibras ahusadas sin estriás
Estriado	Fibras largas y estriadas
Cardíaco	Fibras estriadas ramificadas

A nivel funcional, la contracción de las fibras musculares puede tener una gran variedad de objetivos. El más inmediato es el movimiento, pero también intervienen en procesos como el vuelo, la respiración (participando en la ventilación), movimientos internos (en el intestino para desplazar el alimento) o el temblor (para producir calor). Las fibras musculares cardíacas de vertebrados tienen como principal función el movimiento de la bomba que impulsa la sangre a todo el cuerpo.

En el caso de vertebrados, las fibras lisas son conocidas también como involuntarias porque se controlan de manera inconsciente por parte del sistema nervioso. Esto no supone que no puedan ser también movidas de manera consciente en determinados casos.

Tejido nervioso

El tejido nervioso se especializa en la recepción de estímulos y en la conducción de los impulsos nerviosos de un punto a otro del organismo. Presenta dos tipos de células, las neuronas y las células de glía. La neurona es una célula en la que se reconocen tres partes: las dendritas, el cuerpo o soma neuronal y el axón. Las dendritas y el axón ponen en contacto a las distintas neuronas y permiten que se transmita el impulso nervioso de una a otra, mientras que el cuerpo neuronal contiene el núcleo y es donde se realiza la síntesis de los productos que necesita la neurona. Estos tres elementos básicos pueden presentar distintas formas lo que lleva a que se diferencien múltiples tipos de neuronas tanto por su morfología como por su tamaño. Las células de glía, por su parte, tienen una función de soporte y son de distintos tipos de acuerdo con la función que llevan a cabo.

La función básica del tejido nervioso es formar los sistemas nerviosos de los animales, por lo que en definitiva tienen la misión de captar los estímulos, tanto internos como externos, integrarlos y proporcionar una respuesta a los mismos.

5.3. Relación entre célula, tejido, órgano y sistema

En los animales se observa una gran variedad de estructuras corporales pero, en general, pueden diferenciarse distintos grados de complejidad de organización donde cada uno representa un producto evolutivo más estructurado que el anterior.

El primer escalón es una organización protoplásmica, propia de los protozoos y organismos unicelulares, donde la unidad fundamental es la célula y existen una serie de orgánulos con funciones especializadas. A continuación se produce una agregación de las células para formar una organización celular-tisular, propia de animales radiados como cnidarios y ctenóforos, donde las células se agrupan para formar tejidos con una coordinación funcional.

La organización tejido-órgano aparece ya en los platelmintos, agrupándose los tejidos en órganos de mayor complejidad y con una función más especializada. El último escalón es el paso a la organización órgano-sistema, que aparece en el resto de animales, y se caracteriza por la agrupación de los órganos en

sistemas con funciones definidas y especializadas que precisan de una mayor diferenciación de los distintos tipos celulares para obtener una mayor eficacia.

5.4. Estructura de un animal: diseño y simetría

A la hora de considerar el diseño de un animal es necesario tener en cuenta el tamaño corporal, ya que un mayor tamaño implica una serie de implicaciones físicas y ecológicas que suponen ventajas e inconvenientes. A medida que el animal incrementa su tamaño también lo hace su superficie corporal pero de manera más lenta que su volumen ya que el aumento de la longitud corporal supone que se dobla la superficie pero al mismo tiempo se triplica el volumen. Esto quiere decir que un animal grande tiene menor área de superficie en relación a su volumen que un animal pequeño, lo que puede suponer un inconveniente, por ejemplo a la hora de obtener gases para la respiración. Para solventar este problema, o al menos minimizarlo, los animales tienden a plegar la superficie corporal o a desarrollar sistemas de transporte.

Durante el desarrollo embrionario de los animales se produce una estructura corporal que es muy diversa pero en la que puede distinguirse una simetría o lo que es lo mismo, un equilibrio de las proporciones o correspondencia en tamaño y forma de las partes o estructuras situadas en lados opuestos de un plano de simetría.

Actualmente se distinguen en los animales la simetría esférica, la radial y la bilateral. La esférica se caracteriza porque el cuerpo del animal se divide en mitades equivalentes cuando se corta por un plano que pasa por el centro del mismo y es propia de formas unicelulares. La simetría radial se caracteriza porque el cuerpo del animal puede dividirse en mitades iguales por más de dos planos que atraviesan el eje longitudinal y es propia de poríferos, cnidarios, ctenóforos y equinodermos adultos. En el caso de los equinodermos las larvas presentan simetría bilateral, que es la caracterizada por una división del animal en dos porciones especulares cuando se corta a lo largo del plano sagital del cuerpo. Esta también aparece en el resto de animales y se asocia al proceso de cefalización. En los animales bilaterales suelen diferenciarse regiones y planos de orientación ya que pueden seccionarse de distintas maneras y ángulos. De esta forma, se distin-

guen una región anterior, una posterior, una dorsal, una ventral o una lateral existiendo otras divisiones dependiendo del grupo animal como ocurre con la división pectoral y pélvica de los vertebrados.

Un proceso que también se ha producido durante la historia evolutiva de los metazoos es el de la segmentación corporal o metamerización. La metamería es la repetición serial de segmentos corporales similares a lo largo del eje longitudinal del cuerpo denominándose a cada segmento como metámero. Se observa en anélidos, artrópodos y cordados e implica la repetición de las estructuras externas e internas (músculos, vasos, nervios, etc) aunque en ciertos casos, como los vertebrados, es complicado observarlos porque los cambios evolutivos han ocultado el patrón segmentado del cuerpo. La ventaja de la metamerización es una mayor movilidad del cuerpo y un aumento en la complejidad de la estructura y la función corporal, lo que a su vez puede tener influencia en el desarrollo del sistema nervioso.

5.5. El tegumento y las estructuras de sostén

Tegumento

Se denomina tegumento a la piel más las estructuras anexas que presenta (**Figura 5.5**). La piel es la envoltura superficial del cuerpo y es una cubierta relativamente elástica sirviendo de frontera con el medio externo. Se compone de dos partes: epidermis y dermis, separadas por la membrana basal. La epidermis presenta generalmente tejido epitelial mientras que en la dermis pueden encontrarse glándulas, distintos tipos de conjuntivo, muscular liso y nervioso. Tiene múltiples funciones como actuar de aislante manteniendo la temperatura, detectar cambios en el entorno con las terminaciones nerviosas que le llegan, proteger contra agresiones externas y agentes mecánicos, en algunos casos puede intervenir en el intercambio de gases, ciertos animales tienen la capacidad de cambiar su color (mimetismo), etc. Las secreciones glandulares pueden ser de muchos tipos, tanto de tipo lipídico como proteico.

En los invertebrados el tegumento suele presentar una capa monoestratificada de células vivas con una morfología diversa que depende de la especie. Dependiendo del grupo animal es posible que existan

glándulas, generalmente unicelulares. La capa basal es lineal y la dermis suele ser escasa o inexistente. En los animales más primitivos, como las esponjas, los celentéreos y los platelmintos, encontramos tegumentos no cuticulares mientras que en el resto el tegumento sí presenta cutícula, una estructura compleja de naturaleza glucoproteica. En algunos invertebrados además se produce la quitinización con quitina, un hidrato de carbono. Por último, algunos moluscos y equinodermos presentan tegumentos con características específicas.

Las esponjas son de los animales más simples, presentando un tegumento monoestratificado pero con varios tipos celulares que presentan funciones específicas como cobertura o secreción. Los celentéreos incorporan algunos tipos de células más como las neuroepiteliales o los cnidoblastos de cnidarios, estos últimos de naturaleza defensiva y responsables de la “picadura” de las medusas. Los platelmintos, por su parte, presentan un tegumento monoestratificado con células de cobertura y de secreción, apareciendo también células musculares o zonas con sincitio, donde las células comparten su citoplasma.

Los nematodos tienen una cutícula transparente y acelular con función aislante pero no impermeable formada por lípidos, glucoproteínas y proteínas. Esta cutícula se produce por las células epidérmicas. Los anélidos, por su parte, presentan ya glándulas pluricelulares y en ciertas regiones el tegumento es principalmente secretor.

Los moluscos presentan un tegumento que depende de su compleja embriología. Sí hay que mencionar la particularidad de presentar un exoesqueleto, la denominada concha, que a veces es interno. Se produce por el epitelio del tegumento y se forma por quitina y otras sustancias como proteínas o compuestos inorgánicos.

Los artrópodos se caracterizan por tener un tegumento quitinizado. La quitina es un polímero de *N*-acetil-glucosamina y se sitúa en las zonas más profundas del tegumento reforzándolo y constituyendo un exoesqueleto de tres capas, epicutícula (con lipoproteínas y proteínas), exocutícula (con quitina, pigmentos y proteínas) y endocutícula (con quitina). Debajo se encuentran las células epiteliales y las células secretoras. Una característica de ciertos artrópodos es su capacidad de mudar, para lo cual deben utilizar una digestión enzimática que permite reblandecer el exoesqueleto antiguo y desprenderse de él.

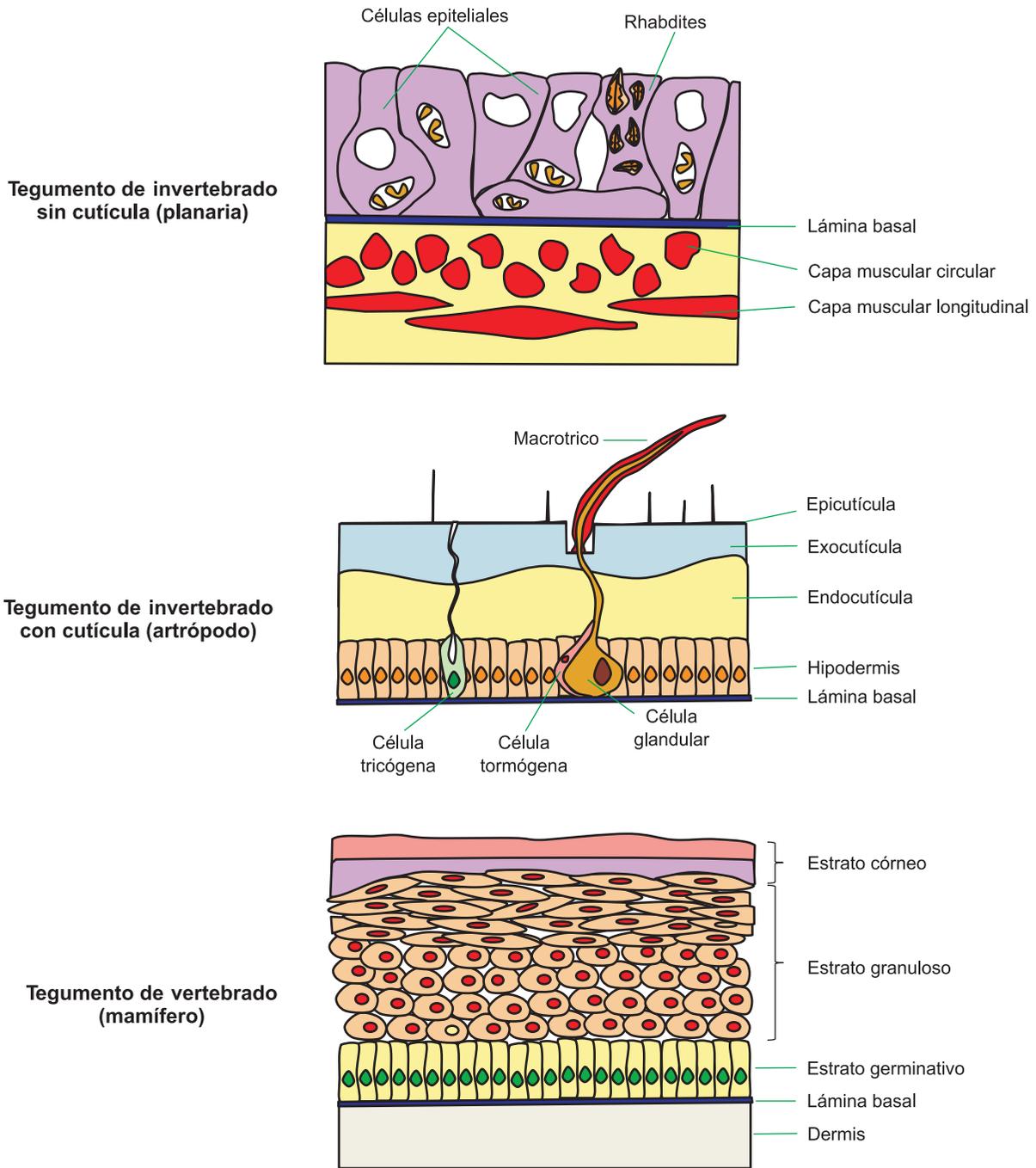


Figura 5.5. Tipos de tegumentos. Los tegumentos de animales son estructuras que recubren al animal y lo protegen del exterior. En los animales más primitivos, como las planarias, el tegumento es poco complejo presentando un epitelio monoestratificado por debajo del cual se sitúan las capas musculares. En artrópodos, unos animales más derivados, la estructura se complica añadiéndose la cutícula. Finalmente, en vertebrados se alcanza el máximo desarrollo con epitelios pluriestratificados y diversas estructuras anexas como escamas, plumas o pelo.

El tegumento de los equinodermos presenta una capa cuticular y una epidermis, al que se añade un plexo nervioso formado por axones de células neuroepiteliales, una dermis densa y una capa muscular.

El tegumento de invertebrados depende en gran medida del grupo animal que se estudie, pero en general se puede decir que va incorporando nuevas posibilidades como células nerviosas o musculares que

le confieren más funciones a medida que se analizan los grupos más derivados.

En el caso de los vertebrados, se puede decir que desde los más primitivos hasta los más derivados se produce un incremento del número de estratos, de tal manera que en los animales terrestres aparece una capa más superficial formada por células queratinizadas (células muertas que se van perdiendo y sustituyendo con el paso del tiempo), es decir, células con alto contenido en una proteína denominada queratina. De esta forma se pueden distinguir distintos tipos de células epiteliales siendo las que se encuentran en la base las que se dividen transformándose conforme se dirigen hacia la superficie.

A nivel de elementos secretores, se produce un aumento de las glándulas pluricelulares a partir de anfibios y en cuanto a la dermis, se diferencian dos capas: una vascular y una reticular. Es en la dermis donde se encuentran los elementos nerviosos, vasculares y musculares del tegumento. Por último, es posible encontrar distintos anexos que se generan a partir de la piel como son las escamas, las plumas o el pelo, generalmente con función protectora.

En los peces la piel es pluriestratificada y se recubre de moco, por lo que es muy resbaladiza. Las células glandulares se encuentran dispersas entre las epidérmicas y en la dermis a menudo se pueden encontrar células pigmentarias responsables de los colores que presentan. En el caso de los tiburones y rayas la piel presenta el dentículo dérmico, que cubre la epidermis.

Las larvas de anfibio tienen un tegumento similar al de los peces mientras que en los adultos la epidermis es pluriestratificada con células vivas, células secretoras formando glándulas pluricelulares y en la dermis aparecen abundantes capilares ya que al tener respiración cutánea necesitan una gran irrigación. Al igual que los peces, también presentan abundantes células pigmentarias en la dermis.

Los reptiles presentan un tegumento adaptado al medio terrestre por lo que las células superficiales se encuentran queratinizadas. La piel tiene un nivel germinativo donde se dividen las células, un nivel intermedio donde las células van cambiando su morfología e incorporando queratina y un nivel córneo donde las células se encuentran totalmente queratinizadas. El estrato córneo puede ser mudado en ciertos animales. Las glándulas son escasas y se localizan en ciertas zonas.

Las aves presentan estructuras muy cornificadas, como las garras, el pico o las patas escamosas, una dermis fina y una epidermis pluriestratificada con el estrato germinativo, el intermedio (o granuloso) y el córneo. Las plumas son las estructuras adicionales más características y presentan coloración porque durante su formación las células pigmentarias de la piel migran hacia las plumas.

El tegumento de vertebrados alcanza el máximo desarrollo en mamíferos. La epidermis es pluriestratificada y la dermis muy desarrollada, con un componente laxo y otro denso. Se diferencian dos estratos entre el germinativo y el córneo, el espinoso y el granuloso. Las glándulas son abundantes y la dermis se forma por tejido conjuntivo, tejido nervioso y tejido muscular.

Estructuras de sostén

Las células son estructuras gelatinosas por lo que es necesario que tengan algún tipo de armazón que las sostenga, especialmente si se quiere crecer, denominados sistemas de sostén e incluyen los llamados esqueletos. La importancia del esqueleto se resalta en su influencia sobre el tamaño que puede alcanzar un animal ya que son sus características las que determinan, entre otras causas, el tamaño máximo que puede llegar a tener una especie.

Un sistema de sostén tiene como principal función dar consistencia a los animales, especialmente en el caso de los terrestres, pero también permite el movimiento gracias a que presenta articulaciones y se combina con un sistema muscular que proporciona la fuerza impulsora. Otras funciones del sistema de sostén es la protección de determinadas estructuras y la posibilidad de actuar como lugar de reserva de ciertos compuestos, especialmente minerales.

La composición del esqueleto es muy variada. En los invertebrados más primitivos se observa que el sistema de sostén se basa en los líquidos como el agua del medio (en celentéreos) o los fluidos corporales. Gracias a la presión que ejerce la musculatura se produce un esqueleto hidrostático, que no es rígido pero da consistencia al animal.

En otros animales se forma por proteínas, que a menudo originan una base sobre la que se depositan otros materiales. En los casos en que se forma un exoesqueleto, puede producirse un proceso de trans-

formación de las proteínas convirtiéndolas en proteínas más rígidas de tal manera que determinan la dureza del esqueleto. La quitina es característica de los artrópodos pero también puede aparecer en otros grupos. Además, es frecuente la inclusión de minerales en los esqueletos, como el carbonato cálcico, el dióxido de silicio, el magnesio o el fósforo.

De acuerdo con la posición del esqueleto se diferencian esqueletos externos o exoesqueletos y esqueletos internos o endoesqueletos. Los exoesqueletos aparecen principalmente en invertebrados, se forman por secreciones de células tegumentarias y pueden ser articulados o no. En general, el exoesqueleto tiene una función protectora pero en el caso de artrópodos también tiene implicación en la locomoción.

En los invertebrados más primitivos, principalmente gusanos como nematodos o anélidos, la cutícula es una barrera impermeable y protectora pero además no es raro que construyan un tubo protector con sustancias segregadas por el animal y con materiales del medio, algo que puede ser el punto de inicio para que en grupos más derivados se llegue a la formación de cubiertas protectoras, como las conchas que se portan de manera permanente. Los moluscos presentan verdaderas conchas de múltiples formas que se secretan por células del animal y emplean generalmente carbonato cálcico.

La cutícula de los artrópodos actúa de exoesqueleto al endurecerse, pero tiene la propiedad de ser articulada. Como en los caballeros de la Edad Media, la cutícula actúa de coraza pero tiene el inconveniente de impedir el crecimiento del animal por lo que se producen procesos de muda en los que el individuo sustituye esta cuando se deshace de la antigua. La muda o ecdisis se controla hormonalmente y se produce reblandeciendo la cutícula para posteriormente desprenderse de ella y sintetizar una nueva.

Los equinodermos pueden presentar un endoesqueleto formado por osículos, núcleos proteicos sobre los que se depositan materiales calcáreos, siendo considerados endoesqueletos porque por encima existe una capa de epidermis. Se estructuran en placas que forman una red flexible, como en las estrellas de mar, o un caparazón, como en los erizos de mar.

Los vertebrados tienen un endoesqueleto, pudiendo ser de cartílago o de hueso. En los más primitivos, como los tiburones o las lampreas, el principal componente es el cartílago mientras que en el resto es el hueso aunque puede tener intercalado material cartilaginoso. El cartílago es un tejido conjuntivo formado por una matriz de células, condrocitos, rodeadas de un complejo proteico mientras que el hueso es un tejido conjuntivo formado por una matriz de colágeno sobre la que se deposita fosfato cálcico y otras sales y células intercaladas, los osteoblastos (producen la matriz), los osteocitos (mantienen la matriz ósea) y los osteoclastos (degradan y reabsorben la matriz).

El esqueleto de los vertebrados se compone de múltiples piezas que se agrupan en tres grupos, el esqueleto axial, el esqueleto apendicular y el esqueleto visceral. El primero incluiría el cráneo, la columna vertebral, el esternón y las costillas, el segundo lo formarían las extremidades y las cinturas y el último las branquias y los cartílagos mandibulares. Este esquema sufre un cambio durante el proceso evolutivo de los vertebrados, especialmente cuando se pasa del medio acuático al medio terrestre, produciéndose un proceso de concentración del encéfalo, los órganos de los sentidos, los respiratorios y los masticadores en la zona del cráneo. En el caso del esqueleto apendicular, existen dos pares de extremidades en la mayor parte de los vertebrados sujetas al cuerpo por medio de las cinturas escapular y pélvica. Las extremidades sufren una gran variación entre las distintas especies pudiendo a veces incluso aparecer un par de las extremidades fusionadas o simplificadas.

Cuestiones de repaso

1. ¿Qué características definen a un tejido epitelial?
2. ¿Qué tipos de tejidos pueden encontrarse en un animal?
3. Explicar la evolución de los tipos de organización desde la célula hasta los sistemas.
4. ¿Cómo es la estructura de sostén de los artrópodos?
5. Explicar el concepto de simetría y los distintos tipos que se conocen.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. En los insectos el sistema de sostén es tipo:
 - a) hidrostático
 - b) geostático
 - c) exoesqueleto
 - d) endoesqueleto
2. Los principales tipos de tejidos de animales son:
 - a) escamoso, conjuntivo, glandular y nervioso
 - b) nervioso, epitelial, muscular y cardíaco
 - c) epitelial, nervioso, muscular y conjuntivo
 - d) glandular, nervioso, muscular y conjuntivo
3. La neurona es típica de:
 - a) el tejido epitelial
 - b) el tejido glandular
 - c) el tejido nervioso
 - d) el tejido óseo
4. El tejido cartilaginoso es un tipo de tejido:
 - a) muscular
 - b) conjuntivo
 - c) óseo
 - d) neuronal
5. Las glándulas son:
 - a) tejido conectivo
 - b) tejido muscular
 - c) tejido escamoso
 - d) tejido epitelial
6. El pelo es una estructura anexa de:
 - a) el tegumento de mamíferos
 - b) el exoesqueleto de artrópodos
 - c) el endoesqueleto de anélidos
 - d) el tegumento de equinodermos
7. Un órgano:
 - a) lo forma siempre un solo tejido
 - b) puede estar formado por varios tejidos
 - c) nunca incluye más de un tejido
 - d) siempre se forma por tejido epitelial
8. La sangre:
 - a) es un tipo de tejido epitelial
 - b) es un tipo de tejido conjuntivo
 - c) es un tipo de tejido nervioso
 - d) es un tipo de tejido muscular
9. La célula muscular presenta:
 - a) actina y miosina
 - b) hemoglobina y mitotina
 - c) heparina y miosina
 - d) miosina y calcitonina
10. El tejido conjuntivo se caracteriza por:
 - a) carecer totalmente de células
 - b) tener una matriz formada siempre por carbonato cálcico
 - c) tener una matriz y una parte celular
 - d) realizar la contracción que permite el movimiento
11. La dermis es:
 - a) un tipo celular del tegumento
 - b) la zona más interna del tegumento
 - c) la zona más externa del tegumento
 - d) la célula característica de la epidermis
12. La cefalización:
 - a) es un proceso de concentración de órganos de los sentidos en la parte posterior del individuo
 - b) es un proceso de concentración de órganos de los sentidos en la parte media del individuo
 - c) es un proceso de concentración de órganos de los sentidos en la parte anterior del individuo
 - d) es un proceso de concentración de órganos de los sentidos en la parte ventral del individuo
13. Un sistema es:
 - a) un conjunto de tejidos aislados que se conectan por vasos sanguíneos
 - b) un conjunto de órganos que actúan de manera coordinada para llevar a cabo diversas funciones fisiológicas

- c) un conjunto de tejidos que intervienen en el desarrollo embrionario para indicar el punto anterior del animal
 - d) un conjunto de células que actúan de manera coordinada para producir un tejido
14. Una de las principales funciones del tejido epitelial es:
- a) la contracción
 - b) la transmisión del impulso nervioso
 - c) la recepción de estímulos del entorno
 - d) el recubrimiento y la protección de las superficies corporales
15. Entre las funciones del tejido nervioso se encuentra:
- a) la producción de miosina
 - b) la transmisión del impulso nervioso
 - c) la secreción de moco
 - d) la protección del tubo digestivo
16. Los vertebrados presentan:
- a) un exoesqueleto
 - b) un endoesqueleto
 - c) un esqueleto hidrostático
 - d) un esqueleto monostático
17. La queratina es propia de:
- a) la piel de vertebrados
 - b) la piel de poríferos
 - c) la piel de moluscos
 - d) la piel de anélidos
18. La queratina es:
- a) un polisacárido
 - b) una enzima
 - c) una proteína
 - d) un lípido
19. La queratina aparece en:
- a) el tejido muscular
 - b) el tejido conjuntivo
 - c) el tejido epitelial
 - d) el tejido nervioso
20. El tejido adiposo:
- a) es un tipo de tejido nervioso
 - b) es un tipo de tejido conjuntivo
 - c) es un tipo de tejido muscular
 - d) es un tipo de tejido epitelial

Bibliografía utilizada

Campbell, Neil; Reece, Jane. *Biología* (7.ª Ed.). Editorial Médica Panamericana, 2007.

Fernández, Benjamín; Suárez, Isabel; Rubio, Miguel; Muñiz, Enriqueta; Bodega, Guillermo. *Organografía microscópica animal comparada*. Editorial Síntesis, 2003.

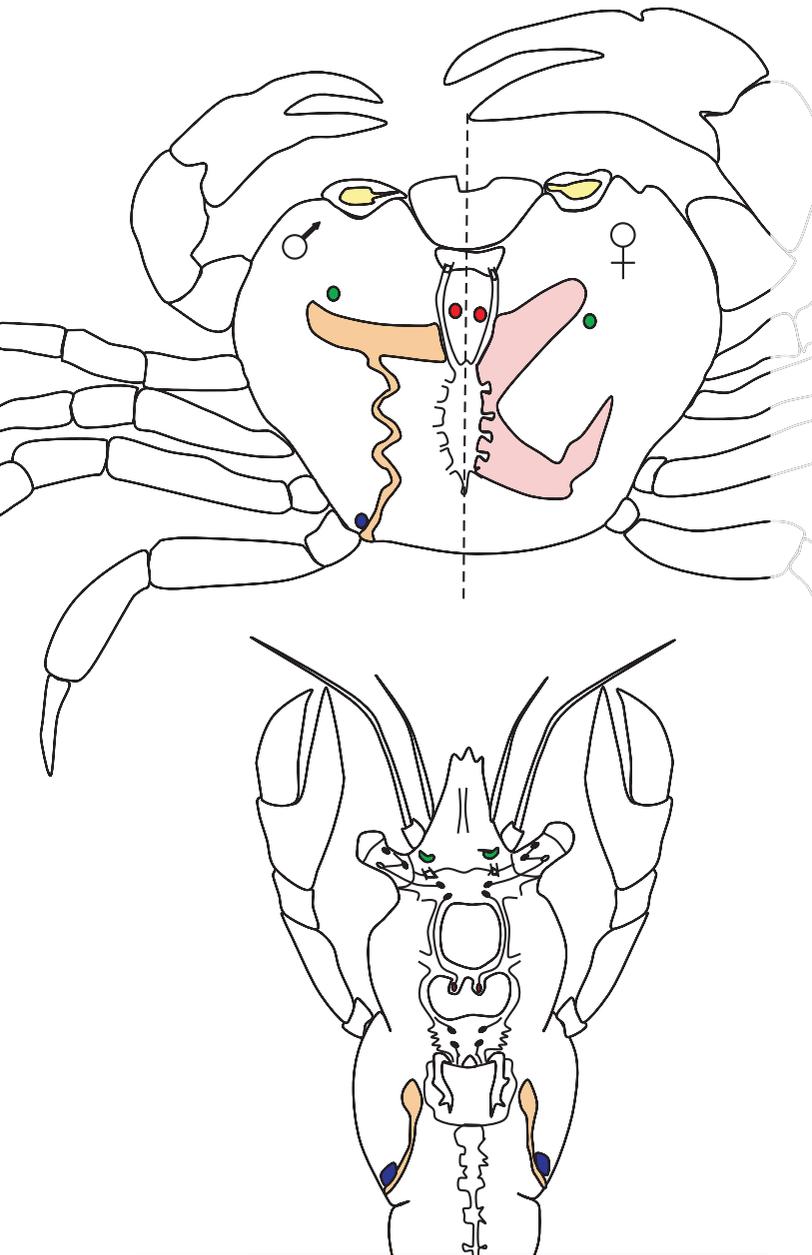
Hickman, Cleveland; Roberts, Larry; Larson, Allan; l'Anson, Helen; Eisenhour, David. *Principios integrales de zoología* (14.ª Ed.). Editorial McGraw-Hill-Interamericana, 2009.

Muñoz Viejo, Antonio; Pérez Bote, José Luis; da Silva Rubio, Eduardo. *Manual de Zoología*. Editorial Universidad de Extremadura Servicio de Publicaciones, 2009.

Sadava, David; Heller, Graig; Orians, Gordon; Purves, William; Hillis, David. *Vida. La ciencia de la biología* (8.ª Ed.). Editorial Panamericana, 2008.

CAPÍTULO 6

LAS HORMONAS EN LOS ANIMALES



RESUMEN

Un individuo tiene una serie de órganos y sistemas que colaboran para mantener su equilibrio interno, para lo cual deben relacionarse entre ellos intercambiando información y reaccionando ante los distintos cambios a los que se ven sometidos. Los sistemas de regulación y control permiten tanto la obtención de información como la elaboración de una respuesta más o menos coordinada del organismo para conseguir sobrevivir. Es preciso, por tanto, entender los mecanismos responsables del control de los distintos sistemas para poder comprender su funcionamiento y las respuestas que generan frente a determinados estímulos.

Los distintos órganos y sistemas de un individuo se encuentran bajo dos tipos de regulación, nerviosa y endocrina. La regulación nerviosa suele ser rápida y a corto plazo mientras que la regulación endocrina a menudo implica fenómenos a corto plazo y a medio o largo plazo. El sistema endocrino es el encargado de realizar este tipo de control y se compone de varias glándulas distribuidas por todo el cuerpo siendo, por tanto, un sistema difuso.

El principal mecanismo de acción del sistema endocrino es la hormona, una sustancia que sirve de mensajero químico entre las células y actúa a muy bajas concentraciones produciendo un efecto sobre los distintos tipos celulares. Su naturaleza química puede ser diversa de tal manera que encontramos hormonas esteroideas, amínicas, proteicas, etc., que tienen mecanismos de acción característicos y cuya naturaleza química tiene gran importancia a la hora de definir el tipo de receptor y los efectos que presentan.

En los distintos grupos animales puede observarse cómo van apareciendo las hormonas y los distintos efectos que ejercen, teniendo una influencia general y específica que depende de cada tipo de animal. Además, una misma hormona puede ejercer efectos diversos según el momento del desarrollo.

La regulación hormonal aparece ya desde los invertebrados más primitivos y poco a poco se van incorporando nuevas variantes y nuevas funciones, que llevan a que en los vertebrados el grado de complejidad sea alto con muchas hormonas funcionando al mismo tiempo.

Objetivos de estudio:

- Entender qué es una hormona y el papel que tiene en la regulación de las distintas funciones corporales.
- Aprender la estructura básica del sistema endocrino y la evolución que sufre en los distintos grupos animales.
- Conocer e integrar las distintas hormonas que se producen en invertebrados y vertebrados para aprender los mecanismos de regulación que mantienen el equilibrio en el individuo.

Índice de contenidos

- 6.1. Introducción
- 6.2. Las hormonas y sus acciones
- 6.3. Sistema endocrino en invertebrados
- 6.4. Sistema endocrino en vertebrados

6.1. Introducción

En un animal multicelular el control de los distintos mecanismos fisiológicos recae en el sistema nervioso y el sistema endocrino. Este último se compone por glándulas y/o células que producen hormonas, unas moléculas que ejercen su efecto en otros lugares del individuo modulando la fisiología celular de muy diversas maneras. La acción de las hormonas contribuye a que el animal mantenga su equilibrio interno frente a las distintas situaciones que se le presentan a lo largo de su vida, interviniendo en el control de gran variedad de procesos como la excreción, la reproducción o el desarrollo.

Un mismo tipo celular, tejido o estructura puede responder a más de una hormona, de tal forma que se pueden producir efectos complementarios, aditivos o antagonistas entre hormonas. El efecto final se alcanza gracias a un equilibrio entre las acciones de cada hormona, generalmente a través del control de sus niveles y el momento en que se producen y liberan.

Su naturaleza química es variada, existiendo hormonas esteroideas, glucoproteicas, aminas, peptídicas o proteicas, produciéndose como moléculas activas o como precursores que posteriormente sufren un procesamiento que los activa, bien durante su síntesis o bien en la célula diana. La estructura química de las hormonas tiene especial relevancia ya que determina el modo por el cual se transmite la información al interior celular. Las hidrosolubles se unen a receptores de membrana que posteriormente envían la señal hacia el interior de la célula mientras que las liposolubles generalmente se unen a receptores intracelulares, gracias a que pueden atravesar la membrana sin grandes dificultades, formando un complejo que es el que suele ejercer la acción. En el proceso de transducción de la señal hacia el interior celular pueden participar segundos mensajeros, encargados de activar la respuesta.

Además del mecanismo endocrino de control de la fisiología celular existen otros mecanismos, el control paracrino y el autocrino, donde las moléculas que los llevan a cabo actúan sobre células cercanas o sobre la misma célula que las produce.

Durante el proceso evolutivo de los metazoos, se han ido desarrollando una gran variedad de señales químicas y mecanismos de respuesta que se manifiestan en la diversidad de hormonas que existen así

como en la diferente estructura del sistema endocrino de cada grupo animal. El objetivo de este tema es analizar los sistemas endocrinos de invertebrados y vertebrados para poner de manifiesto la diversidad que existe y cómo participan en el mantenimiento y control del equilibrio interno del animal.

6.2. Las hormonas y sus acciones

En los seres vivos la regulación de los distintos procesos fisiológicos se realiza por medio de señales eléctricas y químicas que sirven para transmitir la información desde los receptores hasta los centros de decisión y viceversa. Los sistemas encargados de realizar estas funciones son el sistema nervioso y el sistema endocrino, que se encuentran íntimamente relacionados para poder realizar su función de regulación de manera adecuada. La transmisión de la información en el sistema nervioso se realiza a través de señales eléctricas con participación de las membranas plasmáticas de las neuronas, las células principales de este sistema. Las señales químicas, sin embargo, se denominan hormonas y consisten en sustancias sintetizadas por células que las vierten al exterior y se distribuyen generalmente a través de un sistema circulatorio. Este mecanismo es más lento que el impulso nervioso por lo que no es adecuado para acciones rápidas como mover un músculo o integrar estímulos visuales pero sí para controlar procesos a más largo plazo como el desarrollo o los ciclos reproductivos que requieren una acción mucho más amplia sobre el metabolismo celular.

Las células que sintetizan y secretan hormonas se denominan células endocrinas y las células que reciben el mensaje hormonal se definen como células diana. Las células endocrinas se agrupan a menudo en glándulas que secretan sus productos al medio intracelular, diferenciándose así de las glándulas exocrinas que vierten sus productos al exterior del organismo. Cualquier célula puede ser una célula diana siempre y cuando presente los receptores correspondientes a la hormona, de tal manera que la unión receptor-hormona activa una serie de eventos en la célula que transmiten la señal y producen un efecto.

Al analizar el modo de acción de una hormona se tienen en cuenta varios factores. Dependiendo de la distancia a la que ejerce su efecto se diferencian tres

posibles acciones. Si la hormona actúa sobre la misma célula que la produce se dice que tiene una acción autocrina, si el efecto se realiza sobre células cercanas la acción se denomina paracrina mientras que si lo hace sobre células alejadas se denomina acción endocrina (Figura 6.1). Estos tres tipos de acción no son excluyentes ya que una misma hormona puede actuar sobre células adyacentes y células de otros tejidos u órganos. En general, el término hormona se suele emplear para definir a las sustancias que ejercen su acción a distancia de la célula que la produce.

Un ejemplo de actuación paracrina es la acción de la histamina, una sustancia secretada en reacciones inmunes locales que actúa en procesos alérgicos o de hipersensibilidad. También pueden mencionarse los factores de crecimiento, que al mismo tiempo tienen acción autocrina ya que actúan sobre la misma célula que los produce.

El tipo de receptor al que se une una hormona permite diferenciar dos posibilidades. Por un lado, el receptor de la hormona puede encontrarse en la membrana plasmática. Generalmente esto ocurre con hormonas hidrosolubles que no son capaces de atravesar la membrana o tienen gran dificultad para hacerlo. La unión al receptor activa el proceso de transmisión de señales hacia el interior celular que puede implicar segundos mensajeros y procesos en cascada de activación de proteínas, produciéndose un efecto que puede ser muy variado implicando modificación de proteínas, síntesis de nuevos productos o alteraciones de rutas metabólicas (Figura 6.1).

La otra posibilidad es que la hormona se una a un receptor intracelular, normalmente citoplásmico. Este modo de acción suele darse en el caso de hormonas liposolubles que son capaces de atravesar la membrana y unirse al receptor en el citoplasma, produ-

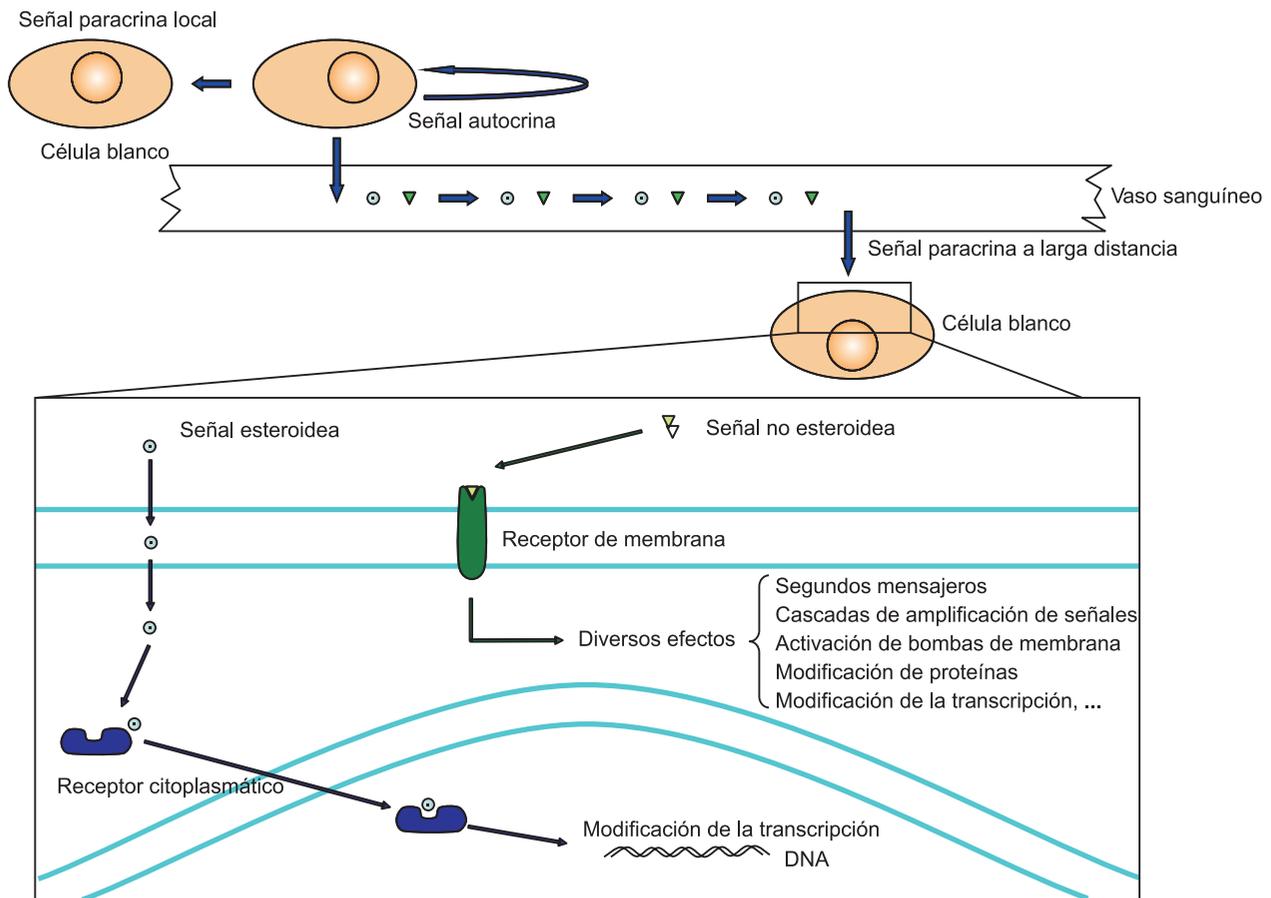


Figura 6.1. Tipos de señales y su transmisión. En el sistema endocrino se pueden diferenciar señales autocrinas, paracrinas y endocrinas en función de la distancia de la célula diana. Además también pueden observarse distintos mecanismos de transducción de señales en la célula en función de la naturaleza química de la molécula. Las moléculas lipofílicas presentan normalmente receptores intracelulares mientras que las hidrofílicas presentan receptores de membrana.

ciendo un complejo hormona-receptor que a menudo actúa como factor de transcripción modulador de la expresión de genes, modificando así el metabolismo celular.

Como se ha visto, la naturaleza química de las hormonas tiene un papel relevante en su modo de actuación. En general se distinguen tres grandes tipos de hormonas de acuerdo a su naturaleza química: péptidos, esteroides y aminohormonas. Los péptidos son cadenas de aminoácidos que varían en tamaño e incluso pueden ser polipéptidos. Su naturaleza hidrofílica hace que se puedan transportar en los medios circulatorios como la sangre o la hemolinfa y se unen generalmente a receptores de membrana. Los esteroides se sintetizan a partir de colesterol y su naturaleza liposoluble permite que atraviesen la membrana y se unan a receptores citoplásmicos, sin embargo impide que se transporten libremente en los medios circulatorios por lo que habitualmente se unen a proteínas para llegar a las células diana. Las aminohormonas son productos derivados de aminoácidos, siendo el más común la tirosina. Al ser tanto de naturaleza hidrosoluble como liposoluble su transporte y modo de unión al receptor depende de cada hormona.

Los distintos tipos celulares sobre los que puede actuar una hormona ofrecen una amplia diversidad de efectos. Así, es habitual que una hormona provoque distintos efectos en tejidos diferentes llegando incluso a originar acciones antagónicas en ciertos casos.

El control de la acción hormonal a menudo depende de mecanismos de retroalimentación negativa (Figura 6.2) en los que es la misma hormona producida la que actúa de inhibidora sobre el órgano que la produce o sobre aquellos que controlan su liberación, como ocurre frecuentemente en los procesos que controla el eje hipotálamo-hipófisis de mamíferos. La producción de la hormona que actúa sobre el tejido inhibe la síntesis de las hormonas estimuladoras sintetizadas en el hipotálamo y en la hipófisis anterior, lo que lleva a que se deje de estimular la producción de la hormona correspondiente. Así, los mismos niveles de la hormona pueden actuar como represores de su estimulación. La retroalimentación positiva, por su parte, sería el proceso en el que niveles bajos de la hormona activarían los mecanismos de estimulación para que se produjera más hormona. De esta manera se puede regular de forma mucho más fina la acción endocrina.

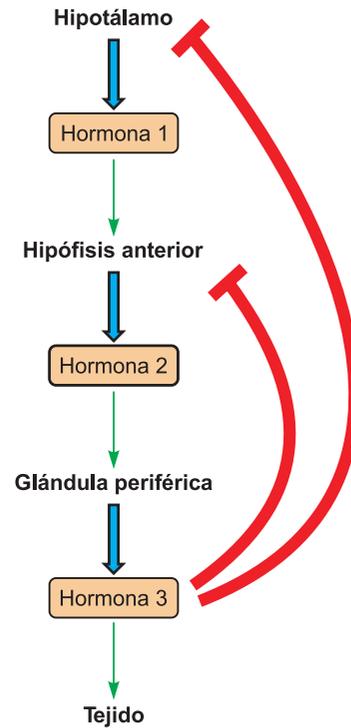


Figura 6.2. Mecanismo de regulación por retroalimentación. La regulación por retroalimentación es frecuente en los procesos endocrinos. En el eje hipotálamo-hipófisis se produce este tipo de regulación. El hipotálamo libera una hormona capaz de estimular la liberación de una hormona desde la hipófisis. Esta segunda hormona, a su vez, ejerce una acción sobre una glándula periférica estimulando que libere la hormona que sintetiza. El aumento de los niveles de esta tercera hormona actúa inhibiendo la liberación de las hormonas hipotalámica e hipofisaria, con lo que se produce un proceso de retroalimentación negativa.

La señalización química se encuentra ampliamente distribuida entre los animales, existiendo ya desde las formas más primitivas sustancias que actúan como moléculas de señalización. Aunque cada grupo animal puede tener sus propias hormonas características, en muchos casos hay hormonas que aparecen en muchos grupos animales. En ciertos casos realizan la misma función pero es relativamente frecuente que desarrollen nuevas funciones de tal manera que la misma hormona ejerce actividades diferentes según el tipo de animal. Por ejemplo, la prolactina estimula la producción de leche en mamíferos mientras que en anfibios activa un comportamiento de búsqueda de agua para la reproducción y en el salmón regula el equilibrio osmótico corporal cuando migra del agua salada al agua dulce.

6.3. Sistema endocrino en invertebrados

Cuando se analiza el conocimiento que se tiene del sistema endocrino de los invertebrados se observa que existe una información muy fragmentada, siendo más abundante para unos grupos que otros y para unos tipos de hormonas que otros. La variedad de hábitats y de ciclos de vida que tienen los distintos grupos de invertebrados dan como resultado una gran diversidad haciendo aún más complejo el estudio de las características de cada uno de ellos.

Aunque la mayoría de las hormonas de invertebrados identificadas hasta el momento corresponden a neurohormonas de naturaleza peptídica, también existen hormonas clave en insectos y crustáceos de naturaleza esteroidea, como son los ecdisteroides o las hormonas juveniles. Por lo tanto, pueden existir receptores de membrana y receptores intracelulares que intervienen en la transmisión de la señal.

Los invertebrados incluyen grupos muy primitivos por lo que no es extraño la existencia de algunos de ellos que carecen de un sistema endocrino definido o que este lo compongan células individuales que producen sustancias con actividad similar a las hormonas. Sin embargo, los distintos estudios realizados indican que la utilización de hormonas como medio de control y coordinación de procesos fisiológicos es común en la mayoría de los invertebrados.

Los celentéreos (cnidarios) es uno de los grupos de invertebrados menos organizados e incluye a las medusas, las anémonas marinas, los corales y los hidroides. Su sistema nervioso es el más simple dentro de los animales y el sistema endocrino no existe como tal al carecer de glándulas. En cambio, presentan células que producen neurosecreciones como coordinadores hormonales primarios, de naturaleza peptídica, que intervienen en el control de procesos como el crecimiento, la regeneración o el desarrollo sexual.

Gusanos no segmentados

Dentro de los platelmintos y los nemertinos se incluye a los gusanos planos como las planarias, las duelas, las tenias o los gusanos cinta. Los platelmintos no presentan glándulas endocrinas o sistema circulatorio por lo que los productos liberados desde los centros

neurosecretores alcanzan el tejido diana por difusión a través de los espacios extracelulares o por liberación directa en la vecindad de la célula diana. En el caso de los nemertinos es probable que las hormonas se liberen en el líquido circulatorio para su distribución.

En los ganglios cerebrales de varias especies de platelmintos se han descrito células neurosecretores cuyas secreciones pueden participar en la regeneración y la reproducción, tanto sexual como asexual. Durante la reproducción sexual la maduración de los ovarios y los testículos se estimula por una neurosecreción, y estos a su vez estimulan la formación del aparato copulativo. Se piensa que el factor producido por los testículos es un esteroide, probablemente testosterona, e inhibe la división mientras proporciona una señal de retroalimentación negativa a los testículos. Se ha detectado que ciertas hormonas de vertebrados producen respuestas en estos animales, como la contracción de cromatóforos producida por el factor inhibidor de la liberación de la hormona estimuladora de melanina.

En los nemertinos la osmorregulación puede estar bajo control de productos de neurosecreción y el desarrollo gonadal se encuentra bajo control de los ganglios cerebrales y los órganos relacionados por medio del factor inhibidor de las gónadas.

Dentro de los asquelmintos se incluyen los rotíferos, los nematodos, los nematomorfos, los gastrotricos y los quinorricos y se caracterizan por ser los primeros en que aparece una cavidad corporal rellena de líquido. Aparte de los nematodos, poco se conoce de la endocrinología del resto de miembros de este grupo. Aunque no se ha descrito de manera clara que haya funciones que se controlen por hormonas, es posible que el crecimiento, la formación de la cutícula, la ecdisis y el desarrollo gonadal entre otros puedan estar bajo control endocrino. Por microscopia se han descrito células neurosecretores y se han identificado secreciones de noradrenalina, dopamina y octopamina. También se ha detectado la ruta de síntesis de catecolaminas, lo que indica que posiblemente pueden producir estas sustancias por sí mismos.

El ciclo de vida de los nematodos presenta épocas de muda, por lo que es de esperar que haya una hormona de muda similar a la hormona juvenil de insectos. Aunque en algunos nematodos se ha detectado la presencia de 20-hidroxiecdisona y de ecdisterona, no se ha confirmado que estos animales sean capaces de sintetizar ecdisteroides.

Anélidos

Los gusanos segmentados o anélidos se consideran cercanos a los artrópodos. Son estructuralmente más complejos que otros gusanos presentando un intestino completo y un celoma con un sistema circulatorio bien desarrollado en muchas especies. Dentro de este grupo tenemos los poliquetos, los oligoquetos y los hirudíneos. Se han descrito células neurosecretoras en los cerebros o los ganglios supra-esofágicos de los tres grupos y presentan neuropéptidos que intervienen en distintos procesos.

En algunos poliquetos se ha relacionado la reproducción con procesos de control endocrino. El complejo cerebrovascular (CVC) es un órgano neurohemático en la zona ventral del cerebro dentro del cual se encuentra la glándula intracerebral. Los llamados pies terminales secretoras son terminaciones axonales características de células neurosecretoras. Se han descrito una hormona sexual inhibidora, una hormona gonadotrófica y un factor de maduración del esperma. En hembras de poliquetos se ha implicado en la maduración de oocitos a la hormona de maduración prostomial, que a su vez induce un factor de maduración celómico.

El papel de las hormonas en anélidos es más amplio que en los grupos anteriores, detectándose algún tipo de control hormonal en procesos como el crecimiento, la regeneración, la regulación del peso corporal, la presión osmótica, el balance iónico y los niveles de azúcar en sangre. Por otro lado, aunque ciertas especies presentan vitelogenina, no se ha confirmado que haya un papel del sistema endocrino en la vitelogénesis aunque sí hay ecdisteroides en anélidos, produciéndose la hidroxilación de la ecdisona a 20-hidroxiecdisona.

Por último, en el proceso reproductivo de los poliquetos participan feromonas que parecen intervenir en la localización del compañero, la sincronización de la danza nupcial y la liberación de gametos. Una de estas, la 5-metil-3-heptanona, induce unos patrones específicos de natación e induce la liberación del esperma a los machos mientras que la 3,5-octadien-2-ona, actúa sobre la liberación de óvulos por las hembras.

Moluscos

Se calcula que hay alrededor de cien mil especies de moluscos, siendo los animales más abundantes en cuanto a número de especies tras los artrópodos. La

poca información disponible y la variedad que existe, especialmente a nivel de mecanismos reproductivos de gasterópodos, hacen difícil presentar un cuadro general del sistema endocrino de moluscos. Sin embargo, se sabe que las hormonas se encuentran implicadas en la reproducción, el crecimiento, el metabolismo energético, la circulación sanguínea y el metabolismo de iones y agua. La mayor parte del conocimiento que se tiene de la endocrinología de moluscos procede de los gasterópodos (caracoles, babosas) y cefalópodos (pulpos, calamares).

El grupo más primitivo y diverso de gasterópodos es el de los prosobranquios (caracoles), que presentan gran variedad de formas y hábitats. La mayoría presentan dos sexos, siendo poco conocido el control de la reproducción de este grupo, aunque hay factores de tipo neuroendocrino masculinizantes y feminizantes en la hemolinfa. En ciertas especies se produce una reversión sexual protándrica (una fase masculina precede a una fase femenina y entre ambas se produce una fase hermafrodita) que probablemente ocurre tras la liberación de un factor feminizante por el cerebro. La regresión de los órganos sexuales accesorios del macho (conducto espermático, vesículas seminales y estructuras asociadas) depende de un factor neurohormonal, lo mismo ocurre con la desdiferenciación del pene. La liberación de los factores responsables de la modificación del estatus sexual se controla por medio de las condiciones sociales.

Por otro lado, las prostaglandinas E o F inducen el desove en algunas especies de caracoles marinos y tienen efectos similares en otros moluscos. La liberación de los gametos depende de una neurohormona, la sustancia de depósito de la cápsula del huevo.

Otro grupo de gasterópodos, los opistobranquios, son exclusivamente marinos y a nivel funcional la mayoría son hermafroditas simultáneos. El estudio de este grupo se ha centrado en las especies del género *Aplysia*, un animal que también se usa en el laboratorio para estudios del sistema nervioso. La puesta de los huevos se controla a través de productos peptídicos sintetizados en las células de la bolsa, localizada en el margen rostral del ganglio abdominal, e incluyen la hormona de la puesta de huevos, el péptido α de las células de la bolsa y la clafluxina.

El grupo mejor caracterizado de gasterópodos a nivel del sistema endocrino es el de los pulmonados, que incluye los caracoles de agua dulce y los caracoles terrestres. Son todos hermafroditas pero la re-

producción implica el apareamiento y el intercambio de espermatozoides entre dos individuos. Presentan distintos centros endocrinos, entre los que destacan (ver **Tabla 6.1**):

- **Cuerpos dorsales:** se denominan así por su posición dorsal en los ganglios cerebrales. En algunas especies, los cuerpos mediodorsales pueden acompañarse por los cuerpos laterodorsales. Producen la hormona del cuerpo dorsal (DBH) y pueden ser un sitio de síntesis de esteroides. Se ha detectado ecdisona en los cuerpos dorsales de al menos dos especies de caracoles. La DBH es una hormona gonadotrópica femenina que estimula el crecimiento del oocito (vitelogenénesis) y la maduración final del oocito, participando también en el mantenimiento de los órganos accesorios femeninos.
- **Tentáculos ópticos:** estas estructuras producen sustancias masculinizantes que se requieren para la diferenciación de las gónadas masculinas, mientras que las femeninas se autodiferen-

cian. El ganglio cerebral, por su parte, también produce un factor masculinizante.

- **Células caudodorsales:** se localizan en la parte caudodorsal de los ganglios cerebrales y producen péptidos implicados en la inducción y control de la ovulación, la formación de las puestas de huevos y el comportamiento de puesta de huevos en pulmonados de agua dulce. El ejemplo mejor conocido es el de la hormona de la célula caudodorsal (CDCH), con efecto también en los órganos sexuales femeninos accesorios. Los péptidos de esta glándula se liberan en grandes cantidades asociados a la puesta de huevos.
- **Lóbulos laterales:** estos elementos de los ganglios cerebrales sintetizan productos de secreción implicados en el control del crecimiento del cuerpo y la actividad reproductiva, presentando acción inhibitoria en las células neurosecretoras verde claro que producen una hormona de crecimiento. Los ganglios cerebrales también

Tabla 6.1. Resumen de los principales órganos y las hormonas que producen en gasterópodos

Lugar de producción o liberación	Hormonas	Acción principal
Cuerpos dorsales	Hormona del cuerpo dorsal (DBH)	Estimula el crecimiento y la maduración final del oocito
Tentáculos ópticos	Factor masculinizante	Participa en la diferenciación de las gónadas masculinas
Células caudodorsales	Hormona de la célula caudodorsal	Efecto sobre los órganos sexuales femeninos accesorios
Lóbulos laterales	Factores diversos	Control del crecimiento del cuerpo y la actividad reproductiva
	Factor hiperglucémico	Inhibe la síntesis de glucógeno y estimula la degradación del glucógeno
Gónadas	Esteroides	Diversas acciones
Sistema de células verdes claras	Neurohormonas	Estimulación del crecimiento, el metabolismo de proteínas y carbohidratos y la regulación del calcio y el sodio
Sistema de células verdes oscuras	Factor diurético Factor natriurético	Intervienen en la regulación de la eliminación de iones y agua
Células amarillas y células verde amarillas	Péptido estimulante de la entrada de sodio	Estimula la incorporación de sodio

producen un factor hiperglucémico que inhibe la síntesis de glucógeno y estimula su degradación. En la pared intestinal se produce un factor similar a la insulina.

- **Gónadas:** en algunos grupos, la gónada actúa como un órgano endocrino y se ha demostrado que tiene capacidad de sintetizar esteroides. En pulmonados de agua dulce la hormona del cuerpo dorsal controla los órganos sexuales accesorios femeninos mientras que en pulmonados terrestres también tiene influencia la gónada.
- **Sistema de células verdes claras** (después de teñir con azul alciano): estas células neurosecretoras se localizan dentro de los ganglios cerebrales y liberan neurohormonas que estimulan el crecimiento (incluyendo el crecimiento de la concha), el metabolismo de proteínas y carbohidratos y la regulación del calcio y el sodio. Se producen al menos cuatro péptidos relacionados estructuralmente con la superfamilia de las insulinas, conocidos como péptidos relacionados con la insulina de moluscos (MIPs).
- **Sistema de células verdes oscuras** (después de teñir con azul alciano): este grupo de células neurosecretoras se localiza primariamente dentro de los ganglios pleurales y produce un factor que tiene efecto diurético. Esta hormona es estructuralmente análoga a la hormona liberadora de la hormona estimulante del tiroides de mamíferos. En los ganglios cerebrales se sintetiza un factor con efecto natriurético.
- **Células amarillas y células verde amarillas:** estas células reaccionan a diversos entornos osmóticos de manera similar a las células verde oscuras. Producen el péptido estimulante de la entrada de sodio.

Por su parte, aunque se conoce mucho menos de los cefalópodos se sabe que presentan una glándula óptica que se encuentra bajo control nervioso inhibitorio y estimula el desarrollo gonadal (la multiplicación de oogonias y espermatogonias). La hormona de la glándula óptica estimula la vitelogénesis y el crecimiento y desarrollo de los órganos secundarios accesorios masculinos y femeninos.

Hay que mencionar que aunque en moluscos se ha detectado en algunas especies la presencia de hormonas asociadas a vertebrados como son progesteronas,

andrógenos y estrógenos, no se conoce actualmente ningún papel fisiológico para las mismas. Finalmente, también se ha detectado ecdisona pero su síntesis la realizan por una ruta diferente a la que emplean los artrópodos.

Artrópodos

Los artrópodos son el grupo animal que tiene más especies, siendo destacable que los insectos suponen cerca del 75% de las descritas. El estudio del sistema endocrino en este grupo se ha centrado en insectos y crustáceos, los grupos de mayor interés a nivel económico y sanitario, por lo que son quizá los invertebrados mejor conocidos en este sentido.

Insectos

Aparecen en todos los hábitats a pesar de que pocas especies son verdaderamente marinas. La complejidad del sistema endocrino de insectos rivaliza con el de vertebrados, especialmente por la diversidad que presenta, ya que en su ciclo de vida presenta una serie de mudas y formas juveniles (larvas) que pueden diferir en forma y función de los adultos.

Al igual que en el sistema endocrino de vertebrados, hay una coordinación entre células nerviosas especializadas (células neurosecretoras que liberan neurohormonas en la hemolinfa) y glándulas endocrinas especializadas que sintetizan y secretan hormonas en la hemolinfa. Los principales órganos endocrinos de los insectos son el cerebro, el cuerpo alado (*corpora allata*), el cuerpo cardiaco (*corpora cardiaca*), las glándulas protorácicas, el ganglio frontal, el ganglio subesofágico y los ganglios torácicos (ver [Tabla 6.2](#)).

- **Células neurosecretoras del cerebro:** junto con el cuerpo cardiaco forman el sistema neurosecretor cerebral. Los productos se sintetizan en las células nerviosas viajando a través del axón hasta el lugar de liberación. Uno de los productos principales de estas células es la hormona de eclosión, que se transporta al cuerpo cardiaco para liberarse. Es de naturaleza peptídica.
- **Cuerpos cardiacos:** se localizan entre el cerebro y el cuerpo alado. Contiene células extrínsecas, que almacenan y secretan neurohormonas producidas en el cerebro o en los cuerpos celulares ganglionares, y células intrínsecas, que tienen sus cuerpos celulares en el cuerpo cardiaco y sinteti-

Tabla 6.2. Resumen de las hormonas que se pueden encontrar en insectos

Órgano	Hormonas	Acción principal
Células neurosecretoras del cerebro	Síntesis de neurohormonas	Diversidad de acciones
Cuerpos cardiacos	Hormona adipocinética (AKH)	Movilización de lípidos del cuerpo graso
	Hormona protoracotrópica (PTTH)	Estimula la liberación de ecdisona desde las glándulas protorácicas
	Hormona de eclosión (EH)	Comienzo del comportamiento relacionado con la ecdisis
	Bursicon	Controla la plasticidad de la cutícula
	Hormona hiperglucémica	Eleva los niveles de trehalosa en la hemolinfa y promueve la entrada del triacilglilcerol en el cuerpo graso
Cuerpos alados	Hormona de la melanización y la coloración rojiza (MRCH)	Regulación de la coloración polimórfica asociada con la variación de la etapa del desarrollo
	Hormona juvenil (JH) Neurohormonas	Modulador de la metamorfosis en larvas de insecto, controlando el crecimiento y la diferenciación de las células epidérmicas del insecto y funcionando como gonadotropina Síntesis de proteínas específicas del adulto y la larva en el cuerpo graso
Glándulas protorácicas	Ecdisona	Control de la muda y el desarrollo

zan y liberan sus propias hormonas. Entre los productos que sintetizan se han descrito más de cincuenta péptidos que participan en la regulación del metabolismo, la concentración de pigmento, la diuresis, la muda y la biosíntesis de feromonas. En cuanto a hormonas, liberan la hormona adipocinética (AKH), la hormona protoracotrópica (PTTH), la hormona de eclosión (EH), el bursicon, la hormona hiperglucémica, la hormona de la melanización y la coloración rojiza (MRCH) (también conocida como neuropéptido de activación y biosíntesis de feromona, PBAN).

La hormona adipocinética es un miembro de una gran familia de péptidos de ocho a diez aminoácidos relacionados estructuralmente y que incluye la hormona concentrante del pigmento rojo (RPCH), una hormona cromatotrófica de crustáceos. La PTTH es un péptido que actúa como el componente inicial de la secuencia endocrina que lleva a la muda y su papel pri-

mario es estimular la liberación de ecdisona desde las glándulas protorácicas. Se cree que es una proteína homodimérica con un alto grado de especificidad de especie. La EH es responsable del comienzo del comportamiento relacionado con la ecdisis y junto con el péptido bursicon controla la plasticidad de la cutícula. La hormona hiperglucémica (o factor hipertrehalósémico, un péptido) eleva los niveles de trehalosa en la hemolinfa y promueve la entrada del triacilglilcerol en el cuerpo graso.

- **Cuerpos alados:** muestran una variabilidad estructural muy grande entre especies. Secretan la hormona juvenil (JH), un epóxido homosesquiterpenoide. El cuerpo alado también es un órgano neurohemático que secreta compuestos neurohormonales producidos en el cerebro. La hormona juvenil funciona como un modulador de la metamorfosis en larvas de insecto, controlando el crecimiento y la diferenciación de las

células epidérmicas del insecto y funcionando entonces como gonadotropina (hormona estimulante de las gónadas). Además regula la síntesis de proteínas específicas del adulto y la larva en el cuerpo graso, como puedan ser la vitelogenina o las hemoglobinas de la hemolinfa. Probablemente actúa por medio de un receptor intracelular de manera similar al que emplean las hormonas esteroideas, regulando la transcripción de distintos genes pero aún no se ha identificado el receptor. Hay al menos cinco formas de hormona juvenil que coexisten y pueden presentar distintas actividades, pero una de ellas predomina sobre las demás. No está claro, por otro lado, que la hormona juvenil aparezca en todos los insectos. El control de la secreción de la JH depende de bucles de retroalimentación a través del sistema nervioso central y la inervación directa del cuerpo alado. En la hemolinfa se transporta asociada a proteínas. El cuerpo alado también puede verse afectado por otros órganos, como el ovario.

- **Glándulas protorácicas:** son un par de órganos que secretan ecdisona durante el desarrollo postembrionario bajo el control de la PTHH. La ecdisona es un esteroide que se hidroxila a 20-hidroxiectdisona en el cuerpo graso y los túbulos de Malpigio y entra en la hemolinfa, donde puede unirse a proteínas. La 20-hidroxiectdisona se inactiva por conjugación. En insectos adultos los ovarios sintetizan grandes cantidades de ecdisteroides que se encuentran presentes en grandes cantidades en los huevos y posiblemente tienen una variedad de funciones. Durante los periodos de génesis de cutícula embrionaria se pueden detectar picos de ecdisteroides, posiblemente procedentes de la hidrólisis de conjugados maternos. La ecdisona y la 20-hidroxiectdisona presentan diferencias en comparación con las hormonas esteroideas de vertebrados. Aunque la ecdisona y la 20-hidroxiectdisona son hidrofílicas, en oposición a los esteroides de vertebrados que son lipofílicos, operan como estos al tener receptores intracelulares que median la actividad transcripcional.

Los insectos, constreñidos dentro de un exoesqueleto rígido, exhiben un crecimiento discontinuo en el cual el desarrollo postembrionario se marca por ciclos

de muda, durante los cuales la vieja cutícula se descarta (ecdisis) y se sustituye por una nueva. El proceso de desarrollo y muda se coordina y controla por los elementos del sistema endocrino (**Figura 6.3**).

La liberación de PTHH se estimula por diversos factores extrínsecos e intrínsecos, lo que hace que se sintetice y libere ecdisona por las glándulas protorácicas. La conversión de la ecdisona en su metabolito activo, la 20-hidroxiectdisona, en el cuerpo graso indica a las células epiteliales que deben comenzar los procesos que llevan a la muda. Al mismo tiempo, en todas las mudas excepto la final, el cuerpo cardíaco secreta hormona juvenil para asegurar el desarrollo de otro estado larvario y evitar que se realice la metamorfosis. El control de los pasos finales en el ciclo de la muda se realiza por el bursicon y la hormona de eclosión. La hormona de eclosión se produce en respuesta a los niveles decrecientes de ecdisteroides en la hemolinfa y dispara una secuencia de comportamiento precisamente coordinada que permite el escape de la exuvia, la cutícula que se sustituye. A su vez, los niveles decrecientes de hormona de eclosión estimulan la secreción de bursicon que facilita la plasticidad de la cutícula y el endurecimiento de la misma.

La hormona juvenil, por su parte, interviene en el proceso de la muda y la metamorfosis al determinar el momento en que el individuo juvenil prosigue el ciclo para alcanzar el estado adulto. Los altos niveles de hormona juvenil producen la inhibición de los genes que codifican para las proteínas que permiten el desarrollo a adulto. En el paso de un estado larvario a otro, el mantenimiento de los cuerpos alados permite que los niveles de hormona juvenil se mantengan y se pase a un nuevo estado larvario. Sin embargo, en el último estado larvario se produce una degeneración de los cuerpos alados produciéndose una caída de los niveles de hormona juvenil, lo que permite la expresión de los genes de desarrollo a adulto y, por tanto, la metamorfosis del individuo (**Figura 6.4**).

En el caso de la reproducción el control corre a cargo del cuerpo alado principalmente. La hormona juvenil es la principal gonadotropina en muchos insectos, controlando la vitelogénesis por el cuerpo graso, influyendo en el desarrollo del oocito previtelogénico y facilitando la entrada de vitelogenina en los oocitos. Además también promueve la maduración de las glándulas sexuales accesorias del macho y se implica en el control del comportamiento reproductivo. Aunque la vitelogénesis puede producirse en el ovario, ge-

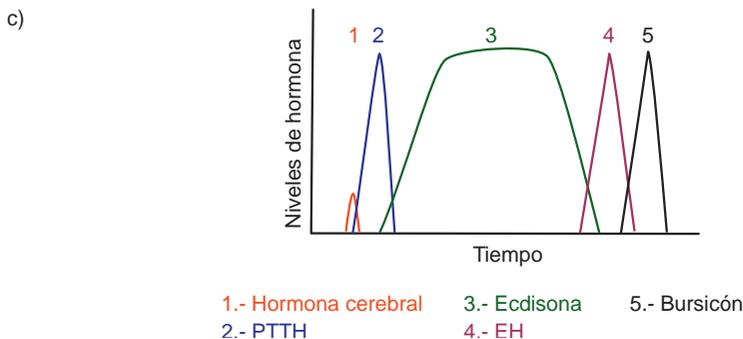
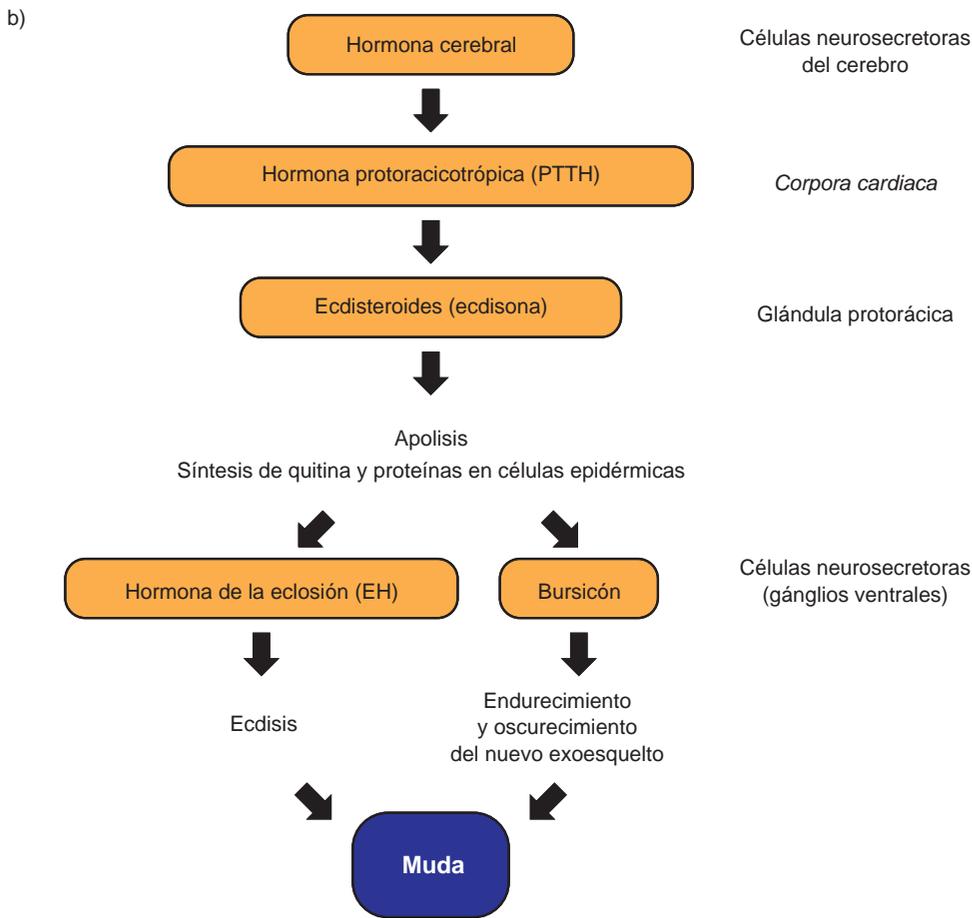
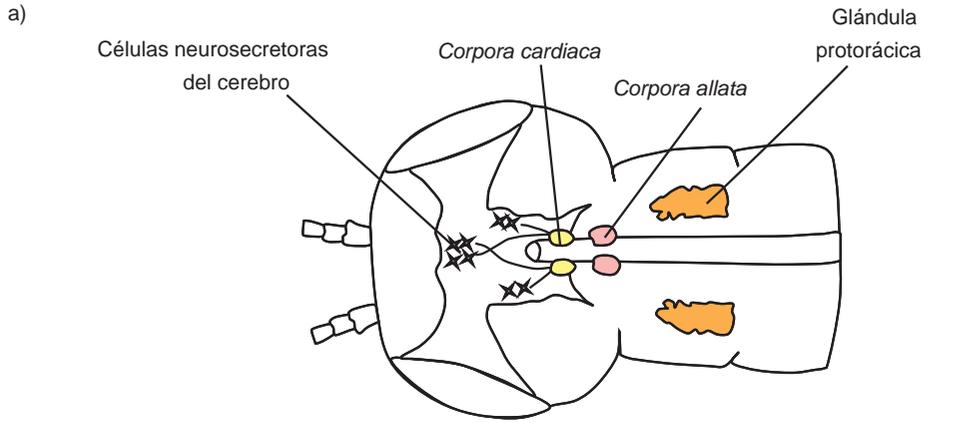


Figura 6.3. Sistema endocrino de insectos y control de la muda. Los insectos presentan una serie de glándulas (a) responsables de la síntesis de hormonas que participan en el control de la muda (b). La liberación de estas hormonas es de forma secuencial y responden a picos de liberación que estimulan la liberación de la siguiente hormona (c). De esta manera se consigue una regulación fina del proceso.

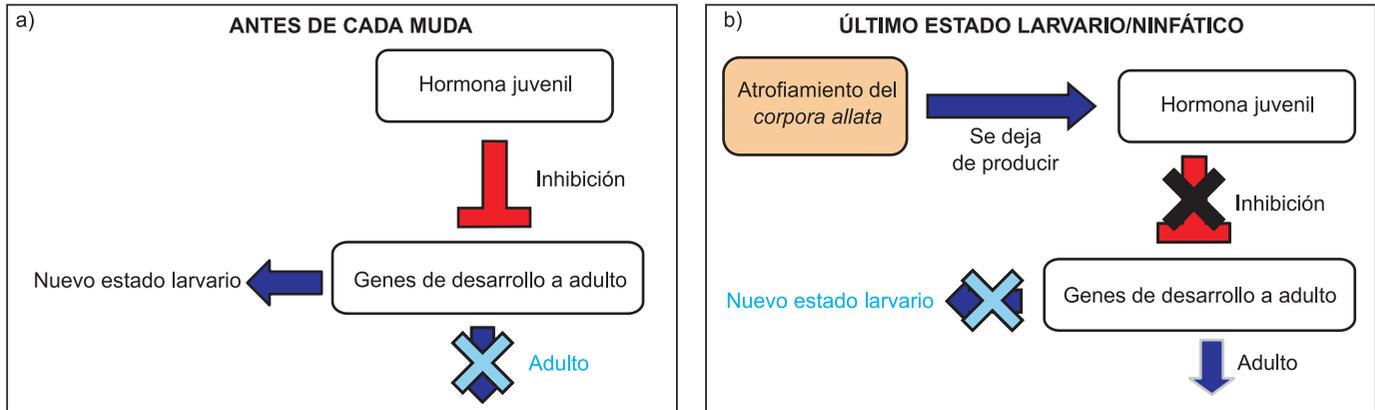


Figura 6.4. Control de la metamorfosis. El control del paso de estadio larvario a adulto en insectos se produce a través de la hormona juvenil. Cuando la hormona juvenil se encuentra presente se produce la inhibición de los genes que codifican para las proteínas responsables del paso a adulto (a). Sin embargo, cuando se alcanza el último estadio larvario se produce el atrofiamiento de los *corpora allata*, que dejan de producir la hormona juvenil. Esto lleva a que se expresen los genes de desarrollo a adulto y, por tanto, la metamorfosis (b).

neralmente ocurre en el cuerpo graso controlándose por medio de la hormona juvenil y/o la ecdisona.

En los oocitos maduros, los embriones o el tejido neurosecretor asociado al ovario se producen factores con actividad antigonadotrópica que inhiben el crecimiento del oocito y pueden bloquear la acción de la hormona juvenil. La hormona que sintetiza el sistema neurosecretor cerebral se implica en la ovulación, la ovoposición y el nacimiento. Tanto la ecdisona como la hormona juvenil también se pueden implicar indirectamente en estos procesos.

En algunas especies el macho deposita el espermatozoide en un espermatozoide que se produce, junto con otras secreciones adicionales, en las glándulas accesorias del macho. Los productos de estas glándulas, incorporados en el espermatozoide, pueden ejercer efectos importantes en las contracciones del oviducto, la ovoposición y la producción de oocitos en la hembra.

Un fenómeno propio de ciertos insectos es la diapausa o interrupción periódica del desarrollo empleada para permitir la supervivencia bajo condiciones adversas ambientales. Se puede observar en todas las etapas del ciclo vital y se regula hormonalmente. Las señales ambientales (tiempo de luz diurna, temperatura) inician la entrada en diapausa. El control parece ser diverso y puede que incluya la presencia de una hormona de diapausa, el requerimiento o la ausencia de hormona juvenil o la ausencia de PTH que produce, a su vez, la ausencia de ecdisona.

Al igual que ocurría en moluscos, en insectos se han detectado esteroides de vertebrados como el 17β -estradiol, el estriol, la testosterona, el cortisol, la progesterona y la 17α -hidroxiprogesterona. Sin embargo, a pesar de que parece haber sitios de unión a esteroides específicos en ciertos tejidos no se ha podido detectar la unión a receptores nucleares. Todos los intentos para demostrar un papel de estos compuestos en insectos han sido infructuosos, por lo que de momento se considera que su presencia se debe a su ingestión con la dieta.

Crustáceos

La mayoría de las treinta mil especies de crustáceos descritas son marinas aunque también hay especies terrestres y de agua dulce. Al igual que ocurre con los otros grupos de invertebrados, la amplia distribución, formas de vida y hábitats que presentan hacen difícil el estudio del sistema endocrino por lo que se ha centrado en unas pocas especies. En el caso de los crustáceos, la mayor parte de lo que se sabe procede de los estudios realizados con decápodos.

Como ocurre en los insectos, muchos procesos fisiológicos y de comportamiento se regulan por neurohormonas. Esto incluye al ritmo circadiano e intermareal, la locomoción, la posición, la adaptación cromática, una variedad de funciones metabólicas (por ejemplo, el metabolismo lipídico y la formación de glucógeno), el balance iónico e hídrico, la muda, el crecimiento, la regeneración, el desarrollo gonadal, la

fisiología reproductiva, la digestión y la actividad cardiaca. Los principales órganos endocrinos de los crustáceos son el sistema glándula del seno-órgano X, los órganos postcomisurales, los órganos pericardiacos, el órgano Y, la glándula androgénica, los órganos mandibulares y los ovarios (ver **Tabla 6.3**) (**Figura 6.5**).

- **Glándula del seno:** localizada en la zona del tallo ocular, es un órgano que almacena y libera neurohormonas producidas en otros lugares, preferentemente en el órgano X. En aquellos crustáceos que carecen de tallo ocular aparecen en la cabeza, cerca del cerebro.
- **Órgano X:** es un conjunto de cuerpos celulares neuroendocrinos en la *medulla terminalis* (un ganglio ocular), que proporciona la mayoría de los axones que componen la glándula del seno. El sistema glándula del seno-órgano X es el principal órgano regulador neuroendocrino de crustáceos, estructuralmente y funcionalmente son los análogos al sistema hipotálamo-

hipofisario de vertebrados y al sistema del cuerpo cardiaco de insectos. Uno de sus productos principales es la hormona inhibidora de la muda (MIH), un neuropéptido de 72-78 aminoácidos que ejerce un control negativo en la secreción de ecdisteroides por el órgano Y. Este control negativo de la esteroidogénesis es propio de crustáceos y no de otros grupos de artrópodos.

La MIH es un miembro de una familia de hormonas peptídicas que incluye la hormona hiperglucémica de crustáceos (CHH) y la hormona inhibidora de la vitelogénesis (VIH u hormona inhibidora de la gónada) que también son secretadas por la glándula del seno. La CHH parece que funciona bajo condiciones de estrés para elevar las concentraciones de glucosa en la hemolinfa. La manera precisa por la que se alcanza la hiperglucemia y el funcionamiento concreto de la CHH aún se desconocen.

Tabla 6.3. Resumen de los principales órganos y las hormonas que producen en crustáceos

Órgano	Hormonas	Acción principal
Glándula del seno-órgano X	Hormona inhibidora de la muda (MIH)	Control negativo en la secreción de ecdisteroides por el órgano Y
	Hormona concentrante del pigmento rojo (RPCH)	Control pigmentario del tegumento
	Hormona concentrante del pigmento blanco (WPCH)	
	Hormona dispersante del pigmento negro (BPDH)	
	Hormona de adaptación a la luz (LAH)	Permiten la adaptación de los ojos compuestos a los distintos niveles de intensidad de luz
	Hormona de adaptación a la oscuridad (DAH)	
Hormona neurodepresiva (NDH)	Disminuye la respuesta neuronal	
Órganos postcomisurales	Almacenan y liberan neurohormonas	Liberación de ciertas hormonas peptídicas cromatofóricas
Órganos pericardiales	Proctolina Péptido cardioactivo de crustáceos	Cardioexcitadores
Órgano Y	Crustecdisona	Control de la muda
Glándula androgénica	Productos no identificados	Control de la diferenciación y la función del tracto reproductivo masculino
Órganos mandibulares	Metilfarnesoato (MF)	Regulación del metabolismo proteico, el ciclo de muda y la reproducción
Ovarios	Varias hormonas	Diferenciación de los caracteres sexuales secundarios de la hembra

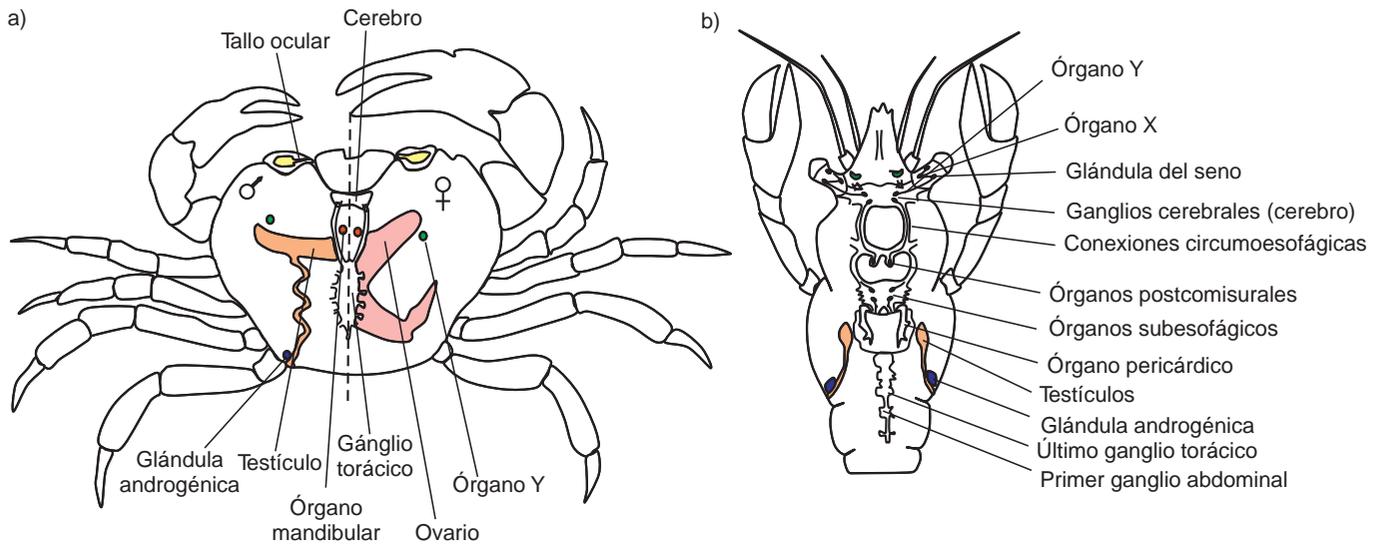


Figura 6.5. Sistema endocrino de crustáceos. Los crustáceos tienen una serie de glándulas que son comunes pero al mismo tiempo también presentan dimorfismo sexual que se traduce en ciertas diferencias entre el macho y la hembra (a). Los distintos grupos de crustáceos pueden presentar las mismas glándulas pero con una distribución algo diferente (b).

Además de la MIH, el sistema glándula del seno-órgano X secreta una serie de péptidos relacionados con el control pigmentario del tegumento, incluyendo la hormona concentrante del pigmento rojo (RPCH, u hormona concentrante del eritroforo), la hormona concentrante del pigmento blanco (WPCH, u hormona concentrante del leucoforo) y la hormona dispersante del pigmento negro (BPDH, u hormona dispersante del melanoforo). Este sistema también libera hormonas que afectan a los pigmentos retinales, como las hormonas del pigmento de la retina distal para adaptarse a la luz y a la oscuridad (LAH, DAH respectivamente), que permiten la adaptación de los ojos compuestos a los distintos niveles de intensidad de luz. El tallo del ojo también produce la hormona neurodepresiva (NDH), que disminuye la respuesta neuronal.

- **Órganos postcomisurales:** órganos neurosecretores formados por terminales axónicos derivados de los nervios postcomisurales que almacenan y liberan neurohormonas. Su función se limita a la liberación de ciertas hormonas peptídicas cromatofóricas.
- **Órganos pericardiales:** órganos neurosecretores que liberan varias aminas diferentes y hormonas peptídicas, incluyendo péptidos cardioexcitadores. Se han caracterizado dos péptidos

cardioactivos, proctolina (pentapéptido que también aparece en insectos) y péptido cardioactivo de crustáceos (un nonapéptido).

- **Órgano Y:** glándula par análoga a la glándula protorácica de insectos, secreta ecdisona bajo el control inhibitorio de la hormona inhibidora de la muda producida por el sistema glándula del seno-órgano X. La ecdisona se convierte periféricamente en 20-hidroxiecdisona, la forma activa de la hormona. La situación en crustáceos es algo más complicada que en insectos ya que en ciertas especies se libera una combinación de ecdisona y/u otros dos productos principales de secreción, 5-deoxiecdisona y 3-dehidroecdisona.
- **Glándula androgénica:** presente solo en machos, se piensa que interviene en el control de la diferenciación y la función del tracto reproductivo masculino. Lleva a cabo el papel que en vertebrados realizan los testículos. La naturaleza de las hormonas que produce aún no se ha descrito pero las primeras evidencias indican que son de tipo proteico.
- **Órganos mandibulares:** situados próximos al órgano Y, aún debe definirse su papel. Secretan metilfarnesoato (MF), un sesquiterpenoide parecido a la hormona juvenil. Aparentemente la producción de este compuesto se encuentra bajo el control del sistema glándula del seno-

órgano X, que secreta la hormona inhibidora del órgano mandibular (MOIH), a pesar de que también podrían actuar otros péptidos. Se ha propuesto que el MF se encuentra implicado en la regulación del metabolismo proteico, el ciclo de muda y la reproducción.

- **Ovarios:** son la fuente de una o varias hormonas que controlan la diferenciación de los caracteres sexuales secundarios de la hembra. En el caso del macho, los testículos no parecen tener actividad endocrina.

Al igual que los insectos, también en los crustáceos encontramos procesos de muda que les permiten crecer y superar la dificultad de presentar un exoesqueleto (Figura 6.6). La mayoría de los datos relacio-

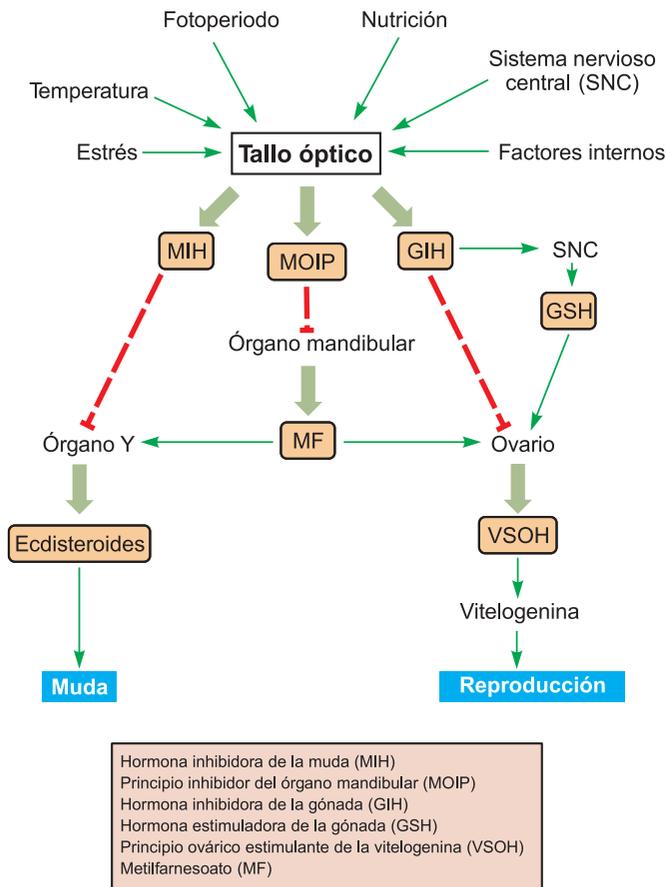


Figura 6.6. Regulación de la muda y la reproducción en crustáceos. Al igual que ocurre en los insectos, el control de la muda y la reproducción implica una diversidad de hormonas que se liberan desde distintas glándulas. La importancia de la decisión fisiológica debe ser regulada con gran precisión, algo que se consigue con múltiples puntos de control.

ados con el control endocrino de la muda en estos animales derivan de los estudios en decápodos (gambas, langostas, cangrejos y cangrejos de río). La hormona de la muda en crustáceos, denominada crustecdisona, es 20-hidroxiecdisona, como en insectos. La secreta el órgano Y y se hidroxila rápidamente en varios tejidos, siendo los cambios en los niveles a lo largo del ciclo de muda los que determinan el momento de la misma (Figura 6.7). Parece que también se producen otros dos compuestos, la 25-deoxiecdisona y la 3-dehidroecdisona. Los ecdisteroides se transportan libres en la hemolinfa y ejercen su efecto al unirse a un receptor proteico intracelular dentro del tejido diana. El órgano Y está bajo el control inhibitorio de la hormona inhibidora de la muda (MIH), un miembro de la familia peptídica CHH/MIH/VIH, producida por el sistema glándula del seno-órgano X. También se ha descrito que el metilfarnesoato producido por el órgano mandibular estimula la producción de ecdisona por el órgano Y. En el proceso de la inhibición de la síntesis de ecdisteroides pueden intervenir otros dos compuestos como son el 3-hidroxi-L-cinurenina y el ácido xanturénico.

En cuanto a la reproducción, su estudio se ha realizado principalmente en anfípodos e isópodos. El sistema glándula del seno-órgano X secreta una hormona inhibidora de la gónada (u hormona inhibidora de la vitelogénesis, VIH) en ambos sexos y también una hormona estimulante de la gónada (u hormona estimulante de la vitelogénesis, VSG). En hembras, VIH y VSH actúan en el ovario suprimiendo o produ-

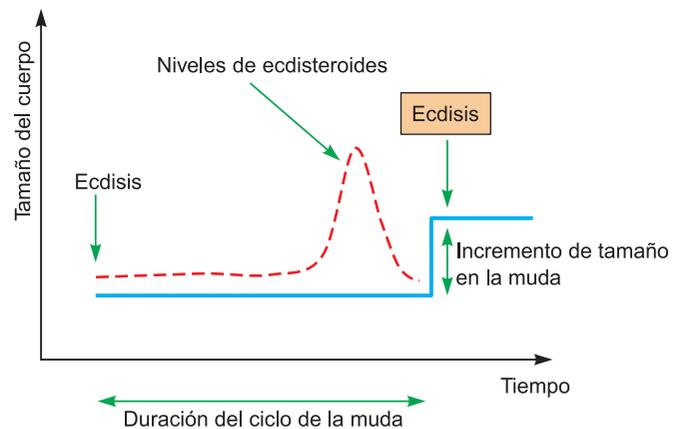


Figura 6.7. Niveles de ecdisteroides en la muda de crustáceos. La muda en crustáceos depende de los niveles de ecdisteroides de tal manera que tras el pico de los mismos el individuo realiza la ecdisis.

ciendo la secreción de hormonas ováricas e influyendo en la síntesis de vitelogenina por el tejido ovárico y el hepatopáncreas. En el macho la VSH y la VIH actúan sobre la glándula androgénica. La necesidad o no de los ecdisteroides para completar la vitelogénesis parece depender de la especie. La liberación de VSH desde el cerebro se estimula por 5-hidroxitriptamina (5-HT) y la hormona concentrante del pigmento rojo mientras la dopamina y la met-enkefalina inhiben indirectamente la maduración gonadal en ambos sexos. La glándula androgénica, cuyo desarrollo se encuentra bajo control genético, estimula y coordina la diferenciación del sistema reproductor masculino y el desarrollo de las características sexuales secundarias masculinas, incluyendo el comportamiento, por medio de la hormona peptídica de la glándula androgénica (AGH) y está bajo el control de los factores del sistema glándula del seno-órgano X, VSH y VIH.

En la hembra, el primordio de la glándula androgénica no se desarrolla y se produce la autodiferenciación de los ovarios. Una hormona secretada por las células foliculares primarias, la hormona ovárica permanente (POH), controla el desarrollo de las características femeninas. Otra hormona adicional secretada durante la vitelogénesis secundaria controla la formación de los caracteres externos temporales. Se ha denominado hormona ovárica temporal (TOH), que podría ser también la hormona ovárica estimulante de la vitelogénesis (VSOH) que promueve la síntesis de vitelogenina en el hepatopáncreas.

El metilfarnesoato, producido por el órgano mandibular, también se ha implicado en el control de los procesos reproductivos en crustáceos. Los niveles en la hemolinfa varían de acuerdo con la etapa reproductiva del desarrollo en ambos sexos y la síntesis de metilfarnesoato parece estar bajo el control inhibitorio de un factor secretado por el sistema glándula del seno-órgano X.

A nivel de control del metabolismo, la glándula del seno libera la hormona hiperglucémica de crustáceos (CHH). Varios tejidos son susceptibles a su acción, de tal manera que la activación del sistema produce la inhibición de la glucógeno sintasa y una activación de la fosforilasa, lo que lleva a la degradación de glucógeno y al incremento de glucosa en la hemolinfa. La CHH también estimula la secreción de amilasa por el hepatopáncreas, sin que se conozca el objetivo de este fenómeno.

Otro aspecto metabólico que controla el sistema endocrino es el balance hídrico. El agua marina es isosmótica respecto a la hemolinfa en la mayoría de los crustáceos a pesar de que en algunos casos el entorno es hiperosmótico mientras que en el agua dulce el medio es hipoosmótico. Aunque se conoce poco del proceso, se sabe que los centros neurohormonales producen sustancias relacionadas con la regulación iónica, existiendo factores que promueven e inhiben la entrada de agua.

Una característica importante en el sistema endocrino de crustáceos es la presencia de hormonas que controlan la pigmentación. Los crustáceos tienen dos tipos de efectores pigmentarios, los cromatóforos y los pigmentos retinales. La combinación de, por ejemplo, cromatóforos negros, rojos, amarillos y blancos permite alcanzar cambios del integumento complejos. La dispersión y la agregación de gránulos de pigmento dentro de las células epidérmicas y retinales se controlan por neurohormonas, de tipo peptídico, liberadas por el sistema glándula del seno-órgano X y el órgano postcomisural. Las hormonas identificadas incluyen la RPCH, la WPCH y la BPDH. El sistema glándula del seno-órgano X también libera hormonas que afectan a los pigmentos retinales, la LAH y la DAH respectivamente, que actúan para permitir la adaptación de los ojos compuestos a distintos niveles de intensidad de luz. Las hormonas relacionadas con pigmentos de crustáceos tienen relación estructural con las hormonas adipocinéticas de insectos que secretan los cuerpos cardiacos. La liberación de las hormonas cromatóforicas desde sus sitios de almacenaje y liberación se encuentra bajo el control de una serie de neurotransmisores que incluyen el 5-HT, la dopamina, la norepinefrina, la acetilcolina, la histamina, la octopamina, el GABA o la met-enkefalina.

Al igual que en otros invertebrados, se han detectado esteroides propios de vertebrados como progesterona, corticosteroides, andrógenos y estrógenos. Sin embargo, no se ha encontrado un papel funcional para estos compuestos en el sistema endocrino de crustáceos.

Equinodermos

Los equinodermos representan un linaje único de alrededor seis mil especies que no tienen relación clara con otros linajes. Son de simetría radial y tienen un esqueleto calcáreo interno con un sistema vascular

acuoso. Los grupos mejor conocidos incluyen las estrellas de mar, los oxiuros, los erizos de mar y las holoturias. No poseen un sistema endocrino bien desarrollado pero sí hay interacciones químicas complejas entre las células. El control hormonal del desove y la maduración en la estrella de mar, por ejemplo, han sido estudiados y existen evidencias de que el desove en los erizos de mar también puede controlarse hormonalmente.

Al contrario que en otros invertebrados, en equinodermos sí parece que los esteroides de vertebrados tienen un papel importante en el control y la coordinación de una serie de funciones ya que varios de ellos pueden ser sintetizados o metabolizados por los tejidos de equinodermos. Por ejemplo, se ha observado que los andrógenos pueden implicarse en el control del crecimiento y los procesos reproductivos, mientras que los estrógenos pueden actuar sobre el crecimiento de oocitos.

En estos animales hay reproducción asexual, implicando la autotomía de partes del cuerpo y la regeneración de las estructuras perdidas, que requiere de factores neuroquímicos. Un péptido, la sustancia estimulante de la gónada (GSS, o factor del nervio radial RNF) se implica en el control de la reproducción sexual y la gametogénesis. La reiniciación de la meiosis en oocitos primarios precisa de la GSS, la sustancia inductora de la maduración (MIS) y el factor promotor de la maduración (MPF). La GSS parece actuar estimulando las células del folículo a producir MIS. La MIS (1-metiladenina) es un derivado de la 1-metiladenosina en las células del folículo, que rodean al oocito.

Cuando los oocitos se tratan con 1-metiladenina, se produce el factor promotor de la maduración a través de un incremento del cAMP citoplásmico. El factor promotor de la maduración produce la degradación de la vesícula germinal y la subsecuente conclusión de la maduración incluyendo la degradación de la envuelta folicular. Tanto la GSS como el MIS intervienen en la estimulación de la descarga de gametos en ambos sexos. Por otro lado, se piensa que el control y la coordinación de la vitelogénesis en equinodermos se media por esteroides. En algunas especies, los nutrientes utilizados en la vitelogénesis se almacenan inicialmente y se movilizan desde las células del ciego pilórico. En los celomocitos de erizos de mar se ha detectado vitelogenina, por lo que es posible que la producción de la misma pueda darse en sitios

variables según la especie o que hay múltiples lugares de síntesis.

6.4. Sistema endocrino en vertebrados

Aunque taxonómicamente no es correcto, los vertebrados tradicionalmente se dividen en peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Se distribuyen prácticamente en todos los entornos, existiendo adaptaciones específicas que se reflejan tanto en su anatomía como en su fisiología. Esto se traduce en que en cada grupo existen una serie de glándulas y hormonas que aparecen en la mayoría de las especies pero al mismo tiempo se han desarrollado algunas específicas que pueden estar presentes solo en algunas especies y les permiten adaptarse mejor al medio. Al igual que ocurre al ver los sistemas endocrinos de invertebrados, se hace referencia a un individuo tipo que realmente no existe pero puede tomarse como un modelo general para el grupo tratado.

A nivel bioquímico en los vertebrados las hormonas son de naturaleza química variada de tal manera que al menos hay un representante de los tipos conocidos (esteroides, péptidos, etc). Las rutas de síntesis en los distintos grupos son similares existiendo una menor diversidad de la que se encuentra en invertebrados. La mayor complejidad del sistema nervioso de los vertebrados implica, por su parte, un nivel creciente de interacción con el sistema endocrino a la hora de regular la fisiología del organismo.

Peces

Los peces son los vertebrados más primitivos, además de ser los únicos que tienen un hábitat acuático durante toda su vida. El sistema endocrino se compone de la mayor parte de las glándulas que existen en el resto de vertebrados pero hay algunas diferencias que son específicas de los peces. Entre ellas se pueden resaltar (ver **Tabla 6.4**):

- **Glándula adrenal:** la mayoría de los peces carecen de glándula adrenal presentando en cambio células interrenales asociadas con los vasos principales de la zona anterior del riñón. Producen gluco y mineralocorticoides. Las células cromafínicas (o células adrenales medulares) pueden localizarse en distintos sitios, apareciendo generalmente en grupos

Tabla 6.4. Resumen de las hormonas de peces

Lugar de producción	Hormona	Función
Células interrenales	Glucocorticoides y mineralocorticoides	Regulación del metabolismo de minerales e hidratos de carbono
Glándula tiroidea	Hormonas tiroideas	Regulación del metabolismo
Islotes de Langerhans	Insulina	Regulación del metabolismo de hidratos de carbono
Glándula ultimobranquial	Calcitonina	Regula el metabolismo del calcio
Corpúsculos de Stannius	Hipocalcina	Regula el metabolismo del calcio
Urófisis	Neurosecretor	—
Glándula pineal	Melatonina	Regulación de la reproducción, el crecimiento y la migración

cerca de los ganglios parasimpáticos entre la zona anterior del riñón y la médula espinal o en el tejido interrenal.

- **Glándula tiroidea:** los folículos tiroideos son muy similares al tejido tiroideo de mamíferos. Se distribuyen en el tejido conectivo de la zona faríngea y pueden observarse alrededor del ojo, la aorta ventral, las venas hepáticas y el riñón anterior.
- **Páncreas endocrino:** aparece en la mayor parte de los peces como islotes de Langerhans y se asocia con el páncreas exocrino. En algunas especies los islotes pueden ser grandes y visibles, denominándose cuerpos de Brockman. Durante la época de desove el tamaño y el número de los islotes puede incrementarse en algunas especies.
- **Glándula ultimobranquial:** esta glándula aparece en la zona ventral del esófago, en el septo transversal que separa el corazón de la cavidad abdominal. Secreta calcitonina, que junto con la hipocalcina que producen los corpúsculos de Stannius regula el metabolismo del calcio.
- **Corpúsculos de Stannius:** son células que se localizan en órganos pares en la zona ventral de la superficie renal. Secreta hipocalcina (también llamada teleocalcina) que participa regulando el metabolismo del calcio. Equivalen a la paratiroides de mamíferos.
- **Urófisis:** es un órgano neurosecretor que aparece en la zona ventral del extremo distal de la espina dorsal. Se compone de axones no mielinizados que finalizan en una pared capilar. Su función se desconoce.

- **Glándula pineal:** es una estructura neuroendocrina sensible a la luz que se encuentra en el cerebro anterior. Secreta melatonina, que participa en la regulación de la reproducción, el crecimiento y la migración.

Anfibios y reptiles

Al igual que ocurre con los peces, la mayor parte del sistema endocrino de anfibios y reptiles es similar al de resto de vertebrados pero también aparecen una serie de particularidades (ver [Tabla 6.5](#)).

- **Hipófisis (glándula pituitaria):** es la glándula maestra del cuerpo. Estructuralmente se divide en adenohipófisis y neurohipófisis, unidas por conexiones neurales y vasculares. El cerebro recibe señales que disparan la liberación de neurohormonas que alcanzan la hipófisis por la sangre o a través de los axones que terminan en la neurohipófisis. A su vez, la neurohipófisis produce hormonas que estimulan la adenohipófisis o actúan directamente sobre ciertos órganos. La adenohipófisis, por su parte, secreta hormonas relacionadas con el crecimiento, la metamorfosis, la reproducción, el balance hídrico y otros procesos vitales.
- **Complejo pineal:** se forma por la epífisis (glándula pineal) y un órgano frontal (glándula parapineal). Son receptores de luz ya que detectan la presencia o la ausencia de luz, liberando melatonina. Estas dos actividades de detección de luz y liberación de melatonina son la base del control de los ciclos diarios, o ritmos circadianos, y de los ciclos estacionales.

Tabla 6.5. Resumen de las hormonas que se encuentran en anfibios y reptiles

Glándula	Hormona	Función
Hipófisis (glándula pituitaria)	Neurohormonas	Crecimiento, la metamorfosis, la reproducción, el balance hídrico y otros procesos vitales
Complejo pineal	Melatonina	Control de los ciclos diarios, o ritmos circadianos, y de los ciclos estacionales
Glándula paratiroides	Hormonas paratiroides	Regulación de la concentración de calcio en sangre, controlando por tanto el crecimiento y el remodelado óseo
Glándula tiroides	Hormonas tiroideas	Desarrollo, metamorfosis y crecimiento
Páncreas	Insulina	Metabolismo de hidratos de carbono
Gónadas	Estrógenos Andrógenos	Control de la estimulación y la inhibición de las estructuras reproductivas
Glándulas adrenales	Adrenalina y noradrenalina Glucocorticoides, mineralocorticoides y hormonas sexuales	Afectan al flujo sanguíneo que llega a zonas como el cerebro, el riñón, el hígado o el músculo estriado Afectan a los metabolismos de los hidratos de carbono y de los iones, principalmente sodio y potasio

- Glándula tiroides y glándula paratiroides:** estas dos glándulas se encuentran en la zona de la garganta, próximas a la laringe y la tráquea. Las hormonas paratiroides participan en la regulación de la concentración de calcio en sangre, controlando por tanto el crecimiento y el remodelado óseo. El tiroides produce hormonas que regulan procesos de desarrollo, metamorfosis y crecimiento. En anfibios el tiroides es bilobular mientras que la paratiroides es una glándula par. En reptiles el tiroides tiene una amplia variedad de formas, mientras que el paratiroides aparece como uno o dos pares de glándulas granulares cercanas a la base de la garganta y adyacentes a las arterias carótidas.
- Páncreas:** se compone de una parte endocrina y otra exocrina. La parte endocrina la forman los islotes de Langerhans que producen insulina, regulando el metabolismo de hidratos de carbono al estimular la captación de glucosa de la sangre por el hígado y el tejido adiposo para producir glucógeno y grasas. Además, también estimula la actividad del músculo estriado al incrementar el movimiento de glucógeno en las células musculares. En anfibios es una glándula difusa próxima al mesenterio entre el duodeno y el estómago. En reptiles forma un órgano compacto próximo al duodeno.
- Gónadas:** además de producir los gametos las gónadas producen hormonas sexuales. La maduración y producción de gametos se regula fuertemente por el cerebro a través del eje hipotálamo-hipófisis. La producción de gonadotropinas por la hipófisis lleva a la respuesta de las gónadas que, a su vez, producen hormonas que tienen efectos reguladores de la secreción por la hipófisis. Además de estimular la gametogénesis, las gonadotropinas estimulan la secreción de andrógenos y estrógenos por las gónadas. Estas hormonas son de tipo esteroideo y tienen un papel en el control de la estimulación y la inhibición de las estructuras reproductivas, teniendo también efectos sobre otros tejidos. Por ejemplo, inducen a la piel a desarrollar los caracteres sexuales secundarios. Los estrógenos se producen en las células foliculares del ovario y en el cuerpo lúteo en la hembra mientras que los andrógenos se producen principalmente en las células de Leydig próximas a los tubos seminíferos del macho.
- Glándulas adrenales:** son glándulas pares que aparecen en la zona anterior de los riñones de reptiles mientras que en anfibios aparecen como glándulas alargadas en la superficie ventral de los riñones. Cada glándula adrenal es una mez-

cla de dos tejidos, las células interrenales (corticales) forman la matriz central de la glándula mientras que las células adrenales forman hebras e islotes dentro de esa matriz. Las células adrenales o cromafines producen adrenalina y noradrenalina, que afectan al flujo sanguíneo que llega a zonas como el cerebro, el riñón, el hígado o el músculo estriado, especialmente en momentos de estrés. En las células interrenales se produce una serie de hormonas esteroideas, los glucocorticoides, los mineralocorticoides y hormonas sexuales, que afectan a los metabolismos de los hidratos de carbono y de los iones, principalmente sodio y potasio.

En el caso de los anfibios un proceso característico e importante regulado hormonalmente es el de la ecdisis o muda. En los adultos la muda implica la sustitución de la piel en un proceso cíclico que puede oscilar entre días y unas pocas semanas. Implica al estrato córneo de la piel y se divide en varias fases, germinación epidérmica y fases de maduración (pre-ecdisis y ecdisis), que se controlan hormonalmente.

El estrato germinativo produce nuevas células que se mueven hacia ambos sentidos (superior e inferior) y al perder el contacto con la membrana basal cesan su división y maduran perdiendo los orgánulos. La pre-ecdisis comienza cuando aparece moco entre las células en maduración y el estrato córneo. Conforme el moco se expande y ocupa toda la zona se produce la ruptura de las conexiones entre las células muertas del estrato córneo y las células en maduración. La ecdisis se produce cuando la piel se rompe en la zona de la cabeza y continúa hacia abajo emergiendo el animal de la piel antigua. Durante la fase de pre-ecdisis y de ecdisis las células epidérmicas que hay debajo del moco completan su queratinización y mueren.

En los reptiles, la renovación de la piel es diferente ya que tienen una organización epidérmica y un crecimiento distintos según las especies. En los cocodrilos y las tortugas (en las zonas que tienen piel), el crecimiento de la piel es continuo y se pierde de forma constante en forma de escamas o pequeñas porciones. Los lepidosaurios (lagartos, serpientes, tuataras) tienen una muda que depende del patrón de su crecimiento epidérmico. Los tuataras y la mayor parte de los lagartos eliminan grandes fragmentos de piel mientras que las serpientes la pierden en una sola pie-

za, aunque todos ellos tienen una secuencia de crecimiento epidérmico y muda similar.

Durante la etapa de reposo la epidermis se compone de una capa de células germinativas basal, una banda estrecha de células precursoras α , una capa media de moco y el comienzo de una capa externa de generación. Esta etapa finaliza cuando la proliferación y la diferenciación celulares comienzan en la capa externa de generación, donde cada nueva capa de células se empuja hacia adentro y hacia afuera debido a las divisiones celulares que hay por debajo. Las células se diferencian produciendo la capa interna de generación, el precursor de las escamas para el próximo ciclo epidérmico. La capa externa se separa de la interna y se completa la muda. La muda se produce en unas dos semanas y el periodo entre dos mudas puede oscilar de unos pocos días a meses.

Aves y mamíferos

Por su parte, las aves y los mamíferos presentan un sistema endocrino similar y, quizá, el más complejo de los vertebrados donde se ha producido el desarrollo máximo de todas las glándulas que lo componen. Al igual que en el resto de organismos, existe una integración con el sistema nervioso que permite al individuo una regulación de los distintos procesos fisiológicos y una respuesta óptima a las posibles situaciones que pueda encontrarse a lo largo de su vida. De igual modo, se produce la regulación de eventos que influyen a lo largo de la vida del individuo como son el desarrollo sexual o el crecimiento.

Las distintas glándulas que componen el sistema endocrino de aves y mamíferos son (ver **Tabla 6.6**):

- **Hipotálamo:** formado por grupos de células neurosecretoras, se encuentra bajo la influencia de otras zonas del encéfalo. Produce neurohormonas, conocidas como hormonas liberadoras u hormonas inhibitoras de la liberación. Se transportan por los axones de las neuronas hasta la hipófisis anterior (adenohipófisis), donde estimulan o inhiben la liberación de las distintas hormonas de la adenohipófisis. Las hormonas reciben el nombre en función de la hormona de la hipófisis que controlan, por ejemplo la hormona liberadora de TSH estimula la liberación de TSH. Junto a la hipófisis anterior forma el eje hipotálamo-hipófisis, que interviene en

Tabla 6.6. Resumen de las hormonas de aves y mamíferos

Lugar de producción	Hormona	Función
Hipotálamo	Hormonas liberadoras	Hormonas que estimulan a las correspondientes hormonas del lóbulo anterior de la hipófisis (adenohipófisis)
	Hormonas inhibidoras	Hormonas inhibidoras de algunas de las hormonas liberadas por la adenohipófisis.
Producidas en el hipotálamo, liberadas por neurohipófisis	Oxitocina	Estimula la contracción del músculo liso del útero durante el parto y la eyección de leche.
	Antidiurética (ADH)	Disminuye la eliminación de agua corporal por mayor retención en los riñones y menor eliminación en el sudor. Contrae las arteriolas y aumenta la presión arterial.
Adenohipófisis	Hormona del crecimiento (GH)	Estimula la secreción de factores de crecimiento similares a la insulina, que aceleran la síntesis de proteínas, y el crecimiento del cuerpo.
	Tirotrófina (TSH)	Estimula la producción de hormonas tiroideas.
	Folículoestimulante (FSH)	Estimula el desarrollo de los ovocitos y la secreción de estrógenos por los ovarios. En los hombres estimula la producción de espermatozoides.
	Luteinizante (LH)	Estimula la ovulación y la secreción de estrógenos y progesterona para preparar el embarazo. En los hombres estimula la producción de testosterona.
	Prolactina (PRL)	Estimula la secreción de leche por las glándulas mamarias.
	Adrenocorticotrófica (ACTH)	Estimula la secreción de glucocorticoides por la corteza suprarrenal.
	Melanocitoestimulante (MSH)	Actividad aún desconocida, su exceso puede producir oscurecimiento de la piel.
Tiroides	Tiroxina (T4)/ Triyodotironina (T3)	Aumentan el metabolismo basal, estimulan la síntesis de proteínas, aumentan el uso de glucosa y ácidos grasos, aumentan la lipólisis, aumentan la excreción de colesterol, aceleran el crecimiento corporal y contribuyen al desarrollo del sistema nervioso.
	Calcitonina (CT)	Reduce el nivel de Ca^{+2} y PO_4H^{2-} en sangre favoreciendo su absorción por los huesos y reduciendo la acción de los osteoclastos.
Paratiroides	Paratiroidea (PTH)	Aumenta el nivel de Ca^{+2} y Mg^{2+} y disminuye los de PO_4H^{2-} en sangre, favorece la acción de los osteoclastos. Estimula la formación de calcitriol, la reabsorción de Ca^{2+} y la excreción de PO_4H^{2-} por los riñones.
Corteza suprarrenal	Aldosterona	Estimula la reabsorción de Na^+ y la eliminación de K^+ e iones H^+ por los riñones.
	Glucocorticoides	Estimulan la gluconeogénesis y la degradación de proteínas y lípidos. Proporcionan resistencia al estrés. Efectos antiinflamatorios e inmunodepresores.
	Andrógenos	Ayudan a la producción de vello en ambos sexos, en la mujer contribuyen a la libido y son fuente de estrógenos tras la menopausia.
Médula suprarrenal	Adrenalina y noradrenalina	Producen efectos que estimulan el sistema simpático del sistema nervioso autónomo durante el estrés.

(continúa)

Tabla 6.6. Resumen de las hormonas de aves y mamíferos (continuación)

Lugar de producción	Hormona	Función
Ovarios	Estrógenos y progesterona	Regulan junto las hormonas gonadotróficas el ciclo reproductivo femenino, regulan la ovogénesis, mantienen el embarazo, preparan las glándulas mamarias para la lactancia y promueven el desarrollo y mantenimiento de los caracteres sexuales secundarios femeninos.
Ovarios y testículos	Inhibina	Inhibe la secreción de FSH por la adenohipófisis.
Ovarios y placenta	Relaxina	Facilita el parto favoreciendo la dilatación del cuello uterino y la flexibilidad de la sínfisis del pubis.
Placenta	Gonadotropina coriónica humana (hCG)	Estimula al cuerpo lúteo para continuar la producción de estrógenos y progesterona para mantener el embarazo.
	Somatomamotropina coriónica humana (hCS)	Estimula el desarrollo de las glándulas mamarias para la lactancia.
Testículos	Andrógenos	Estimula el descenso de los testículos antes del nacimiento, regula la espermatogénesis y promueve el desarrollo y mantenimiento de los caracteres sexuales secundarios masculinos.
Glándula pineal	Melatonina	Induce y regula el sueño y los ritmos circadianos.
Páncreas	Glucagón	Estimula la conversión de glucógeno en glucosa, y la formación de glucosa a partir de ácido láctico y aminoácidos. Aumenta el nivel de glucosa en sangre.
	Insulina	Acelera la captación de glucosa por las células y la conversión de glucosa en glucógeno. Acelera la síntesis de lípidos y proteínas. Disminuye el nivel de glucosa en sangre.
	Somatostatina	Inhibe la secreción de glucagón e insulina y ralentiza la absorción de nutrientes en el intestino.
	Polipéptido pancreático	Inhibe la secreción de somatostatina y enzimas digestivas pancreáticas y la contracción de la vesícula biliar.
Riñones	Renina	Estimula el sistema renina-angiotensina-aldosterona ante una situación de presión arterial baja.
	Eritropoyetina (EPO)	Estimula la formación de glóbulos rojos en la médula ósea.
	Calcitriol	Estimula la absorción de calcio y fósforo en el intestino.
Estómago	Gastrina	Estimula la producción de ClH y pepsinógeno en el estómago y favorece su motilidad.
Intestino delgado	Colecistocinina (CCK)	Estimula la secreción de jugo pancreático, regula la liberación de bilis y aporta la sensación de saciedad.
	Secretina	Estimula la secreción de jugo pancreático y bilis.
	Péptido insulino-trópico dependiente de glucosa	Estimula la liberación de insulina por las células beta.
Corazón	Péptido natriurético auticular (PNA)	Produce vasodilatación disminuyendo la presión arterial. Favorece la pérdida de Na ⁺ y agua en la orina.
Tejido adiposo	Leptina	Disminuye el apetito y puede disminuir la actividad de la FSH y la LH.

numerosas acciones endocrinas regulando varias glándulas periféricas (Figura 6.8).

- **Hipófisis:** también conocida como glándula pituitaria, se divide en adenohipófisis y neurohipófisis. La adenohipófisis se compone de dos lóbulos, aunque algunas especies solo presentan uno, y produce hormonas trópicas (regulan otras glándulas endocrinas), la prolactina, la hormona del crecimiento y la hormona estimulante de los melanocitos.

La hormona estimulante del tiroides (TSH) o tiotropina, la hormona foliculoestimulante (FSH), la hormona luteinizante (LH) y la hormona adrenocorticotrópica (ACTH) actúan estimulando el tiroides, las gónadas y la corteza de las glándulas adrenales respectivamente. La FSH, una glucoproteína, estimula la producción de óvulos y estrógenos en las hembras mientras que en los machos estimula la formación de espermatozoides. La LH, también de naturaleza glucoproteica, estimula la ovulación, la formación del cuerpo lúteo y la secreción de este-

roides sexuales en la hembra mientras que en los machos estimula la secreción de esteroides sexuales. La prolactina es una hormona proteica que en los mamíferos tiene el papel de preparar las mamas para la producción de leche. En muchas especies tiene un papel en el control del equilibrio hídrico y salino. La hormona del crecimiento (GH) es de naturaleza proteica y regula el crecimiento al estimular la mitosis y la síntesis de RNA y proteínas. La hormona estimulante de los melanocitos (MSH), de naturaleza polipeptídica, estimula la dispersión de la melanina en el interior de los melanocitos en peces, anfibios y reptiles pero en el caso de aves y mamíferos su papel es desconocido ya que parece no relacionarse con la pigmentación en animales endotermos. Se la ha relacionado con un aumento de la memoria y con el crecimiento de los fetos.

La neurohipófisis (hipófisis posterior) almacena y libera dos hormonas que se producen en el hipotálamo, la oxitocina (octapéptido) y la va-

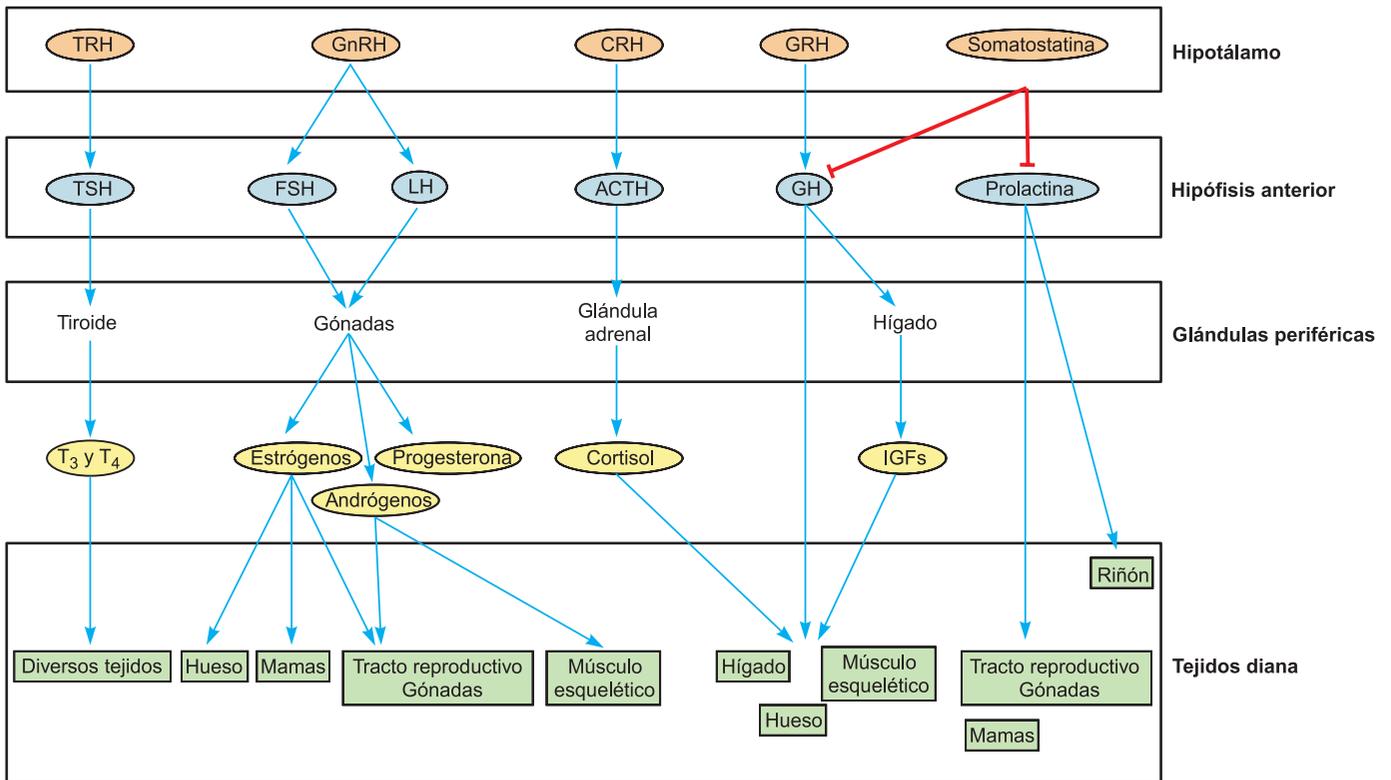


Figura 6.8. Regulación hormonal en mamíferos. Los mamíferos presentan un sistema endocrino complejo que les permite regular de manera precisa los distintos procesos que conforman su fisiología. De esta forma, eventos tan dispares como la reproducción o los niveles de calcio en sangre pueden relacionarse a través de la red hormonal para conseguir mantener la homeostasis.

sopresina (octapéptido). La oxitocina tiene relación con la reproducción en mamíferos produciendo la contracción de los músculos lisos del útero durante el parto y estimulando la expulsión de la leche desde las glándulas mamarias en respuesta a la succión. La vasopresina actúa sobre los túbulos colectores del riñón incrementando la reabsorción de agua, por lo que también se la ha denominado hormona antidiurética (ADH), aumenta la sensación de sed y aumenta la presión sanguínea al producir la constricción generalizada de los músculos lisos de las arteriolas. Estas dos hormonas pueden derivar de la vasotocina, una hormona que aparece en todos los vertebrados, excepto mamíferos, que interviene en el equilibrio hídrico de anfibios, reptiles y aves.

- **Glándula pineal (epífisis):** en aves y mamíferos el complejo pineal ha evolucionado para formar una estructura completamente glandular que produce la melatonina, cuya secreción depende mucho de la exposición a la luz. Durante el día se libera en pequeñas cantidades aumentando la producción durante la noche. En la mayoría de los vertebrados esta glándula se ocupa del mantenimiento de los ritmos circadianos aunque en los mamíferos esta función la ha asumido el hipotálamo, por lo que la melatonina actúa reforzando esta regulación.
- **Tiroides:** se encuentra alrededor de la tráquea y tiene un par de lóbulos. Presenta dos tipos celulares que producen tiroxina y calcitonina. La tiroxina se produce y almacena en los folículos mientras que la calcitonina se produce en las células interfoliculares. Estructuralmente la tiroxina se forma por dos tirosinas unidas a cuatro átomos de yodo. Los folículos producen también una versión de la tiroxina con tres átomos de yodo denominada triyodotironina, que es la versión más activa en las células del organismo. La concentración de tiroxina circulante es unas cuatro veces mayor que la de triyodotironina pero puede convertirse a esta por una enzima que se encuentra en las células diana, por lo que son las propias células las que determinan su sensibilidad regulando la conversión de tiroxina en triyodotironina. La naturaleza liposoluble de la tiroxina hace que entre en la célula y se una a los receptores citoplásmicos, actuando

el complejo receptor-hormona como un factor de transcripción que modula distintos genes. De esta forma, puede elevar la tasa metabólica basal en respuesta al frío prolongado, promover la captación de aminoácidos y la síntesis de proteínas. Su liberación se regula por la TSH.

La calcitonina, por su parte, participa en el control de la calcemia (niveles de calcio en sangre) reduciendo la cantidad de calcio presente en la sangre. Para ello, actúa a través de la disminución de la actividad de los osteoclastos y favoreciendo que el equilibrio de recambio óseo se desplace hacia la formación de hueso. Los osteoblastos captan el calcio y lo retiran de la sangre.

- **Paratiroides:** formada por cuatro estructuras que se encuentran en la zona posterior de la glándula tiroides, produce un solo producto: la parathormona (PTH). Es la principal hormona en el control de la calcemia. Las células de esta glándula poseen receptores de membrana que detectan los niveles de calcio sanguíneo por lo que cuando se activan se produce la inhibición de la síntesis y liberación de parathormona mientras que la disminución del calcio en la sangre produce el efecto contrario.

La PTH actúa estimulando el recambio y la remodelación óseas estimulando tanto a los osteoclastos como a los osteoblastos (estos producen sustancias que estimulan a los osteoclastos) de tal manera que el resultado neto es la pérdida de calcio desde el hueso. Por otro lado, también estimula la recuperación de calcio en el riñón para evitar su pérdida por la orina y una mayor absorción del calcio de los alimentos en el sistema digestivo. Este último efecto se consigue con la mediación de la vitamina D, que se sintetiza en la piel y se activa en dos pasos, uno en el hígado y otro en los riñones, para dar la forma activa 1, 25-dihidrovitamina D. La vitamina D activa llega a las células del sistema digestivo donde estimula la síntesis de bombas y canales de calcio. La PTH estimula el paso de activación de la vitamina D en los riñones.

Otro efecto de la PTH es sobre los niveles de fosfato en sangre, que disminuye activando la pérdida a través de los riñones. Esto evita que los fosfatos puedan precipitar con el calcio en forma de fosfato de calcio.

- **Páncreas:** glándula situada en las proximidades del duodeno, presenta una parte exocrina y una parte endocrina. La parte exocrina se encarga de producir enzimas que participan en la digestión mientras que la parte endocrina produce tres hormonas, la insulina, el glucagón y la somatostatina. La insulina se produce en las células β de los islotes de Langerhans y participa en la regulación del metabolismo de hidratos de carbono estimulando la incorporación de la glucosa sanguínea a las células, su utilización y su almacenaje en forma de glucógeno y grasa en caso de exceso.

El glucagón se produce en las células α de los islotes de Langerhans y su función es antagónica a la insulina de tal forma que ante una bajada de la glucosa en sangre produce una movilización de las reservas de glucógeno del hígado para que se libere en forma de glucosa al torrente sanguíneo.

La somatostatina se produce en las células y de los islotes de Langerhans y se libera en respuesta a incrementos rápidos de glucosa y aminoácidos en sangre. A nivel del páncreas actúa inhibiendo la liberación de insulina y glucagón mientras que a nivel de otros órganos ralentiza las actividades digestivas favoreciendo la absorción de los nutrientes desde el intestino.

- **Glándulas suprarrenales:** se encuentran encima de cada riñón. En realidad, son dos glándulas que forman una estructura en la que la zona interior se denomina médula adrenal y la parte exterior es la corteza adrenal, actuando de manera independiente a nivel funcional. La médula adrenal produce adrenalina y noradrenalina, hormonas que derivan del aminoácido tirosina, mientras que la corteza adrenal produce hormonas esteroideas, principalmente mineralocorticoides, glucocorticoides y esteroides sexuales.

La producción de adrenalina y noradrenalina se realiza en respuesta a situaciones de estrés y actúan preparando el cuerpo para la acción incrementando la frecuencia cardiaca y la tensión arterial y desviando el flujo de sangre del intestino hacia los músculos. La unión de ambas hormonas se realiza en receptores de membrana que se denominan adrenérgicos y que pueden ser de dos tipos, α y β , ejerciendo distintos efectos en las células.

Por su parte, la corteza adrenal produce una serie de hormonas esteroideas que en conjunto se denominan corticosteroides. Los glucocorticoides participan en el metabolismo de hidratos de carbono, proteínas y lípidos estimulando la gluconeogénesis y la degradación de proteínas y lípidos. El principal glucocorticoide es el cortisol, que participa en la respuesta al estrés disminuyendo la utilización de glucosa en las células que no son imprescindibles para la acción y estimulando que empleen lípidos y proteínas y también actúa bloqueando las respuestas inmunes de manera temporal. El mineralocorticoide más importante es la aldosterona, que estimula al riñón a conservar sodio y excretar potasio para mantener el equilibrio iónico. En cuanto a los esteroides sexuales, participan en el desarrollo, el deseo sexual y el anabolismo pero la producción en la corteza adrenal es mínima siendo las gónadas los principales lugares de síntesis.

- **Gónadas:** estos órganos son diferentes en el macho y en la hembra siendo en el primero los testículos y en la segunda los ovarios. A nivel hormonal producen los esteroides sexuales, que en el macho se denominan genéricamente andrógenos (el principal es la testosterona) y en la hembra estrógenos (el principal es el estradiol) y progesterona.

Los efectos de los esteroides sexuales son muy variados actuando ya desde el desarrollo embrionario al determinar el sexo del individuo en mamíferos mientras que posteriormente su actuación se produce al regular los órganos reproductores y el desarrollo y el mantenimiento de los caracteres sexuales secundarios como las mamas o el vello facial. El control de la secreción de los esteroides sexuales en los individuos adolescentes y adultos se produce a través del eje hipotálamo-hipófisis.

- **Otros órganos productores de hormonas:** además de las glándulas mencionadas también hay ciertos órganos que producen hormonas aunque tengan otras funciones principales. Entre estos tenemos los riñones, el estómago, el intestino delgado o el corazón que producen una serie de hormonas que participan en distintos procesos reguladores que se comentan en la [Tabla 6.6](#). No es de extrañar, por tanto, que la lista de hormonas se incremente a medida que se descubren

nuevos tejidos que producen sustancias que tienen efectos sobre otros tejidos para modular su acción.

Cuando se estudia el sistema endocrino de cualquier organismo hay que tener presente que no es un sistema definido sino que presenta una gran cantidad de glándulas y tejidos repartidas por todo el individuo que pueden sintetizar un número muy diverso de sustancias que, incluso, pueden tener funciones diferentes según el lugar y el momento en que se encuentren, como ocurre por ejemplo con las neuro-

hormonas que tienen también función como neurotransmisores. Esto supone que la lista de hormonas y glándulas puede ampliarse al irse describiendo el sistema endocrino de nuevas especies o al profundizarse en las especies conocidas. Por otro lado, es importante resaltar que la regulación endocrina se basa especialmente en el equilibrio entre las distintas hormonas por lo que es poco frecuente encontrar fenómenos de todo o nada ya que dependen en gran medida de las concentraciones relativas de cada una de las hormonas.

Cuestiones de repaso

- ¿Qué es una hormona? Realizar una lista de las principales hormonas en vertebrados indicando dónde se producen y cómo actúan.
- Los insectos sufren dos procesos muy característicos conocidos como muda y metamorfosis. Hacer un breve resumen de cómo se regula cada uno de ellos y cómo se lleva a cabo indicando las hormonas más relevantes que participan.
- El sistema endocrino está formado por varias glándulas que tienen una localización muy dispersa por el cuerpo. Sobre un dibujo esquemático de un hombre indicar la posición aproximada de cada una de ellas y las hormonas que producen.
- La insulina es una hormona producida por el páncreas mientras que el estradiol es una hormona producida en los ovarios. Indicar en ambos el mecanismo de acción hormonal explicando si existen diferencias y, en caso de que sea así, a qué se deben.
- Indicar, en aquellos casos que sea posible, qué hormonas participan en los siguientes procesos en los distintos grupos de vertebrados:
 - Metabolismo glucídico
 - Control del crecimiento
 - Caracteres sexuales secundarios
 - Control de la secreción hormonal

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

- Una de las siguientes sustancias no es una hormona:
 - prolactina
 - testosterona
 - insulina
 - melanina
- El tiroides produce:
 - tiroxina y calcitonina
 - tirosina y tiroxina
 - tirosina y calcitonina
 - calcitonina y treonina
- La ACTH actúa sobre:
 - gónada
 - corteza suprarrenal
 - tiroides
 - hígado
- La TRH actúa sobre:
 - neurohipófisis
 - adenhipófisis
 - tiroides
 - timo
- Las hormonas son:
 - sustancias que transmiten el impulso nervioso
 - sustancias que solo actúan sobre la célula que las produce
 - sustancias que actúan en puntos lejanos de su punto de producción

- d) sustancias que viajan por el sistema linfático para ejercer su acción
6. En el metabolismo de los hidratos de carbono participan:
- a) los mineralocorticoides
 - b) los estrógenos
 - c) el glucagón
 - d) la hormona antidiurética
7. La glándula pineal es responsable de:
- a) la síntesis de melanina
 - b) la síntesis de melatonina
 - c) la síntesis de parathormona
 - d) la síntesis de inulina
8. Una propiedad de las hormonas es:
- a) actuar solo sobre las células epiteliales
 - b) actuar siempre a través de receptores de membrana
 - c) precisar de altas concentraciones para poder llevar a cabo su actividad
 - d) actuar a distancia de su lugar de producción
9. Una de las siguientes sustancias es una hormona:
- a) gastrina
 - b) pepsina
 - c) melanina
 - d) histidina
10. La hipocalcina:
- a) se produce en el paratiroides
 - b) se produce en las células de Leydig
 - c) se produce en los corpúsculos de Stannius
 - d) se produce en los cuerpos de Brockman
11. Entre las hormonas que produce la neurohipófisis encontramos:
- a) insulina
 - b) estradiol
 - c) oxitocina
 - d) cortisol
12. La hormona responsable de la muda en los insectos es:
- a) la mudina
 - b) el estradiol
 - c) la ecdisona
 - d) la parathormona
13. El control de la glucemia se lleva a cabo por:
- a) el glucógeno
 - b) la insulina
 - c) la calcitonina
 - d) la tiroxina
14. Los estrógenos son productos de naturaleza:
- a) glucídica
 - b) proteínica
 - c) lipídica
 - d) metilada
15. El control de la secreción de varias hormonas se controla por:
- a) el eje porta-duodenal
 - b) el eje cerebro-espinal
 - c) el eje hipotálamo-hipofisario
 - d) el eje óculo-nasal
16. Un proceso de retroalimentación negativa implica:
- a) que el aumento de la síntesis de hormona activa la producción de la misma
 - b) que la producción de la hormona inhibe el proceso de estimulación de su síntesis
 - c) que la producción de la hormona estimula el proceso de síntesis de su análogo
 - d) que la producción de la hormona bloquea su propia acción
17. El principal órgano hormonal de crustáceos es:
- a) La glándula del seno – órgano Y
 - b) La glándula del seno – órgano X
 - c) Los órganos mandibulares
 - d) Los órganos pericardiales
18. La hormona juvenil:
- a) tiene importancia en la decisión de entrar en metamorfosis
 - b) mantiene los niveles de crustecdisona para la ecdisis
 - c) induce la secreción de MIH en crustáceos
 - d) favorece el crecimiento de los individuos juveniles en moluscos

19. En el control del metabolismo del calcio participa una de las siguientes hormonas:
- a) vasopresina
 - b) parathormona
 - c) melatonina
 - d) glucocorticoides
20. Una de las siguientes afirmaciones no es correcta:
- a) la insulina es una hormona esteroidea
 - b) la oxitocina induce el parto
 - c) la somatostatina se produce en el páncreas
 - d) la testosterona es una hormona principalmente masculina

Bibliografía utilizada

Campbell, Neil; Reece, Jane. *Biología* (7.ª Ed.). Editorial Médica Panamericana, 2007.

Hickman, Cleveland; Roberts, Larry; Larson, Allan; l'Anson, Helen; Eisenhour, David. *Principios integrales de zoología* (14.ª Ed.). Editorial McGraw-Hill-Interamericana, 2009.

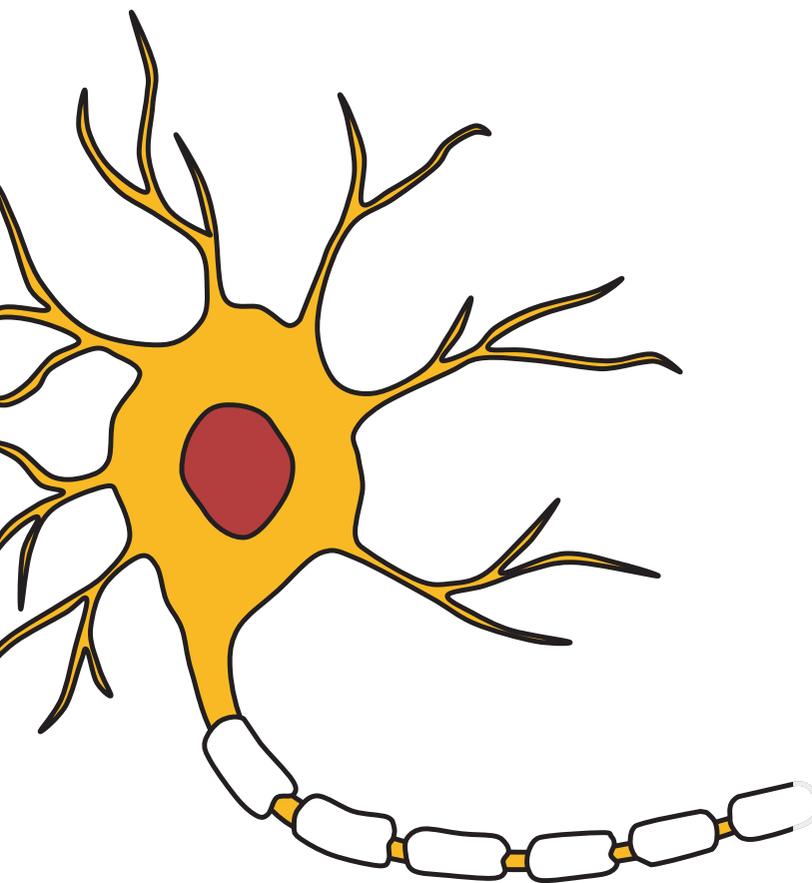
Muñoz Viejo, Antonio; Pérez Bote, José Luis; da Silva Rubio, Eduardo. *Manual de Zoología*. Editorial Universidad de Extremadura Servicio de Publicaciones, 2009.

Sadava, David; Heller, Graig; Orians, Gordon; Purves, William; Hillis, David. *Vida. La ciencia de la biología* (8.ª Ed.). Editorial Panamericana, 2008.

Pinder, L; Pottinger, T; Billingham, Z; Depledge, M. *Endocrine function in aquatic invertebrates and evidence for disruption by environmental pollutants*. R&D Technical Report E67, 1999.

CAPÍTULO 7

EL SISTEMA NERVIOSO



Índice de contenidos

- 7.1. Introducción
- 7.2. Elementos básicos del proceso de relación
- 7.3. La neurona: tipos
- 7.4. El impulso nervioso
- 7.5. Transmisión del impulso nervioso entre neuronas: sinapsis
- 7.6. El sistema nervioso en invertebrados
- 7.7. El sistema nervioso en vertebrados

RESUMEN

El éxito evolutivo de muchos metazoos se debe, en parte, a su capacidad de sentir e interpretar los estímulos que reciben del medio que les rodea, todo ello con una precisión asombrosa.

Los animales reciben estímulos de naturaleza diversa, mecánicos (sonidos, vibraciones), térmicos, químicos y visuales, a través de estructuras especiales situadas en la superficie. La presencia de un sistema nervioso más o menos complejo permite integrar y procesar esos estímulos y elaborar finalmente una respuesta motora, una secreción glandular, etc. Todas estas percepciones son integradas en los centros nerviosos, desde donde se elaboran las respuestas más diversas, tanto mecánicas como de comportamiento.

La actividad animal depende del funcionamiento, coordinado con precisión, de muchas células que componen el organismo. Las células más importantes para realizar esta coordinación son las células nerviosas, llamadas neuronas, que transmiten información mediante una combinación de señales eléctricas y químicas.

Objetivos de estudio:

- Entender la base física de la función neuronal.
- Conocer la complejidad de los sistemas nerviosos desde un punto de vista anatómico, en invertebrados y vertebrados.
- Entender cómo distintas morfologías y estructuras han contribuido a la adaptación de grupos de animales a diferentes ambientes y hábitos.
- Conocer algunas adaptaciones importantes desde un punto de vista evolutivo.
- Entender el funcionamiento fisiológico básico del sistema nervioso.

7.1. Introducción

La importancia del sistema nervioso en la comunicación entre las distintas partes de un organismo se basa en su rapidez. El sistema inmunitario puede acabar con una infección en un día o dos y las hormonas pueden influir en órganos distantes en unos pocos segundos. Sin embargo, el sistema nervioso es capaz de enviar señales de un extremo a otro del cuerpo en una fracción de segundo, hecho que le hace único y que permite a los organismos que lo poseen recibir determinados estímulos que se producen dentro o fuera del cuerpo, analizar y procesar la formación e integrar una respuesta, tomar una decisión para lograr una perfecta coordinación de todos los órganos, aparatos y sistemas, para lograr que el organismo sea una maquinaria lo más armónica posible.

7.2. Elementos básicos del proceso de relación

En la función de relación intervienen los **estímulos**, los **receptores sensoriales**, los **elementos coordinadores**, los **efectores** y por último, la **respuesta**:

- Un **estímulo** es cualquier cambio que se produce en el exterior o interior del organismo que pueda ser captado por el animal y dar lugar a una respuesta.
- Los **receptores sensoriales** son células especializadas en captar los estímulos. Estas células pueden actuar aisladas en organismos más primitivos, o formar parte de órganos sensoriales que van adquiriendo cada vez mayor complejidad a lo largo de la evolución.
- Los **elementos coordinadores** son los sistemas que analizan e integran esta información y emiten la respuesta más apropiada. Generalmente los sistemas nervioso y endocrino coordinan, de forma conjunta, el funcionamiento del organismo.
- Por último, los **efectores** suelen ser células musculares o glándulas, y llevan a cabo la respuesta.
- La respuesta puede ser **fisiológica** o de **conducta** (comportamiento), aunque por lo general esta última siempre implica a la primera. La respuesta fisiológica mantiene la homeostasis, es

decir, mantiene el medio interno del animal relativamente constante, y se debe a la acción de glándulas que secretan hormonas que ejercen determinadas acciones. La respuesta de conducta es la respuesta motora de un organismo frente a un estímulo y en ella intervienen las células musculares como efectores.

7.3. La neurona: tipos

La neurona es la unidad anatómica y funcional del sistema nervioso. Estas células especializadas han desarrollado propiedades que les permiten recibir información, procesarla y transmitirla a otras células. Estas funciones son llevadas a cabo por regiones diferentes de estas células, caracterizadas por especializaciones en la membrana y en la estructura subcelular.

Aunque las neuronas varían en tamaño y forma, tienen una morfología básica que consta generalmente de tres partes: un cuerpo celular o **soma**, un grupo muy ramificado de proyecciones cortas llamadas **dendritas** y una o varias proyecciones largas denominadas **axones** (Figura 7.1). Las dendritas rara vez miden más de 2 mm, mientras que los axones pueden llegar a tener más de un metro de longitud, como ocurre en el caso del axón gigante del calamar.

- El **soma**, actúa como centro de integración de todas las informaciones que llegan a la célula procedentes de las diferentes dendritas, las suma, y decide si son suficientes para generar un impulso nervioso. Es el cuerpo de la neurona, donde se encuentra el núcleo.
- Las **dendritas** son proyecciones cortas y ramificadas del cuerpo neuronal que reciben información de otras neuronas y la envían hacia el soma. En su base son más gruesas, pero se vuelven más estrechas según se alejan del cuerpo de la neurona.
- El **axón** es una proyección del soma que conduce el impulso nervioso hacia fuera de la neurona, hasta otra neurona, un músculo o una glándula. En muchos casos, los axones están recubiertos de una sustancia, la mielina, permitiendo una mayor rapidez en la transmisión del impulso nervioso. El aislamiento con mielina no es continuo, sino que se produce en numerosos puntos en toda su longitud. Las regiones no recubier-

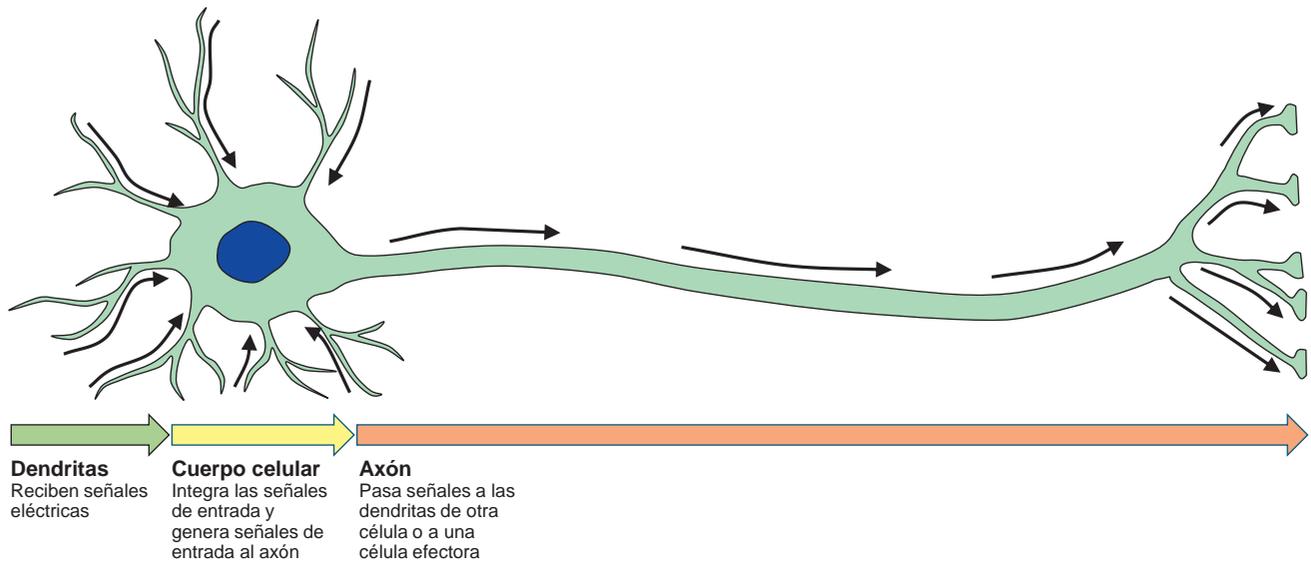


Figura 7.1. Estructura de una neurona tipo. Las flechas indican el flujo de información a través de la neurona.

tas se conocen como **nódulos de Ranvier**. El extremo del axón se ensancha formando el **botón sináptico**, la región involucrada en la liberación de sustancias químicas (**neurotransmisores**), implicadas en la transmisión del impulso nervioso entre dos neuronas.

Las neuronas pueden también clasificarse en función del número de conexiones que establecen con las neuronas adyacentes. Así, existen neuronas:

- **Monopolares:** presentan una única prolongación o axón. No son muy frecuentes.
- **Pseudomonopolares:** tienen una sola ramificación que se bifurca en la parte final originando un axón y una dendrita.
- **Bipolares:** poseen dos prolongaciones independientes, dendrita y axón.
- **Multipolares:** poseen varias dendritas y un axón.

Atendiendo a la función final que desempeñan también pueden distinguirse diferentes tipos de neuronas:

- Las **neuronas sensoriales** reciben la información de los receptores sensoriales a través de las dendritas y lo convierten en un impulso eléctrico, que transmiten a través del axón a los órganos de integración nerviosa, formados por **interneuronas** o **neuronas de asociación**.

- Las **neuronas motoras** reciben el impulso nervioso desde los centros de integración y los conducen a las células efectoras (efectores) de las glándulas o de los músculos. Estas neuronas motoras pueden inervar glándulas o músculos de contracción involuntaria (neuronas motoras vegetativas) o músculo esquelético (neuronas motoras *per se*).

Existe, por tanto, un proceso perfectamente coordinado desde la recepción de la información sensorial por parte de los receptores sensoriales, y la elaboración de una respuesta hacia dicho estímulo por parte de las células efectoras. Y entre ellas, existe una red muy compleja de neuronas interconectadas entre sí que transmiten impulsos nerviosos de manera casi constante para permitir que los organismos reaccionen y respondan a todo lo que les rodea.

Las neuronas no se encuentran solas en el tejido nervioso, sino que las acompañan un conjunto de células nerviosas, **las células gliales** o **células de la glía**, que aseguran su sostén, alimentación y el aislamiento de los axones para asegurar una correcta transmisión del impulso. Estas células tienen la capacidad de dividirse y, por lo tanto, se renuevan. Existen varios tipos de células de la glía en función de su morfología y del papel que desempeñan:

- **Astrocitos:** su morfología es estrellada y se encuentran estrechamente relacionados con los vasos sanguíneos. Transportan sustancias entre la sangre y las neuronas.

- **Células de la microglía:** su forma es alargada con multitud de prolongaciones. Fagocitan los productos de desecho del tejido nervioso.
- **Oligodendrocitos:** poseen pocas prolongaciones y su misión es la de generar las vainas de mielina.
- **Células de Schwann:** recubren los axones de las neuronas en el sistema nervioso periférico.

7.4. El impulso nervioso

Las neuronas son células especializadas en recibir señales y emitirlas. La transmisión de estas señales es lo que se denomina transmisión del impulso nervioso y constituye un mensaje electroquímico que se va pasando de neurona a neurona. Que este fenómeno se produzca depende en mayor medida de la membrana plasmática de estas células, ya que el impulso nervioso se genera como consecuencia de un flujo de iones a través de la membrana de la neurona. Generalmente a ambos lados de la membrana plasmática de las células existe una concentración desigual de iones, lo que produce una polaridad en la membrana. Esta diferencia de carga eléctrica genera una diferencia de potencial eléctrico, que recibe el nombre de potencial de membrana. **El potencial de membrana** es el voltaje o diferencia de potencial que puede medirse entre el exterior y el interior de la membrana plasmática.

El potencial de reposo y potencial de acción

Cuando una neurona no está transmitiendo una señal eléctrica, sino que simplemente se encuentra en el medio extracelular sin excitación, el potencial a lo largo de su membrana se denomina **potencial de reposo**.

En una neurona en reposo la distribución desigual de iones se traduce en una mayor cantidad de iones Cl^- y Na^+ en el exterior, y una mayor concentración de cationes K^+ en el interior. Esto significa que si medimos el potencial de membrana de una neurona en reposo, suele estar entre -70 y -80 mV.

Hay que tener en cuenta que esta diferencia de potencial en ambos lados de la membrana es debido al modo en que se mantienen los iones K^+ , Cl^- y Na^+ .

Aunque en condiciones normales los iones podrían atravesar la membrana según su gradiente de concentración, hasta alcanzar un equilibrio, la realidad es que estos iones no pueden atravesar las bicapas lipídicas con facilidad. Por eso se acumula más K^+ dentro de la célula y más Na^+ y Cl^- fuera de ella.

Estos iones solo pueden atravesar las membranas eficazmente de tres formas: (1) a través de un canal iónico a favor de gradiente electroquímico, (2) transportado por un cotransportador de membrana con un ion que experimente un fuerte gradiente electroquímico o (3) bombeados en contra de gradiente (con gasto de energía), por una proteína de membrana que utilice la hidrólisis de ATP como fuente de energía.

En general, las neuronas en reposo son bastante permeables a los iones K^+ , siendo el canal más común el que se abre admitiendo iones K^+ , que cruzan la membrana a favor de gradiente químico de concentración, saliendo al exterior de la célula. A medida que esto ocurre el interior de la célula se va haciendo cada vez más negativo, y este exceso de carga negativa comienza a atraer de nuevo iones K^+ desde el exterior de la célula. Se establece así un punto de equilibrio entre fuerzas, por un lado el gradiente de concentración de K^+ , que favorece su salida de la célula, y por otro, el gradiente eléctrico que moviliza y atrae estos iones hacia el interior de la célula. Este voltaje es el **potencial de equilibrio** para el K^+ . Hay que tener en cuenta que, si bien el Cl^- y el Na^+ no atraviesan la membrana con la misma facilidad que el K^+ , también se producen movimientos de estos iones a través de la membrana de las neuronas, por lo que cada ion tiene su propio potencial de equilibrio. El potencial de membrana en una célula es el resultado de la suma de los efectos que todos los iones ejercen de forma individual.

Sin embargo, durante la transmisión del impulso nervioso, en un momento determinado en una neurona se produce un cambio rápido y temporal en su potencial de membrana. Es lo que se denomina **potencial de acción**.

La generación del potencial de acción que hace posible la transmisión del impulso nervioso consta de tres fases distintas:

1. En el momento inicial se produce una **despolarización** rápida de la membrana, es decir, que la neurona se vuelve menos polarizada que an-

tes. Para que esto ocurra, el potencial de reposo debe variar hasta alcanzar un valor crítico (-55 mV). Si la célula recibe un estímulo insuficiente y no logra alcanzar este punto, no se generará el potencial de acción. Por el contrario, si el estímulo es eficaz y alcanza este **umbral de excitabilidad**, se abren ciertos canales en la membrana que permiten la entrada masiva de Na^+ . De este modo, en ese punto se invierte la polaridad de la membrana, que se vuelve positiva en el interior y negativa en el exterior (se despolariza). Esto se traduce en un cambio brusco en el potencial de membrana que pasa de -70 mV, en reposo, a $+50$ mV, valor que se conoce como **potencial de acción** (Figura 7.2).

- La despolarización puntual perturba las zonas adyacentes de la membrana celular de modo que se propaga en toda su extensión. Se produce entonces otro cambio brusco por el cierre de los canales de Na^+ y la salida de iones K^+ al exterior para intentar alcanzar el estado inicial punto por punto. Es lo que se conoce como **repolarización**.
- La repolarización da como resultado que la membrana se quede ligeramente más negativa que el potencial de reposo, estado que se conoce como **hiperpolarización**.

El conjunto de estas tres fases tiene una duración de unos pocos milisegundos y siempre van seguidas de un **periodo refractario**, que es el tiempo que tarda la neurona en recuperar su polaridad (0,5-2 ms).

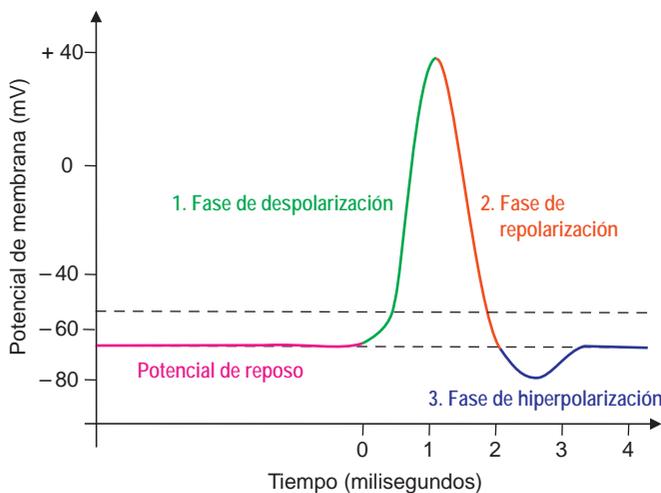


Figura 7.2. Esquema general de un potencial de acción.

Si el ciclo de despolarización-repolarización ocurre varias veces seguidas, puede ocurrir que el interior de la célula se cargue de Na^+ y se quede sin K^+ . Para recuperar las condiciones iniciales de ambos iones actúa la bomba de Na^+/K^+ , que expulsa Na^+ y capta K^+ mediante transporte activo.

7.5. Transmisión del impulso nervioso entre neuronas: sinapsis

El procesado de la información que realizan las neuronas depende de la transmisión de señales de una neurona a otra, que se lleva a cabo en las estructuras denominadas **sinapsis**. La sinapsis puede definirse como la zona de comunicación funcional entre dos neuronas. Al tratarse de dos células independientes que no tienen contacto físico, entre las que debe transmitirse un impulso eléctrico, existe un pequeño espacio denominado **hendidura sináptica**.

En la sinapsis se distinguen tres regiones (Figura 7.3):

- Zona presináptica:** es la parte del axón de la neurona por la que llega la información.
- Zona postsináptica:** es la parte especializada de la neurona que recibe la información nerviosa.

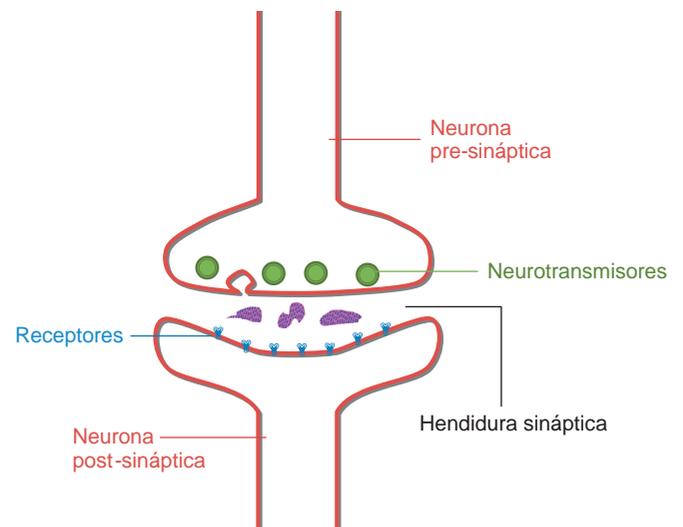


Figura 7.3. Principales regiones que se distinguen en la zona de sinapsis. En esta región las neuronas entran en contacto y transfieren la información.

- **Hendidura sináptica:** es el espacio que separa ambas zonas, con un espesor de 200Å.

La transmisión del impulso nervioso a través de la sinapsis entre dos neuronas se realiza generalmente mediante sustancias químicas especiales (**neurotransmisores**), en un proceso que denomina **sinapsis química**. Este es el proceso que rige la mayoría de las comunicaciones entre neuronas. Sin embargo, existe otro tipo de sinapsis, la **eléctrica**, relativamente rara, en el que la neurona presináptica está acoplada eléctricamente con la neurona postsináptica, a través de determinadas proteínas de membrana.

La sinapsis química

La sinapsis química constituye uno de los sistemas fundamentales de comunicación entre dos neuronas o entre una neurona y una célula efectora (de músculo o de glándula). En este tipo de sinapsis, los potenciales de acción de la neurona presináptica desencadenan la liberación de neurotransmisores que se difunde a través de la hendidura sináptica hasta alcanzar la neurona postsináptica. Estos neuro-

transmisores se sintetizan en la célula presináptica y se almacenan en vesículas situadas en unos abultamientos o **botones sinápticos** situados en la zona terminal de los axones presinápticos. Generalmente estos botones terminales realizan sinapsis con cuerpos neuronales o con dendritas (si bien pueden existir sinapsis entre dendritas o entre axones, no es lo común).

Cuando el potencial de acción llega a las terminaciones axónicas (botones sinápticos), provoca una despolarización que abre momentáneamente canales de Ca^{2+} dependientes de voltaje, que permiten la entrada de este catión a la célula. El flujo de cationes Ca^{2+} penetra en los botones sinápticos y provoca el vaciado de las vesículas, que descargan sus neurotransmisores a la hendidura sináptica. Al llegar a la membrana postsináptica, los neurotransmisores se unen a unos receptores específicos, lo que produce una breve corriente iónica a través de la membrana, y finalmente un cambio en el potencial de membrana. Si este potencial es suficiente para alcanzar el umbral de excitabilidad, entonces el impulso se propagará a través de toda la neurona postsináptica (**Figura 7.4**).

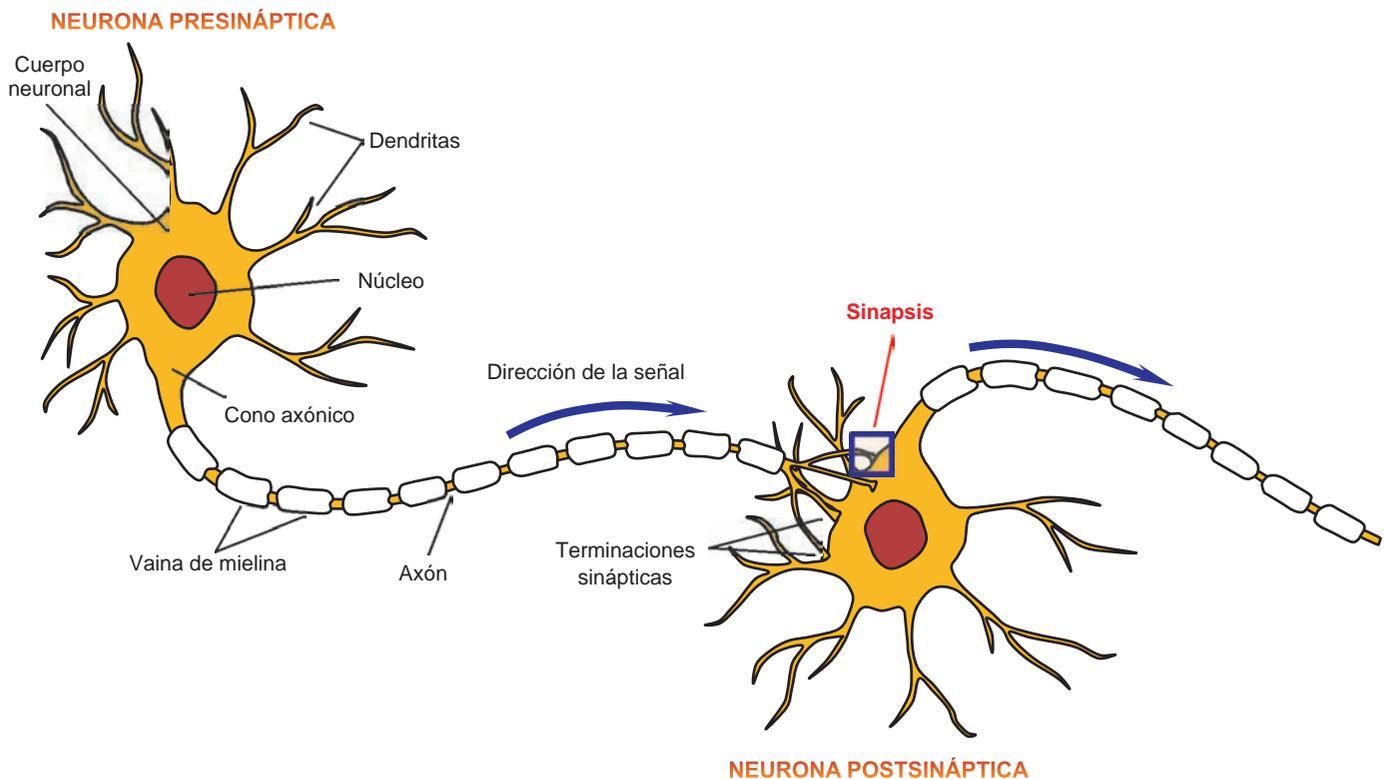


Figura 7.4. Dirección del flujo de información entre las dos neuronas implicadas en la sinapsis.

Cuando los neurotransmisores ya no son necesarios, se inactivan por la acción de enzimas o son recuperados por la neurona presináptica, para que desaparezca el estímulo. Estas enzimas son producidas por las propias membranas postsinápticas.

La transmisión del impulso nervioso entre una neurona y un órgano efector se realiza de forma parecida a la sinapsis química, es decir, mediante un neurotransmisor que “conecta” los botones terminales axónicos de una neurona con las células musculares o las de las glándulas efectoras. En el caso de las uniones neuromusculares, el neurotransmisor que se almacena en las vesículas sinápticas es la acetilcolina (Ach).

La naturaleza química de los neurotransmisores

Como se ha comentado anteriormente, los neurotransmisores son moléculas involucradas en la transmisión del impulso nervioso, liberadas al espacio sináptico por las neuronas presinápticas. Estas moléculas presentan un elevado grado de conservación en los metazoos que disponen de sistema nervioso, lo que da una idea de la eficacia e importancia de su función.

En el proceso de identificación de neurotransmisores se han establecido tres criterios que debe cumplir una sustancia para poder ser catalogada como tal:

- Que al aplicar este compuesto a una membrana neuronal postsináptica, provoque sobre ella los mismos efectos fisiológicos que provoca la estimulación presináptica de forma natural.
- Que se libere durante la actividad de la neurona presináptica.
- La acción de esta sustancia debe poder bloquearse por los mismos mecanismos o agentes que bloquean la transmisión natural de esa sinapsis.

Siguiendo estos criterios, actualmente se conocen decenas de sustancias diferentes que funcionan como neurotransmisores. Cada neurona, sin embargo, libera un único neurotransmisor, que actuará como activador o inhibidor, en función del tipo de neurona postsináptica con la que conecte. Algunos neurotransmisores importantes son la acetilcolina, la dopamina, la serotonina, la adrenalina y las endorfinas, entre otros.

El efecto que cada neurotransmisor ejerce sobre la neurona postsináptica puede producirse por dos vías diferentes, y constituye la base de un esquema de clasificación de este tipo de moléculas. Aunque básicamente todos los neurotransmisores modifican la conductancia de canales iónicos, este cambio puede producirse de distintas formas. Algunos actúan directamente sobre las proteínas que forman los canales, produciendo una **sinapsis química rápida**. Otros, sin embargo, desencadenan rutas bioquímicas en la célula postsináptica, que incluyen la modificación de segundos mensajeros que finalmente producen cambios en los canales iónicos. En este caso el cambio del potencial de membrana se produce de forma más lenta y son responsables de la denominada **sinapsis química lenta o indirecta**.

Los neurotransmisores pueden clasificarse también en función de su estructura química en dos grandes grupos:

- **Moléculas pequeñas:** solo unos pocos están implicados en sinapsis de tipo rápido. Pueden tener acción excitadora, como la acetilcolina, glutamato, aspartato o el ATP, o inhibidora como la glicina o el ácido γ -aminobutírico (GABA). De todos ellos, la acetilcolina es la que está más ampliamente distribuida entre los metazoos ([Tabla 7.1](#)).
- **Neuropéptidos:** se trata de moléculas grandes formadas por aminoácidos. Actualmente se conocen más de 40 en el sistema nervioso central de vertebrados. Muchas de ellas actúan como transmisores, otras como moduladores. Se han detectado incluso en tejidos diferentes al neuronal e incluso se han detectado algunos de estos neurotransmisores o análogos de éstos en sistemas nerviosos de invertebrados.

Tabla 7.1. Pequeñas moléculas que actúan como neurotransmisores o moduladores se encuentran ampliamente distribuidas dentro de los metazoos

Neurotransmisor	Acción
Acetilcolina	Excitadora
Noradrenalina	Excitadora o inhibidora
Ácido glutámico	Excitadora
GABA	Inhibidora
Serotonina	Inhibidora
Dopamina	Excitadora

7.6. El sistema nervioso en invertebrados

El sistema nervioso más sencillo del reino animal lo presentan los metazoos con simetría radial o radiados (ctenóforos o cnidarios). Este modelo se basa en un plexo nervioso, un entramado de nervios que se encuentra situado en la epidermis (**Figura 7.5a**). Cuando se genera un impulso nervioso, este puede transmitirse a lo largo de toda la red neuronal del plexo, debido a que las sinapsis en los organismos radiados no se producen solo en una dirección, por lo que se reparten en todas las direcciones a toda la red neuronal. Este tipo de plexos nerviosos puede encontrarse también en grupos más complejos, como en la pared gástrica o el pericardio (múscula lisa).

El fenómeno que realmente supuso un cambio en el nivel de complejidad del sistema nervioso, es la aparición de la bilateralidad como patrón corporal. La simetría bilateral permite la aparición de un Sistema Nervioso Central (SNC) y un Sistema Nervioso Periférico (SNP), ambos coordinados.

Así, en platelmintos el sistema varía desde un plexo sencillo con una pequeña concentración de neuronas en la cabeza, hasta un sistema claramente bilateral, un sistema nervioso en escalera, con un **ganglio cerebroide** bien desarrollado y **cordones nerviosos longitudinales** que recorren el cuerpo del animal, que

se unen entre ellos a intervalos regulares por **comisuras transversales** (**Figura 7.5b**). En algunos platelmintos aparece por primera vez un SNC diferenciado en ganglios nerviosos anteriores conectados a dos troncos nerviosos (SNP) que reciben y mandan la información a las distintas partes del cuerpo a través de las ramas laterales que se reparten por todo el organismo.

El nivel de desarrollo y complejidad de este sistema aumenta a medida que surgen metazoos más complejos. El modelo tiende a una mayor centralización y especialización de las funciones, debido a la aparición de un mayor número de ganglios y a la fusión de estos.

En los anélidos aparecen dos ganglios mayores (cerebroides) y una doble cadena de nervios aferentes y eferentes. Esta cadena está segmentada, de acuerdo con el patrón corporal segmentado de este linaje. Esto implica que en cada segmento existe un par de ganglios que funcionan como repetidores de señal y coordinan la actividad en dicho segmento (**Figura 7.5c**).

De este modelo deriva el que presentan los artrópodos, si bien en este linaje es algo más complejo. Una de las novedades evolutivas de este grupo es precisamente una **cefalización**, por fusión de los segmentos cefálicos, formando un tagma cefálico y una aparición de "pseudocerebro", con tres regiones diferenciadas tanto a nivel anatómico como funcional (protocerebro, deutocerebro y tritocerebro) (**Figura**

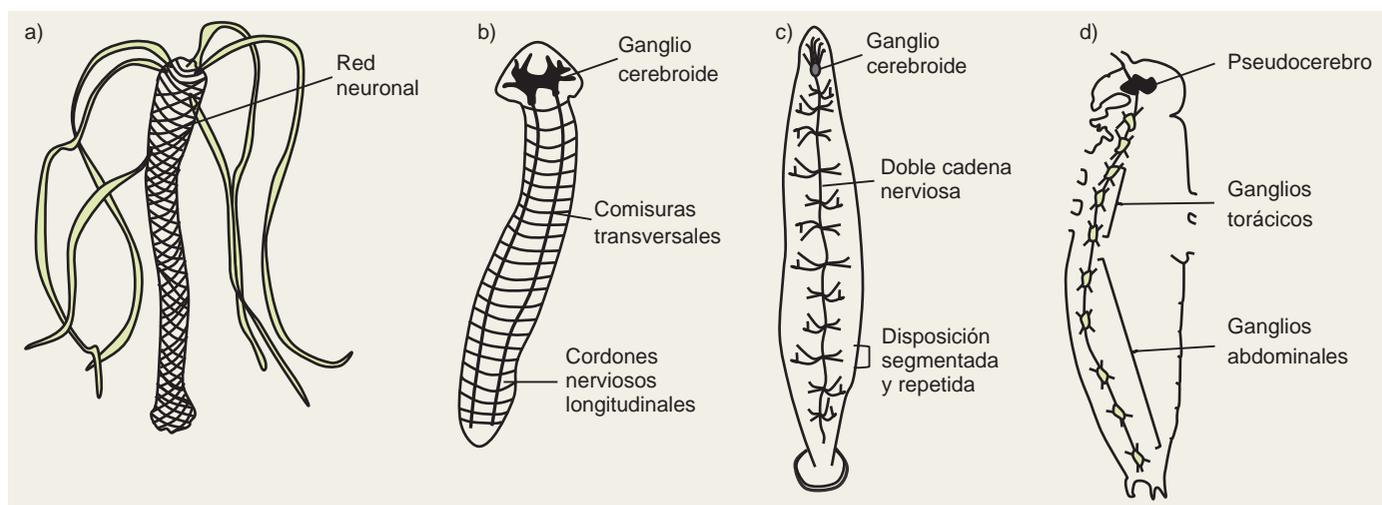


Figura 7.5. Esquema del sistema nervioso en: a) metazoos radiados, con simetría radial, b) platelmintos, c) anélidos y d) artrópodos insectos; estos tres últimos linajes poseen simetría bilateral.

ra 7.5d). Cada una de las regiones se especializa en el control de determinados órganos y estructuras del cuerpo. Por ejemplo, la región posterior del cerebro se asocia con el control de las mandíbulas y de las maxilas. El tamaño de los ganglios aumenta, a la vez que lo hace la capacidad de captar sensaciones externas y de procesarlas. Sus órganos de los sentidos sufren también un mayor desarrollo. Hay que destacar que en este grupo aparecen comportamientos sociales muy complejos (por ejemplo, himenópteros como abejas y hormigas).

El sistema nervioso de los moluscos sigue el mismo esquema que en los linajes comentados anteriormente, con ganglios anteriores y cordones nerviosos longitudinales pareados. En moluscos existen tres pares de ganglios anteriores bien diferenciados e interconectados alrededor del tubo digestivo. Sin embargo, en un grupo de moluscos, los cefalópodos, estos se han fusionado, lo que implica una mayor complejidad, pero también una mayor capacidad de procesar la información recibida desde los receptores sensoriales. Como consecuencia de ello, también los órganos de los sentidos se encuentran muy desarrollados (por ejemplo, el ojo de los cefalópodos es similar anatómica y funcionalmente al de los vertebrados).

7.7. El sistema nervioso en vertebrados

El sistema nervioso de los vertebrados es el más complejo dentro de los metazoos y se dispone, a diferencia del resto de animales, en posición dorsal.

La aparición de los cordados (Chordata) va unida a la aparición de un cordón nervioso dorsal y hueco llamado **médula espinal**, que procede de un **surco neural** embrionario. Esta novedad evolutiva va ligada a la aparición de estructuras protectoras mucho más complejas, como son las **vértebras**, que derivan de procesos de osificación endocondral a partir de una estructura embrionaria denominada **notocorda**. La columna vertebral finaliza en su extremo anterior en un cuerpo ganglionar denominado **encéfalo**, protegido por otra estructura ósea, el **cráneo**. Los nervios que forman parte de este sistema parten tanto del encéfalo como de la médula espinal.

El proceso embrionario que permitió estos cambios es la **encefalización**, y supuso otro gran salto evolutivo, que es el aumento de tamaño y la mejora funcional del mismo (la compartimentalización y separación de las funciones mejora considerablemente en los linajes más derivados). Con un sistema nervioso tan complejo, la capacidad de elaborar respuestas rápidas es mucho mayor, y también lo es la de poder almacenar información (**Figura 7.6**).

Tanto el encéfalo como la médula espinal están envueltos por las **meninges**, un sistema de membranas cuya complejidad aumenta a lo largo de la historia evolutiva de los vertebrados. En peces encontramos una membrana, en anfibios, reptiles y aves se observan dos (la duramadre en el exterior y una interna, la meninge secundaria). El modelo más complejo se da en los mamíferos donde existen tres meninges: **piamadre**, **aracnoides** y **duramadre**, y entre las dos primeras se localiza un espacio que contiene el **líquido cefalorraquídeo**.

El sistema nervioso en vertebrados se divide en sistema nervioso central y sistema nervioso periférico.

Sistema Nervioso Central (SNC)

Está compuesto por el **encéfalo** y la **médula espinal**. En el SNC se distinguen dos regiones atendiendo a la situación de las neuronas:

- La **sustancia blanca** está formada por los axones recubiertos de mielina que constituyen las vías nerviosas. Se encuentra en el interior.
- La **sustancia gris** es el conjunto de cuerpos neuronales que actúan como centros de conexión. Se encuentra en el exterior.

El encéfalo

A diferencia de la médula, el encéfalo en vertebrados ha sufrido muchas modificaciones. Partiendo de una estructura básica lineal en grupos primitivos, ha ido adquiriendo mayor complejidad por procesos de expansión y plegado.

El encéfalo se forma a partir del tubo neural, del que se desarrollan tres vesículas cerebrales primarias: prosencéfalo (anterior), mesencéfalo (medio) y romboencéfalo (posterior). Posteriormente el prosencéfalo y el romboencéfalo se dividen de nuevo y forman cinco vesículas secundarias o definitivas. Las tres par-

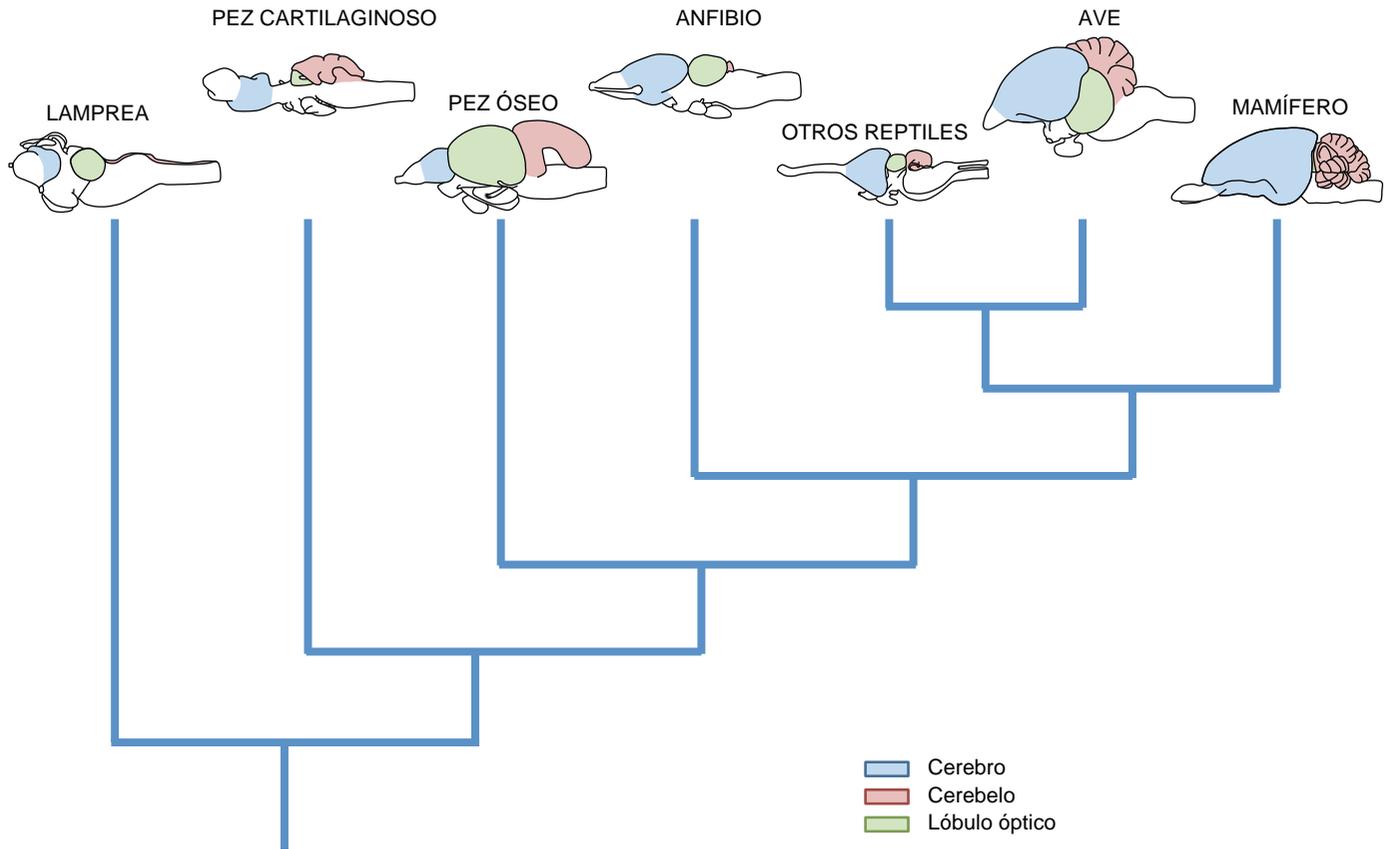


Figura 7.6. Esquema de la evolución del encéfalo en los distintos vertebrados. En términos evolutivos, se tiende a una encefalización que supone el aumento de tamaño y la compartimentalización de las funciones. De este modo, en los grupos de vertebrados más derivados (los mamíferos y las aves), se ha adquirido una mayor capacidad de respuesta y una mayor capacidad de almacenar información.

tes primitivas pueden distinguirse en el estadio embrionario de todos los vertebrados terrestres y en los peces (Figura 7.7).

La complejidad del encéfalo viene dada por el mayor o menor desarrollo de cada una de las vesículas, que depende a su vez, de la historia evolutiva de cada linaje y de las adaptaciones al medio en el que viven.

Desde una posición posterior a la más anterior se encuentran:

Romboencéfalo

Corresponde con la región posterior del encéfalo y a partir de él se generan en el embrión dos regiones:

- **El metencéfalo:** del que surgirá el **cerebelo** y el **punto de Varolio** en adultos. El primero se encarga de la coordinación involuntaria del equilibrio y la posición. Se encuentra menos desarrollado en anfibios y reptiles y alcanza su máximo

desarrollo en aves y mamíferos. Los primates, y en especial el ser humano, poseen el cerebelo más desarrollado dentro de los metazoos, lo que les permite coordinar no solo los movimientos involuntarios y del equilibrio, sino también los aprendidos (andar, nadar, etc) y voluntarios. En cuanto al puente de Varolio, se trata de un conjunto de fibras nerviosas empaquetadas que van a transportar los impulsos de un lado a otro del cerebelo y también entre el encéfalo y la médula.

- **El mielencéfalo:** del que se desarrolla en adultos el **bulbo raquídeo**, encargado de controlar las actividades vitales de las vísceras (ritmo cardíaco, ritmo respiratorio, deglución, vasoconstricción, etc.).

Mesencéfalo

Es la región integradora más importante de los vertebrados primitivos (peces y anfibios). A partir de esta

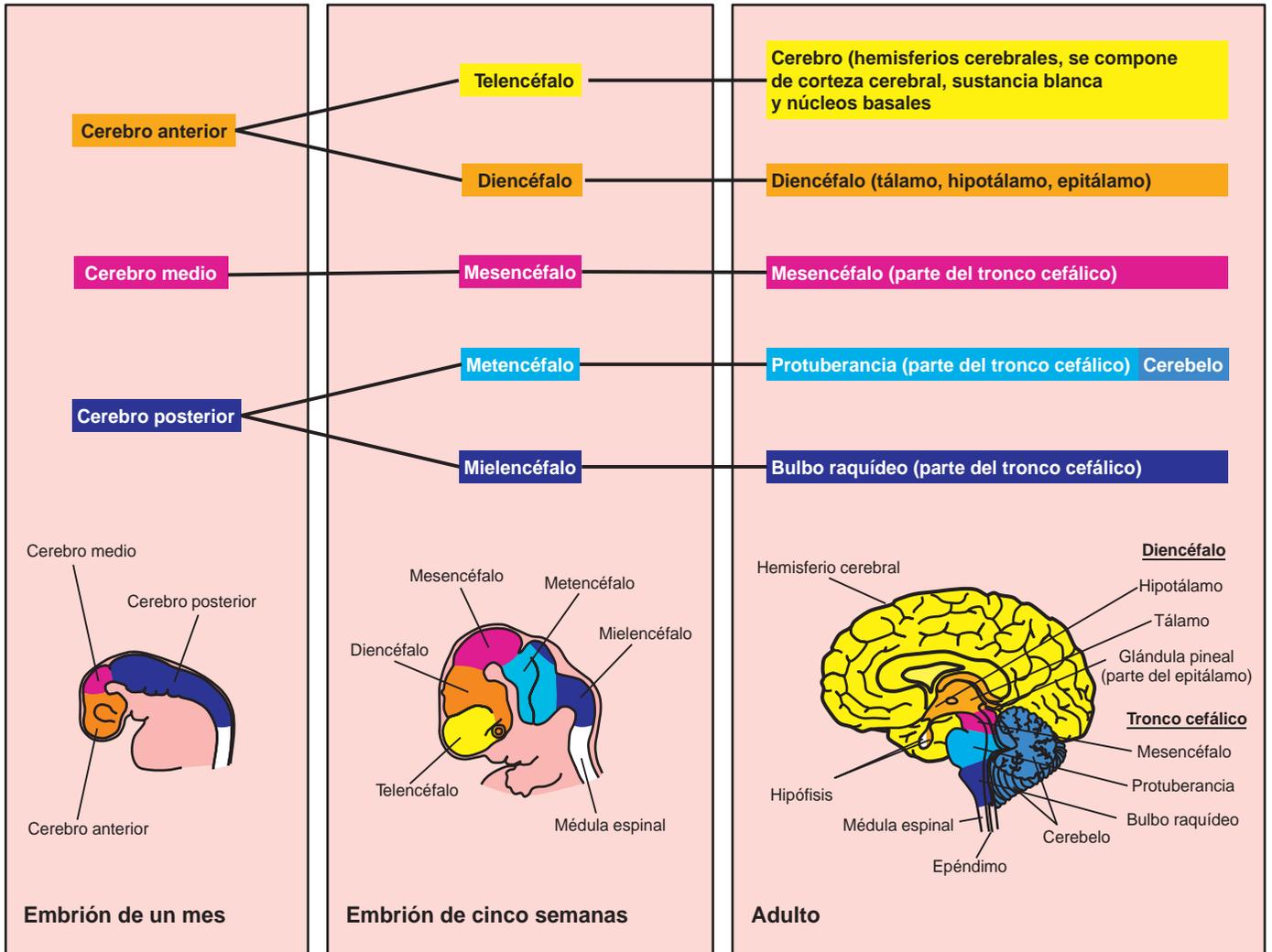


Figura 7.7. Esquema del desarrollo del encéfalo en un embrión de vertebrado tipo.

región se generan los lóbulos ópticos o *tectum*, encargados de la integración de la información visual con otras percepciones sensoriales, entre ellas las auditivas. Esta región ha sufrido pocos cambios a nivel evolutivo, si bien es más grande en vertebrados primitivos donde controla comportamientos más complejos, al contrario que en reptiles, aves y mamíferos, donde su función se restringe a la estrictamente visual y su tamaño disminuye.

Prosencéfalo

Alcanza un mayor desarrollo en vertebrados derivados, especialmente en mamíferos, donde se concentran actividades de mucha importancia. Durante el desarrollo embrionario se divide en dos partes: **telencéfalo** y **diencéfalo**.

- El telencéfalo es la parte a partir de la cual se formará el cerebro en individuos adultos. Contiene un par de lóbulos olfativos (paleocórtex) que se van reduciendo a lo largo del proceso evolutivo. Esta zona recibe también el nombre de **rinencéfalo** o sistema límbico. Detrás se encuentra el cerebro (neocórtex) de aparición más reciente en términos evolutivos, que desempeña funciones antes realizadas en el mesencéfalo. En esta región existen pequeñas zonas con función motora y sensorial, intercaladas con grandes zonas de asociación, que se relacionan con la inteligencia, memoria y otras funciones integradoras. En las aves y mamíferos alcanza el máximo grado de complejidad estructural y funcional, se ensancha y se divide en dos lóbulos laterales o

hemisferios cerebrales, que cubren el resto de las regiones del encéfalo y que alcanzan en la especie humana su máximo desarrollo con la aparición de circunvoluciones y cisuras cerebrales. Ambos hemisferios se unen a través del **cuerpo calloso**, un conjunto de fibras que hace la función de conexión nerviosa, para coordinar ambas regiones.

- Del diencefalo surgirán el **tálamo** y el **hipotálamo**. El primero es el principal centro de análisis y transmisión sensorial de todo el encéfalo. La información que llega, se transmite a los lóbulos frontales del cerebro para ser procesada. El hipotálamo regula funciones internas del cuerpo, y mantiene la homeostasis, es decir las condiciones internas del organismo como temperatura, equilibrio de agua y sales, el hambre, la sed, etc. Del hipotálamo parte el tallo hipofisario, que conecta con la hipófisis. Esta glándula está regulada por células neurosecretoras del hipotálamo.

La médula espinal

Es la parte menos especializada del SNC de los vertebrados. Se extiende hacia atrás desde el cerebro hasta la segunda vértebra lumbar. Presenta una cavidad muy estrecha (epéndimo), continuación de los ventrículos existentes en el encéfalo. Los cuerpos neuronales se agrupan en el interior (sustancia gris) formando una estructura en alas de mariposa, mientras que los axones que conforman la sustancia blanca se sitúan alrededor de la anterior formando haces longitudinales que conducen la información sensorial hacia el encéfalo (haces ascendentes) y la respuesta motora desde el encéfalo hasta los músculos y glándulas efectoras (haces descendentes).

Las alas de mariposa de la sustancia gris se denominan astas y pueden ser:

- **Ventrales:** por donde salen las fibras motoras.
- **Dorsales:** por donde entran las fibras sensitivas que proceden de los receptores sensoriales.

La médula espinal cumple las siguientes funciones:

- Transmite los impulsos tanto a los centros nerviosos superiores como desde ellos (función conductora debido a la sustancia blanca).

- Controla las actividades involuntarias que no precisan de las órdenes de los centros superiores (debido a la sustancia gris).

Sistema Nervioso Periférico (SNP)

A partir del SNC se origina el sistema periférico encargado de conectar todos los receptores y efectores del organismo con los centros nerviosos. El SNP lo constituye todo el tejido neuronal que no puede ser incluido dentro del sistema nervioso central. A nivel funcional está compuesto por una región aferente que lleva la información desde los receptores hasta el SNC, y otra eferente, que conduce las respuestas elaboradas desde el SNC a los efectores (**Figura 7.8**). En esta última región se distinguen dos componentes:

- **El sistema nervioso somático:** inerva al músculo esquelético, de control voluntario.
- **El sistema nervioso autónomo:** inerva al músculo liso, al músculo cardiaco y a las glándulas que forman el sistema endocrino.

Sistema Nervioso Somático (nervios craneales y raquídeos)

Inerva al músculo esquelético, de control voluntario. Lo forman doce pares de **nervios craneales** que

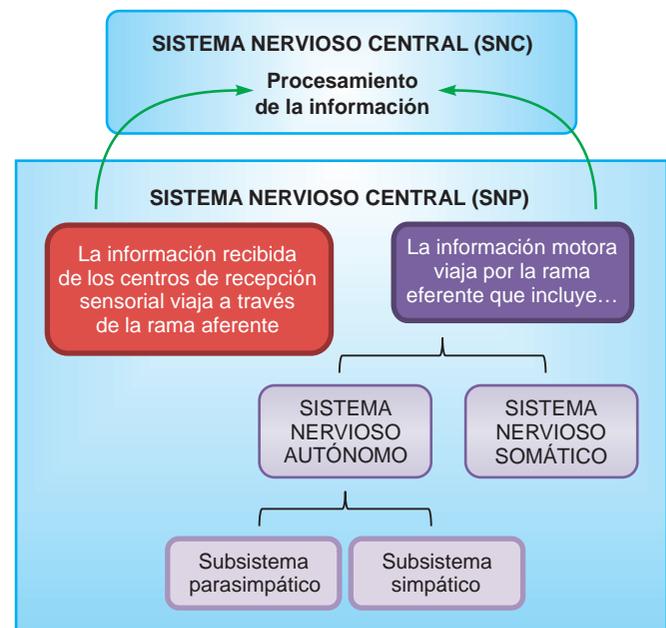


Figura 7.8. Las funciones del Sistema Nervioso Periférico (SNP) forman una jerarquía.

parten del encéfalo en reptiles, aves y mamíferos, y diez en el resto de vertebrados (peces y anfibios). Salen y entran al encéfalo, algunos son sensitivos, otros solo motores y otros mixtos. Inervan la cabeza, la parte superior del tronco y algunos órganos internos (Tabla 7.2). Los **nervios raquídeos** o espinales salen de la médula por los espacios intervertebrales y todos son mixtos. Intervienen en la creación de actos reflejos.

Tabla 7.2. Pares de nervios craneales de reptiles, aves y mamíferos

Par	Nombre	Tipo de nervio	Función
I	Olfatorio	Sensitivo	Olfativa
II	Óptico	Sensitivo	Visión
III	Motor ocular común	Motor	Movimiento del ojo
IV	Patético	Motor	Movimiento del ojo
V	Trigémino	Mixto	Masticación
VI	Motor ocular exterior	Motor	Movimiento del ojo
VII	Facial	Mixto	Expresión facial, gusto
VIII	Estatoacústico	Sensitivo	Equilibrio y audición
IX	Glossofaríngeo	Mixto	Deglución, gusto y sed
X	Vago	Mixto	Sensitiva y control visceral
XI	Espinal	Motor	Movimiento de la cabeza
XII	Hipogloso	Motor	Habla

Sistema Nervioso Autónomo (SNA)

También se denomina sistema nervioso visceral ya que regula las actividades que se realizan de forma totalmente involuntaria, por lo que el cerebro no tiene dominio sobre él. Es el caso, por ejemplo, de la secreción de una glándula o el ritmo cardiaco, cuyo control no es voluntario.

El SNA está compuesto por un conjunto de fibras motoras que salen del SNC y, antes de llegar a los

efectores, conectan con otras neuronas que se localizan en unos ganglios. Se distinguen así fibras preganglionares (presinápticas) y postganglionares (van desde la sinapsis hasta los órganos efectores). Aunque en el SNA solo se incluyen las fibras motoras, en el control de los procesos involuntarios están involucrados algunos centros nerviosos del SNC, como son el hipotálamo, el bulbo raquídeo y la médula espinal. Estos centros son los que reciben la información desde los órganos receptores, a través de las fibras sensitivas, y la envían por las fibras motoras hasta los efectores (glándulas, músculo cardiaco, musculatura lisa, etc.).

Desde un punto de vista funcional, el SNA se divide en dos subsistemas:

- **Subsistema simpático:** sus fibras salen de la región torácica y lumbar. Los ganglios se sitúan entre la fibra preganglionar (que es corta) y postganglionar (que es larga), cerca de la médula, formando una **cadena ganglionar** o tronco simpático.
- **Subsistema parasimpático:** se denomina también sistema cráneo-sacro porque las fibras que lo componen salen de esa zona. En este caso los ganglios se sitúan cerca de los efectores, dispersos, por lo que las fibras preganglionares son largas y las postganglionares son cortas.

La mayoría de los órganos internos se encuentran inervados por ambos sistemas, simpático y parasimpático, que suelen actuar de manera antagónica. Los dos sistemas envían continuamente información a las vísceras, de modo que la actividad de un órgano dependerá finalmente del ritmo de descargas que reciba de cada sistema. De esta forma el SNA tiende a mantener la homeostasis, es decir, a mantener constantes las condiciones del medio, incluso en situaciones que supongan estrés para el organismo.

En general el sistema simpático actúa en situaciones que requieren respuesta urgente, en estados de lucha, estrés, huida, etc, por lo que prepara al organismo aumentando la presión sanguínea, los latidos y requiere un gasto elevado de energía. En contraposición, el sistema parasimpático se relaciona con estados de reposo (disminución de la presión sanguínea, del ritmo cardiaco, etc.), permitiendo realizar procesos de acumulación de energía (**Figura 7.9**).

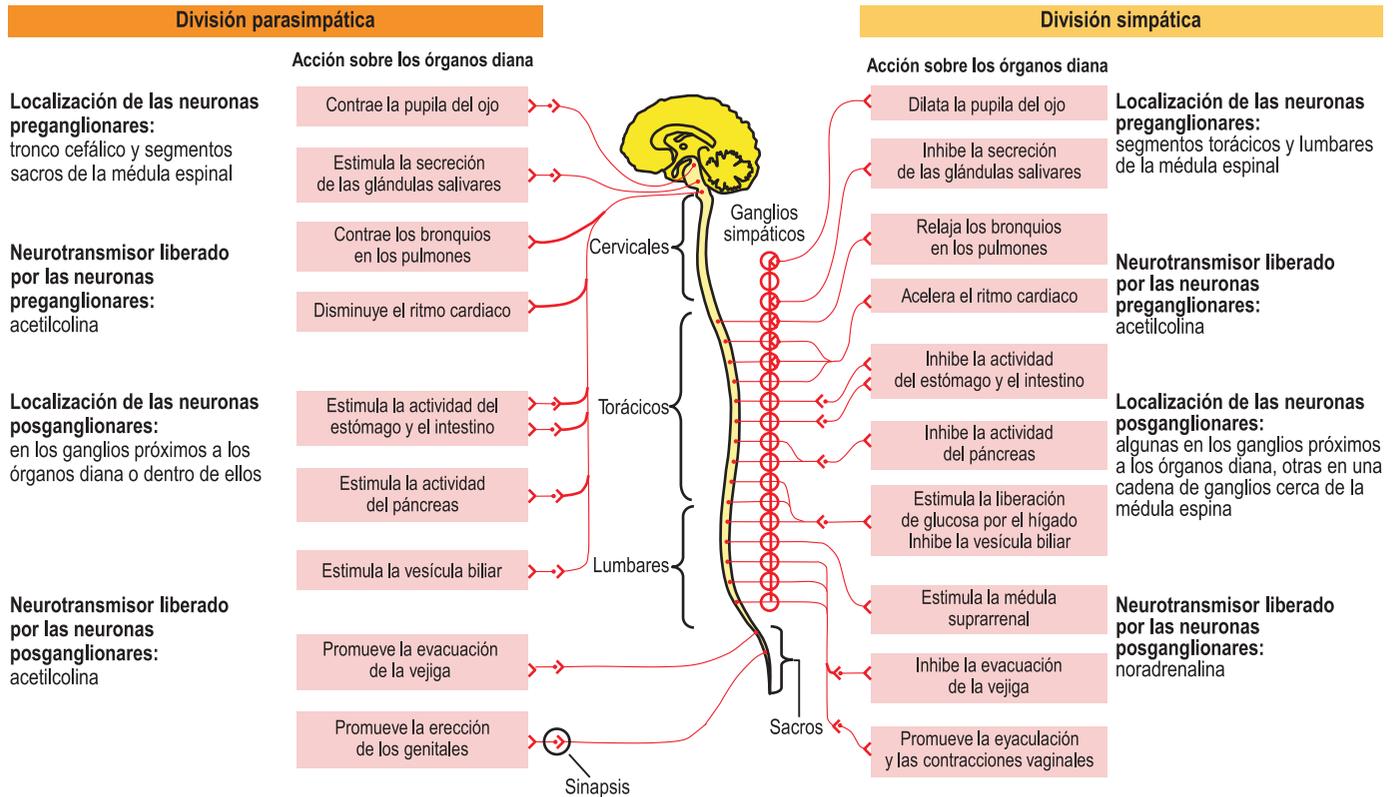


Figura 7.9. El SNA controla los procesos internos. Dentro de este, los subsistemas simpático y parasimpático suelen actuar de forma antagónica sobre los órganos internos que inervan.

Cuestiones de repaso

1. El sistema nervioso está formado por varios tipos celulares. Indicar cuáles son y las funciones que desempeñan.
2. Explicar cómo se produce el impulso nervioso indicando cómo se genera y cómo se realiza su propagación.
3. ¿Qué es la sinapsis? Realizar un dibujo indicando los distintos elementos que participan y el mecanismo de transmisión.
4. En mamíferos el sistema nervioso se divide en sistema nervioso central y sistema nervioso periférico, ¿qué papel tiene cada uno dentro del organismo?
5. El SNC y el SNP están en comunicación para poder llevar a cabo su función. ¿Cómo se produce esta comunicación entre ellos?

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. Los canales iónicos dependientes de voltaje:
 - a) dependen de una descarga eléctrica para activarse
 - b) dependen de un potencial de membrana específico para activarse
 - c) se activan solo en presencia de neurotransmisores
 - d) permiten la unión de los neurotransmisores
2. La principal bomba de las membranas neuronales es:

- a) la bomba sodio-potasio
 - b) la bomba sodio-calcio
 - c) la bomba calcio-cloruro
 - d) la bomba calcio-potasio
3. El potencial de membrana se puede definir como:
- a) el potencial que tiene la membrana en su interior
 - b) la diferencia de voltaje a través de la membrana plasmática
 - c) la capacidad de captar agua desde el exterior por parte de la célula
 - d) la capacidad de la membrana de transportar neurotransmisores
4. El potencial de reposo se define como:
- a) la diferencia de potencial que existe a través de la membrana de células excitables en el periodo entre potenciales de acción
 - b) una disminución de la negatividad del potencial de membrana
 - c) un aumento de la negatividad del potencial eléctrico de la neurona, producido por la entrada de iones de Cl^- en su interior
 - d) la energía potencial que posee la membrana plasmática
5. Los espacios que deja la envuelta de mielina se denominan:
- a) nodos de Schwann
 - b) nodos de axón
 - c) nodos de Ranvier
 - d) nodos de Bowan
6. El sentido más común del paso de la corriente eléctrica en las neuronas es:
- a) neurona presináptica a neurona postsináptica
 - b) neurona postsináptica a neurona presináptica
 - c) neurona postsináptica a axón
 - d) neurona presináptica a axón
7. El mantenimiento del potencial de reposo es posible gracias a que:
- a) existe un sistema de transporte pasivo que expulsa el exceso de iones sodio del interior de la célula y permite la entrada de iones potasio
 - b) la concentración de iones potasio es igual a ambos lados de la membrana
 - c) existe un sistema de transporte activo que intercambia iones potasio del exterior por iones sodio del interior de la célula
 - d) existe un sistema de transporte activo que intercambia iones sodio del exterior por iones potasio del interior de la célula
8. Una de las siguientes sustancias no es un neurotransmisor:
- a) neuroglobina
 - b) dopamina
 - c) norepinefrina
 - d) acetilcolina
9. Las células de Schwann:
- a) contribuyen a la barrera hematoencefálica que protege al encéfalo de las sustancias tóxicas
 - b) tienen una función de protección fagocitando los elementos extraños que llegan al SNC
 - c) en el SNP envuelven los axones de las neuronas
 - d) en el SNC envuelven los axones de las neuronas
10. En la generación del impulso nervioso tiene especial importancia:
- a) la existencia de una diferencia de potencial eléctrico entre ambos lados de la membrana celular
 - b) la existencia de una diferencia de proteínas entre ambos lados de la membrana celular
 - c) la existencia de una diferencia de pH entre ambos lados de la membrana celular
 - d) la existencia de una diferencia de potencial hídrico entre ambos lados de la membrana celular
11. Los potenciales de acción se generan por:
- a) cambios lentos en los canales iónicos
 - b) una descarga eléctrica en el soma neuronal
 - c) cambios rápidos en los canales iónicos
 - d) un cambio en la permeabilidad de la membrana plasmática
12. En el potencial de acción, la repolarización que se produce se debe a:
- a) la apertura de canales de sodio
 - b) la apertura de canales de cloruro
 - c) el cierre de canales de potasio
 - d) el cierre de canales de sodio

13. El funcionamiento de las divisiones simpática y parasimpática del sistema nervioso autónomo:
- actúan de manera antagónica
 - actúan de manera sinérgica
 - actúan de manera aditiva
 - actúan de manera secuencial
14. El encéfalo se encuentra dividido en:
- médula espinal, mesencéfalo y prosencéfalo
 - diencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo
 - telencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo
 - rombencéfalo, mesencéfalo y prosencéfalo
15. La sustancia blanca de la médula espinal es rica en:
- los terminales axónicos
 - las dendritas
 - axones neuronales
 - somas neuronales
16. El control de los órganos se produce en su mayoría por el:
- sistema nervioso autónomo
 - sistema nervioso preganglionar
 - sistema nervioso somático
 - sistema nervioso paraganglionar
17. El sistema simpático:
- ralentiza la frecuencia cardíaca
 - acelera la fisiología digestiva
 - aumenta la tensión arterial
 - utiliza acetilcolina en sus sinapsis
18. El tálamo y el hipotálamo constituyen:
- el encéfalo
 - el telencéfalo
 - el mesencéfalo
 - el diéncéfalo
19. El sistema nervioso central de mamíferos se desarrolla a partir de:
- el tubo neural embrionario
 - el arco cigomático embrionario
 - el sistema límbico embrionario
 - el núcleo nervioso embrionario
20. El cerebro forma el:
- mesencéfalo
 - diencéfalo
 - rombencéfalo
 - telencéfalo

Bibliografía utilizada

- Brusca, R. C.; Brusca, G. J. *Invertebrados* (2.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Curtis, H.; Barnes, S.; Schnek, A.; Masarini, A. *Biología* (7.ª Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2008.
- Freeman, S. *Biología* (3.ª Ed.). Pearson-Addison Wesley. 2009.
- Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A.; l'Anson, H.; Eisenhour, D. *Principios integrales de zoología* (13.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill. 2006.
- Kardong, K. V. *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución* (2.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Mader, S. S. *Biología* (9.ª Ed.). Mc Graw Hill. 2008.
- Muñoz, A.; Perez, J.; da Silva, E. *Manual de zoología*. Colección manuales UEX-65. Universidad de Extremadura. 2009.
- Randall, D.; Burggren, W.; French, K. *Eckert: Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones* (4.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana. 1998.
- Rupert, E.; Barnes, D. *Zoología de los invertebrados* (6.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Sadava, D.; Heller, H. C.; Orians, G. H.; Purves, W. H.; Hillis, D. M. *Vida. La Ciencia de la Biología* (8.ª Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2009.

CAPÍTULO 8

ÓRGANOS SENSORIALES Y SISTEMAS MUSCULARES

RESUMEN

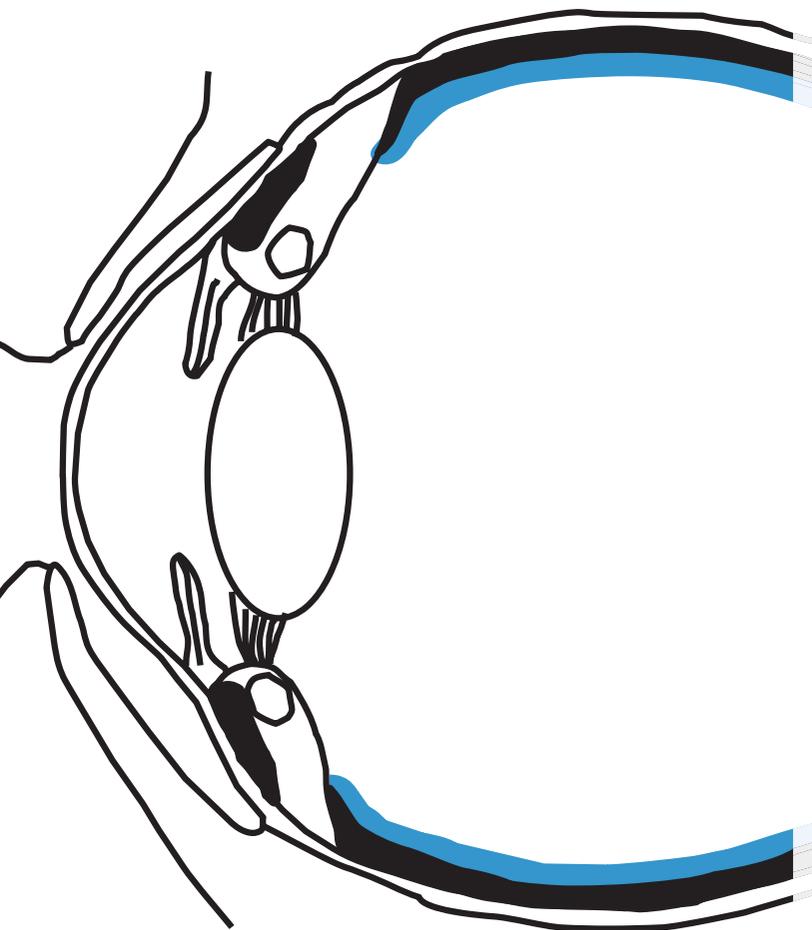
El sistema sensorial permite a los animales conocer el medio que les rodea. Por medio de la percepción sensorial reciben información sobre la presencia de predadores, presas, sobre la climatología y gran cantidad de parámetros como temperatura, presión, etc. Los sistemas sensoriales son el primer paso en la elaboración de una respuesta que permite a los animales responder a los estímulos que recibe. Esta información externa es captada por células especializadas en la percepción de un grupo determinado de estímulos (mecanorreceptores, quimiorreceptores, fotorreceptores) y transfieren esta información al sistema nervioso, ya como estímulo eléctrico. En el sistema nervioso se integran todos los estímulos recibidos y se elabora la respuesta necesaria que será recibida por los órganos efectores (músculos y glándulas). Por ello, el sistema sensorial y la musculatura se relacionan de manera muy directa. El primero constituye la maquinaria que permite la recepción sensorial y el segundo, la maquinaria que permite a los metazoos no solo el movimiento más general (andar, saltar, correr, volar, etc) sino también gran cantidad de gestos relacionadas con el estado de ánimo y el comportamiento.

Objetivos de estudio:

- Entender la base física de la percepción sensorial y de la contracción muscular.
- Conocer los tipos de estímulos, de células sensoriales y de tejidos musculares.
- Conocer la complejidad de los sistemas sensoriales desde un punto de vista estructural, en invertebrados y vertebrados.
- Entender cómo distintas morfologías y estructuras han contribuido a la adaptación de grupos de animales a diferentes ambientes y hábitos.
- Conocer algunas adaptaciones importantes desde un punto de vista evolutivo.

Índice de contenidos

- 8.1. Introducción
- 8.2. Receptores sensoriales
- 8.3. La respuesta motora
- 8.4. El músculo en invertebrados y vertebrados
- 8.5. Adaptaciones musculares en vertebrados



8.1. Introducción

Los seres vivos se encuentran sometidos de manera permanente a perturbaciones en el medio. Para captar todos estos estímulos (químicos, eléctricos, mecánicos) disponen de células especiales denominadas **receptores sensoriales**. Estos no trabajan solos, sino que se encuentran rodeados de otros grupos celulares que les confieren protección y amplifican el estímulo, formando lo que se conoce como **órganos de los sentidos**. Los órganos de los sentidos funcionan como traductores biológicos, y son capaces de transformar la energía lumínica, eléctrica, etc, de los estímulos externos, en impulsos nerviosos, que viajarán hasta los centros de recepción nerviosa (encéfalo en los vertebrados), donde se integrarán las respuestas necesarias. Estas llegarán también en forma de impulsos eléctricos hasta los centros efectores, glándulas y músculos, que las llevarán a cabo a modo de cambios fisiológicos o de movimiento y locomoción.

El movimiento es una de las características principales que diferencian a los animales de las plantas. Algunos animales son sésiles y mantienen la misma posición durante largos periodos de tiempo, pero son capaces de producir cambios en su forma corporal (movimientos) e incluso cambiar de lugar de manera ocasional (locomoción). Entre los metazoos, ambos procesos están muy extendidos, a excepción de algunos parazoos y tunicados. Para realizar tales acciones, los animales disponen de estructuras cinéticas, que pueden llegar a ocupar un gran volumen, entre un tercio y la mitad de la masa corporal total en el caso de vertebrados.

8.2. Receptores sensoriales

La clasificación de los receptores puede realizarse atendiendo a dos tipos de criterios, la localización y el tipo de estímulo al que son sensibles. Según su localización y desde un punto de vista funcional, existen los **externorreceptores**, que se encuentran en la superficie externa del cuerpo, los **internorreceptores** que captan estímulos que proceden de órganos internos y los **propiorreceptores**, que se localizan en la musculatura, tendones y articulaciones, y son sensibles a cambios tensionales (informan al cuerpo de su posición en cada momento). Los receptores sensoria-

les más familiares son los externorreceptores encargados de recopilar información del ambiente externo. Algunos son pequeños y de estructura relativamente simple, como terminaciones nerviosas sensibles al dolor y a la temperatura. Pero la gran mayoría son algo más complejos con terminaciones nerviosas asociadas a folículos con pelos, o algunos mecanorreceptores que están formados por terminaciones nerviosas asociadas a varias capas de tejido conectivo, como los corpúsculos de Meissner o las células de Merkel, ambos relacionados con el tacto.

Los internorreceptores incluyen a los mecanorreceptores sensibles a la presión sanguínea y a los quimiorreceptores de las arterias carótidas, sensibles a las concentraciones de O_2 , CO_2 y H^+ ; también lo son los sensores de temperatura situados en el hipotálamo. Habitualmente no somos conscientes de las señales que reciben estos receptores. Sin embargo, si esos estímulos sobrepasan una intensidad umbral, en ocasiones resultan en sensaciones de dolor, hambre, sed, náuseas, etc.

Según la naturaleza del estímulo, existen **quimio**, **mecano**, **foto** y **termorreceptores**, que están capacitados para responder a la presencia de sustancias químicas, al tacto, a señales acústicas, a la luz, a cambios en la temperatura, etc, respectivamente. Los receptores sensoriales son, por tanto, muchos y diversos, al igual que lo son la naturaleza de las señales que reciben los animales del medio externo e interno.

Quimiorrecepción: el gusto y el olfato

La capacidad de captar distintas sustancias químicas del entorno es muy primitiva y se encuentra muy extendida entre los organismos vivos. Por ejemplo, los protozoos poseen receptores químicos de contacto, que usan para obtener cierta información del medio que les rodea, como presencia de alimento, oxigenación del agua, presencia de tóxicos así como la distancia a la que se encuentran de dichos estímulos (quimiotaxis).

Sin embargo, la aparición de los metazoos trae consigo ciertas mejoras en la quimiorrecepción, como son los receptores químicos de distancia, que han adquirido un alto grado de complejidad en algunos grupos animales. Este tipo de quimiorrecepción constituye el sentido del olfato.

Si bien la pérdida del gusto y el olfato en la especie humana no supone grandes impedimentos para el desarrollo de nuestras actividades sociales, para muchos animales el sentido del olfato es su ventana hacia

el mundo, ya que juega un papel fundamental en algunos comportamientos como las respuestas de alarma, el cortejo o la búsqueda de alimento.

Existen algunas sustancias de origen hormonal que intervienen en cambios de comportamiento o de tipo fisiológico. Son las **feromonas**, presentes en algunos invertebrados y vertebrados. Su importancia radica en que constituyen un lenguaje químico, dirigido a y descifrable solo por un grupo de individuos determinado, de la misma especie. Por ejemplo, es el mecanismo responsable del comportamiento social de algunos insectos (himenópteros como abejas y hormigas) y del comportamiento sexual y de cortejo de muchos mamíferos.

Respecto al sentido del gusto, también depende de receptores químicos, que comparten bastante semejanza con los del olfato. Sin embargo, su sensibilidad es mucho menor, y también lo es la región del centro cefálico involucrada en su procesamiento (diferente de la región que procesa los estímulos olfativos).

Este tipo de receptores del gusto aparecen en metazoos primitivos como artrópodos insectos. Se localizan en distintas zonas del cuerpo como en las patas (segmentos terminales), en la zona bucal y algunos, como los pelos gustativos, se distribuyen a lo largo del tegumento del insecto. Por ejemplo, en los insectos existen 4 clases de receptores en los pelos gustativos, que les permiten detectar sales (2), azúcares (1) y agua (1).

Los vertebrados disponen de órganos de los sentidos mejor localizados y protegidos. En el caso del sentido del gusto, dentro de la cavidad bucal se encuentran grupos de células receptoras que forman los llamados **botones gustativos** o **papilas gustativas**, que contienen los diferentes receptores. Dependiendo de la zona donde se sitúen estos botones en la boca (en la lengua) están especializadas en la discriminación de diferentes sensaciones o sabores, que en el caso de la especie humana son 4: ácido, salado, dulce y amargo (Figura 8.1).

En vertebrados, el sentido del olfato es más complejo que el del gusto, lo que se traduce en un número mayor de receptores capaces de distinguir, en algunos casos, decenas de miles de olores distintos. Además ambos sentidos se hallan en constante interacción, ya que los receptores del olfato se sitúan en una membrana al fondo de la cavidad nasal, denominada **mucosa olfativa** o **epitelio olfativo**.

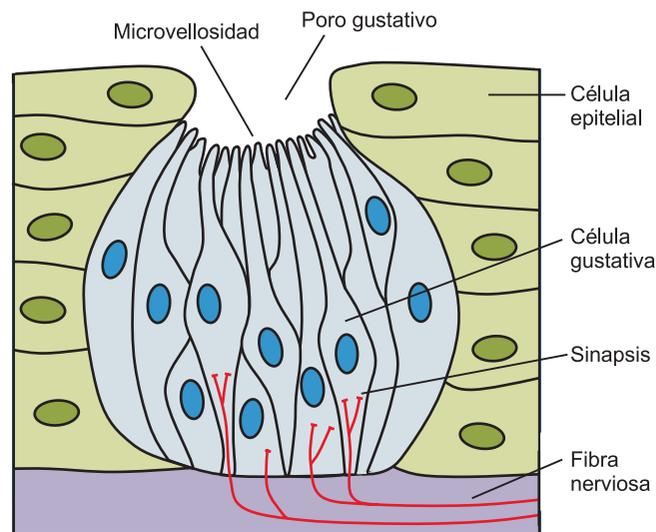


Figura 8.1. Esquema de una papila gustativa de vertebrado.

Mecanorrecepción: equilibrio y audición

Es la capacidad de recibir estímulos relacionados con la presión, el sonido o la gravedad. Esta capacidad está muy extendida en los metazoos, dado que son muchos los cambios cinéticos que se producen alrededor de estos. Por ello han de estar preparados para poder captar estas variaciones a través de sensores especializados sensibles al tacto, presión, sonido y gravedad. Se trata de **mecanorreceptores**, que pueden clasificarse en función del tipo de estímulo que los excita. Así, existen receptores del tacto, que se activan por contacto, georreceptores, capaces de detectar cambios gravitatorios, barorreceptores, cuando es la presión la que los activa y, por último, fonorreceptores, que detectan y recogen las vibraciones que se transmiten en el medio.

El tacto

Los receptores del tacto de invertebrados, especialmente insectos, son diversos, destacando los **pelos táctiles** que detectan contacto y vibraciones. Sin embargo, en vertebrados, los receptores adquieren una mayor complejidad. Es el caso de estructuras como los **corpúsculos de Pacini**, mecanorreceptores de gran tamaño que se encuentran en la piel, formados por una terminación nerviosa protegida por varias capas concéntricas de tejido conjuntivo, que forman una cápsula. Este tipo de corpúsculos (presentes en mamíferos) responden a un estímulo por presión, que pro-

ducen un potencial de recepción. Si este potencial se prolonga en el tiempo y supera un umbral, genera un potencial de acción que se transmite a través de la terminación nerviosa. Dentro de los receptores de tacto se encuentran **terminaciones nerviosas libres** encargadas de la sensación del dolor, vital para que el organismo pueda distinguir situaciones de daño a nivel de tejido.

El equilibrio

Dentro de los georreceptores, cabe citar los **estatocistos**, pequeños sacos tapizados de cilios. Dentro del estatocisto se encuentra una pequeña masa calcárea, el **estatolito**. Cualquier cambio de posición provoca que el estatolito se mueva y toque los cilios, lo que origina un potencial de acción. Este tipo de receptores son muy comunes en invertebrados. Sin embargo hay excepciones, como en insectos dípteros (moscas, mosquitos y formas afines), que poseen un par de alas modificadas a modo de balancines (halterios) en cuya superficie hay centenas de mecanorreceptores que responden a tensiones giroscópicas producidas en la cutícula del animal cuando la estructura se mueve.

La recepción de los cambios gravitatorios en los vertebrados se realiza a través de un órgano especializado en el equilibrio, el **laberinto**. La forma de este órgano se conserva en todos los vertebrados mandibulados, y consta de dos cámaras, el **utrículo** y el **sáculo**, y de **tres canales semicirculares**. Dentro de estos canales se encuentran las células especializadas en detectar cambios de posición del animal a partir del líquido que las rodea (endolinfa interna).

La presión

Los barorreceptores responden a los estímulos de presión. Como ejemplo, destacan los que se encuentran en los vasos sanguíneos de vertebrados cuya función es detectar cambios en la presión circulante, para que puedan activarse los sistemas de regulación correspondientes.

El sonido

El sentido del oído se especializa en la detección de ondas sonoras (vibraciones que se transmiten por el aire). Para ello utiliza los fonorreceptores. Esta capacidad generalmente no está descrita en invertebrados, si bien algunos grupos de artrópodos han desarrollado órganos auditivos, como insectos, arácnidos y

crustáceos. Por ejemplo, los insectos ortópteros (cigarras, saltamontes y langostas) además de algunas polillas (lepidópteros) han adquirido un oído muy simple pero útil, que está formado por un par de cámaras de aire tapadas por una **membrana timpánica** que transmite las vibraciones.

Las células ciliadas de estos órganos auditivos pueden excitarse por diferentes frecuencias. Es interesante destacar la capacidad que tienen algunos invertebrados nocturnos como las polillas, para recibir ultrasonidos y poder así detectar la presencia de predadores que poseen sistemas de **ecolocalización** a partir de ultrasonidos, como los murciélagos. Estas mariposas nocturnas poseen dos tipos de receptores con los que determinan la distancia a la que se encuentra el predador, en base a la intensidad de la sonda ultrasónica que las golpea procedente de este.

A partir del órgano del equilibrio de vertebrados mandibulados (el laberinto), en este grupo de animales se desarrollan los órganos que forman el oído. Además del utrículo, el sáculo y los canales semicirculares, en los peces aparece en la base del sáculo una expansión en forma de lengüeta, la **lagena**. Este órgano evoluciona en vertebrados tetrápodos en el verdadero receptor auditivo, que se enrolla sobre sí mismo y origina la **cóclea** o **caracol**, en aves y mamíferos.

En mamíferos el oído alcanza su máxima complejidad. El proceso de audición comienza con la recepción de la onda sonora que penetra en el oído externo hasta el tímpano. En ese momento la membrana timpánica vibra y transmite la onda sonora a una cadena de huesecillos conectados entre sí, martillo, yunque y estribo, mientras viaja hacia el oído medio. Antes de llegar a la cóclea, la vibración sonora atraviesa otra membrana más pequeña que el tímpano, la **ventana oval**, y es entonces cuando la intensidad de la onda sonora aumenta en casi un centenar de veces. La **cóclea** es el destino final, una cámara llena de líquido que se localiza en el oído interno. La cóclea tiene en su interior tres canales, vestibular, timpánico y coclear. Los dos primeros están llenos de líquido, de modo que cuando la onda sonora llega a la ventana oval desde el estribo, la mueve de adelante hacia atrás, desplazando el líquido entre los dos canales. El movimiento de este líquido activa las células pilosas, ciliadas, existentes en el interior de la cóclea, que conforman el **órgano de Corti**, en las cuales se genera el potencial de acción (Figura 8.2).

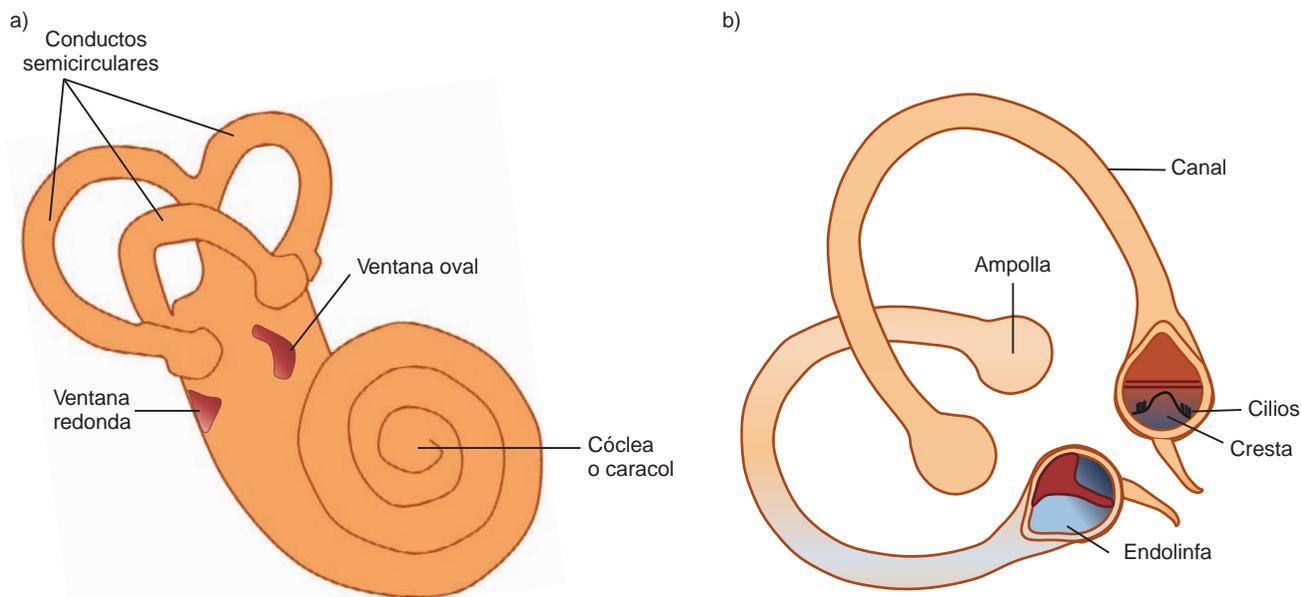


Figura 8.2. Órgano del equilibrio y receptor auditivo de vertebrado: a) esquema del caracol o cóclea y b) esquema de los conductos semicirculares.

Fotorrecepción

Los ojos han aparecido de manera independiente varias veces a lo largo de la evolución. Esto significa que las células embrionarias de organismos muy distantes a nivel filogenético, como un cefalópodo y un ser humano, poseen toda la información genética para formar esta estructura, y muestra hasta qué punto el lenguaje genético de los organismos es muy parecido, y el importante papel que juega la expresión diferencial de los genes en el desarrollo de los organismos desde un punto de vista evolutivo.

Existen gran variedad de receptores capaces de captar estímulos lumínicos, que presentan un mayor o menor grado de complejidad. En la naturaleza podemos encontrar desde células fotosensibles incluidas en la dermis a sistemas de fotorrecepción complejos muy extendidos, como el ojo compuesto de los artrópodos, el ojo de los cefalópodos y el ojo de los vertebrados.

Algunos organismos muy primitivos en términos evolutivos, como algunos protozoos, han desarrollado mecanismos visuales complejos, en base a **manchas oculares** que recuerdan los sistemas de organismos más derivados, ya que también poseen una cámara amplificadora y una superficie receptora.

Algunos invertebrados poseen fotorreceptores mucho más sencillos, los **ocelos**, menos sensibles que otros en el reino animal, pero útiles para poder

orientarse mientras se desplazan. En los artrópodos encontramos un nivel mayor de complejidad, con la presencia de unidades visuales denominadas **omátidos** (Figura 8.3a). Estas unidades (hasta varios miles) se agrupan para formar un **ojo compuesto** (Figura 8.3b,c). Cada uno de estos omátidos por separado tiene muy poco campo visual y hace que la visión de los animales que lo poseen sea de baja calidad en cuanto a resolución, si bien el ojo compuesto es útil para distinguir objetos en movimiento.

Los ojos de los vertebrados y también los de algunos anélidos y moluscos, se denominan ojos en cámara. Este tipo de ojo es muy complejo y contiene un globo ocular formado por tres capas: la esclerótica (la córnea es una modificación de esta capa), coroides y retina. Para componer una imagen, los cefalópodos, anfibios y reptiles desplazan el cristalino, mientras que en los mamíferos se hace deformando el cristalino (Figura 8.4). La posición de los ojos en la cabeza es importante y a medida que se acercan a la parte delantera proporcionan una visión binocular, aumentando el campo de visión, lo que confiere ventajas para la predación.

La retina del ojo de los vertebrados contiene las células fotorreceptoras que capturan la energía lumínica y comienzan el proceso de transducción de la señal. Se trata de los **bastones**, responsables de la visión en blanco y negro, y los **conos**, responsables de la vi-

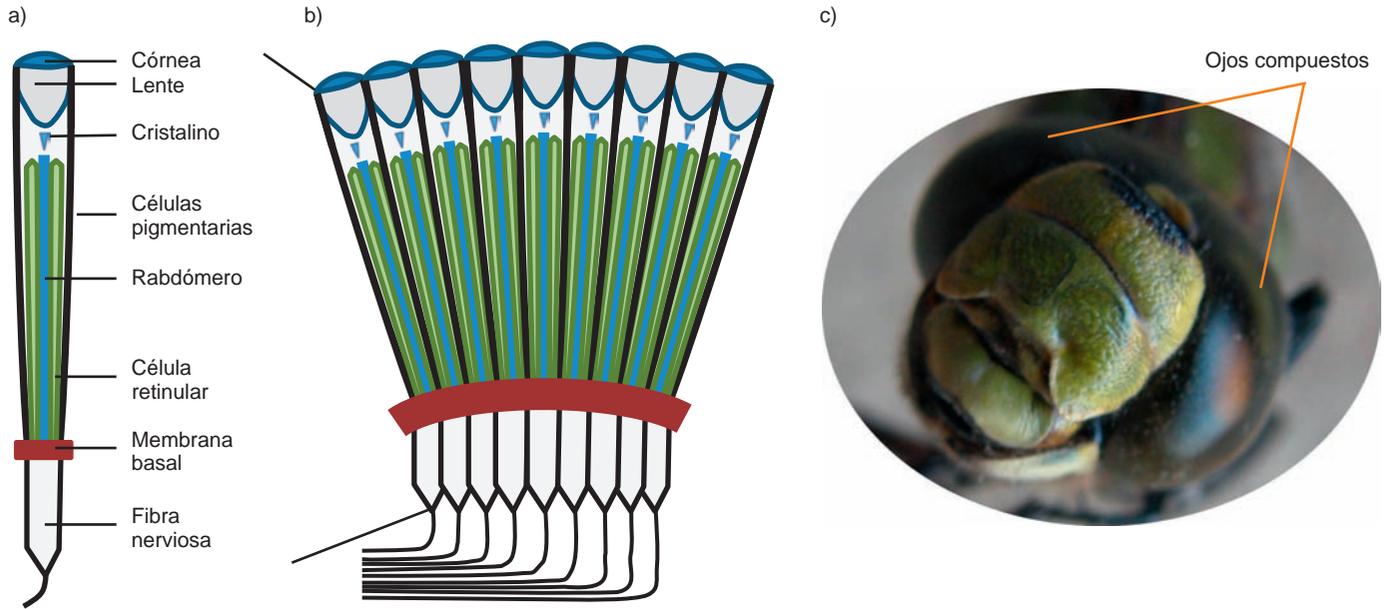


Figura 8.3. Esquema del ojo de los artrópodos: a) el ommatidio constituye la unidad visual, b) miles de ommatidios conforman el ojo compuesto de los artrópodos y c) fotografía de un ojo compuesto en un artrópodo insecto (libélula).

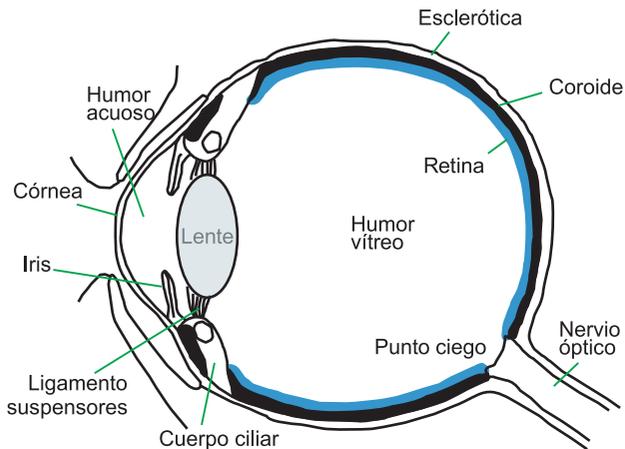


Figura 8.4. Esquema de un ojo de vertebrado. Este tipo de ojo funciona como una cámara y posee una sola lente que enfoca la luz entrante sobre las células receptoras situadas detrás del globo ocular.

sión en color. En concreto, los colores se perciben porque existen tres tipos de conos distintos que absorben la luz en un rango diferente del espectro visible, azul, verde y rojo, respectivamente.

En los invertebrados la visión se produce en blanco y negro. Los animales nocturnos, que incluyen la mayoría de los mamíferos, tienen retinas constituidas casi completamente por bastones y no tienen visión en color. Por el contrario, algunos animales diurnos pueden tener casi exclusivamente conos. Los peces óseos y las

aves tienen una visión en color excepcional, mientras que la mayoría de los mamíferos son ciegos para los colores excepto los primates y algunas otras especies.

8.3. La respuesta motora

Los organismos realizan determinadas actividades como respuesta a la información que reciben del medio a través de los receptores sensoriales y que procesan en el cerebro y para ello dependen del músculo esquelético, que es el efector del sistema nervioso somático. Además, muchos de los cambios del medio interno generan respuestas fisiológicas en las que están implicados el músculo cardíaco y el liso, como efectores del sistema nervioso autónomo.

La mayoría de los animales utiliza músculos para el movimiento y la locomoción. Los tejidos musculares son contráctiles y se componen de cientos o miles de células musculares denominadas **fibras**. Hay que destacar que, a pesar de que las fibras solo pueden contraerse, y no estirarse como respuesta a un impulso nervioso, pueden disponerse de tantas formas diferentes que permiten casi cualquier tipo de movimiento. Por esta razón, en general, los músculos en vertebrados trabajan en oposición y mientras que uno cierra su estructura esquelética, existe otro antagonico que la abre haciendo que el primero se estire.

8.4. El músculo en invertebrados y vertebrados

Los músculos suelen clasificarse según el aspecto de las fibras al microscopio en músculo **liso**, esquelético o **estriado** y **cardiaco**.

Músculo liso

El músculo liso se compone de células (fibras) puntiagudas en sus extremos, con un solo núcleo. Se disponen en bandas que rodean órganos internos como el tubo digestivo, los vasos sanguíneos, tubos excretores, etc. Este tipo de músculo es de contracción lenta y de efecto prolongado, y se encuentra bajo control del sistema nervioso autónomo, por lo que su contracción es involuntaria.

Músculo estriado

Un músculo estriado recibe también el nombre de esquelético porque está anclado a este tipo de estructuras. Consiste en haces de células o **fibras musculares** unidas por tejido conjuntivo. Cada fibra muscular es una sola célula multinucleada y está rodeada de una membrana celular denominada **sarcolema**. Dentro del citoplasma de cada fibra muscular se encuentran varios miles de **miofibrillas**, que son las pequeñas unidades estructurales y funcionales de la fibra muscular. Cada miofibrilla está rodeada de un retículo endoplasmático especializado, el **retículo sarcoplásmico**. Los sacos de este retículo contienen iones Ca^{2+} , que cumplen un papel esencial en la contracción muscular.

Las miofibrillas están compuestas por unidades llamadas **sarcómeros**, cuya repetición le da al músculo el patrón estriado que le caracteriza. Cada sarcómero está formado por dos tipos de filamentos que se disponen paralelos entre sí: filamentos de actina y de miosina.

El sarcómero es la unidad funcional del músculo esquelético y la base del mecanismo de contracción. Cuando se estimula un músculo, los filamentos delgados de actina se deslizan sobre los gruesos de miosina. De este modo, el sarcómero se acorta y toda la miofibrilla se contrae. La contracción de los sarcómeros depende del ATP, ya que la hidrólisis de ATP provocada por la miosina es la que provee la energía para el ciclo.

En la regulación del músculo esquelético están implicados diferentes tipos de moléculas: la actina, la miosina, dos grupos de moléculas orgánicas (troponina y tropomiosina), así como iones calcio.

Músculo cardiaco

Combina características de los dos anteriores y es exclusivo de vertebrados. Es estriado pero se controla de forma autónoma, es decir, involuntaria, como en el caso de la musculatura lisa. Sin embargo, solo se controla el ritmo cardiaco, ya que el músculo cardiaco late por sí mismo aunque se haya perdido la conexión nerviosa con el sistema nervioso autónomo. También comparte con la musculatura lisa la presencia de fibras con un solo núcleo.

Mientras que los vertebrados poseen los tres tipos de musculatura, en los invertebrados solo se encuentran músculos lisos y estriados, aunque existen gran cantidad de variaciones de ambos e incluso de combinaciones entre ellos. Dada la dificultad de tratar todos ellos, y teniendo en cuenta que muchos ni siquiera se conocen, en invertebrados cabe destacar dos tipos de músculos. El primero, controla el cierre de las valvas de moluscos bivalvos y se denomina músculo aductor. Está constituido por dos tipos de fibras, unas estriadas de acción rápida y otras de músculo liso de acción más lenta. La acción de ambas permite a estos animales mantener las valvas cerradas durante largos periodos de tiempo, aunque su mecanismo de acción no se conoce completamente. El segundo tipo muscular está involucrado en el vuelo de los insectos, y se caracteriza por su alta frecuencia de batido, que puede llegar a ser de 1.000 veces por segundo. Este tipo de músculo presenta unas características particulares y no recibe impulsos constantes sino que se estimula de forma periódica.

8.5. Adaptaciones musculares en vertebrados

A nivel embrionario, la musculatura de los vertebrados deriva de los somitos (**miotomas**), que se encuentran repetidos (disposición metamérica). Esta disposición se conserva relativamente sin modificaciones en vertebrados como los cefalocordados, agnatos, (peces

sin mandíbulas), peces y anfibios. Sin embargo en los amniotas (reptiles, aves y mamíferos) la disposición de la musculatura en unidades repetidas denominadas miómeros tiende a desaparecer y esta distribución queda enmascarada o alterada en los adultos.

Los músculos en vertebrados pueden clasificarse en función del tipo de acción que producen, sobre todos los músculos de los miembros. Generalmente forman parejas que actúan de forma antagónica de la siguiente manera:

- Un extensor, abre o estira una articulación y un flexor la cierra o la dobla.
- Un elevador levanta una estructura y un depresor la baja. Es el caso de la mandíbula.
- Un músculo abductor es aquel que eleva un miembro y lo separa del eje medio corporal; un aductor es el que lo aproxima al eje medio.
- Un músculo supinador es el responsable de que una estructura gire hacia arriba o adelante (por ejemplo, la palma de la mano). El antagonista en este caso es un músculo pronador.

- Por último, existen músculos constrictores y esfínteres, que cierran y abren orificios (píloro, ano, etc.).

En los vertebrados más primitivos se encuentran dos tipos de musculatura, atendiendo a una serie de características:

- El primero es la musculatura somática, siempre de tipo estriado, de acción voluntaria y con origen en los miotomas embrionarios. A este grupo pertenecen los músculos del cráneo, tronco, cola, los del globo ocular y los de los miembros y cinturas (escapular y pélvica).
- Por último, el segundo grupo es el de la musculatura visceral, relacionada con el tubo digestivo y los vasos sanguíneos, principalmente. No procede de los miotomas embrionarios sino del mesénquima embrionario. Incluye tanto musculatura lisa e involuntaria (parte posterior del intestino y vasos sanguíneos) como musculatura de tipo estriado, como es la de la cabeza y faringe, de acción voluntaria y más potente, ya que se relaciona con la alimentación y la respiración (musculatura branquial).

Cuestiones de repaso

1. Explicar brevemente el funcionamiento de los quimiorreceptores a distancia.
2. Describir cómo se produce la visión en color. ¿Qué tipo de células están involucradas? ¿Qué animales ven en blanco y negro y cuáles en color?
3. Describir la unidad funcional básica del músculo estriado. ¿Qué tipo de moléculas están involucradas en la contracción de este tipo de musculatura?
4. Comentar las características más relevantes del músculo cardíaco y qué tipo de animales lo poseen.
5. Describir el camino que recorre una vibración sonora desde el exterior hasta que es transformada en impulso nervioso en un mamífero.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. Los receptores sensoriales se clasifican de acuerdo:
 - a) a su tamaño y al tipo de estímulo al que son sensibles
 - b) a su tamaño y a su localización
 - c) a su localización y al tipo de estímulo al que son sensibles
 - d) al número de células que componen el receptor
2. Los mecanorreceptores están capacitados para responder:
 - a) a señales acústicas
 - b) a sustancias químicas presentes en el medio
 - c) a la luz
 - d) al tacto

3. Los quimiorreceptores están capacitados para responder:
 - a) a señales acústicas
 - b) a sustancias químicas presentes en el medio
 - c) a la presión
 - d) al tacto
4. Los termorreceptores están capacitados para responder:
 - a) a señales acústicas
 - b) a cambios en la temperatura
 - c) a la luz
 - d) al tacto
5. Las feromonas son:
 - a) sustancias de origen hormonal presentes solo en invertebrados
 - b) sustancias de origen hormonal presentes solo en vertebrados
 - c) sustancias de origen hormonal presentes en invertebrados y en vertebrados
 - d) sustancias que no guardan relación con las hormonas
6. Como receptores del gusto, los insectos poseen:
 - a) pelos gustativos
 - b) células pilosas
 - c) papilas gustativas
 - d) corpúsculos de Pacini
7. Los corpúsculos de Pacini son:
 - a) mecanorreceptores situados en la piel
 - b) barorreceptores
 - c) órganos del equilibrio
 - d) receptores gustativos
8. Los insectos poseen un oído simple basado en:
 - a) la presencia del laberinto
 - b) de un par de cámaras de aire tapadas por una membrana timpánica
 - c) la presencia de la cóclea
 - d) la presencia de órganos de estridulación
9. En vertebrados mandibulados, el órgano del equilibrio es:
 - a) el laberinto
 - b) la cóclea o caracol
 - c) la ventana oval
 - d) este grupo de metazoos no dispone de órgano del equilibrio
10. En el oído de mamíferos la membrana timpánica vibra y transmite la vibración:
 - a) a la cadena de huesecillos
 - b) directamente al oído interno
 - c) a la cóclea
 - d) al canal vestibular
11. La cóclea es:
 - a) la cámara del oído medio que sirve de paso de las vibraciones sonoras
 - b) una cámara situada en el oído interno que contiene las células que generan el potencial de acción
 - c) una cámara del oído interno que posee dos canales, uno de ellos lleno de líquido
 - d) una membrana ocular del ojo de los vertebrados
12. Los ojos de los cefalópodos:
 - a) son ojos en cámara como los de los vertebrados
 - b) son ojos compuestos
 - c) son fotorreceptores simples denominados ocelos
 - d) son omatidios como los de los insectos
13. En la producción de una imagen en la especie humana están involucrados:
 - a) solo los bastones
 - b) los bastones y tres tipos de conos que absorben la luz en rangos diferentes del espectro visible
 - c) un tipo de conos y tres tipos de bastones
 - d) solo los conos
14. El músculo liso en vertebrados se encuentra bajo el control del:
 - a) SNC, por lo que su control es voluntario
 - b) SNC, por lo que su control es involuntario
 - c) SNA, por lo que su control es voluntario
 - d) SNA, por lo que su control es involuntario
15. Los iones directamente implicados en la contracción muscular son:
 - a) iones Na^+
 - b) iones Ca^{2+}

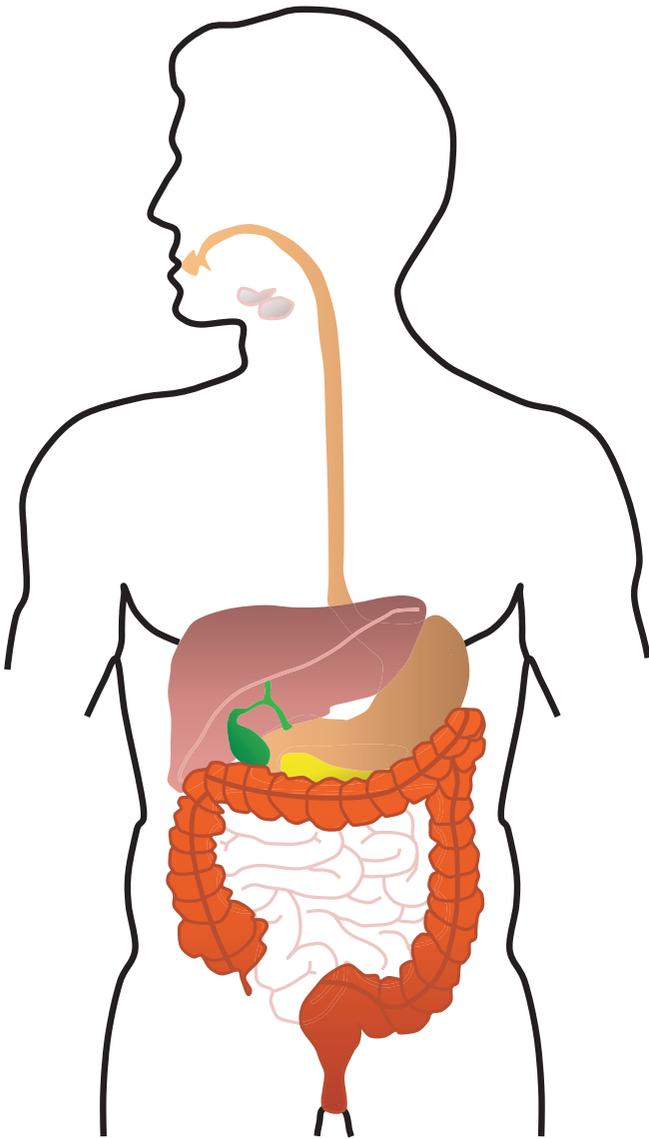
- c) iones K^+
d) iones Ca^{2+}
16. El músculo antagónico de un extensor es:
a) un abductor
b) un flexor
c) un constrictor
d) un pronador
17. Dentro de los moluscos bivalvos, la musculatura que controla el cierre de las valvas es de tipo:
a) aductor
b) supinador
c) esfínter
d) depresor
18. La musculatura más característica de los insectos es aquella involucrada en:
a) el movimiento de las patas
b) el vuelo
c) el movimiento de los apéndices bucales
d) el latido del corazón
19. La contracción de los sarcómeros depende de la hidrólisis del ATP mediada por:
a) la actina
b) la miosina
c) la tropomiosina
d) la troponina
20. La unidad funcional del músculo esquelético es:
a) el sarcómero, constituido principalmente por filamentos de troponina y miosina
b) el estrómero, constituido principalmente por filamentos de actina y miosina
c) el sarcómero, constituido principalmente por filamentos de actina y miosina
d) el sarcómero, constituido principalmente por filamentos de tubulina

Bibliografía utilizada

- Brusca, R. C.; Brusca, G. J. *Invertebrados* (2.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Curtis, H.; Barnes, S.; Schnek, A.; Masarini, A. *Biología* (7.ª Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2008.
- Freeman, S. *Biología* (3.ª Ed.). Pearson-Addison Wesley. 2009.
- Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A.; l'Anson, H.; Eisenhour, D. *Principios integrales de zoología* (13.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill. 2006.
- Kardong, K. V. *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución* (2.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Mader, S. S. *Biología* (9.ª Ed.). Mc Graw Hill. 2008.
- Muñoz, A.; Perez, J.; da Silva, E. *Manual de zoología*. Colección manuales UEX-65. Universidad de Extremadura. 2009.
- Randall, D.; Burggren, W.; French, K. *Eckert: Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones* (4.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana. 1998.
- Rupert, E.; Barnes, D. *Zoología de los invertebrados* (6.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Sadava, D.; Heller, H. C.; Orians, G. H.; Purves, W. H.; Hillis, D. M. *Vida. La Ciencia de la Biología* (8.ª Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2009.

CAPÍTULO 9

LA NUTRICIÓN EN LOS ANIMALES



Índice de contenidos

- 9.1. Introducción
- 9.2. Estrategias alimentarias
- 9.3. La función digestiva
- 9.4. Fisiología de la digestión
- 9.5. Tipos de aparatos digestivos en invertebrados
- 9.6. El aparato digestivo en vertebrados

RESUMEN

Como seres vivos, los animales deben tomar del medio externo las sustancias necesarias para el mantenimiento de sus estructuras y funciones vitales. Estos nutrientes, junto con el conjunto de procesos que tienen lugar para obtenerlos y utilizarlos, se denomina nutrición. A diferencia de las plantas los metazoos son organismos heterótrofos, lo que implica que no pueden sintetizar sus propios nutrientes a partir de moléculas inorgánicas, y deben hacerlo a partir de materia orgánica ya elaborada.

Para poder incorporarlas, los organismos disponen de un sistema digestivo, encargado de transformar el alimento en pequeñas moléculas que serán utilizadas finalmente por las células de estos animales como nutrientes. Cuanto más complejo es el organismo, más difícil es transportar el alimento a las células, por lo que a nivel evolutivo, se ha favorecido la aparición de sistemas circulatorios que han permitido la adaptación de estos a ambientes muy diversos.

Las células también necesitan oxígeno para poder llevar a cabo la respiración celular y otros procesos metabólicos. En los organismos pluricelulares más simples, la difusión es suficiente para hacer llegar los gases hasta las células. Sin embargo, los animales más complejos toman el O_2 del exterior gracias a un aparato respiratorio, que también les permite eliminar el CO_2 . Las sustancias de desecho son expulsadas a través del aparato excretor.

Los animales pluricelulares poseen gran cantidad de células que no están en contacto con el exterior, por lo que han creado a lo largo de la evolución su propio medio interno, que debe mantener unos parámetros químicos y físicos constantes. El mantenimiento de este equilibrio, vital para la supervivencia de las células y los organismos pluricelulares, se denomina homeostasis. El proceso de incorporación de los nutrientes en los metazoos tiene dos procesos claramente diferenciados (en función de la naturaleza de los nutrientes) pero íntimamente relacionados entre sí: la función digestiva y la respiratoria.

Objetivos de estudio:

- Conocer los distintos aparatos digestivos desde un punto de vista anatómico, en invertebrados y vertebrados.
- Entender cómo distintas morfologías y estructuras han contribuido a la adaptación de grupos de animales a diferentes ambientes y hábitos.
- Conocer algunas adaptaciones importantes desde un punto de vista evolutivo.
- Entender el funcionamiento fisiológico básico del sistema digestivo.

9.1. Introducción

Todos los organismos necesitan energía para poder sobrevivir. La supervivencia depende de la capacidad para mantener las estructuras corporales, así como de crecer y mantener las funciones vitales, y para ello es necesario incorporar sustancias complejas y convertirlas en otras más sencillas que puedan llegar finalmente a todas las células que componen un organismo (Figura 9.1).

Dependiendo de la estrategia, existen diferentes tipos de seres vivos. Los **autótrofos** son capaces de sintetizar los nutrientes que necesitan a partir de compuestos inorgánicos. En general la mayoría de los organismos autótrofos la obtienen mediante la fotosíntesis, utilizando la energía del sol (**fotoótrofos**), pero existen otras opciones como los **quimiótrofos**, que obtienen energía a partir de reacciones químicas inorgánicas.

El resto de los animales son **heterótrofos**, lo que implica que son incapaces de sintetizar su propia materia orgánica, y deben obtenerla de forma directa o indirecta de los autótrofos.

Debido a los procesos de evolución y adaptación, los animales han desarrollado diferentes hábitos alimenticios que les han permitido explotar al máximo los recursos en cada caso. Así, los herbívoros se alimentan exclusivamente de plantas, los carnívoros de carne y los más generalistas, los omnívoros o polífaos, obtienen la energía que necesitan de toda clase de materia orgánica.

La nutrición es el proceso por el cual estos organismos incorporan y asimilan los nutrientes necesarios. Este proceso biológico implica, no solo los pa-

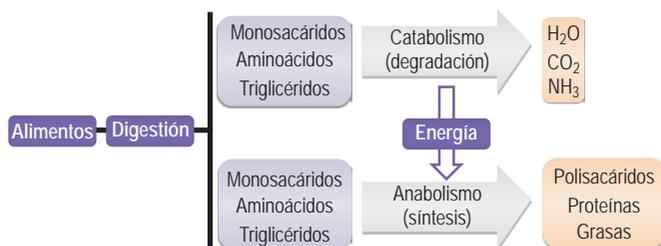


Figura 9.1. La incorporación de sustancias complejas (alimento) y su degradación en otras más sencillas que puedan llegar a todos los tejidos es imprescindible en términos de supervivencia.

sos iniciales, captura e ingestión, y la digestión, sino también los procesos siguientes de absorción y expulsión de las sustancias no aprovechables por el organismo.

9.2. Estrategias alimentarias

Es difícil encontrar animales que habiten en ambientes donde los nutrientes se encuentren en una forma fácil de absorber desde el medio externo.

Si hablamos de alimento líquido, algunos parásitos intestinales o sanguíneos lo hacen, (por ejemplo, la tenia) y absorben las sustancias nutritivas de la sangre directamente a través de la pared corporal. Algo más complejos, los organismos ectoparásitos (por ejemplo, dípteros chupadores o hemípteros) poseen aparatos bucales especializados para rasgar, perforar tejido del hospedador y succionar el alimento líquido (sangre, néctar, etc.).

Frente a la situación más sencilla, la dificultad para obtener los nutrientes se relaciona con la aparición de diferentes y más complejos mecanismos de ingestión. Algunas especies acuáticas cubren sus necesidades absorbiendo pequeñas partículas de materia orgánica en suspensión presentes en el agua. Se trata de organismos **filtradores** que poseen estructuras especializadas en recoger pequeñas partículas y conducir las hasta la boca gracias a la corriente que provocan (cilios, patas, tentáculos, etc). Estos organismos no necesitan desplazarse y suelen ser sésiles o con movilidad escasa. Además no seleccionan el alimento, y lo incorporan continuamente del agua. Con este tipo de alimentación encontramos moluscos bivalvos, algunos hemicordados y procordados, algunos representantes de peces óseos y cartilagosos (por ejemplo, sábalos y algunos tiburones), e incluso mamíferos marinos (ballenas) y algunas aves marinas. En este caso la convergencia evolutiva ha llevado a la aparición de mecanismos similares de alimentación por filtración.

Existen también organismos **detritívoros**, especializados en la absorción de nutrientes de los sedimentos, mezclados con materia inorgánica, como algunos anélidos y moluscos.

Sin embargo, el resto de los organismos son **macrofagos**, e ingieren el alimento en fragmentos más o menos grandes. Su dieta se basa en la captura e ingestión de partes de plantas o animales, gracias a la ad-

quisición de estructuras especializadas a lo largo de la evolución, para engullir (mandíbulas que se dislocan en algunos peces, anfibios y reptiles), triturar (piezas bucales de artrópodos crustáceos e insectos), desgarrar (rádula en moluscos, picos de aves) y masticar (la verdadera masticación solo se da en mamíferos, que poseen verdaderas piezas dentarias para ello).

9.3. La función digestiva

La principal función del aparato digestivo es transformar las partículas complejas en moléculas sencillas utilizables por las células del cuerpo para realizar sus actividades metabólicas vitales. Para ello, los metazoos deben incorporar sustancias carbonadas, glúcidos y lípidos, moléculas nitrogenadas (proteínas), sales minerales, vitaminas y agua.

La función digestiva consta de cuatro procesos bien definidos: captura e ingestión de los alimentos, digestión o transformación de estos en moléculas sencillas, absorción y transporte hacia el medio interno y eliminación de las sustancias de desecho.

- **Captura e ingestión:** el modo en que los metazoos capturan e ingieren el alimento se ha ido diversificando como consecuencia del proceso evolutivo. Esto implica que el tipo de ingestión de un animal está estrechamente relacionado con sus hábitos alimenticios, y también con las estrategias anatómicas que presenta para realizar este proceso.
- **Digestión:** este proceso consiste fundamentalmente en la transformación de la materia orgánica compleja ingerida, por la acción de enzimas hidrolíticas, en moléculas más sencillas que pueden ser absorbidas por las células. Dependiendo de la complejidad anatómica y fisiológica de los diferentes animales para realizar este proceso, pueden diferenciarse la digestión *intracelular*, *extracelular* o *mixta*.
 - La digestión intracelular se da en metazoos más primitivos como los poríferos (esponjas), que carecen de medio interno. En este caso la digestión ocurre dentro de las células, que vierten sus enzimas hidrolíticas de los lisosomas a las vacuolas digestivas. Tras la digestión, los productos de desecho se expulsan al exterior de las células.

- La digestión mixta es típica de algunos metazoos poco complejos, como los celentéreos. Comienza siendo extracelular, pero el proceso termina dentro de las células, con la acción de sus enzimas hidrolíticas.
- Por último, la digestión extracelular aparece en metazoos derivados que tienen el tubo digestivo dividido en diferentes regiones, cada una de las cuales se especializa en la secreción de determinadas enzimas. Esto permite una digestión gradual a lo largo del tubo, y una adaptación de las especies, que poseen las enzimas más adecuadas para su tipo de alimentación.

- **Absorción:** este proceso consiste en la incorporación de los nutrientes obtenidos en la digestión, que pasan del tubo digestivo donde se han formado, al líquido circulante (sangre, hemolinfa), para ser distribuidos a las células del organismo. Tras este proceso, las células utilizarán estas moléculas para sus procesos metabólicos.
- **Eliminación:** es el último paso y consiste en la eliminación de los desechos, sustancias no aprovechables por el organismo, al exterior.

9.4. Fisiología de la digestión

Desde una perspectiva anatómica existen gran variedad de diseños de sistemas digestivos. Sin embargo, desde una perspectiva fisiológica, todos los sistemas digestivos pueden integrarse en una de las tres categorías siguientes, atendiendo a cómo procesan el alimento en el lugar habilitado para la digestión química. Estas tres opciones se resumen en:

- Tubos ciegos o cavidades que reciben el alimento y eliminan los desechos de forma pulsátil. En este caso el alimento se procesa por lotes, de manera que se procesa un lote y se elimina antes de que llegue el siguiente. Es el caso de los celentéreos, gusanos planos y esponjas donde solo existe un orificio de apertura al exterior, una boca por la que se ingiere el alimento, pero también se desecha.
- En linajes más derivados que los gusanos planos aparece una cavidad tubular hueca, el tubo

digestivo, que conecta dos orificios que se abren al exterior del animal, uno de entrada, la boca y otro de salida, el ano. En este caso el procesamiento del alimento se realiza de forma continua, ya que la digestión del bolo alimenticio antiguo se solapa con la ingesta de nuevo alimento.

- En algunos casos el bolo es digerido progresivamente conforme atraviesa el tubo digestivo hacia el ano. La composición del bolo varía dependiendo de la región del tubo digestivo en la que se encuentre. El intestino delgado de muchos vertebrados funciona de esta manera. Muchos animales combinan las modalidades 2 y 3, ya que en el estómago el alimento se digiere químicamente de forma continua y una vez en el intestino delgado, el bolo se termina de procesar de forma progresiva.

En general, los tubos digestivos de animales invertebrados y vertebrados se dividen, tanto desde un punto de vista estructural como funcional, en cuatro regiones principales: (1) tracto cefálico, (2) tracto anterior, (3) tracto medio y (4) tracto posterior. Estas regiones están especializadas respectivamente en: (1) recepción del alimento, (2) conducción, almacenamiento y digestión del material ingerido, (3) digestión y absorción de nutrientes y (4) absorción de agua y defecación.

Tracto cefálico: recepción del alimento

Es la región craneal del tubo digestivo, donde se encuentra la apertura externa para la entrada del alimento. Está formada por órganos y estructuras para la captura y deglución, e incluye las **piezas bucales**, la **cavidad bucal**, la **faringe** y estructuras asociadas como **pico**, **dientes**, **lengua** (solo en cordados) y **glándulas salivales**. A excepción de invertebrados primitivos como celentéreos, poríferos y gusanos planos, el resto de los metazoos tienen glándulas salivales en esta región del tubo digestivo, que ayudan a la digestión mecánica y a menudo química de los alimentos. Su principal secreción, la **saliva**, lubrica para ayudar en el proceso de deglución, debido a la presencia de mucina. Además, puede contener enzimas digestivos, toxinas o incluso agentes anticoagulantes (en los animales picadores y chupadores de sangre como algunos mosquitos, sanguijuelas y murciélagos).

La lengua es una innovación de los cordados, que ayuda en la digestión mecánica y en la deglución del alimento. Algunos animales la utilizan para raspar el alimento y están involucradas en la quimiorrecepción, por la presencia de receptores especializados: las papilas gustativas. Las serpientes, por ejemplo, utilizan su lengua bífida para capturar moléculas del aire y del suelo, la retraen hacia dentro y la restriegan contra el órgano de Jacobson, que es quimiosensible. Este órgano se ha encontrado en otros reptiles y algunos anfibios.

Tracto anterior: conducción, almacenamiento y digestión

En la mayoría de las especies esta región está formada por un esófago, (un tubo que conecta la boca con la región digestiva del tubo) y un estómago.

El esófago

El esófago conduce el alimento desde el tracto cefálico hasta las regiones digestivas del tubo, normalmente el estómago. En los cordados y, excepcionalmente, en algunos invertebrados, el esófago conduce el bolo alimenticio mediante movimientos peristálticos desde la faringe al estómago. En algunos animales, el esófago contiene una superficie de expansión o **buche**, utilizado para almacenar el alimento antes de la digestión. El buche suele aparecer en animales que se alimentan con poca frecuencia, y su presencia permite que puedan almacenar ciertas cantidades de alimento para su digestión posterior. El buche puede ser utilizado también para fermentar o digerir alimentos con otros propósitos distintos a los de la digestión inmediata. Es el caso de las aves, que en época de cría preparan el alimento de esta forma para regurgitarlo a los polluelos.

El estómago

En los vertebrados y en algunos invertebrados la digestión tiene lugar principalmente en el estómago y en el tracto medio. Sirve como región de almacenamiento y en muchas especies se inician además las primeras etapas de la digestión (por ejemplo, en vertebrados se inicia la digestión de las proteínas mediante la secreción de la enzima pepsinógeno).

En el estómago también se favorece una mezcla mecánica del alimento, la saliva y las secreciones gástricas, por medio de contracciones de las paredes

musculares. Los estómagos se clasifican en función del número de cámaras que poseen. Así, un estómago **monogástrico** posee un solo tubo o saco muscular fuerte, y predomina en los vertebrados carnívoros u omnívoros. En algunas ocasiones no hay un solo estómago, sino que existen multitud de invaginaciones denominadas **ciegos gástricos**. Este tipo de estómagos suelen ser típicos de algunos invertebrados como los insectos y en ellos se realiza la digestión y la absorción de nutrientes, quedando el resto del tubo digestivo para asumir las funciones de balance de electrolitos y la defecación.

Existen también estómagos **digástricos multicamerales**, que presentan dos sacos, cada uno de ellos con varias cámaras. Esta variante se da en los mamíferos rumiantes y constituye una adaptación compleja al tipo de alimentación que poseen y a los hábitos de vida de estos animales. Fuera de este grupo “rumiantes”, es posible encontrar este tipo de estómago en mamíferos tilópodos (camellos, llamas, alpacas, etc.).

Tracto medio: digestión y absorción

El tracto medio es la zona principal de la digestión química de las proteínas, grasas y carbohidratos (Figura 9.2). Una vez digeridos hasta unas moléculas simples, estos nutrientes son absorbidos en el tracto medio y transportados desde el tubo digestivo hasta la sangre. Esta región comienza tras el estómago, en el **intestino delgado**, cuyo segmento inicial, el duodeno, recoge el alimento a su salida del tracto anterior. En general el intestino delgado, sobre todo en vertebrados, está dividido en tres regiones:

- **Duodeno:** es el segmento inicial. Su epitelio secreta moco y fluidos. También recibe las secreciones del páncreas y del hígado a través de conductos que conectan con estos órganos (Figura 9.3).
- **Yeyuno:** también secreta fluidos y está implicado en la digestión y absorción.
- **Íleon:** en esta región se absorben los nutrientes digeridos en los tramos anteriores del intestino delgado. También se producen algunas secreciones.

El intestino de la mayoría de los animales contiene grandes cantidades de bacterias, protozoos y hongos, que mantienen unos niveles basales

y contribuyen enzimáticamente a la digestión, que en muchos casos, acaban siendo también digeridos. Cabe destacar la importante función de algunos microorganismos simbiotes del intestino, en la síntesis de vitaminas esenciales para los organismos que los poseen.

La región del tracto medio no presenta solo una gran variedad morfológica y estructural, sino también funcional entre los distintos grupos de metazoos. En muchos invertebrados, especialmente los que poseen un estómago con expansiones y divertículos, los intestinos no tienen función digestiva, ya que esta función tiene lugar en el tracto anterior. En algunos casos incluso, esta región digestiva se ha modificado adquiriendo funciones que no están directamente relacionadas con la alimentación y el procesado de los nutrientes. Es el caso de algunos peces como la locha, *Mysgurnus anguillicaudatus*, cuyo tracto medio está modificado para el intercambio de gases. Así, el O₂ asimilado se intercambia con el CO₂ procedente de las células y este gas residual es expulsado directamente por el ano.

Evolutivamente el intestino delgado ha adquirido una serie de adaptaciones que conducen a una mejora en la absorción de nutrientes. Todas estas especializaciones permiten incrementar la superficie de absorción y se pueden observar en cada nivel anatómico (por ejemplo, los pliegues de la membrana mucosa hacia la luz del intestino delgado), desde la anatomía global del intestino, hasta los orgánulos de cada célula (por ejemplo, las microvellosidades que presenta cada célula absorptiva).

Tracto posterior: absorción de agua y defecación

El tracto posterior sirve para almacenar los restos de alimento digerido. Además se produce la absorción de iones inorgánicos y del exceso de agua a partir de este material para su retorno a la sangre. También aquí estos procesos se producen de forma ligeramente diferente en los distintos metazoos. En la mayoría de los vertebrados esta función de absorción de agua se lleva a cabo en la región posterior del intestino delgado y en el intestino grueso. En algunos insectos, sin embargo, las heces localizadas ya en el recto son secadas casi al completo por un mecanismo especializado de eliminación de agua del contenido rectal.

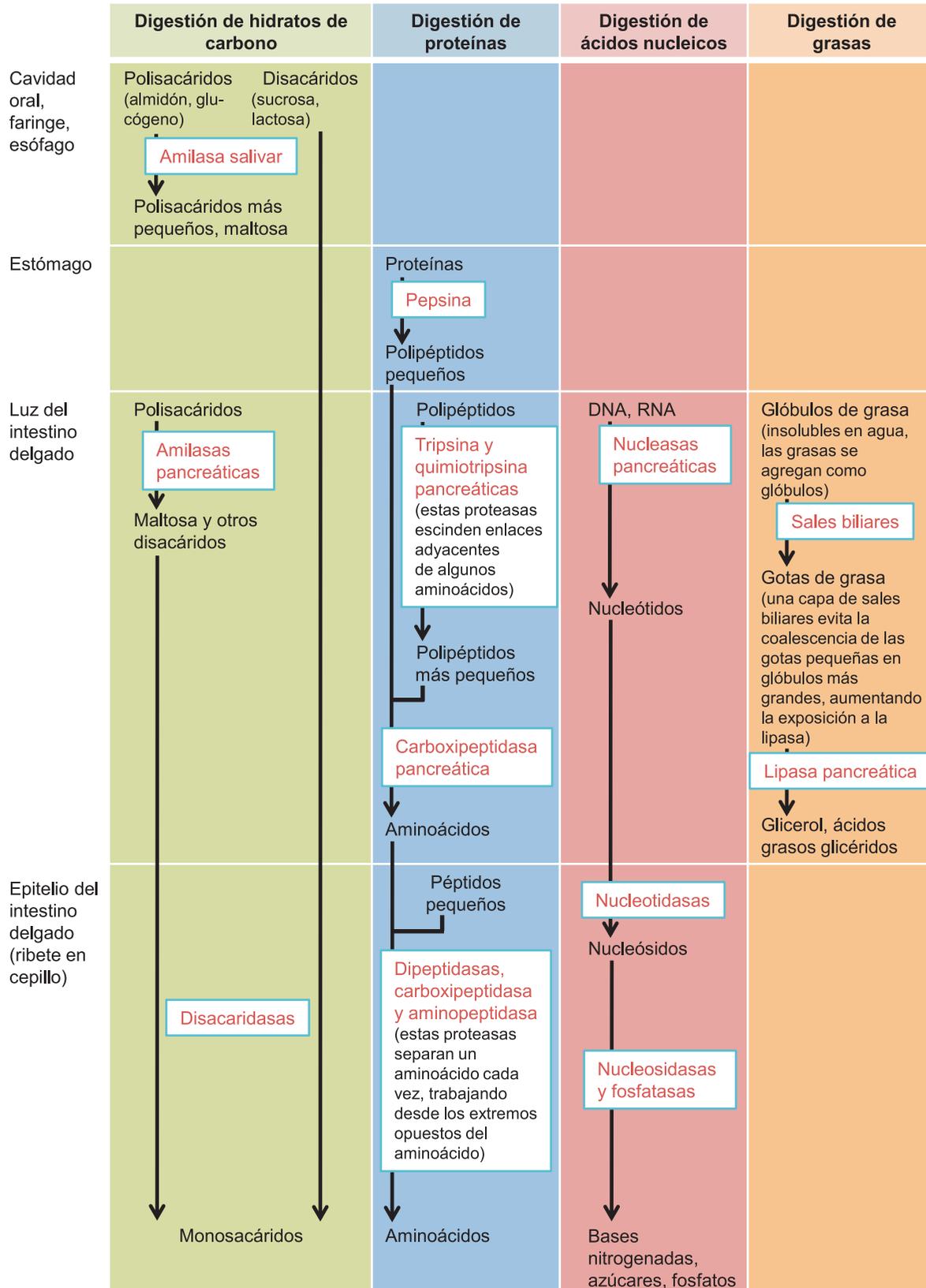


Figura 9.2. Esquema general de los procesos de digestión que se producen en las diferentes regiones del aparato digestivo de vertebrados.

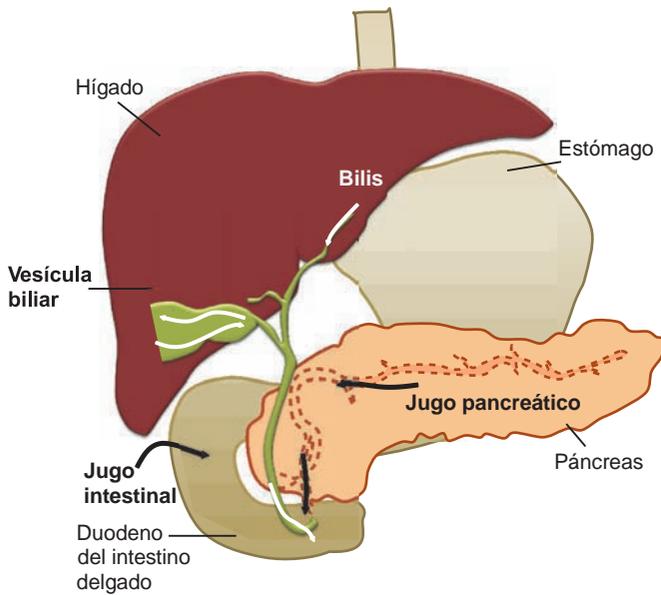


Figura 9.3. Esquema del flujo de la digestión en el duodeno de los vertebrados. El hígado y el páncreas vierten sus productos de secreción al duodeno, y colaboran en la digestión en esa parte del intestino.

El tracto posterior es también el lugar principal para la digestión bacteriana del contenido intestinal, por la acción de flora bacteriana de reptiles herbívoros, aves y en la mayoría de mamíferos herbívoros.

El tracto posterior puede abrir directamente al exterior a través del ano o, como ocurre en muchos vertebrados, terminar en una cloaca, que ayuda a la reabsorción urinaria de iones y agua.

9.5. Tipos de aparatos digestivos en invertebrados

A pesar de la enorme diversidad morfológica que presentan los metazoos, el proceso digestivo es semejante y consiste básicamente en la transformación de los glúcidos, lípidos y proteínas en moléculas más sencillas por medio de enzimas hidrolíticas. Para llevar a cabo esta función, que parece tan conservada entre los distintos taxones animales, los sistemas digestivos de los invertebrados muestran una gran variación anatómico-funcional, desde lo más simple a lo altamente complejo.

Poríferos

Los poríferos (esponjas) poseen unas células especializadas, **coanocitos**, que tapizan la cavidad interna del cuerpo del animal. Estas células poseen un largo flagelo con el que producen corrientes de agua hacia el interior del cuerpo. De este modo, las partículas alimenticias disueltas en el agua son capturadas por los coanocitos, donde se lleva a cabo la digestión intracelular mediante vacuolas digestivas. Una vez realizada la digestión, otras células, los **amebocitos** transportan las sustancias digeridas al resto de las células del organismo. La eliminación de los productos de desecho se realiza directamente desde cada célula al agua que circula por el interior de la esponja (**Figura 9.4**).

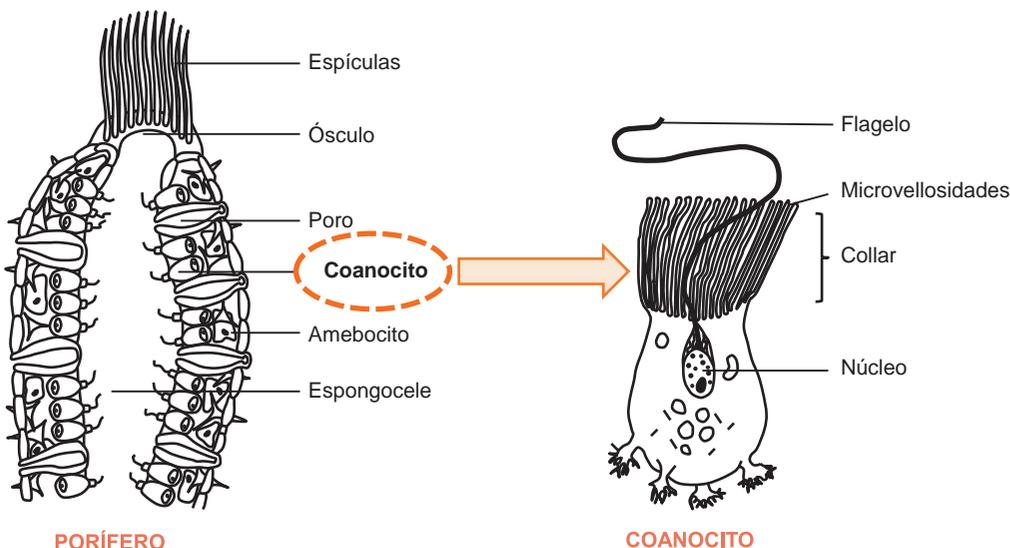


Figura 9.4. Esquema de un coanocito. Estas células especializadas son exclusivas de linaje Porifera (esponjas) y tapizan la cavidad interna de estos organismos. Los coanocitos intervienen en la captura del alimento provocando corriente con sus vellosidades y obligando a las partículas en suspensión a acercarse.

Cnidarios

Los cnidarios (medusas y afines) están provistos de unos tentáculos alrededor de la boca con los que introducen en ella las partículas nutritivas. Estos tentáculos contienen unas células especializadas, **cnidoblastos**, que inyectan una sustancia tóxica paralizante, que puede llegar a ser mortal, lo que facilita la captura e ingestión de sus presas. Estas células tienen una cavidad en su interior (**nematocisto**) que posee un largo **filamento urticante** enrollado. En el exterior se encuentra un cilio sensitivo o **cnidocilio**, que cuando recibe un estímulo provoca la apertura del opérculo y hace que el filamento urticante se proyecte hacia fuera. Cuando el alimento llega a la cavidad gástrica, las células secretoras que tapizan esta cavidad comienzan a secretar enzimas hidrolíticas para que se produzca la digestión extracelular. Una vez que el alimento ha sido parcialmente digerido es fagocitado por otras células de la cavidad donde se completa la digestión de forma intracelular. Por ello en estos animales la digestión es mixta (**Figura 9.5**).

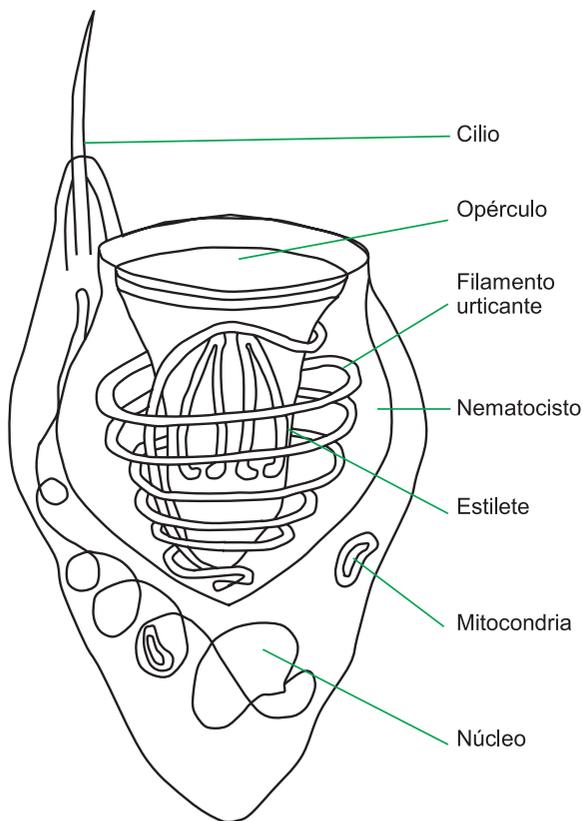


Figura 9.5. Esquema de un cnidoblasto. Estas células son características de cnidarios. Poseen función defensiva e intervienen también en la captura de presas.

Anélidos

Los anélidos presentan un tubo digestivo con dos orificios, uno de entrada y otro de salida, que recorre todo su cuerpo. Consta de boca, faringe muscular, buche para almacenar alimento, molleja para triturar, intestino donde se produce la digestión y la absorción y, por último, el ano. La digestión es extracelular a lo largo del tubo digestivo.

Moluscos

Excepto los lamelibranquios (mejillones), este grupo posee un aparato digestivo compuesto de boca con una **rádula** para raspar el alimento (novedad evolutiva), esófago, estómago e intestino con ano. Presentan además una glándula aneja a este sistema, **hepatopáncreas**, que colabora en el proceso digestivo. La digestión en este tipo de metazoos también es extracelular. En los lamelibranquios se da un tipo de nutrición más primitiva, mediante un sistema de filtración que retiene las partículas alimenticias.

Artrópodos

Arthropoda constituye el taxón de invertebrados que mayor radiación evolutiva ha sufrido (dentro de ellos los insectos, y en especial los coleópteros). Las novedades evolutivas que adquiere este linaje, respecto a otros, les ha permitido colonizar todos los ambientes y han desarrollado una gran variedad de estrategias de vida (terrestre, acuática, aérea, parásita, etc.). Para ello presentan una gran variedad de estructuras para la captura e ingestión de los alimentos, así como diferentes tipos de alimentación. En la mayoría de los artrópodos, la cavidad bucal está rodeada de apéndices encargados de la captura e ingestión del alimento. Tras la boca se encuentra la faringe, el esófago (con buche y molleja), el estómago o intestino medio (glandular) y el intestino terminal con el ano (**Figura 9.6**). La región media del digestivo es el lugar donde se producen enzimas y donde se lleva a cabo la digestión y la absorción. Con mucha frecuencia la superficie del tubo digestivo medio se incrementa con evaginaciones que forman sacos, ciegos o grandes glándulas digestivas que aumentan la superficie de digestión y absorción del alimento. El digestivo posterior interviene en la absorción de agua y heces.

Equinodermos

En estos animales la boca se encuentra en posición ventral. Puede aparecer desnuda (estrellas de mar

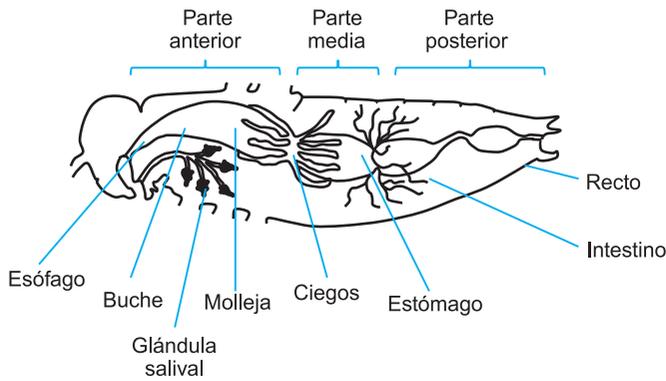


Figura 9.6. Esquema general del aparato digestivo de un artrópodo insecto.

y ofiuras) o provista de un aparato masticador muy desarrollado llamado **linterna de Aristóteles** (en erizos de mar), formado por cinco mandíbulas (de acuerdo al patrón de simetría pentarradial que pre-

sentan). En el caso de los erizos de mar, cada una de ellas termina en un diente. El esófago es corto y comunica la boca con el estómago, que es de gran tamaño. El intestino es pequeño y generalmente dotado de una serie de evaginaciones en forma de saco o ciegos rectales y termina en un poro anal que se sitúa dorsalmente.

9.6. El aparato digestivo en vertebrados

Los vertebrados derivados tienen un sistema digestivo organizado en boca, esófago, estómago, intestino delgado, intestino grueso, recto y ano (**Figura 9.7**). Sin embargo en los vertebrados más primitivos como los peces este patrón anatómico puede variar. Así, a veces falta el esófago, algunos peces no presentan estó-

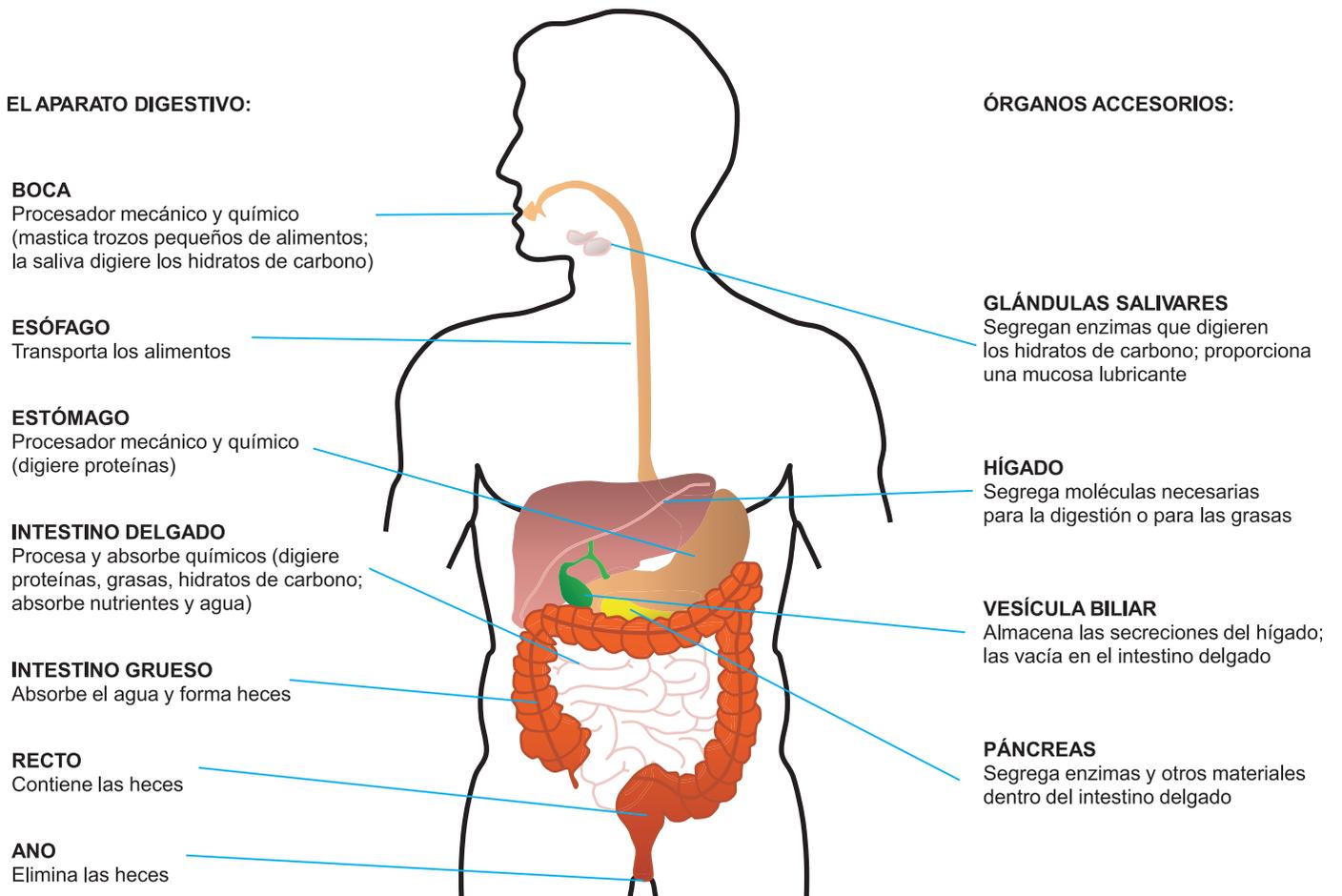


Figura 9.7. Esquema general del aparato digestivo de un ser humano. Las glándulas salivares, el hígado, la vesícula biliar y el páncreas son glándulas anejas a este tubo y segregan sustancias dentro de él en momentos específicos durante la digestión.

magos y otros como los ciclóstomos (lampreas y mixinos) tienen un tubo digestivo continuo con una boca dotada de potentes ventosas para sujetarse a las presas y dientes córneos para perforarlas.

El patrón básico que se ha definido con anterioridad sufre constantes variaciones dentro de los vertebrados, que les permite la adaptación a hábitos de alimentación diferentes.

La cavidad bucal presenta las siguientes regiones:

- **Labios:** a excepción de tortugas, aves y monotremas, que tienen pico.
- **Paladar:** en algunos casos (crosopterigios y todos los tetrápodos) con coanas (orificios de comunicación de las fosas nasales con la nasofaringe).
- **Paladar secundario:** en reptiles y mamíferos.
- **Lengua:** aparece como novedad evolutiva en los cordados. Sirve para el manejo de alimentos.
- **Glándulas salivales:** en general típicas de tetrápodos, no aparecen en peces.
- **Enzimas bucales:** secreciones exclusivas de mamíferos, algunas aves y anfibios.
- **Dientes:** entre los vertebrados, las lampreas, los tiburones, los peces teleósteos, los anfibios y los reptiles poseen dientes sobre las mandíbulas o el paladar, de un único tipo, es decir, no diferenciados. Una excepción son las serpientes venenosas, que poseen dientes modificados adaptados a la inyección de veneno, los colmillos. La verdadera diferenciación de tipos dentales se produce en mamíferos, donde existe una elevada especialización de la dentadura según el tipo de alimento ingerido en la dieta.

El *esófago* presenta multitud de variantes en función del grupo de vertebrados y desempeña una función de transporte. Por ejemplo, en peces teleósteos, quimeras y peces pulmonados constituye el único tramo faringe-intestino. En los peces con estómago, el esófago es corto y poco importante, mientras que es muy relevante en tetrápodos. En aves presenta una expansión o buche.

Aunque el *estómago* en vertebrados originalmente era un órgano de almacenamiento, y es esa su función principal, en él se produce también el tratamiento mecánico de los alimentos y el inicio de la digestión

química (concretamente la digestión de las proteínas). Su morfología es variable, si bien está ausente en peces sin mandíbulas (agnatos), quimeras y peces pulmonados. En aves y cocodrilos aparece un órgano accesorio, la molleja.

Respecto al intestino, este tramo tiene una importancia relativa, dependiendo del grupo de vertebrados. Es el lugar donde se produce la verdadera digestión y también la mayor parte de la absorción de los nutrientes al torrente sanguíneo. En vertebrados primitivos (tiburones y peces óseos no teleósteos) no existe diferencia entre intestino delgado y grueso, siendo un tramo continuo en espiral. En vertebrados derivados el intestino es tubular y sufre un enrollamiento que alcanza su grado máximo en los mamíferos. También aparecen estrategias para aumentar la superficie de absorción al máximo, como son las vellosidades y microvellosidades intestinales. En el caso de los peces teleósteos, las estrategias son diferentes, y poseen unas expansiones denominadas ciegos pilóricos. Dentro de mamíferos se tiende a la diferenciación de regiones como intestino delgado y grueso. En algunos estas regiones incluso aumentan en número, apareciendo estructuras como recto, ano o cloaca.

Adaptaciones respecto al patrón morfológico básico

Una de las adaptaciones más interesantes con respecto al sistema digestivo se da sin duda en los mamíferos rumiantes. Sus estómagos están especializados en la digestión de celulosa y no de proteínas como en el resto de mamíferos carnívoros y omnívoros. La celulosa es un polímero de la glucosa mucho más difícil de digerir que las proteínas animales, ya que los animales no disponen de las enzimas celulasas necesarias para la degradación de estas moléculas. Evolutivamente los rumiantes han adquirido una serie de estrategias que les permiten digerir la celulosa de las paredes celulares de los tallos y hojas de los que se alimentan. Se trata de estructuras anatómicas, enzimas únicas y relaciones simbióticas con bacterias y protozoos (**Figura 9.8**).

Estos animales disponen de estómagos digástricos multicamerales, en concreto dos sacos con dos cámaras cada uno; un total de cuatro cámaras, **rumen**, **retículo**, **omaso** y **abomaso**. La cámara más grande es el rumen y actúa como un depósito de fermentación.

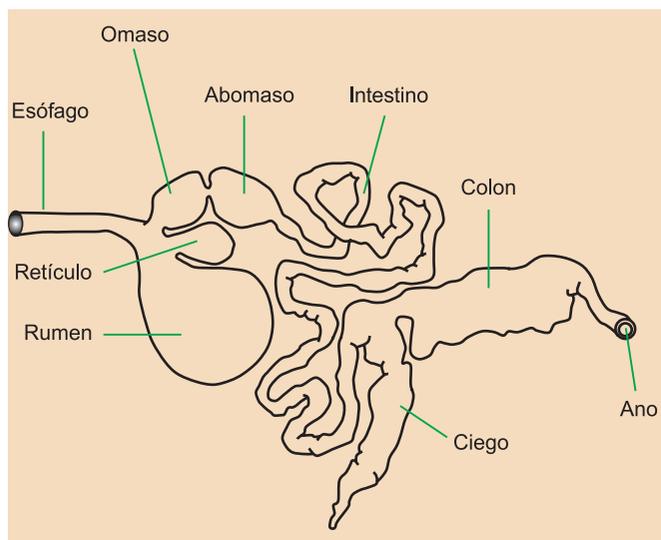


Figura 9.8. Esquema del estómago de los rumiantes. La presencia de cuatro cámaras facilita la digestión de la celulosa por organismos simbiotes.

En ella y en la cámara siguiente, el retículo, se establecen relaciones de simbiosis con bacterias y protozoos, que tienen enzimas capaces de romper los enlaces β -1,4 glucosídicos de la celulosa. Los alimentos

masticados una primera vez pasan por estas dos primeras cámaras donde se produce la descomposición por la acción de la flora simbiote. Tras este proceso, el bolo en pequeñas porciones regresa a la boca donde es masticado de nuevo para favorecer la digestión mecánica. Cuando el alimento es tragado por segunda vez ya no atraviesa el rumen y el retículo, sino que entra directamente a la tercera cámara, el omaso donde se extrae el agua. Por último, el abomaso secreta enzimas propias de los rumiantes y actúa como el verdadero estómago.

Aunque los rumiantes son los únicos animales que albergan organismos simbiotes en un estómago modificado para ello, no son los únicos mamíferos capaces de digerir la celulosa, mediante fermentación por este tipo de relaciones. En los conejos y otros roedores la fermentación se produce en el ciego, una bolsa sin salida situada entre el intestino delgado y el colon.

Glándulas anejas

El páncreas y el hígado son dos importantes órganos que contribuyen a la digestión en vertebrados. El páncreas es una glándula de secreción mixta (Tabla 9.1): su

TABLA 9.1. Enzimas involucradas en la digestión, junto con el HCl del estómago y las sales biliares secretadas por el hígado y almacenadas en la vesícula biliar

Nombre	Lugar de síntesis	Función
Amilasa pancreática	Páncreas	Separa los hidratos de carbono, liberando azúcares en el intestino delgado.
Amilasa salivar	Glándulas salivares	Separa los hidratos de carbono, liberando azúcares en la boca.
Carboxipeptidasa	Páncreas	Rompe enlaces peptídicos y libera aminoácidos en el intestino delgado.
Elastasa	Páncreas	Rompe enlaces peptídicos y libera aminoácidos en el intestino delgado.
Quimotripsina	Páncreas	Rompe enlaces peptídicos y libera aminoácidos en el intestino delgado.
Lipasa de la lengua	Glándulas salivares	En la boca descompone las grasas liberando monoglicéridos y ácidos grasos.
Lipasa pancreática	Páncreas	En el intestino delgado descompone las grasas liberando monoglicéridos y ácidos grasos.
Nucleasa	Páncreas	En el intestino delgado, separa los ácidos nucleicos, liberando nucleótidos.
Pepsina	Estómago	En el estómago rompe proteínas liberando polipéptidos.
Tripsina	Páncreas	En el intestino delgado, descompone enlaces peptídicos específicos en los polipéptidos, liberando aminoácidos.

componente endocrino segrega hormonas y el exocrino, jugo pancreático, compuesto por un conjunto de enzimas y sales como el NaHCO_3 , que neutralizan el ácido clorhídrico que pasa del estómago al duodeno. La morfología del páncreas varía desde formas muy simples, como cúmulos de células próximas al intestino en peces primitivos (agnatos), hasta estructuras complejas y aisladas fuera del intestino en los demás vertebrados.

Por su parte, el hígado es un órgano que procede del endodermo del intestino, y contribuye también

a la digestión y absorción de los nutrientes mediante la bilis, que se fabrica continuamente y se almacena en la vesícula biliar. Los ácidos y las sales biliares emulsionan las grasas en partículas más pequeñas que pueden ser degradadas por las lipasas pancreática e intestinal con mayor facilidad. El 95% de las sales biliares vertidas al intestino se reabsorben y pueden ser reutilizadas. El hígado sintetiza nuevas sales biliares para reemplazar el 5% que se pierde en las heces. Sirve también de órgano de almacenamiento de hidratos de carbono y de síntesis proteica.

Cuestiones de repaso

- Los animales se adaptan a su entorno y forma de vida. Las adaptaciones anatómicas y de comportamiento que muestra un animal indican el tipo de alimentación que puede tener. Explicar los distintos tipos de alimentación en los organismos heterótrofos y las adaptaciones específicas para la alimentación de los mismos.
- Dibujar el esquema general de un sistema digestivo indicando el papel de cada elemento en el mismo.
- ¿Qué son las enzimas digestivas? ¿Qué función tienen?
- Los herbívoros comen alimentos vegetales que son ricos en celulosa. ¿Cómo pueden digerir la celulosa?
- El hígado es uno de los órganos más importantes del organismo. ¿Qué funciones tiene? Explicar cómo las lleva a cabo.

Questionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

- Los movimientos que mueven el alimento en el sistema digestivo se denominan:
 - movimientos contractivos
 - movimientos perfusores
 - movimientos peristálticos
 - movimientos absorbedores
- Indicar cuál de las siguientes afirmaciones es verdadera:
 - las glándulas anejas al tubo digestivo son: salivales, gástricas, páncreas e hígado
 - en el hígado se produce la bilis
 - el páncreas es una glándula exclusivamente exocrina
 - el primer ataque digestivo de los polipéptidos ocurre en la boca
- La amilasa:
 - hidroliza las proteínas que contienen almidón
 - inicia la digestión de la celulosa
 - disgrega los triglicéridos del resto de grasas
 - comienza la digestión del almidón en la boca
- La absorción del agua y los iones se produce:
 - en el intestino grueso
 - en el estómago
 - en el intestino delgado
 - en el recto
- En el estómago:
 - el pH es ácido gracias a la secreción de bicarbonato
 - el pH es ácido por la secreción de ácido clorhídrico
 - el pH es neutro, ya que las enzimas no actúan a otro pH
 - el pH es básico para poder hidrolizar los ácidos nucleicos

6. Respecto a la digestión de los polisacáridos:
 - a) se inicia en la boca
 - b) se inicia en el estómago
 - c) se inicia y finaliza en el intestino delgado
 - d) finaliza en el estómago
7. La pepsina es una enzima digestiva que interviene a nivel de:
 - a) intestino delgado
 - b) estómago
 - c) boca
 - d) intestino grueso
8. En la digestión de las grasas la lipasa pancreática actúa a nivel de:
 - a) estómago
 - b) intestino delgado
 - c) intestino grueso
 - d) cavidad oral
9. Una de las siguientes afirmaciones es falsa:
 - a) los rumiantes son los únicos mamíferos capaces de digerir la celulosa
 - b) los moluscos presentan hepatopáncreas como glándula aneja al tubo digestivo
 - c) el páncreas es una glándula mixta que segrega hormonas y jugo pancreático
 - d) la tripsina actúa se sintetiza en el páncreas
10. El estómago de los rumiantes posee:
 - a) cuatro cámaras
 - b) seis cámaras
 - c) dos cámaras
 - d) tres cámaras
11. La rádula es un órgano raspador, novedad evolutiva de:
 - a) anélidos
 - b) cnidarios
 - c) moluscos
 - d) hemicordados
12. Un organismo detritívoro:
 - a) absorbe nutrientes de los sedimentos
 - b) produce su alimento a partir de la luz solar
 - c) captura otros organismos para alimentarse
 - d) filtran el medio para capturar otros organismos
13. La digestión de los hidratos de carbono se inicia en:
 - a) el estómago
 - b) la boca
 - c) la faringe
 - d) el intestino delgado
14. Un organismo que incorpora el carbono inorgánico se dice que es:
 - a) homótrofo
 - b) autótrofo
 - c) heterótrofo
 - d) carbótrofo
15. En el control de la digestión participan:
 - a) el sistema nervioso y el sistema circulatorio
 - b) el sistema endocrino y el sistema circulatorio
 - c) el sistema circulatorio y el sistema excretor
 - d) el sistema endocrino y el sistema nervioso
16. Una función de las sales biliares es:
 - a) emulsionar las proteínas
 - b) emulsionar los ácidos nucleicos
 - c) emulsionar los hidratos de carbono
 - d) emulsionar los lípidos
17. Los componentes que un animal no puede sintetizar se denominan:
 - a) imprescindibles
 - b) esenciales
 - c) indispensables
 - d) vitales
18. Para poder digerir la celulosa, los herbívoros:
 - a) producen celulasa en el intestino grueso
 - b) realizan una hidrólisis ácida de la celulosa
 - c) tienen en el sistema digestivo microorganismos que digieren la celulosa
 - d) rompen mecánicamente los enlaces de la celulosa

19. Los coanocitos son células especializadas de la cavidad interna de:
- a) poríferos
 - b) equinodermos
 - c) cnidarios
 - d) vertebrados
20. Dentro de vertebrados, la molleja es un órgano accesorio de:
- a) mamíferos
 - b) lampreas y tiburones
 - c) aves y cocodrilos
 - d) anfibios

Bibliografía utilizada

Brusca, R. C.; Brusca, G. J. *Invertebrados* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

Curtis, H.; Barnes, S.; Schnek, A.; Masarini, A. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2008.

Freeman, S. *Biología* (3.^a Ed.). Pearson-Addison Wesley. 2009.

Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A.; l'Anson, H.; Eisenhour, D. *Principios integrales de zoología* (13.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill. 2006.

Kardong, K. V. *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

Mader, S. S. *Biología* (9.^a Ed.). Mc Graw Hill. 2008.

Muñoz, A.; Perez, J.; da Silva, E. *Manual de zoología*. Colección manuales UEX-65. Universidad de Extremadura. 2009.

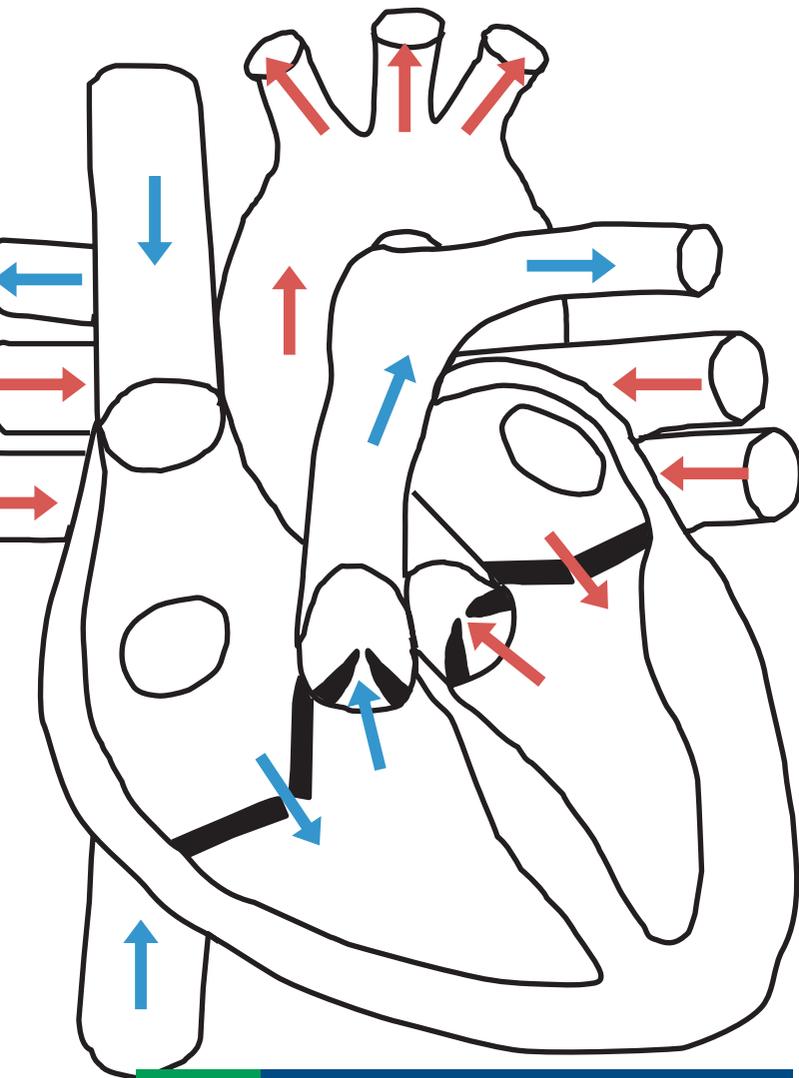
Randall, D.; Burggren, W.; French, K. *Eckert: Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones* (4.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana. 1998.

Rupert, E.; Barnes, D. *Zoología de los invertebrados* (6.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

Sadava, D.; Heller, H. C.; Orians, G. H.; Purves, W. H.; Hillis, D. M. *Vida. La Ciencia de la Biología* (8.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2009.

CAPÍTULO 10

SISTEMAS CIRCULATORIOS



Índice de contenidos

- 10.1. Introducción
- 10.2. Sistemas de transporte no especializados
- 10.3. Sistema de transporte especializado. El aparato circulatorio
- 10.4. Evolución del sistema circulatorio en vertebrados
- 10.5. Funcionamiento del corazón de mamíferos
- 10.6. Panorámica del sistema cardiovascular

RESUMEN

En animales muy pequeños (1 mm o menos), los materiales se transportan por difusión hasta las células. Sin embargo, a medida que aumentan de tamaño, la difusión no es suficiente para asegurar que los nutrientes, gases, etc, lleguen a ellas. Por ello, en los animales surgen sistemas circulatorios que hacen posible este transporte entre las diferentes regiones del cuerpo. La sangre y la hemolinfa son los fluidos que transportan todas las sustancias y conforman tejidos complejos constituidos por diferentes tipos de células y juegan un importante papel en casi todas las funciones fisiológicas. En general, el sistema circulatorio en los animales está constituido por las siguientes partes básicas: un órgano impulsor que bombea el fluido circulante por todo el cuerpo, un sistema arterial que transporta las diferentes sustancias hasta las células de los tejidos y un sistema venoso, que retorna desde los tejidos. En algunos sistemas circulatorios existen también capilares que conectan las arterias y las venas y, junto con estas, constituyen la circulación periférica.

A lo largo del proceso evolutivo de los metazoos, el aparato circulatorio ha ido desarrollando otras funciones como el transporte de hormonas, anticuerpos y, en los animales homeotermos, la regulación de la temperatura.

Objetivos de estudio:

- Conocer los distintos sistemas circulatorios desde un punto de vista anatómico, en invertebrados y vertebrados.
- Entender cómo distintas morfologías y estructuras han contribuido a la adaptación de grupos de animales a diferentes ambientes y hábitos.
- Conocer la evolución estructural y funcional del corazón de vertebrados.
- Conocer el funcionamiento del corazón de vertebrados.
- Entender el funcionamiento fisiológico básico del sistema circulatorio.

10.1. Introducción

El transporte de sustancias en animales tiene una doble finalidad: por un lado lleva nutrientes y gases hasta las células y por otro retira las sustancias de desecho producidas por estas.

Los organismos unicelulares no requieren de un sistema de transporte especializado, ya que debido a su pequeño tamaño, la difusión es suficiente para realizar este tipo de transporte a corta distancia. Sin embargo, la aparición de los seres pluricelulares presenta un problema ya que según aumenta el tamaño, la superficie corporal es pequeña en comparación con el volumen, y la difusión no es suficiente en la mayoría de los grupos para atender las necesidades de las células, ya que es un proceso lento que realmente es eficaz en distancias cortas.

Además, a esto hay que añadir el hecho de que muchos animales terrestres tienen la superficie corporal impermeabilizada para evitar pérdidas de agua, lo que impide el intercambio directo de sustancias con el exterior.

En los metazoos han surgido diferentes sistemas de transporte especializados que solucionan los problemas derivados de la pluricelularidad, el tamaño y el paso a tierra. El sistema circulatorio, junto con el excretor y el respiratorio, contribuyen también al mantenimiento de la homeostasis, es decir, del equilibrio del medio interno del cuerpo, que contiene los iones y nutrientes necesarios para la actividad celular, y que está en continuo intercambio con las células. Estos mecanismos de regulación del medio generalmente son automáticos y se desencadenan cuando se produce una perturbación, con el fin de provocar una respuesta fisiológica que corrija la situación y la revierta (retroalimentación).

10.2. Sistemas de transporte no especializados

Los metazoos más primitivos no disponen de sistemas de transporte especializados y en ellos el fluido circulante es el propio líquido extracelular. Así, las células toman los nutrientes del medio externo y vierten también a este los productos de desecho.

Existen dos vías por las que puede realizarse este tipo de transporte: por **difusión** y a través del **aparato digestivo**.

La difusión es el mecanismo utilizado por los poríferos (esponjas) y los radiados (cnidarios y ctenóforos). El atrio de las esponjas y la cavidad gastrovascular de los celentéreos (medusas) actúan como órganos circulatorios y el agua en estas cavidades actúa como líquido circulante.

En el caso de los platelmintos, el aparato digestivo presenta numerosas ramificaciones intestinales que realizan función de transporte hasta el medio externo de las células.

10.3. Sistema de transporte especializado. El aparato circulatorio

En los metazoos más complejos las superficies de intercambio de gases, nutrientes y productos de desecho no están al alcance de todas las células. Por ello, cuentan con un sistema de transporte especializado denominado **aparato circulatorio**, que anatómicamente cuenta con una serie de tubos (arterias y venas) que conforman un circuito abierto o cerrado, que transporta un fluido circulante y un sistema de propulsión del mismo, el corazón, que se forma a partir de un engrosamiento de un vaso sanguíneo que adquiere capacidad de contracción. En todos los animales existen tabiques o válvulas que determinan la dirección del flujo.

El movimiento de la sangre o la hemolinfa por todo el cuerpo es el resultado de alguno de los siguientes mecanismos:

- Las fuerzas ejercidas por las contracciones del corazón.
- El retroceso elástico de las arterias después de que se llenen por el efecto de la contracción del corazón.
- La compresión de los vasos sanguíneos por los movimientos corporales.
- Las contracciones peristálticas de los músculos lisos que rodean los vasos sanguíneos.

Según cada especie, adquieren importancia uno o varios de estos mecanismos. En el caso de los vertebrados, el corazón juega un papel fundamental en la circulación de la sangre. En artrópodos, los movimientos de las extremidades y las contracciones del corazón dorsal o sistémico son las fuerzas que generan el flujo sanguíneo. En el caso de algunos gusanos, son las contracciones peristálticas del vaso dorsal las que mueven la sangre y llenan los corazones laterales, que la bombean hacia el vaso ventral para que sea distribuida hacia los tejidos.

Sistemas circulatorios abiertos

En este tipo de sistema el líquido bombeado por el corazón (la hemolinfa) se vacía a través de una arteria en una cavidad abierta, el **hemocele**, que se encuentra entre el ectodermo y el endodermo. Una vez en el hemocele, la hemolinfa no circula a través de capilares, sino que está directamente en contacto con los tejidos, por lo que el intercambio de moléculas entre la hemolinfa y las células no se realiza por difusión a través de la pared de un vaso sanguíneo (Figura 10.1a). Este sistema circulatorio es propio de muchos invertebrados, como los moluscos no cefalópodos y los artrópodos.

- En **moluscos no cefalópodos** el corazón está tabicado y constituido por un ventrículo y una o dos aurículas. La hemolinfa pasa del ventrículo a los vasos y de ahí a los espacios tisulares. Allí es recogida por otros vasos que la conducen hasta las branquias, donde se oxigena y es devuelta de nuevo al corazón.
- En **artrópodos** el corazón es tubular, ya que se forma por el engrosamiento de un vaso dorsal. La hemolinfa es bombeada por el corazón hacia las arterias y vertida en los espacios tisulares. Después regresa al corazón a través de unos orificios llamados **ostiolos** que poseen unas válvulas para evitar el retroceso de la sangre (Figura 10.1b).

La circulación abierta conlleva una capacidad limitada para alterar la velocidad y distribución del flujo sanguíneo, debido a que la presión de la hemolinfa es relativamente baja y también el flujo de la hemolinfa puede ser lento. Esto implica que, en general, este tipo de sistema es adecuado para animales relativamente sedentarios (no requieren una gran demanda de O_2) ya que la velocidad de captación de oxígeno es baja y

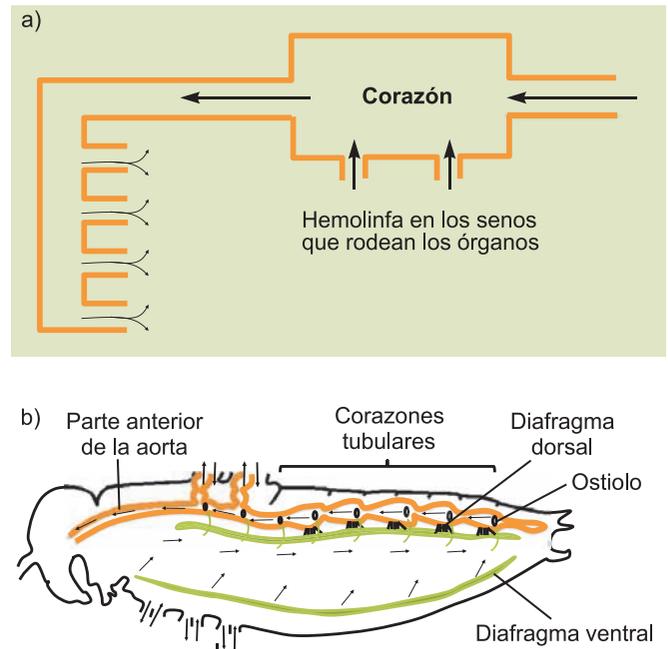


Figura 10.1. a) Esquema de un sistema circulatorio abierto. b) En un sistema abierto como el de un insecto, la sangre y el líquido intersticial constituyen la hemolinfa. El corazón bombea hemolinfa a través de los vasos, hacia los senos, donde se produce el intercambio de nutrientes entre la hemolinfa y las células. La hemolinfa vuelve al corazón a través de los ostiolos, que poseen válvulas que impiden el retorno.

también lo son las velocidades máximas de transferencia de oxígeno.

Sin embargo, existen excepciones, como los insectos, que aunque disponen de un sistema circulatorio abierto, son activos y poseen la capacidad de realizar rápidos movimientos. Estos animales son una clara excepción a la regla y sobrepasan los límites impuestos por la baja presión de la hemolinfa porque poseen un mecanismo independiente para transportar el oxígeno. Se trata de un sistema traqueal que permite el transporte directo de los gases desde el exterior hasta las células, evitando así el contacto con la hemolinfa, lo que les permite alcanzar elevadas tasas de transferencia de oxígeno y tener una mayor capacidad para el metabolismo aeróbico.

Otra característica de los aparatos circulatorios abiertos es que sin la presencia de vasos continuos y pequeños, no se puede generar demasiada presión y el flujo de hemolinfa no puede dirigirse de forma específica hacia los tejidos que tienen una mayor demanda de O_2 y una producción alta de CO_2 . En este

tipo de sistemas, la hemolinfa se desplaza en todas direcciones, se dispersa, como lo hace el aire movido por un ventilador.

Sistemas circulatorios cerrados

En un aparato circulatorio cerrado, la sangre o la hemolinfa se mueve a través de un circuito continuo de vasos que incluyen las arterias y las venas, que se unen a través de capilares. Es típico de **anélidos**, **moluscos cefalópodos** (pulpos, calamares, etc.) y **vertebrados**. En general hay una separación de funciones más completa en los sistemas circulatorios cerrados que en los abiertos. En este caso el corazón es el principal órgano propulsor, que bombea la sangre hacia los tejidos a través del sistema arterial y mantiene, por lo tanto, una elevada presión sanguínea en las arterias. La presión en el sistema arterial es la responsable de obligar a la sangre a circular hacia y a través de los capilares (Figura 10.2). Las paredes de los capilares son muy delgadas, lo que permite que se produzca una elevada tasa de transferencia de sustancias entre la sangre y los tejidos por difusión, transporte o filtración. El sistema venoso recoge la sangre de los capilares y la devuelve al corazón a través de las venas, que generalmente tienen baja presión.

La cantidad de oxígeno que se aporta a los tejidos mediante sistemas circulatorios cerrados es mucho mayor que la de los abiertos. Por esta razón, los cefalópodos, que poseen sistema cerrado, pueden nadar mucho más rápidamente que otros invertebrados moluscos con sistemas abiertos menos eficaces en términos de cantidad de oxígeno que reciben los músculos.

En animales vertebrados (salvo en algunas especies de peces) se ha desarrollado un sistema para recuperar la pérdida de líquido que se produce desde

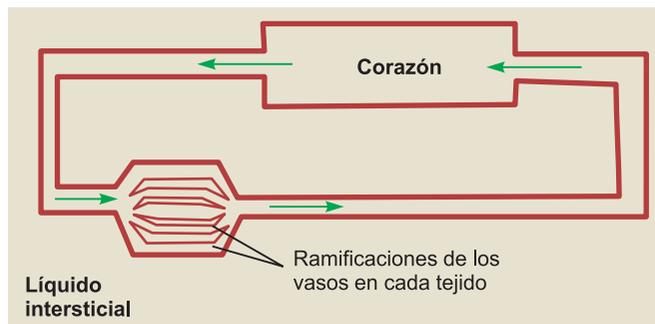


Figura 10.2. Esquema de un sistema circulatorio cerrado.

la sangre a los tejidos. Se trata del **sistema linfático**. Este sistema está constituido por vasos linfáticos, ganglios linfáticos y la linfa, que es el líquido circulante.

- Los **vasos linfáticos** son capilares terminales con un extremo cerrado, muy permeables, que recogen fluido extracelular. Se encuentran en casi todos los espacios tisulares y se unen para formar vasos mayores que tienen válvulas para evitar el retroceso de la linfa. Los vasos linfáticos desembocan finalmente en el sistema circulatorio, en el torrente sanguíneo.
- Los **ganglios** son agregados de células dispuestas a lo largo de los vasos linfáticos. Producen linfocitos, implicados en la defensa de los organismos. Además actúan como filtros, reteniendo cuerpos extraños presentes en la linfa, a medida que esta los atraviesa.

En algunos vertebrados existen **corazones linfáticos accesorios** encargados de impulsar la linfa. En otros casos como en la especie humana, la linfa es bombeada por las contracciones de los músculos que comprimen los vasos linfáticos.

La linfa desempeña una función defensiva y se encarga también de recuperar parte del fluido extracelular, fundamentalmente proteínas de elevado peso molecular, que no pueden ser absorbidas directamente por los capilares que son poco permeables. Una vez recuperado, este líquido retorna a la sangre. Por último, la linfa juega también un importante papel en el transporte de las grasas absorbidas en las vellosidades intestinales que llegan a la sangre a través del sistema linfático.

10.4. Evolución del sistema circulatorio en vertebrados

Una de las novedades evolutivas que adquieren los vertebrados respecto al sistema circulatorio es la posición ventral del corazón (y no dorsal como en el resto de metazoos). El corazón sufre además una especialización progresiva, que guarda una estrecha relación con el tipo de respiración de cada grupo, branquial o pulmonar y el medio en el que viven.

Dentro de los vertebrados se distinguen dos tipos de circulación: **simple**, cuando la sangre pasa una sola vez por el corazón, y **doble** si pasa dos veces en el circuito completo. La circulación simple es propia de peces y asociada a la respiración branquial. El paso a tierra, sin embargo, lleva asociado otro tipo de respiración, la pulmonar y también un tipo de circulación de doble bomba con dos circuitos, el **pulmonar** y el **sistémico**.

En el circuito pulmonar la sangre sale del corazón por las arterias pulmonares y se dirige a los pulmones, donde se oxigena y retorna al corazón por las venas pulmonares. En el circuito sistémico, la sangre oxigenada sale del corazón por la aorta, se distribuye por todo el cuerpo y regresa al corazón pobre en O_2 por las venas cavas.

Dado que, como se verá más adelante, la estructura del corazón de vertebrados varía a lo largo de los distintos grupos, y también lo hace el número de cámaras funcionales en cada caso, la sangre oxigenada y no oxigenada puede mezclarse total o parcialmente si el corazón no se encuentra perfectamente tabicado en dos partes, una de ida a los tejidos y otra de retorno de los mismos. Este caso se da en anfibios y reptiles (excepto los cocodrilos), y se denomina circulación **doble e incompleta**. Cuando no se produce mezcla de sangre oxigenada y no oxigenada se dice que la circulación es **doble y completa** y se da en cocodrilos, aves y mamíferos.

El corazón de vertebrados

Los corazones son bombas musculares con válvulas que impulsan la sangre por todo el cuerpo. En general están constituidos por una o varias cámaras musculares conectadas entre sí y controladas por válvulas que permiten el flujo de la sangre en una sola dirección.

Filogenéticamente, es probable que el corazón de vertebrados derive de un vaso contráctil, ya que en cordados primitivos como los anfibios existen muchos vasos de este tipo.

Desde un punto de vista anatómico, la condición primitiva del corazón de vertebrados es tetracameral, es decir, con cuatro cámaras. Así, en los embriones de peces el corazón está formado por cuatro cámaras, dispuestas a continuación unas de otras, de manera que la sangre pasa por el **seno venoso**, la **aurícula**, el **ventrículo** y finalmente por la cuarta y anterior,

el *bulbus cordis* (**cono arterial** en peces adultos) antes de entrar en la arteria aorta.

El cono arterial suele estar ausente en los adultos de los tetrápodos, y en su lugar, el *bulbus cordis* embrionario se divide y forma parte de las arterias principales que salen del corazón. Entre las cámaras continuas del corazón de los peces existen válvulas que evitan el flujo inverso de la sangre: la **senoauricular**, entre el seno venoso y la aurícula, y la **aurículoventricular**, entre la aurícula y el ventrículo.

Las aves y los mamíferos poseen corazones tetracamerales, pero de las cuatro cámaras originales de los peces solo conservan dos (aurícula y ventrículo), que se han dividido originando finalmente un corazón con cuatro cámaras. Aunque en estos dos grupos el corazón deriva del de los reptiles, cada uno se ha originado de manera independiente a partir de un antecesor diferente. Entre estos dos grupos de animales derivados (aves y mamíferos) y los peces, se encuentran los anfibios y los reptiles, que se separaron hace millones de años de sus antecesores primitivos. Por esta razón, sus sistemas circulatorios han de contemplarse en función de los que poseen los representantes actuales de estos dos grupos.

Peces

Dentro de este grupo, en lampreas, condriactios y peces óseos el corazón está formado por cuatro cámaras, el seno venoso, la aurícula, el ventrículo y el cono arterial, con válvulas unidireccionales entre ellas. En otros casos como los peces primitivos o mixinos y los peces pulmonados, presentan algunas peculiaridades y adaptaciones al tipo de respiración que tienen, a pesar de que su medio de vida sea el acuático. A nivel funcional, y a pesar de que anatómicamente el corazón de los peces es tetracameral, a todos los efectos son dos las cámaras que funcionan como aurícula y ventrículo como en el resto de vertebrados, quedando el seno venoso y el cono arterial como cámaras de paso.

El sistema circulatorio de los peces es simple y la circulación se produce de la siguiente forma: las branquias capturan el O_2 disuelto en el agua que se incorpora al torrente sanguíneo a través de los capilares que las irrigan. De ahí se dirigen a través de la arteria aorta hacia los tejidos, donde se produce el intercambio gaseoso. A partir de ese punto, la sangre pobre en oxígeno retorna hacia las branquias pasando por el corazón. Atraviesa el seno venoso, la aurícula, el ventrículo y es expulsada a través del cono arterial con una eleva-

da presión sanguínea hacia las branquias para que se produzca un nuevo intercambio gaseoso y se oxigene de nuevo. Por esta razón la disposición lineal del corazón sitúan al ventrículo y al cono arterial más cerca de las branquias, con sus paredes gruesas bombeando la sangre con fuerza hacia ellas (**Figura 10.3**).

Anfibios

Dentro de este grupo, algunas salamandras dependen de la respiración cutánea (carecen de pulmones), la mayoría de las larvas poseen respiración branquial y los anuros adultos (ranas y sapos) con alguna excepción, respiran por pulmones. Sin embargo, en general, la mayoría de los anfibios practican los tres tipos de respiración. Como la fuente de origen de la sangre oxigenada es variable, también lo es la estructura del corazón. En los anfibios con pulmones funcionales el corazón está formado por un seno venoso, dos aurículas separadas anatómicamente por un tabique interauricular, un ventrículo sin divisiones internas y un cono arterial. La entrada de la sangre a los ventrículos se realiza a través de válvulas aurículoventriculares y la salida a través del ventrículo se realiza a través de la **válvula espiral**. A pesar de que el ventrículo no está dividido, los anfibios poseen unos huecos (**trabéculas**) en el ventrículo donde se depositan de forma independiente la sangre oxigenada y no oxigenada, separadas en función de la tensión de oxígeno. Debido a sus diferentes posiciones dentro del ventrículo, los chorros de sangre con y

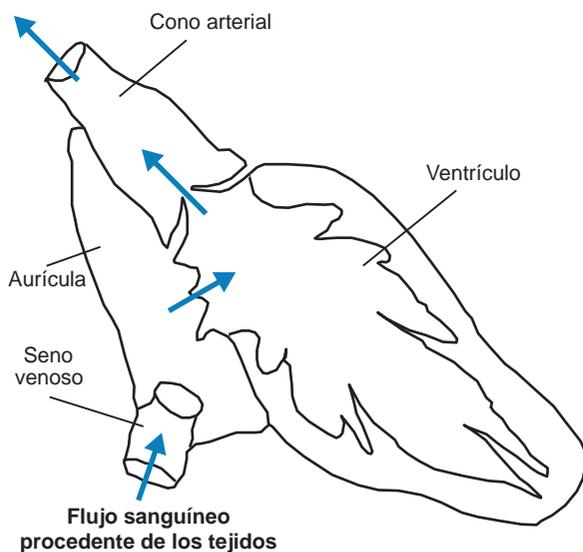


Figura 10.3. Esquema del corazón de los peces. Las flechas azules indican el flujo de sangre pobre en O_2 que retorna de los tejidos hacia las branquias pasando por el corazón.

sin O_2 salen del ventrículo hacia los grupos de arterias adecuadas en cada caso. Por tanto estas trabéculas parecen involucradas en la separación de la corriente venosa pulmonar de la arterial sistémica (**Figura 10.4**).

Reptiles

Este grupo de animales está mejor adaptado a los ambientes terrestres que los anfibios, ya que no dependen del medio acuático. Han adoptado también estilos de vida más activos por lo que su sistema cardiovascular es más complejo, permitiendo mantener unos ritmos metabólicos más elevados. Por ello, son capaces de transportar mayores cantidades de O_2 y CO_2 y de producir presiones sanguíneas más altas. La estructura y funcionamiento del corazón de reptiles es muy variable y no existe un modelo básico que pueda identificar todas las opciones. Sin embargo, sí es posible establecer dos modelos de corazón, uno propio de quelonios (tortugas y galápagos) y reptiles escamosos, y el otro característico de cocodrilos (**Figura 10.5**).

En quelonios y reptiles escamosos el seno venoso es la cámara que recibe también la sangre de retorno. La aurícula en este caso está totalmente dividida en dos. La entrada de la sangre a los ventrículos se realiza a través de válvulas aurículoventriculares. El *bulbus cordis* embrionario en este grupo ya no genera un

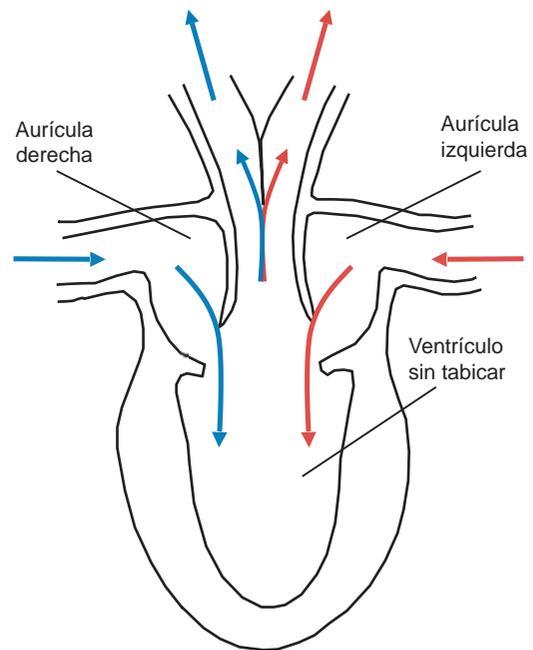


Figura 10.4. Esquema del corazón de los anfibios. Las flechas azules indican el flujo de sangre pobre en O_2 . Las flechas rojas indican el flujo de la sangre oxigenada.

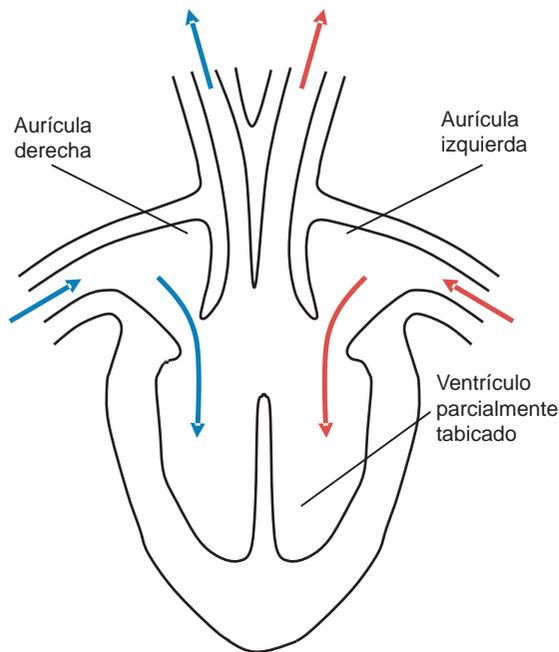


Figura 10.5. Esquema del corazón de los reptiles (en el caso de los cocodrilos el esquema general presenta algunas peculiaridades de acuerdo a sus hábitos terrestres y acuáticos). Las flechas azules indican el flujo de sangre pobre en O_2 . Las flechas rojas indican el flujo de la sangre oxigenada.

como arterial sino que se divide para originar en adultos lo que corresponde a la base de las tres grandes arterias que salen del ventrículo: el tronco **pulmonar** y los troncos **aórticos izquierdo y derecho**.

En muchos aspectos el corazón de los cocodrilos y caimanes es bastante parecido a los demás reptiles. El *bulbus cordis* origina los tres troncos arteriales. En cada una de las salidas de estas tres arterias existe una **válvula semilunar** que impide que la sangre retorne al ventrículo una vez que ha salido hacia la arteria. El cono venoso está muy reducido aunque sigue actuando de cámara receptora del retorno de sangre sistémica (pobre en oxígeno). En otros aspectos el corazón se asemeja más a sus parientes las aves, también arco-saurios, ya que poseen el ventrículo totalmente dividido en dos cámaras, izquierda y derecha, por un tabique interventricular completo. En este caso, del ventrículo izquierdo sale el tronco pulmonar y el aórtico derecho, y del ventrículo derecho sale el tronco aórtico izquierdo. Sin embargo, un poco después de salir de sus respectivos ventrículos, los dos troncos aórticos se conectan a través de un conducto, el **forámen de Panizza**. Esta característica peculiar del grupo les permite poder controlar el modelo de circulación cardiaca de la

sangre, según esté respirando oxígeno del aire, o esté sumergido en el agua, por cruces de la sangre a través del forámen de Panizza, de modo que en algunos casos la sangre puede saltarse el paso por los pulmones. El “salto” de los pulmones supone una ventaja fisiológica porque se produce un aumento de la eficacia del riego sanguíneo cuando no hay aire fresco disponible (como ocurre cuando el animal está sumergido).

Parece que estos animales permiten el paso de la sangre por los pulmones cuando respiran el O_2 del aire, y el no hacerlo confiere ventajas fisiológicas en estados de hibernación, cuando la actividad metabólica es baja, el ritmo de la respiración disminuye y mantener un riego de los pulmones no supone ninguna ventaja.

Aves y mamíferos

Los corazones de aves y mamíferos poseen, por procesos de convergencia evolutiva, cuatro cámaras que se desarrollan a partir de la aurícula y el ventrículo del modelo básico de los peces. Estas cámaras se dividen totalmente por tabiques completos, quedando finalmente dos aurículas, derecha e izquierda y dos ventrículos, derecho e izquierdo. En ambos grupos el *bulbus cordis* embrionario origina dos troncos, uno pulmonar y otro aórtico.

Aunque estructuralmente son similares, el corazón de aves y mamíferos ha evolucionado a partir de diferentes grupos de amniotas, diferencia que se refleja en el desarrollo embrionario de cada grupo.

10.5. Funcionamiento del corazón de mamíferos

Tomando como modelo la especie humana, en mamíferos el corazón se sitúa en la cavidad torácica entre los pulmones. Consta de dos circuitos, uno pulmonar de baja presión hacia y desde el pulmón y el sistémico, hacia el resto de tejidos, de alta presión sanguínea. En mamíferos ambos circuitos están totalmente separados. La sangre procedente de los tejidos retorna al lado derecho del corazón a través de las venas cavas inferior y superior, entra a la aurícula derecha y de ahí pasa al ventrículo derecho por las contracciones que se producen en los músculos que rodean la aurícula, que fuerzan a la sangre pobre en oxígeno a moverse hacia el ventrículo. Este a su vez se contrae y envía la sangre a los pulmones a través de la arteria pulmo-

nar. Por lo tanto en la circulación pulmonar está involucrado el lado derecho del corazón y la sangre que se transporta tiene presiones parciales de oxígeno bajas.

Una vez que se ha producido el intercambio gaseoso, y la sangre se oxigena de nuevo en los alveolos pulmonares, la sangre se dirige desde los pulmones hacia el lado izquierdo del corazón y accede a la aurícula izquierda a través de las venas pulmonares. Las contracciones musculares fuerzan a la sangre a pasar al ventrículo izquierdo, de modo que la sangre oxigenada sale a través de la arteria aorta y se dirige a los espacios tisulares del organismo (Figura 10.6). Por esta razón la pared del ventrículo izquierdo es tan gruesa, debido a sus células musculares, y permite enviar la sangre con una presión elevada desde el ventrículo hacia la aorta. Y de ahí al resto de vasos que forman el circuito sistémico. Las válvulas auriculoventriculares, derecha o mitral, e izquierda o tricúspide, separan aurícula y ventrículo de cada lado del corazón.

Activación eléctrica del corazón

El corazón de vertebrados posee un tipo de musculatura especial, cardíaca, que se contrae en respuesta a las señales eléctricas. En los vertebrados existe un grupo de células encargadas de generar la contracción inicial en el corazón: son células conocidas como marca-

pasos, localizadas en el **nódulo senoauricular** o **senoauricular (SA)** de la aurícula derecha. El impulso generado por este grupo de células se transmite rápidamente a las dos aurículas, debido a la capacidad que tienen las células musculares cardíacas de establecer conexiones físicas y eléctricas entre sí. Una vez que las señales eléctricas han llegado a las aurículas se conducen a un área del corazón denominada **nódulo atrioventricular** o **auriculoventricular (AV)**, que retrasa la señal ligeramente antes de pasarla a los ventrículos y provocar su contracción. De este modo se consigue que los ventrículos se llenen completamente antes de que se contraigan, en el momento en que las aurículas se relajan. El nódulo SA y las células musculares del corazón reciben la información del sistema nervioso y de los mensajeros químicos que transporta la sangre. Ambas aportaciones son importantes para regular el ritmo cardíaco y la fuerza de la contracción ventricular. Aún así, el corazón de un vertebrado controla su propio latido sin necesidad de la acción del sistema nervioso (Figura 10.7).

Las cámaras del corazón no actúan de forma independiente a pesar de que pertenezcan al circuito pulmonar o sistémico, y la fase de contracción de las aurículas y los ventrículos, o **sístole**, se coordina de forma perfecta con fases de relajación, o **diástole**. Las aurículas se contraen de forma simultánea justo antes de la contracción ventricular. Los dos ventrículos es-

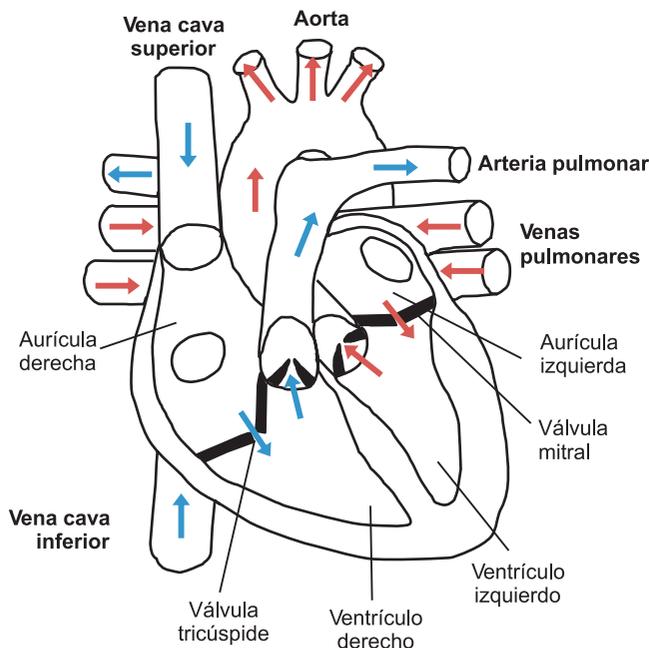


Figura 10.6. Esquema del corazón de aves y mamíferos. Las flechas azules indican el flujo de sangre pobre en O_2 . Las flechas rojas indican el flujo de la sangre oxigenada.

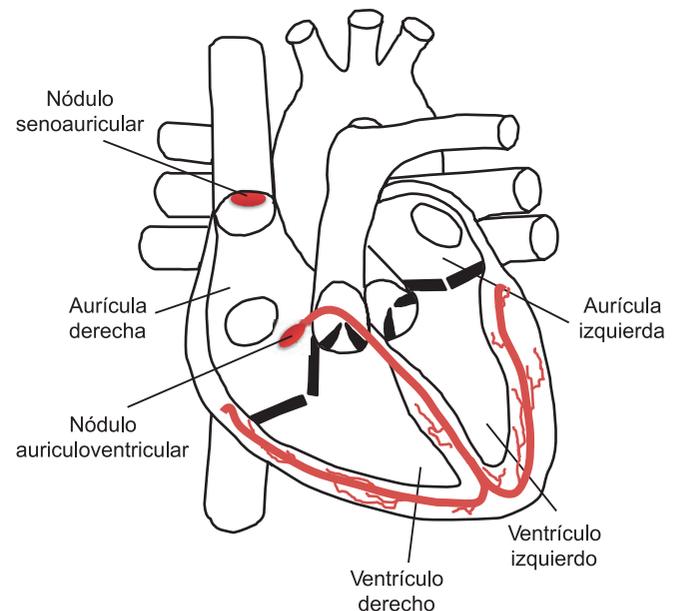


Figura 10.7. La activación eléctrica del corazón se produce por la excitación de unas células marcapasos que forman el nódulo senoauricular (SA).

tán relajados en diástole cuando las aurículas se contraen. Es entonces cuando los ventrículos se llenan con la sangre proveniente de estas, justo antes de que se contraigan y entren en sístole. A la secuencia de contracción y relajación del corazón se le denomina **ciclo cardíaco** y consiste en una sístole y una diástole de las aurículas y ventrículos.

La contracción ventricular tiene como consecuencia un aumento rápido de la presión sanguínea en ambos ventrículos, para que la sangre sea expulsada con fuerza hacia las arterias aorta y pulmonar. La presión máxima medida en el circuito sistémico en el nivel máximo de expulsión ventricular hacia la aorta recibe el nombre de **presión sistólica**. La presión medida justo antes de la expulsión de la sangre a través del ventrículo es la **presión diastólica**. Estos dos valores tienen importancia clínica y generalmente nos dan una idea de posibles situaciones de hipertensión (presión sistólica/presión diastólica).

10.6. Panorámica del sistema cardiovascular

Para hacerse una idea de cómo cada tipo de sistema cardiovascular cubre las necesidades de los diferentes vertebrados, es casi inevitable medir la eficacia re-

lativa de sus corazones. Con toda probabilidad esto nos hará llegar a conclusiones equivocadas ya que se puede caer en la tentación de pensar que los vertebrados primitivos tienen un diseño de sistema circulatorio imperfecto, y de considerar la estructura del corazón de mamíferos como la óptima. Nada más lejos de la realidad, lo cierto es que cada grupo ha evolucionado bajo unas presiones ambientales diferentes a lo largo de millones de años, que son las responsables de seleccionar una estructura eficaz para poder cubrir las necesidades fisiológicas de los animales con el menor gasto energético. Así, muchos de los corazones parcialmente tabicados o con tabiques incompletos confieren a los animales que los poseen grandes ventajas para poder sacar el mejor partido al medio en que viven, por lo que deben ser considerados como estructuras especializadas y adaptaciones. Este diseño es realmente eficaz, ya que permite a los peces pulmonados, por ejemplo, realizar ajustes fisiológicos circulatorios en función de la disponibilidad de oxígeno en el medio. Los vertebrados primitivos son extraordinariamente flexibles en lo que a sistema cardiovascular se refiere, lo que posibilita que puedan producirse ajustes tanto cuando la respiración es aérea como cuando el intercambio gaseoso se produce en el agua. Por lo tanto no están menos adaptados a sus respectivos ambientes de lo que lo están los sistemas circulatorios de vertebrados derivados, como aves y mamíferos.

Cuestiones de repaso

1. Un sistema circulatorio consta de varios elementos, ¿cuáles son estos elementos?, ¿qué papel tiene cada uno?
2. Dentro de los vertebrados existen diversos tipos de sistema circulatorio. Dibujar de forma esquemática cada uno, indicando en qué grupo de vertebrados se puede encontrar.
3. Explicar la evolución del corazón a lo largo de los vertebrados indicando el papel de las innovaciones que se producen.
4. ¿Qué es el sistema linfático?
5. ¿Qué es la presión sistólica? ¿y la presión diastólica? Explicar brevemente la importancia clínica de estos dos valores.

Questionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. Los reptiles consiguen un mejor control de su circulación gracias a:
 - a) tener un corazón de cuatro cámaras
 - b) la presencia de dos aortas
 - c) tener una separación total de la circulación sistémica y la circulación pulmonar
 - d) existir separación total entre la sangre oxigenada y la no oxigenada
2. En el ciclo cardíaco, la contracción de los ventrículos corresponde a:
 - a) la miástole
 - b) la sístole

- c) la diástole
d) el latido
3. El líquido intersticial acumulado fuera de los capilares retorna a la circulación a través de:
a) el mismo bombeo del corazón lo impulsa hacia las venas
b) el sistema linfático
c) un sistema de transporte activo
d) la difusión hacia las venas
4. La válvula tricúspide:
a) impide el retorno de la sangre desde la aurícula hacia las venas
b) impide el retorno de la sangre desde el ventrículo derecho a la aurícula derecha
c) impide el retorno de la sangre desde el ventrículo izquierdo a la aurícula izquierda
d) impide el retorno de la sangre desde las arterias hacia el ventrículo
5. En reptiles, las válvulas semilunares se encuentran:
a) separando la aurícula izquierda del ventrículo izquierdo
b) separando la aurícula derecha del ventrículo derecho
c) separando la aurícula izquierda de la aurícula derecha
d) a la salida de los tres troncos arteriales
6. Los anélidos tienen:
a) un sistema circulatorio abierto
b) un sistema circulatorio cerrado
c) no tienen sistema circulatorio
d) sistema circulatorio doble
7. El ritmo cardiaco se controla:
a) de forma independiente del sistema neuroendocrino
b) a través de hormonas
c) por el sistema nervioso autónomo
d) por sistema nervioso autónomo y el sistema endocrino
8. Indicar cuál de los siguientes esquemas es correcto:
a) arteriola-vena-capilar
b) ventrículo derecho-vena pulmonar-aurícula izquierda
c) arteria-capilar-vena
d) arteria pulmonar-aurícula izquierda-ventrículo izquierdo
9. El corazón de anfibios tiene:
a) dos aurículas y un ventrículo
b) dos ventrículos y una aurícula
c) dos aurículas y dos ventrículos
d) una aurícula y un ventrículo
10. Las trabéculas son:
a) huecos de las aurículas en el corazón de las aves
b) huecos del ventrículo en el corazón de los anfibios
c) huecos de los ventrículos en el corazón de cocodrilos
d) huecos de la aurícula en el corazón de peces
11. Entre las ventajas del sistema circulatorio cerrado frente al abierto encontramos:
a) una ralentización de la velocidad del líquido circulante mejorando el intercambio de gases
b) la posibilidad de dirigir selectivamente la sangre a los tejidos gracias a la resistencia variable de los vasos
c) que no precisan de una bomba muscular que impulse el líquido circulatorio
d) que toleran menores niveles de actividad metabólica
12. En la circulación de mamíferos:
a) la presión en el circuito pulmonar es mayor que en el circuito sistémico
b) la sangre oxigenada y la no oxigenada se mezclan en el pulmón
c) la presión sistémica es mayor que la presión pulmonar
d) se maximiza el intercambio gaseoso al enviar la sangre con mayor concentración de dióxido de carbono hacia el pulmón
13. Los ganglios del sistema linfático producen:
a) plaquetas
b) linfocitos
c) leucocitos
d) eritrocitos

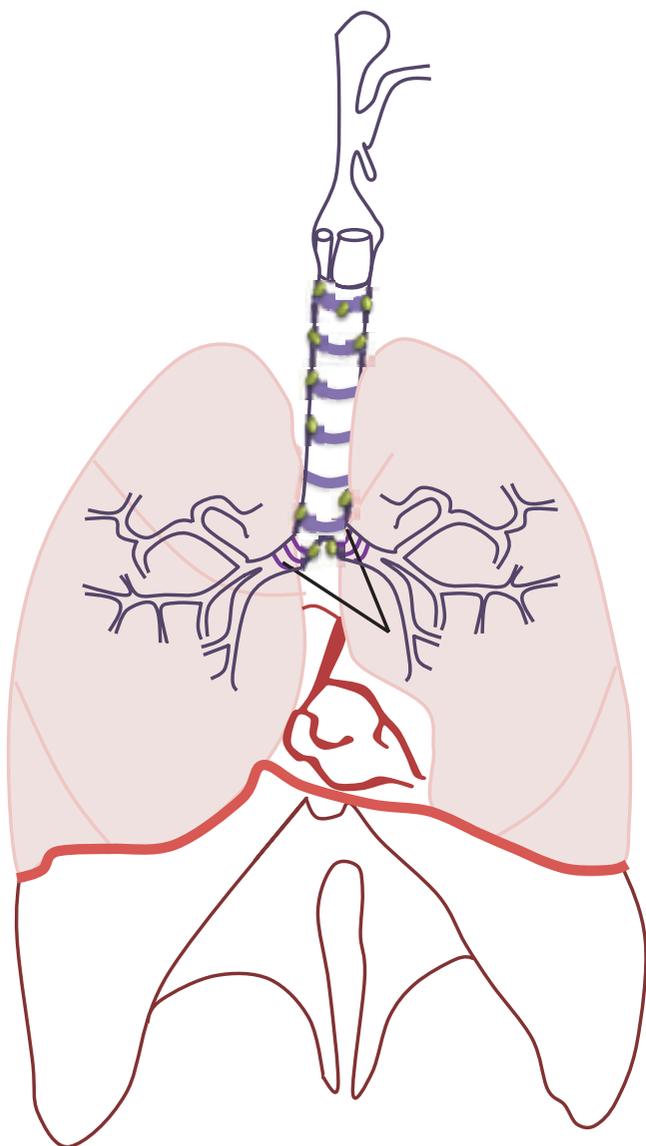
14. La arteria pulmonar:
- a) llega al ventrículo izquierdo
 - b) llega a la aurícula derecha
 - c) sale del ventrículo derecho
 - d) sale desde el ventrículo izquierdo
15. El potencial de acción del latido cardiaco se origina en:
- a) el nódulo de Ranvier
 - b) el nódulo seno-auricular
 - c) el haz de His
 - d) el nódulo auriculo-ventricular
16. Las venas pulmonares:
- a) salen con sangre oxigenada al ventrículo derecho
 - b) salen con sangre oxigenada de la aurícula derecha
 - c) llegan con sangre oxigenada al ventrículo izquierdo
 - d) llegan con sangre oxigenada a la aurícula izquierda
17. El corazón tetracameral se encuentra en:
- a) reptiles
 - b) aves
 - c) anfibios
 - d) peces
18. El forámen de panizza se encuentra en:
- a) aves
 - b) cocodrilos
 - c) mamíferos
 - d) anfibios
19. La linfa desempeña:
- a) función defensiva y de transporte de grasas desde el intestino a la sangre
 - b) función defensiva y de transporte de hidratos de carbono desde el intestino a la sangre
 - c) solo función defensiva
 - d) solo función de transporte de moléculas hacia la sangre
20. En anfibios la sale del ventrículo a través de:
- a) la válvula mitral
 - b) la válvula espiral
 - c) la válvula tricúspide
 - d) la válvula interauricular

Bibliografía utilizada

- Brusca, R. C.; Brusca, G. J. *Invertebrados* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Curtis, H.; Barnes, S.; Schnek, A.; Masarini, A. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2008.
- Freeman, S. *Biología* (3.^a Ed.). Pearson-Addison Wesley. 2009.
- Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A.; l'Anson, H.; Eisenhour, D. *Principios integrales de zoología* (13.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill. 2006.
- Kardong, K. V. *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Mader, S. S. *Biología* (9.^a Ed.). Mc Graw Hill. 2008.
- Muñoz, A.; Perez, J.; da Silva, E. *Manual de zoología*. Colección manuales UEX-65. Universidad de Extremadura. 2009.
- Randall, D.; Burggren, W.; French, K. *Eckert: Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones* (4.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana. 1998.
- Rupert, E.; Barnes, D. *Zoología de los invertebrados* (6.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Sadava, D.; Heller, H. C.; Orians, G. H.; Purves, W. H.; Hillis, D. M. *Vida. La Ciencia de la Biología* (8.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2009.

CAPÍTULO 11

SISTEMAS RESPIRATORIOS



Índice de contenidos

- 11.1. Introducción
- 11.2. Respiración celular y extracelular
- 11.3. Intercambio gaseoso
- 11.4. Evolución del sistema respiratorio
- 11.5. Pigmentos respiratorios

RESUMEN

Los sistemas respiratorios animales están relacionados con el intercambio de gases entre las células y el entorno que las rodea. El O_2 es un elemento imprescindible para la supervivencia de las células, ya que está involucrado en la respiración celular, donde se obtiene energía mediante procesos de oxidación de determinadas moléculas y se genera CO_2 que debe ser eliminado. Mientras que en metazoos primitivos y relativamente simples, la difusión es suficiente para hacer llegar este O_2 a todas las células del organismo, la aparición de animales estructuralmente más complejos y de mayor tamaño va ligada a la aparición de sistemas que aseguran el transporte de oxígeno a las células y la eliminación del dióxido de carbono generado en ellas durante el metabolismo celular. Hay que tener en cuenta que la fuente de O_2 , denominada medio respiratorio, es el aire en animales terrestres y el agua para la mayoría de los animales acuáticos. La diferencia de medio del cual extraer el O_2 que necesitan las células ha modelado a lo largo del tiempo diferentes sistemas respiratorios, más o menos complejos anatómicamente, pero muy eficaces a la hora de extraer el O_2 del medio externo que rodea a cada grupo de metazoos.

En muchos animales, la mayor parte de los tejidos no tiene acceso directo al medio respiratorio. En estos casos, la superficie respiratoria es un epitelio húmedo y delgado que separa el medio externo de la sangre u otro líquido circulante, encargado de transportar los gases hacia y desde las células del resto del organismo.

Objetivos de estudio:

- Conocer los distintos sistemas respiratorios desde un punto de vista anatómico, en invertebrados y vertebrados.
- Entender cómo distintas morfologías y estructuras han contribuido a la adaptación de grupos de animales a diferentes ambientes y hábitos.
- Conocer los distintos pigmentos respiratorios que contribuyen al transporte de gases en los distintos fluidos circulantes.
- Entender cómo se produce el intercambio gaseoso.
- Entender el funcionamiento fisiológico básico del sistema respiratorio.

11.1. Introducción

Los sistemas respiratorios animales están relacionados con el intercambio de gases entre las células y el entorno que las rodea. Los sistemas respiratorios animales favorecen el transporte de oxígeno a las células y la eliminación del dióxido de carbono generado en ellas durante el metabolismo celular.

11.2. Respiración celular y extracelular

En sentido biológico, el término respiración es aplicado a dos procesos distintos. El proceso por el cual las células de los distintos organismos producen ATP se denomina respiración celular. Este proceso químico llevado a cabo en el interior de las células necesita del aporte externo de oxígeno y produce, entre otros compuestos, dióxido de carbono que debe ser eliminado. Por su parte, el proceso de intercambio gaseoso entre el medio externo y el medio interno de un organismo es lo que se conoce como respiración extracelular. En este proceso los distintos organismos captan oxígeno del medio ambiente en el que viven y, a su vez, desprenden a este medio ambiente externo el dióxido de carbono generado en el interior de las células como producto del catabolismo celular (Figura 11.1).

11.3. Intercambio gaseoso

La transferencia de gases, oxígeno y dióxido de carbono se realiza pasivamente desde el medio ambiente externo a través de las superficies respiratorias por difusión. Para poder llevar a cabo este proceso es necesario que las superficies respiratorias sean lo más amplias posibles y que la distancia a través de la que se realiza la difusión sea lo más pequeña posible. El intercambio gaseoso se produce a través de superficies respiratorias como la propia superficie corporal, los sistemas traqueales, las branquias y los pulmones. Cada una de estas estructuras especializadas están adaptadas para obtener de forma muy eficiente oxígeno en un ambiente determinado.

En los animales, tanto la necesidad de oxígeno como la producción de dióxido de carbono aumen-

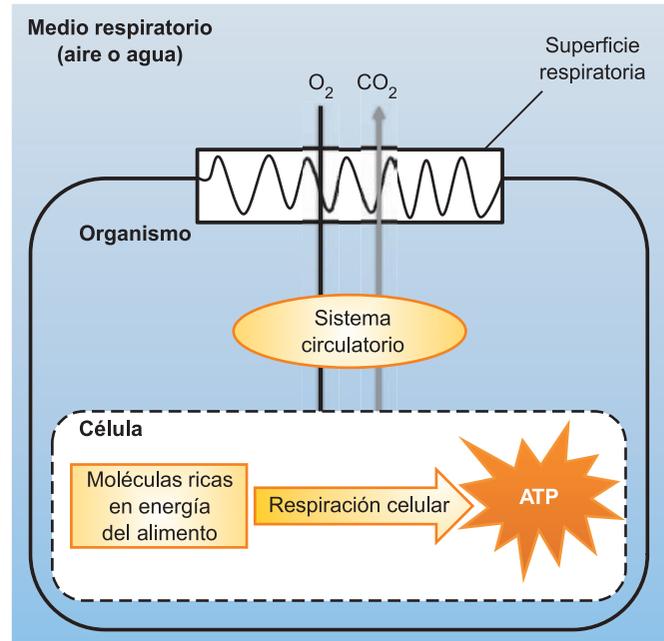


Figura 11.1. La ventilación, el sistema circulatorio y la respiración celular están involucrados en el intercambio de gases. En la mayoría de los metazoos el O_2 y el CO_2 se intercambian a través de la superficie de los pulmones, branquias, piel, etc. Estos gases se transportan desde y hacia las células de los tejidos por medio del sistema circulatorio, donde tiene lugar el intercambio gaseoso en el fluido circulante (sangre o hemolinfa).

tan en función de la masa corporal del organismo. Por otra parte, la tasa de transferencia de los gases se encuentra estrechamente relacionada con el área de superficie corporal. Como es sabido, para una esfera el área aumenta respecto al cuadrado de su diámetro, mientras que su volumen lo hace en función del cubo de su diámetro. Esto implica que, en animales de pequeño tamaño, las distancias de difusión son muy pequeñas mientras que la relación superficie/volumen corporal es muy grande. Por ello, en animales de tamaño microscópico como los protozoos el intercambio gaseoso puede realizarse por simple difusión. Del mismo modo, en los animales que presentan un mayor tamaño las distancias de difusión sufren un incremento, mientras que la relación superficie/volumen corporal disminuye considerablemente. Estos animales contrarrestan esta posible disminución en la relación superficie/volumen, desarrollando determinadas áreas especializadas que aumentan la superficie de contacto necesaria para el intercambio de gases entre las células y el medio externo. Estas amplias superficies están constituidas por una fina capa de célu-

las con un grosor de entre 0,5 y 15 μm que forman lo que se conoce como epitelio respiratorio.

11.4. Evolución del sistema respiratorio

De entre los factores que han jugado un papel decisivo en la evolución de los distintos sistemas de intercambio gaseoso entre el medio ambiente y las células de los animales, el tamaño corporal, las necesidades metabólicas y el hábitat pueden considerarse como los factores más críticos.

Respiración a través de la superficie corporal

Este tipo de intercambio gaseoso a través de la superficie corporal es realizado por organismos cuyo hábitat está estrechamente relacionado con ambientes acuáticos o que presentan una elevada humedad. Esta respiración a través de la superficie corporal es llevada a cabo tanto por organismos invertebrados como vertebrados. En determinados grupos de invertebrados como los poríferos, los cnidarios o los platelmintos, la membrana plasmática de cada célula está bastante próxima al medio externo, por lo que el intercambio de gases se lleva a cabo directamente a través de la superficie corporal por difusión. A su vez, determinados anélidos y artrópodos, además de los anfibios realizan el intercambio gaseoso a través de la superficie corporal a pesar de poseer sistemas circulatorios que transportan los gases entre las células y el medio externo, lo que se conoce como respiración cutánea. En estos organismos la difusión no es un mecanismo efectivo a la hora de llevar a cabo el intercambio gaseoso. Es por ello que estos organismos presentan determinadas características que favorecen este intercambio gaseoso por medio de la superficie de su cuerpo. Estos animales poseen una amplia superficie de contacto con el medio externo en relación con su volumen, es decir, presentan formas aplanadas o esféricas. Además, su superficie corporal suele ser fina y permeable a los gases y su sistema circulatorio está muy extendido a lo largo de la superficie corporal y, en el que pequeños vasos sanguíneos favorecen la reducción de las distancias de difusión para la distribución de los gases que contienen a través de la superficie corporal.

Respiración Branquial

De los sistemas de intercambio gaseoso entre el medio ambiente y las células, desarrollados en organismos pluricelulares a lo largo de la historia de la vida en la Tierra, las branquias son las estructuras corporales más eficaces para la respiración en medios acuáticos. Las branquias proporcionan una superficie de intercambio muy amplia, necesaria para la realización del intercambio gaseoso en un medio donde la densidad de oxígeno es mucho menor que la existente en el medio aéreo. Las branquias son extensiones de la superficie corporal de los organismos que favorecen el intercambio de oxígeno por difusión a través de un epitelio muy fino, que en animales vertebrados está cubierto por una amplia red de capilares sanguíneos.

Las branquias se han desarrollado tanto en organismos acuáticos invertebrados como vertebrados. En ambos grupos de organismos las branquias pueden ser externas o internas. La superficie de las branquias externas está en contacto directo con el agua, mientras que, en el caso de las branquias internas, es necesario hacer llegar el agua a su superficie.

En los invertebrados encontramos una amplia diversidad de estructuras branquiales desarrolladas en la superficie externa o interna del organismo. Los equinodermos como las estrellas de mar tienen las branquias ampliamente distribuidas por el cuerpo y tienen una morfología simple. Muchos gusanos segmentados tienen branquias similares a aletas que se extienden desde cada segmento del cuerpo, o agrupaciones de branquias plumosas en la cabeza o la cola. Las branquias externas están presentes también en determinados moluscos como son algunos nudibranchios y en determinadas larvas acuáticas de insectos, mientras que encontramos branquias internas en los crustáceos. Las branquias internas suelen encontrarse en regiones específicas del cuerpo. Así, en determinados crustáceos como los malacostráceos se desarrollan en un espacio interno denominado cámara branquial.

Por su parte, las branquias de los organismos vertebrados acuáticos pueden ser externas o internas. En cuanto a las primeras, estas se encuentran presentes en las larvas de los anfibios, aunque determinadas especies de salamandras mantienen las branquias externas desarrolladas en el estadio larvario. Las branquias internas de los vertebrados son características de los peces y se encuentran asociadas a las denominadas hendiduras branquiales. En estos organismos

el sistema de branquias desarrolla una superficie muy extensa de intercambio para poder extraer del medio acuático la mayor cantidad de oxígeno que pueda ser empleado en los distintos procesos celulares. Como se ha comentado anteriormente, para poder llevar a cabo de una forma eficiente el intercambio gaseoso a través de las branquias internas, es necesario hacer llegar a estas el agua del medio. Para ello, tanto los condrictios (peces cartilagosos como tiburones, rayas y quimeras) como los actinopterigios (peces óseos) han desarrollado distintas estrategias para conducir el agua a través de las branquias.

En los peces condrictios, el avance del animal a lo largo del medio conduce el agua a través de las branquias. En estos peces, el agua entra por unos orificios situados en la superficie lateral denominados espiráculos, saliendo de nuevo al medio a través de cinco pares de hendiduras branquiales que se encuentran a ambos lados de la cabeza. Por su parte, los peces óseos han desarrollado una estrategia distinta a la de los anteriores para conducir el agua a través de las branquias. En los peces óseos el agua entra por la boca al tiempo que la salida al medio a través del opérculo permanece cerrada. Seguidamente, al cerrar la boca el agua atraviesa las branquias y es dirigida hacia el opérculo, que se abre permitiendo la salida del agua. El sistema de branquias de los peces óseos está formado por cuatro pares de branquias que se proyectan hacia una cavidad que se encuentra cerrada por el opérculo. En ambos grupos el flujo de agua es unidireccional, es decir, el agua entra o bien por la boca (peces óseos) o a través de los espiráculos (peces cartilagosos), atraviesa las branquias y sale al exterior por los laterales de las cámaras branquiales.

Las branquias de los peces se encuentran muy vascularizadas, y en ellas el flujo de agua transcurre en sentido contrario al flujo sanguíneo. Es decir, el intercambio gaseoso en las branquias de los peces utiliza un **flujo contracorriente**, por el cual la sangre menos oxigenada entra en contacto con el agua con mayor concentración de oxígeno. Este mecanismo es tan eficaz que las branquias pueden extraer un 80% de O_2 disuelto en el agua que se desplaza a través de estas superficies respiratorias.

Como medio respiratorio, el agua presenta ventajas y desventajas. Si bien permite mantener húmedas las membranas plasmáticas de las células de la superficie de las branquias, las concentraciones de O_2 en el

agua son bajas (lo son aún más en agua salada), por lo que las branquias deben ser muy eficaces para asegurar una tasa de transferencia de O_2 hacia el sistema circulatorio del animal, suficiente para que llegue a todas las células del organismo.

Sin embargo, las branquias son estructuras poco adecuadas para la respiración en ambientes terrestres. Esto es así porque estas extensiones húmedas de la superficie corporal, en tierra, constituyen una vía importante de pérdida de agua por evaporación. Al perder agua, las branquias se colapsarían por la adhesión de sus filamentos. Por ello, en la mayoría de los animales terrestres, desde un punto de vista evolutivo, no se han seleccionado este tipo de estructuras, y albergan las superficies respiratorias dentro del cuerpo, conectadas con el medio externo mediante tubos estrechos.

Respiración Traqueal

Como medio respiratorio, el aire ofrece más ventajas que el agua, ya que contiene una concentración de O_2 mucho más elevada (250 ml de O_2 por litro de aire, frente a los 8 ml por litro de agua). Por otro lado, O_2 y CO_2 se difunden más rápido en el aire que en el agua, por lo que las superficies respiratorias expuestas al aire no tienen que ser ventiladas tan energéticamente como las branquias (con el ahorro de energía que esto conlleva para los organismos).

Sin embargo estas ventajas van acompañadas de un problema evidente, que es la pérdida de agua, ya que las estructuras respiratorias deben estar húmedas, y en contacto con el aire, pierden agua por evaporación. En animales terrestres, este problema parece solventarse gracias a la presencia de superficies respiratorias plegadas. Aunque la más conocida es el pulmón de vertebrados, el sistema traqueal es el más común.

En grupos de artrópodos terrestres tan diversos como los insectos, los miriápodos y varios grupos de arácnidos, el intercambio gaseoso entre el medio ambiente y las células se produce a través de una serie de tubos ramificados (divergentes) denominados **tráqueas**. Este sistema de tubos o tráqueas, cuyas paredes presentan una estructura similar a la existente en la cutícula de los artrópodos, proceden de la invaginación de la superficie corporal del organismo. Las tráqueas contactan con el medio externo por medio de

una serie de **espiráculos**, que se disponen por pares a lo largo de los segmentos corporales. Los espiráculos regulan y protegen a las células de las tráqueas de la pérdida de agua, de partículas de polvo, además de controlar el flujo de aire en el interior de las tráqueas. Estas últimas se dividen en una serie de tubos denominados **traqueolas** que se ramifican alrededor de las células corporales (**Figura 11.2**). Determinadas áreas de la cutícula de las tráqueas, localizadas principalmente en la cavidad corporal y las patas, sufren un proceso de adelgazamiento que da lugar a un saco aéreo. Los sacos aéreos están implicados en el movimiento del aire a través del sistema traqueal, además de aligerar el peso corporal.

Por lo tanto, morfológicamente el sistema traqueal está compuesto por tráqueas, traqueolas y, en insectos alados, también de sacos aéreos:

- **Tráqueas:** son tubos cuticulares elásticos que conectan con el exterior a través de los espiráculos. Se adentran en el interior del cuerpo del insecto, ramificándose y haciéndose cada vez más finos. La composición celular de las tráqueas es, por tanto, la misma que la de la pared corporal del insecto, por lo que el revestimiento cuticular de las mismas se desprende en cada muda. La cutícula en cada tráquea suele estar esclerotizada y reforzada por anillos espirales llamados **tenidios**.
- **Traqueolas:** conjunto de tubos extremadamente finos que, generalmente, se encuentran en la parte final del sistema traqueal. Cada traqueola termina en una célula traqueolar, y general-

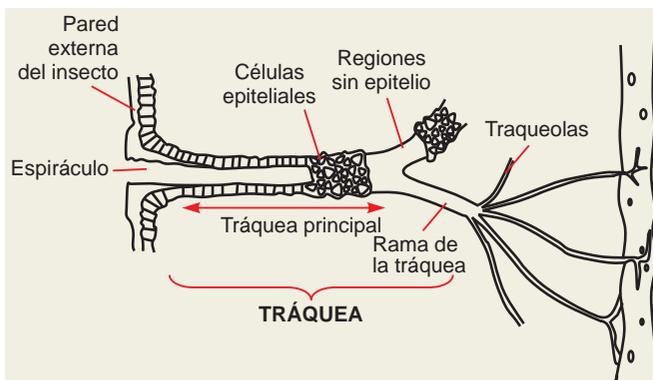


Figura 11.2. Esquema de una tráquea de insecto. Las tráqueas conectan directamente el medio externo con las células por lo que el sistema circulatorio de los animales que poseen tráqueas no se caracteriza por transportar O_2 y CO_2 .

mente parten de puntos aislados de las tráqueas, ramificándose entre los tejidos del insecto, sin penetrar en las células que los forman. Existen algunas excepciones, como el sistema muscular, en el cual, la alta demanda de oxígeno, especialmente de los músculos del vuelo, ha provocado que los tubos traqueales invadan las fibras musculares. El grosor de estos tubos es tan pequeño que la ventilación en ellas es imposible, y el transporte de gases tiene lugar por difusión acuosa. Esta limitación de la tasa de intercambio gaseoso podría ser una razón por la cual los artrópodos nunca han alcanzado tamaños extremadamente grandes.

- **Sacos aéreos:** son estructuras típicas de insectos alados, engrosamientos que se producen en determinados puntos de las tráqueas, formando numerosas vesículas o grandes cámaras de paredes finas. Entre sus principales funciones está la de contribuir a la ventilación mecánica del sistema traqueal mediante los movimientos respiratorios. También proporciona una importante reserva de oxígeno a aquellos insectos que realizan una gran actividad voladora.

Como la hemolinfa de algunos artrópodos, como los hexápodos, no transporta oxígeno, las tráqueas deben prolongarse hasta alcanzar directamente todos los órganos del cuerpo. De este modo, el O_2 y el CO_2 son intercambiados directamente entre las células de los tejidos y las traqueolas. La ventilación del sistema traqueal tiene lugar por difusión simple de los gradientes, así como por los cambios de presión inducidos por el animal. Casi todos los movimientos del cuerpo, o del sistema digestivo, hacen que el aire se mueva hacia fuera o hacia dentro de algunas tráqueas.

Respiración Pulmonar: los pulmones en invertebrados y vertebrados

A diferencia de los sistemas traqueales, que se ramifican por todo el organismo, los pulmones se caracterizan por una ubicación específica en el cuerpo. De este modo, como la superficie de los pulmones no está en contacto con las células de todos los tejidos, es necesaria la participación del sistema circulatorio para hacer llegar el O_2 y recoger el CO_2 de las células más alejadas. Los pulmones proceden de la invaginación de las superficies respiratorias que se encuentran densamente vascularizadas.

Los pulmones aparecen evolutivamente en las arañas, los caracoles y los vertebrados. Dentro de los invertebrados que han desarrollado pulmones implicados en el intercambio gaseoso, destaca un grupo de moluscos gasterópodos que comprende a los caracoles terrestres y a muchas especies dulceacuícolas conocidos como pulmonados (Pulmonata). En este grupo de moluscos la cavidad paleal (cavidad del manto) se ha transformado en un pulmón. En este pulmón el intercambio gaseoso se realiza por difusión a través de un pequeño orificio denominado **pneumostoma**. Otro grupo de invertebrados relacionados con el medio terrestre, los arácnidos (Arachnida), que incluyen a las arañas y escorpiones entre otros, han desarrollado unas estructuras procedentes de la invaginación de la pared abdominal ventral denominados pulmones en libro. Cada **pulmón en libro** está formado por un saco esclerotizado en el cual cada pared lateral está plegada formando laminillas con aspecto de hojas de un libro. En este tipo de pulmón la difusión de los gases se produce entre la sangre que circula por el interior de las laminillas y el aire que existe entre los espacios que se forman entre estas laminillas. En cada saco, existe un lado que no se pliega y forma una cámara de aire denominada atrio. El atrio se continúa con los espacios interlaminares y se comunica con el exterior por medio de una abertura denominada espiráculo. Al igual que sucede en el pulmón de los gasterópodos pulmonados el intercambio gaseoso se produce por difusión en los pulmones en libro. Es por esto que a este tipo de pulmones se les conoce como pulmones de difusión.

En los vertebrados, los pulmones están diseñados para facilitar el proceso de respiración en el medio aéreo. Estructuralmente, los pulmones de los vertebrados son bolsas elásticas localizadas en el interior del cuerpo que proceden de la evaginación del endodermo del tubo digestivo y se sitúan en posición ventral en relación a dicho tubo (**Figura 11.3**). Tanto en los peces pulmonados como en la mayor parte de los tetrápodos estos órganos respiratorios en individuos adultos son pares y se comunican con el medio externo por medio de la **tráquea**, que generalmente se divide en un par de bronquios. Cada **bronquio** se dirige a un pulmón ramificándose de manera sucesiva en una serie de pequeños **bronquiolos**. El intercambio de gases no se lleva a cabo en estos conductos. El sistema de bronquiolos termina en unos sacos diminutos llamados **alveolos**, que se encuentran recu-

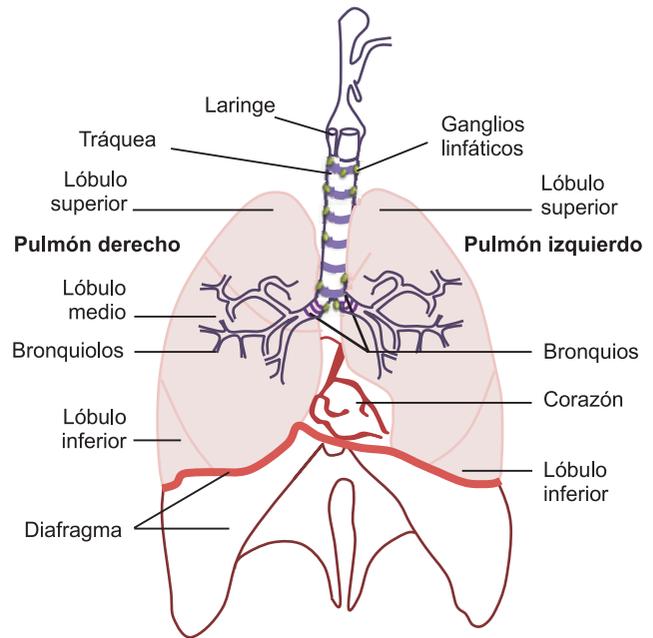


Figura 11.3. El tracto respiratorio humano se ramifica repetidamente desde el mayor conducto (tráquea) al más pequeño, el bronquiolo. Es en las regiones terminales de los bronquiolos, denominadas alveolos, donde finalmente se produce el intercambio gaseoso.

biertos de capilares. En los vertebrados que presentan una estructura corporal delgada y alargada, uno de los pulmones se encuentra reducido y en el caso de la mayor parte de los ofidios (serpientes) y determinadas especies de anfisbénidos (culebrillas ciegas), su sistema respiratorio solo presenta un único pulmón. Como veremos más adelante al hablar de la ventilación pulmonar, un volumen importante de aire permanece en las vías respiratorias pulmonares (tráquea, bronquios y bronquiolos) tras cada fenómeno de **exhalación**. Durante el siguiente proceso ventilatorio (**inhalación**), este volumen de aire retorna de nuevo a los pulmones antes de que el aire procedente del exterior llegue a ellos y se mezcle con el primero. Este volumen de aire que permanece en las vías respiratorias pulmonares se conoce como espacio muerto o **volumen residual**; al volumen total de aire que es inhalado se le denomina **volumen de ventilación**. La relación entre ambos volúmenes en los vertebrados es distinta para cada especie.

En los mamíferos, como en la mayor parte de vertebrados que presentan ventilación aérea, la ventilación pulmonar es de tipo bidireccional. Por medio de un flujo bidireccional el aire penetra al interior del ór-

gano respiratorio, en este caso el pulmón y, posteriormente, retorna al medio externo por las mismas vías por las que entró. Además, el proceso de ventilación de los mamíferos se produce por medio de lo que se conoce como bomba de aspiración. Mediante este tipo de bomba, característica de los amniotas terrestres, la caja torácica se expande y comprime y/o el diafragma se desplaza hacia adelante o hacia atrás generando una presión positiva (el aire es expulsado) o una presión negativa (el aire es desplazado al interior de los pulmones). Es por esto que durante el proceso de ventilación pulmonar de los mamíferos están implicados el diafragma y la caja torácica.

Durante cada proceso de inhalación los músculos intercostales externos se contraen, las costillas giran y el esternón se desplaza anteriormente. Debido a que las costillas están inclinadas y presentan una forma arqueada, cuando estas giran se desplazan hacia fuera y hacia delante. Esto provoca que la caja torácica que alberga a los pulmones se expanda. La expansión de la caja torácica se ve, a su vez, favorecida por la contracción del diafragma. La contracción del diafragma, que presenta una forma abovedada, provoca que este se aplane aumentando el tamaño de la cavidad torácica. Como consecuencia y, debido a la naturaleza elástica de los pulmones, estos se expanden para ocupar el espacio existente en la cavidad torácica favoreciendo la entrada de aire en ellos.

Durante el siguiente proceso de la ventilación, la exhalación, los músculos intercostales internos en este caso, tiran de las costillas hacia atrás. Por su parte, el diafragma se relaja y retoma su forma abovedada. Como consecuencia de la relajación del diafragma y de la retracción de las costillas, la caja torácica disminuye su volumen y fuerza al aire presente en los pulmones a salir de ellos.

En los pulmones, el intercambio de gases se produce por la diferente concentración de oxígeno y dióxido de carbono que existe entre los alveolos pulmonares y la sangre de los capilares sanguíneos. Al llegar a los alveolos, la sangre presenta una elevada concentración de dióxido de carbono mientras que su contenido en oxígeno es muy pobre. Debido a que la presión de oxígeno en los alveolos pulmonares es mayor que la presión de oxígeno existente en la sangre que llega por los capilares sanguíneos, el oxígeno atraviesa las paredes de los alveolos y de los capilares sanguíneos y llega hasta la sangre por difusión. Este fe-

nómeno se produce hasta que la presión de oxígeno entre los alveolos y los capilares se iguala. En el caso del dióxido de carbono, la presión parcial de este gas en la sangre de los capilares sanguíneos es muy elevada a su paso por los alveolos pulmonares con respecto a la presión existente en estos últimos. En este caso, el CO₂ difunde a través de las paredes capilares y alveolares hasta el interior de los alveolos, favoreciendo de este modo la eliminación de este al medio externo a través de su paso por los distintos conductos del sistema pulmonar.

La transición de un estilo de vida acuático a un estilo de vida terrestre en la historia evolutiva de los vertebrados ha implicado una sustitución de los órganos relacionados con la ventilación acuática por otros órganos relacionados con la ventilación aérea. Los pulmones con ventilación aérea se desarrollaron de manera previa al paso hacia tierra firme. Sin embargo, el desarrollo de una bomba eficaz de aspiración no ocurrió hasta millones de años después del establecimiento de los vertebrados en el medio terrestre. La presencia de los pulmones en el interior del cuerpo de los vertebrados mantiene en un entorno húmedo a las estructuras encargadas del intercambio gaseoso. A lo largo de la historia evolutiva de los vertebrados se observa un aumento en la superficie interna de los pulmones, relacionado con la ocupación de distintos y diversos hábitats terrestres. Los primeros pulmones que se desarrollaron en los ancestros de los tetrápodos, los “peces de aletas carnosas” o sarcopterigios y cuyos representantes actuales son tres únicos géneros de peces pulmonados o dipnoos y el celacanto *Latimeria*, probablemente desarrollaban una función de complemento a las branquias en periodos de sequía. Consistían en un par de pequeños sacos que presentaban una importante red de capilares sanguíneos rodeando su fina superficie. Tras el paso al medio terrestre, el par de pulmones desarrolló una estructura más elaborada, en la que su superficie interna se encuentra dividida aumentando su superficie respiratoria. Estas divisiones sin tabiques internos están presentes en los anfibios, en los que las divisiones son menores en los urodelos (salamandras) y están más extendidas en los anuros (ranas y sapos). En los reptiles existe una clara compartimentación de la superficie interna de los pulmones, que se mantiene en las aves. A esto se une, en este grupo de amniotas terrestres, el desarrollo de un sistema de **sacos aéreos** no vascularizados que proporcionan un continuo apor-

te de oxígeno necesario para el vuelo. Esta compartimentación alcanza en mamíferos un máximo grado de desarrollo, en el que millones de pequeños alveolos rodeados de una densa red de capilares sanguíneos aumentan de manera considerable el área para la realización del intercambio gaseoso.

11.5. Pigmentos respiratorios

Tras difundirse a través de las paredes de los distintos epitelios respiratorios de los vertebrados, el oxígeno se une a un pigmento respiratorio. En los vertebrados este pigmento respiratorio es la hemoglobina. El pigmento respiratorio provoca un aumento considerable del contenido de oxígeno en la sangre, una vez que se combina con el oxígeno. La ausencia de pigmentos respiratorios en la sangre disminuiría considerablemente su contenido en oxígeno.

Los pigmentos respiratorios son complejos proteínicos y de iones metálicos, que poseen la peculiaridad de presentar una coloración característica. Este color característico varía y cambia en proporción al contenido en oxígeno. En la **hemoglobina** por ejemplo, se pasa de un color rojo intenso cuando este pigmento está saturado en oxígeno a presentar un tono rojo-pardo oscuro al desoxigenarse. En el caso de este pigmento respiratorio, a la molécula de hemoglobina unida a oxígeno se le denomina oxihemoglobina, mientras que a la molécula carente de oxígeno se le conoce como desoxihemoglobina. Es el pigmento respiratorio de casi todos los vertebrados y de una amplia variedad de invertebrados. Consta de cuatro subunidades, cada una de ellas con un grupo hemo, que contiene un átomo

de hierro en su centro. Es el hierro el que se une al oxígeno, por lo que cada molécula de hemoglobina puede transportar hasta cuatro moléculas de O_2 . Como todos los pigmentos respiratorios, la unión de la hemoglobina al O_2 tiene que ser reversible, ya que debe liberar este gas en todos los tejidos del organismo.

En lo que respecta a la afinidad de la hemoglobina por el monóxido de carbono, esta es 200 veces mayor que la que presenta respecto al oxígeno. Esto provoca que, aunque existan niveles muy bajos de presión parcial de monóxido de carbono, este gas desplace al oxígeno y sature la hemoglobina. En este caso la molécula de hemoglobina saturada de monóxido de carbono se conoce como carboxihemoglobina.

Además de en los vertebrados, como se ha mencionado anteriormente, la hemoglobina es el pigmento respiratorio presente en la sangre de determinados grupos de invertebrados como los anélidos y varios grupos de moluscos. En artrópodos se puede observar, dentro de los insectos, en las larvas de unos mosquitos no picadores, los quironómidos (estas larvas rojas se usan comúnmente en pesca y acuariofilia). Otros tipos de pigmentos respiratorios están presentes en la sangre de diversos grupos de invertebrados. La **hemeritrina** se encuentra presente en la sangre de grupos tan distintos como los priapulidos, los anélidos y los braquiópodos. Además de presentar hemoglobina o hemeritrina, dentro del linaje de los anélidos encontramos también a distintas especies que presentan **clorocruorina** como pigmento respiratorio. Por último, la **hemocianina** es el pigmento presente en los moluscos y los artrópodos. Esta molécula tiene cobre como componente de unión al oxígeno molécula por lo que en combinación con el oxígeno presenta una coloración azulada y en ausencia de este es incolora.

Cuestiones de repaso

1. Explicar las ventajas y desventajas que se encuentran los animales a la hora de respirar según el medio donde vivan (acuático o terrestre).
2. ¿Qué es una tráquea? ¿Qué tipo de animales las poseen? Hacer un esquema de las partes que la componen indicando cómo se produce el transporte de oxígeno.
3. Realizar un cuadro donde se muestren los sistemas de intercambio gaseoso que se conocen, indicando cómo se realizan y las ventajas y desventajas que presentan.
4. Explicar cómo se produce el intercambio gaseoso en mamíferos exponiendo la función de los distintos elementos que participan.
5. ¿Qué es la hemoglobina? Explicar su papel dentro del organismo.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

- De las siguientes afirmaciones indicar cuál es la correcta:
 - la inspiración agranda la caja torácica
 - la espiración agranda la caja torácica
 - la inspiración y la espiración se realizan al mismo tiempo
 - la inspiración disminuye la caja torácica
- Indicar cuál de las siguientes afirmaciones es falsa :
 - en las superficies respiratorias se realiza el intercambio gaseoso
 - en los pulmones el aire entra y sale gracias a los cambios que sufre la caja torácica
 - los órganos respiratorios internos mantienen húmedas sus superficies evitando la pérdida de agua
 - en los órganos respiratorios internos el intercambio gaseoso se realiza por transporte activo
- La molécula encargada de transportar el oxígeno en los mamíferos es:
 - la inmunoglobina
 - la hemoglobina
 - la hemocianina
 - la hemiglobina
- Los sacos aéreos proporcionan un aporte continuo de oxígeno a:
 - anélidos
 - aves
 - cocodrilos
 - moluscos
- Los pigmentos respiratorios son:
 - complejos proteínicos y de iones metálicos
 - enzimas
 - derivados lipídicos
 - hormonas
- Los insectos presentan un sistema respiratorio con:
 - branquias
 - bronquios
 - tráqueas
 - pulmones
- En la inhalación de aire por el aparato respiratorio en mamíferos participa;
 - el omóplato
 - la faringe
 - el bíceps
 - el diafragma
- Durante la exhalación:
 - se relajan los músculos intercostales y se contrae el diafragma
 - se contraen los músculos intercostales y se relaja el diafragma
 - la caja torácica se expande y se relaja el diafragma
 - la caja torácica disminuye y se relaja el diafragma
- La ausencia de pigmentos respiratorios en la sangre:
 - disminuye considerablemente su contenido en oxígeno
 - aumenta considerablemente su contenido en hierro
 - disminuye los niveles de CO_2 disuelto
 - no provoca ningún cambio en términos de presencia de oxígeno
- La hemocianina puede encontrarse en:
 - equinodermos
 - moluscos
 - anélidos
 - cnidarios
- Una característica común de los sistemas respiratorios es:
 - presentar superficies impermeables
 - presentar superficies cartilaginosas
 - presentar grandes superficies de intercambio
 - presentar superficies externas al cuerpo

12. Los pulmones de vertebrados se forman a partir del:
- mesodermo
 - ectodermo
 - endodermo
 - los pulmones en libro
13. Indicar la secuencia correcta:
- laringe-bronquilo-bronquio-alveolo pulmonar
 - alveolo-laringe-bronquio-bronquiolo
 - laringe-tráquea-bronquio-bronquiolo
 - tráquea-bronquiolo- bronquio-alveolo
14. La ventilación del sistema traqueal tiene lugar por:
- difusión simple
 - transporte activo
 - difusión facilitada
 - solo por los cambios de presión inducidos por el animal
15. Al volumen total inhalado por un mamífero se le denomina:
- volumen residual
 - volumen de ventilación
 - volumen corriente
 - volumen de reserva espiratorio
16. En la inspiración:
- se produce un aumento de la presión positiva en los pulmones por acción de los músculos intercostales
 - una presión negativa en el interior de las cavidades pleurales que expande los pulmones
 - una relajación del diafragma que aumenta la presión negativa de las cavidades pleurales
 - la relajación de los músculos intercostales externos aumenta la cavidad pleural
17. La unión del oxígeno con la hemoglobina se produce:
- de forma inversa
 - de forma covalente
 - de forma reversible
 - de forma indefinida
18. El monóxido de carbono supone un peligro porque:
- se une a la hemoglobina con más afinidad que el oxígeno
 - compite con el dióxido de carbono por unirse a la hemoglobina
 - se combina con el oxígeno para dar dióxido de carbono
 - colapsa los alveolos al impedir la contracción del diafragma
19. Los pulmones en libro son típicos de:
- equinodermos
 - arácnidos
 - insectos
 - moluscos
20. El intercambio gaseoso en las branquias utiliza un flujo:
- unidireccional
 - contracorriente
 - laminar
 - bidireccional

Bibliografía utilizada

Brusca, R. C.; Brusca, G. J. *Invertebrados* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

Curtis, H.; Barnes, S.; Schnek, A.; Masarini, A. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2008.

Freeman, S. *Biología* (3.^a Ed.). Pearson-Addison Wesley. 2009.

Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A.; l'Anson, H.; Eisenhour, D. *Principios integrales de zoología* (13.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill. 2006.

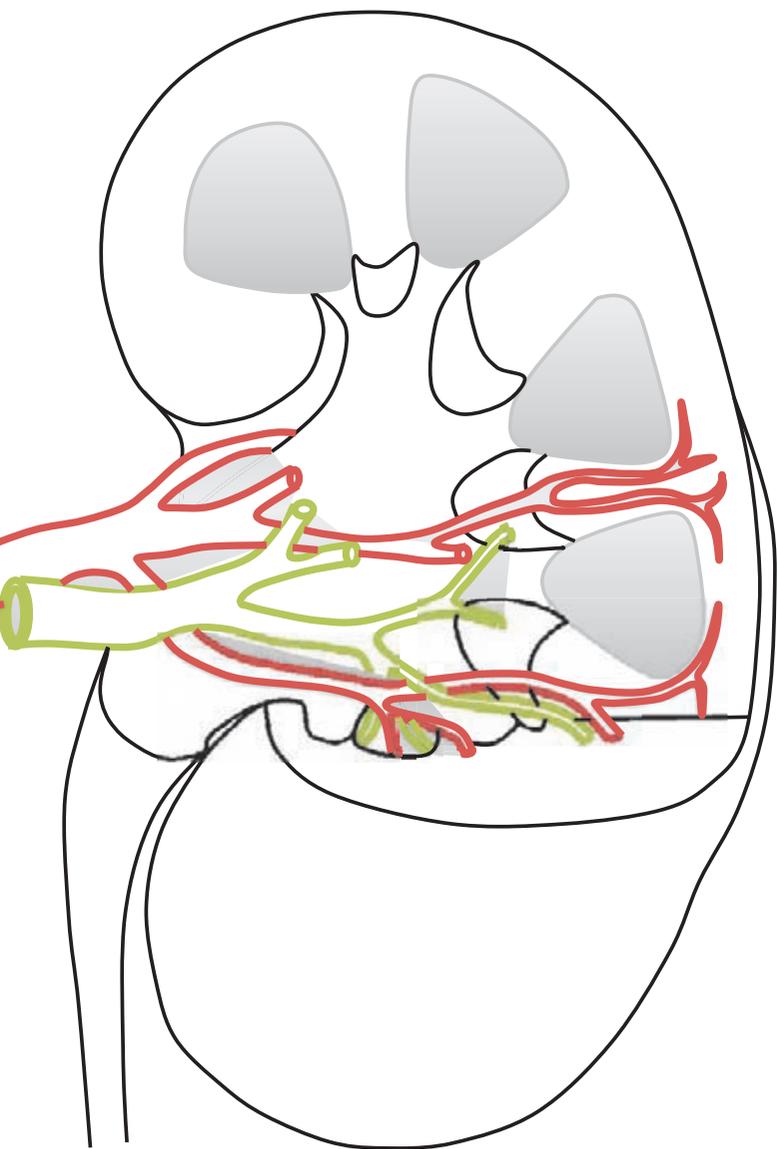
Kardong, K. V. *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

Mader, S. S. *Biología* (9.^a Ed.). Mc Graw Hill. 2008.

- Muñoz, A.; Perez, J.; da Silva, E. *Manual de zoología*. Colección manuales UEX-65. Universidad de Extremadura. 2009.
- Randall, D.; Burggren, W.; French, K. *Eckert: Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones* (4.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana. 1998.
- Rupert, E.; Barnes, D. *Zoología de los invertebrados* (6.ª Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Sadava, D.; Heller, H. C.; Orians, G. H.; Purves, W. H.; Hillis, D. M. *Vida. La Ciencia de la Biología* (8.ª Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2009.

CAPÍTULO 12

SISTEMA EXCRETOR



Índice de contenidos

- 12.1. Introducción
- 12.2. Estructuras de excreción no especializadas
- 12.3. Sistemas de excreción especializados
- 12.4. El riñón de mamíferos: Fisiología de la nefrona
- 12.5. Control de la función renal

RESUMEN

Las reacciones químicas que hacen posible la vida tienen lugar en soluciones acuosas. Si se rompe el equilibrio entre agua y solutos, los seres vivos pueden sufrir consecuencias graves en sus procesos fisiológicos. Los animales se enfrentan a problemas diferentes derivados de que el medio que les rodea sea acuático o terrestre y del tipo de respiración y alimentación que poseen. Para mitigar los problemas derivados del desequilibrio hídrico provocado por el ambiente en que vive cada grupo de metazoos, en su proceso evolutivo se han desarrollado sistemas excretores encargados de mantener el equilibrio osmótico en el medio interno de los organismos, permitiendo así la supervivencia de las células que lo componen. Su funcionamiento se basa en la absorción controlada de agua o sales en cada caso concreto, ya que el equilibrio iónico depende del mantenimiento de una concentración estable de solutos entre el medio interno y externo de las células. Por lo tanto, el equilibrio hídrico y el equilibrio iónico se encuentran estrechamente relacionados con el sistema excretor.

Objetivos de estudio:

- Conocer los distintos sistemas excretores desde un punto de vista anatómico, en invertebrados y vertebrados.
- Entender cómo distintas morfologías y estructuras excretoras han contribuido a la adaptación de grupos de animales a diferentes ambientes y hábitos.
- Conocer la evolución estructural y funcional del riñón de vertebrados, en concreto de los mamíferos.
- Conocer la fisiología de la nefrona como unidad básica funcional del riñón de vertebrados.
- Entender el funcionamiento fisiológico del sistema excretor.

12.1. Introducción

La actividad celular genera una serie de compuestos derivados del metabolismo como dióxido de carbono, agua, productos nitrogenados y sales minerales. Estos compuestos deben ser eliminados de las células y expulsados al medio externo. Para ello en los distintos grupos de animales se han desarrollado diversos y distintos mecanismos y órganos o estructuras destinadas a la eliminación de los productos de desecho. La eliminación de estos productos puede realizarse directamente a través de la superficie corporal del organismo o bien pueden disolverse en un medio líquido interno y ser transportados hasta los órganos o estructuras especializadas en la excreción de estos compuestos.

12.2. Estructuras de excreción no especializadas

Dentro de este epígrafe, nos vamos a referir a la eliminación de los productos derivados del metabolismo del nitrógeno que realizan determinados grupos de organismos invertebrados a través de la superficie corporal. Tanto los cnidarios como los celentéreos eliminan los residuos nitrogenados, en forma de amoníaco, por difusión a través de la superficie general del cuerpo.

12.3. Sistemas de excreción especializados

En el caso de los organismos cuyas células no se encuentran en contacto directo con el medio ambiente externo, los productos de desecho procedentes de la actividad metabólica celular deben ser expulsados por medio de estructuras excretoras especializadas. Estas estructuras están estrechamente relacionadas con los líquidos celulares que transportan estos productos de desecho procedentes de las células. Los aparatos excretores especializados tanto de invertebrados como de vertebrados realizan tres procesos fundamentales a la hora de eliminar los productos metabólicos de desecho. El primer proceso en producirse se conoce como **filtración**, y consiste en el paso por difusión a

través de las paredes de los órganos excretores de los líquidos corporales en los que se encuentran los residuos metabólicos. En este proceso se genera lo que se conoce como orina inicial. El siguiente proceso se produce a lo largo del aparato excretor, y consiste en la **reabsorción** de agua y sustancias útiles para las células, que son devueltas a los líquidos corporales. En este caso, la reabsorción se realiza generalmente por transporte activo, lo que requiere energía. El último proceso es el de la **secreción**. Este proceso permite la obtención de lo que se denomina orina final, que es expulsada al medio externo. Por medio de este proceso, determinadas sustancias, generalmente iones, son transferidas al aparato excretor procedentes de los líquidos corporales (Figura 12.1).

Aparatos excretores de invertebrados

Los invertebrados se enfrentan, al problema de la eliminación de los productos de desecho derivados del

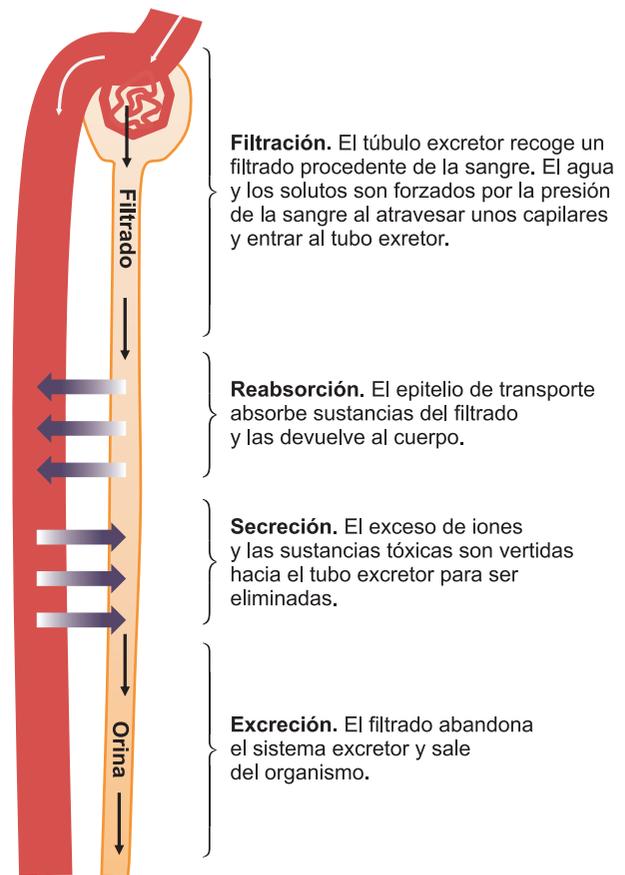


Figura 12.1. Panorámica general de las funciones principales de los sistemas excretores. Modelo realizado de acuerdo a lo que ocurre en vertebrados.

metabolismo celular y al mantenimiento de un medio interno constante, en el que juega un papel fundamental la conservación de concentraciones constantes de agua y sales. Para llevar a cabo tanto la eliminación de los productos de desecho como el mantenimiento de unas concentraciones constantes de agua e iones en el medio interno, los invertebrados han desarrollado distintos órganos especializados encargados de la excreción de estos compuestos. Estos distintos órganos excretores son los **protonefridios**, los **metanefridios**, las **glándulas antenales** o **maxilares**, los **sáculos** y los **tubos de Malpighi**.

Protonefridios

Este tipo de órgano excretor se encuentra principalmente en invertebrados platelmintos y en poliquetos, aunque también lo poseen rotíferos y algunos anélidos. Este sistema de excreción se caracteriza por la existencia de una **red de tubos ramificados**, cerrados en un extremo, que presentan células terminales multiciliadas denominadas **células flamígeras** (Figura 12.2).

El movimiento de los cilios de las células flamígeras llevan agua y solutos desde el líquido intersticial hacia el sistema de túbulos, por donde la orina es transportada hacia el exterior del organismo a través de aberturas llamadas **nefridioporos**. Para facilitar el proceso de eliminación del exceso de agua y metabolitos, además del amonio, las células terminales se

distribuyen a lo largo de todo el organismo y se localizan dentro de la distancia necesaria para que se pueda producir la difusión de los compuestos a excretar. Esto es así debido a que estos organismos no disponen de sistema circulatorio que permita el transporte de compuestos.

Los protonefridios actúan reabsorbiendo principalmente agua o solutos en función del medio que les rodea y de los problemas que este medio produce en términos de equilibrio osmótico. Las células flamígeras están, por lo tanto, involucradas en la osmorregulación. Así, en los platelmintos de agua dulce, la orina que se excreta es muy diluida, ya que el sistema excretor reabsorbe la mayor parte de los solutos antes de que la orina sea expulsada al exterior, para mantener constante el medio extracelular. Sin embargo, algunos gusanos parásitos se enfrentan precisamente al problema opuesto, ya que ya que son isoosmóticos respecto al medio que les rodea en los organismos hospedadores. En este caso, para solventar el problema, los protonefridios eliminan mayor cantidad de desechos nitrogenados. Esta diferencia en la función refleja el modo en que estructuras comunes se han adaptado en el proceso evolutivo a diferentes ambientes, por presión selectiva.

Metanefridios

Este tipo de órganos excretores están presentes en casi todos los grupos de anélidos. Los metanefridios son estructuras tubulares que conectan por un extre-

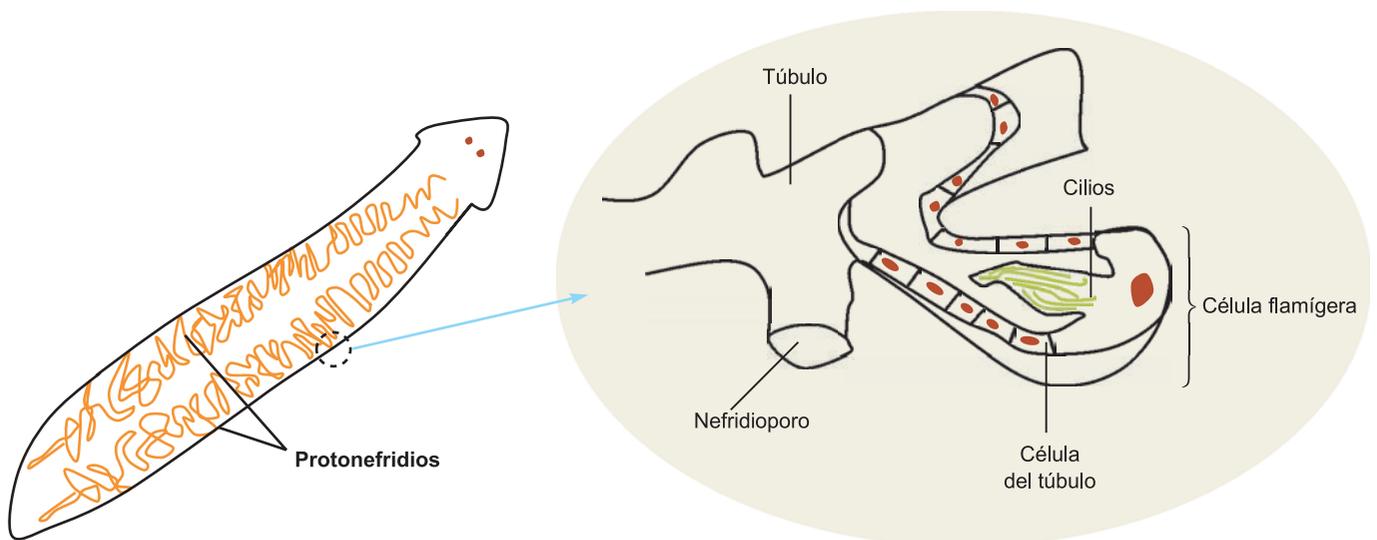


Figura 12.2. Sistema excretor de una planaria (platelminto). Los protonefridios son túbulos internos ramificados que funcionan principalmente en la osmorregulación.

mo con la cavidad celómica, por medio de una estructura en forma de embudo ciliado denominada **nefrostoma**, y con el medio externo por el extremo a través del **nefridioporo**. Esta configuración típica está presente en los anélidos, y difiere ligeramente de la que presentan la mayoría de los moluscos, en los que tanto la conexión con la cavidad celómica como el nefridioporo se encuentran en el mismo extremo del metanefridio, dando lugar a **sacos ciegos**. Además, en los anélidos el sistema metanefridial presenta una distribución característica formada por un único par de metanefridios por segmento y desempeña funciones excretoras y osmorreguladoras. En ambos grupos la cavidad celómica recibe el ultrafiltrado de la sangre, que es recogido por el metanefridio a través del nefrostoma y conducido a lo largo de la zona tubular de este órgano excretor. En esta zona tiene lugar una reabsorción selectiva, además de una secreción de desechos de la sangre. Finalmente los productos de desecho (orina) son expulsados al exterior a través del nefridioporo (Figura 12.3).

Glándulas antenales o maxilares

Este tipo de sistemas excretores recibe también el nombre de **sáculos** o **sacos terminales**. Constituyen los órganos excretores de los artrópodos crustáceos, son pares y se localizan en la parte anterior de la región cefálica de estos artrópodos. Son estructuras ciegas que desembocan al medio externo por medio de conductos (túbulos) a nivel de los apéndices corporales. Debido a esto, los sáculos son denominados en

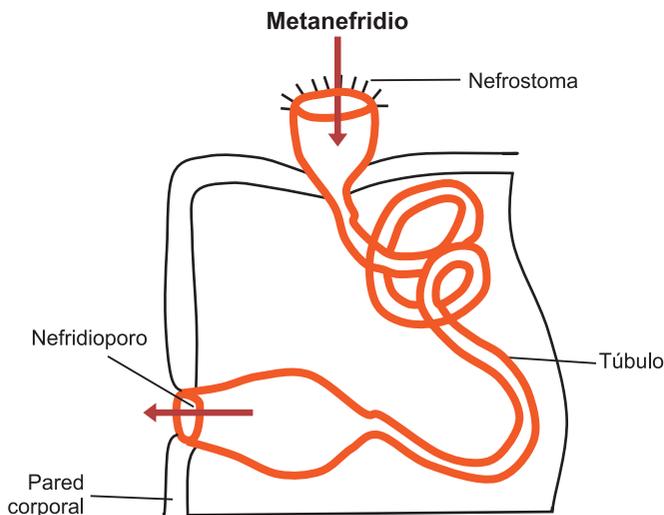


Figura 12.3. Esquema de un metanefridio, típico de anélidos.

función del apéndice con el que se encuentran asociados (glándulas maxilares, glándulas antenales,...). Estos órganos excretores no se repiten en cada segmento corporal, presentándose solamente unos pocos sáculos a lo largo de la cavidad corporal.

Están compuestos por un saco terminal, un canal excretor, una vejiga y un corto conducto de salida conectado con el exterior por medio de un poro excretor. Dependiendo de si el saco terminal ha surgido de un compartimento adyacente al segmento antenal o al segundo segmento maxilar, estos órganos reciben el nombre de glándulas antenales o glándulas maxilares, respectivamente. Estas glándulas suelen estar presentes en el estado larvario de los crustáceos, pero generalmente en el estado adulto solo permanece un par de ellas. En las glándulas antenales, los poros excretores se abren al exterior debajo de la base de las segundas antenas, mientras que los poros de las glándulas maxilares se abren al exterior a nivel o cerca de la base de las segundas maxilas. Es a través de la pared del saco terminal donde se produce la filtración de la hemolinfa. Una vez ocurrido este proceso, el producto del filtrado circula por el canal excretor donde tiene lugar una reabsorción selectiva o secreción de las sustancias útiles. Los desechos son almacenados a nivel de la vejiga y expulsados posteriormente al medio ambiente externo a través de los poros excretores. En los crustáceos, la excreción del amoníaco tiene lugar a nivel de las branquias al igual que la osmorregulación. Por esto, las glándulas antenales y maxilares actúan a nivel de regulación de otros metabolitos e iones y en el control del volumen de los fluidos internos.

Tubos de Malpighi

Estas estructuras son características de artrópodos terrestres (miriápodos, hexápodos y arácnidos), si bien este tipo de sistema excretor evolucionó de manera independiente en estos grupos. Los tubos de Malpighi son evaginaciones ciegas de las paredes del tubo digestivo, en las que el extremo distal se encuentra cerrado y suspendido en la hemolinfa (líquido circulatorio) mientras que el extremo proximal se abre al tubo digestivo. Estos tubos se encuentran alojados libremente en la cavidad corporal a nivel de los órganos abdominales. Los productos de desecho son secretados desde la hemolinfa al interior de los tubos de Malpighi y desde ahí al aparato digestivo. Desde este último, los productos de desecho y la materia fecal son expulsados al exterior a través del ano (Figura 12.4).

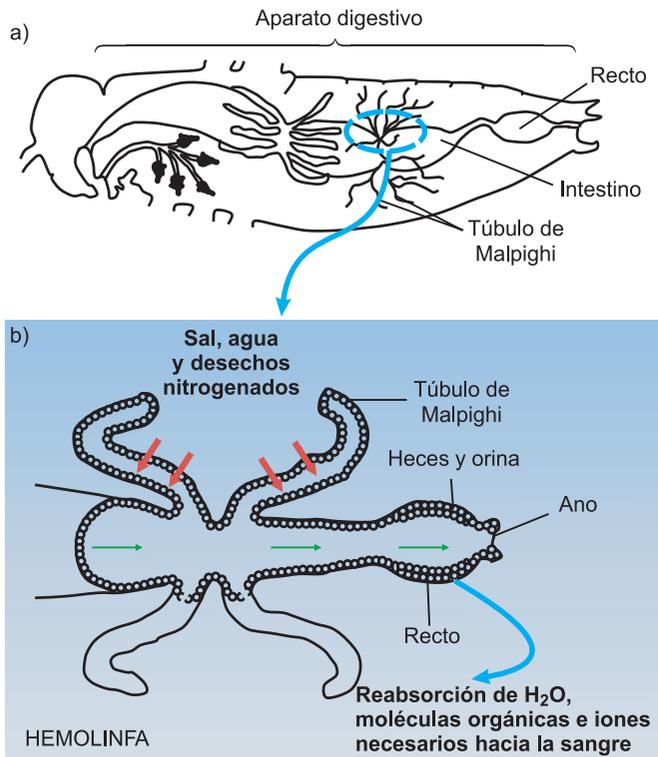


Figura 12.4. a) Esquema de los túbulos de Malpighi de los insectos. Este sistema de tubos engrosados sobresale del aparato digestivo eliminando los desechos nitrogenados. Participa también en la osmorregulación. b) Detalle de su funcionamiento.

Entre estos grupos de artrópodos los productos nitrogenados que se excretan son distintos. El producto final de la excreción nitrogenada en los arácnidos es la **guanina**, mientras que en miriápodos y hexápodos el producto final de excreción es el **ácido úrico**. A pesar de estas diferencias, en los tres grupos se produce un transporte activo de iones (como el K^+) a través de la pared de los tubos de Malpighi, que está asociado a una absorción isosmótica de agua (Figura 12.5). Esto da lugar a un aumento en la presión hidrostática en el interior del tubo que favorece la creación de un flujo de orina. Además de este transporte activo iónico, también se lleva a cabo un transporte activo de los productos de la excreción nitrogenada, el ácido úrico en miriápodos y hexápodos, y la guanina en arácnidos, contra gradientes de concentración. De este modo, la orina formada fluye hacia el recto donde, a través del epitelio rectal, se produce una reabsorción selectiva de agua, sales, y metabolitos, eliminándose por el ano el ácido úrico o la guanina junto a la materia fecal y el exceso de agua y sales.

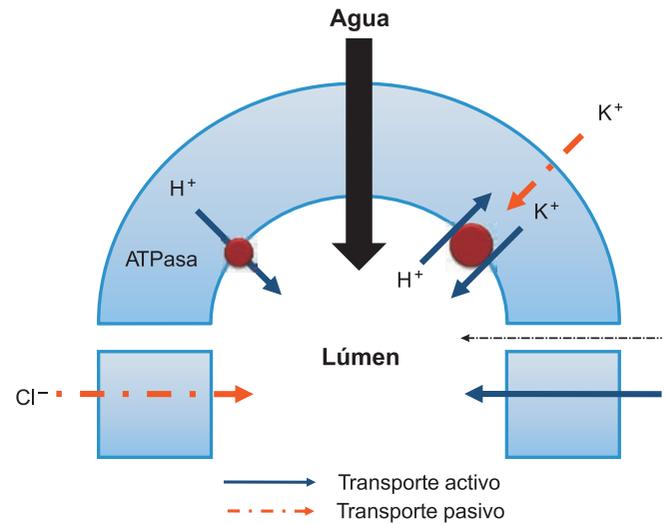


Figura 12.5. Esquema del transporte de sustancias a través de los túbulos de Malpighi. Se produce un transporte activo de iones (como el K^+) a través de la pared de los tubos de Malpighi, que está asociado a una absorción de agua. Esto da lugar a un aumento en la presión hidrostática en el interior del tubo que favorece la creación de un flujo de orina.

Aparatos excretores de vertebrados

En los vertebrados en general, el sistema urinario y el reproductor tienen un mismo origen ontogénico. Ambos sistemas se desarrollan a partir de un doble engrosamiento del mesodermo, denominado **crestas urogenitales**, y comparten estructuras comunes durante el desarrollo. Al final de este, ambos sistemas constituyen estructuras independientes y separadas funcionalmente, aunque no anatómicamente, como en el caso de la especie humana, donde la uretra sirve tanto para el transporte de la orina como del semen.

Ambos sistemas comienzan a desarrollarse durante las fases embrionarias, pero el desarrollo del sistema urinario comienza y termina antes que el del sistema reproductor.

Durante el desarrollo del embrión de los mamíferos se produce la diferenciación de tres tipos de riñones: **pronefros**, **mesonefros** y **metanefros**. De ellos, tan solo el tercero, el metanefros, dará lugar al riñón de mamífero adulto. El pronefros es un riñón funcional en larvas de peces y los anfibios, pero en los mamíferos constituye un vestigio evolutivo sin función renal, aunque es el primero en desarrollarse.

Los riñones y sus conductos constituyen los órganos del sistema excretor de los vertebrados. Estos se

forman durante el proceso embrionario de los vertebrados en la región dorsal y posterior del mesodermo del embrión. En esta región mesodérmica, que constituye la región nefrogénica, se produce una expansión del mesodermo que da lugar a la cresta renal en la que se forman los riñones y sus conductos durante el desarrollo embrionario. Tras la formación de la cresta renal, en esta se produce la formación de un par de nefrostomos, los cuales posteriormente darán lugar a los túbulos renales. El nefrostomo, que en algunos casos se encuentra segmentado, comunica con la cavidad celomática a través de una estructura ciliada, denominada nefrostoma. En la región media del nefrostomo se produce un ensanchamiento dando lugar a una cápsula, en cuyo interior se forma una red de capilares sanguíneos que forma los glomérulos. A su vez las paredes laterales del nefrostomo continúan creciendo y acaban fusionándose con la de otros nefrostomos, lo que da lugar al denominado conducto renal. Una vez llegado a este estado del desarrollo embrionario este nefrostomo modificado se denomina túbulo renal.

De este modo la estructura general del sistema excretor en los vertebrados la constituyen un par de túbulos renales segmentados y una serie de glomérulos. Los túbulos renales se comunican con la cavidad celomática por uno de sus extremos, y con el conducto renal por el otro extremo. Por su parte los glomérulos se localizan entre ambos extremos del sistema excretor.

La formación final de los riñones y sus conductos en los organismos vertebrados adultos depende de la pérdida, la mezcla o la sustitución de determinadas regiones durante el desarrollo embrionario. Esto da lugar a las diferencias estructurales y al desarrollo de los órganos involucrados en la excreción en los distintos grupos de vertebrados. En estas distintas diferenciaciones de los túbulos renales juega un papel primordial la región de la cresta renal que da origen a cada túbulo renal. Los túbulos renales se originan en la región anterior (pro-), media (meso-) o posterior (meta-) de la cresta renal, dando lugar a lo que se conoce como **pronefros**, **mesonefros** y **metanefros**, respectivamente. Además de presentar distintos orígenes, estos tres tipos de riñones embrionarios se diferencian por la conexión o no conexión de los túbulos renales con la cavidad celomática. De los tres, solamente en el pronefros se conserva la conexión con la cavidad del celoma por medio de un nefrostoma.

Pronefros

El pronefros es el primer tipo de riñón en diferenciarse y representa un estadio transitorio durante el desarrollo embrionario de los vertebrados. Los túbulos que constituyen este tipo de riñón se originan en la región anterior de la cresta renal y se denominan túbulos pronéfricos. Estos túbulos se unen formando el conducto pronéfrico que desemboca en la cloaca. Este tipo de riñón está presente en los ciclóstomos, en las lampreas y puede permanecer como riñón funcional en algunas especies adultas de actinopterigios. En el resto de vertebrados el pronefros acaba degenerando y es generalmente reemplazado por el mesonefros a lo largo del desarrollo embrionario.

En la formación del riñón funcional en los vertebrados que presentan un riñón tipo pronefros, los túbulos pronéfricos se asocian con los glomérulos. En este riñón los glomérulos filtran el líquido presente en la cavidad celomática, que es recogido a través de los nefrostomas por los túbulos renales (túbulos pronéfricos), donde este líquido es transformado y finalmente excretado a través de la cloaca en forma de orina.

Mesonefros

El segundo tipo de riñón embrionario en los vertebrados se conoce como mesonefros. Los túbulos de este tipo de riñón se originan en la región media de la cresta renal durante el desarrollo embrionario del organismo y se denominan túbulos mesonéfricos. Al contrario que en el riñón tipo pronefros, los túbulos mesonéfricos no forman un conducto nuevo sino que desembocan en el conducto pronéfrico ya existente, el cual pasa a denominarse conducto mesonéfrico. Los túbulos mesonéfricos terminan en una evaginación en forma de copa que rodea a los glomérulos. De este modo los túbulos mesonéfricos recogen directamente el líquido filtrado desde la sangre a través de los glomérulos.

Al igual que sucede con el pronefros, el mesonefros acaba degenerando y es reemplazado por el tercer tipo de riñón embrionario, el metanefros. Sin embargo, el riñón mesonéfrico persiste en la mayor parte de los peces y en los anfibios adultos, tras sufrir una serie de modificaciones que tienen que ver con la incorporación en la región media y posterior de la cresta renal de túbulos adicionales. A este riñón mesonéfrico modificado que origina el riñón de los peces y los anfibios adultos se le conoce como **opistonefros**.

Metanefros

El tercer riñón embrionario de los vertebrados es el metanefros. Da lugar a los túbulos metanéfricos que constituirán el riñón metanéfrico, el cual originará el riñón de los amniotas adultos (reptiles, aves y mamíferos). En este riñón, el conducto metanéfrico recibe el nombre de **uréter**. Por su parte, el conducto mesonéfrico degenera en las hembras, mientras que en los machos no desaparece y es utilizado en el transporte de esperma, denominándose **conducto deferente**. Los túbulos metanéfricos son alargados y en ellos se diferencian las **regiones proximal, intermedia y distal**. En determinados grupos de amniotas como los mamíferos y algunas aves, la región intermedia de los túbulos metanéfricos es especialmente larga y forma lo que se conoce como **asa de Henle**. Las asas están relacionadas con la producción de una orina muy concentrada y por lo tanto solo aparecen en los grupos de vertebrados que son capaces de producir este tipo de orina (aves y mamíferos).

12.4. El riñón de mamíferos: Fisiología de la nefrona

En los mamíferos los riñones se corresponden con dos masas de túbulos que se localizan a nivel de la cavidad abdominal en posición dorsal. El producto final en el proceso de excreción, la orina, es eliminado a través de la cloaca o, en su caso, del seno urogenital.

En este apartado se estudiará como modelo de riñón en vertebrados el riñón mamaliano, además de conocer cómo se producen los distintos mecanismos implicados en el mantenimiento del equilibrio hídrico y electrolítico que tienen lugar en la unidad básica funcional del riñón que se denomina **nefrona**.

La estructura general del riñón de los mamíferos (**Figura 12.6**) está formada fundamentalmente por dos zonas, una zona externa denominada **corteza** y una zona más interna y rodeada por la corteza, denominada **médula**. A nivel macroscópico, la orina forma-

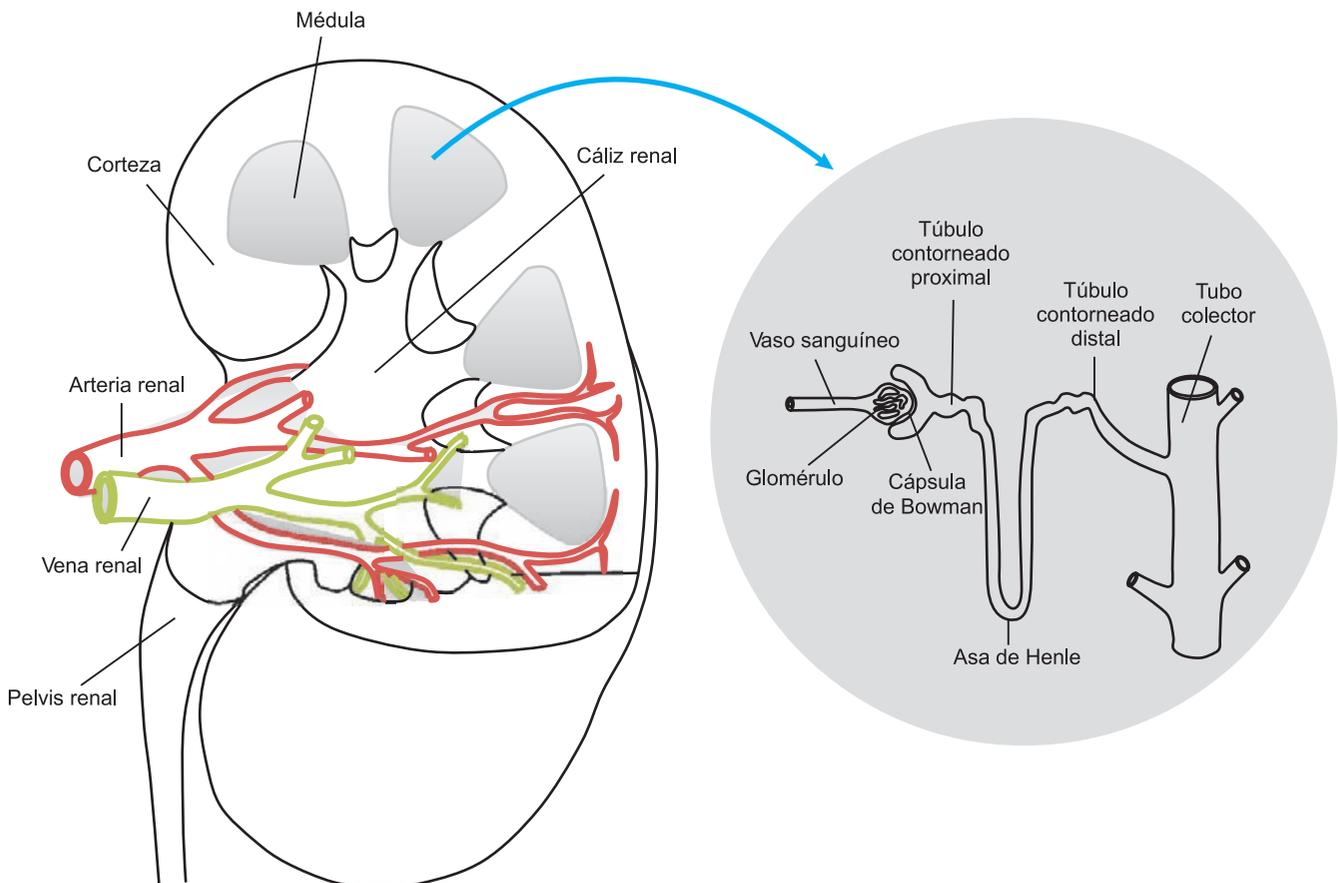


Figura 12.6. Estructura general del riñón de mamíferos (izquierda) y detalle de una nefrona (derecha).

da en el riñón se dirige a través de los cálices menores a los cálices mayores, que se reúnen formando lo que se conoce como **pelvis renal**. La pelvis renal es una cámara común que recoge la orina y que conecta a través de un uréter con la vejiga urinaria, donde se almacena la orina, cuya eliminación final se produce por medio de la uretra.

La unidad funcional del riñón donde se produce la orina se denomina **túbulo urinífero**. Cada túbulo urinífero está formado por una **nefrona** que desemboca en un **túbulo colector**. La cantidad de túbulos uriníferos varía dentro de los distintos grupos de vertebrados, alcanzando en los mamíferos cantidades superiores al millón de túbulos uriníferos.

Anatómicamente, la nefrona está formada por cuatro partes principales rodeadas de vasos sanguíneos: una cápsula renal o **cápsula de Bowman**, y los **túbulos contorneados proximal, intermedio y distal**. La mayor parte de las nefronas se localizan a nivel de la corteza, pero en un pequeño porcentaje de ellas. El segmento intermedio presenta una región denominada **asa de Henle** que es larga y que alcanza la región medular (**Figura 12.7**). En algunos casos el asa de Henle es relativamente corta y no alcanza la zona medular, localizándose solo a nivel de la corteza.

El funcionamiento general del riñón de vertebrados puede resumirse de la siguiente manera. En el riñón,

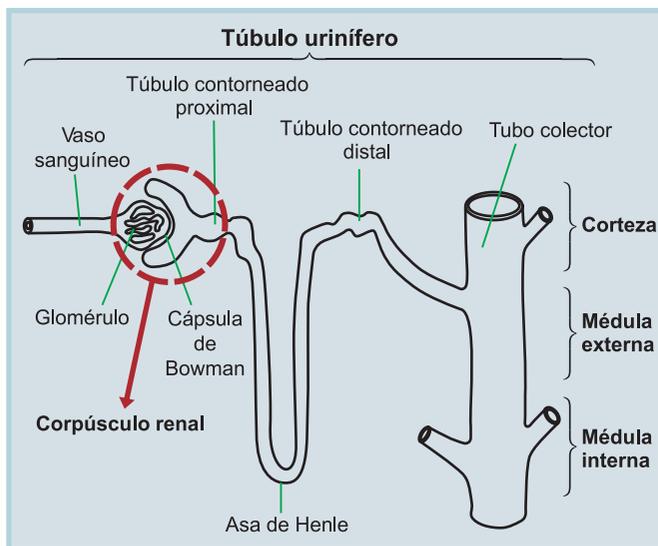


Figura 12.7. La nefrona y el túbulo colector son las regiones donde se produce el transporte de agua y solutos a través del epitelio. La urea y el NaCl contribuyen a la osmolaridad del líquido intersticial.

la sangre llega a través de la arteria renal, la cual se va ramificando sucesivamente hasta formar una pequeña red de capilares sanguíneos que reciben el nombre de **glomérulos**. Cada uno de estos glomérulos se encuentra asociado a una cápsula renal (cápsula de Bowman), dando lugar a la primera parte de la nefrona. El glomérulo y la cápsula renal forman un conjunto que se conoce como **corpúsculo renal**. Es a nivel del corpúsculo renal donde se produce el ultrafiltrado de la sangre (a excepción de las células sanguíneas y de proteínas) a través de las paredes de los capilares. El líquido procedente de este ultrafiltrado es acumulado en la cápsula renal previamente a su paso por el túbulo contorneado proximal, intermedio y distal, sucesivamente, para finalmente desembocar en el túbulo colector. A lo largo de este recorrido la composición del líquido ultrafiltrado va sufriendo variaciones a la vez que el agua es recuperada. La sangre que circula por los glomérulos recorre posteriormente una red entramada de capilares sanguíneos que están entremezclados por el resto del túbulo urinífero, pasando por una serie de venas cada vez mayores hasta desembocar en la vena renal que sale del riñón (**Figura 12.8**).

12.5. Control de la función renal

En los mamíferos son varias las hormonas que actúan sobre la nefrona afectando la composición de la orina.

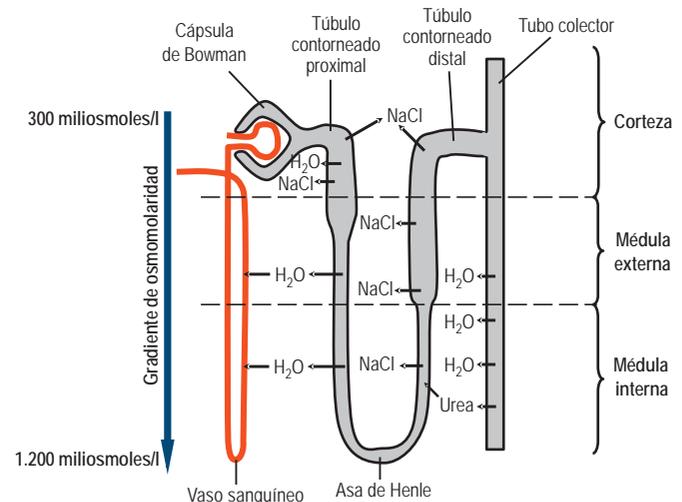


Figura 12.8. Esquema que muestra el movimiento de agua e iones a lo largo del túbulo renal, durante el proceso de formación de la orina.

Una de ellas es la **hormona antidiurética** (ADH), que se produce en el hipotálamo y se almacena en la hipófisis. Esta hormona actúa sobre los túbulos colectores, a nivel de membrana, incrementando su permeabilidad al agua, de modo que se reabsorbe agua por difusión desde la nefrona hasta la sangre. La cantidad de ADH que se libera depende fundamentalmente de dos factores, la osmolaridad de la sangre y la presión sanguínea. Los mamíferos disponen de receptores osmóticos en el hipotálamo, encargados de detectar posibles cambios en el contenido de solutos de la sangre. Por otro lado, los receptores de presión sanguínea se encuentran en las paredes del corazón, aorta y arterias carótidas. Las señales recibidas por ambos tipos de receptores son enviadas al hipotálamo, desde donde se elabora la respuesta correspondiente de aumento o inhibición de la secreción de ADH.

Otra hormona involucrada en el control renal es la **aldosterona**, producida en la corteza suprarrenal, que estimula la reabsorción de iones Na^+ en el túbulo contorneado distal y el túbulo colector, así como la secreción de iones K^+ . La producción de aldosterona es controlada por un sistema complejo de retroalimentación denominado **sistema renina-angiotensina-aldosterona**, en el que intervienen estos tres mensajeros químicos.

El riñón de los vertebrados juega un papel primordial en lo que se conoce como homeostasis, es decir, el mantenimiento de un medio interno constante. Para ello, el riñón de los vertebrados está implicado en la realización de dos funciones fisiológicas fundamentales para la supervivencia del organismo. Estas funciones son la excreción (eliminación de los productos derivados del metabolismo del nitrógeno) y la osmorregulación (regulación del equilibrio hídrico y salino). Estas dos funciones están relacionadas con la preservación o mantenimiento de un medio interno constante sin acumulación de productos derivados del metabolismo y sin cambios en las concentraciones de agua y sales.

Excreción

La excreción de los vertebrados está relacionada con la eliminación de los productos del metabolismo del nitrógeno. Este último es el resultado del metabolismo tanto de las proteínas como de los ácidos nucleicos y, generalmente, aparece en forma de amoníaco (NH_3). Este compuesto es muy tóxico para las

células y debe ser rápidamente eliminado, aislado o, bien, transformado en otro compuesto menos tóxico para las células. En los vertebrados actuales se conocen tres mecanismos distintos de eliminación de los desechos nitrogenados, que se diferencian en la composición final del producto excretado y que, a su vez, varía dentro de cada grupo de vertebrados. Estos tres mecanismos son: **amoniotelismo**, **uricotelismo** y **ureotelismo**.

El amoniotelismo es un procedimiento por el cual los organismos eliminan directamente **amoníaco**. Este tipo de mecanismo de excreción es común en animales acuáticos o estrechamente relacionados con este medio, como son un número importante de peces y anfibios, y algunos reptiles. El amoníaco es soluble en agua, pero se necesitan grandes cantidades de agua para su eliminación. Para los organismos acuáticos la cantidad de agua no es un problema y estos organismos pueden expulsar fácilmente el amoníaco a través de las branquias, la piel o cualquier otro tipo de membrana permeable en contacto directo con el agua.

Por medio del uricotelismo, la excreción de los productos nitrogenados se realiza en forma de **ácido úrico**. Este tipo de mecanismo de excreción es típico de las aves y de la mayoría de los reptiles actuales. Este compuesto es muy poco soluble en agua y una vez llega a la cloaca se une a una serie de iones formando un precipitado de sales de amonio, potasio y sodio y, por difusión, el agua no utilizada regresa a la sangre. De este modo se excreta un producto muy concentrado con una mínima pérdida de agua.

Por último, el ureotelismo es el mecanismo de excreción de compuestos nitrogenados, en forma de un compuesto poco tóxico como es la **urea**. Este tipo de procedimiento es típico de los mamíferos, en cuyos riñones se acumula la urea y posteriormente se excreta en una orina concentrada, lo que permite la detoxificación del amoníaco y la conservación del agua. Al igual que los mamíferos, algunos peces, anfibios (de hábitos más terrestres) y reptiles también eliminan el amoníaco en forma de urea.

Tanto el uricotelismo como el ureotelismo están relacionados con un modo de vida terrestre, donde el agua es escasa y es de vital importancia evitar su pérdida. Por ello el amoníaco es transformado en dos compuestos como son el ácido úrico y la urea, que no son tóxicos y que, a su vez, necesitan muy poca cantidad de agua para su excreción.

En los vertebrados que dependen en gran medida de la disponibilidad de agua, como son los galápagos, peces pulmonados, muchos anfibios y algunos reptiles como los cocodrilos, la ruta para la excreción de los productos nitrogenados puede variar en función del agua disponible en el medio. En estos organismos el amoníaco es excretado directamente cuando se encuentran en medio acuático (amoniotelismo), mientras que cuando se encuentran en medio terrestre el amoníaco es transformado en urea (ureotelismo) y/o ácido úrico (uricotelismo) como es el caso de algunos galápagos (Figura 12.9).

Osmorregulación

La osmorregulación es el mantenimiento de los niveles de agua y sales. A pesar de que el medio ambien-

te externo en el que vive un vertebrado está sujeto a fluctuaciones y cambios, el medio interno celular permanece en un ambiente relativamente constante. Para poder mantener constante y en equilibrio el medio interno, puesto que el organismo está en contacto directo y se ve afectado por el medio ambiente externo, los vertebrados necesitan algún tipo de protección fisiológica. Es aquí donde entra en juego la capacidad osmorreguladora de los organismos. Los vertebrados, al igual que sucede en los invertebrados, tienen la capacidad de osmorregular y esta función la realizan a través de diferentes mecanismos.

Los vertebrados terrestres se enfrentan al problema de la pérdida de agua. En un medio ambiente externo y seco, el organismo tiende a perder agua a través de la superficie corporal. Para evitar esta pérdida

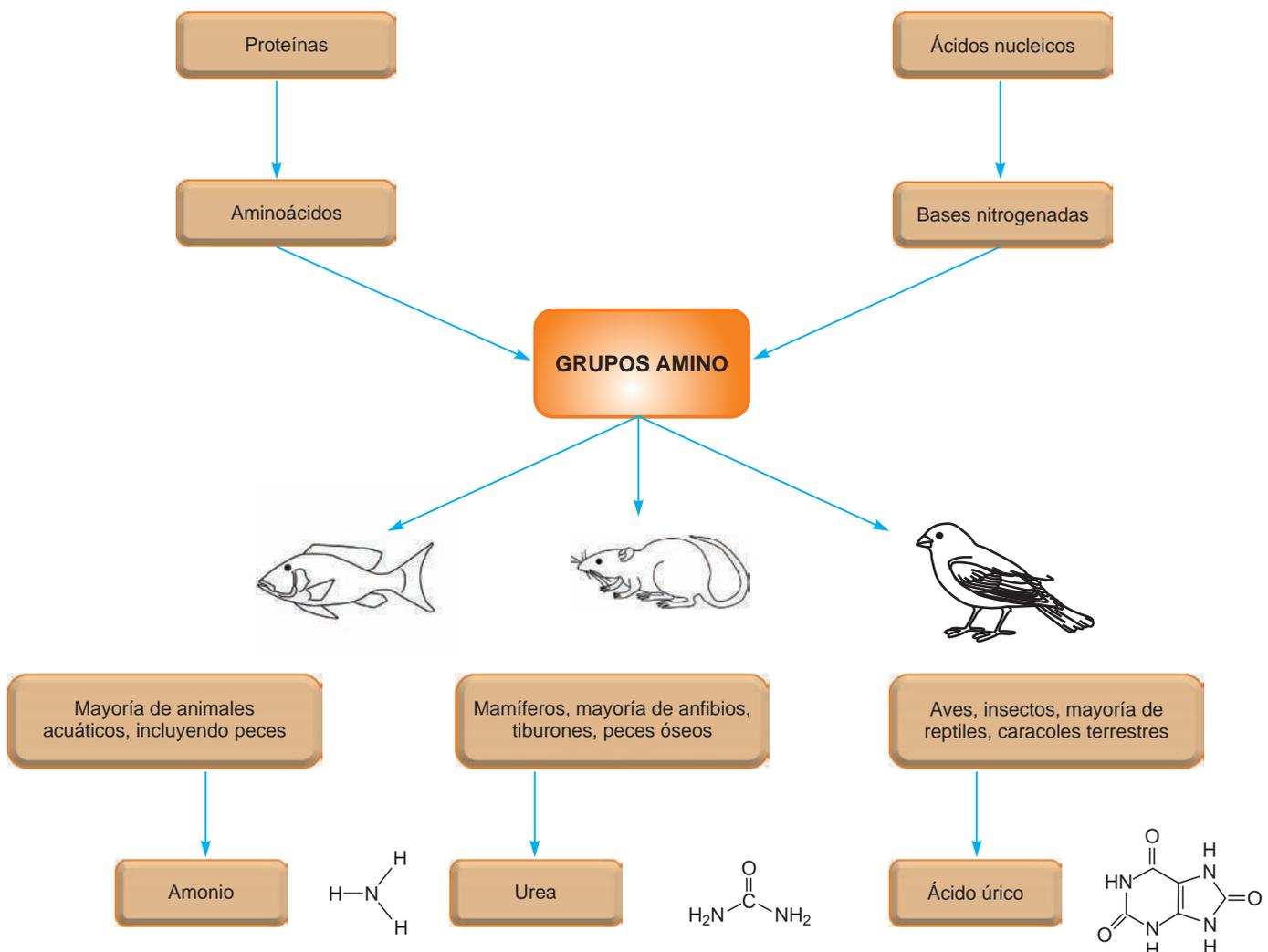


Figura 12.9. Esquema que muestra la forma en la que los distintos grupos de animales eliminan los desechos nitrogenados.

de agua y no deshidratarse, los vertebrados terrestres beben agua con la que reponen los niveles perdidos. En estos vertebrados tanto la cloaca como el riñón, y también la vejiga funcionan como órganos conservadores de agua, recuperando el agua antes de que sean eliminados los productos del metabolismo del nitrógeno. Además, algunos grupos de vertebrados, reducen la pérdida de agua a través de la superficie corporal modificando esta. Un caso típico lo encontramos en la piel de algunos reptiles, que se encuentra engrosada para evitar la pérdida de agua (Figura 12.10a).

En el caso de los vertebrados acuáticos, estos organismos se enfrentan al problema de mantener un equilibrio con respecto al medio externo, el agua circundante donde viven, a la vez que tienden a la pérdida o ganancia de agua. Esto depende exclusivamente de las concentraciones de solutos (aguas y sales) en el medio interno corporal respecto del medio ambiente externo que los rodea. En los vertebrados acuáticos el agua tiende a entrar o salir, es decir, el mantenimiento de un me-

dio interno constante está estrechamente relacionado con los flujos de agua. Los animales relacionados con medios dulceacuícolas, como es el caso de los peces de agua dulce, se enfrentan al problema de una entrada excesiva de agua al interior del cuerpo. Este flujo entrante de agua está relacionado con la mayor concentración que presentan los fluidos corporales con respecto al agua dulce, es decir los animales que viven en este tipo de medio acuático son **hiperosmóticos**. Por este motivo, el principal problema al que se enfrentan los animales dulceacuícolas es la eliminación del exceso de agua (Figura 12.10b). Estos organismos solucionan este inconveniente desarrollando riñones que excretan una orina muy diluida y en grandes cantidades.

En los animales relacionados con medios acuáticos marinos, el problema es justo el contrario. En los peces marinos, el agua tiende a salir al medio externo, lo que puede provocar un fenómeno de deshidratación como ocurre en los vertebrados terrestres. En este caso el flujo saliente de agua está relacionado con

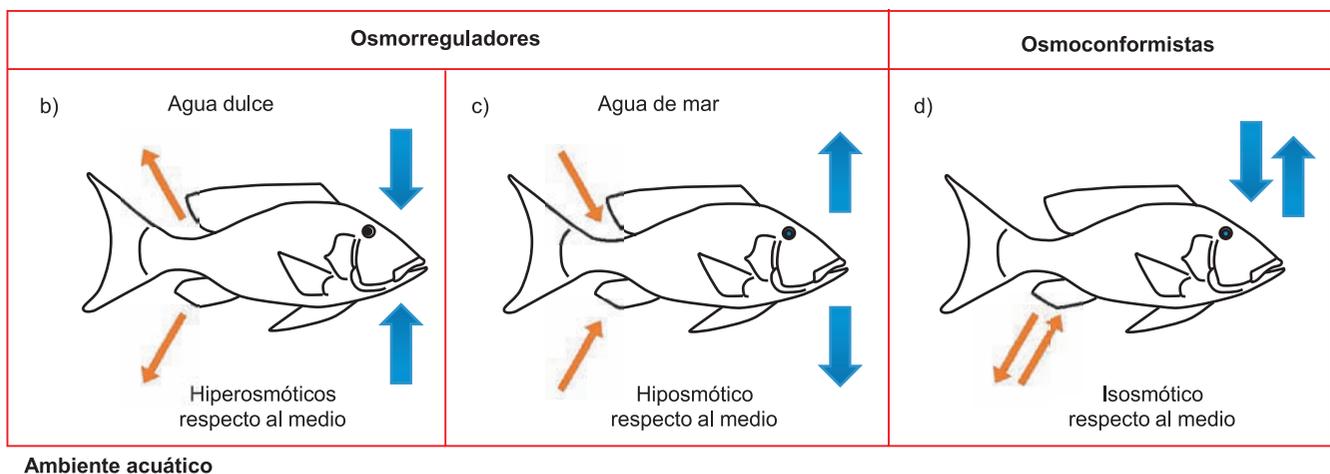
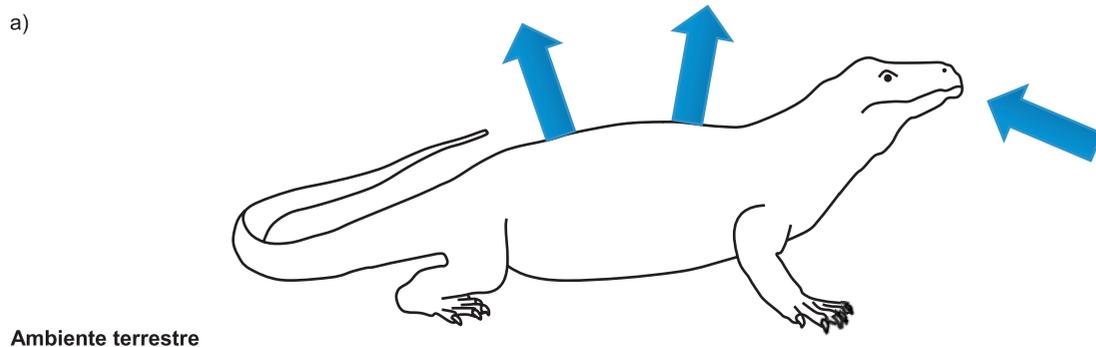


Figura 12.10. Esquema en el que se ilustran los distintos tipos de regulación del equilibrio hídrico y salino en el medio terrestre (a) y acuático (b-d). Las flechas azules indican flujos netos de agua, mientras que las flechas naranjas muestran la dirección del movimiento de los solutos.

la menor concentración que presentan los fluidos corporales con respecto al agua del mar, es decir los animales que viven en este tipo de medio acuático son **hiposmóticos** (Figura 12.10c). En estos animales la capacidad osmorreguladora presenta dos problemas a los que se debe enfrentar el organismo. Por un lado, para evitar la pérdida de agua los animales marinos deben beber agua. Por otro lado, esta ingesta de agua salada incorpora al organismo un exceso de sales que debe ser excretada. A la hora de solucionar estos dos problemas los animales marinos han desarrollado riñones capaces de excretar poca agua, ayudando a su conservación, además de poder regular el exceso de sales a través de las branquias y en determinados casos, como en las iguanas marinas, con la presencia de glándulas especiales (**glándulas de la sal**).

Todos estos organismos, tanto terrestres como acuáticos dulceacuícolas o marinos, son osmorregu-

ladores, y en ellos se incluyen todos los vertebrados actuales a excepción de los mixines, los elasmobranquios (tiburones, rayas y torpedos), los celacantos y determinados anfibios, como veremos a continuación.

Estos últimos vertebrados, relacionados con medios acuáticos marinos, presentan unas concentraciones osmóticas de su medio interno corporal similares a las existentes en el medio marino que los rodea. Debido a este equilibrio en las concentraciones de solutos (agua y sales) entre el medio interno del organismo y su medio ambiente externo no existe un flujo neto saliente o entrante de agua. Estos vertebrados (mixines, elasmobranquios, celacantos y determinados anfibios) son **osmoconformistas**. Sin embargo, los peces cartilagosos siguen necesitando excretar sales (NaCl), proceso que realizan a través de la **glándula rectal**.

Cuestiones de repaso

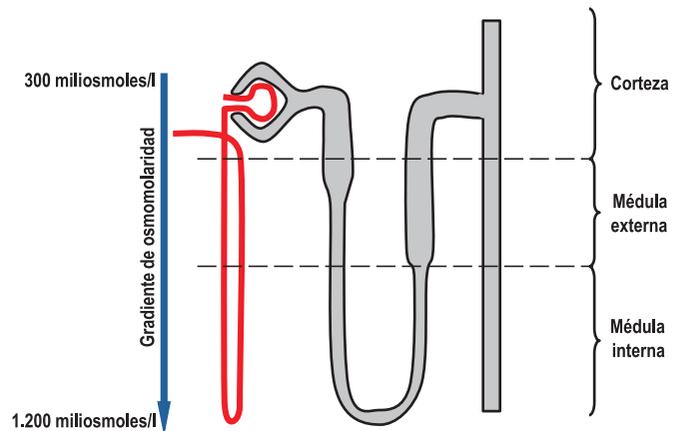
1. El nitrógeno es un componente importante de las proteínas pero al mismo tiempo también es un elemento de desecho de la descomposición de las mismas. ¿Qué estrategias conoces para su eliminación del organismo?
2. Los invertebrados han desarrollado diversas estructuras para realizar la excreción. Indicar aquellas que se conocen y realizar un dibujo esquemático de las mismas. Explicar su funcionamiento.
3. ¿Cuál es el componente principal del sistema excretor en vertebrados? Hacer un dibujo indicando cada uno de los elementos que lo componen.
4. Resumir las distintas adaptaciones que se han desarrollado en los vertebrados para mantener el agua y poder sobrevivir a los distintos ambientes en los que se desarrollan.
5. Entre el volumen de filtrado glomerular y el volumen urinario existe una diferencia. ¿A qué se debe?

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. La nefrona es:
 - a) la unidad funcional del riñón formada por varias células
 - b) una célula que forma la unidad funcional del riñón
 - c) una parte de una célula que se encarga de filtrar la sangre
 - d) la parte estructural de la célula que se encarga de filtrar la sangre
2. Un osmorregulador que viva en agua dulce:
 - a) conserva agua y excreta solutos
 - b) excreta agua y solutos
 - c) excreta agua y conserva solutos
 - d) conserva agua y solutos
3. Los animales ureotélicos eliminan el nitrógeno en forma de:
 - a) ácido úrico
 - b) amonio
 - c) amoníaco
 - d) urea
4. Los peces cartilagosos son:
 - a) conformadores iónicos
 - b) osmoconformadores

- c) osmoreguladores
 - d) osmoreguladores hipotónicos
5. A lo largo de la médula del riñón se produce:
- a) un transporte activo de agua
 - b) un gradiente eléctrico
 - c) la concentración de la orina
 - d) la filtración de la sangre
6. La concentración de la orina se varía gracias a la absorción de:
- a) cloruro y urea
 - b) sodio y ácido úrico
 - c) sodio y urea
 - d) potasio y sodio
7. La producción de aldosterona es controlada por un sistema que involucra:
- a) renina, epinefrina y ADH
 - b) nefrina, renina y ADH
 - c) renina, angiotensina y aldosterona
 - d) solo aldosterona
8. El aparato excretor de vertebrados se desarrolla a partir de:
- a) el tubo neural del embrión
 - b) las crestas urogenitales del mesodermo
 - c) la cresta renal del endodermo
 - d) las crestas urogenitales del endodermo
9. Indicar cuál de las siguientes afirmaciones es falsa:
- a) la reabsorción se produce en la cápsula de Bowman
 - b) en la reabsorción se produce el paso de agua y otras moléculas de la nefrona a la sangre
 - c) en un tubo colector desembocan varias nefronas
 - d) el glomérulo y la cápsula renal forman el corpúsculo renal
10. En la pelvis renal desembocan:
- a) los uréteres
 - b) los tubos colectores
 - c) los tubos contorneados proximales
 - d) los túbulos contorneados distales

11. Los animales uricotélicos:
- a) excretan amonio
 - b) excretan amoníaco
 - c) excretan urea
 - d) excretan ácido úrico
12. En la mayoría de los anélidos:
- a) el líquido celómico se filtra en la nefrona
 - b) el líquido celómico se filtra en el metanefridio
 - c) el líquido celómico se filtra en el protonefridio
 - d) los desechos se eliminan directamente por filtración a través de la piel
13. El proceso de filtración renal se produce en:
- a) el asa de Henle
 - b) la cápsula de Bowman
 - c) el tubo contorneado distal
 - d) el tubo contorneado proximal
14. La siguiente imagen corresponde a:



- a) un metanefridio
 - b) una nefrona
 - c) un nefrostoma
 - d) un túbulo de Malpighi
15. Los peces marinos óseos regulan las cargas de sal que toman con el agua de mar:
- a) eliminando pasivamente iones Na^+ y K^+
 - b) absorbiendo iones Mg^{2+} y SO_4^{2-}
 - c) eliminando de forma activa Na^+ y K^+
 - d) modificando la cantidad de urea que eliminan con la orina.

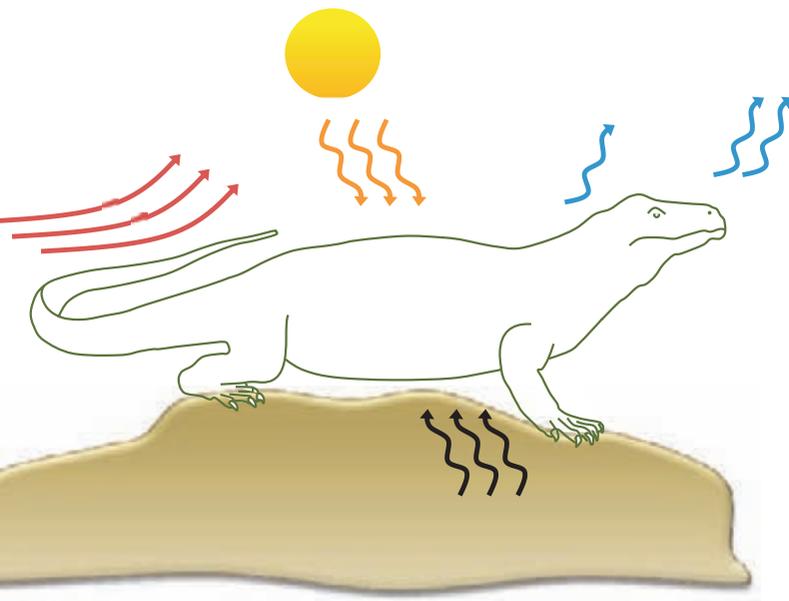
16. Las adaptaciones de las aves para conservar agua incluyen:
- a) fertilización externa
 - b) eliminación de urea como compuesto nitrogenado
 - c) eliminación de ácido úrico como compuesto nitrogenado
 - d) eliminación de amoníaco como compuesto nitrogenado
17. En los insectos podemos encontrar:
- a) nefronas
 - b) metanefridios
 - c) protonefridios
 - d) túbulos de Malpighi
18. El nefrostoma es parte de los:
- a) túbulos de Malpighi
 - b) nefronas
 - c) metanefridios
 - d) protonefridios
19. En la cápsula de Bowman de las nefronas se produce la:
- a) la concentración de la orina
 - b) la recuperación de solutos
 - c) la recuperación de agua
 - d) filtración de la sangre
20. En el túbulo contorneado distal:
- a) se excreta agua a la luz de la nefrona
 - b) se reabsorbe agua
 - c) se eliminan iones Na⁺
 - d) se excreta urea

Bibliografía utilizada

- Brusca, R. C.; Brusca, G. J. *Invertebrados* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Curtis, H.; Barnes, S.; Schnek, A.; Masarini, A. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2008.
- Freeman, S. *Biología* (3.^a Ed.). Pearson-Addison Wesley. 2009.
- Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A.; l'Anson, H.; Eisenhour, D. *Principios integrales de zoología* (13.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill. 2006.
- Kardong, K. V. *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Mader, S. S. *Biología* (9.^a Ed.). Mc Graw Hill. 2008.
- Muñoz, A.; Perez, J.; da Silva, E. *Manual de zoología*. Colección manuales UEX-65. Universidad de Extremadura. 2009.
- Randall, D.; Burggren, W.; French, K. *Eckert: Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones* (4.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana. 1998.
- Rupert, E.; Barnes, D. *Zoología de los invertebrados* (6.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.
- Sadava, D.; Heller, H. C.; Orians, G. H.; Purves, W. H.; Hillis, D. M. *Vida. La Ciencia de la Biología* (8.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2009.

CAPÍTULO 13

HOMEOSTASIS Y REGULACIÓN DE LA TEMPERATURA



Índice de contenidos

- 13.1. Introducción
- 13.2. Regulación y conformismo
- 13.3. Mecanismos de homeostasis
- 13.4. La termorregulación
- 13.5. La regulación de la glucosa
- 13.6. La osmorregulación

RESUMEN

Hace más de un siglo, el fisiólogo Claude Bernard hizo una distinción entre el medio ambiente externo que rodea a un animal y el ambiente interno en el que viven las células que forman parte de él. Las células de los metazoos se encuentran sumergidas en un medio líquido, el medio intersticial, a través del cual se intercambian nutrientes entre las células y los vasos sanguíneos y se recogen los desechos que generan las células en sus procesos metabólicos. Los animales tienden a mantener este medio interno con unos parámetros constantes de pH, temperatura, concentración de solutos, etc., a pesar de las variaciones que pueda sufrir el medio externo del animal.

Es en este contexto en el que se incorpora el concepto de homeostasis, que significa "estado estable" o "equilibrio interno". La realidad es que el medio interno de un vertebrado fluctúa levemente en todo momento, por lo que es necesario mantenerlo dentro de unos límites aceptables por medio de la homeostasis.

La homeostasis es, por tanto, un estado dinámico, la interacción de los factores del ambiente externo del animal que tienden a modificar el medio interno, y los mecanismos de control que se oponen a estos cambios.

Objetivos de estudio:

- Entender cómo los animales mantienen la homeostasis.
- Conocer la complejidad de los mecanismos que existen en los diferentes grupos de metazoos para regular los cambios de temperatura, sales, etc., que se producen en el medio interno.
- Entender cómo la termorregulación contribuye a la homeostasis y los mecanismos generales de adaptación que utilizan los animales para termorregular.
- Conocer otros mecanismos de regulación que contribuyen a la homeostasis dentro de los metazoos.

13.1. Introducción

En términos de fisiología animal, las células que conforman los tejidos, órganos y sistemas de órganos funcionan dentro de un ambiente líquido. Para que los sistemas funcionen correctamente, es necesario mantener este medio relativamente constante sobre todo en lo que se refiere a temperatura, pH, agua y solutos.

A nivel fisiológico, la homeostasis es todo aquello que propicia la constancia del medio interno, es decir, las condiciones químicas y físicas relativamente estables de las células, tejidos y órganos, y los mecanismos que propicia dicha estabilidad. Aunque las condiciones del medio interno pueden variar, lo mismo que cambia el medio que rodea a un animal, en general, las características físico-químicas del medio se mantienen dentro de un rango de valores tolerable.

¿Por qué es tan importante la homeostasis? La respuesta a esta pregunta se basa principalmente en las enzimas, proteínas responsables de catalizar las reacciones metabólicas que hacen posible la vida de las células. Cambios en la temperatura y el pH, entre otros parámetros, pueden afectar seriamente la estructura y función de estas moléculas, provocando serias alteraciones en el funcionamiento de las células. En general, la mayoría de las enzimas funcionan de forma óptima en un rango relativamente estrecho de temperatura, pH y otras condiciones físico-químicas. Así, un aumento de temperatura puede provocar la desnaturación de las enzimas y de otras proteínas, alterando estructuras y funciones celulares, y afectar también a la fluidez de las membranas plasmáticas.

Dada la importancia de mantener constante el medio interno, los animales disponen de muchos mecanismos para conseguir la homeostasis para permitir que las células, tejidos, etc, funcionen dentro de unos niveles óptimos de algunos parámetros como el pH, la concentración de iones Ca^+ , la temperatura, la concentración de agua y sales, etc, y todo ello con un coste de energía.

13.2. Regulación y conformismo

La regulación y el conformismo constituyen los extremos de las formas que un animal puede utilizar para

afrontar las fluctuaciones del medio ambiente. Un animal es regulador cuando utiliza mecanismos para controlar los cambios internos frente a las variaciones externas. Por ejemplo, un mamífero es capaz de mantener su temperatura interna entre los 36-38° con independencia de los cambios de temperatura que se produzcan en el exterior. Para ello dispone de una anatomía y una fisiología que le permite conseguirlo. Por el contrario un animal es conformista con respecto a las variaciones externas si permite que el medio interno varíe en relación a los cambios que se producen en el exterior, y no dispone de mecanismos de ajuste. En relación a la temperatura, los invertebrados acuáticos, por ejemplo, permiten que la temperatura aumente o disminuya según las condiciones ambientales. Regulación y conformismo constituyen los extremos de una cadena continua de opciones intermedias, por lo que puede decirse que ningún organismo es regulador o conformista perfecto, sino que cada uno puede mantener la homeostasis regulando algunas condiciones internas y dejando que otras se ajusten al ambiente. Por ejemplo, un pez de agua dulce dispone de mecanismos para regular su concentración de agua y solutos respecto al exterior (regulador), mientras que permite que su temperatura se amolde a la del agua (conformista).

13.3. Mecanismos de homeostasis

Para alcanzar la homeostasis, los animales poseen sistemas reguladores que operan constantemente, controlando las condiciones internas. Si se produce un cambio en variables importantes del medio interno como temperatura, glucosa en sangre, pH, etc, un sistema de homeostasis concreto actúa rápidamente para modificarlo. Cada uno de estos sistemas dispone de un valor inicial, un punto de partida para controlar la variable.

Cualquier sistema de control homeostático tiene tres componentes funcionales: un receptor (sensor), un centro de control (integrador) y un efector (**Figura 13.1**).

- El **receptor** registra un cambio en alguna variable del medio interno del animal.
- El **centro de control** integra esa información que recibe desde el sensor, y la procesa, elaborando una respuesta adecuada a la variación inicial.

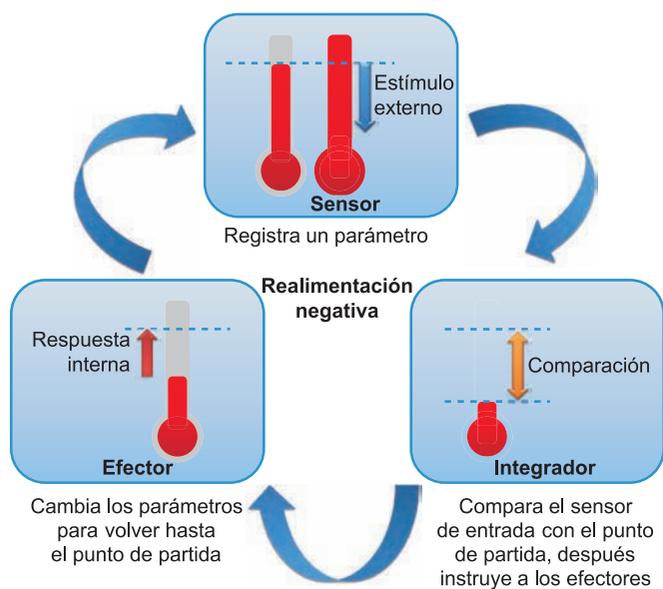


Figura 13.1. Un ejemplo de retroalimentación negativa: control de la temperatura en un acuario. La regulación de la temperatura de un acuario depende de un termostato que detecta cambios de temperatura y activa el mecanismo que lo regula, un termocalentador.

- El **efector** es el encargado de cambiar el parámetro y restablecer el valor inicial.

El funcionamiento de estos componentes puede entenderse fácilmente si analizamos el termocalentador dentro de un acuario. Un acuario de peces tropicales debe tener una temperatura cercana a los 26° para que sus habitantes se encuentren en unas condiciones óptimas. Para ello, poseen un pequeño calentador con un termostato (sensor) que detecta la temperatura del agua en cada momento. Si la temperatura baja por debajo del valor preestablecido (26°), se pone en marcha la resistencia que calienta el agua, que se apaga cuando se alcanza de nuevo la temperatura. De la misma manera si se produce un aumento de la temperatura del agua, por encima del valor óptimo, el sensor lo detecta y como respuesta se produce el apagado del sistema de calefacción, hasta que la temperatura del agua se restablezca de nuevo.

Este tipo de circuito de control se denomina **retroalimentación negativa**, porque un cambio en la variable que se controla (en este caso la temperatura), activa el mecanismo de control correspondiente, para evitar un cambio aún mayor en la misma dirección.

13.4. La termorregulación

Todos los animales intercambian calor con el entorno. El calor fluye siempre de las zonas con temperaturas más elevadas hacia las regiones más frías. Esto significa que si un animal está más caliente que el medio que le rodea, disipa calor y si está más frío, lo ganará.

¿Cómo regulan los animales la temperatura corporal? Es la termorregulación la que contribuye a la homeostasis y es el proceso por el cual muchos animales mantienen una temperatura interna constante, dentro de unos márgenes tolerables. Para una gran cantidad de metazoos, la termorregulación es fundamental, ya que la mayoría de los procesos bioquímicos y fisiológicos son muy sensibles a la temperatura corporal. Aunque las diferentes especies están adaptadas a ambientes distintos, cada especie tiene un intervalo óptimo de temperaturas que debe mantener para permitir a las células funcionar de forma eficaz, con independencia de las fluctuaciones que se produzcan en el medio externo.

Existen cuatro mecanismos por los cuales los animales intercambian calor con el entorno: conducción, convección, radiación y evaporación. Estos procesos son responsables dentro del organismo, y entre éste y el medio externo (**Figura 13.2**).

Ectotermia y endotermia

Las especies disponen de distintas estrategias para hacer uso de sus presupuestos calóricos. Esto hace posible clasificar a los animales en función del papel del calor metabólico en la determinación de la temperatura corporal, en **ectotermos** y **endotermos**. Así, los animales ectotermos obtienen la mayor parte de su calor del medio ambiente. Este tipo de animales tiene una tasa metabólica baja y la cantidad de calor que generan no es suficiente como para mantener constante su temperatura dentro de los límites aceptables.

Por el contrario, los endotermos pueden emplear el calor procedente del metabolismo para regular su temperatura corporal. Si hace frío en el exterior, la elevada tasa metabólica de un endotermo es suficiente para mantener su temperatura interna sin cambios. Por lo tanto, los conceptos de ectotermia y endotermia se relacionan con la fuente de calor utilizada para mantener constante su temperatura cor-

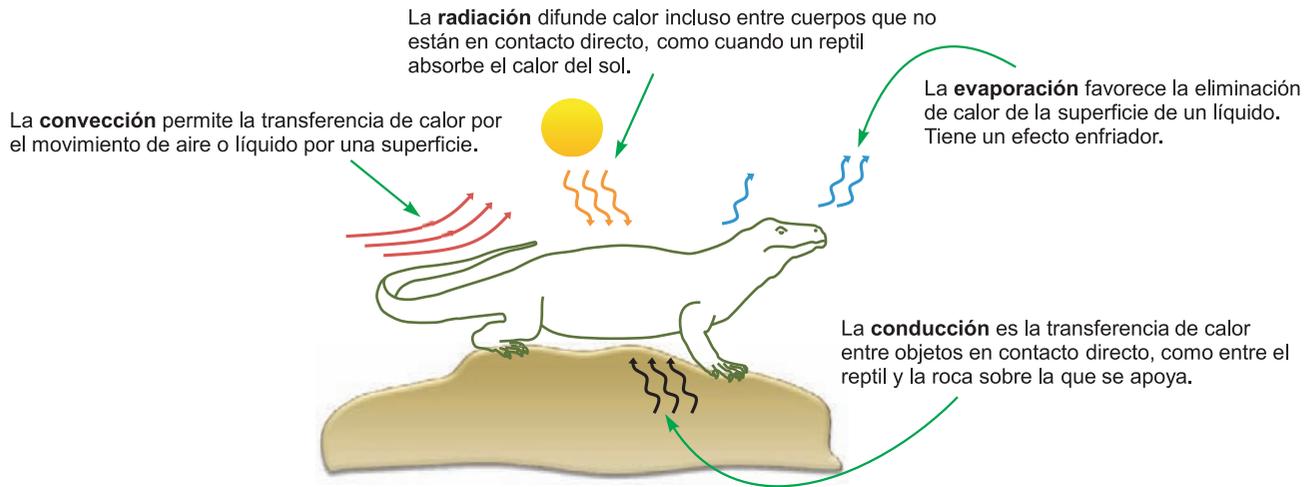


Figura 13.2. Intercambio de calor entre un organismo y el medio ambiente que le rodea.

poral, y no con el hecho de que tengan temperaturas variables o constantes (un error de concepto muy común).

En general los endotermos son capaces de mantener su cuerpo a temperaturas elevadas y estables, aún cuando la temperatura exterior fluctúe mucho. Los ectotermos, en general, toleran una mayor variación de la temperatura interna, debido a que la fuente de calor es siempre externa. Sin embargo, esto no significa que no termorregulen; muchos ectotermos presentan mecanismos conductuales para regular su temperatura, como por ejemplo, exponerse al sol.

Dentro de los metazoos, la mayoría de los invertebrados, los peces, los anfibios, los lagartos, las serpientes y las tortugas son ectotermos. Los mamíferos, las aves y unos pocos reptiles más, algunos peces y muchas especies de insectos, son endotermos. Sin embargo, no hay que olvidar que ectotermos y endotermos representan los extremos de una cadena continua de estrategias de uso de las fuentes de calor, por lo que es posible encontrar animales parcialmente endotérmicos y parcialmente ectotérmicos (**Figura 13.3**).

Desde un punto de vista funcional la endotermia presenta varias ventajas respecto a la ectotermia. La capacidad de generar gran cantidad de calor de los procesos metabólicos, junto con otras adaptaciones fisiológicas y anatómicas (como la presencia de sistemas circulatorios y respiratorios) permite que los animales endotermos realicen actividades más energéticas durante más tiempo. La

actividad intensa sostenida (largas carreras o vuelo propulsado) solo son posibles habitualmente en animales endotermos.

En animales terrestres, la endotermia resuelve también los problemas térmicos derivados de vivir en este tipo de medio, ya que por lo general, los cambios de temperatura exterior son mayores en el medio terrestre que en el acuático y las fluctuaciones, más extremas. Por ejemplo, ningún ectotermo es capaz de estar activo cuando la temperatura está por debajo del punto de congelación, hecho que ocurre sobre gran parte de la superficie terrestre durante los meses de invierno. Sin embargo, muchos endotermos se desenvuelven bien bajo estas condiciones.

No hay que olvidar, sin embargo, que a pesar de las ventajas, ser endotermo es costoso desde un punto de vista energético. Un animal endotermo debe consumir mucho más alimento que un ectotermo de tamaño similar, lo que constituye una desventaja para el primero cuando los recursos alimenticios son limitados. Por esta y otras razones, la ectotermia es una estrategia tremendamente eficaz en la mayoría de los ambientes terrestres, como lo demuestra la abundancia y diversidad de este tipo de animales.

Estrategias que ayudan a la termorregulación

Para los endotermos y los ectotermos que termorregulan, la esencia de la termorregulación es lograr que

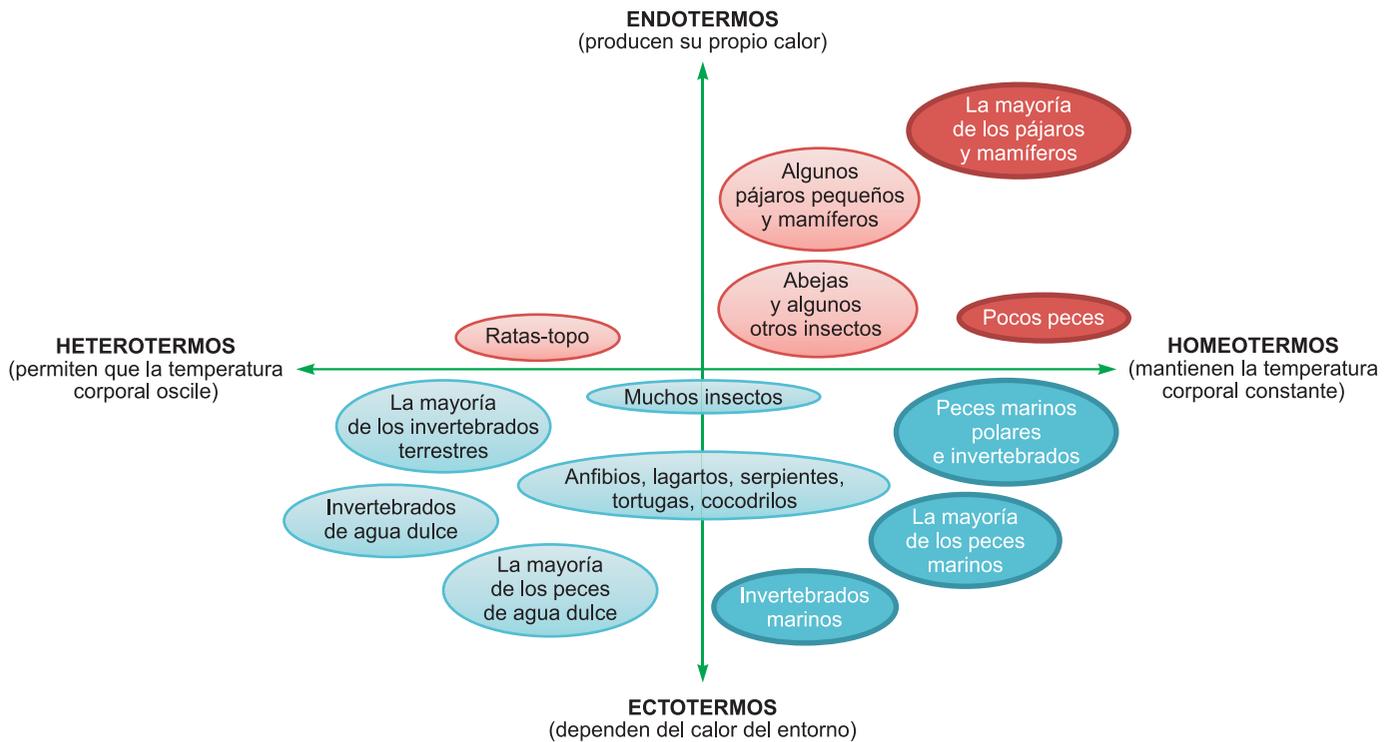


Figura 13.3. Tipos de termorregulación que actúan en los animales.

la tasa de ganancia de calor sea igual a la tasa de pérdida. Si no se consigue este equilibrio, el animal se vuelve más caliente o más frío que el medio externo. Existen cinco mecanismos que ayudan a estos animales a termorregular.

Aislamiento térmico

Constituye una de las principales adaptaciones termorreguladoras de los mamíferos y las aves. El aislamiento térmico reduce el flujo de calor entre el animal y su ambiente, disminuyendo el coste energético para mantenerlo caliente. Esta estrategia de termorregulación se basa en la presencia de estructuras de aislamiento (pelo, plumas o capas de grasa). En los mamíferos el material de aislamiento es un sistema tegumentario, compuesto por piel, pelo y uñas. La piel se compone de dos capas, la epidermis (externa) y la dermis (interna). Por debajo de la dermis se encuentra una capa que contiene tejido adiposo, con células que almacenan grasas y vasos sanguíneos, que es la responsable de proporcionar grados variables de aislamiento térmico dependiendo de las especies.

En las aves, son las plumas las encargadas de proporcionar parte del aislamiento. Al igual que hacen

los mamíferos con el pelaje, las aves reaccionan al frío levantando las plumas, y de este modo retienen una capa de aire frío mayor entre el plumaje. En el caso de la especie humana, que evolutivamente ha perdido el pelaje, dependemos de la capa de grasa que se halla por debajo de nuestra piel para aislarnos térmicamente.

Por último, algunos mamíferos como los cetáceos y las focas, poseen una capa muy gruesa debajo de la piel. Esta capa de tejido adiposo les permite mantener la temperatura corporal entre 36-38°, a pesar de nadar gran parte del año en aguas casi congeladas.

Adaptaciones circulatorias

Muchos endotermos y algunos ectotermos son capaces de alterar la cantidad de sangre y por lo tanto de calor que fluye por el cuerpo. Por lo general se produce un aumento de flujo sanguíneo en la piel gracias a la **vasodilatación**, que provoca el aumento en el diámetro de los vasos sanguíneos. La vasodilatación calienta la piel, y permite que el calor difunda a un ambiente frío. Por el contrario, la **vasoconstricción** reduce el flujo de la sangre y la difusión del calor al disminuir el diámetro de los vasos superficiales.

Otra adaptación circulatoria son los **intercambiadores de calor contracorriente**, importantes para reducir la pérdida de calor de muchos endotermos.

Enfriamiento por evaporación

Muchos animales viven en lugares donde la termorregulación requiere no solo calefacción sino también enfriamiento. La evaporación constituye el único modo de evitar que la temperatura se eleve con rapidez. Algunos animales disponen de adaptaciones para aumentar el efecto de enfriamiento. Una de ellas es el **jadeo**, importante en aves y muchos mamíferos. El sudor o el baño humedecen la piel y favorecen la pérdida de calor por evaporación. Muchos mamíferos terrestres poseen glándulas sudoríparas controladas por el sistema nervioso. Algunos animales, como roedores y canguros, esparcen saliva sobre la superficie corporal para humedecerla y otros, como algunos anfibios, regulan el enfriamiento controlando la cantidad de moco que segregan en la superficie corporal.

Estrategias conductuales

Tanto los endotermos como los ectotermos utilizan respuestas conductuales para controlar la temperatura corporal. Las respuestas más extremas incluyen la migración a climas más convenientes o la hibernación. Los anfibios pierden calor por evaporación con mucha facilidad. Para evitarlo, optan por buscar zonas más frías y sombreadas en verano. Los reptiles buscan lugares más cálidos cuando tienen frío, se orientan hacia las fuentes de calor y expanden y aplastan sus cuerpos para exponerlos a estas. Cuando sienten calor, se orientan en otra dirección o cambian a lugares más fríos. De esta manera muchos reptiles son capaces de mantener su temperatura corporal relativamente estable durante el día, a base de moverse entre zonas cálidas y frías. Estos mecanismos conductuales son utilizados también por invertebrados terrestres, como la langosta del desierto. Otros insectos como las libélulas, adoptan una postura en la que mantienen el cuerpo en posición vertical respecto a la superficie de apoyo. De este modo minimizan la cantidad de superficie corporal expuesta al sol. Las abejas utilizan su comportamiento social para regular su temperatura. En climas fríos aumentan la producción de calor y se agrupan para retenerlo. De este modo, cambiando la densidad del agrupamiento, mantienen la temperatura constante. En climas cálidos, transportan agua y baten sus alas para promover la pérdida de calor por evaporación.

Control de la producción del calor metabólico

En general, los endotermos mantienen su temperatura corporal bastante más elevada que la del ambiente, por lo que deben contrarrestar la pérdida de calor de manera permanente.

Para ello, disponen de mecanismos para controlar y regular la producción de calor, como son:

- Moverse intensamente o **tiritar**.
- Las mitocondrias incrementan su actividad metabólica y producen calor en lugar de ATP. Es lo que se denomina **termogénesis sin escalofríos** y se produce a lo largo de todo el cuerpo.
- La presencia de **grasa parda** especializada en la producción de calor, en zonas concretas de algunos mamíferos, como el cuello y entre los hombros.

Adaptación a los cambios de temperatura

A pesar de que los cambios ambientales muy bruscos pueden desencadenar estrés en los organismos que los sufren, algunos animales pueden adaptarse a un nuevo rango de temperaturas externas durante un tiempo más o menos prolongado, de días o semanas. Esta respuesta fisiológica se conoce como **aclimatación**.

En los endotermos, la aclimatación puede suponer solamente pequeños ajustes en el grado de aislamiento térmico, desarrollando, por ejemplo, un pelaje más grueso en invierno que se pierde durante el verano. Sin embargo, en los animales ectotermos la aclimatación requiere ajustes a nivel celular. Este tipo de respuesta incluye la síntesis de enzimas específicas o de variantes de algunas enzimas capaces de funcionar a temperaturas óptimas diferentes. Algunos ectotermos producen líquidos "anticongelantes" (crioprotectores) que previenen la formación de hielo dentro de las células. Este mecanismo es típico de anfibios que sobreviven al invierno, muchos artrópodos y sus huevos y especies de peces que habitan en aguas que pueden tener temperaturas bajo cero.

Las células disponen también de mecanismos de respuesta rápidos ante cambios bruscos de temperatura, es decir, ante lo que se conoce como "estrés térmico". Uno de ellos es la síntesis de proteínas de choque térmico (HSPs o *Heat Shock Proteins*), que ayudan

a mantener la integridad de otras proteínas celulares que pueden desnaturalizarse por el calor. Estas proteínas de choque térmico se encuentran muy conservadas a nivel evolutivo, lo que se refleja en el alto grado de homología de secuencia proteica, que da una idea de la importancia de estas proteínas involucradas en la supervivencia celular en situaciones diversas de estrés (no solo el térmico, sino también la exposición a compuestos tóxicos de diversa naturaleza, etc.).

Situaciones extremas: hibernación y estivación

En algunas ocasiones, los cambios ambientales son tan bruscos que es difícil para los animales conseguir la homeostasis. En estos casos existen adaptaciones para ahorrar energía mientras se evitan situaciones difíciles y peligrosas. Una de ellas es el **sopor**, un estado fisiológico en el que el metabolismo es menor y también lo es la actividad del animal. Si el sopor es prolongado se conoce como **hibernación**, y representa una adaptación al frío del invierno y a la escasez del alimento. La hibernación permite a mamíferos y aves pasar el invierno en letargo, con una tasa metabólica que puede llegar a ser varios cientos de veces más bajas que en situaciones normales. Estos animales pueden sobrevivir llevando su temperatura corporal hasta 1-2 °C aprovechando la energía almacenada en tejidos corporales o con alimentos que han acumulado en algún escondite.

13.5. La regulación de la glucosa

El control de los niveles de glucosa en sangre constituye otro ejemplo de homeostasis animal. Tras la digestión, los azúcares, aminoácidos, ácidos grasos, iones, etc., llegan a la sangre y son repartidos por todas las células de los tejidos del organismo. Generalmente los niveles que llegan a las células de todos estos nutrientes están dentro de unos límites aceptables pero, ¿qué ocurre si alguno de los nutrientes, en este caso la glucosa, se encuentra en cantidades anormalmente altas en la sangre?

Cuando un animal genera más calorías de las que necesita para producir ATP, el exceso puede invertirse en procesos de biosíntesis y tiende a almacenar el excedente en depósitos de energía. En la especie humana, las células del hígado y las células musculares almacenan energía en forma de glucógeno (polímero

de glucosa). Cuando los depósitos de glucógeno están llenos, y el consumo calórico es mayor que lo que se gasta, entonces el exceso se almacena como grasa.

En una situación opuesta, en la que se gasta más energía de la que se consume en la dieta, por ejemplo, al realizar un sobreesfuerzo, el cuerpo recurre a los depósitos de energía almacenada para obtener la que necesita. En la especie humana, se consume primero el glucógeno hepático, luego el almacenado en el músculo y, finalmente la grasa.

La glucosa es un combustible primordial para las células y su metabolismo está regulado de forma hormonal, por medio de dos hormonas, la insulina y el glucagón. Cuando los niveles de glucosa en sangre son elevados, debido a una gran ingesta o a una enfermedad como la diabetes mellitus, por ejemplo, el páncreas produce insulina, que entra en el torrente sanguíneo y se une a unos receptores específicos por todo el organismo. Como respuesta, las células aumentan el consumo y procesamiento de la glucosa, mediante la síntesis de glucógeno en hígado y músculo, y si fuese necesario, la síntesis de grasas. De este modo los niveles de glucosa en sangre descienden.

Si los niveles de glucosa en sangre descienden, por un ejercicio físico prolongado o la falta de alimento, actúa el glucagón, la hormona de efecto antagónico al de la insulina. Esta hormona es también secretada por el páncreas y como respuesta a ella, las células catabolizan el glucógeno del hígado y músculo y producen glucosa por medio de la gluconeogénesis. Como resultado, los niveles de glucosa en sangre aumentan.

13.6. La osmorregulación

La osmorregulación es el proceso por el cual los organismos vivos controlan la concentración de agua y de sales que hay en su interior. Aunque en el Capítulo 10 ya se adelantaron algunos de los problemas a los que se enfrentan algunos animales en términos de equilibrio iónico y se comentaron las diferentes respuestas del riñón de vertebrados como órgano osmorregulador, es importante volver a destacar este concepto como mecanismo que conduce a la homeostasis.

La osmorregulación depende en gran medida del movimiento controlado de solutos entre el medio interno, que rodea las células, y el medio ambiente externo, que rodea al organismo.

Todo animal, con independencia de sus relaciones de parentesco y tipo de hábitat, se enfrenta al mismo problema de osmorregulación. Debido a muchos factores, se producen descompensaciones entre la captación y la pérdida de agua, que deben equilibrarse. Las células animales no tienen pared celular, por lo que si hay una entrada continua de agua, en ausencia de mecanismos que lo reviertan, las células se hinchan y estallan. Por el contrario, si hay una pérdida sustancial de agua, tienden a encogerse y a deshidratarse. En ambos casos, por ósmosis, el resultado es que las células mueren; sin embargo, esto no ocurre en la mayoría de los casos.

Ante estos desafíos osmóticos existen dos estrategias en la naturaleza para equilibrar la cantidad de agua y solutos: el osmoconformismo y la osmorregulación.

El osmoconformismo es exclusivo de animales marinos que son isoosmóticos con respecto al medio. El medio marino generalmente tiene una composición muy estable, por lo que los animales que viven en ella no tienen tendencia a captar ni a perder agua, y tienen una osmolaridad interna muy constante.

Por el contrario, un osmorregulador es un animal que debe controlar su osmolaridad interna porque su medio interno no es isoosmótico respecto al medio externo. Para combatir este problema, debe descargar el exceso de agua (si el medio en el que vive es hiperosmótico, con mayor concentración de sales), o absorber agua si vive en un medio hipoosmótico, más diluido que el que rodea sus células. Este mecanismo de homeostasis tiene un elevado coste energético, que depende de la diferencia de molaridad que el animal tenga respecto a su entorno.

A continuación se analizarán con más detalle algunas de las adaptaciones que han evolucionado en animales marinos, dulceacuícolas y terrestres, para conseguir la osmorregulación.

Animales marinos

La mayoría de los invertebrados marinos son osmoconformistas. Sin embargo, los vertebrados marinos y también algunos invertebrados son osmorreguladores y para ellos el mar es un medio deshidratante debido a la elevada concentración de sales que contiene (hiperosmótico respecto a los líquidos corporales internos).

Los peces óseos marinos son hipoosmóticos con respecto al medio externo, por lo que constantemente tienden a perder agua por ósmosis, y obtienen sales por difusión y a través de los alimentos que ingieren. Para equilibrar la pérdida de agua beben grandes cantidades de agua de mar, pero eliminan el cloruro sódico a través de las branquias y la piel. Las branquias poseen unas células especiales que extraen los iones Cl^- , mientras que los iones Na^+ lo hacen por difusión pasiva. El resto de iones se excretan a través de los riñones que reabsorben la mayor parte del agua.

Los tiburones y quimeras (condrictios o peces cartilaginosos) emplean una estrategia distinta. El problema es el mismo, ya que tienden a absorber sales hacia el interior del cuerpo, sobre todo a través de las branquias, pero eliminan parte de este exceso de sal a través de los riñones, y excretan el resto a través de un órgano denominado **glándula rectal**.

Animales dulceacuícolas

Los problemas osmóticos a los que se enfrentan los animales que viven en agua dulce son justo los contrarios a los que habitan en agua salada. En este caso, el agua dulce es un medio hipoosmótico respecto al medio interno de los organismos, por lo que estos animales permanentemente incorporan agua y pierden sales por difusión.

Para mantener su equilibrio hídrico los peces de agua dulce excretan la orina muy diluida y de este modo eliminan el exceso de agua que incorporan. Las sales que se pierden por difusión vuelven a recuperarse por medio del alimento ingerido y a través de las branquias. En este caso, las células especializadas transportan activamente los iones Cl^- hacia el interior del organismo, y los iones Na^+ entran por difusión.

Algunas especies de peces pasan parte de su vida ligada al medio marino y parte al medio dulceacuícola. Se trata de especies anádromas y catádromas (por ejemplo, el salmón y la anguila), especies migratorias que se ven sometidas a cambios bruscos en su estado osmorregulador. Mientras se encuentran en el mar osmorregulan al igual que otros peces marinos, absorbiendo agua de mar y excretando el exceso de sales a través de las branquias. Pero cuando se encuentran en agua dulce, osmorregulan justo al contrario, disminuyendo la cantidad de agua que beben (que es casi nula), produciendo grandes cantidades de ori-

na diluida y captando sales del agua a través de las branquias.

Animales que viven en aguas temporales

Algunos animales se han adaptado a vivir en medios acuáticos temporales, que se secan en algún momento del año. Se trata, en general, de pequeños invertebrados acuáticos que son capaces de perder casi toda el agua de su cuerpo, y sobrevivir en un estado de latencia cuando sus hábitats se secan. Este proceso adaptativo se conoce como **anhidrobiosis**. En el estado deshidratado pueden contener tan solo un 2% de agua y permanecer incluso décadas. Simplemente añadiendo agua, estos animales vuelven a estar hidratados y son capaces de moverse y alimentarse. Este tipo de adaptación es común en tardígrados, nematodos y algunas especies de insectos (por ejemplo, algunas larvas de dípteros chironómidos). Estudios recientes apuntan a que es un disacárido, la trealosa, el encargado de proteger las membranas celulares y las proteínas, reemplazando el agua que se asocia a ellas en las células.

Animales terrestres

Este tipo de animales se enfrenta a un grave problema, la pérdida de agua por evaporación en ambientes terrestres. Las adaptaciones que reducen la pérdida de agua son básicas para la supervivencia en tierra y muy variadas entre los diferentes grupos. La mayoría de los animales presentan cubiertas que ayudan a evitar la deshidratación. En artrópodos son las capas de cera del exoesqueleto, en moluscos como los caracoles terrestres son las conchas y en los vertebrados terrestres, son capas de células muertas queratinizadas de la piel, lo que los protege de la pérdida de agua.

Algunos animales, como los que habitan en el desierto, presentan además adaptaciones conductuales, como son hábitos nocturnos para evitar las horas de máxima exposición al sol. Aún así, los animales terrestres pierden una cantidad considerable de agua a través de la piel, de las superficies de intercambio gaseoso, de las heces y la orina. Para recuperar el equilibrio hídrico ingieren alimentos húmedos, beben y aprovechan el agua metabólica.

Cuestiones de repaso

1. Definir el término homeostasis y citar algunos parámetros que un organismo debe controlar para el buen funcionamiento de las células que lo componen.
2. ¿Qué es un animal osmoconformista? ¿Y un osmoregulador? Citar un ejemplo en cada caso.
3. Citar algunas estrategias conductuales que utilizan los endotermos y ectotermos para controlar su temperatura corporal.
4. ¿Qué hormonas controlan los niveles de glucosa en nuestro cuerpo? Comentar cómo actúa cada una de ellas.
5. En términos de equilibrio hídrico, ¿a qué problemas se enfrentan los peces marinos? Comentar brevemente los mecanismos que poseen para solventarlos.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. Los peces de agua dulce:
 - a) no necesitan osmoregular. Son isotónicos respecto al medio
 - b) pierden agua por ósmosis y la recuperan bebiendo
 - c) incorporan agua por ósmosis y pierden sales por difusión
 - d) incorporan agua por transporte activo y pierden sales por difusión
2. En los peces marinos:
 - a) las branquias no tienen función osmoreguladora
 - b) las branquias transportan activamente el exceso de iones Cl^- al exterior

- c) las branquias transportan iones Cl^- al interior del organismo
- d) las branquias expulsan por difusión pasiva el exceso de iones Cl^-
3. Un ejemplo de animales que practican anhidrobiosis son:
- a) los peces
- b) los cnidarios
- c) algunos nematodos
- d) las larvas de anfibios
4. Una especie es reguladora si:
- a) controla los cambios internos frente a las variaciones externas
- b) deja que su medio interno varíe de acuerdo a las variaciones externas
- c) no dispone de ningún mecanismo de control homeostático
- d) es capaz de controlar las variaciones que se producen en el medio externo
5. El jadeo:
- a) contribuye a aumentar el efecto del enfriamiento. Se da en aves y mamíferos
- b) contribuye a disminuir el efecto del enfriamiento. Se da en todos los vertebrados
- c) no es un mecanismo termorregulador
- d) contribuye a aumentar el efecto del enfriamiento. Se da en todos los vertebrados
6. Endotermia y ectotermia hacen referencia a:
- a) la fuente de calor utilizada para mantener constante la temperatura corporal
- b) tener una temperatura corporal constante o variable
- c) ser de sangre fría o de sangre caliente
- d) ser homeotermo o heterotermo
7. En el ser humano el exceso de glucosa en sangre promueve en primer lugar la síntesis de:
- a) grasa parda
- b) glucógeno
- c) celulosa
- d) almidón
8. La regulación de los niveles de glucosa en sangre se regula de forma hormonal por:
- a) insulina y glucagón, secretadas por el páncreas
- b) insulina y prolactina, secretadas por la hipófisis
- c) insulina y glucagón, secretadas por el hígado
- d) insulina y TSH, secretadas por el tiroides
9. ¿Cuál de los siguientes animales tienen un volumen más bajo de producción de orina?
- a) un tiburón marino
- b) un pez óseo de agua dulce
- c) un pez óseo marino
- d) un tiburón que habita en un lago de agua dulce
10. ¿Cuál de las siguientes afirmaciones no es una adaptación para reducir la tasa de intercambio de calor entre un animal y su medio externo?
- a) plumas o pelaje
- b) vasoconstricción
- c) termogénesis sin escalofríos
- d) intercambiador de calor a contracorriente
11. ¿Cuál de estos animales dedica más energía al mantenimiento de la homeostasis?
- a) un ave del desierto
- b) una hidra de agua dulce
- c) una medusa
- d) un escarabajo del desierto
12. Al realizar un ejercicio intenso después de comer, ¿qué combustible almacenado se utiliza?
- a) grasa almacenada en el hígado
- b) glucógeno muscular y hepático
- c) proteínas del páncreas
- d) grasa parda
13. La mayoría de los invertebrados marinos son:
- a) osmoconformistas
- b) osmorreguladores
- c) se comportan de un modo u otro en función de las circunstancias ambientales
- d) todos son isoosmóticos respecto al medio
14. El osmoconformismo es exclusivo de:
- a) animales marinos que son isoosmóticos con respecto al medio

- b) animales terrestres que pierden mucha agua por evaporación
 - c) animales terrestres que son isoosmóticos con respecto al medio
 - d) animales de agua dulce que son isoosmóticos con respecto al medio
15. El sopor es:
- a) un estado fisiológico en el que el metabolismo es menor y también lo es la actividad del animal
 - b) un estado fisiológico en el que el metabolismo es mayor y también lo es la actividad del animal
 - c) un estado fisiológico en el que el metabolismo es elevado y la actividad del animal disminuye
 - d) un estado fisiológico en el que el metabolismo disminuye y la actividad del animal es mayor
16. El principal órgano osmorregulador en vertebrados es:
- a) la glándula rectal
 - b) el riñón
 - c) la glándula de la sal
 - d) las células de cloro de las branquias
17. Los animales endotermos se caracterizan por tener:
- a) una tasa metabólica baja, por lo que la cantidad de calor que generan no es suficiente como para mantener constante su temperatura dentro de los límites aceptables
 - b) una tasa metabólica baja que les permite generar suficiente calor para mantener constante su temperatura
 - c) una tasa metabólica alta que les permite generar suficiente calor para mantener constante su temperatura dentro de los límites aceptables
 - d) una tasa metabólica alta que aún así no les permite generar suficiente calor para mantener constante su temperatura
18. Para regular su temperatura corporal, los insectos en climas cálidos:
- a) eliminan agua y baten sus alas para promover la pérdida de calor por evaporación
 - b) transportan agua y baten sus alas para promover la pérdida de calor por evaporación
 - c) acumulan agua y mantienen sus alas en reposo para evitar la pérdida de calor
 - d) acumulan agua y mantienen sus alas en reposo para promover la pérdida de calor
19. La aclimatación es una respuesta fisiológica típica de:
- a) animales endotermos y ectotermos
 - b) solo animales ectotermos
 - c) solo animales endotermos
 - d) solo mamíferos y aves
20. La termogénesis sin escalofríos conlleva:
- a) un incremento en la actividad metabólica de las mitocondrias, que producen calor en lugar de ATP
 - b) un descenso en la actividad metabólica de las mitocondrias, que producen calor en lugar de ATP
 - c) un incremento en la actividad metabólica de las mitocondrias, que producen más ATP
 - d) un descenso en la actividad metabólica de las mitocondrias, que producen menor cantidad de ATP

Bibliografía utilizada

Brusca, R. C.; Brusca, G. J. *Invertebrados* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

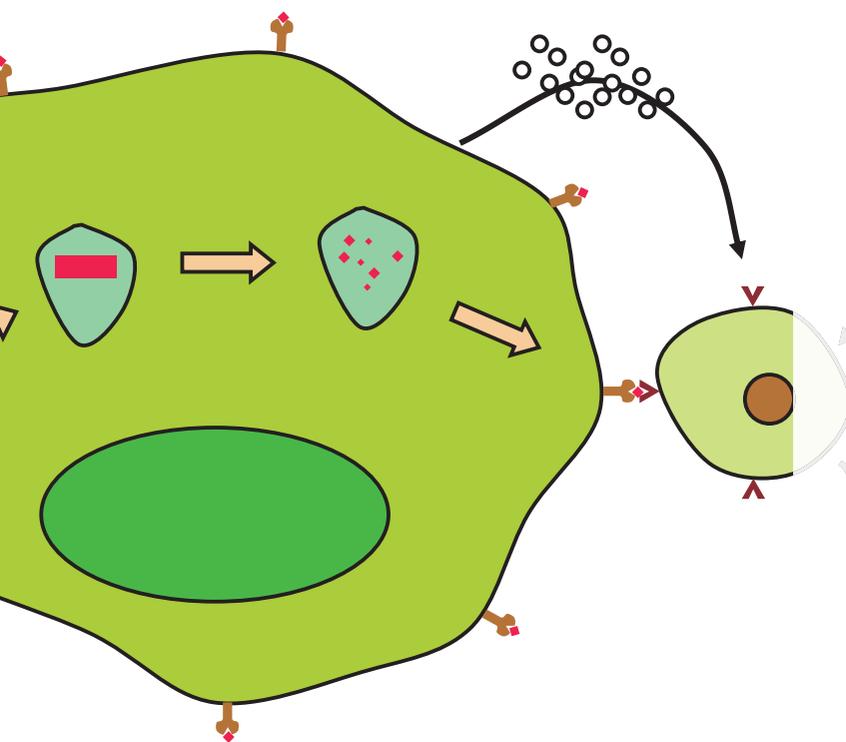
Curtis, H.; Barnes, S.; Schnek, A.; Masarini, A. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2008.

Freeman, S. *Biología* (3.^a Ed.). Pearson-Addison Wesley. 2009.

Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A.; l'Anson, H.; Eisenhour, D. *Principios integrales de zoología* (13.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill. 2006.

CAPÍTULO 14

SISTEMA INMUNE



RESUMEN

Para comprender el funcionamiento de un animal es importante conocer los sistemas que tiene para defenderse de las agresiones del medio en el que vive, siendo de vital importancia saber qué mecanismos ha desarrollado y cómo estos se coordinan para dar lugar a un sistema inmune.

El sistema inmune es el encargado de impedir que agentes extraños ataquen al organismo y permite que pueda responder a cualquier invasión de su medio interno por parte de otro organismo vivo. El desarrollo del sistema inmune en metazoos ha implicado la generación de dos tipos de respuestas. La primera es una respuesta inespecífica que no depende del agente agresor sino que actúa de manera regular e incluye una serie de barreras para impedir la entrada del organismo. Esta respuesta se ha descrito en todos los animales.

La segunda respuesta es la adquirida, que se activa solo ante determinados agentes y que responde a ellos de manera específica. Hasta el momento, este tipo de respuesta parece ser propia de vertebrados pero es posible que existan también algunos invertebrados que la presenten. En vertebrados se realiza por medio de dos mecanismos que implican la participación de células y biomoléculas que atacan al agente extraño para neutralizarlo y/o eliminarlo.

Objetivos de estudio:

- Conocer las formas de defensa que tienen los animales ante las agresiones a su medio interno.
- Aprender los distintos mecanismos que intervienen en la respuesta inmune de invertebrados y vertebrados.
- Entender las bases de la inmunidad y su importancia dentro de la fisiología de un animal.

Índice de contenidos

- 14.1. Introducción
- 14.2. Conceptos básicos de inmunología
- 14.3. Inmunidad en invertebrados
- 14.4. Inmunidad en vertebrados
- 14.5. Funcionamiento incorrecto del sistema inmune

14.1. Introducción

El sistema inmune es el sistema encargado de la defensa de un organismo ante las agresiones externas y los procesos internos que alteran las células. Desde el exterior un individuo puede verse sometido a la acción de bacterias, virus y otros organismos eucariotas como hongos, gusanos parásitos, etc. Desde el interior las células pueden sufrir un proceso de transformación que lleve a la aparición de tumores, por lo que la misión del sistema inmune es detectarlas y eliminarlas.

La inmunidad puede ser de dos tipos, inespecífica o innata y específica o adaptativa. La primera incluye aquellos mecanismos que reaccionan ante todas las agresiones independientemente de su naturaleza. Entre estos mecanismos encontramos las barreras físicas y químicas o la fagocitosis, que actúan tratando de impedir la entrada del agente en el cuerpo o eliminándolo si ha conseguido traspasar las primeras barreras.

La inmunidad específica incluye mecanismos que reconocen de manera específica determinadas características del agente agresor, llevando a cabo una reacción "personalizada" frente al mismo para inactivarlo. En este proceso pueden participar elementos celulares, como ocurre en el caso del sistema inmune de mamíferos donde se reconoce el antígeno correspondiente y se producen anticuerpos.

Dado que el organismo reacciona frente a determinados cambios en las mismas células del cuerpo, deben existir también mecanismos de reconocimiento que permitan diferenciar lo propio de lo extraño y lo sano de lo alterado. Un ejemplo es el sistema de histocompatibilidad de los mamíferos, donde a través de moléculas de la superficie se diferencian las células normales de las transformadas y las propias de las extrañas.

El sistema inmune es uno de los grandes desconocidos de los seres vivos y se conocen los procesos generales que permiten al cuerpo defenderse de las agresiones del exterior, pero aún queda mucho por descubrir respecto a su funcionamiento y regulación. En este tema se verán cómo la inmunidad innata y la inmunidad adquirida hacen frente a los invasores, cómo se activan distintos mecanismos según sea el agresor y los distintos procesos que permiten regular la respuesta.

14.2. Conceptos básicos de inmunología

El sistema inmune es el sistema encargado de responder a los distintos agentes, internos y externos, que atacan a un animal. Es un sistema difuso, presentando algunos órganos aislados que a menudo tienen otras funciones y suelen encontrarse conectados a través de los líquidos que transportan nutrientes y gases. De esta forma, dependiendo del animal pueden existir múltiples tipos celulares con diversas funciones que van desde la secreción de sustancias que actúan directamente sobre el agente a células que fagocitan y procesan tanto células como moléculas perjudiciales para el organismo. La naturaleza del agente puede ser muy variada e incluye moléculas, organismos unicelulares y multicelulares. En el caso de los parásitos su capacidad de supervivencia en el hospedador y el daño que le produzcan a este depende principalmente del sistema inmune del hospedador.

Se dice que un individuo es susceptible a un parásito o un agente cuando no es capaz de eliminarlo, mientras que es resistente si sus mecanismos fisiológicos impiden o contrarrestan la aparición del parásito. Al parásito en el primer caso se le define como infestivo mientras que en el segundo como no infestivo. En ambas situaciones los mecanismos que intervienen son muy diversos y el resultado final es producto de las interacciones entre aquellos que incrementan la capacidad de resistencia del hospedador y los que mejoran la capacidad infestiva del parásito. Además, es importante tener en cuenta que el resultado se debe también a las condiciones particulares de cada individuo, es decir, el momento de desarrollo, la situación fisiológica general, la exposición al ambiente o sus propias características dentro de la población (su propia individualidad genética) tanto del hospedador como del parásito.

Un animal posee inmunidad cuando presenta células o tejidos capaces de reconocer y proteger al animal frente a los invasores externos. En general, la mayoría de las especies animales presentan algún grado de defensa que no depende de la exposición previa al individuo. Solo para los vertebrados, hasta el momento, se ha descrito también otro tipo de inmunidad que se desarrolla contra agentes extraños concretos y que en posteriores contactos con el mismo se desarrolla más rápida y efectiva.

La respuesta del sistema inmune ante un parásito no supone que siempre se produzcan fenómenos de

todo o nada, donde uno acaba con el otro. A menudo se produce una reacción del individuo que elimina parcialmente al parásito dejando una población residual que sigue su crecimiento de manera lenta pero sin suponer un daño tal al individuo que lo haga inviable.

Inmunidad inespecífica

Los mecanismos de inmunidad inespecífica son muy diversos siendo tanto de naturaleza física como química y celular. La primera barrera en todos los organismos es la propia cubierta externa que puede ser de tipo córneo o esclerotizado, como en muchos animales terrestres, o blanda, presentando a menudo capas mucosas que las lubrican y ayudan a que se desprendan de ellas las partículas extrañas.

Por otro lado, las secreciones de los animales a menudo presentan productos antimicrobianos como péptidos o actividades que tienden a aislar el agente, como por ejemplo la secreción de melanina alrededor de huevos parásitos en insectos. Ejemplos de este mecanismo en vertebrados son las secreciones de estómago o vagina para modificar el pH o la secreción de enzimas hidrolíticas del tubo digestivo o en los conductos del sistema respiratorio. Además, también existe una serie de productos sintetizados por células del propio sistema inmune que se añaden a este arsenal. Los casos mejor conocidos son los de vertebrados con la producción de interferones, citoquinas o el factor de necrosis tumoral, a menudo también producidas por células que participan en la respuesta adquirida.

A nivel celular la respuesta inespecífica incluye una serie de células que, en general, tienden a actuar fagocitando los organismos extraños o produciendo sustancias que actúan sobre los mismos para inactivarlos.

Los vertebrados además tienen el sistema complemento, un conjunto de proteínas presentes en el plasma que por medio de una activación en cascada actúan sobre el invasor y al mismo tiempo participan en otras respuestas al atraer células del sistema inmune y marcar el organismo para su posterior fagocitosis. El cuerpo evita su acción a través de proteínas de membrana que inhiben su activación en las propias células del organismo.

Inmunidad adquirida

En la inmunidad adquirida se reconoce al invasor y se activa una respuesta específica que actúa sobre ese or-

ganismo concreto. Aunque inicialmente restringida a vertebrados, también se ha descrito en ciertos grupos de invertebrados respuestas que pueden considerarse como adaptativas pero con mecanismos propios distintos de los de vertebrados.

La respuesta adquirida de los vertebrados se basa en el reconocimiento de lo propio frente a lo ajeno y en la activación de defensas celulares que a través de la fagocitosis y la producción de proteínas específicas, los anticuerpos, actúan sobre el agente extraño y lo eliminan. Para poder reconocer lo propio las células presentan en su superficie una serie de proteínas a modo de marcadores, indicando a las células del sistema inmune que no deben proceder contra ellas. Los anticuerpos, por su parte, se sintetizan por células del sistema inmune frente los antígenos, fragmentos de moléculas o moléculas, procedentes de organismos extraños o de toxinas, y actúan uniéndose a ellas. Esta unión es parte de distintos mecanismos de respuesta como pueden ser la fagocitosis por células del sistema inmune, la inactivación del potencial dañino de la molécula en cuestión o la activación del sistema complemento. A la acción de los anticuerpos se añade también la actividad de ciertas células del sistema inmune que por medio de proteínas, como la perforina, o sustancias químicas, como los radicales de oxígeno, eliminan las células tumorales o los agentes extraños.

Una característica de la inmunidad adquirida frente a la inespecífica es la generación de una "memoria inmunitaria" que permite responder en futuros contactos con el agente extraño de manera más rápida y eficaz. Esta memoria se debe a que parte de las células que intervienen en la primera respuesta permanecen como centinelas en la circulación esperando para activarse al más mínimo contacto con su antígeno.

Tanto la inmunidad inespecífica como la adquirida actúan de manera complementaria, permitiendo así una defensa eficaz frente a las agresiones por microorganismos, parásitos o toxinas. El resultado final será consecuencia tanto de las defensas del hospedador como de las acciones del agente invasor, ya que en el caso de organismos vivos estos reaccionan a los intentos del hospedador por eliminarlos estableciendo un fenómeno de acción-reacción que, en último extremo y a largo plazo, puede llegar a concluir en un equilibrio en el que ni el hospedador sufre un daño que ponga en riesgo su supervivencia ni el parásito se elimina.

14.3. Inmunidad en invertebrados

Aunque no a un nivel tan complejo como es el sistema inmune de vertebrados, también existe inmunidad en los invertebrados ya que muchos de ellos tienen sustancias en los líquidos circulantes con una función inmunitaria. En moluscos, por ejemplo, los hemocitos son capaces de producir enzimas que liberan durante la fagocitosis y el encapsulamiento mientras que en anélidos, moluscos, insectos, crustáceos y equinodermos hay sustancias que actúan como opsoninas. En los insectos, se producen péptidos frente a la infección por bacterias, virus y hongos, existiendo cierta especificidad respecto a la categoría del agente que atacan (por ejemplo, respecto a las bacterias gramnegativas).

La mayoría de los invertebrados, incluyendo las esponjas más simples, presentan reacciones de rechazo a trasplantes de tejidos procedentes de otras especies (xenoinjertos) y, en la mayor parte de los casos, también muestran algún tipo de reacción cuando son de otros individuos de su misma especie (aloinjertos). Este rechazo indica que existe algún mecanismo que permite la identificación de lo extraño y, por tanto, de reconocimiento inmune. En el caso de trasplantes entre individuos de la misma especie no todos los grupos presentan la misma susceptibilidad encontrando algunos donde no hay rechazo a aloinjertos mientras que otros sí lo hacen. Además, también puede haber cierta memoria inmunitaria ya que ciertos organismos muestran una respuesta más rápida cuando reciben un segundo aloinjerto de la misma fuente.

Aunque la memoria inmunitaria de invertebrados tiene el mismo objetivo que en vertebrados hay diferencias entre ellas ya que la capacidad de amplificar la respuesta inmune por la proliferación de células inmunes específicas frente a un determinado agente es propia de vertebrados.

14.4. Inmunidad en vertebrados

Los vertebrados presentan tanto inmunidad inespecífica como inmunidad adquirida, siendo el sistema inmune de todos ellos muy similar aunque incre-

mentando su complejidad desde los peces hasta los mamíferos, siendo este último el mejor conocido.

En los mamíferos existen una serie de tejidos y órganos dispersos por el cuerpo que participan en la actividad del sistema inmune e interactúan prácticamente con todos los sistemas y órganos del individuo. De entre ellos el timo, el bazo, la médula ósea y los ganglios linfáticos son los principales, participando en la producción y la diferenciación de las células del sistema inmune que se encuentran circulando por los vasos sanguíneos y linfáticos. A las células que aparecen en el plasma y en la linfa y tienen función inmunitaria se las denomina genéricamente leucocitos o glóbulos blancos, diferenciándose dos linajes en función del proceso de maduración. Por un lado, tenemos las células de la línea mieloide que origina los glóbulos rojos y las plaquetas y los leucocitos denominados granulocitos, y por otro la línea linfoide que da lugar a los linfocitos y las células *natural killer* (nk).

En general, el estudio del sistema inmune de mamíferos se realiza analizando la respuesta inespecífica por un lado y los mecanismos de la respuesta específica por otro.

Respuesta inespecífica

En este tipo de respuesta intervienen barreras físicas, biomoléculas y células. Su principal característica es que se produce independientemente de la naturaleza del agente extraño siendo la primera barrera de defensa.

Una de las barreras más inmediatas es la piel, que si se encuentra íntegra y sana impide el paso de manera efectiva. En la superficie de la piel se encuentran hongos y bacterias que forman parte de la flora habitual de la misma, es decir, no tienen un efecto dañino sobre el cuerpo. Estos organismos, lo mismo que los que se encuentran en otras zonas del cuerpo como el intestino o la boca, compiten con los organismos patógenos por el espacio y los nutrientes, con lo que también pueden considerarse como una forma de defensa.

Las mucosas que revisten la superficie de los ojos y los sistemas respiratorio, digestivo, excretor y reproductor tienen secreciones como las lágrimas, la mucosa nasal o la saliva. En ellas a menudo se incluyen enzimas, como la lisozima que ataca a las paredes celulares de bacterias, o sustancias que atrapan partículas y microorganismos para posteriormente expulsarlos, como ocurre con el moco del sistema respiratorio. Las defensinas son péptidos, de entre veintinueve y

cuarenta y dos aminoácidos, tóxicos para un amplio espectro de microorganismos que se introducen en su membrana plasmática y, por un mecanismo aún no clarificado, acaban con ellos. En el tubo digestivo los jugos gástricos, con su fuerte acidez, y las sales biliares eliminan los microorganismos.

Uno de los principales sistemas de respuesta inespecífica es el **sistema complemento**, un conjunto de proteínas que se encuentran en el plasma y que se activan a través de un mecanismo en cascada llevando a cabo tres tipos de acciones: unirse a los microorganismos para señalarlos y permitir su eliminación por los fagocitos, activar la respuesta inflamatoria para atraer más fagocitos al punto de entrada del microorganismo y lisar las células invasoras (como por ejemplo, bacterias). Para su activación hay dos vías, denominadas alternativa y clásica. La primera es la más antigua y se diferencia de la clásica en que no necesita anticuerpos para activarse, por lo que es un mecanismo de defensa importante en las primeras etapas de invasión. Funciona de forma continua a un bajo nivel y solo en presencia de determinados factores se amplifica. Por su parte, la vía clásica precisa la unión de un anticuerpo a su antígeno, conectando así con la respuesta adquirida, y siempre que el anticuerpo sea del tipo IgM o IgG.

Otra respuesta inespecífica que comprende la participación de biomoléculas son los **interferones**. Es un tipo de respuesta a virus que consiste en la producción de estas proteínas por las células infectadas y actúan uniéndose a receptores de las células vecinas para aumentar su resistencia frente a ese y otro virus. Son glucoproteínas que difieren entre los grupos de vertebrados, existiendo al menos tres diferentes en cada uno de ellos.

En la respuesta inespecífica también participan células, entre las que encontramos los **fagocitos** y las **células natural killer**. Los primeros se encuentran circulando por sangre y linfa, pudiendo salir a los distintos tejidos en caso de ser necesario. Su principal función es fagocitar agentes extraños y eliminarlos. Las células nk son un tipo de linfocitos que pueden reconocer células infectadas por virus y ciertas células tumorales para eliminarlas mediante mecanismos citotóxicos y produciendo sustancias de regulación como citoquinas.

Los otros tipos celulares que también participan en la respuesta inespecífica son los granulocitos (o polimorfonucleares) y los monocitos, que al madurar se transforman en macrófagos y participan en la fagocitosis de los agentes extraños. Dentro de los granu-

locitos los neutrófilos tienen actividad fagocítica, los eosinófilos son característicos de la actividad antiparasitaria mientras que los basófilos actúan en fenómenos de inflamación. Los mastocitos son células que intervienen también en la inflamación, respuesta que se produce en el momento que existe un daño tisular y las células afectadas liberan sustancias que activan tanto los mastocitos como los neutrófilos, haciendo que liberen histamina para dilatar los capilares sanguíneos y aumentar de esta forma su permeabilidad (así se permite la salida de los fagocitos y las proteínas del complemento). Como resultado de este efecto se produce un aumento de presión en la zona que da lugar a la característica tumefacción de la inflamación. En el tejido afectado las distintas macromoléculas, entre ellas las del complemento, actúan como factores de atracción de neutrófilos y monocitos.

En el proceso de infección se puede producir una respuesta que implica el aumento de la temperatura corporal, la fiebre. Esta respuesta busca evitar la proliferación del agente invasor al generar un medio más hostil para su crecimiento. Se produce por la acción de ciertas citoquinas que actúan sobre los centros reguladores de la temperatura en el cerebro.

Tabla 14.1 Resumen de mecanismos inespecíficos en vertebrados

Agente	Mecanismo
Piel	Impide el paso de los agentes extraños
Flora de las distintas zonas del cuerpo	Compiten con los virus y bacterias patógenos por los recursos
Mucosas	Contienen sustancias y enzimas para atrapar y eliminar agentes extraños
Sistema complemento	Marca los agentes extraños para su eliminación, activa la respuesta inflamatoria
Interferones	Aumentan la resistencia frente a virus
Fagocitos y células nk	Fagocitan elementos extraños para eliminarlos
Granulocitos	Fagocitosis y fenómenos de inflamación
Monocitos	Fagocitosis
Mastocitos	Procesos inflamatorios
Fiebre	Evita la proliferación del agente invasor

Respuesta adquirida

La respuesta adquirida en mamíferos se caracteriza por ser una respuesta específica en la que se diferencia lo propio de lo extraño que puede reconocer millones de antígenos distintos y presenta memoria inmunitaria. La especificidad se debe a la presencia de los linfocitos B y los linfocitos T, los elementos principales de este tipo de respuesta. Gracias a ellos se pueden reconocer los antígenos (moléculas propias alteradas o extrañas), dentro de los cuales son los determinantes antigénicos (una parte de esas moléculas) los que realmente se reconocen. El tamaño del antígeno es relativo ya que puede ser desde una célula a una proteína, pudiendo ambos presentar muchos determinantes antigénicos distintos, cada uno de los cuales puede unir un anticuerpo o una célula T. Además, dentro de los determinantes antigénicos hay una cierta gradación en la respuesta que generan por lo que algunos provocan una fuerte respuesta del sistema inmune mientras que otros son muy débiles.

En todo este proceso es necesario que se produzca un reconocimiento de lo propio frente a lo extraño, por lo que debe existir algún sistema para no atacar lo propio. De esta forma, se desarrollan marcadores celulares que identifican las células del individuo y mecanismos para eliminar aquellas células inmunes que reconocen antígenos propios (en un proceso denominado **delección clonal**, que se explica más adelante). Entre los marcadores de membrana es de especial importancia el **complejo mayor de histocompatibilidad** o **MHC**, unas glucoproteínas que en el ser humano se denominan antígenos leucocíticos humanos (HLA) y tienen la función de presentar antígenos a un receptor situado en la superficie de las células T. Gracias a este reconocimiento se puede diferenciar lo propio de lo extraño. Existen dos clases de MHC:

- **MHC I:** presentes en la superficie de todas las células nucleadas del individuo, cuando las proteínas celulares se degradan por el proteosoma algunos fragmentos se unen a proteínas MHC I y viajan a la membrana plasmática, donde se presentan a las células T_C que las reconocen como propias a través de la proteína de superficie CD8.
- **MHC II:** presentes principalmente en la superficie de los linfocitos B, los macrófagos y otras células presentadoras de antígenos, cuando una de estas células incorpora antígenos no propios los degrada y uno de los fragmentos resultantes

se une a una proteína MHC II para posteriormente presentarse en la superficie de la célula a los receptores CD4 de los linfocitos T_H .

La cantidad de determinantes antigénicos posibles es muy amplia por lo que el sistema de reconocimiento de los mismos debe permitir poder detectarlos para que se pueda activar el sistema inmune. En este proceso son cruciales los anticuerpos, unas proteínas que se unen al determinante antigénico y lo señalan para permitir que se produzcan las reacciones de fagocitosis y la producción de distintas sustancias que atacan o inactivan el agente extraño.

Por último, la respuesta adquirida implica una gran inversión de tiempo y recursos para poder realizar un ataque selectivo que elimine los invasores, por ello iría en contra del propio organismo que se desarrolle cada vez de cero. Existe un mecanismo de memoria inmunitaria que implica la conservación de células capaces de responder de manera efectiva en menos tiempo ante un posterior contacto con el agente invasor. En esta memoria son de gran importancia los linfocitos B, productores de anticuerpos, y los linfocitos T_8 (o T_C), que participan en la respuesta citotóxica.

La respuesta adquirida es el resultado de dos tipos de repuestas que se entrecruzan: la **respuesta humoral** y la **respuesta celular**. En ambos casos participan distintas células del sistema inmune con funciones de activación mientras que a nivel de efectores la respuesta humoral se debe a los anticuerpos, proteínas producidas por los linfocitos B que se encuentran tanto en la superficie de los mismos como circulando por la sangre, y la respuesta celular a los linfocitos T_C .

Respuesta humoral

En este tipo de respuesta encontramos por un lado la activación de los **linfocitos T_H** y por otro la activación de los **linfocitos B** (Figura 14.1). Los linfocitos T_H se activan cuando un macrófago captura y procesa un antígeno para presentárselo por medio del MHC II. Este linfocito T_H también se activa gracias a una citoquina, perteneciente a un grupo de proteínas que tienen distintas funciones de regulación, secretada por el macrófago. Los linfocitos T_H activados producen a su vez citoquinas que estimulan su proliferación.

Por su parte, el linfocito B presenta en su superficie el anticuerpo que es capaz de producir en forma de IgM. Este anticuerpo se une a su antígeno y el

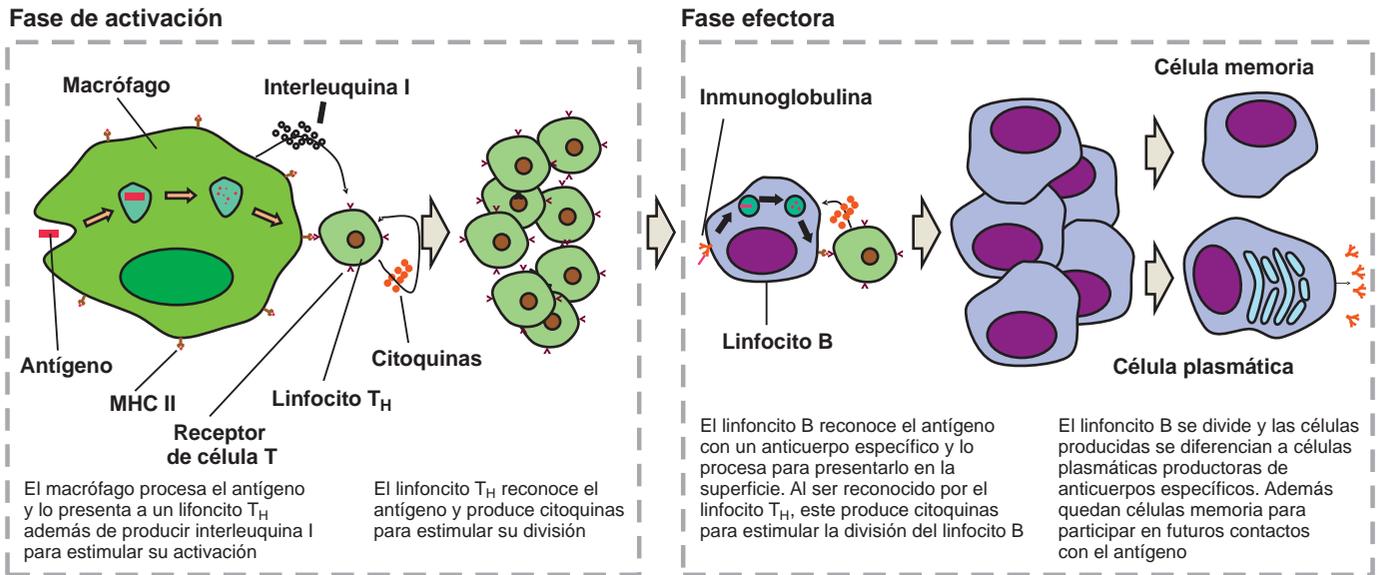


Figura 14.1. Respuesta humoral. La entrada de un antígeno en el organismo provoca el inicio de la respuesta inmunitaria específica humoral. El procesamiento del antígeno por un macrófago permite la proliferación de los linfocitos T_H. En una segunda etapa los linfocitos B reconocen el antígeno gracias a los anticuerpos de su superficie, lo que lleva a su activación y gracias a la intervención de los linfocitos T_H a su proliferación. Tras este proceso de expansión clonal las células se diferencian quedando un remanente como células memoria.

complejo formado se introduce en la célula para procesarlo de tal manera que se une al MHC II y lo presenta en la superficie de la célula, siendo reconocido por los linfocitos T_H, que se activan y producen citoquinas que estimulan al linfocito B para que prolifere. A este proceso se le denomina también **selección clonal**. Los linfocitos B que aparecen como consecuencia de la proliferación pueden entonces optar por dos destinos, por un lado pueden quedar como linfocitos B de memoria para posteriores respuestas inmunes frente al mismo antígeno y por otro pueden diferenciarse a **células plasmáticas** y producir anticuerpos que combatan al antígeno en ese momento.

En un posterior contacto con el antígeno el proceso se simplifica ya que los linfocitos B memoria producen la respuesta de manera mucho más rápida e intensa al acortarse los tiempos de selección clonal y de su proliferación.

Respuesta celular

La respuesta celular se lleva a cabo por los **linfocitos T_C** y consta de una fase de activación y una fase efectora (**Figura 14.2**). En la fase de activación las células infectadas por agentes extraños los procesan para presentarlos en la superficie gracias al MHC I. Los linfocitos

T_C reconocen los fragmentos presentados como extraños y se activan. Al activarse proliferan y reconocen a las células que tienen los complejos antígeno-MHC I, produciendo una sustancia, denominada perforina, que lisa la célula infectada. Además también pueden activar unos receptores de la célula infectada que provocan la iniciación de los procesos de apoptosis.

Al igual que ocurre en la respuesta humoral, los linfocitos T_H intervienen estimulando los linfocitos T_C al detectar el antígeno por una célula presentadora de antígeno. Además, también se conserva una memoria inmunitaria a través de los linfocitos T activados.

Estructura de los anticuerpos

Los anticuerpos, también denominadas inmunoglobulinas, son proteínas compuestas de cuatro polipéptidos, iguales dos a dos, denominados cadenas ligeras y cadenas pesadas respectivamente (**Figura 14.3**). Las cadenas se mantienen juntas a través de puentes disulfuro y todas ellas presentan dos regiones, la región constante y la región variable. La región constante es similar para cada tipo de inmunoglobulina y determina el tipo de anticuerpo (su destino y su función) mientras que las regiones variables son distintas para cada anticuerpo y determinan el antígeno al que se unen. De

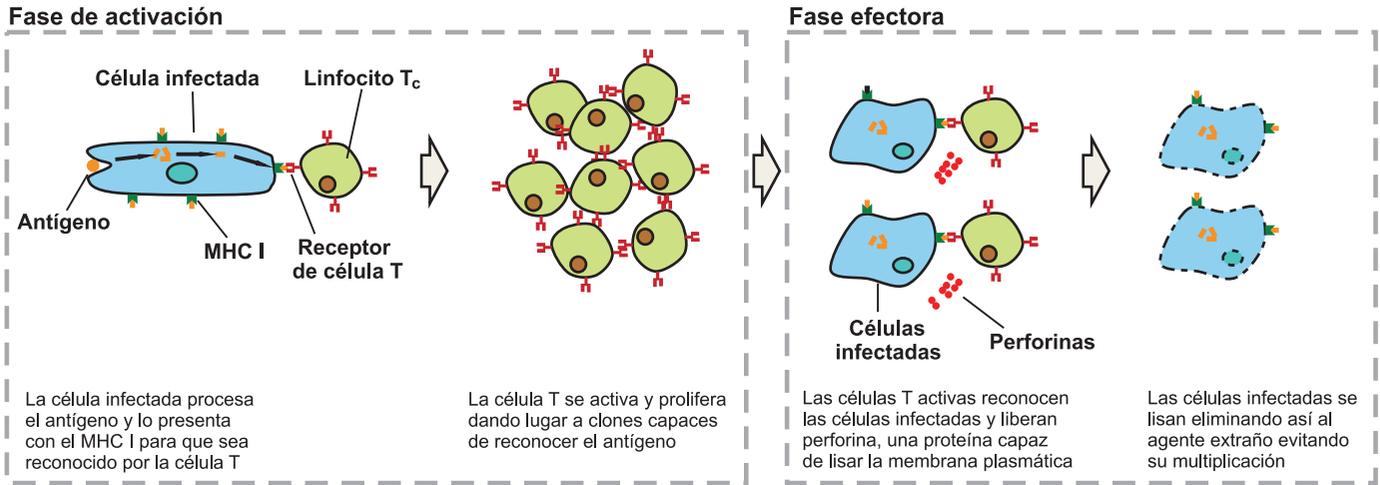


Figura 14.2. Respuesta celular. El antígeno se procesa por las células infectadas y se expone en el exterior para que pueda ser reconocido por los linfocitos T_C. Gracias a este reconocimiento se produce su división en la fase de expansión clonal. Posteriormente las células infectadas que exponen el antígeno en su superficie se reconocen por los linfocitos T_C activos y se lisan gracias a las perforinas que liberan estos. De esta forma se impide la proliferación de las células dañadas.

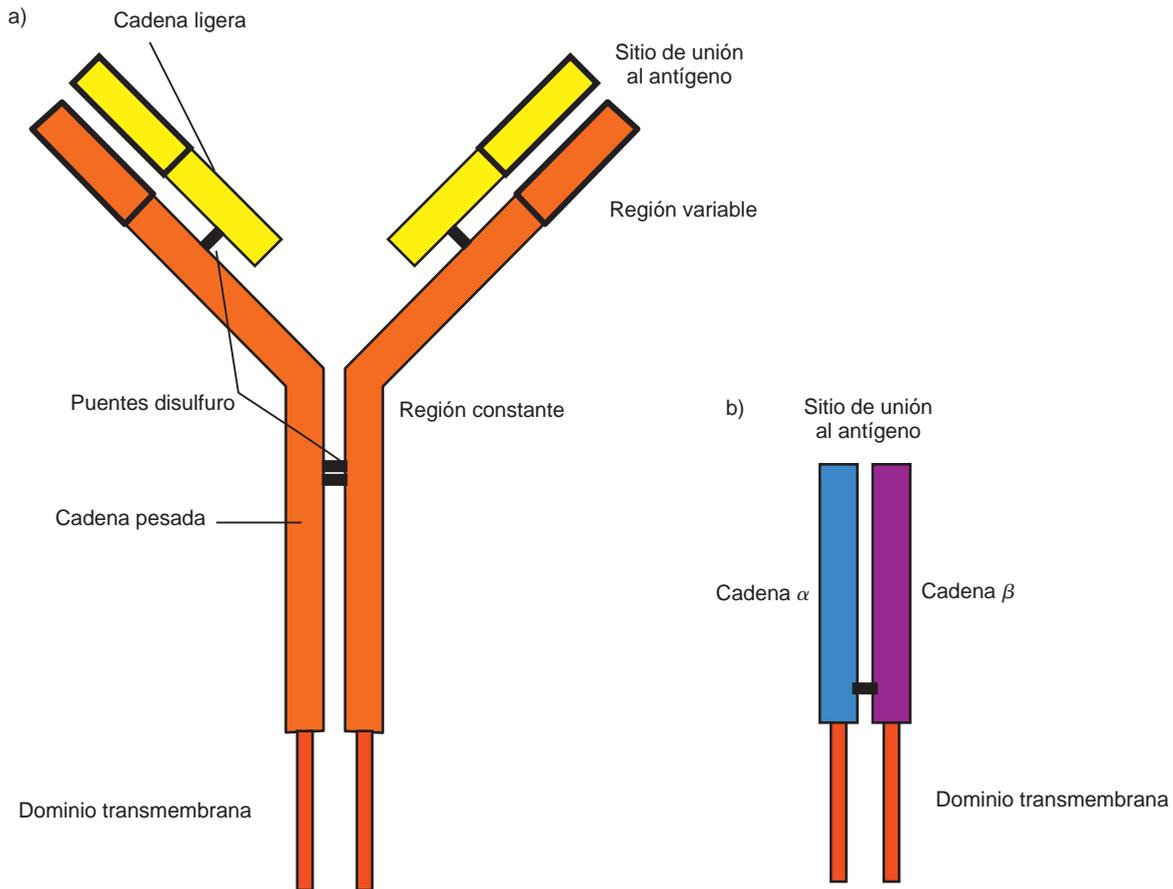


Figura 14.3. Estructura de un anticuerpo y un receptor de célula T. En ambos casos aparecen proteínas que tienen la capacidad de reconocer distintas moléculas gracias a su región variable. El anticuerpo (a) se compone de dos cadenas ligeras y dos cadenas pesadas con una parte constante y una parte variable cada una, siendo estas últimas regiones las responsables del reconocimiento del antígeno. En el receptor de células T (b) hay dos cadenas, α y β, responsables del reconocimiento del antígeno.

esta forma, cada anticuerpo tiene dos sitios de unión a un antígeno lo que convierte al anticuerpo en bivalente y le permiten formar complejos con el antígeno y otros anticuerpos, complejos que son más sencillos de reconocer y fagocitar por las células correspondientes.

Hay cinco tipos de inmunoglobulinas que se distinguen por su estructura y su función:

- **Inmunoglobulinas G (IgG):** son las más abundantes e importantes, se encuentran en forma de monómeros en el plasma e intervienen en las respuestas inmunitarias secundarias.
- **Inmunoglobulinas M (IgM):** son pentámeros de inmunoglobulinas que aparecen en la superficie de linfocitos B y en el plasma sanguíneo interviniendo como receptores de antígenos en la superficie de los linfocitos B durante la respuesta primaria y siendo los primeros anticuerpos que liberan los linfocitos B en la respuesta primaria.
- **Inmunoglobulinas D (IgD):** son monómeros que se sitúan en la superficie de los linfocitos B y tienen importancia en la activación de las células B.
- **Inmunoglobulinas A (IgA):** son dímeros que se encuentran en las secreciones del cuerpo y tienen un papel en la protección de las superficies mucosas impidiendo la unión de agentes extraños a las células epiteliales.
- **Inmunoglobulinas E (IgE):** son monómeros secretados por las células plasmáticas en la piel, el tubo digestivo y el epitelio respiratorio, cuando se unen a antígenos se unen a los mastocitos y los basófilos activando la secreción de histamina.

La capacidad de poder generar tantos anticuerpos distintos se debe a que se producen procesos de reordenación génica en los genes que codifican para las inmunoglobulinas (Figura 14.4). Cada gen que codifica una cadena de inmunoglobulina se forma a partir de la combinación de varios conjuntos de genes más pequeños que aparecen dispersos. En las células normales estos genes permanecen intactos y separados pero en las células B se produce un reordenamiento de los mismos donde se elige al azar un gen de cada conjunto y el resto se elimina. De esta manera, uniéndose varios de estos genes cada linfocito B produce un gen para la cadena ligera y un gen para la cadena pesada.

Es evidente que la reordenación de los genes al azar da lugar a genes que codifican para anticuerpos que reconocen moléculas propias del organismo y po-

drían unirse a ellas con todo lo que esto conlleva. Para evitar que esto ocurra, durante la maduración de los linfocitos B y T se produce un proceso denominado selección clonal que consiste en que aquellos linfocitos B y T que reconocen moléculas del propio organismo se eliminan por medio de apoptosis.

Hipersensibilidad

Los fenómenos de hipersensibilidad consisten en un exceso de sensibilización del sistema inmune frente a niveles bajos de antígenos (denominados en este caso alérgenos) para los que habitualmente no hay respuesta inmunitaria o es mucho más leve. Se diferencian cuatro tipos:

- **Reacción de tipo I (anafiláctica).** Mediada por IgE, se libera en una primera exposición y se une a mastocitos y basófilos. En posteriores exposiciones las células reconocen al antígeno y liberan histamina y prostaglandinas provocando una reacción de inflamación rápida y la constricción de las vías respiratorias.
- **Reacción de tipo II (citotóxica).** Mediada por IgG e IgM, se produce contra antígenos celulares ajenos en transfusiones de sangre o trasplantes. Se activa el sistema del complemento.
- **Reacción de tipo III (por inmunocomplejos).** Mediada por IgA e IgM. Al unirse a antígenos pequeños, se filtran y acumulan en la membrana basal, debajo del endotelio de los vasos sanguíneos. La respuesta se produce al activarse el sistema del complemento y se produce inflamación.
- **Reacción de tipo IV (de hipersensibilidad retardada mediada por células).** Debida a células ajenas fagocitadas por células presentadoras de antígenos que a su vez activan la respuesta inmunitaria de los linfocitos T.

14.5. Funcionamiento incorrecto del sistema inmune

Como cualquier otro sistema, el sistema inmune también puede sufrir alteraciones que lleven a que se produzca un mal funcionamiento. El resultado es una mayor indefensión del individuo frente a las agresiones externas y la proliferación de enfermedades que

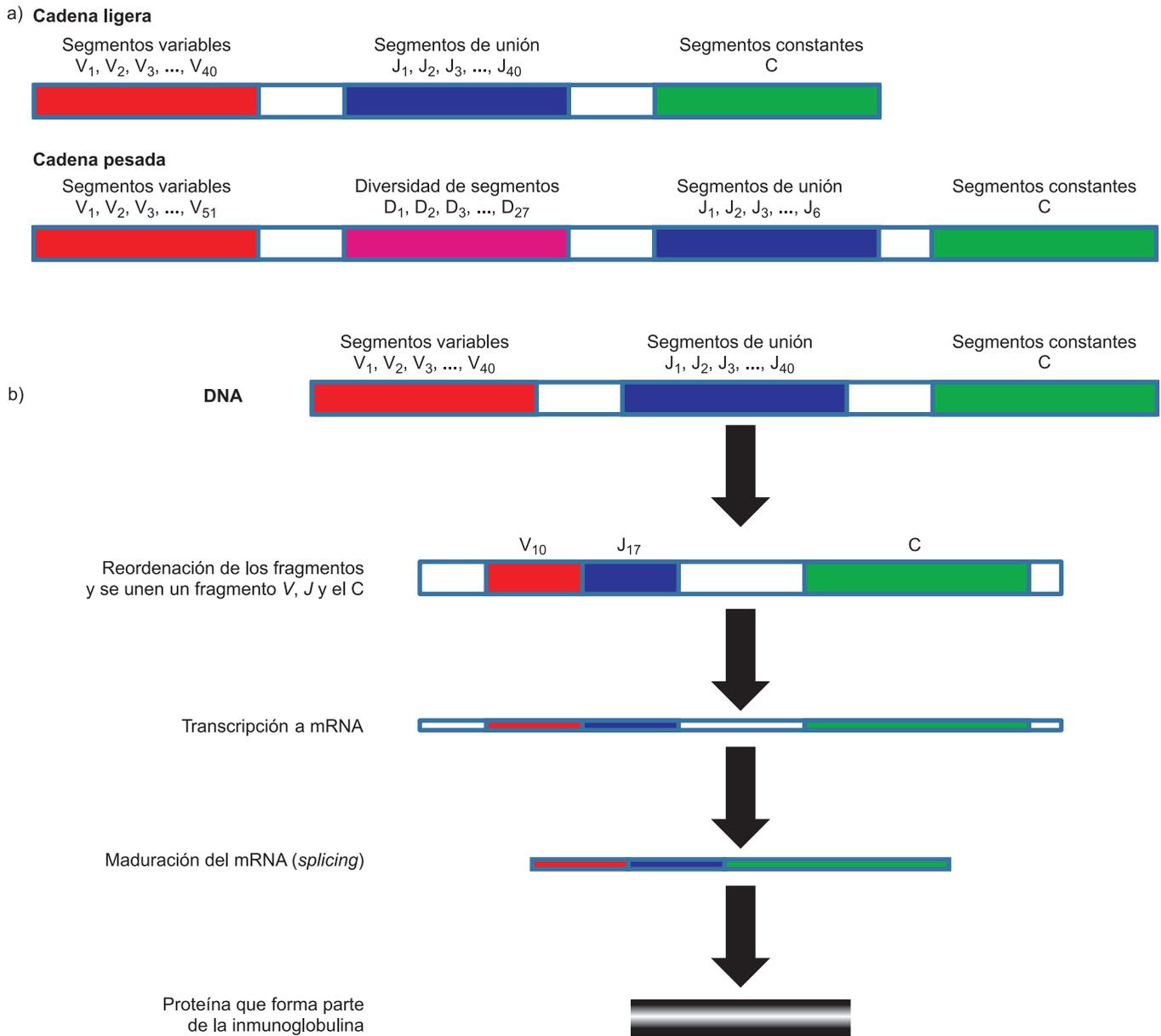


Figura 14.4. Variabilidad de los anticuerpos. Los anticuerpos pueden responder a la gran diversidad de antígenos gracias a su estructura génica (a). Para las regiones variables existen distintos segmentos génicos que pueden recombinarse para dar una estructura única por cada linfocito B. El gen resultado de los procesos de recombinación es el que se expresa y da lugar a la cadena ligera o pesada correspondiente, que viene determinada por esta región variable y una región constante común a todas las cadenas (b).

se asocian con los distintos patógenos que pueden actuar sobre el animal.

La naturaleza de los fallos puede ser diversa, incluyendo tanto el reconocimiento de moléculas propias como extrañas por los anticuerpos (enfermedades autoinmunes) como el ataque directo por parte de agentes extraños a las células del sistema inmune (por ejemplo, el virus del SIDA). Además, siempre

existe el riesgo de fallos de origen genético o fisiológico que impidan un normal funcionamiento del sistema inmune (inmunodeficiencias congénitas). Los efectos que tienen sobre un organismo los daños al sistema inmune ponen de relieve la gran importancia que tiene este a la hora de permitir la supervivencia del individuo y su resistencia ante las agresiones de otros organismos o agentes extraños.

Cuestiones de repaso

1. Definir inmunidad y los distintos tipos que se encuentran en los animales.
2. Comentar los mecanismos de respuesta inmune de invertebrados.
3. Realizar un esquema de los sistemas de respuesta inmune no específica de vertebrados.
4. Explicar el proceso de activación de la respuesta humoral en vertebrados.
5. ¿Qué es un fenómeno de hipersensibilidad?, ¿qué tipos conoce?

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

1. La diversidad de anticuerpos se consigue por medio de:
 - a) expresión selectiva de fragmentos de genes
 - b) *splicing* alternativo de los genes de las cadenas ligeras y pesadas
 - c) reorganización de los genes de las cadenas ligeras y pesadas
 - d) mutación dirigida de los genes de las cadenas ligeras y pesadas
2. La alergia es un proceso en el que se produce una:
 - a) inmunodeficiencia innata
 - b) respuesta inmunitaria frente a antígenos del propio organismo
 - c) respuesta inmunitaria por exceso
 - d) respuesta inmunitaria por defecto
3. Los anticuerpos son:
 - a) proteínas producidas por los linfocitos T4
 - b) proteínas producidas por los linfocitos T8
 - c) proteínas producidas por los macrófagos
 - d) proteínas producidas por los linfocitos B
4. El complejo mayor de histocompatibilidad son moléculas:
 - a) que permiten reconocer las células infectadas
 - b) que permiten interaccionar a macrófagos y linfocitos
 - c) que permiten reconocer las células propias
 - d) todas las anteriores
5. ¿Cuál de los siguientes tipos celulares forman parte del sistema inmunitario?
 - a) eritrocitos
 - b) macrófagos
 - c) plaquetas
 - d) hepatocitos
6. En la defensa celular que se produce durante la respuesta inmunitaria inespecífica participan:
 - a) eosinófilos, basófilos y neutrófilos
 - b) linfocitos T y B
 - c) células del complemento
 - d) plaquetas y eritrocitos
7. La función principal de los linfocitos T_H es:
 - a) activar la respuesta molecular inespecífica
 - b) activar la respuesta humoral específica
 - c) activar la respuesta celular específica
 - d) activar la respuesta celular y humoral específica
8. Las moléculas del complejo mayor de histocompatibilidad son:
 - a) hidratos de carbono
 - b) glucoproteínas
 - c) lipoproteínas
 - d) proteínas
9. La respuesta inmunitaria celular específica se lleva a cabo por:
 - a) linfocitos T
 - b) basófilos
 - c) neutrófilos
 - d) linfocitos B
10. Los anticuerpos se componen de:
 - a) una cadena ligera y dos pesadas
 - b) dos cadenas ligeras y una pesada

- c) dos cadenas ligeras y dos pesadas
d) una cadena ligera y una pesada
11. La región de un antígeno que reconoce un anticuerpo se denomina:
a) centro activo
b) punto de reconocimiento
c) determinante antigénico
d) centro antibiótico
12. El proceso por el cual se eliminan durante la maduración los linfocitos que reconocen antígenos del propio organismo se denomina:
a) selección clonal
b) variación clonal
c) delección clonal
d) proliferación clonal
13. La activación de un linfocito B da lugar a:
a) un macrófago
b) un neutrófilo
c) una célula antigénica
d) una célula plasmática
14. El sistema de complemento es:
a) parte de la inmunidad específica
b) parte de la inmunidad innata
c) una barrera física frente a la entrada de microbios
d) la parte del linfocito B que produce anticuerpos
15. En la respuesta inmunitaria específica se producen:
a) células memoria y células efectoras
b) antibióticos y antígenos
c) alteraciones en la superficie de la piel
d) señales nerviosas que activan los linfocitos
16. Dentro de las inmunoglobulinas podemos encontrar:
a) las IgA, las IgB, las IgC, las IgD y las IgE
b) las MHC I y las MHC II
c) las Ig α , las Ig β , las Ig γ , Ig δ y las Ig ϵ
d) las IgG, las IgM, las IgA, las IgD y las IgE
17. En el proceso de activación de linfocitos T participan:
a) el complejo mayor de histocompatibilidad
b) los antibióticos
c) las perforinas
d) ninguna de las anteriores
18. Los monocitos:
a) producen anticuerpos
b) producen antibióticos
c) fagocitan partículas extrañas
d) participan en la activación del proceso de inflamación
19. De los siguientes mecanismos de defensa, ¿cuál no se esperaría que se activara en presencia de una bacteria?
a) linfocitos T
b) interferon α
c) linfocitos B
d) sistema complemento
20. La inmunidad inespecífica aparece:
a) solo en vertebrados
b) solo en invertebrados
c) en vertebrados e invertebrados
d) solo en mamíferos

Bibliografía utilizada

Campbell, Neil; Reece, Jane. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana, 2007.

Hickman, Cleveland; Roberts, Larry; Larson, Allan; l'Anson, Helen; Eisenhour, David. *Principios integrales de zoología* (14.^a Ed.). Editorial McGraw-Hill-Interamericana, 2009.

Sadava, David; Heller, Graig; Orians, Gordon; Purves, William; Hillis, David. *Vida. La ciencia de la biología* (8.^a Ed.). Editorial Panamericana, 2008.

CAPÍTULO 15

REPRODUCCIÓN Y DESARROLLO

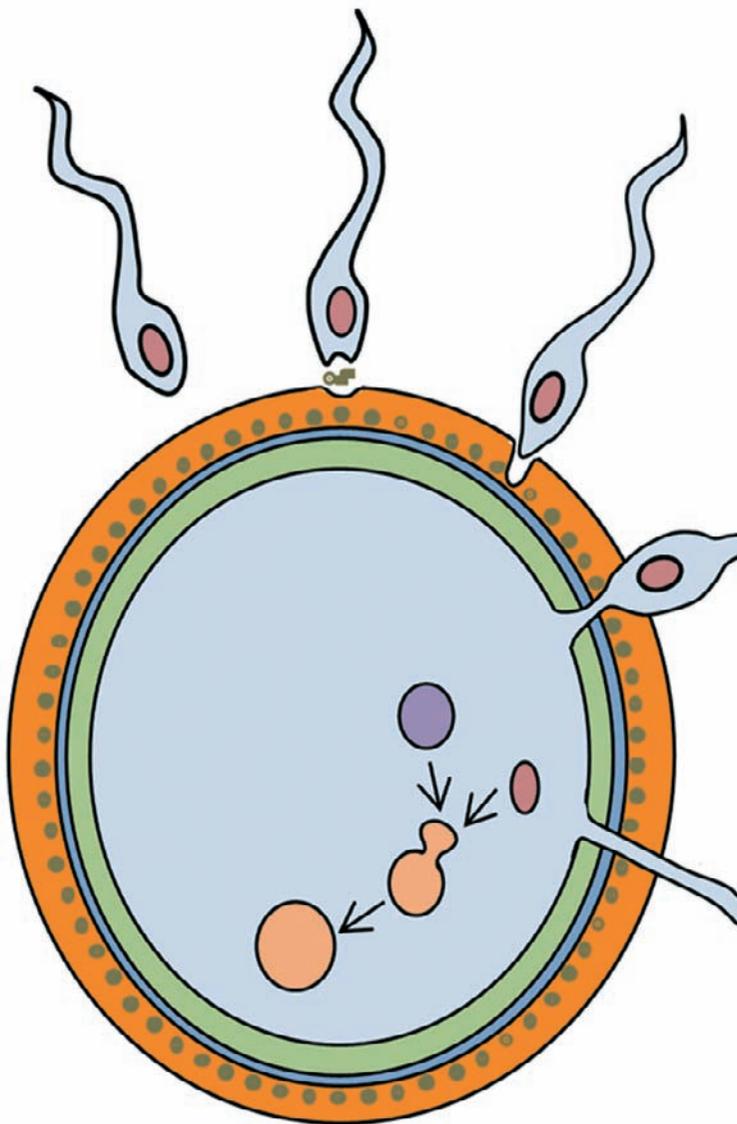
RESUMEN

En algunos grupos de metazoos más primitivos, la reproducción asexual, por escisión o gemación, constituye el mecanismo por el cual aseguran la continuidad de la especie. Sin embargo, la aparición de la reproducción sexual es un momento clave en la evolución, ya que es la base principal de la renovación genética y por lo tanto de la evolución de las distintas especies. Este tipo de reproducción requiere de unas células especiales, los gametos, de distinto sexo generalmente. Este tipo de células se forman como consecuencia de un proceso particular de división celular, la meiosis, y son la única fase haploide del ciclo biológico diplonte que caracteriza a los metazoos. En el proceso meiótico, se produce un fenómeno, el entrecruzamiento o intercambio de información entre pares de cromosomas homólogos, que aumenta la variabilidad genética de los gametos y también la de la generación de descendientes. De este modo, aumentan las combinaciones alélicas en una población, aumentando así las probabilidades de respuesta a variaciones en el medio, y por lo tanto de adaptación.

La reproducción sexual se caracteriza por la fusión de los núcleos de los dos gametos (fecundación), originando un cigoto diploide, que supone el comienzo de un nuevo organismo. A partir de este momento el desarrollo del animal se produce en dos fases. La primera, el desarrollo embrionario, permite la formación completa del embrión y concluye en el nacimiento. Posteriormente, durante el desarrollo postembrionario, el organismo sufre una serie de cambios más o menos bruscos, que le permiten alcanzar un estado adulto y la madurez sexual.

Objetivos de estudio:

- Entender las diferencias entre reproducción sexual y asexual y las aportaciones de cada una.
- Conocer la complejidad de los mecanismos de reproducción en invertebrados y vertebrados.
- Entender cómo se produce la fecundación y los mecanismos de reconocimiento especie-específicos.
- Conocer las distintas estrategias reproductivas, importantes desde un punto de vista evolutivo.
- Conocer las distintas etapas que componen el desarrollo embrionario y cómo se produce en los diferentes grupos de metazoos.



Índice de contenidos

- 15.1. Introducción
- 15.2. Reproducción asexual
- 15.3. Reproducción sexual
- 15.4. Desarrollo embrionario

15.1. Introducción

Aunque todos los sistemas distributivos y el sistema nervioso son imprescindibles para la supervivencia de un organismo individual, existe un proceso, la reproducción, en el que la supervivencia del individuo puede no ser particularmente importante. La finalidad de este proceso es la de generar organismos nuevos de la misma especie, para asegurar la permanencia de esta. La reproducción constituye además, una herramienta muy útil en términos evolutivos, ya que es fuente de renovación de las poblaciones y por lo tanto de los individuos dentro de una especie.

Existen dos patrones básicos de reproducción: la **asexual** y la **sexual**. En la primera no existen estructuras reproductoras especiales y solo se necesita un individuo progenitor para originar la descendencia, que será además genéticamente igual entre sí y al progenitor. Sin embargo, este tipo de reproducción no es el más extendido entre los metazoos, y en general, son necesarios dos progenitores de distinto sexo para originar descendencia. En la reproducción sexual surgen además células especiales o gametos, que se fusionan para originar un cigoto, que contiene una huella genética fruto de la combinación de la información de los dos progenitores. La reproducción sexual genera así individuos genéticamente únicos con características propias de su especie, pero con rasgos diferentes a los progenitores. La verdadera utilidad de este tipo de reproducción es que produce nuevas combinaciones genéticas que en muchos casos, permitirán a los individuos que las poseen adaptarse a los cambios sufridos en el ambiente que los rodea.

15.2. Reproducción asexual

Este tipo de reproducción es llevada a cabo por un solo individuo, sin la intervención de gametos. Todos los descendientes poseen la misma información genética que el progenitor, por lo que son considerados clones. Este tipo de reproducción es el único mecanismo que poseen los procariotas y los protozoos para asegurar su supervivencia. La mayoría de los linajes de invertebrados pueden reproducirse asexualmente (cnidarios, briozoos, anélidos, equinodermos, hemiacordados, etc), pero también lo hacen sexualmente, y con mayor frecuencia. Así, recurren a la reproducción

asexual para asegurar un rápido incremento poblacional (por ejemplo, a la hora de ocupar nuevos nichos). Cabe destacar que no se conoce ningún caso de reproducción asexual en vertebrados.

Existen distintas formas de reproducción asexual: fisión binaria, gemación, gemulación y fragmentación.

- **Fisión binaria:** es típica de organismos unicelulares, bacterias y protozoos. En general se produce por división del individuo en dos partes de tamaño similar, de modo que a partir de una de ellas se origina un individuo exactamente igual al progenitor. Esta fisión puede producirse longitudinalmente, como es el caso de los protozoos flagelados (por ejemplo, la euglena) o transversalmente como ocurre en los protozoos ciliados (por ejemplo, el paramecio). La fisión puede ser múltiple, cuando el núcleo del progenitor se divide varias veces antes de que se produzca la división del citoplasma, de modo que en un mismo proceso se generan varias células hijas. Algunos anélidos practican también la fisión binaria y forman dos nuevos individuos por la escisión del progenitor por la zona media del cuerpo.
- **Gemación:** consiste en la formación de nuevos individuos que se desarrollan a partir de proyecciones o yemas en el cuerpo del progenitor. Cuando los nuevos descendientes están totalmente desarrollados, se separan de él. La gemación es típica de poríferos, radiados (cnidarios y ctenóforos), platelmintos y tunicados.
- **Gemulación:** se basa en la formación de unas estructuras protectoras, las gémulas. Una gémula es un agregado de células rodeadas de una envoltura protectora. Este tipo de reproducción es típica de muchas esponjas de agua dulce, que forman esporas en otoño y soportan las bajas temperaturas del invierno dentro del progenitor. En primavera, cuando las condiciones ambientales son óptimas, las células de la gémula se activan, salen al exterior y crecen hasta forman una nueva esponja.
- **Fragmentación:** es el mecanismo de regeneración de un individuo completo a partir de alguna de sus partes. En este caso un animal se divide en dos o más fragmentos que originan individuos nuevos. Muchos invertebrados utilizan

este mecanismo para reproducirse. Este proceso puede ser accidental, provocado por causas ambientales o estar regulado por el propio organismo. Por ejemplo, algunas esponjas marinas se rompen en pedazos por la acción del oleaje, cada pedazo se fija de nuevo a las rocas y genera una nueva esponja.

Como se ha comentado anteriormente, la reproducción asexual está ampliamente extendida dentro de los invertebrados. Sin embargo en algunos linajes como nematodos, moluscos y artrópodos no se ha descrito. En estos grupos, la presencia de exoesqueletos muy desarrollados genera problemas a la hora de reproducirse por alguno de los mecanismos citados. Dentro de los cordados, algunos de los más primitivos presentan reproducción asexual, si bien ya en vertebrados solo se practica la reproducción sexual.

Un proceso curioso y ligado a la reproducción asexual es la **regeneración**, proceso por el cual algunos organismos reparan la pérdida de algunas partes del cuerpo. Este proceso está regulado, ya que no regenera todos los tejidos por igual, como ocurre en la fragmentación, sino que genera solo el tejido necesario para completar el patrón. La regeneración de tejido se da en todo el reino animal; sin embargo en metazoos derivados, el proceso es limitado. Dentro de vertebrados, las larvas de anfibios urodelos (salamandras y tritones) tienen la capacidad de regenerar extremidades completas. Las aves y los mamíferos, por el contrario, solo pueden reparar partes de hueso o fragmentos de tegumento pero nunca apéndices completos.

15.3. Reproducción sexual

Debido a que la reproducción sexual está mucho más extendida entre los animales, se podría pensar que debe conferir ventajas. Sin embargo es más fácil enumerar las desventajas del sexo. En primer lugar, requiere más tiempo y un gasto energético mucho mayor. Por otro lado, implica comportamientos especiales entre los miembros de la pareja reproductora, que debe coordinarse. Por último, y quizás el más importante es el coste de la meiosis. Los gametos tienen la mitad de carga genética de los padres, mientras que una hembra que se reproduce asexualmente transmite la totalidad de sus genes a la descendencia.

¿Por qué realizar entonces este gasto excesivo? Quizás la respuesta esté en una de las ventajas de la reproducción sexual, que produce nuevas combinaciones genéticas en los gametos, por los procesos de entrecruzamiento que se producen durante la meiosis. De esta forma se genera una mayor variabilidad genética aumentando la probabilidad de adaptación a los cambios ambientales. Se ha comprobado que cuando se coloniza un nuevo hábitat, lo más importante en un principio es el aumento de la población de forma rápida (reproducción asexual). Pero cuando la densidad de la población aumenta se produce competencia interespecífica y la reproducción sexual genera individuos con nuevas combinaciones genéticas, algunas de las cuales conferirán ventajas en términos adaptativos a los individuos que las poseen. Dichas combinaciones se mantienen en las poblaciones por selección natural. Esta es la razón por la que muchos invertebrados se reproducen tanto sexualmente como asexualmente, aprovechando las ventajas de ambas estrategias.

Este tipo de reproducción implica la unión de dos células especiales haploides, espermatozoides y óvulos, en un proceso denominado **fecundación** o fertilización, para dar un cigoto diploide, de cuyo desarrollo surgirá un nuevo individuo con una mezcla de caracteres de ambos progenitores.

Los organismos que se reproducen sexualmente presentan dos tipos de líneas celulares:

- La línea **somática**, que incluye todas las células de los tejidos que no participan en el proceso reproductor.
- La línea **germinal**, formada por las células especializadas en la reproducción, generalmente producidas por unos órganos especiales, las gónadas.

En función del número de organismos implicados en el proceso reproductor, las especies pueden ser monoicas o dioicas.

En las **especies monoicas**, un mismo individuo produce los dos tipos de gametos, en dos gónadas diferentes o en un único órgano llamado **ovotestis**. La mayoría de los organismos hermafroditas evitan autofecundarse e intercambian gametos con otros individuos de su misma especie. En algunos casos, como la tenia, sí se produce la autofecundación. En general, las especies evitan este proceso mediante estrategias

diversas que han surgido a lo largo de la evolución. En algunas especies, las gónadas masculinas y femeninas maduran en diferentes tiempos. En otros, existen barreras anatómicas que impiden la autofecundación, ya que los óvulos y los espermatozoides salen al exterior por regiones distantes del cuerpo. En algunas especies de peces, se produce lo que se denomina **hermafroditismo sucesivo**, ya que los individuos sufren cambios de sexo regulados genéticamente a lo largo de toda su vida. El hermafroditismo está muy extendido en el reino animal, encontrándose en invertebrados sésiles, la mayoría de los platelmintos, muchos anélidos, todos los moluscos gasterópodos terrestres y muchos bivalvos.

Las **especies dioicas** tienen los sexos separados y se distinguen machos y hembras. Cada uno de los sexos produce exclusivamente un tipo de gameto, el masculino los espermatozoides y el femenino los óvulos. Generalmente las principales diferencias entre los dos sexos de una especie son el tamaño y la movilidad de los gametos que producen. Sin embargo, en muchos casos existen caracteres morfológicos exclusivos de uno de los sexos, que facilitan su distinción. Es lo que se denomina **dimorfismo sexual**, que afecta principalmente al tamaño, la forma, el color o la presencia o ausencia de ciertas estructuras más o menos llamativas relacionadas con el comportamiento de cortejo o con el proceso reproductivo. Estas diferencias pueden ser más o menos marcadas y atendiendo a su mantenimiento en el tiempo, temporales (si aparecen solo en la época de celo, como el cambio de coloración de reptiles macho y de las aves, o la aparición de la cresta en los machos de algunos tritones) o permanentes.

Gametogénesis

La formación de las células sexuales o gametos tiene lugar en un aparato reproductor mediante un proceso denominado gametogénesis. Así, a partir de células indiferenciadas diploides se originan finalmente gametos haploides por procesos meióticos. La **espermatogénesis** (Figura 15.1) es el proceso de formación de los espermatozoides en los testículos, a partir de las células germinales primordiales $2n$ (espermatogonias) de los tubos seminíferos. Por otra parte, los gametos femeninos se forman a partir de células germinales primordiales $2n$ u oogonias en un proceso denominado **oogénesis** u **ovogénesis** (Figura 15.2). Ambos procesos comparten varias fases, como son:

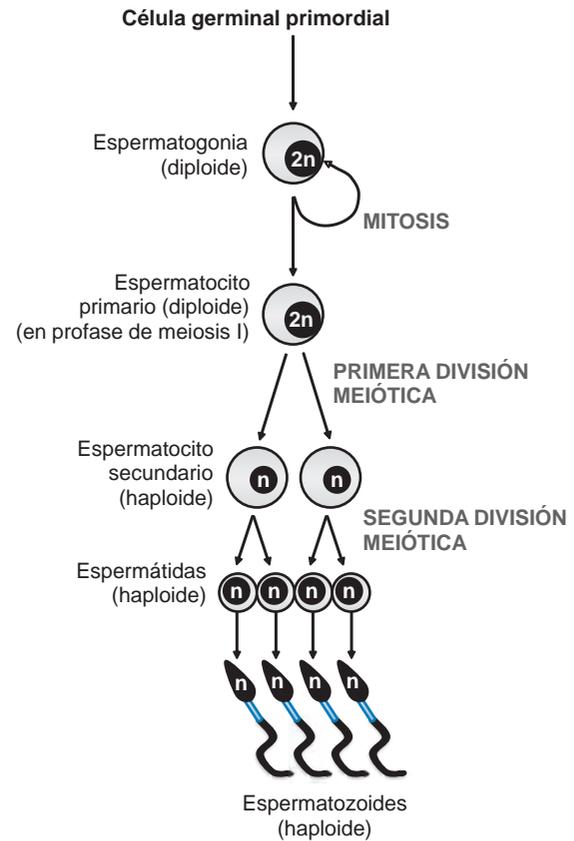


Figura 15.1. Esquema de la espermatogénesis en el ser humano. A partir de una espermatogonia diploide se consiguen cuatro espermatozoides haploides.

- La **multiplicación** por mitosis sucesivas de las células germinales primordiales originando otras células $2n$, espermatogonias u oogonias según el caso.
- La fase de **crecimiento** en la que estas células germinales $2n$ aumentan de tamaño y, en el caso de las oogonias, acumulan sustancias nutritivas. Se forman así espermatocitos y oocitos primarios ($2n$), respectivamente. Estas son las células que sufrirán la meiosis.
- **Meiosis I**, de la que se originan espermatocitos y oocitos secundarios, que ya son células haploides (n), por el proceso de división reduccional que se produce.
- **Meiosis II**. Los productos de la segunda división meiótica son diferentes según nos refiramos a la espermatogénesis o a la oogénesis. En el primer caso los dos espermatocitos originan cuatro espermátidas haploides (n), que tras un proceso de maduración dan lugar a espermatozoides flagelados (Figura 15.3). En el caso de los oocitos secundarios, tras

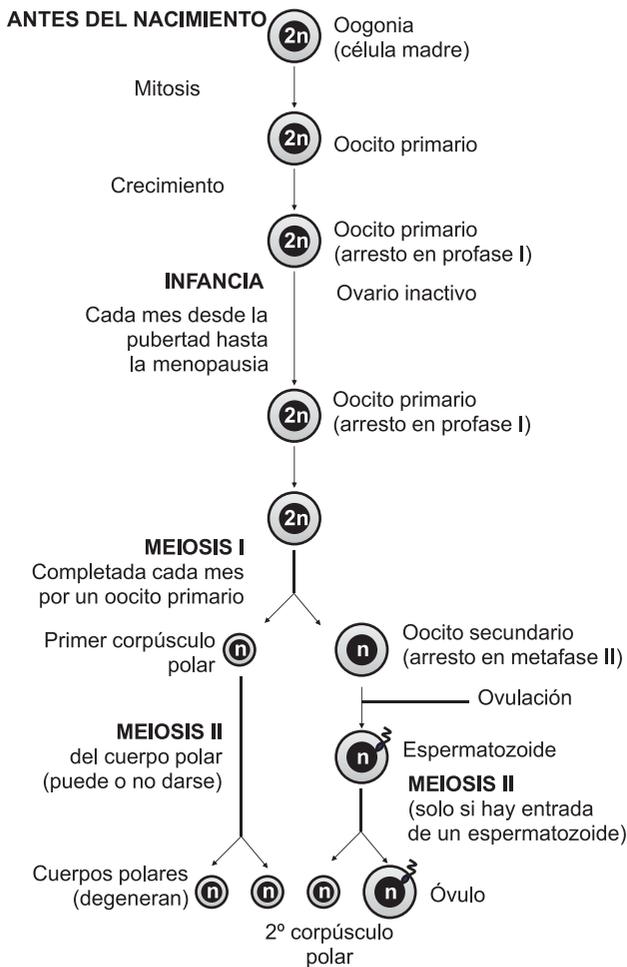


Figura 15.2. Esquema de la ovogénesis en el ser humano. Por cada oogonia diploide se produce un óvulo haploide y tres corpúsculos polares.

la meiosis II, originan **una oótida** haploide que origina el óvulo, y **tres corpúsculos polares**, pequeñas células sin función germinal.

Fecundación

La fertilización o fecundación es el proceso por el cual dos células se fusionan para crear un nuevo organismo vivo con características genéticas que derivan de las de ambos progenitores. La principal finalidad de la fecundación es la de transmitir genes de progenitores a descendientes y la segunda es la de iniciar en el citoplasma del cigoto, aquellas reacciones que permitan el desarrollo del embrión.

Aunque los detalles de este proceso varían en cada especie, en términos generales la fecundación implica 4 fases:

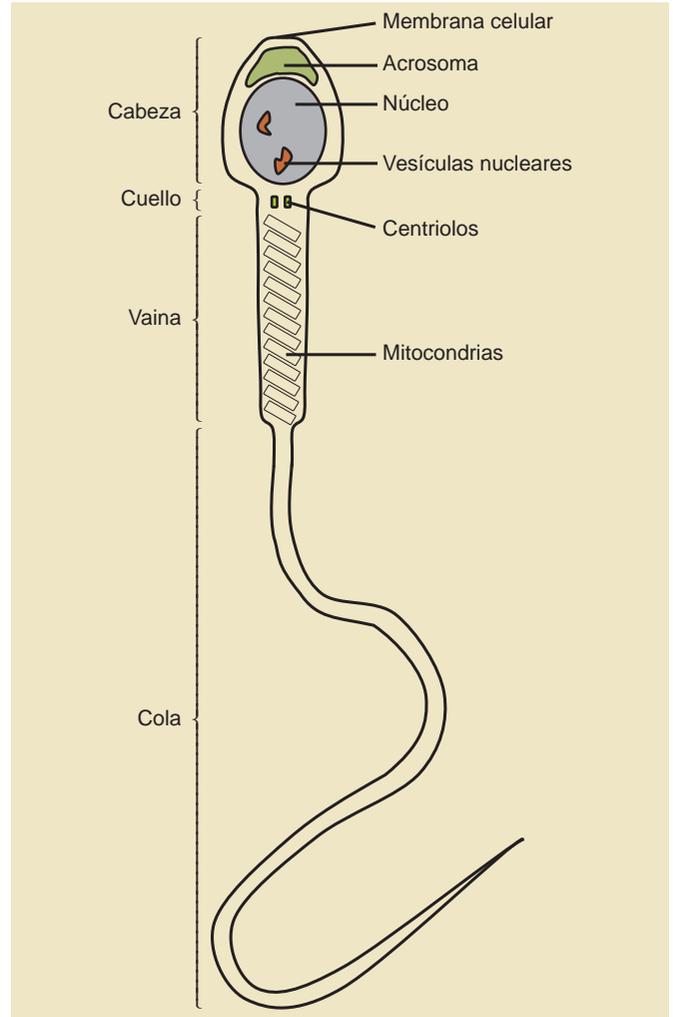


Figura 15.3. Esquema de un espermatozoide.

1. Contacto y reconocimiento entre el espermatozoide y el óvulo. En la mayoría de los casos asegura que ambos gametos son de la misma especie.
2. Control de la entrada del espermatozoide dentro del óvulo. Finalmente solo un gameto masculino fertiliza el óvulo, y esto se consigue por diferentes mecanismos para evitar la poliespermia.
3. Fusión de los núcleos de los gametos y, por lo tanto, de su material genético.
4. Activación del metabolismo del óvulo fecundado y comienzo del desarrollo embrionario.

Reconocimiento de los gametos

La interacción de los gametos masculino y femenino generalmente tiene lugar en cinco pasos:

1. Atracción química del espermatozoide hacia el óvulo, debido a moléculas secretadas por este último.
2. Liberación de las enzimas de la vesícula acrosómica del espermatozoide.
3. Unión del espermatozoide a la membrana extracelular del óvulo (capa vitelina o zona pelúcida).
4. Paso del espermatozoide al interior del óvulo.
5. Fusión de las membranas celulares de ambos gametos.

Tras estos pasos, ambos gametos fusionan sus núcleos y comienzan las divisiones del cigoto dentro ya de lo que se conoce como desarrollo embrionario. En muchas especies, el encuentro de óvulo y espermatozoide no es sencillo. Muchos invertebrados marinos practican la fecundación externa, liberando al ambiente grandes cantidades de gametos. Y ese medio externo puede ser tan pequeño como una piscina o tan grande como un océano. A esto se añade además otro problema, y es el hecho de que estas especies comparten el espacio vital con otras que también liberan sus gametos. ¿Cómo se encuentran las parejas de gametos en espacios tan extensos? ¿Y cómo previenen que los gametos de otras especies puedan fertilizar sus óvulos y viceversa?

Para resolver estos problemas a lo largo de la evolución se han mantenido dos mecanismos: la **atracción**

especie-específica del espermatozoide y la **activación especie-específica** del mismo.

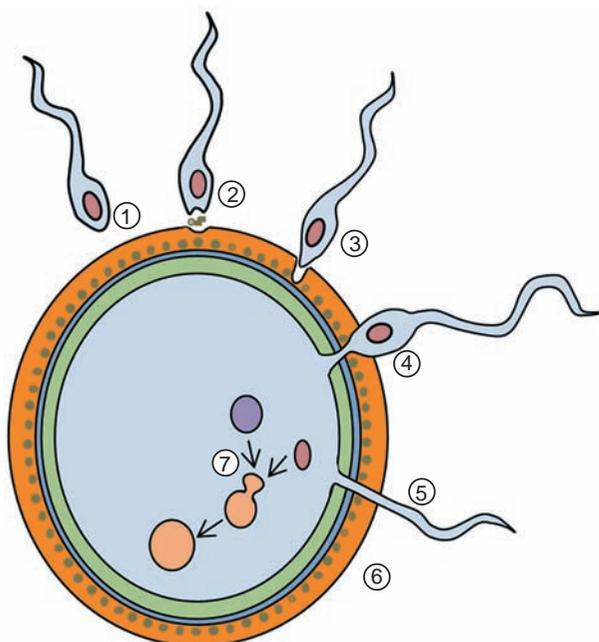
Atracción del esperma: acción a distancia

La atracción del espermatozoide especie-específica es un mecanismo descrito en numerosas grupos de metazoos a lo largo de la escala evolutiva, incluyendo cnidarios, moluscos, equinodermos y urocordados. En muchas especies el espermatozoide es atraído por el óvulo de la misma especie por **quimiotaxis**, es decir, siguiendo un gradiente de moléculas secretadas por el óvulo. Este mecanismo difiere entre especies, de modo que las moléculas que liberan los óvulos de una especie determinada, estimulan solo al esperma de esa misma especie.

Una segunda interacción óvulo-espermatozoide es la **reacción acrosómica** (Figura 15.4). En la mayoría de invertebrados marinos esta reacción necesita de dos componentes: la fusión de la vesícula acrosómica con la membrana plasmática del espermatozoide y la extensión del proceso acrosómico hacia la superficie del óvulo.

Mecanismos para evitar la poliespermia

Una vez que la envoltura vitelina o zona pelúcida del óvulo reconoce el espermatozoide, este se desprende del flagelo y se introduce en el óvulo. Es entonces cuando las enzimas específicas del acrosoma del espermatozoide provocan la lisis de la región de zona pelúcida



- 1 El espermatozoide se aproxima al huevo
- 2 Enzimas acrosomales del espermatozoide digieren la capa gelatinosa del huevo
- 3 Proteínas de la superficie de la cabeza del espermatozoide se unen a su alrededor
- 4 Fusión de la membrana plasmática del espermatozoide y del huevo
- 5 El núcleo del espermatozoide entra en el citoplasma del huevo
- 6 Formación de la membrana de fecundación
- 7 Fusión del núcleo del espermatozoide y del huevo

Figura 15.4. Reacción acrosómica. El espermatozoide entra en contacto con la cubierta del óvulo y desencadena la excitación del contenido del acrosoma.

donde se ha reconocido la cabeza del espermatozoide. Esta lisis provoca la unión de las membranas plasmáticas de ambos gametos. Mientras que, en algunas especies, toda la superficie del óvulo es susceptible de reconocer el espermatozoide (por ejemplo, erizos de mar) en otras solo unos puntos específicos del óvulo se especializan en el reconocimiento y la fusión del esperma.

Tan pronto como se produce la entrada del espermatozoide y la fusión de las membranas, el óvulo ya fecundado se encuentra en una situación en la que peligra su integridad. En todos los animales estudiados, la carga genética haploide que aporta el espermatozoide, se suma a la carga también haploide del óvulo, generando un cigoto diploide que mantiene la carga genética de la especie. Esta situación es la que se espera en un proceso de monoespermia, es decir, en la que solo un espermatozoide fertiliza un óvulo.

Los procesos de poliespermia en general acarrear consecuencias desastrosas para los organismos, porque se suman todas las cargas haploides de los espermatozoides que accedan al óvulo. El caso más sencillo es la aparición de núcleos triploides por la entrada de dos espermatozoides, lo que conlleva que cada cromosoma esté representado tres veces y no dos como debería en la especie diploide. Esto genera también problemas cuando el cigoto (en este caso triploide) comienza a dividirse, ya que se generan usos mitóticos bipolares, de modo que tres copias de cada juego cromosómico han de separarse entre cuatro células. Ante esta situación no es posible asegurar que cada una de las células recibe el número apropiado de cada tipo de cromosoma. Algunas células tendrán copias de más y a otras les faltarán.

Para prevenir estos problemas, los organismos han desarrollado mecanismos para evitar la fecundación de un óvulo por más de un espermatozoide, y se basan generalmente en impedir que entre más de un gameto masculino. Existen dos tipos de mecanismos de bloqueo:

- La **reacción rápida**, caracterizada por un cambio eléctrico en el potencial de la membrana del óvulo. Tras la fusión del primer espermatozoide el potencial de reposo de la membrana (-70 mV) cambia a 20 mV por el transporte selectivo de iones a través de la membrana. Los espermatozoides solo pueden fusionarse a membranas de óvulos negativas, por lo que este cambio evita la poliespermia en cuestión de segundos (1 a 3 sg).

Si el cambio en el potencial no es suficiente para evitarlo, un segundo espermatozoide pue-

de unirse a la zona pelúcida del óvulo. En este caso, solo queda retirarlo, mediante un proceso más lento (se activa aproximadamente un minuto después de la primera fertilización).

- La **reacción lenta** de bloqueo. Se trata de un segundo mecanismo que evita que un segundo espermatozoide entre dentro del óvulo. Consiste en la exocitosis por parte del óvulo de **gránulos corticales**, que vierten su contenido entre la membrana plasmática y la zona pelúcida. El contenido de los gránulos está formado por: (1) proteasas, que disuelven los puentes proteicos que conectan la membrana y la zona pelúcida, (2) mucopolisacáridos que generan un gradiente osmótico que provoca el movimiento de agua hacia el espacio situado entre la membrana y la zona pelúcida. Esto hace que el espacio se expanda y se forme la llamada **membrana de fecundación**, (3) enzimas peroxidasas que fortalecen la membrana de fecundación y (4) la hialina que genera una cobertura alrededor de la membrana de fecundación del huevo.

Tipos de fecundación

Según el nivel evolutivo de cada grupo de animales y el medio en que viven, la fecundación puede ser externa o interna.

La **fecundación externa** se caracteriza por la expulsión de los dos tipos de gametos al medio exterior, en grandes cantidades. En esta situación, algunos de ellos se encuentran y se fecundan. Este tipo de reproducción es propia de metazoos primitivos, y se da en la mayoría de los animales acuáticos, excepto en cefalópodos como el pulpo, los tiburones y mamíferos acuáticos. También la presentan algunos anfibios e insectos que viven ligados al medio acuático.

La **fecundación interna** se realiza por contacto directo entre los dos individuos de distinto sexo. La fecundación eficaz no requiere tantos gametos porque su encuentro no depende tanto del azar, lo que supone un gran avance evolutivo. La mayoría de los peces, los vertebrados terrestres y muchos artrópodos practican este tipo de reproducción. La fecundación tiene lugar en el aparato reproductor de la hembra, cuyos tejidos están acondicionados para ello. Los machos segregan un fluido que contiene los espermatozoides y en él se desplazarán hasta el óvulo. Algunos animales poseen mecanismos más complejos y la transferencia de los espermatozoides se realiza mediante un

órgano copulador, mientras que los grupos que carecen de él se aparean poniendo en contacto sus orificios reproductores o cloacas.

Algunas formas de reproducción sexual no tienen lugar por los mecanismos descritos anteriormente, como son:

- **Partenogénesis:** el nuevo individuo se origina a partir de un solo gameto, generalmente femenino, que es una célula sexual no fecundada. Puede ser obligada completa, si todas las generaciones son partenogenéticas. Si se alternan generaciones partenogenéticas con generaciones que se producen con fecundación, se dice que la partenogénesis es obligada cíclica (por ejemplo, algunas especies de rotíferos). Por último, en algunos insectos himenópteros, como las abejas, el óvulo puede desarrollarse con o sin fecundación. De los huevos no fecundados nacen machos haploides, los zánganos y de los óvulos fecundados se desarrollan hembras di-

ploides, que serán obreras o reinas según su alimentación. Este proceso se denomina partenogénesis facultativa.

- **Metagénesis:** esta estrategia se caracteriza por la alternancia de generaciones sexual (gamética) y asexual (gemación). Es propia de algunos celentéreos (por ejemplo, *Gen. Aurelia*).
- **Neotenia:** este proceso consiste en alcanzar la madurez sexual sin haber concluido el desarrollo como adulto. Los individuos se reproducen manteniendo su morfología larvaria y es típico de las larvas de algunos anfibios urodelos como el ajolote.

Estrategias reproductoras

Una vez realizada la fecundación existen diferentes estrategias de reproducción entre los metazoos. El patrón reproductivo más extendido es el **oviparismo** (Figura 15.5a), que se observa en la mayoría de los

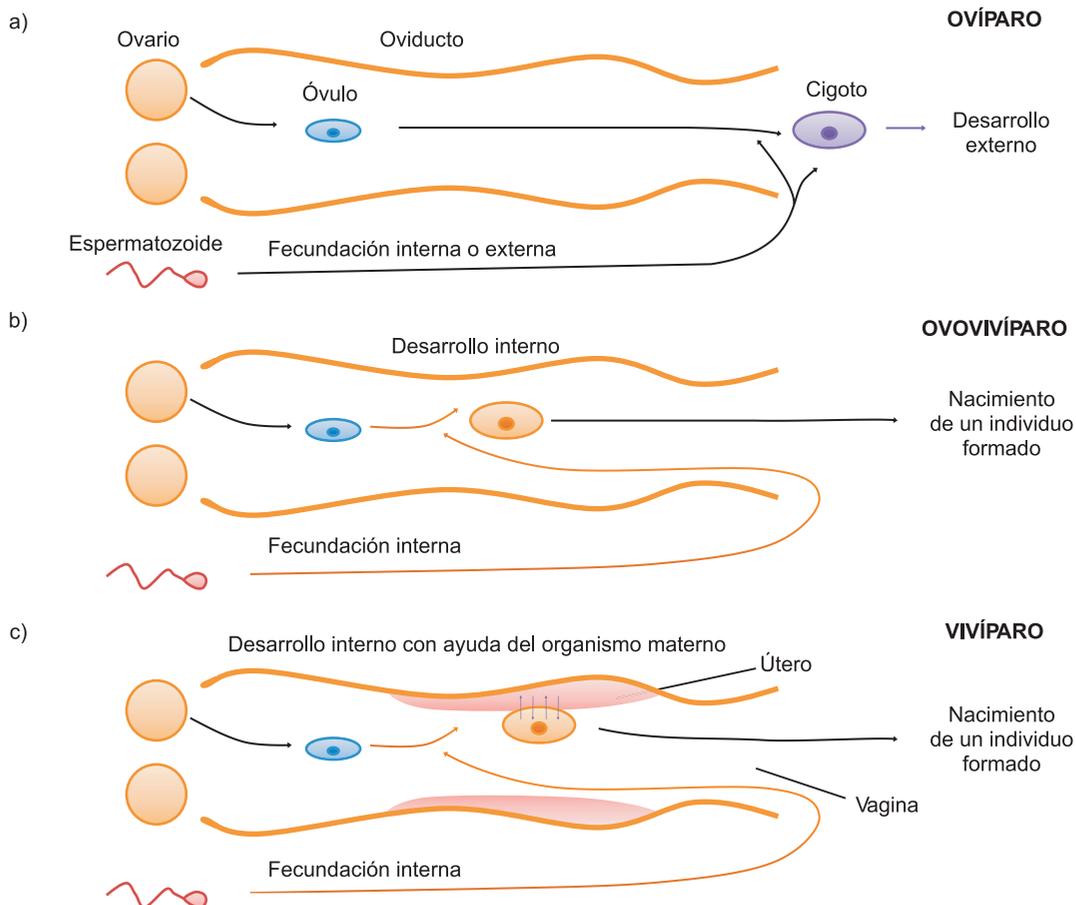


Figura 15.5. Estrategias reproductoras: a) oviparismo, b) ovoviviparismo y c) viviparismo.

invertebrados y muchos vertebrados. Consiste en la deposición u ovoposición del huevo en el medio externo. La fecundación puede ser interna o externa y los animales que la realizan pueden llevar a cabo diferentes tipos de cuidados a la puesta, que van desde abandonarla, hasta defender, proteger e incubar los huevos (pasando por una gran variedad de situaciones intermedias). En todos los casos el embrión se alimenta del vitelo almacenado en el huevo.

Existe otra estrategia reproductora, el **ovoviviparismo** (Figura 15.5b), que permite a los animales que la poseen, la capacidad de albergar los huevos fecundados en el cuerpo, de modo que el embrión se alimenta del vitelo del huevo, y al final del desarrollo el huevo eclosiona dentro del cuerpo de la madre y se produce un parto de crías vivas. Los animales que poseen esta estrategia se denominan ovovivíparos y se pueden encontrar ejemplos en casi todos los grupos de invertebrados y también dentro de vertebrados, donde es común en peces. En este caso la fecundación debe ser interna.

Por último, un tercer modelo reproductivo es el **viviparismo** (Figura 15.5c), que se da en aquellos animales en los que el embrión se desarrolla en el oviducto, o en el útero, y se desarrolla a expensas de la madre mediante algún tipo de unión entre ellos. Esta estrategia también necesita de una fecundación interna. Es casi exclusivo de los mamíferos y de algunos tiburones, aunque también se dan algunos casos en algunos anfibios, reptiles e invertebrados. Las hembras suelen presentar alguna región de su aparato reproductor preparado para albergar al embrión (útero) y tienen que poseer un conducto al exterior (vagina) por el que saldrá el embrión totalmente desarrollado durante el parto.

En la naturaleza es posible encontrar casos intermedios entre oviparismo, ovoviviparismo y viviparismo. Así, algunos quelonios (tortugas) pueden retener la puesta hasta que se den las condiciones ambientales óptimas, de tal forma que ponen **huevos embrionados**, con cierto grado de desarrollo del embrión. Algunos nematodos retienen los huevos en el interior hasta que la eclosión está próxima; entonces los depositan en el exterior. En algunos dípteros, el huevo eclosiona dentro de la madre y la larva permanece dentro del "útero" y se alimenta de una secreción de este pero sin que existan uniones directas con la madre. Respecto a los casos intermedios entre el ovoviviparismo y el viviparismo, suelen consis-

tir en proporcionar una mayor protección a la descendencia.

Ciclos reproductores

En general los metazoos que se reproducen sexualmente lo hacen de forma cíclica, en determinados periodos de año que suelen coincidir con las condiciones medioambientales más favorables para el desarrollo de las crías. Estos periodos cíclicos suelen estar sujetos a un control de tipo hormonal, que a su vez está determinado por estímulos de tipo ambiental (fotoperiodo, disponibilidad de alimento, temperatura, humedad, etc).

En el caso de los mamíferos, presentan dos tipos de ciclos reproductores diferentes. El más común es el **ciclo estral**, y consiste en que la hembra es receptiva al macho en periodos muy concretos (**estro o celo**), que suelen ser cortos y generalmente anuales. Si no se produce la fecundación, el útero no se desprende y vuelve a su estado natural.

El segundo es típico de primates antropoides (simios y el hombre) y se denomina **ciclo menstrual**. En él, la hembra suele ser receptiva durante todo el ciclo y si no es fecundada, el ciclo termina con el desprendimiento del endometrio (**menstruación**). En la especie humana la duración media del ciclo suele ser de 28 días, si bien puede variar entre las mujeres. Durante este ciclo se producen cambios en el ovario y en el útero, que engrosa su pared como preparación para una posible fecundación del óvulo e implantación del embrión. Si esto no ocurre, se produce finalmente el desprendimiento de parte de ese tejido que es expulsado a través de la vagina. El ciclo en sí mismo consta de dos fases bien diferenciadas (Figura 15.6).

- **Fase folicular:** dura una media de 14 días y durante este tiempo los ovocitos primarios completan la meiosis I. La **ovulación** se produce cuando el folículo madura y libera su ovocito secundario al oviducto.
- **Fase lútea:** se produce una degeneración del cuerpo lúteo del folículo roto, y también tiene una duración media de 14 días. La meiosis II solo se completa si se produce la fecundación del óvulo.

Este ciclo está controlado por hormonas sexuales ovulares (progesterona y estradiol) y también por hor-

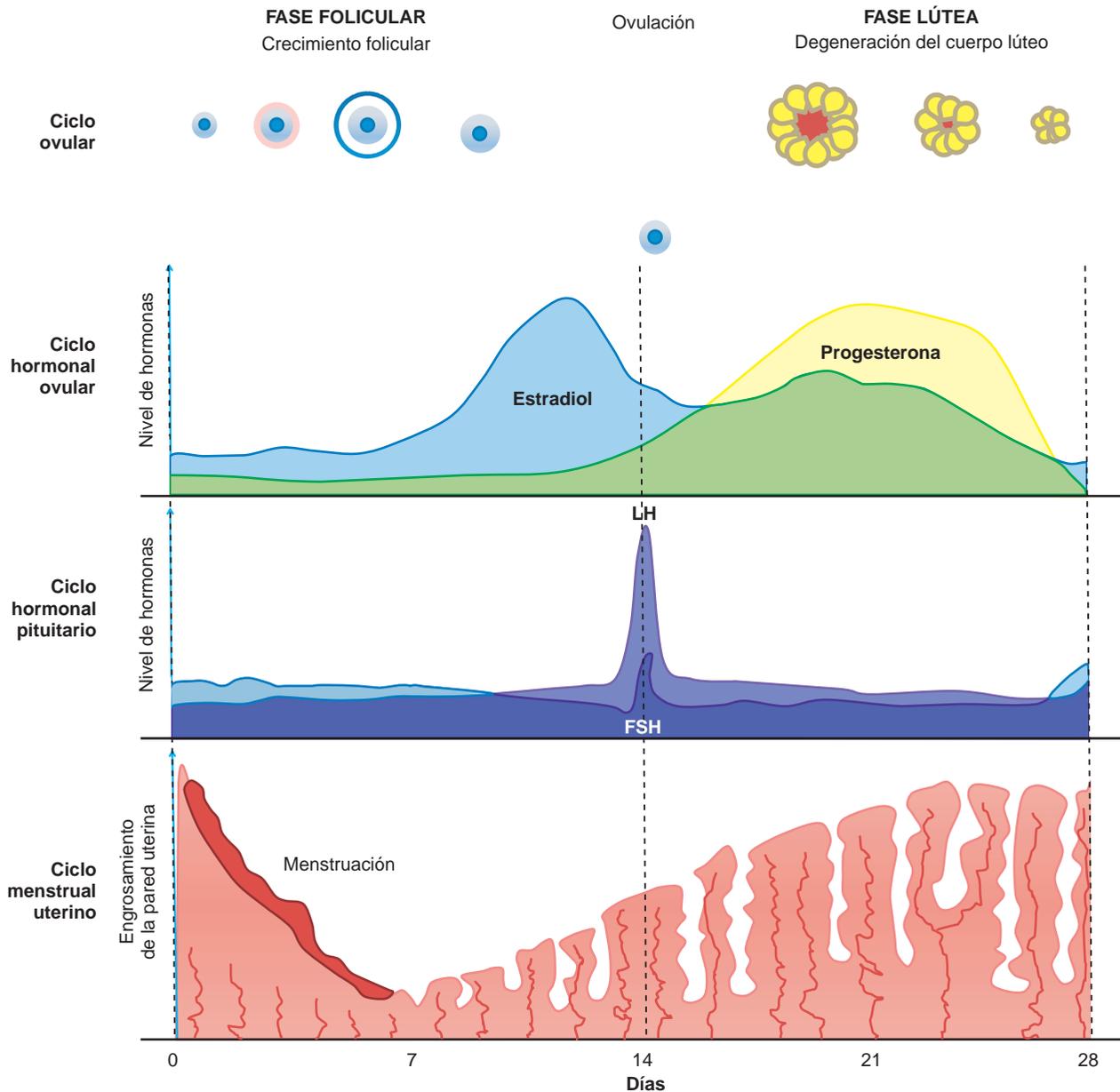


Figura 15.6. Esquema de los cambios producidos a lo largo del ciclo menstrual de una mujer.

monas secretadas por la pituitaria, como la LH (luteinizante) y la FSH (folículo estimulante) (Figura 15.7).

15.4. Desarrollo embrionario

Tras la fusión de los pronúcleos durante la fecundación se forma el cigoto diploide ($2n$) y casi de forma simultánea, se origina el huso acromático y se inicia la primera división celular para formar un nuevo orga-

nismo. Se inicia así el periodo embrionario, que finaliza con la eclosión del huevo en los animales ovíparos, y con el parto en los vivíparos. Consta de tres etapas, *segmentación*, *gastrulación* y *organogénesis*.

Segmentación

Es el conjunto de divisiones celulares mitóticas que se producen en el cigoto para dar un cuerpo multicelular denominado **blástula** con una cavidad hueca en el interior, el **blastocelo**. En estas divisiones el volumen citoplasmático del cigoto se divide en nu-

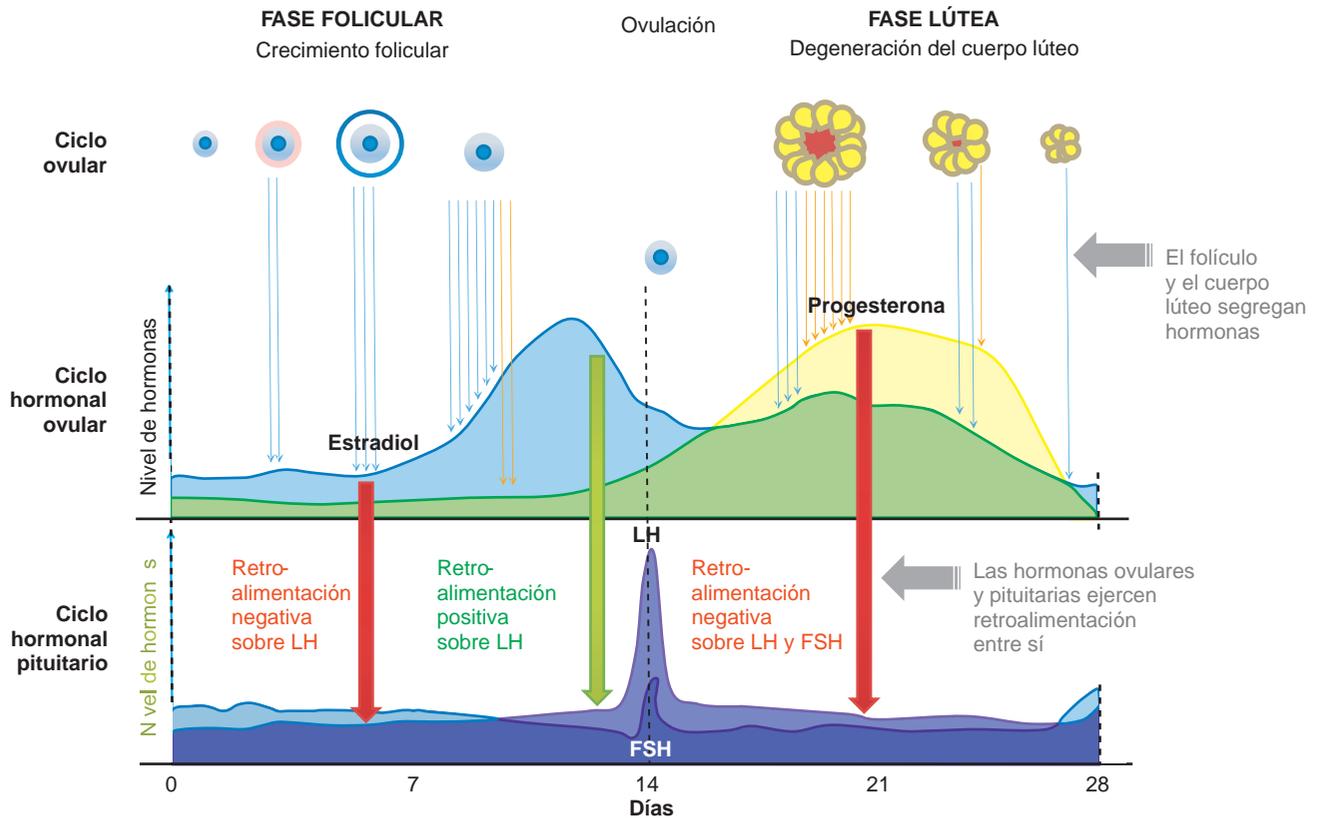


Figura 15.7. Esquema que ilustra la regulación hormonal del ciclo menstrual de una mujer. El ciclo se regula por una compleja interacción entre hormonas. Las hormonas pituitarias FSH y LH controlan la liberación de estradiol y progesterona de los tejidos reproductores.

merosas células nucleadas pequeñas llamadas blastómeros. Este proceso se caracteriza principalmente porque (1) el genoma embrionario que se transmite a todas estas células o **blastómeros** no se expresa en los primeros estadios de desarrollo y (2) no se produce un incremento en el volumen total del embrión.

El patrón de segmentación varía según los grupos de metazoos y está determinado principalmente por la cantidad y la distribución del vitelo (sustancia nutritiva) en el citoplasma del cigoto (huevo). El hemisferio donde se sitúa el vitelo es el **polo vegetal** y el opuesto, pobre en vitelo y que alberga el núcleo, es el **polo animal**, que se divide generalmente más rápido y es donde suele tener lugar la segmentación. Así, se distinguen varios tipos de huevos:

- **Oligolecitos:** con vitelo escaso y distribuido de forma uniforme. Típico de celentéreos y equinodermos.
- **Heterolecitos:** vitelo abundante desplazado hacia el polo vegetal. En el polo animal se encuen-

tra el núcleo y los orgánulos celulares. Se dan, por ejemplo, en moluscos y anélidos.

- **Telolecitos:** en este tipo de huevos el vitelo ocupa la mayor parte del espacio (en aves hasta un 90%). Típicos de peces, reptiles y aves.
- **Centrolecitos:** el vitelo se sitúa en el centro rodeando el núcleo y el citoplasma con los orgánulos se sitúa en la periferia. Son característicos de los insectos.

Cuanto menor es la cantidad de vitelo dentro del huevo o cigoto, este se divide con mayor rapidez, lo que permite distinguir dos tipos de segmentación, *total* o *parcial* (Figura 15.8).

- **Segmentación total:** provoca la división completa del citoplasma. Los blastómeros que se forman tras las divisiones pueden tener el mismo tamaño, en cuyo caso se habla de segmentación **total e igual**, caso que ocurre en huevos oligolecitos. Si los blastómeros presentan diferente tamaño se trata de una segmentación **total y des-**

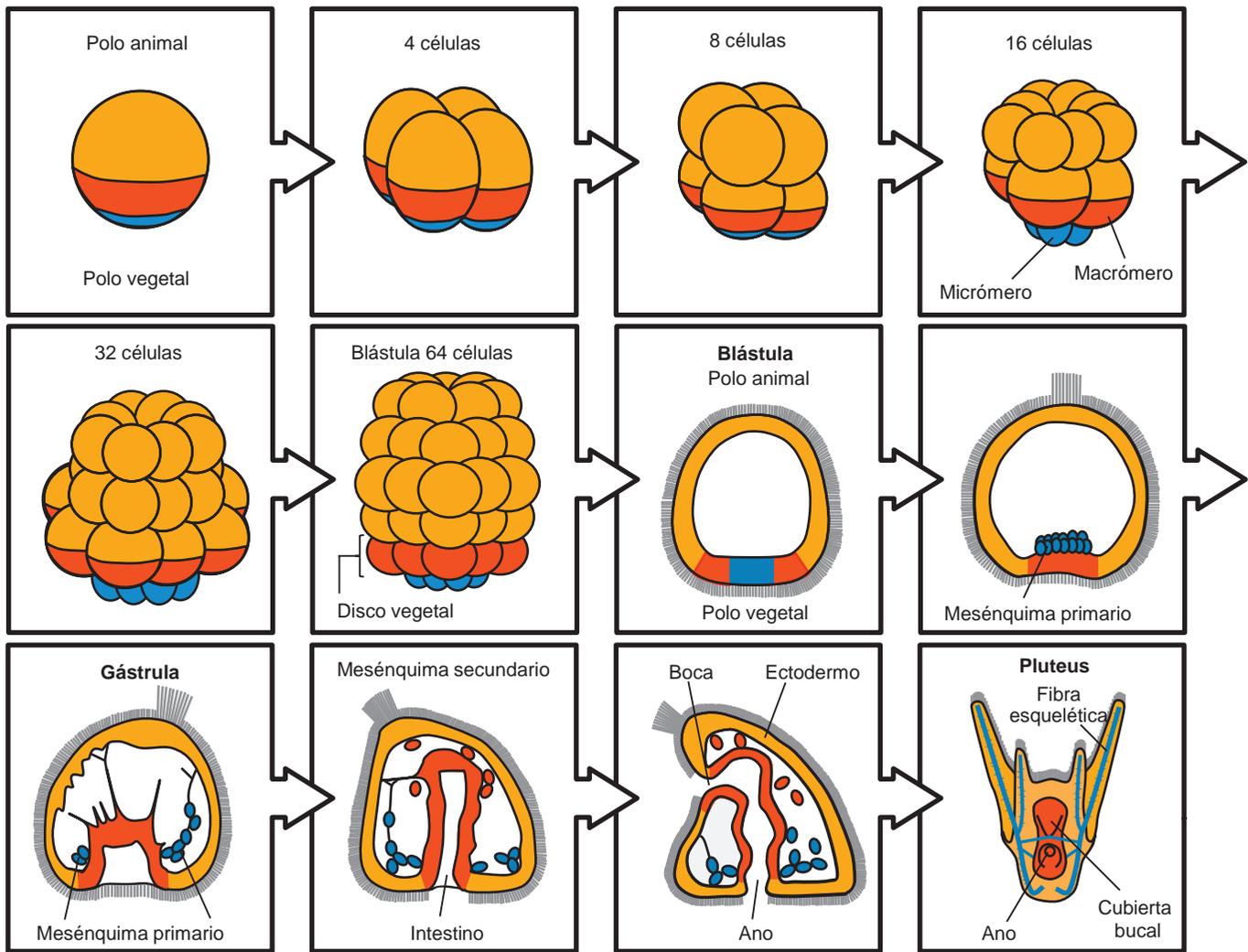


Figura 15.8. Esquema de la segmentación y gastrulación embrionaria.

igual, típica de huevos heterolecitos. Este tipo de huevos se caracteriza por tener más vitelo en el polo vegetal. Por ello, en este polo las divisiones son más lentas que en el polo animal o germinativo. Se originan, por tanto, blastómeros grandes (macrómeros) y pequeños (micrómeros).

- **Segmentación parcial:** se caracteriza porque las divisiones mitóticas solo afectan al polo animal del cigoto, que alberga el núcleo, y no al vegetal, que tiene una gran cantidad de vitelo. En huevos telolecitos es **parcial y discoidal**. El polo vegetal, con el vitelo, constituye el saco vitelino, de donde se alimenta el embrión a lo largo del desarrollo (por lo que a medida que avanza, su tamaño se reduce). En huevos centrolecitos, la segmentación es **parcial y superficial**, ya

que en este tipo de huevos el vitelo rodea al núcleo. Durante la división, el núcleo que está en el centro, se divide y migra hacia la superficie, donde está el citoplasma con los orgánulos. El vitelo queda en el centro sin dividirse mientras que los blastómeros se sitúan en la periferia.

Gastrulación

A la formación de la blástula le sigue el proceso de gastrulación, a través del cual se origina el intestino primitivo y se establecen las hojas embrionarias: la interna o **endodermo**, el **mesodermo** (solo en organismos triblásticos) y la externa o **ectodermo**. Durante la gastrulación la blástula sufre una serie de cambios y se transforma en **gástrula**, estructura que constitu-

ye el primer paso en la diferenciación celular del organismo. En la blástula se producen una serie de movimientos y plegamientos celulares que originan las capas embrionarias, cada una de las cuales constituye el punto de partida para la formación de una serie de tejidos y órganos.

En un principio se establecen dos capas u hojas embrionarias, la interna y la externa (endodermo y ectodermo), quedando una cavidad, el **blastocèle**, entre ellas, dentro de la blástula. El blastocèle se va reduciendo y desaparece cuando se juntan las dos capas. A medida que las células del endodermo se mueven hacia el ectodermo, se establece otra cavidad en el interior del endodermo, denominada **arquénteron**, que es el origen del tubo digestivo. El arquénteron comunica con el exterior por un orificio, el **blastoporo** (Figura 15.8).

Según el tipo de huevo, la gastrulación puede producirse de diferente manera (Figura 15.9):

- Por **embolia**: la invaginación de una gran parte del polo vegetativo se traduce en la formación de dos capas, el endodermo y el ectodermo.

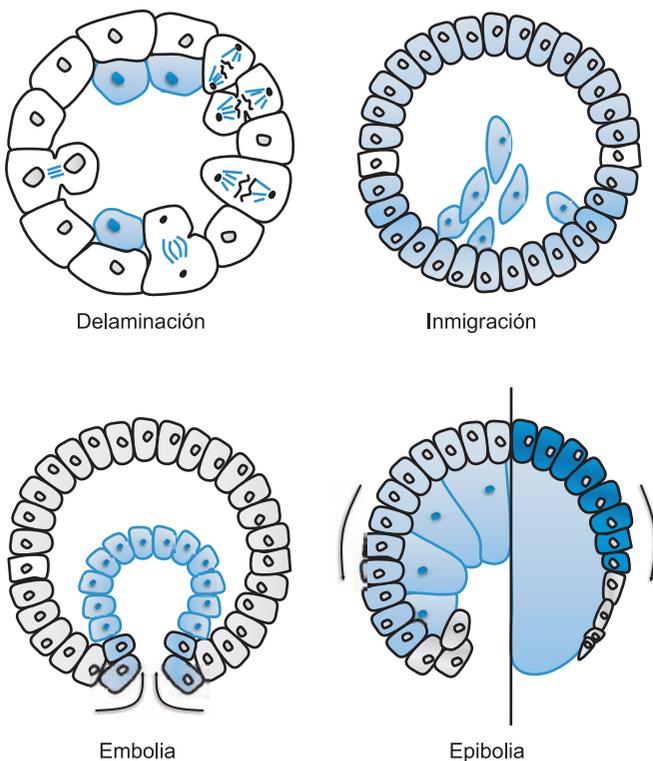


Figura 15.9. Tipos de gastrulación que se pueden producir en el huevo, en función del tipo de los movimientos celulares que se producen para dar lugar a las diferentes capas embrionarias.

- Por **epibolia**: los micrómeros del polo germinativo crecen más deprisa que los macrómeros, y por ello, se extienden por encima de ellos, recubriéndolos.
- Por **inmigración**: algunas células se desprenden de la hoja blastodérmica y emigran al blastocèle, donde se multiplican y forman el endodermo, quedando fuera el ectodermo.
- Por **delaminación**: se produce en las blástulas cuya hoja blastodérmica se compone de una capa de células. Cuando estas células sufren mitosis, la nueva capa interna se desprende de la exterior (el ectodermo) e invade el blastocèle donde se desarrolla como endodermo.

A nivel evolutivo, el blastoporo establece un sistema de clasificación de los metazoos, distinguiendo dos tipos de organismos:

- **Protóstomos**, en los que el blastoporo origina la boca. Entre los metazoos protóstomos se encuentran los moluscos, anélidos, artrópodos y una gran variedad de grupos menos representados.
- **Deuteróstomos**, en los que el blastoporo se transforma en el ano. La boca deriva de una apertura secundaria al exterior que aparece más tarde en el arquénteron. Entre los deuteróstomos se incluyen los equinodermos (estrellas de mar, erizos de mar y formas afines), hemicordados (gusanos bellota) y cordados (cefalocordados y urocordados).

En los animales más primitivos, poríferos y radiados, el desarrollo embrionario concluye aquí, con la formación de dos hojas embrionarias, endodermo y ectodermo. Por esta razón se les denomina animales **diblasticos**.

El resto de animales continúan el desarrollo embrionario con la formación de una tercera hoja embrionaria, el mesodermo, por lo que se les denomina **triblasticos**. En algunos casos, la hoja mesodérmica se transforma en un parénquima compacto, como en los platelmintos, que son **acelomados**. Sin embargo, en un determinado momento en la historia evolutiva de los metazoos, las células del mesodermo forman una cavidad hueca, el **celoma**, una novedad evolutiva que alberga y protege los órganos internos del organismo. El celoma divide al mesodermo en dos regiones o subcapas, la que queda en contacto con el ectodermo (somatopleura) y la que se une al endodermo (espacnopleura).

Organogénesis

Ya en el siglo XIX, von Baer concluyó que todos los vertebrados son muy semejantes inmediatamente después de la gastrulación, en el desarrollo embrionario temprano. Es en el desarrollo tardío en el que se forjan y aparecen los caracteres que determinan la posición que ocupará ese organismo en el reino animal, en definitiva la especie a la que pertenece. Existe un patrón común en el desarrollo de todos los vertebrados: tres capas de tejido embrionario que darán lugar a los diferentes órganos. En todos los vertebrados el ectodermo origina la piel, las formaciones tegumentarias (pelo, plumas, uñas, etc.) y las células nerviosas y sensoriales. Del endodermo deriva el tubo digestivo, las glándulas

(páncreas, hígado) y el sistema respiratorio (el revestimiento interior de los pulmones), y finalmente el mesodermo produce el tejido conectivo, la dermis, las células de la sangre, el corazón, los sistemas reproductor y excretor y los músculos (Figura 15.10).

El resultado final de estos procesos de división, crecimiento y diferenciación, es un embrión completamente formado.

Anexos embrionarios

En los animales ovíparos terrestres, como los reptiles y las aves, los huevos se depositan en el exterior, y están protegidos por una serie de capas que cons-

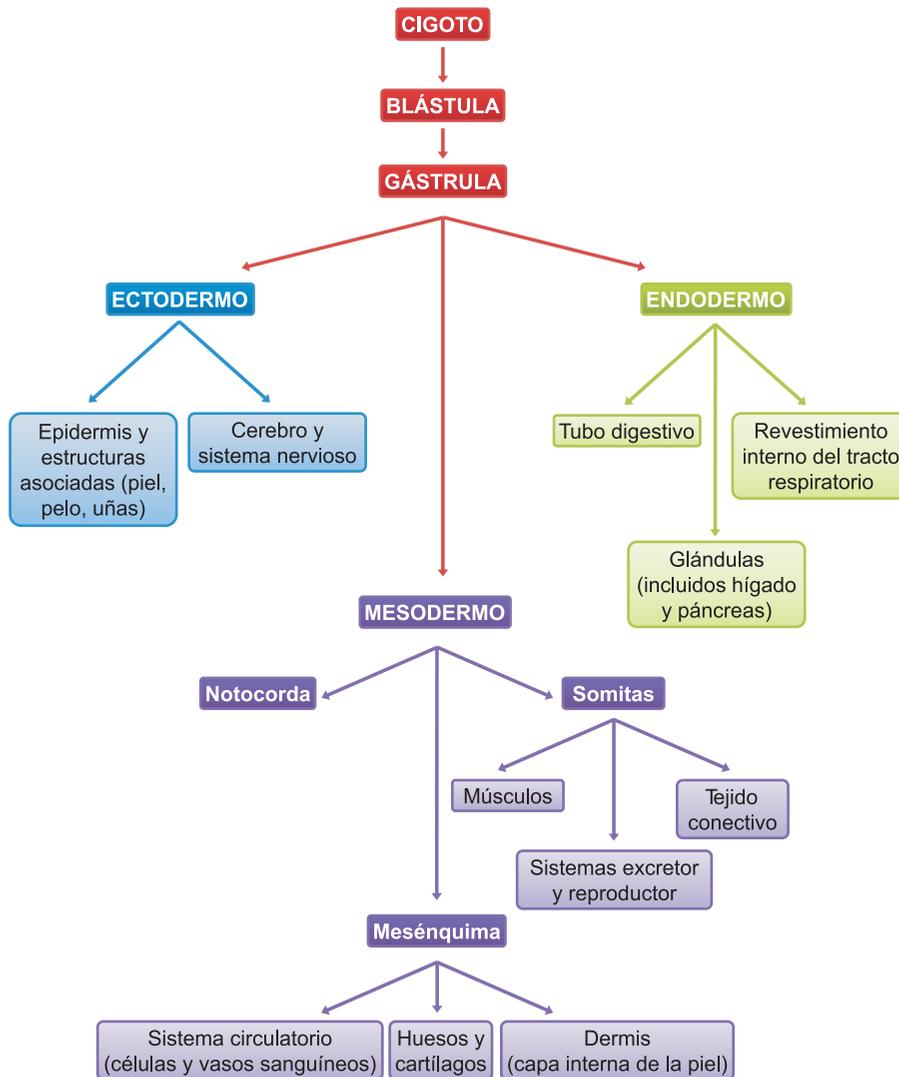


Figura 15.10. Esquema de la organogénesis. A partir de las tres hojas embrionarias de la gástrula se producen, por diferenciación celular, los distintos tejidos y órganos del cuerpo.

tituyen los anexos embrionarios, como son la **cáscara**, el **corion**, el **amnios**, el **saco vitelino** y el **alantoides** (Figura 15.11).

La cáscara es una cubierta rígida y porosa que permite el intercambio de gases con el exterior y sirve de protección al embrión. Hacia el interior se encuentra el corion, una membrana cuya función es evitar la excesiva evaporación de agua que se produce a través de la cáscara. Rodeando directamente al embrión se encuentra el amnios, que contiene en su interior el líquido amniótico donde se encuentra el embrión durante su desarrollo. La presencia del amnios es una novedad evolutiva (evita la desecación en un medio terrestre) que aparece en los reptiles y también está presente en aves y mamíferos, que se consideran **amniotas**. Por el contrario, vertebrados más primitivos, ligados al medio acuático, peces y anfibios, carecen de esta membrana y los huevos presentan unas cubiertas gelatinosas y blandas. Son **anamniotas**.

En animales vivíparos, la implantación del embrión y el desarrollo de la placenta son requisitos esenciales para el desarrollo fisiológico normal del feto. La **placenta** es un tejido esponjoso a través del cual se producen todos los intercambios entre la madre y el em-

brión. La placenta se forma por las interacciones de un tejido materno, el endometrio, y el corion extraembrionario, y está muy irrigada por ambos. Aún así, el sistema circulatorio de la madre y el extraembrionario del embrión no se conectan de manera directa de modo que las células sanguíneas de la madre y del embrión no se mezclan. Los nutrientes necesarios, los anticuerpos y el oxígeno se difunden desde el torrente sanguíneo materno, a través del tejido placentario, hasta los vasos sanguíneos que los lleva al embrión. De la misma manera, la urea, el CO_2 y otros productos de desecho son retirados del embrión y llevados hasta la sangre materna donde son enviados hacia los pulmones y los riñones de la madre donde finalmente se eliminan. Desde el momento del desarrollo del feto hasta su nacimiento, el embrión permanece unido de forma segura a la placenta por medio del cordón umbilical y flota libremente en su saco de líquido amniótico.

Desde el punto de vista inmunológico, el componente embrionario de la placenta es un tejido extraño para la madre y como tal, puede generar una respuesta mediada por células, provocando un aborto. Evidentemente esto no es lo común, y en general durante los embarazos no hay respuesta inmune frente a los tejidos del embrión porque se produce una presión inmune selectiva que permite que el embrión se desarrolle sin problema, mientras se mantiene una protección completa de la madre y del embrión frente a agentes infecciosos. El mecanismo por el cual esto se produce no está totalmente esclarecido.

La placenta es permeable a determinadas sustancias dependiendo de su peso molecular. Por ello, tóxicos como el alcohol, el mercurio o el fósforo la atraviesan fácilmente, al igual que medicamentos como barbitúricos, antibióticos y diuréticos, y de drogas como los opiáceos. La placenta en principio evita la entrada de microorganismos patógenos de la madre al feto, aunque algunos como los responsables de la sífilis, toxoplasmosis y el paludismo pueden atravesarla. También algunos virus (herpes, VIH y hepatitis) pueden pasar al embrión fácilmente pudiendo provocar enfermedades graves.

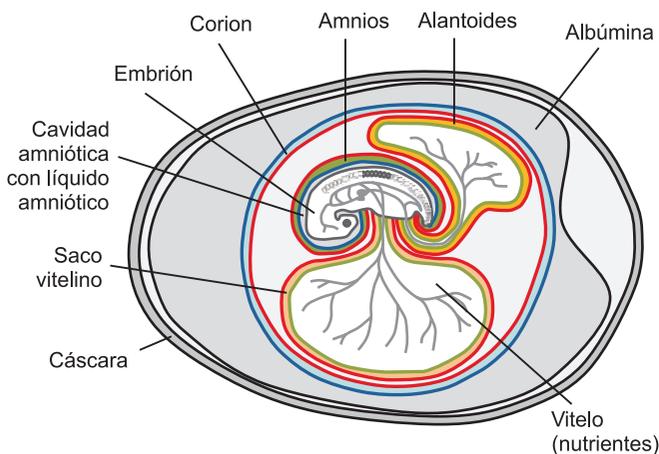


Figura 15.11. Dibujo que muestra las membranas extraembrionarias de las aves.

Cuestiones de repaso

1. Explicar brevemente la diferencia entre reproducción sexual y asexual indicando las ventajas de cada una.
2. El medio acuático y el medio terrestre son muy diferentes, ¿afecta esto en algo al proceso de la reproducción? En caso de ser así, explicar qué estrategias se han desarrollado en cada uno de ellos.
3. Una vez formado el cigoto debe desarrollarse hasta dar un organismo completo. El primer paso es la

blastulación. Realizar un esquema donde se indique cómo se produce y los tipos de segmentación que se conocen.

4. En la gastrulación se produce la diferenciación en endodermo, mesodermo y ectodermo. ¿Qué

importancia tiene esto en el desarrollo del animal?

5. ¿Qué son las membranas extraembrionarias? Decir cuáles son y comentar brevemente cómo se desarrollan.

Cuestionario de autoevaluación (20 preguntas tipo test)

- En el caso de los mamíferos nos encontramos con animales:
 - con fecundación externa y ovíparos
 - con fecundación interna y vivíparos
 - con fecundación externa y vivíparos
 - con fecundación interna y ovíparos
- Uno de los siguientes fenómenos no es fundamental en la reproducción sexual:
 - apareamiento
 - gametogénesis
 - fecundación
 - cortejo
- El ectodermo es la capa germinativa que da lugar al:
 - sistema digestivo
 - sistema nervioso
 - sistema respiratorio
 - sistema circulatorio
- Una especie monoica es:
 - la que posee individuos masculinos y femeninos
 - una especie que se reproduce asexualmente
 - la que posee los dos sexos en un individuo
 - la que realiza la meiosis en un solo paso
- El ciclo reproductor femenino en humanos:
 - se controla por medio de hormonas del páncreas
 - se controla por medio de los estrógenos
 - se controla por el eje hipotálamo-hipófisis
 - se controla solo por el sistema nervioso
- La notocorda:
 - es una parte del espermatozoide encargada de digerir la zona pelúcida
 - es característica de los animales con reproducción asexual
 - es una de las capas germinativas que dan lugar a la placenta
 - es una estructura que aparece durante la formación del sistema nervioso en vertebrados
- El fenómeno por el cual se impide la fecundación del óvulo por más de un espermatozoide es:
 - el bloqueo de la capacitación
 - el bloqueo espermático
 - la aspermia
 - el bloqueo de la polispermia
- En vertebrados el revestimiento interno del tubo digestivo procede del:
 - ectodermo
 - mesodermo
 - endodermo
 - blastodermo
- El acrosoma de un espermatozoide se encuentra en el extremo de:
 - el núcleo
 - la cabeza
 - la cola
 - el cuello
- La placenta aparece en:
 - aves
 - reptiles
 - anfibios
 - mamíferos

11. En la reproducción asexual:
- a) el animal se divide por meiosis
 - b) el animal se divide por gemación
 - c) es preciso la fertilización
 - d) es preciso dos individuos, un macho y una hembra
12. La fertilización o fecundación:
- a) es la fusión de los gametos
 - b) es la división de las células sexuales
 - c) es la meiosis de los gametos
 - d) es la reunión de los gametos
13. En la oogénesis de mamíferos se producen:
- a) tres corpúsculos polares
 - b) dos corpúsculos polares
 - c) un corpúsculo polar
 - d) cuatro óvulos
14. El blastoporo es una estructura que tiene importancia en:
- a) la gastrulación
 - b) la neurulación
 - c) la fecundación
 - d) la blastulación
15. Un animal ovíparo:
- a) deposita los huevos en el interior de la madre
 - b) deposita los huevos en el exterior
 - c) se desarrolla en el interior de la madre
 - d) se desarrolla en el interior del padre
16. En la partenogénesis:
- a) los individuos se desarrollan a partir de un huevo fecundado
 - b) una parte de un organismo, separada del resto, puede dar lugar a un nuevo organismo completo
 - c) los individuos se desarrollan a partir de un huevo no fecundado
 - d) se forman nuevos individuos por mitosis de células somáticas
17. La cantidad de vitelo del huevo influye en:
- a) la fecundación
 - b) el patrón de segmentación
 - c) las interacciones entre el espermatozoide y el óvulo
 - d) la organogénesis
18. En el bloqueo lento de la polispermia:
- a) participa el citoesqueleto
 - b) participan gránulos corticales con enzimas
 - c) se debe a una entrada de iones sodio
 - d) se debe a que hay un cambio de potencial eléctrico
19. El blastocele:
- a) es una cavidad presente en la blástula
 - b) es cada célula de la blástula
 - c) es el proceso que da lugar a la mórula
 - d) es el poro que aparece en la mórula
20. Una de las siguientes afirmaciones no es cierta:
- a) las espermatogonias son células $2n$
 - b) las espermátidas son células $2n$
 - c) los espermatozoides son células n
 - d) los espermatoцитos secundarios son células n

Bibliografía utilizada

Brusca, R. C.; Brusca, G. J. *Invertebrados* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

Curtis, H.; Barnes, S.; Schnek, A.; Masarini, A. *Biología* (7.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2008.

Freeman, S. *Biología* (3.^a Ed.). Pearson-Addison Wesley. 2009.

Hickman, C. P.; Roberts, L. S.; Larson, A.; l'Anson, H.; Eisenhour, D. *Principios integrales de zoología* (13.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill. 2006.

Kardong, K. V. *Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución* (2.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

Mader, S. S. *Biología* (9.^a Ed.). Mc Graw Hill. 2008.

Muñoz, A.; Perez, J.; da Silva, E. *Manual de zoología*. Colección manuales UEX-65. Universidad de Extremadura. 2009.

Randall, D.; Burggren, W.; French, K. *Eckert: Fisiología animal. Mecanismos y adaptaciones* (4.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana. 1998.

Rupert, E.; Barnes, D. *Zoología de los invertebrados* (6.^a Ed.). Editorial Mc Graw Hill-Interamericana.

Sadava, D.; Heller, H. C.; Orians, G. H.; Purves, W. H.; Hillis, D. M. *Vida. La Ciencia de la Biología* (8.^a Ed.). Editorial Médica Panamericana. 2009.

Respuestas al cuestionario de autoevaluación

CAPÍTULO 1 Estructura de las angiospermas

1. d); 2. d); 3. a); 4. b); 5. a);
6. a); 7. d); 8. b); 9. b); 10. d);
11. a); 12. c); 13. c); 14. b); 15. c);
16. a); 17. c); 18. b); 19. d); 20. a);

CAPÍTULO 2 Transporte y nutrición en las plantas con flor

1. b); 2. d); 3. d); 4. a); 5. b);
6. a); 7. b); 8. c); 9. d); 10. a);
11. a); 12. d); 13. b); 14. a); 15. d);
16. b); 17. a); 18. b); 19. c); 20. b);

CAPÍTULO 3 Reproducción y desarrollo de las plantas con flor

1. b); 2. c); 3. a); 4. a); 5. c);
6. a); 7. c); 8. c); 9. a); 10. b);
11. a); 12. c); 13. a); 14. b); 15. b);
16. d); 17. d); 18. a); 19. b); 20. c);

CAPÍTULO 4 Hormonas vegetales: desarrollo y respuesta de las plantas con flor al ambiente

1. a); 2. b); 3. d); 4. b); 5. d);
6. c); 7. b); 8. b); 9. b); 10. a);
11. c); 12. c); 13. a); 14. a); 15. c);
16. b); 17. d); 18. c); 19. d); 20. d);

CAPÍTULO 5 Tejidos y sistemas: estructura básica de los animales

1. c); 2. c); 3. c); 4. b); 5. d);
6. a); 7. b); 8. b); 9. a); 10. c);
11. b); 12. c); 13. b); 14. d); 15. b);
16. b); 17. a); 18. c); 19. c); 20. b);

CAPÍTULO 6 Las hormonas en los animales

1. d); 2. a); 3. b); 4. c); 5. c);
6. c); 7. b); 8. d); 9. a); 10. c);
11. c); 12. c); 13. b); 14. c); 15. c);
16. b); 17. b); 18. a); 19. b); 20. a);

CAPÍTULO 7 El sistema nervioso

1. b); 2. a); 3. b); 4. a); 5. c);
6. a); 7. c); 8. a); 9. c); 10. a);
11. d); 12. d); 13. a); 14. d); 15. c);
16. a); 17. d); 18. d); 19. a); 20. d);

CAPÍTULO 8 Órganos sensoriales y sistemas musculares

1. c); 2. d); 3. b); 4. b); 5. c);
6. a); 7. a); 8. b); 9. a); 10. a);
11. b); 12. a); 13. b); 14. d); 15. b);
16. b); 17. a); 18. b); 19. b); 20. c);

CAPÍTULO 9 La nutrición en los animales

1. c); 2. b); 3. d); 4. a); 5. b);
6. a); 7. b); 8. b); 9. a); 10. a);
11. c); 12. a); 13. b); 14. b); 15. d);
16. d); 17. b); 18. c); 19. a); 20. c);

CAPÍTULO 10 Sistemas circulatorios

1. c); 2. b); 3. b); 4. b); 5. d);
6. b); 7. d); 8. c); 9. a); 10. b);
11. b); 12. c); 13. b); 14. c); 15. b);
16. d); 17. b); 18. b); 19. a); 20. b);

CAPÍTULO 11 Sistemas respiratorios

1. a); 2. b); 3. b); 4. b); 5. a);
6. c); 7. d); 8. d); 9. a); 10. b);
11. c); 12. c); 13. c); 14. a); 15. a);
16. b); 17. c); 18. b); 19. a); 20. b);

CAPÍTULO 12 Sistema excretor

1. a); 2. c); 3. d); 4. b); 5. c);
6. a); 7. c); 8. b); 9. a); 10. b);
11. d); 12. b); 13. b); 14. b); 15. c);
16. c); 17. d); 18. c); 19. d); 20. c);

CAPÍTULO 13 Homeostasis y regulación de la temperatura

1. c); 2. b); 3. c); 4. a); 5. a);
6. a); 7. b); 8. a); 9. b); 10. c);
11. b); 12. b); 13. a); 14. a); 15. a);
16. b); 17. c); 18. b); 19. a); 20. a);

CAPÍTULO 14 Sistema inmune

1. c); 2. c); 3. d); 4. d); 5. b);
6. a); 7. d); 8. b); 9. a); 10. c);
11. c); 12. c); 13. d); 14. b); 15. a);
16. d); 17. a); 18. c); 19. b); 20. c);

CAPÍTULO 15 Reproducción y desarrollo

1. b); 2. d); 3. a); 4. c); 5. c);
6. d); 7. d); 8. c); 9. b); 10. d);
11. b); 12. a); 13. a); 14. a); 15. b);
16. c); 17. b); 18. b); 19. a); 20. b);

Índice analítico

A

abscisión, 49
absorción, 148, 149, 151, 154
 de nutrientes, 151
acción
 autocrina, 95
 endocrina, 95
 paracrina, 95
acelomados, 235
ácido
 abscísico (ABA), 66
 giberélico, 61
 indolacético, 59
 indolil-3-acético, 59
 úrico, 189, 204
aclimatación, 72, 112
acomodación, 72
activación especie-específica, 228
actividad metabólica, 204
acuaporinas, 21
adaptación, 72
adaptaciones, 203
adenohipófisis, 110
adipocitos, 83
adrenalina, 112
aerénquimas, 74
aislamiento térmico, 203
aldosterona, 117
alternancia de generaciones, 42
alternativa, 215
alveolos, 179
amnios, 237
amniotas, 237
amoníaco, 186, 188
amonio, 187
amoniotelismo, 193
anádromas, 206
anamniotas, 236
andrógenos, 111, 216
anexos embrionarios, 237
angiospermas, 5
anhidrobiosis, 207
animales diblásticos, 235
anoxia, 74
anticongelantes, 204
anticuerpos, 213
antígenos, 216
 leucocíticos humanos, 216
antiguos, 109
aorta, 165
aparato

 de Golgi, 2
 digestivo, 162
aparatos excretores, 186
apomixis, 43
apoplasto, 12
apoptosis, 219
arquenteron, 235
arteria
 aorta, 168
 pulmonar, 168
 renal, 192
asa de Henle, 191
Astrocitos, 123
atracción especie-específica, 228
aurícula, 165
autofecundación, 42, 226
autoincompatibilidad, 43
autótrofos, 148
auxina, 59
axón, 85
axones, 122

B

bacterias, 35, 36
 fijadoras de nitrógeno, 35
banda de Caspary, 9, 23
basófilos, 215
biotrofia, 70
blastocete, 232, 235
blastoporo, 235
blástula, 232, 234
bomba
 de aspiración, 179
 de Na⁺/K⁺, 125
 de protones, 22
botón sináptico, 123
botones sinápticos, 126
branquias, 175
 externas, 175
 internas, 175
brasinoesteroides, 68
brasinólido, 68
bulbo raquídeo, 130
bulbos, 13
bulbus cordis, 167
bursicon, 101

C

cadenas ligeras, 217
cadenas pesadas, 217

- calcemia, 116
- calcitonina, 110
- caliptra, 6
- cámbium
 - del corcho, 6
 - fascicular, 10
 - vascular, 6
- campos cribosos, 9
- capas
 - apicales, 43
 - embrionarias, 235
- cápsula de Bowman, 192
- carotenoides, 28
- carpelos, 52
- catádomas, 206
- cavidad
 - celomática, 190
 - celómica, 188
 - torácica, 179
- cefalización, 85
- celoma, 235
- celomocitos, 109
- célula
 - apical, 44
 - basal, 44
 - vegetativa, 42
- células
 - adrenales, 112
 - amarillas y células verde amarillas, 100
 - anexas, 10
 - antipodales, 42
 - caudodorsales, 99
 - cribosas, 9
 - cromafínicas, 109
 - de glía, 85
 - de la glía, 123
 - de la microglía, 124
 - de Leydig, 111
 - del mesofilo, 28
 - de Schwann, 124
 - diana, 94
 - endocrinas, 94
 - espermáticas, 42
 - flamíferas, 187
 - glandulares, 10
 - interrenales, 112
 - natural killer, 214
 - oclusivas, 8, 154
 - plasmáticas, 217
- celulosa, 3
- centro
 - de control, 200
 - quiescente, 12
- cerebro, 100
- ciclo
 - cardiaco, 169
 - de Calvin, 30
 - estral, 231
 - menstrual, 231
- ciegos, 154
- circuito
 - pulmonar, 165
 - sistémico, 165
- circulación
 - abierta, 163
 - simple, 165
- citoquina, 216
- citoquininas, 63
- clásica, 215
- climaterio, 65
- clorofilas, 28
- cloroplastos, 4
- cnidoblastos, 86
- coanocitos, 153
- cóclea, 140
- cohesión, 25
- colénquima, 8
- columela, 61
- complejo
 - citocromo b6f, 28
 - mayor de histocompatibilidad, 216
 - pineal, 110
- complejos antena, 28
- condrocitos, 83
- conductos resiníferos, 10
- conformismo, 200
- conformista, 200
- cono
 - arterial, 165
 - venoso, 167
- contracción ventricular, 169
- contracorriente, 204
- control
 - autocrino, 94
 - paracrino, 94
- corazón, 162
- corcho, 14
- corion, 237
- cormofitas, 5
- cormos, 13
- corpúsculo renal, 192
- Corpúsculos de Stannius, 110
- corpúsculos polares, 227
- córtex, 12
- corteza, 14
 - adrenal, 117
- cortisol, 117
- coste energético, 203
- cotiledón, 45
- cotiledones, 44
- crecimiento
 - primario, 6
 - secundario, 6
- crestas urogenitales, 189
- criptocromos, 51
- cromatóforos, 108
- cromoplastos, 4
- crustecdisona, 107
- cubierta de almidón, 61
- cuerpo

alado (corpora allata), 100
 cardiaco (corpora cardiaca), 100
 Cuerpos
 alados, 101
 dorsales, 99
 cutícula, 3
 cutina, 3

D

defensinas, 214
 deleción clonal, 219
 dendritas, 85
 dérmico, 7
 dermis, 86
 desarrollo embrionario, 131, 228, 235
 desechos, 188
 deshidratación, 207
 desmotúbulo, 4
 desnitrificación, 36
 desnitrificantes, 36
 determinantes antigénicos, 216
 Deuteróstomos, 235
 diafragma, 179
 diapausa, 104
 diástole, 168
 dictiosomas, 2
 diferenciación celular, 235
 difusión, 162
 pasiva, 206
 simple, 177
 digestión, 148
 extracelular, 154
 intracelular, 153
 química, 156
 dimorfismo sexual, 226
 dioicas, 225
 doble fecundación, 42
 dominancia apical, 60
 dormición, 52
 de la semilla, 45
 primaria, 45

E

ecdisis, 89, 101, 102
 ecdisona, 102, 106
 ecdisteroides, 102
 ectodermo, 234, 236
 ectotermia, 202
 ectotermos, 201, 202, 201
 efector, 142, 200
 efectores, 122
 elemento esencial, 33
 eliminación, 149
 embriogénesis, 44
 embrión, 44
 emergencia, 46
 radicular, 46
 encefalización, 129

encéfalo, 129
 endocutícula, 86
 endodermis, 8, 43
 endodermo, 178, 234, 236
 endoesqueletos, 89
 endospermo, 42
 endotermia, 202
 endotermos, 201
 energía, 205
 ent-giberelano, 61
 enzimas, 200
 eosinófilos, 215
 epicutícula, 86
 epidermis, 8
 epífisis, 110
 epinastia, 65
 epitelio, 80
 equilibrio
 hídrico, 193
 iónico, 205
 osmótico, 187
 esclerénquima, 8
 especies, 50
 dioicas, 226
 monoicas, 225
 policárpicas, 50
 espectro electromagnético, 27
 espermatidas, 226
 espermátocitos, 226
 espermatogénesis, 226
 espermatogonias, 226
 esporangios, 42
 esporofito, 42
 esqueleto, 88
 apendicular, 89
 axial, 89
 hidrostático, 88
 visceral, 89
 estambres, 52
 estele, 12
 estímulo, 122
 estípulas, 14
 estolones, 13, 204
 estomas, 8
 estradiol, 117
 estrategia, 202
 estrategias, 206
 estrés, 204
 biótico, 70
 salino, 73
 térmico, 74
 estrógenos, 111
 estroma, 29
 etapa
 adulta, 48
 juvenil, 48
 senescente, 48
 etileno, 65
 etioplastos, 4
 evaginación, 178

evaginaciones, 188
 evaporación, 176
 excreción, 193
 exhalación, 178
 exocutícula, 86
 exodermis, 12
 exoesqueleto, 86
 exoesqueletos, 89
 exuvia, 102

F

factor promotor de la maduración, 109
 fagocitos, 215
 Fase
 folicular, 231
 lútea, 231
 fecundación, 225, 227, 229, 230
 cruzada, 43
 externa, 228, 229
 interna, 229
 felodermis, 23
 felodermo, 7
 feromonas, 98
 ferredoxina, 29
 fertilización, 225, 227
 fibras extracelulares, 82
 fiebre, 215
 fijación del nitrógeno, 35
 filotaxia, 60
 filtración, 186
 fisión binaria, 224
 fitoalexinas, 70
 fitocromo, 69
 fitocromos, 51
 floema, 9
 secundario, 14
 floración, 50
 flores
 climatéricas, 49
 no climatéricas, 49
 florígeno, 51
 fluido extracelular, 164
 flujo
 bidireccional, 178
 contracorriente, 176
 de carga, 21
 de orina, 189
 másico, 32
 sanguíneo, 163
 fosfoenol
 piruvato, 31
 piruvato descarboxilasa, 31
 fotomorfogénesis, 69
 fotoperiodo, 50
 crítico, 51
 fotorreceptores, 51
 fotorrespiración, 30
 fotosíntesis, 27
 fotosistema I, 28

fotosistema II, 28
 fototropinas, 69
 fototropismo, 61
 fragmentación, 224
 frutos
 climatéricos, 49
 no climatéricos, 49
 fuentes, 32
 fundamental, 7

G

gametofito, 42
 gametogénesis, 226
 ganglio frontal, 100
 subesofágico, 100
 ganglios, 164
 torácicos, 100
 gástrula, 234
 gastrulación, 232, 234, 236
 gemación, 224
 gemulación, 224
 gen
 de avirulencia, 71
 de resistencia, 71
 giberelinas, 61
 gimnospermas, 5
 glándula
 adrenal, 109
 androgénica, 106
 del seno, 105
 óptica, 100
 paratiroides, 111
 pineal, 110
 tiroides, 110
 ultimobranquial, 110
 glándulas
 antenales, 187
 endocrinas, 80, 117
 exocrinas, 80, 124
 protorácicas, 100
 suprarrenales, 117
 glóbulos blancos, 214
 glomérulos, 190
 glucagón, 117
 glucocorticoides, 112
 gradiente electroquímico, 22
 grano de polen, 42
 granulocitos, 214
 grasa parda, 204
 gravitropismo, 61
 guanina, 189
 gutación, 12

H

halófitas, 73
 hemibiotrofia, 70
 hemicelulosa, 3
 hemisferios cerebrales, 132

hemocele, 163
 hemoglobina, 180
 hemolinfa, 162, 115, 188
 hendidura sináptica, 125
 hendiduras branquiales, 175, 176
 hermafroditismo, 226
 heterótrofos, 148
 hibernación, 205
 hidrólisis del agua, 29
 20-hidroxicdisona, 102
 hiperosmótico, 206
 hiperosmóticos, 195
 hipersensibilidad, 70
 hipocalcina, 110
 Hipófisis, 110
 hipoosmótico, 206
 hiposmóticos, 196
 Hipotálamo, 112
 hipoxia, 74
 histamina, 215
 hojas
 embrionarias, 234, 235
 palmeadas, 14
 pinnadas, 14
 homeostasis, 122, 132-133
 hormona, 205
 adipocinética, 101
 adrenocorticotrópica, 115
 antidiurética, 116
 concentrante del pigmento blanco, 106
 concentrante del pigmento rojo, 106
 de eclosión, 100
 de la melanización y la coloración rojiza, 101
 del crecimiento, 115
 del cuerpo dorsal, 99
 dispersante del pigmento negro, 106
 estimulante de los melanocitos, 115
 estimulante del tiroides, 115
 foliculoestimulante, 115
 hiperglucémica, 101
 hiperglucémica de crustáceos, 105
 inhibidora de la muda, 105
 inhibidora de la vitelogénesis, 105
 inhibidora del órgano mandibular, 107
 juvenil, 101
 luteinizante, 115
 neurodepresiva, 106
 ovárica estimulante de la vitelogénesis, 108
 ovárica permanente, 108
 ovárica temporal, 108
 protoracotrópica, 101
 hormonas, 94
 del pigmento de la retina distal para adaptarse a la luz y a la oscuridad, 106
 hormona vegetal, 58

I

imbibición, 46
 impulso nervioso, 122, 126, 127, 142

impulsos
 eléctricos, 138
 nerviosos, 138
 ingestión, 149
 inhalación, 178, 179
 inmunidad, 212
 adquirida, 213
 inespecífica, 213
 inmunoglobulinas, 217
 A, 219
 D, 219
 E, 219
 G, 219
 M, 219
 insulina, 111
 intercambio
 de gases, 175
 gaseoso, 165
 interferones, 215
 internodo, 5
 internodos, 13
 intervalo óptimo, 201
 invaginación, 177
 islotes de Langerhans, 111
 isoosmóticos, 206

J

jadeo, 204
 jasmonatos, 71

L

lágrimas, 214
 lámina media, 3
 lenticelas, 8
 leño, 7
 leucocitos, 214
 leucoplastos, 4
 liber, 7
 lignificación, 7
 línea
 germinal, 225
 linfoide, 214
 mieloide, 214
 somática, 225
 linfa, 164
 linfocitos, 214
 B, 216
 T, 216
 T_c, 217
 T_H, 216
 lisozima, 214
 Lóbulos laterales, 99
 lumen, 29

M

macrófagos, 215
 macronutrientes, 33

mastocitos, 215
 matriz extracelular, 82
 mecanismos
 de regulación, 162
 de respuesta, 204
 mecanorrecepción, 139
 mecanorreceptores, 139
 medio
 externo, 201, 191, 231
 interno, 187, 86
 médula, 12, 116
 adrenal, 117
 espinal, 132
 megasporangio, 42
 megasporas, 42
 megasporocito, 42
 meiosis, 225
 melatonina, 110
 membrana
 basal, 81, 216
 de fecundación, 229
 memoria inmunitaria, 213, 190
 meninges, 129
 meristemo
 floral, 52
 fundamental, 6
 meristemas, 5
 apicales, 6
 mesodermo, 234, 236
 mesofilo, 8, 191
 mesonefros, 189
 metabolismo, 205
 celular, 174
 metagénesis, 230
 metamería, 86
 metamerización, 86
 metámero, 86
 metamorfosis, 102
 metanefridios, 187
 metanefros, 189
 metazoos, 202
 metilfarnesoato, 106
 MHC I, 216
 MHC II, 216
 microesporocitos, 42
 micronutrientes, 33
 microsporas, 42
 mielina, 122
 mimetismo, 86
 mineralocorticoides, 112
 miofibrillas, 84
 mitocondrias, 3
 modelo de tensión-cohesión-transpiración, 25
 monocárpicas, 50
 monocitos, 215
 monoespermia, 229
 monoicas, 225
 mucigel, 11
 mucosa nasal, 214
 muda, 89

musculatura somática, 144
 músculo
 cardíaco, 143
 músculo estriado, 143
 músculo liso, 84

N

necrotrofia, 70
 nefridioporo, 188
 nefrona, 191, 192, 193
 nefrostoma, 188, 190
 Neotenia, 230
 neoxantina, 66
 neumatóforos, 74
 neurohipófisis, 110
 neurona, 122
 neuronas, 85
 de asociación, 123
 motoras, 123
 sensoriales, 123
 neurosecreción, 97
 neurotransmisores, 123
 neutrófilos, 215
 nitrato reductasa, 36
 nitrificación, 35
 nitrificantes, 35
 nitrito reductasa, 36
 nitrogenasa, 35
 niveles óptimos, 200
 nodos, 13
 nódulo atrioventricular, 168
 nódulo sinoatrial, 168
 noradrenalina, 112
 20-nor-ent-giberelano, 61
 notocorda, 129
 novedades evolutivas, 154
 novedad evolutiva, 129, 237
 nucela, 42
 nutrición, 148

O

Oligodendrocitos, 124
 omatidios, 141
 oocitos primarios, 226
 oocitos secundarios, 226
 oogénesis, 226
 oogonias, 226
 oosfera, 42
 oótida, 227
 opistonefros, 190
 organismos
 autótrofos fotosintético, 27
 autótrofos quimiosintéticos, 27
 organogénesis, 232
 organo
 X, 105
 Y, 106
 órganos

- excretores, 188
 - mandibulares, 106
 - pericardiales, 106
 - postcomisurales, 106
 - orina, 188
 - oscilar, 112
 - osículos, 89
 - osmoconformismo, 206
 - osmoconformistas, 196
 - osmorregulación, 187
 - osmorregulador, 206
 - osmorreguladores, 196
 - ósmosis, 20
 - osmótico, 20
 - osteoblastos, 83
 - osteocitos, 89
 - osteoclastos, 89
 - ostiole, 8
 - Ovarios, 107
 - oviparismo, 230
 - ovogénesis, 226
 - ovoviviparismo, 231
 - ovulación, 231
 - oxitocina, 115
- P**
- páncreas, 117
 - endocrino, 110
 - parathormona, 116
 - paratiroides, 116
 - pared
 - celular, 3
 - primaria, 3
 - secundaria, 3
 - parénquima, 7
 - de reserva, 12
 - en empalizada, 15
 - Partenogénesis, 230
 - facultativa, 230
 - partenocarpia, 61
 - pecíolo, 14
 - pelos radiculares, 12
 - pelvis renal, 192
 - péptido cardioactivo de crustáceos, 106
 - periciclo, 6, 29
 - peridermis, 23
 - peridermo, 6
 - pétalos, 52
 - pH, 200
 - pigmento respiratorio, 180
 - placa cribosa, 31
 - placenta, 237
 - plantas
 - C3, 31
 - C4, 31
 - CAM, 31
 - de día corto, 50
 - de día largo, 50
 - neutras, 50
 - plasmodesmos, 3
 - plastidios, 4
 - plastocianina, 29
 - plastoquinol, 29
 - poliespermia, 229
 - polo
 - animal, 233
 - vegetal, 233
 - poros cribosos, 9
 - potencial
 - de acción, 124
 - de equilibrio, 124
 - de membrana, 126
 - de presión, 20
 - de reposo, 124
 - gravitacional, 21
 - hídrico, 21
 - matricial, 21
 - osmótico, 20
 - pre-ecdisis, 112
 - presión
 - diastólica, 169
 - sistólica, 169
 - primordio foliar, 15
 - procámbium, 6
 - productos
 - de desecho, 186
 - nitrogenados, 189
 - progesterona, 117
 - prolactina, 115
 - pronefros, 189
 - proplastos, 4
 - proteínas
 - anticongelantes, 74
 - de choque térmico, 74
 - LEA, 45
 - PR, 70
 - protodermis, 6
 - protonefridios, 187
 - Protóstomos, 235
 - pubescencia, 14
 - pulmón, 178
 - en libro, 178
 - pulmones, 177
- Q**
- queratina, 88
 - quiescencia, 67
 - quimiorrecepción, 138
 - quimiotaxis, 228
 - quitina, 86
 - quitinización, 86
- R**
- radícula, 11
 - raíz, 5
 - primaria, 11
 - reabsorción, 186, 188

- reacción
 - acrosómica, 228
 - de tipo I (anafiláctica), 219
 - de tipo II (citotóxica), 219
 - de tipo III (por inmunocomplejos), 219
 - de tipo IV (de hipersensibilidad retardada mediada por células), 219
 - lenta, 229
 - rápida, 229
 - receptor, 200
 - receptores sensoriales, 122
 - reconocimiento gen a gen, 70
 - regeneración, 225
 - región
 - constante, 217
 - variable, 217
 - Regulación, 200
 - regulador, 200
 - reordenación génica, 219
 - repolarización, 125
 - reproducción, 224
 - asexual, 224
 - sexual, 224, 225, 230
 - vegetativa, 43
 - resistencia sistémica adquirida, 70
 - respiración
 - branquial, 166
 - celular, 174
 - cutánea, 166
 - extracelular, 174
 - respuesta, 122
 - celular, 217
 - específica, 213
 - humoral, 216
 - inespecífica, 213
 - retículo
 - endoplásmico liso, 2
 - endoplásmico rugoso, 2
 - retroalimentación, 96
 - negativa, 201
 - positiva, 96
 - reversión sexual protándrica, 98
 - ribosomas, 3
 - ribulosa-1,5-bifosfato, 30
 - ribulosa-1,5-bifosfato carboxilasa/oxigenasa, 30
 - riñón, 189
 - ritmo cardíaco, 168
 - ritmos circadianos, 51
- S**
- saco embrionario, 42
 - sacos
 - aéreos, 179
 - polínicos, 42
 - sáculos, 187
 - saliva, 214
 - sangre, 162
 - sarcómeros, 143
 - secreción, 186, 64
 - segmentación, 232, 233
 - parcial, 234
 - total, 233
 - segmentos
 - de los tubos cribosos, 10
 - traqueales, 10
 - selección
 - clonal, 217
 - natural, 225
 - semilla, 44
 - latente, 67
 - senescencia, 48
 - monocárpica, 48
 - policárpica, 48
 - seno venoso, 165
 - señales eléctricas, 168
 - sépalos, 52
 - simetría, 85
 - bilateral, 85
 - esférica, 85
 - radial, 85
 - simplasto, 12
 - sinapsis, 125
 - química, 126, 168
 - sinérgidas, 42
 - sistema
 - circulatorio, 162
 - complemento, 213
 - de células verdes claras, 100
 - de células verdes oscuras, 100
 - de excreción, 187
 - de transporte, 162
 - endocrino, 94
 - linfático, 164
 - nervioso, 122
 - nervioso autónomo, 143
 - nervioso central, 129
 - nervioso periférico, 129
 - reproductor, 189
 - respiratorio, 178
 - urinario, 189
 - sistemas
 - circulatorios cerrados, 164
 - digestivos, 149
 - reguladores, 200
 - respiratorios, 174
 - sistemina, 71
 - sístole, 168
 - SNA, 133
 - SNP, 132
 - soma, 122
 - neuronal, 85
 - somatostatina, 117
 - somitos, 143
 - sopor, 205
 - suberina, 3
 - suberización, 23
 - suberógeno, 6
 - suculencia, 73
 - sumideros, 32

superficie
 corporal, 174
 respiratoria, 179
superficies respiratorias, 174
suspensor, 44
sustancia
 estimulante de la gónada, 109
 inductora de la maduración, 109

T

tallo, 5
tallos, 13
talofitas, 5
tasa
 de transferencia, 174
 metabólica, 201, 205
tegumento, 86
tejido
 conjuntivo, 80
 epitelial, 80
 muscular, 80
 muscular cardiaco, 84
 muscular estriado, 83
 nervioso, 80
temperatura, 200, 204
 corporal, 204
 exterior, 202
 interna, 201, 202
tensión, 25
tentáculos ópticos, 99
termogénesis sin escalofríos, 204
termorregulación, 201, 202
testosterona, 117
tetracameral, 165
tilacoides, 28
tiroides, 116
tiroxina, 116
tolerancia, 72
tonoplasto, 4
trabéculas, 166
transpiración, 22
transporte activo, 186
tráqueas, 176
traqueidas, 10
triblásticos, 235v
triple respuesta, 65
triyodotironina, 116
tubo polínico, 42
tubos
 cribosos, 31
 de Malphigi, 187

laticíferos, 10
turgencia, 32
 celular, 4

U

ultrafiltrado, 188, 192
umbral de excitabilidad, 125
urea, 193
ureotelismo, 193
uricotelismo, 193
Urófisis, 110

V

vacuola central, 4
válvulas unidireccionales, 165
variabilidad genética, 225
vascular, 7
vasoconstricción, 203
vasodilatación, 203
vasopresina, 116
vasos linfáticos, 164
vasotocina, 116
vástago, 10
ventilación, 177
 acuática, 179
 aérea, 179
 pulmonar, 178
ventrículo, 165
vernalización, 51
vías, 215
violoxantina, 66
viviparismo, 231
volumen
 de ventilación, 178
 residual, 178

X

xerófitas, 72, 73
xilema, 9, 12
 secundario, 13

Y

yemas, 50, 52
 axilares, 13

Z

zeaxantina, 69

Los distintos procesos fisiológicos que se dan en un ser vivo son los que le permiten sobrevivir a los cambios en su entorno y adaptarse a las diferentes situaciones que se encuentra a lo largo de su vida. Con esta obra se pretende acercar al lector a los mecanismos fisiológicos básicos para darle las herramientas que le ofrezcan la posibilidad de entender la capacidad de los organismos de adaptarse a su entorno.

Aproximarse al funcionamiento de los seres vivos a través de la respiración, la alimentación o la defensa ante agresiones externas nos aporta también nuevas herramientas para comprender mejor temas de actualidad como son la extinción de especies, las posibilidades de recuperarlas, el efecto que tienen las acciones que ejerce el hombre sobre el medio ambiente o cómo pueden responder los distintos ecosistemas a la presión a la que se ven sometidos.

Por medio de una aproximación comparada el lector puede adquirir una visión global de la diversidad de estrategias fisiológicas que se han desarrollado en la naturaleza para optimizar la variedad de ecosistemas que existen en el planeta. Además, el aspecto evolutivo de los cambios que se han producido con la aparición de cada grupo permite comprender mejor los mecanismos que hacen posible la vida y aquellos elementos comunes que pueden acercarnos a una mejor comprensión de los componentes básicos de un ser vivo.

Esta obra es producto del trabajo de biólogos que llevan a cabo una actividad docente e investigadora. A través de su experiencia se ha realizado una cuidada elaboración del material con el objetivo de ofrecer una visión clara y actualizada de la fisiología.

Otros libros de interés



Fundamentos de biología

Freeman

PEARSON PRENTICE HALL

ISBN: 9788478291212



PhysioEx 6.0 para fisiología humana

Stabler

PEARSON PRENTICE HALL

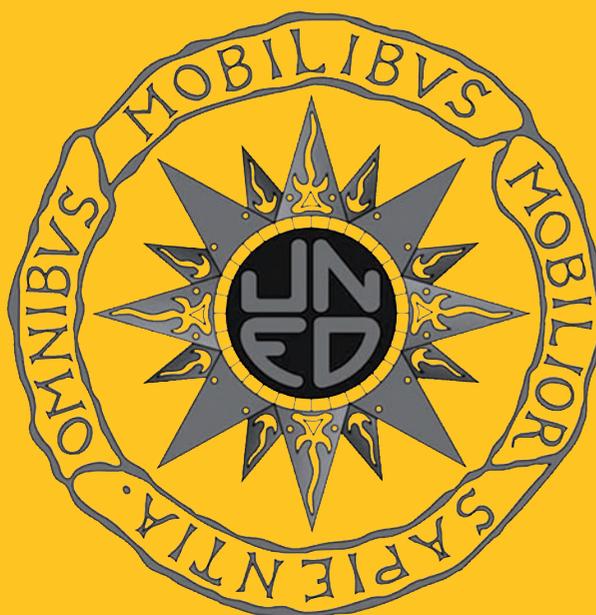
ISBN: 9788478290789



Prentice Hall
es un sello editorial de



www.pearsoneducacion.com



ISBN: 978-84-8322-735-0



9 788483 227350