



SEGUNDA
EDICIÓN

BIOLOGÍA

CONCEPTOS Y FUNDAMENTOS BÁSICOS

Coordinadores Académicos

LUIS ERNESTO BELTRÁN

FRANCISCO DE PAULA GUTIÉRREZ

GLADYS ROZO TORRES



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO

Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería
Departamento de Ciencias Biológicas y Ambientales
Departamento de Ciencias Básicas

BIOLOGÍA

CONCEPTOS Y FUNDAMENTOS BÁSICOS



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO

Biología: conceptos y fundamentos básicos / Luis Ernesto Beltrán... [et al].
-- 2a. ed. -- Bogotá: Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano,
2010.

256 p.: il. col.; 22 cm.

ISBN: 978-958-725-057-2

1. BIOLOGÍA. I. Beltrán F, Luis Ernesto

CDD570'8521

©Fundación Universidad Jorge Tadeo Lozano, 2010.
Carrera 4 No. 22-61 / PBX: 2427030 /www.utadeo.edu.co
Programa de Biología Marina

BIOLOGÍA

CONCEPTOS Y FUNDAMENTOS BÁSICOS

ISBN: 978-958-725-057-2

Primera edición: 2009

Segunda edición: 2010

RECTOR:

José Fernando Isaza Delgado

VICERRECTOR ACADÉMICO:

Diógenes Campos Romero

DECANO FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERÍA:

Daniel Bogoya Maldonado

DIRECTOR DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES:

Iván Rey Carrasco

DIRECTOR DEPARTAMENTO DE CIENCIAS BÁSICAS:

Favio Cala Vitery

DIRECTOR (E) DE PUBLICACIONES:

Jaime Melo Castiblanco

EDITORES ACADÉMICOS:

Luis Ernesto Beltrán

Francisco de Paula Gutiérrez

Gladys Roza Torres

DISEÑO DE CARÁTULA:

Samuel A. Fernández Castro

FOTOGRAFÍA DE CARÁTULA:

Luis Carlos Celis

CONCEPTO GRÁFICO, DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN:

Samuel A. Fernández Castro

GRÁFICOS:

Samuel A. Fernández Castro

ILUSTRACIONES:

María de la Paz Chaparro

REVISIÓN DE ESTILO:

Ximena Torres

COORDINACIÓN EDITORIAL:

Andrés Londoño Londoño

COORDINACIÓN DE PRODUCCIÓN:

Henry Colmenares Melgarejo

Prohibida la reproducción total o parcial por cualquier medio
sin autorización escrita de la Universidad.

BIOLOGÍA

CONCEPTOS Y FUNDAMENTOS BÁSICOS

Luis Ernesto Beltrán
Ana María Campos
Germán Ricardo Díaz
Gonzalo Ernesto Fajardo
Francisco de Paula Gutiérrez
Adriana Marcela Lozano
Claudia Delia Roza
Gladys Roza Torres
Diego Mauricio Valencia

Contenido

Prólogo	19
Capítulo 1. Introducción a la biología	23
1.1. Introducción: ¿qué es la vida?	25
1.2. ¿Qué estudia la biología?	31
1.3. ¿Cómo lo estudia?	32
1.4. Cuestionario	33
1.5. Bibliografía	33
1.5.1. Bibliografía general	33
1.5.2. Lecturas complementarias	33
Capítulo 2. Bases químicas: estructuras	35
Parte I. Moléculas pequeñas: estructura y comportamiento	37
2.1. Introducción	37
2.2. Constituyentes de la materia: átomos y elementos	38
2.3. ¿Cómo se mantienen unidos los átomos para formar moléculas?	39



2.4. ¿Qué hace tan especial al carbono para que alrededor suyo se organice la química de los organismos vivos?.....	40
2.5. Estructura y propiedades del agua.....	42
2.6. ¿Cuál es la importancia del pH?.....	47
2.7. Cuestionario.....	48
2.8. Bibliografía.....	54
2.8.1. Bibliografía general.....	54
2.8.2. Lecturas complementarias.....	54
2.8.3. Enlaces web de interés.....	54

Parte 2. Biomoléculas..... 55

2.9. Ejercicio para discusión en clase.....	57
2.10. Introducción a las biomoléculas.....	58
2.11. Clasificación.....	58
2.12. Proteínas.....	60
2.13. Carbohidratos.....	61
2.13.1. Clasificación.....	61
2.14. Ácidos nucleicos.....	64
2.15. Lípidos.....	67
2.16. Cuestionario.....	70
2.17. Bibliografía.....	73
2.17.1. Bibliografía general.....	73
2.17.2. Lecturas recomendadas.....	73
2.17.3. Enlaces web de interés.....	73

Capítulo 3. Energía y enzimas..... 75

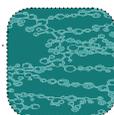
Parte I. Energía..... 77

3.1. Flujos de energía en la biología.....	77
3.1.1. ¿Qué es la energía?.....	77
3.1.2. ¿Qué tipos de trabajo hace un ser vivo?.....	78
3.1.3. ¿Cómo es el flujo de energía a través de la biosfera?.....	80
3.1.4. ¿Cuáles son las conversiones especializadas de energía?.....	81
3.2. Las leyes de la termodinámica.....	82
3.2.1. Ley cero de la termodinámica.....	83
3.2.2. Primera ley.....	84
3.2.3. Segunda ley.....	86
3.2.4. Tercera ley.....	89

3.3. Cuestionario.....	90
3.4. Bibliografía.....	90
3.4.1. Bibliografía general.....	90
3.4.2. Lecturas recomendadas.....	90



Parte 2. Enzimas.....	91
3.5. Introducción.....	93
3.6. Catálisis enzimática.....	95
3.7. Complejo enzima-sustrato.....	97
3.8. Principios de cinética enzimática y factores que afectan la actividad enzimática.....	98
3.9. Coenzimas y cofactores.....	101
3.10. Regulación de la actividad enzimática.....	103
3.10.1. pH y temperatura del medio.....	103
3.10.2. Zimógenos.....	104
3.10.3. Inhibición enzimática.....	105
3.11. Enzimas alostéricas.....	106
3.12. Cuestionario.....	107
3.13. Bibliografía.....	107



Capítulo 4. El origen de la vida.....

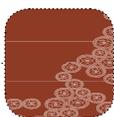
4.1. Introducción.....	111
4.2. Teorías sobre el origen de la vida.....	112
4.3. Origen del ácido desoxirribonucleico (ADN).....	121
4.4. La primera célula.....	121
4.5. Origen de la célula eucariótica y de la multicelularidad.....	122
4.6. Cuestionario.....	124
4.7. Bibliografía.....	124
4.7.1. Bibliografía general.....	124
4.7.2. Lecturas recomendadas.....	124



Capítulo 5. Estructura y función de la célula.....

5.1. Introducción.....	127
5.2. Breve historia de los estudios celulares.....	130

5.2.1. Estructura y función celular.....	133
5.3. La membrana celular.....	139
5.4. Movimiento de sustancias.....	141
5.4.1. Transporte pasivo.....	142
5.4.2. Transporte activo.....	142
5.4.3. Movimiento de sustancias de alta masa molecular.....	143
5.5. Cuestionario.....	144
5.6. Bibliografía.....	144
5.6.1. Bibliografía general.....	144
5.6.2. Enlaces web de interés.....	144



Capítulo 6. Metabolismo..... 145

6.1. Introducción.....	147
6.2. Glucólisis.....	149
6.2.1. Fermentación.....	153
6.3. Ciclo del ácido cítrico.....	154
6.4. Fosforilación oxidativa.....	158
6.5. Oxidación de ácidos grasos.....	161
6.6. Cuestionario.....	164
6.7. Bibliografía.....	164



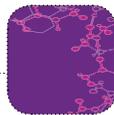
Capítulo 7. Fotosíntesis..... 165

7.1. Introducción.....	167
7.2. La fotosíntesis.....	169
7.2.1. Reacciones dependientes de la luz.....	170
7.2.2. Reacciones independientes de la luz.....	171
7.3. La vía C4.....	172
7.4. Cuestionario.....	173
7.5. Bibliografía.....	173
7.5.1. Bibliografía general.....	173
7.5.2. Lecturas complementarias.....	173



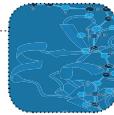
Capítulo 8. Reproducción celular..... 175

8.1. Introducción.....	177
8.2. El ciclo celular procariótico.....	178
8.3. El ciclo celular eucariótico.....	178
8.3.1. La mitosis.....	179
8.3.2. La citocinesis.....	179
8.4. Cuestionario.....	180
8.5. Bibliografía.....	180
8.5.1. Bibliografía general.....	180
8.5.2. Lecturas recomendadas.....	180



Capítulo 9. Estructura y replicación del ADN..... 181

9.1. Introducción.....	183
9.2. La estructura del ADN.....	183
9.3. La replicación del ADN.....	185
9.4. Cuestionario.....	188
9.5. Bibliografía.....	189
9.5.1. Bibliografía general.....	189
9.5.2. Lecturas complementarias.....	189



Capítulo 10. Síntesis de proteínas..... 191

10.1. Introducción.....	193
10.2. La transcripción del ADN.....	194
10.3. El código genético.....	195
10.4. La traducción.....	196
10.5. Las mutaciones.....	197
10.6. Cuestionario.....	198
10.7. Bibliografía.....	199
10.7.1. Bibliografía general.....	199
10.7.2. Lecturas recomendadas.....	199



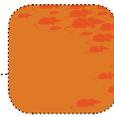
Capítulo 11. Intercambio genético, meiosis y ciclos de vida en eucariotas 201

11.1. Introducción	203
11.2. Variabilidad genética e intercambio genético	204
11.2.1. Efecto y transmisión de las mutaciones	204
11.3. Meiosis y reproducción sexual	205
11.3.1. El mecanismo de la recombinación	206
11.4. Mitosis, meiosis y ciclos de vida eucariotas	207
11.5. Cuestionario	208
11.6. Bibliografía	208
11.6.1. Bibliografía general	208
11.6.2. Lecturas recomendadas	208



Capítulo 12. Genética mendeliana 209

12.1. Introducción	211
12.2. Herencia de caracteres únicos	212
12.3. Herencia de características múltiples: distribución independiente	213
12.4. Patrones de herencia de genes ubicados en el mismo cromosoma	214
12.5. Herencia ligada al sexo y genes ligados al sexo	214
12.6. Variaciones al tema mendeliano	215
12.7. Herencia poligénica	216
12.8. Cuestionario	217
12.9. Bibliografía	217
12.9.1. Bibliografía general	217



Capítulo 13. Introducción a la ecología de poblaciones 219

13.1. Introducción	221
13.2. Ecología de poblaciones	222
13.2.1. Factores dependientes e independientes de la densidad	224
13.3. Cuestionario	225
13.4. Bibliografía	225

13.4.1. Bibliografía general	225
13.4.2. Lecturas complementarias	225

Capítulo 14. Evolución biológica 227

14.1. Introducción	229
14.2. Las ideas de Charles Darwin	232
14.2.1. Una visión moderna de la teoría de la evolución	234
14.3. Evidencias de evolución	234
14.3.1. Microevolución	236
14.3.2. Macroevolución	237
14.3.2.1 El registro fósil	237
14.3.2.2. La diversidad de especies	238
14.3.2.3. La biogeografía histórica	239
14.3.2.4. Las homologías	239
14.4. Patrones de evolución	241
14.4.1. Coevolución	241
14.4.2. Evolución convergente	242
14.4.3. Evolución divergente	243
14.4.4. Anagénesis y cladogénesis	243
14.4.5. Radiación adaptativa	244
14.4.6. Extinción	245
14.5. Variación genética y evolución	245
14.5.1. Genética de poblaciones	246
14.5.2. El principio de Hardy-Weinberg	246
14.6. Mecanismos de evolución	248
14.6.1. Mutaciones	248
14.6.2. Migraciones (flujo de genes)	248
14.6.3. Deriva genética	249
14.6.4. Apareamiento no aleatorio	249
14.6.5. Selección natural	250
14.7. ¿Cómo se originan las especies?	250
14.7.1. Mecanismos de especiación	251
14.7.2. Mecanismos de aislamiento reproductivo (MAR)	252
14.8. Bibliografía	254
14.8.1. Bibliografía general	254
14.8.2. Lecturas complementarias	254
14.8.3. Enlaces web de interés	254



AUTORES

Luis Ernesto Beltrán

Es Biólogo de la Universidad de los Andes y Magister en Ecología Evolutiva de la misma Universidad. Actualmente es Profesor Asociado del Departamento de Biología de la Universidad Jorge Tadeo Lozano a cargo de los cursos de Biología General, Evolución y Filogenia y Ecología de Poblaciones. Ha realizado proyectos de investigación relacionados con procesos de coevolución y en la actualidad sus investigaciones están dirigidas al modelado y simulación de procesos ecológicos desde una perspectiva aplicada.

Ana María Campos

Se doctoró en química en la Universidad Nacional de Colombia en 2007. Actualmente se desempeña como docente e investigador del Departamento de Ciencias Básicas en la Universidad Jorge Tadeo Lozano, en la cual imparte la asignatura de Química Orgánica. Ha realizado trabajos de investigación en la Universidad de Alicante (España) y en el Centre for Surface Chemistry and Catalysis de la Katholieke Universiteit Leuven (Bélgica). Su área de especialidad es la química del estado sólido y la síntesis y caracterización de materiales. Durante los últimos seis años, sus investigaciones se han centrado en el área de desarrollo de catalizadores. Actualmente sus trabajos se enmarcan en el desarrollo de nuevos materiales como biomateriales.

Germán Ricardo Díaz

Es Biólogo Marino y Magister en Ciencias Ambientales de la Universidad Jorge Tadeo Lozano. Actualmente se desempeña como profesor del Departamento de Biología a cargo de los cursos de Biología General y Zoología General, en pregrado, y de Recursos Hidrobiológicos en la especialización en Impacto Ambiental de la Universidad Jorge Tadeo Lozano. Sus investigaciones están relacionadas en la evaluación de impactos ambientales.

Gonzalo Ernesto Fajardo

Es Licenciado en Biología de la Universidad Pedagógica Nacional, Magister en Entomología de la Universidad Nacional de Colombia. Actualmente se desempeña como profesor del Departamento de Biología a cargo de los cursos de Biología General y Zoología General. Sus intereses investigativos están relacionados con los procesos relacionados con la selección sexual en insectos tropicales.

Francisco de Paula Gutiérrez

Es Biólogo Marino de la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano y Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Barcelona en Catalunya [España]. Actualmente se desempeña como profesor titular en la Facultad de Ciencias Naturales, Departamento de Biología, a cargo de los cursos de Problemática Ambiental, Legislación y la Cátedra Magistral de Humanidades II sobre tópicos de las ciencias. Sus intereses investigativos se centran en las políticas, manejo, administración y modelación de los recursos naturales, y en el estudio de las especies invasoras.

Adriana M. Lozano

Química de la Universidad Nacional de Colombia con Maestría en Bioquímica de la misma Universidad. Ingresó a la UJTL en enero de 2001 al Departamento de Ciencias Básicas; desde entonces ha participado en cursos de Química General, Química Analítica e Instrumental, Bioquímica y Biología General. Hace parte del grupo de investigación en bioprospección y biotecnología y lidera la línea en biotecnología de enzimas.

Claudia Delia Rozo

Bióloga de la Universidad Nacional de Colombia y Magister en Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Javeriana. Actualmente se desempeña como docente e investigadora de los Departamentos de Ciencias Básicas y Biología de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, a cargo de las asignaturas de Bioquímica y Biología General. Hace parte del grupo de investigación en Bioprospección de la misma Universidad; su área de interés es la bioquímica vegetal. En los últimos años viene realizando estudios en polisacáridos de macrolagas colombianas, sus aplicaciones agroforestales y en industrias alimentarias; ahora mismo evalúa el valor nutritivo, capacidad antioxidante y toxicidad de algas rojas.

Gladys Rozo Torres

Es Química egresada de la Universidad Nacional de Colombia y Magister en Ciencias Biológicas de la Pontificia Universidad Javeriana. Actualmente se desempeña como docente e investigadora del Departamento de Ciencias Básicas de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, hace parte del grupo de investigación en Bioprospección de la misma Universidad; su área de trabajo es la fisicoquímica de coloides. En los últimos años ha realizado investigaciones sobre síntesis y caracterización de coloides de interés agroindustrial. En el campo de la biología trabaja en los cursos de termodinámica.

Diego Mauricio Valencia

Es Biólogo de la Universidad Nacional de Colombia. Actualmente se desempeña como profesor del Departamento de Biología de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, a cargo de los cursos de Biología General. Sus intereses investigativos se centran en la sistemática filogenética de artrópodos acuáticos y en procesos de formación pedagógica en las ciencias naturales. Actualmente sus investigaciones están relacionadas con la diversidad de los crustáceos de agua dulce de Colombia.

PRÓLOGO

Múltiples pueden ser los referentes históricos a plasmar en un texto, que aproxime a los estudiantes y a los entusiastas en los temas de la biología. En 1944, Erwin Schrödinger dejó planteadas muchas ideas y propuestas alrededor del tema en su libro *¿Qué es la vida?* Hizo una consideración básica y propuso que "los sistemas vivos debieran tratarse como sistemas físicos". En 1999 se retoman sus planteamientos y se propone una visión de cuáles podrían ser los desarrollos futuros de la biología, en otro texto, *La biología del futuro*, donde Manfred Eigen expresa: "Nos encontramos en la última década de este siglo; ninguno centuria anterior ha tenido un efecto tan profundo sobre la vida humana. Puede que ninguna otra centuria haya generado tal grado de recelo y temor, hasta el punto de que han arraigado en la conciencia humana. Nos hemos vuelto desconfiados. Hoy en día, cuando se da a conocer un descubrimiento la primera pregunta ya no es, como antes: ¿qué servicio prestará a la humanidad?, sino ¿qué perjuicios causará y en qué forma mermará nuestro bienestar y nuestra salud?". Pero definitivamente, frente a este interrogante es necesario decir que los cambios acaecidos en las últimas décadas han sido realmente para un mejor bienestar.

En su obra *Aún no somos humanos*, el profesor Eudald Carbonell realiza una muy buena fundamentación antropológica de la ciencia. Señala que hace 2,4 millones de años, acuciados por la crisis climática que sobrevino en África,

algunos primates empezaron a golpear piedras para fabricar instrumentos que usaban para triturar y cortar huesos. Los homínidos del Plioceno pudieron obtener así el tuétano de los huesos y en consecuencia proteínas de gran calidad. Datan de la misma época la fabricación de los primeros instrumentos líticos y el primer aumento cerebral. La conjunción de bipedismo, producción de instrumentos y aumento cerebral jugaron papel crucial. El posterior descubrimiento y control del fuego serían igualmente decisivos, pues hizo posible la socialización y la comunicación entre grupos de homínidos, favoreciendo la aparición del lenguaje articulado. Con este punto de partida se despliega una obra recomendable donde resulta evidente el papel que los primeros atisbos de ciencia y tecnología jugaron en nuestra conformación como especie "*sapiens*". El salto cualitativo que en aquellos tiempos se produjo dilató la conciencia de la realidad del homínido, tanto, que lo convirtió en hombre. Con las pruebas acopiadas, el darwinismo contribuyó a que se instalase en nuestra mente la idea de "proceso en marcha", de evolución, el cual, después supimos, no solamente afectaba a los seres vivos, sino a toda la materia y al mismo universo. La descripción de la biomolécula básica de la vida por Watson y Crick en 1953 y toda la pléyade de genetistas e investigadores que contribuyeron a entenderla, fue otro hito que nos acercó al resto de las especies vivas y en definitiva a la realidad que nos subyace.

Hoy, a comienzos del siglo **xxi**, cuando se anuncia y practica la clonación, el control del envejecimiento celular, las terapias con células madre, la clonación terapéutica, los implantes con *biochips*, las modificaciones de algunos órganos, las salidas prolongadas al espacio, no es fácil intuir qué nuevos cambios se nos avecinan, y qué tanto pueden acabar dejando irreconocible a la especie humana respecto a los cánones y criterios que hoy manejamos.

Si la simbiosis del hombre con la ciencia ha dado tantos frutos hasta ahora, más lo será en el futuro. Ninguna especie viva sobrevive para siempre. Al cambiar las condiciones para las que se encuentran adaptadas, la naturaleza siempre respondió con la misma estrategia: *nuevas familias, géneros o especies sustituyen a las que desaparecen*. De esta manera la vida ha logrado mantenerse después de numerosas extinciones. La conformación de la vida nunca ha sido estable, pues se modifica, cambia, evoluciona, se reemplaza; la estabilidad biológica opera a nivel de los seres en sí mismos, pero en la globalidad y existencia de los mismos, es mutable.

Bajo las circunstancias actuales de un gran y rápido avance tecnológico y de acceso a la información que se produce en el mundo científico, el texto *Biología. Conceptos y fundamentos básicos* pretende ser una herramienta académica que facilite los procesos de enseñanza-aprendizaje en el ciclo de

fundamentación básica de cualquier curso relacionado con las ciencias de la vida. Es producto de un continuo proceso de reflexión e investigación pedagógica dentro de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Jorge Tadeo Lozano, tendiente a reducir la posibilidad de confusión conceptual y aumentar el interés y la motivación de los estudiantes por la biología y sus aplicaciones en las diferentes ramas del saber.

Biología. Conceptos y fundamentos básicos es una herramienta complementaria de estudio que facilitará los procesos de estructuración del pensamiento biológico por parte de los estudiantes hacia el entendimiento de su cotidiano, a través de una serie de preguntas y cuestionamientos que surgen de la aplicación de los conceptos de cada uno de los temas abordados, pretendiendo que los estudiantes se fascinen ante la complejidad de la vida y así continúen aprendiendo y buscando respuestas, soluciones y caminos hacia la comprensión de aquello que, parece, nunca será cabal, ni finalmente explicado. El espacio para el aporte está abierto; ningún concepto en biología ha sido formalmente concluido.

Francisco de Paula Gutiérrez B.
Luis Ernesto Beltrán F.



Capítulo I

Introducción a la biología



Francisco de Paula Gutiérrez Bonilla

Introducción a la biología

Francisco de Paula Gutiérrez Bonilla*

1.1. Introducción: ¿qué es la vida?

Intentar aproximarse a una definición de la vida ha sido una tensión constante entre mecanicismo y holismo a lo largo de la historia de la biología y consecuencia inevitable de la vieja dicotomía entre sustancia (materia, estructura, cantidad) y forma (patrón, orden cualidad). El aspecto biológico es más que una forma, más que una configuración estática de componentes en un todo. Hay un flujo continuo de materia a través de un organismo vivo mientras que su forma se mantiene. Hay desarrollo, hay evolución. Por tanto, la comprensión del aspecto biológico está ligada a la comprensión de los procesos metabólicos y relativos al desarrollo.

En el alba de la filosofía y la ciencia occidentales, los pitagóricos "número" o patrón, de sustancia o materia, lo veían como algo que limitaba la materia y le daba forma. En palabras de Gregory Bateson:

El asunto tomó la forma de: "¿Preguntas de qué está hecho –tierra, aire, fuego–, o cuál es su patrón?". Los pitagóricos preferían inquirir sobre el patrón a hacerlo sobre la sustancia" (Bateson, 1972).

* Biólogo Marino, Ph.D. E-mail: francisco.gutierrez@utadeo.edu.co

Aristóteles (384 a.C.), el primer biólogo de la tradición occidental, distinguía también entre materia y forma, pero al mismo tiempo las vinculaba mediante el proceso de desarrollo (en la filosofía aristotélica, estado de perfección hacia el cual tiende cada especie de ser).

Los presocráticos –que todo lo intentaron y concibieron de manera general, pero anticipada a su época– buscaron sin cansancio identificar “el principio primero o la ‘materia prima’ básica de la que proviene cada cosa”. Buscaron sin cansancio aplicar su creencia en la realidad a la cuestión filosófica esencial: la distinción entre apariencia y realidad. Por ejemplo, ¿cómo es posible que una vaca coma hierba y la transforme en leche? ¿Ya la hierba contenía leche de algún modo latente? Si no, ¿cómo pudo una sustancia convertirse en otra? Cuestiones como las anteriores pronto llevaron a los filósofos a preguntarse por la naturaleza fundamental de cada cosa, y si algunas son observadas únicamente en su apariencia y no en algo fundamentalmente real, entonces ¿qué sustancia o sustancias permanentes existen detrás de las apariencias? ¿Hay alguna sustancia original y común de la cual proceda toda la variedad de cosas existentes en el mundo?

Los griegos supusieron la existencia de tal sustancia y la denominaron *archée*, cuyo significado es “principio”. Entre los filósofos, posteriormente conocidos como “cosmólogos presocráticos” de diferentes escuelas, que intentaron llegar a su definición de este “principio”, tenemos a:

- Tales de Mileto (639 a.C.), que lo identificó como “lo húmedo o el agua”. Después de todo, el agua es ejemplo excelente de una sustancia

que cambia de apariencia al adoptar estados diferentes (sólido, líquido y gaseoso). Más aún, el agua es esencial para cualquier ser vivo; ésta era otra razón para proponer el agua como sustancia primigenia y fundamental.

- Anaximandro (611 a.C.) fue alumno de Tales de Mileto y desarrolló una idea original. Su teoría: el agua era demasiado particular para ser el *archée*. En efecto –reflexionó–, si el agua es la fuente de todo, ¿de dónde proviene el polvo? Y procedió a elaborar la teoría de que el *archée* debía ser la menos específica de las sustancias, tal vez sin características propias, pero con la capacidad para convertirse en muchas otras cosas. Mediante este razonamiento, Anaximandro llegó a la idea de una sustancia que en sí misma no tuviera característica alguna percibida directamente por los sentidos. La llamó lo “infinito” o lo “sin límites”, denominándolo el *ápeiron*, especie de superelemento u organización inmortal e indefinida, distinta del cosmos y en perpetuo movimiento, sustancia infinita, o necesidad, que impone equilibrio entre el calor y lo frío, lo húmedo y lo seco. Una especie de enorme masa que engendra y gobierna el cosmos.

- Anaxímenes de Mileto (585 a.C.) consideró que el infinito de Anaximandro era un concepto totalmente vago. ¿Cómo podía una sustancia material carecer por completo de características específicas? La idea pareció un disparate. Volvió entonces a una idea más cercana a la noción original de Tales, pero en vez de agua Anaxímenes sugirió el “aire” como el *archée*, dotado de infinitud y movimiento perpetuo, a la vez

que animaba al mundo: tal como nuestra alma, que es aire, nos sostiene, así el soplo y el aire circundan al mundo entero.

Pitágoras, Heráclito y Parménides fueron otros filósofos presocráticos originarios de distintas partes del imperio griego (sur de Italia y Éfeso), del siglo V a.C. que también hicieron sus aportes a las anteriores concepciones.

- Pitágoras (580 a.C.) rechazó las explicaciones sobre el *archée* sustentadas por la escuela de Mileto. Utilizó las matemáticas para explicar la racionalidad del cosmos. Consideró que los "números" imponían orden o forma en lo que de otro modo hubiera sido un caótico mundo de apariencias perceptibles. Vio en ellos la explicación básica de la realidad, puesto que los números ayudan a explicar los intervalos existentes entre las notas y los acordes musicales. Aplicó el mismo rigor matemático al movimiento de los cuerpos celestes, que –según sus cálculos– funciona conforme a un tipo similar de armonía. Ésta se llamó posteriormente la "música de las esferas". Según él, todas las cosas son una combinación de lo ilimitado y lo limitado; este dualismo se reconcilia mediante el principio de la "armonía".

- Heráclito de Efeso (544 a.C.) es el filósofo antiguo de Occidente con más influencia oriental. Observó que toda la realidad se caracteriza por el cambio. Según su teoría, lo real de ninguna manera puede ser una sustancia; lo real es el "cambio" en sí mismo. Para ejemplificarlo, Heráclito empleó la imagen del "fuego". No es que imaginara que el fuego era el *archée*, exactamente en el sentido en que la escuela de Mileto

propusiera como *archée* el agua, el aire y lo ilimitado, sino que –según pensaba– el "fuego" ayudaría a representar de manera concreta cómo es la realidad, a su vez, lo entendía como activo, inteligente y creador.

- Parménides (540 a.C.) propuso un análisis que casi fue el opuesto exacto del de Heráclito. Heráclito concibió el cambio como la única realidad última. Parménides arguye que el cambio genuino es imposible. Lo que fundamentalmente existe –*el archée*– es el "ser" mismo. Según Parménides, el ser es una sustancia material (algo parecida al ilimitado de Anaximandro) que ocupa todo el espacio del universo. Por definición, el no-ser no existe. Ahora bien, el ser ocupa todo, entonces no hay lugar en que no se halle el ser y, así, es imposible el cambio fundamental. En efecto, el cambio implica movimiento y éste presupone un espacio vacío –inexistente según Parménides–.

- Aprovechando el saber existente en la Sicilia del quinto siglo antes de la era cristiana, Empédocles (490 a.C.) llegó a la conclusión de que había cuatro elementos capaces de explicar toda la multiplicidad de las cosas existentes en el mundo: la tierra, el aire, el fuego y el agua.

- Anaxágoras (500 a.C.), griego contemporáneo de Empédocles, llevó la teoría de éste a otro nivel. Si los cuatro elementos podían explicar las variaciones, una explicación aún más compleja podía derivarse de postular la existencia de una "cantidad infinita de semillas o gérmenes", ninguna de las cuales se parecía entre sí. Ellas –creía Anaxágoras– darían la razón de muchas diferencias cualitativas percibidas entre

las cosas. En todo lo existente –escribió– hay una mezcla de cada cosa. El aspecto propio de cada objeto es el resultado de las proporciones en que se mezclan en él las diversas semillas o gérmenes, el "nous". Vista frente a los resultados de los trabajos de Gregor Mendel sobre guisantes, que le permitieron formular los cimientos de la genética en 1865, lo denominado por éste como "factores" son casi en su integralidad semejantes al concepto de "semillas o gérmenes" postulado por Anaxágoras.

- El último de los denominados pluralistas (incluidos Heráclito, Parménides y Anaxágoras) del siglo quinto anterior a la era cristiana fue Demócrito (460 a.C.), quien junto a Leucipo (420 a.C.) desarrolló una teoría que se anticipó a la comprensión del mundo según la física clásica. La realidad –escribió Demócrito– está compuesta por "átomos" y el "vacío". Consideró a los átomos como partículas indivisibles que no podían ser creadas ni destruidas. A diferencia de Parménides, Demócrito postuló la existencia del vacío (del cuadro vacío hacia el cual pueden desplazarse las piezas del rompecabezas de números). Basado en su teoría, extrajo la conclusión de que el peso de los cuerpos compuestos depende de la densidad de sus átomos.

Durante la segunda mitad del siglo XIX, el mecanicismo volvió a ganar terreno, cuando el recientemente perfeccionado microscopio condujo a notables avances en biología. El siglo XIX es más conocido por el desarrollo del pensamiento evolucionista, pero también vio la formulación de la teoría celular, el principio de la moderna embriología, el ascenso de la microbiología y el descubrimiento de las leyes de la herencia genética. Estos nuevos descubrimientos anclaron firmemente la biología en la física y la química y los científicos redoblaron sus esfuerzos en la búsqueda de explicaciones físico-químicas de la vida.

Situándonos en la era actual y como lo expresara Gould (1989): "las verdades obvias pueden resultar sumamente difíciles de definir". La definición de la vida como fenómeno básico en la explicación de sus orígenes, en sus formas y manifestaciones ha caído en diversas etapas del desarrollo de las ciencias en aproximaciones, visiones y afirmaciones reduccionistas, como la newtoniana: "los seres biológicos son solamente objetos físicos altamente complejos y por tanto reducibles en última instancia de la reina de las ciencias –la física–". Cualquiera que sea el concepto, nada está cabalmente resuelto. En primer lugar, nos enfrentamos al desafío de captar en una formulación explícita la cualidad de la vida: ¿cómo expresar aquello que comparten los microorganismos, las plantas, los animales y los hombres y que los diferencia del mundo inanimado de las rocas y las galaxias? Por extraño que parezca, las ciencias de la vida generalmente no establecen esta definición, ni criterios, a pesar de la extensa literatura sobre los orígenes de la vida y sus modelos explicativos.

Cuando Rudolph Virchow enunció en 1855 el principio de que todos los seres vivos se originan a partir de otros preexistentes (*omnis cellula ex cellula*), se inició la teoría celular en su forma moderna, y la atención de los biólogos se desplazó de los organismos a las células. Las funciones biológicas, más que reflejar la organización del organismo como un todo, se empezaron a ver

como el resultado de las interacciones entre los componentes básicos celulares. Valga anotar que desde 1665 se inició el estudio de la célula y hay aspectos sobre los cuales todavía se está en pleno estudio, lo que implica asuntos aún no terminados. La teoría celular, como fuente de explicación de la vida, se resume en cuatro postulados fundamentales:

- La célula es la unidad anatómica de los seres vivos; todos los seres vivos (vegetales, animales, hongos, protistas y móreras) están constituidos por células y productos celulares.
- La vida sólo existe en la célula. Las funciones vitales tienen relación con la actividad de la célula. Todas las células funcionan según un plan unitario; los procesos vitales son extraordinariamente similares.
- Las funciones de los seres pluricelulares son el resultado de la suma de las funciones de cada una de sus células.
- Sólo se forman nuevas células por división de células preexistentes. Un corolario de este postulado es que todo organismo se origina a partir de otro preexistente. No existe la generación espontánea, ni siquiera en los más simples microbios. Las enfermedades infecciosas se adquieren porque entran al cuerpo agentes vivos invisibles que se multiplican.

Nadie, a partir de 1665, ha retomado la teoría del *archée*, pero si alguien lo hubiese estimado conveniente habría podido postular que el "*archée*" era la "célula", y, a partir de los experimentos de Gregor Mendel (1822-1884) –quien tipificó las características fenotípicas (aparición externa) de los guisantes y denominó los "caracteres"–, hubiese podido establecer, como él lo hizo, que el "*archée*" eran los "elementos" y que en su contexto estaban referidos a las entidades hereditarias separadas. Los "elementos" y "caracteres" han recibido posteriormente infinidad de nombres, pero hoy los conocemos de forma universal, por la que sugirió en 1909 el biólogo danés Wilhem Ludvig Johannsen, como "genes".

A partir de planteamientos del físico austriaco Erwin Schrödinger en 1944, en su libro *¿Qué es la vida?*, anticipado a su época y para la ciencia, surgió una hipótesis clara y convincente sobre la estructura molecular de los genes (unidades básicas de la herencia) y abrió una nueva frontera de la ciencia: la biología molecular. Este nuevo campo generó una serie de descubrimientos triunfales que culminaron con el desciframiento del código genético (gracias a Watson y Crick en 1953). No obstante, estos espectaculares avances no consiguieron aproximar a los biólogos a la solución del enigma planteado en el título del libro de Schrödinger. Tampoco eran más capaces de responder a las múltiples cuestiones vinculadas que han desafiado a los científicos y filósofos durante centenares de años: ¿cómo evolucionaron complejas estructuras partiendo de una colección aleatoria de moléculas? ¿Cuál es la relación entre mente y cerebro? ¿Qué es la conciencia? Pero el mismo Schrödinger se lo plantea al inicio de su libro: "El problema vasto, importante y muy discutido es éste: ¿cómo pueden la física y la química dar cuenta de los fenómenos espaciotemporales que

tienen lugar dentro de los límites espaciales de un organismo vivo?" El tema sigue vigente y sus explicaciones son parciales.

Para 1953, la biología molecular había encontrado los componentes básicos de la vida, pero ello no ayudó a los biólogos a comprender las acciones integradoras vitales de los organismos vivos. En 1970, Sydney Brenner (citado por Judson, 1979) hizo algunas reflexiones aún no resueltas por la ciencia:

De algún modo, podríamos decir que todo el trabajo realizado en los campos de la genética y de la biología molecular de los últimos sesenta años podría ser considerado como un largo intervalo [...]. Ahora que el programa ha sido completado, nos encontramos de nuevo con los problemas que se dejaron sin resolver. ¿Cómo se regenera un organismo dañado hasta recuperar exactamente la misma estructura que tenía antes de producirse el daño? ¿Cómo forma el huevo al organismo? [...]. Creo que en los próximos veinticinco años deberemos enseñar otro lenguaje a los biólogos [...]. Desconozco aún su nombre, ¿quién sabe? [...]. Quizás sea incorrecto pensar que toda la lógica se halla en el nivel molecular. Quizás debamos ir más allá de los mecanismos de relojería.

A partir de estos comentarios, ha emergido ciertamente un nuevo lenguaje para la comprensión de los complejos y altamente integradores sistemas de vida. Distintos científicos le dan nombres diferentes: "teoría de los sistemas dinámicos", "teoría de la complejidad", "dinámica no lineal", "dinámica de redes", etc. Los "atractores caóticos", "los fractales", "las estructuras

disipativas", "la autoorganización" y las "redes autopoiesicas" son algunos de los conceptos clave, soporte de estas teorías.

Este planteamiento de la comprensión de la vida es seguido por sobresalientes investigadores y sus equipos en todo el mundo. Ilya Prigogine en la Universidad de Bruselas, Humberto Maturana en la Universidad de Chile en Santiago, Francisco Varela en la Escuela Politécnica de París, Lynn Margulis en la Universidad de Massachusetts, Benoit Mandelbrot en la Universidad de Yale y Stuart Kauffman en el Instituto de Santa Fe, por citar sólo algunos. Varios descubrimientos de estos científicos, aparecidos en libros y publicaciones especializadas, han sido ensalzados como revolucionarios, pues han generado nuevas concepciones y nuevos planteamientos.

La biología ha evolucionado hasta verse a sí misma y sus problemas de manera ecosistémica, es decir, todo interconectado e interdependiente. Y en el presente siglo hemos cambiado el paradigma mecanicista por el ecológico. La tensión básica se da sobre las partes y el todo. El énfasis sobre las partes se ha denominado mecanicista, reduccionista o atomista, mientras que el énfasis sobre el todo recibe los nombres de holístico, organicista o ecológico. En la ciencia del siglo xx, la perspectiva holística ha sido conocida como "sistémica" y el modo de pensar se comporta como "pensamiento sistémico". El pensamiento sistémico fue encabezado por los biólogos, quienes pusieron de relieve la visión de los organismos vivos como totalidades integradas.

Estamos ahora en la era de la biotecnología y las explicaciones sobre la vida vuelven a ser reduccionistas; hemos pasado de la "teoría celular" a las teorías "de la biología molecular", que apunta a afirmar: "un sistema ARN (o ADN) que es capaz de replicarse a sí mismo autocatalíticamente y de mutar en este proceso".

Podríamos seguir exponiendo planteamientos, teorías y argumentos que posiblemente no nos lleven sino a modificar y plantear nuevos reduccionismos. Además, y pensando en la biología molecular, estamos ahora ante la "evidencia" de que la vida podría ser explicada por los elementos de la herencia y su modo de operación universal. Difícilmente se podría tomar una postura definitiva sobre esta última afirmación, por lo que cada biólogo debiera asumir de manera plena su comprensión, hasta intentar lograr una definición "adecuada y presente", pero teniendo claro que a futuro la ciencia nos podría dotar de nuevas fuentes y razones para ampliar nuestra muy predefinida concepción.

Finalmente, se podría decir que estamos en riesgo biológico, nos enfrentamos a una serie de problemas globales que dañan la biosfera y la vida humana de modo alarmante y que podrían convertirse en irreversibles en breve. Disponemos ya de amplia documentación sobre la extensión y el significado de dichos problemas, por lo que estamos ante la posibilidad de pérdida de aquello que no conocemos, ni podemos con certeza definir.

1.2. ¿Qué estudia la biología?

Biología proviene del griego *bios*, que significa vida, y *logos*, que significa ciencia. Es decir, la biología es la ciencia de la vida. Se encarga de estudiar todos los aspectos relacionados con la vida: tanto los mecanismos de funcionamiento del interior de los propios organismos, tanto animales, vegetales y humanos, como la relación de los organismos entre sí y con el medio. Esto genera una estructura de las ciencias biológicas y disciplinas como la biología marina, la botánica, la ecología, la embriología, la microbiología, la genética y la zoología, por mencionar sólo algunas.

La historia de las ciencias demuestra que la humanidad, en general, y, en particular, los pensadores de todas las épocas y modernamente los investigadores, dotados de mejores herramientas, han abandonado en su mayoría los planteamientos reduccionistas o mecanicistas con los cuales en muchas instancias se ha abordado el estudio de la vida y en consecuencia de los organismos y sus interrelaciones. La vida en sí misma –sin llegar a poseer una definición estática y unificada– se soporta en principios que son comunes a todas las ciencias. Estos principios son en esencia: causalidad natural, uniformidad en el espacio y percepción común. Sin llegar a ser el más importante, la "causalidad natural", que significa en esencia: "todos los sucesos naturales tienen causas naturales que potencialmente somos capaces de comprender" (Audersik *et al.*, 2003), pueden efectivamente ayudar a comprender de manera ecosistémica todos los componentes e integradores físicos, químicos y matemáticos que nos permiten abordar el estudio de los temas

biológicos, que tienen diversos niveles: los organismos, sus estructuras, sus funciones, sus cualidades, sus diferencias y sus interrelaciones.

1.3. ¿Cómo lo estudia?

La biología como ciencia se pregunta, y lo hará durante mucho tiempo, sobre el funcionamiento de la vida y de las interrelaciones entre sus diferentes formas, dependencias y similitudes. Por lo que la investigación científica está dotada de rigor que permite postular principios, teorías, y finalmente leyes, la biología –como ciencia y en referencia a su especial contexto– no parece tener aportes específicos y aplicables a todas las ciencias, pues se basa precisamente en la física, la química y lo modelado a partir de las matemáticas. Podrían ser excepciones al interior de la biología misma, y para aquellos organismos que tienen reproducción sexual, las tres leyes de Mendel y, bioquímicamente hablando y para todos los organismos, la ley de Chargaff (1905–2002), que permitió demostrar que en el ácido desoxirribonucleico (ADN) la cantidad de guanina (G) es igual a la de citosina (C) y el número de unidades de adenina (A) es igual al de timina (T). Esto estableció, como estructura del ADN, los pares de bases: $G = C$ y $A = T$.

El proceso de conocer se da cuando surge una relación entre un sujeto que conoce y un objeto presente o no, y supone casi una apropiación del objeto por el sujeto, quien adquiere certeza del mismo.

Abordar el conocimiento de algo o de la realidad tiene en esencia dos caminos. El primero, el espontáneo o cotidiano, se adquiere sin ningún proceso objeto de planificación y sin el uso de medios especialmente planificados, que puede terminar en una construcción mental ya de hechos o fenómenos, quedando en nociones empíricas, casi científicas. El segundo, la forma como se aborda la ciencia, es a través del conocimiento científico, que exige mayor rigor con el fin de describir o encontrar regularidades en los fenómenos, hacer su descripción, explicarlos o predecirlos. Todo supone modelos de investigación que están subordinados a cuatro postulados: (1) observar, (2) formular una hipótesis, (3) efectuar un experimento y (4) concluir. Todos estos pasos suponen una búsqueda intencionada en donde necesariamente se establece un límite a los objetos, y se prevé con exactitud los modelos de investigación en aras de encontrar un resultado. A su vez, es posible decir que son tres los pasos principales para realizar satisfactoriamente un experimento en el campo de la biología: (1) elegir el organismo idóneo para el trabajo, (2) proyectar y ejecutar correctamente el experimento y (3) analizar los datos como es debido (Audersik *et al.*, 2003).

En ciencia no hay nada terminado y en biología, la selección natural y la evolución –pilares fundamentales– han establecido cambios y modificaciones que no podemos “con toda la certeza científica prever cualitativa o cuantitativamente”, de ahí una nueva concepción denominada “*evolution and development*” (“evolución y desarrollo”) que surge como un nuevo paradigma de trabajo y análisis para la biología, estando soportada, entre otros aspectos, en:

- La teoría sobre la "realidad" de la evolución. La evolución es un fenómeno real. Es una teoría con consenso absoluto.
- La teoría sobre la "historia" de la evolución. Es decir, el conjunto de inferencias e hipótesis acerca del parentesco entre los seres vivos. Se fundamenta en la biología comparada.
- La teoría sobre el "mecanismo" de la evolución. En este campo existe menos consenso, y es poco lo que se conoce.

I.4. Cuestionario

- 1) ¿Cómo se aplicaron a la biología el pensamiento mecanicista y el holístico?
- 2) ¿Cuáles son los aportes a la biología de: Ilya Prigogine, Humberto Maturana, Francisco Varela, Lynn Margulis y Benoit Mandelbrot?
- 3) ¿Qué es la vida? Intente una aproximación al tema.
- 4) ¿Es válido el nuevo paradigma de la biología: evolución y desarrollo?

I.5. Bibliografía

I.5.1. Bibliografía general

- ASIMOV, I. 1966. *Breve historia de la biología*. Buenos Aires: Universitaria.
- AUDESIRK, T. & G. AUDESIRK. 1996. *Biología: la vida en la Tierra*. Madrid: Prentice Hall.
- BATESON, G. 1972. *Steps to an Ecology of Mind*. Nueva York: Ballantine.
- BERNSTEIN, M.P., S.A. SANDFORD & L.J. ALLAMANDOLA. 1999. «Materias primas de la vida». En: *Investigación y Ciencia*. Septiembre: 4-12.
- BIGGS, A., C. KAPICKA & L. LUNDGREN. 2000. *Biología, la dinámica de la vida*. México: McGraw-Hill.
- FEYNMAN, R. 1983. «¿Qué es la ciencia?». En: *Naturaleza, Educación y Ciencia*. (3): 7-14.
- GOULD, S.J. 1989. *Wonderful Life*. Nueva York: W.W. Norton & Co. (Edición en español: *La vida maravillosa*. Barcelona: Crítica, 1991).
- JUDSON, H.F. 1979. *The Eighth Day of Creation*. Nueva York: Simon & Schuster.
- KUHN, T. 1962. *The Structure of Scientific Revolutions*. Chicago: University of Chicago Press (Edición en español: *Qué son las revoluciones científicas y otros ensayos*. Paidós Ibérica, 1989).
- MITCHELL, H.B. 1998. *Raíces de la sabiduría*. México: International Thomson. 537 pp.
- SCHRÖDINGER, E. 1944. *What is Life?* Cambridge: Cambridge University Press. [Edición en español: *¿Qué es la vida?* Barcelona: Tusquets (Metatemas 1)].

I.5.2. Lecturas complementarias

- MANDELBROT, B. 1983. *The Fractal Geometry of Nature*. Nueva York: Freeman. (Edición en español: *Los objetos fractales*. Barcelona: Tusquets, 1988).
- MARGULIS, L. & D. SAGAN. 1995. *Microcosmos*. Nueva York: Tusquets.
- MATURANA, H. & F. VARELA. 1972. *Autopoiesis. The Organization of the Living*. Publicado originalmente con el título *Máquinas y seres vivos*, Santiago de Chile: Editorial Universitaria, 1973.
- KAUFFMAN, S. 1991. «Antichaos and Adaptation». En: *Scientific American*, agosto.
- PRIGOGINE, I., & P. GLANSDORFF. 1971. *Thermodynamic Theory of Structure, Stability and Fluctuations*. Nueva York: Wiley and Wilkins.

Capítulo 2

Bases químicas: estructuras

Parte I Moléculas pequeñas: estructura y comportamiento

Claudia D. Rozo T.

Moléculas pequeñas: estructura y comportamiento

Claudia D. Rozo T.*

Palabras clave: átomo, elemento, enlace, orgánico, carbono, biomolécula, grupo funcional, agua, polaridad, pH.

2.1. Introducción

La materia viva presenta varios niveles jerárquicos de organización que constituyen el objeto de estudio de diferentes disciplinas, desde los átomos y las moléculas hasta las comunidades y los biomas, como se observa en la figura 2.1. En los niveles inferiores de organización los organismos coinciden con la materia no viva; así por ejemplo, un ser humano, la corteza terrestre o los océanos están constituidos por los mismos elementos, alrededor de 40 de los 100 que se encuentran naturalmente en el planeta.

En la Tierra, previo al origen de las células, se dio una evolución prebiótica o química partiendo de una atmósfera donde el hidrógeno, el nitrógeno, el oxígeno y el carbono estaban unidos covalentemente formando moléculas pequeñas como hidrógeno molecular (H_2), amoníaco (NH_3), agua (H_2O) y metano (CH_4). Esta composición define a una atmósfera reductora que junto

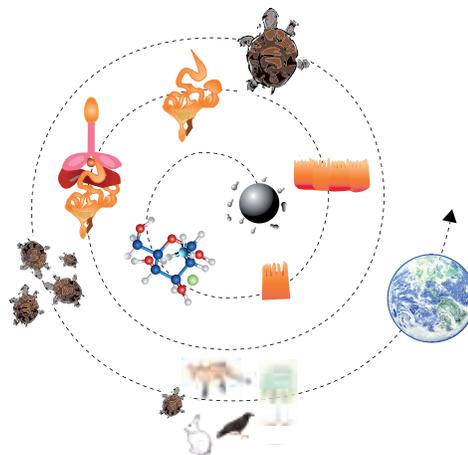


Figura 2.1.
La jerarquía de la vida.

* Bióloga, M.Sc. E-mail: claudia.rozo@utadeo.edu.co

con la luz ultravioleta, como fuente de energía, posibilitaron la síntesis de otros compuestos orgánicos simples, además del metano, incluyendo urea, aldehidos, ácidos alifáticos e hidroxiácidos para, posteriormente, originar compuestos orgánicos más complejos como aminoácidos, carbohidratos, nucleótidos y lípidos. Muchos de éstos se constituyeron en monómeros que desarrollaron la tendencia a ligarse entre sí y formaron polímeros o macromoléculas del tipo de las proteínas, los polisacáridos y los ácidos nucleicos.

Los polímeros desarrollaron propiedades fundamentales para la vida como la catálisis y la autorreplicación, en el mundo del ARN las proteínas y el ADN, a partir de los cuales –luego de millones de años– derivó la evolución celular de los organismos.

Además, espontáneamente las moléculas orgánicas empezaron a asociarse unas con otras mediante interacciones débiles formando estructuras supramoleculares y dinámicas como las membranas, capaces de aislar las células primitivas de los sistemas acuosos que las rodeaban.

Así, el agua –una molécula no orgánica imprescindible para la vida– estaba presente en la atmósfera primitiva, fue determinante en las interacciones entre otras moléculas y constituyó el medio en el que surgieron las primeras células; desde entonces todos los organismos han desarrollado diferentes características para servirse de las propiedades inusuales del agua como solubilizar diferentes sustancias, regular la temperatura y mantener una alta tensión superficial.

En este capítulo se revisarán la estructura y propiedades de átomos, moléculas orgánicas pequeñas y el agua, correspondientes

a los niveles básicos de organización de los organismos, utilizando ejemplos concretos en plantas y animales para ilustrar cómo estas sustancias son indispensables para la sobrevivencia.

2.2. Constituyentes de la materia: átomos y elementos

Los elementos son sustancias fundamentales que consisten de un solo tipo de átomos.

En una planta, se encuentran en promedio, 60 elementos químicos diferentes. En la figura 2.2 se muestran los símbolos de algunos de estos elementos.

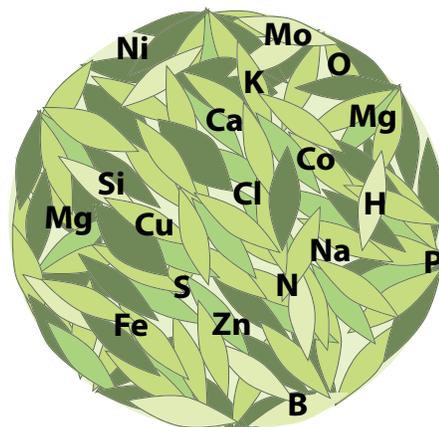


Figura 2.2.
Símbolos de elementos abundantes en las plantas.

La palabra *átomo* viene del latín *atomum* y ésta a su vez del griego *ατομου* que significa *indivisible*. El átomo es la unidad más pequeña de un elemento químico que mantiene su identidad o sus propiedades y que no es posible dividir mediante procesos químicos.

Los átomos se componen de partículas subatómicas como los protones y neutrones formando un núcleo denso, alrededor del cual se mueve una nube de electrones de carga negativa (figura 2.3).

¿Qué elementos constituyen el 98% de la masa de una planta o de cualquier organismo vivo?

Son sólo seis elementos de números atómicos pequeños, livianos y capaces de formar enlaces fuertes entre sí (figura 2.4).

2.3. ¿Cómo se mantienen unidos los átomos para formar moléculas?

Los átomos se mantienen unidos por enlaces, entendidos éstos como fuerzas que mantienen juntos a los átomos. Las interacciones electrones-núcleos son las responsables de los enlaces y de las reacciones. Los átomos se enlazan para alcanzar la estabilidad, esto significa completar la capa más externa de electrones como un gas noble; con este propósito pierden, ó capturan electrones, formando moléculas.

Los tipos principales de enlaces son el iónico y el covalente. El primero, planteado por Kossel (1916), consiste en la transferencia de electrones entre dos átomos formándose un catión (pierde electrones) y un anión (captura electrones). El enlace es el resultado de la atracción electrostática entre catión y anión.

Salvo el carbono, el hidrógeno y el oxígeno, las plantas obtienen la mayoría de sus elementos esenciales como compuestos iónicos disueltos en el agua del suelo, por ejemplo el nitrato de calcio, sulfato de amonio, cloruro de potasio, también conocidos como sales minerales. En la figura 2.5 se observa la formación del enlace iónico del cloruro de potasio.

Figura 2.3.
Representación esquemática del átomo de Helio.

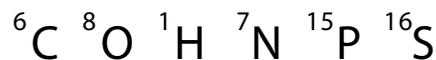
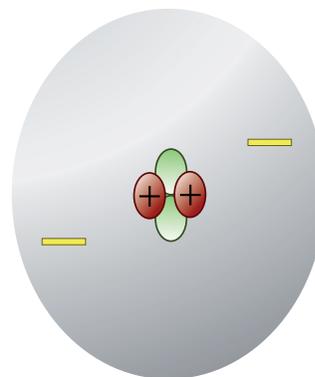


Figura 2.4.
Símbolos y números atómicos de los seis elementos correspondientes al 98% de la masa de un organismo.

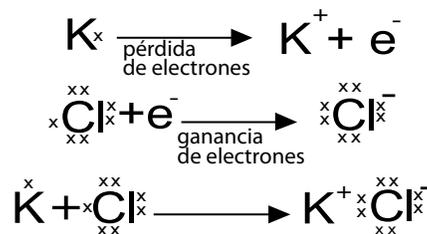


Figura 2.5.
Enlace iónico en el cloruro de potasio.



Figura 2.6.

Enlace covalente en el radical libre $\cdot\text{OH}$, compuesto de defensa en plantas.

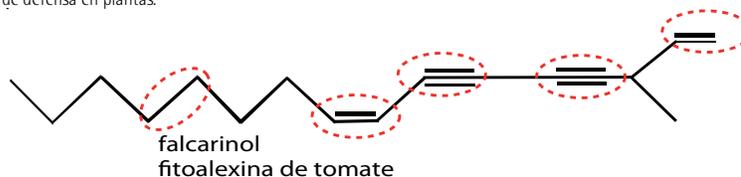


Figura 2.7.

Enlaces covalentes entre carbonos de la fitoalexina falcarinol.

El enlace covalente, descrito por Lewis (1916), resulta de compartir electrones entre dos átomos y se mantiene por la atracción electrostática entre cada electrón compartido y los núcleos.

Las plantas, por su condición de organismos sésiles, han desarrollado todo un arsenal de compuestos químicos de defensa contra herbívoros y microorganismos patógenos. Las primeras defensas químicas disparadas ante un ataque son radicales libres como el $\cdot\text{OH}$, molécula formada por un enlace covalente, como se muestra en la figura 2.6.

2.4. ¿Qué hace tan especial al carbono para que alrededor suyo se organice la química de los organismos vivos?

El elemento principal en la mayoría de las biomoléculas es el carbono, a este elemento corresponde el mayor porcentaje del peso seco de las células.

Del total del peso seco de una planta, es decir sin agua, el carbono corresponde en promedio al 45%.

El carbono es un elemento simple relativamente pequeño y liviano, ocupa una posición central en la tabla periódica de clasificación de los elementos, esto le confiere una propiedad indispensable para formar estructuras biológicas: realizar cuatro enlaces covalentes.

Existen varios tipos de enlaces covalentes de acuerdo con el número de electrones que forman el enlace: un par de electrones (enlace sencillo), dos pares de electrones (enlace doble) o tres pares de electrones (enlace triple).

Las fitoalexinas son defensas químicas de las plantas contra microorganismos, éstas resultan tóxicas para hongos y bacterias. En la figura 2.7 se encuentra una fitoalexina de tomate, molécula que presenta entre sus carbonos enlaces sencillos, triples y dobles.

El carbono puede enlazarse consigo mismo en largas cadenas desde 2 hasta miles de átomos formando estructuras lineales, ramificadas o cíclicas muy complejas, e incluso arreglos moleculares parecidos a un balón de fútbol, como el fullereno de la figura 2.8.

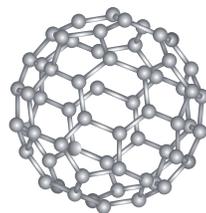


Figura 2.8.
Fullereno C:60.

Los compuestos de defensa en plantas de la figura 2.9 ilustran la diversidad de estructuras moleculares posibles. A partir de simples reorganizaciones del esqueleto de carbono original, se pueden formar muchos compuestos diferentes como se aprecia en la figura 2.10.

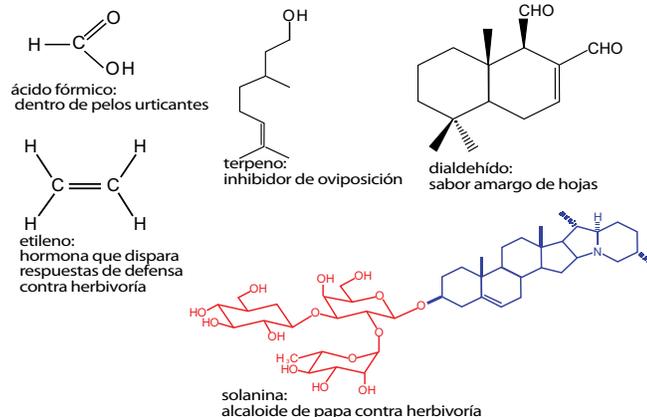


Figura 2.9.
Compuestos de defensa en plantas.

Además del autoenlace y el enlace al hidrógeno, el carbono puede unirse a una gran diversidad de elementos de la tabla periódica formando grupos funcionales, la adición de un sólo átomo más, como el oxígeno o un enlace doble, genera compuestos con diferentes funciones biológicas (figura 2.11).

Todas estas posibilidades de enlace hacen que el carbono esté presente en cerca de diez millones de biomoléculas descritas hasta la fecha, las cuales son el objeto de estudio de la química orgánica y se conocen como compuestos orgánicos.

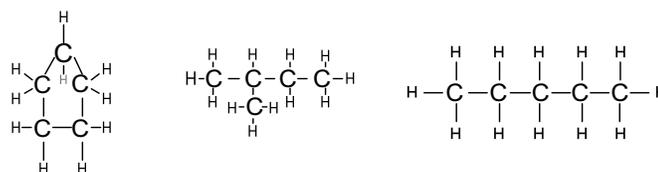


Figura 2.10.
Diferentes compuestos orgánicos a partir de esqueletos de cinco carbonos.

¿Qué son los grupos funcionales?

Son grupos de átomos unidos al carbono que le confieren a las moléculas que los poseen propiedades físicas y químicas específicas. En la tabla 2.1 se encuentran

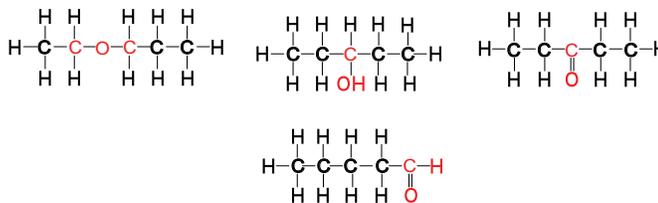


Figura 2.11.
Compuestos orgánicos con distintos grupos funcionales.

Tabla 2.1.
Grupos
funcionales
en
compuestos
orgánicos.

Grupo funcional	Clase de compuesto	Fórmula estructural
Hidroxilo —OH	Alcoholes	
Aldehído —C(=O)H	Aldehídos	
Ceto —C(=O)—	Cetonas	
Carboxilo —C(=O)OH	Ácidos carboxílicos	
Éster —C(=O)O—	Ésteres	
Amino —N(H)2	Aminas	
Fosfato —O—P(=O)(O-)(O-)	Fosfatos orgánicos	
Sulfhidrilo —SH	Tioles	
Fenilo 	Aromáticos	
Alqueno —C=C—	Alquenos	
Amido —C(=O)N(H)2	Amidas	

los grupos funcionales más comunes en las moléculas orgánicas.

La morfina es el primer alcaloide aislado de plantas y funciona como defensa contra la herbivoría; como ocurre con la mayoría de los compuestos orgánicos, contiene en su estructura múltiples grupos funcionales (figura 2.12).

2.5. Estructura y propiedades del agua

Los organismos, además de estar formados por moléculas orgánicas, poseen otras moléculas vitales cuyas estructuras no se basan en el carbono, como el agua, considerada una biomolécula. El 71% de la superficie de la Tierra está cubierta por agua y para la mayoría de los organismos corresponde a más del 70% del peso corporal.

Los animales del desierto, como la rata canguro (figura 2.13), nativa de América del Norte y América Central, a pesar de sobrevivir en un ambiente seco por definición, están compuestos en un 66% por agua, tal como los mamíferos que no viven en desiertos, con porcentajes de agua entre el 65 y el 75%.

El contenido de agua en los diferentes órganos de una planta se encuentra entre el 77% y el 98 % del peso fresco, siendo el más bajo el de las semillas, con un promedio de entre el 5 y 8%, principal alimento de la rata canguro.

Figura 2.12.
Grupos
funcionales
en la morfina.

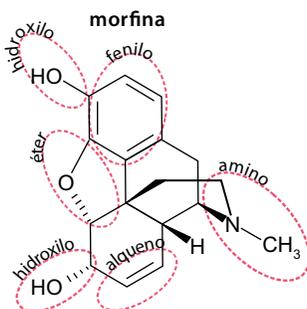




Figura 2.13.
Rata canguro (*Dipodomys sp.*)

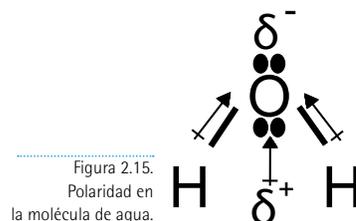


Figura 2.15.
Polaridad en
la molécula de agua.

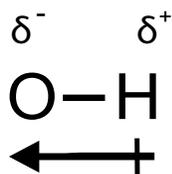
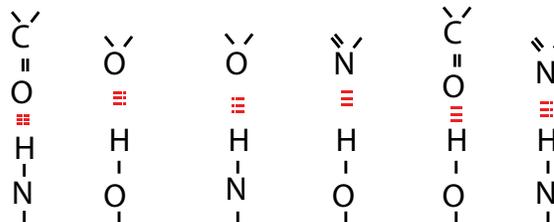


Figura 2.14.
Enlace
covalente polar.

Figura 2.16.
Ejemplos de puentes
de hidrógeno en
moléculas orgánicas.



¿Qué características de la molécula de agua la hacen esencial para el mantenimiento de la vida?

Es eléctricamente neutra, sin embargo, en su estructura se encuentran enlaces covalentes polares, un tipo de enlace en el que se distribuyen desigualmente los electrones a compartir, formándose una carga parcial negativa hacia el oxígeno y otra positiva hacia los hidrógenos (figura 2.14), por tanto el agua es polar (figura 2.15). Esto permite que las moléculas de agua interactúen entre sí y con otras biomoléculas polares, mediante puentes de hidrógeno, participando así en la estructura y el mantenimiento de los organismos vivos.

Los puentes de hidrógeno son interacciones o atracciones moleculares polares, más débiles que un enlace covalente, en las que un hidrógeno enlazado covalentemente a un elemento altamente electronegativo (O, N), es atraído hacia otro elemento altamente electronegativo. En la figura 2.16 se ilustran los puentes de hidrógeno más comunes en las moléculas orgánicas de los sistemas biológicos.

Las propiedades vitales del agua dependen de su capacidad para realizar puentes de hidrógeno. Éstos determinan que sea líquida a la temperatura de la superficie terrestre, constituyéndose en el solvente en el que ocurren la mayoría de las reacciones bioquímicas, además de establecer el medio en el que se transportan sustancias en los sistemas circulatorios y de allí al interior de las células y a los compartimentos celulares.

El agua solubiliza muchas moléculas polares, como los iones o los compuestos con cargas parciales, teniendo en cuenta que "lo similar atrae lo similar". En este proceso se reemplazan

Figura 2.17.
Agua como solvente de
solutos polares.

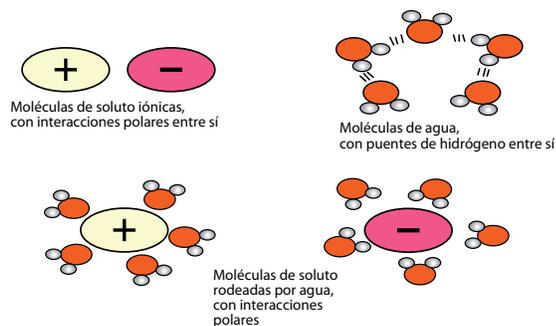


Figura 2.18.
Monosacárido y aminoácido destacando
los grupos funcionales
polares en rojo, que
determinan su condición
de compuestos orgánicos
hidrofílicos.

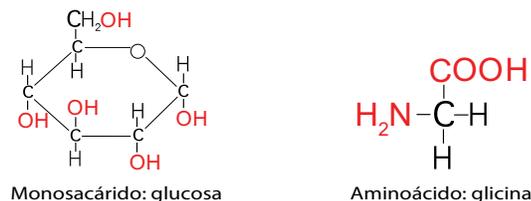
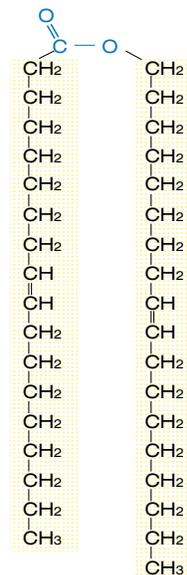


Figura 2.19.
Molécula de cera,
hidrofóbica por
el predominio de
grupos no polares,
resaltados en
amarillo.



los puentes de hidrógeno originales entre moléculas de agua, por nuevas interacciones polares entre el soluto o sustancia a disolver y el agua como solvente, agrupándose alrededor del soluto y manteniendo separadas a las moléculas entre sí, como se observa en la figura 2.17. Esto facilita, por ejemplo, el transporte de sustancias a nivel extracelular e intracelular.

Los aminoácidos o los monosacáridos son compuestos polares y se clasifican como hidrofílicos (figura 2.18), esto permite su fácil transporte a través de la sangre, un medio acuoso, hacia los diferentes órganos de un animal.

En las plantas, el xilema conduce el agua y los compuestos iónicos disueltos en ella (sales minerales) desde las raíces hacia otros órganos; mientras que los monosacáridos, aminoácidos

y otros compuestos orgánicos polares son transportados por el floema desde las hojas.

Por el contrario, los compuestos no polares se clasifican como hidrofóbicos, son insolubles en agua, se esconden de ésta y se asocian entre sí por interacciones no polares. Este es el caso de las ceras (figura 2.19), compuestos usados para impermeabilizar y evitar pérdidas de agua en hojas y frutos.

¿Por qué el hielo flota?

El arreglo de los puentes de hidrógeno en el agua sólida determina que el hielo flote, indispensable para la sobrevivencia de los organismos acuáticos de las zonas más frías del planeta. En el hielo, las moléculas de agua realizan el máximo posible de puentes de hidrógeno entre sí, originando

una estructura cristalina de amplios espacios intermoleculares y menos densa que el agua líquida.

Casi todas las sustancias se contraen al congelarse, excepto el agua, permitiendo por ejemplo que los icebergs floten en el océano o que los cuerpos de agua se congelen de arriba hacia abajo, fundamental para que ciertas formas de vida acuáticas se desarrollen bajo la protección del hielo (figura 2.20).

¿Cómo participa el agua en la regulación térmica?

En el agua, la fácil ruptura y formación de puentes de hidrógeno le permite regular la temperatura corporal de los animales. El agua líquida puede absorber mucha energía, antes que la temperatura aumente, debido a que la energía adicionada rompe los puentes de hidrógeno, pero no aumenta el movimiento de las partículas.

Adicionalmente, la evaporación del agua permite descender la temperatura corporal en los mamíferos. Durante este proceso, los puentes de hidrógeno se rompen definitivamente y las moléculas de agua se escapan a la atmósfera, llevando consigo energía y bajando la temperatura. Esta es una propiedad vital del agua, teniendo en cuenta que uno de los principales subproductos del metabolismo celular es el calor, que debe disiparse en todo el cuerpo para mantener la temperatura y proteger de cambios radicales que pueden ser potencialmente peligrosos para los organismos.

La rata canguro rara vez ingiere agua y teniendo en cuenta el bajo contenido de agua de las semillas grasas que constituyen su alimento, la mayor parte la sintetiza durante la oxidación de éstas (agua metabólica). Para conservarla, este mamífero tiene varias estrategias: presenta sólo actividad nocturna, así durante el día se refugia dentro de madrigueras que sella con tierra; sus riñones son por lo menos cuatro veces más eficientes que los de los seres humanos, produciendo una orina muy concentrada, además, para retener el agua durante la exhalación, la rata canguro al igual que otros mamíferos, enfría el aire hasta 27°C al pasar por los pasajes respiratorios permitiendo que el agua se condense en el epitelio nasal (figura 2.21). Por el contrario, cuando un mamífero exhala aire por la boca se pierde más agua y calor, con lo que puede refrigerarse el cuerpo.



Figura 2.20.
Foca bajo el hielo
Ilustración: Samuel A. Fernández.

Figura 2.21.
Durante la exhalación, la rata canguro
retiene el vapor de agua condensán-
dolo en los pasajes nasales.

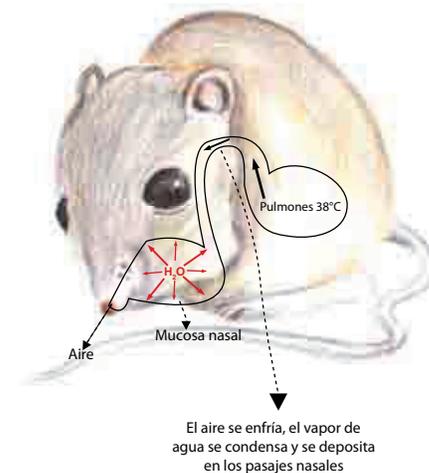
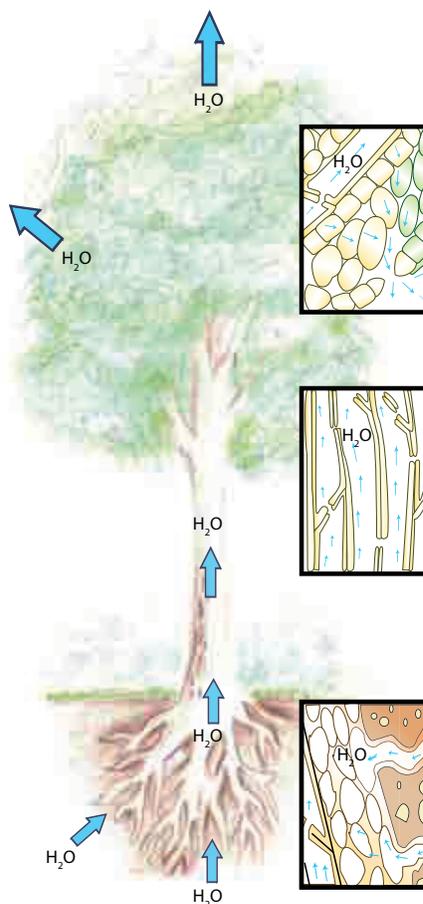


Figura 2.22.
La adhesión entre moléculas de agua y la celulosa permite su ascenso por un árbol.



Otra propiedad del agua, ampliamente usada por los organismos, es su alta tensión superficial; ésta también se explica por los puentes de hidrógeno entendidos como interacciones que agrupan las moléculas en la superficie, permiten su cohesión y que ocupen la menor área posible. Si se considera a una molécula en la superficie del agua pura, ésta establece puentes de hidrógeno con otras cercanas contrarrestándose por simetría las fuerzas de atracción entre las mismas, pero además se ve atraída por las moléculas que están justo debajo en el cuerpo de agua, pero no puede penetrar y choca. Así, se dice que la superficie de agua se halla en estado de tensión porque todas las moléculas están sometidas a una fuerza neta dirigida hacia abajo.

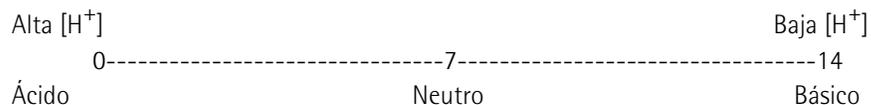
Figura 2.23.
La cohesión superficial o tensión superficial del agua posibilita que un insecto zapatero (*Gerris* sp.) se apoye sobre ésta
Fotografía de: Tim Vickers.



La adhesión entre las moléculas de agua les permite moverse hacia arriba, como una columna continua, a través de los tallos de las plantas (figura 2.22) y la cohesión les permite soportar pequeños organismos sobre su superficie (figura 2.23).

2.6. ¿Cuál es la importancia del pH?

El pH es una escala que permite medir la concentración de hidrogeniones (H^+) en los fluidos.



El agua pura es neutra con un pH de 7,0. Las soluciones que tienen un pH menor que el del agua pura se consideran ácidas.

En el aparato digestivo de un mamífero los jugos gástricos son ácidos (pH de 1,0 a 3,0), por el contrario las soluciones con pH mayor que 7 se consideran básicas, como los jugos pancreáticos (pH = 8,2).

Una molécula se define como base cuando acepta hidrogeniones (H^+) y se considera ácida cuando los dona.

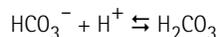
En los animales las reacciones para obtener energía de macronutrientes como carbohidratos, lípidos y proteínas producen ácidos como el carbónico y el láctico; durante la inanición también se producen compuestos ácidos como los cuerpos cetónicos. Todas estas sustancias pueden bajar el pH a niveles peligrosos, teniendo en cuenta que para la mayoría de organismos el pH ideal es alrededor de 7 (pH neutro), entonces, para mantener el pH de los fluidos corporales constante se usan soluciones amortiguadoras o buffers.

Un buffer se define como una mezcla de un ácido y una base débiles encargados de minimizar las variaciones de pH en los organismos.

La sangre de los mamíferos debe mantenerse a un pH constante de 7,4. Cuando el pH de la sangre sube, el ácido carbónico se disocia para formar bicarbonato y H^+ .



Por el contrario, cuando el pH de la sangre baja, el bicarbonato se une al H^+ para formar ácido carbónico.



2.7. Cuestionario

- 1) En el Sol se origina toda la energía que circula en la biosfera. Consulte sobre el origen de esta energía y su relación con la fusión de núcleos atómicos. Para resolver este numeral puede revisar los enlaces web de interés en la bibliografía.

.....

.....

.....

- 2) Además de protones y neutrones, ¿qué otras partículas subatómicas posee el núcleo de un átomo? Para resolver este punto puede revisar los enlaces web en la bibliografía.

.....

.....

.....

- 3) En la siguiente tabla periódica se encuentran los bioelementos o elementos que encontramos comúnmente dentro de los organismos. Sobre las líneas indique cuáles son los macroelementos, designados así por requerirse en la dieta en grandes cantidades (gramos) y cuáles son elementos traza, necesarios en cantidades mucho menores.

H																						He
Li	Be											B	C	N	O	F						Ne
Na	Mg											Al	Si	P	S	Cl						Ar
K	Ca	Sc	Ti	V	Cr	Mn	Fe	Co	Ni	Cu	Zn	Ga	Ge	As	Se	Br						Kr
Rb	Sr	Y	Zr	Nb	Mo	Tc	Ru	Rh	Pd	Ag	Cd	In	Sn	Sb	Te	I						Xe
Cs	Ba		Hf	Ta	W	Re	Os	Ir	Pt	Au	Hg	Tl	Pb	Bi	Po	At						Rn
Fr	Ra																					

Actínidos

Lantánidos

- 4) El 2% de la masa corporal de un organismo corresponde a los elementos traza. De los elementos traza señalados en el anterior numeral, elija tres e indique su función biológica en la siguiente tabla.

Elemento traza	Función biológica

5) Consulte la composición elemental, en porcentaje, de la corteza terrestre, de un ser humano promedio y del agua de mar.

Corteza terrestre	%	Ser humano	%	Agua de mar	%
Silicio		Carbono		Hidrógeno	
Aluminio		Hidrógeno		Cloro	
Hierro		Nitrógeno		Sodio	
Calcio		Calcio		Magnesio	
Magnesio		Fósforo		Azufre	
Sodio		Potasio		Calcio	
Potasio		Azufre		Potasio	

6) Revise una tabla periódica y complete el siguiente cuadro sobre las propiedades de los elementos más comunes en los organismos.

Elemento	No. de masa	No. atómico	No. de protones	No. de neutrones	No. de electrones
	14				7
		6		6	
P					
			16		
	16			8	

7) Consulte y discuta sobre la probabilidad de la vida con base en otros elementos diferentes al carbono, al hidrógeno o a la molécula de agua. Para resolver este numeral puede revisar los enlaces web de la bibliografía.

- 8) a) A la derecha encuentra una representación del carbono con los números 12 y 6, para cada uno de éstos indique cuál corresponde al número atómico y cuál al número de masa de este elemento.



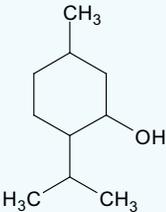
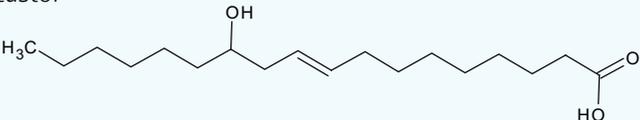
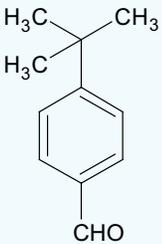
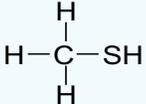
- b) Defina isótopo y radioisótopo.

En los ítems c, d y e, encuentra radioisótopos usados en medicina. Para cada uno escriba una representación como la del carbono, indicando el número de masa y el número atómico:

- c) Cobalto 60: usado para la destrucción de tumores.
- d) Plutonio 238 muy venenoso y que se uso para la fabricación de marcapasos.
- e) Talio 201: usado en la identificación de vasos sanguíneos bloqueados.
- f) Otra aplicación de los radioisótopos es la datación de especímenes orgánicos. Consulte sobre el Carbono 14 y su uso en la paleocronología.

- 9) Los alimentos que consumimos diariamente nos proporcionan energía potencial química, indispensable para todas nuestras actividades. Explique este tipo de energía y su relación con los enlaces entre átomos.

10) El epitelio olfativo de nuestra nariz detecta los olores debido a receptores especiales, sensibles a las moléculas de olor que viajan por el aire. En la siguiente tabla encuentra moléculas responsables de olores; complétela, encerrando sobre las estructuras los grupos funcionales presentes y escribiendo los nombres correspondientes a éstos.

Moléculas de olor	Nombre(s) de grupo(s) funcional(es) presente(s)
<p>Olor a menta</p> 	
<p>Olor a castor</p> 	
<p>Olor a lirio</p> 	
<p>Olor a pies</p> 	

11) La función biológica de muchas macromoléculas como las proteínas o los carbohidratos, capaces de brindar rigidez, protección, resistencia y estabilidad, depende de su estructura; ésta, a su vez, resulta de la formación de puentes de hidrógeno. Sobre las siguientes biomoléculas recorte, doble y pegue figuras con su estructura química completa y escriba entre qué grupos funcionales se realizan puentes de hidrógeno (aminas,

ácidos carboxílicos, amidas, alcoholes, etc.) y cómo los puentes de hidrógeno participan en su forma o estructura tridimensional (lineal, helicoidal ó β -plegada).

Biomolécula	Figura de estructura	Grupos funcionales participantes	Estructura lineal o helicoidal
Celulosa: carbohidrato estructural más abundante de las plantas vasculares.			
Fibroína: proteína presente en la seda de las telarañas que determina su resistencia.			
Queratina: proteína en animales que brinda protección al formar escamas, caparzones, cuernos, uñas o pelo.			

12) Consulte la relación entre la función del ADN en almacenar y transmitir exactamente la información biológica y la presencia de puentes de hidrógeno en su estructura.

.....

.....

.....

13) Explique cómo, gracias al agua, mamíferos como el gato, el perro o el ser humano regulan su temperatura corporal.

Gato:.....

Perro:.....

Ser humano:.....

.....

14) Lea el siguiente texto y responda los ítems inferiores:

Durante los años 70, los científicos de Suecia y Noruega comenzaron a notar que la lluvia ácida dañaba sus árboles y construcciones. La mayoría de esta se debía a contaminación transportada por el aire proveniente de otros países, particularmente del Reino Unido. A partir de entonces, esta precipitación es considerada un problema internacional.

La lluvia ácida se origina en las emisiones de contaminantes como óxidos de nitrógeno, óxidos de azufre y dióxido de carbono procedentes de plantas de energía, automóviles y fábricas. Estos compuestos reaccionan con el agua en la atmósfera, son transportados por el viento y precipitan como lluvia, nieve o granizo.

La lluvia ácida ejerce impactos ambientales negativos especialmente sobre microorganismos del suelo, peces, ranas, caracoles, cangrejos y árboles, así como en esculturas y edificaciones. Consulte ejemplo en la página web: http://www.atmosphere.mpg.de/enid/Introducci_n_al_Clima/_Clima_en_las_ciudades_445.html.

a) Consulte las reacciones que ocurren para la formación de los compuestos propios de la lluvia ácida en la atmósfera, indique reactivos (contaminantes) y productos (ácidos).

b) De acuerdo con las reacciones consultadas y la principal propiedad asociada con los ácidos, explique por qué en Pennsylvania (Estados Unidos) el agua lluvia alcanza un pH de 4,3 y el smog un pH menor de hasta 2,3.

c) Consulte el rango de pH conocido como fisiológico y a partir de éste justifique brevemente los impactos de la lluvia ácida sobre los organismos.

d) Busque la reacción química que explica el impacto corrosivo de la lluvia ácida sobre esculturas o edificaciones.

2.8. Bibliografía

2.8.1. Bibliografía general

- BRACK, A. (ed.). 2004. *The Molecular Origins of Life*. United Kingdom: Cambridge University Press.
- BUCHANAN, B., W. GRUISSEM & R. JONES (eds.). 2000. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. United States: American Society of Plants Biologists.
- CAMPBELL, M. & S. FARREL 2004. *Bioquímica*. México: Thomson.
- DUDAREVA, N., E. PICHERSKY & J. GERSHENZON. 2004. «Biochemistry of Plant Volatiles». *Plant Physiology*. 135: 1893-1902.
- KOOLMAN, JAN & RÖHM, K. 2004. *Bioquímica: texto y atlas*. Madrid: Médica Panamericana.
- MATHEWS, C. K., VAN HOLDE, K. F. & AHERN, K. G. 2002. *Bioquímica*. Madrid: Pearson educación.
- NELSON, D. & M. COX. 2000. *Lehninger Principles of Biochemistry*. New York: Worth Publishers.
- PURVES, W., D. SADAVA, G. ORIANI & H. CRAIG. 2006. *Vida, la ciencia de la biología*. Buenos Aires: Médica Panamericana.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 2002. *Animal Physiology*. United States: Cambridge University Press.

2.8.2. Lecturas complementarias

- BLAKE, D. & P. JENNISKENS. 2001. «Hielo y origen de la vida». *Investigación y Ciencia*. 303, diciembre.
- COURTY, J. & E. KIERLIK. 2002. «Cuándo se hielan los lagos». *Investigación y Ciencia*. 309, junio: 82-83.
- GERSTEIN, M. & M. LEVITT. 1999. «El agua y las moléculas de la vida». *Investigación y Ciencia*. 268, enero: 58-63.

2.8.3. Enlaces web de interés

- BARROS, P. 2001. Cien preguntas básicas Isaac Asimov. *¿Es posible una vida de silicio?* <http://www.librosmaravillosos.com/cienpreguntas/tema092.html>
- . 2001. Cien preguntas básicas Isaac Asimov. *¿Qué es un quark?* <http://www.librosmaravillosos.com/cienpreguntas/tema057.html>
- . 2001. Cien preguntas básicas Isaac Asimov. *¿Hasta cuando podrá mantener el Sol la vida en la Tierra?* <http://www.librosmaravillosos.com/cienpreguntas/tema020.html>
- ANÓNIMO. 2008. Environmental Science Published for Everybody Round the Earth. http://www.atmosphere.mpg.de/enid/Introducci_n_al_Clima/_Clima_en_las_ciudades_445.html.



Capítulo 2

Bases químicas: estructuras

Parte 2 Biomoléculas

Ana M. Campos

Biomoléculas

Ana M. Campos*

Palabras clave: proteína, carbohidrato, polisacárido, lípido, ácido graso, ácido nucleico, nucleósido, nucleótido.

2.9. Ejercicio para discusión en clase

Las tablas de composición de los alimentos son el instrumento que permite conocer su aporte energético. Se utilizan para valorar la ingesta de energía de acuerdo con el tipo de nutriente, así como para planear dietas individuales y para colectividades, en personas sanas o enfermas.

- a) Selecciona uno de los siguientes alimentos y busca la tabla de información nutricional que lo acompaña: leche entera, leche descremada, leche deslactosada, atún enlatado, jamón, cereales para el desayuno, pan, galletas y mantequilla.
- b) ¿Cuáles son las sustancias presentes en las tablas para cada alimento?
- c) ¿Cuál de estos alimentos tiene un mayor contenido de proteína? ¿Cuál tiene un mayor contenido de carbohidratos? ¿Cuál tiene el mayor contenido de grasas?
- d) ¿Dentro de qué tipo de sustancias podría clasificar los azúcares?
- e) ¿Qué es una grasa saturada o insaturada?
- f) ¿Cuál es la estructura química de cada una de las sustancias que se encuentran en las tablas nutricionales y cuáles son sus funciones?

* Química, Ph.D. E-mail: ana.campos@utadeo.edu.co

Después de discutir cuáles sustancias están presentes en los alimentos que consumimos, vamos a ver en detalle cómo es su estructura química y cuáles son sus funciones.

2.10. Introducción a las biomoléculas

Aunque se puede definir una biomolécula como una "macromolécula con funciones biológicas" estrictamente con base en su peso molecular, la distinción entre lo que llamamos biomoléculas y las que no lo son se realiza porque sus propiedades están influenciadas en gran medida por sus relaciones estructurales y sus funciones biológicas, y no sólo por sus propiedades químicas o por los elementos que la componen.

Así, en general, consideramos que una proteína como la mioglobina es una biomolécula no solamente por su gran tamaño y peso molecular, sino porque sus propiedades van mucho más allá del conjunto de aminoácidos que las constituyen. Otra proteína como el colágeno, tiene una naturaleza similar pero propiedades químicas muy distintas, lo cual le confiere un papel diferente tanto en los organismos como en su aplicación a la tecnología de productos comerciales.

Las biomoléculas están relacionadas con características de los alimentos como el color (carotenoides), la textura (gelatina, colágeno), la retención de agua, y muchas de ellas tienen un mayor valor nutritivo o aportan beneficios a la salud humana (fitoesteroles que bajan el colesterol o los famosos ácidos grasos omega).

Por tanto, conocer las propiedades químicas de estas biomoléculas nos brinda las herramientas necesarias para comprender el fundamento de los procesos en los que intervienen.

Las macromoléculas son polímeros gigantes (*poli* = muchos; *mer* = unidad) constituidos por enlaces covalentes de moléculas más pequeñas llamadas monómeros. Estos monómeros pueden ser diferentes o no, pero siempre tienen estructuras químicas similares. Cada biomolécula realiza diferentes funciones en los organismos: almacenamiento de energía, sostén estructural, protección, catálisis, defensa, regulación, movimiento y herencia. Las funciones de las biomoléculas están directamente relacionadas con la forma y la estructura química de sus monómeros.

Debido a que las macromoléculas son estructuras complejas, contienen muchos grupos funcionales diferentes. Por ejemplo, una proteína puede contener grupos funcionales hidrofóbicos, otros polares y cargados que pueden darle propiedades específicas a sitios particulares en su estructura. Estas características determinan las formas y las interacciones tanto con otras macromoléculas como con moléculas más pequeñas.

2.11. Clasificación

En términos generales cuando se unen dos monómeros para la formación de un enlace químico y se elimina una molécula de agua, se habla de una reacción de condensación (figura 2.24).

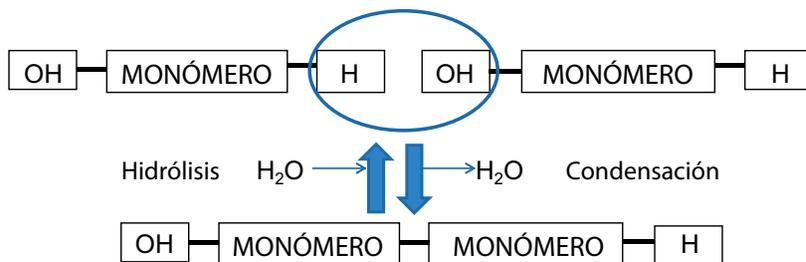


Figura 2.24. Esquema de las reacciones de condensación e hidrólisis en biomoléculas.

Si la reacción ocurre al contrario, esto es, se rompe el enlace con la adición de una molécula de agua y se regeneran los monómeros originales se habla de reacciones de hidrólisis. Los organismos vivos juegan con reacciones de hidrólisis y condensación para la construcción de sus biomoléculas.

Los tipos principales de macromoléculas biológicamente activas son las proteínas (formadas por cadenas lineales de aminoácidos), los ácidos nucleicos (ADN y ARN) formados por bases nucleotídicas (purinas y pirimidinas), los polisacáridos formados por monosacáridos y los lípidos como los triglicéridos (formados por glicerol y ácidos grasos).

Los aminoácidos de las proteínas están unidos por enlaces peptídicos, los monosacáridos por enlaces glicosídicos; y tanto los lípidos como los triglicéridos y ácidos nucleicos por enlaces éster o fosfodiéster (tabla 2.2).

Biomolécula	Ejemplos en organismos	Funciones principales	Bloques de armado	¿Qué más a saber?
Proteínas	Proteínas estructurales; enzimas	Las enzimas: control de las reacciones químicas.	Aminoácidos.	Las proteínas son las macromoléculas más abundantes en animales.
Polisacáridos	Almidones, celulosa, quitina	Los polímeros de glucosa son la fuente principal de la energía para todos los organismos.	Monosacáridos.	Las paredes celulares de las plantas están compuestas de celulosa.
Lípidos	Grasas, aceites, ceras, esteroides, hormonas, glicerosfosfolípidos	Los lípidos y glicerosfosfolípidos son parte fundamental de las membranas celulares.	Los triglicéridos son ésteres formados de ácidos grasos y glicerol.	Los lípidos son no polares: no pueden mezclarse con el agua o ser disueltos en ésta.
Ácidos nucleicos	ADN y ARN Ácido desoxirribonucleico: ADN Ácido ribonucleico: ARN	Almacenan y transmiten la información genética para todos los organismos.	Nucleótidos.	El ADN contiene el código genético para todos los organismos.

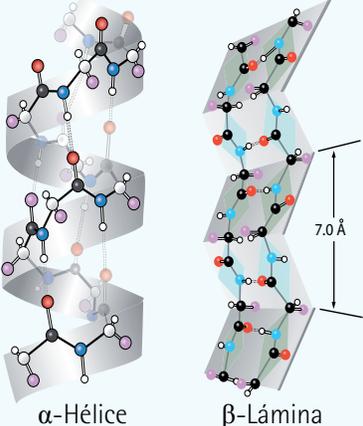
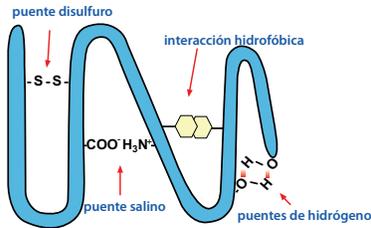
Tabla 2.2. Bloques de armado de los organismos.

¿Recuerdas en la discusión inicial, cuáles eran los alimentos más ricos en proteínas?

2.12. Proteínas

Las proteínas son el resultado de la unión de aminoácidos y participan en actividades de vital importancia como son el sostén estructural de algunos organismos, la catálisis, el transporte, la defensa, la regulación y el movimiento. Cada proteína tiene una secuencia de aminoácidos característica, sin embargo no toda proteína contiene todos los aminoácidos, ni tampoco en la misma proporción, por ello la diversidad en la cantidad y el tipo de aminoácidos es la fuente de la gran variedad de estructuras y funciones proteicas (tabla 2.3).

Tabla 2.3
Niveles
organizacionales
de las proteínas.

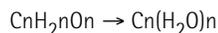
Estructura	Organización	Ejemplo
Primaria	Secuencia de aminoácidos	Ala-Tyr-Asp-Gly-Val
Secundaria	<p>Es el plegamiento regular que la cadena de aminoácidos adopta gracias a la formación de puentes de hidrógeno entre los átomos que forman el enlace peptídico. Puede ser de dos tipos:</p> <p style="text-align: center;">α-Hélice β-Lámina (hoja plegada-β)</p>	 <p style="text-align: center;">α-Hélice β-Lámina</p>
Terciaria	<p>Corresponde al modo en el que la cadena polipeptídica se pliega en el espacio, es decir, la disposición de los dominios en el espacio. Esta conformación se mantiene estable gracias a la existencia de enlaces o interacciones entre los radicales R de los aminoácidos:</p> <ul style="list-style-type: none"> * Puente disulfuro entre los radicales de los aminoácidos de cisteína. * Puentes de hidrógeno. * Interacciones de van der Waals. * Interacciones hidrófobas. 	<p style="text-align: center;">ESTRUCTURA TERCIARIA</p> 
Cuaternaria	<p>Unión mediante interacciones o enlaces débiles (no covalentes) de varias cadenas polipeptídicas con estructura terciaria, para formar un complejo proteico. Cada una de estas cadenas polipeptídicas recibe el nombre de protómero. El número de protómeros varía desde dos como en la hexoquinasa, cuatro como en la hemoglobina, o muchos como la cápside del virus de la poliomielitis que consta de 60 unidades proteicas.</p>	

¿Cuáles son las estructuras de los aminoácidos que constituyen las proteínas y cuáles de ellos son esenciales en la dieta humana? Puedes consultar todo acerca de los aminoácidos y la formación de proteínas en el sitio web: <http://www.johnkyrk.com/aminoacid.esp.html>

2.13. Carbohidratos

Los carbohidratos son las moléculas orgánicas más abundantes en la naturaleza. Su papel principal es proporcionar una fuente fácilmente utilizable de energía para mantener las funciones celulares; se encuentran en la membrana celular ya que median algunas formas de comunicación intercelular, funcionan como componentes estructurales de muchos organismos (paredes celulares de las bacterias, exoesqueleto de muchos invertebrados y celulosa de las plantas). De otro lado, los carbohidratos constituyen por volumen de producción y consumo, la parte más importante de la tecnología agroalimentaria, especialmente teniendo en cuenta que comparados con grasas y lípidos, muchos carbohidratos requieren procesos de extracción y/o purificación (azúcar, almidón, jarabes, etc.).

Los monosacáridos son una familia de sustancias ampliamente reconocidas entre los alimentos, se caracterizan por obedecer a la fórmula empírica:



Por tanto, están constituidos por carbono, hidrógeno y oxígeno en proporción

tal que pueden representarse como si cada átomo de carbono estuviese unido a una molécula de agua, cosa que no responde en absoluto a la realidad.

Químicamente, los monosacáridos que constituyen los carbohidratos son polihidroxialdeídos o polihidroxicetonas (figura 2.25). Las cadenas carbonadas de los monosacáridos pueden tener entre 3 y 7 átomos de carbono.

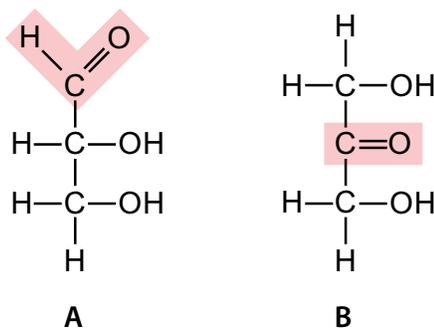


Figura 2.25. Los monosacáridos son polihidroxialdeídos (A) o polihidroxicetonas (B).

2.13.1. Clasificación

Por su naturaleza química, es conveniente considerar los diferentes tipos de carbohidratos divididos por orden de complejidad creciente (figura 2.26):

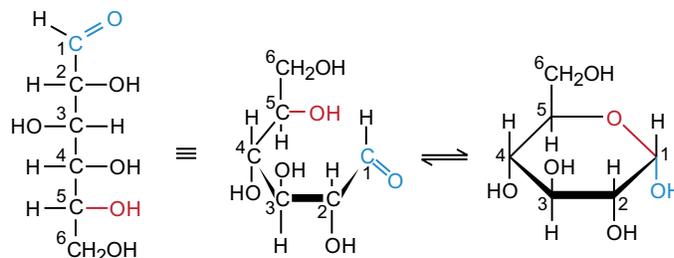


Figura 2.26. Clasificación de los Carbohidratos.

Los monosacáridos son los azúcares simples a partir de los cuales se constituyen las formas oligoméricas (entre 2 y 10 unidades) y poliméricas (mayor de 10 unidades).

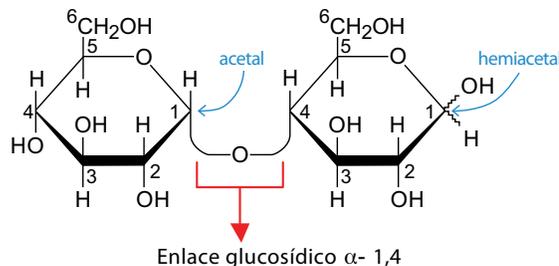
Las plantas producen monosacáridos mediante la fotosíntesis y los animales los obtienen directa o indirectamente de ellas. Además, todas las células vivas contienen el monosacárido glucosa (figura 2.27), que es usado como fuente de energía ya que éste es modificado mediante una serie de reacciones en las cuales se libera energía y se produce dióxido de carbono.

Figura 2.27.
Estructuras lineal y cíclica de la glucosa.



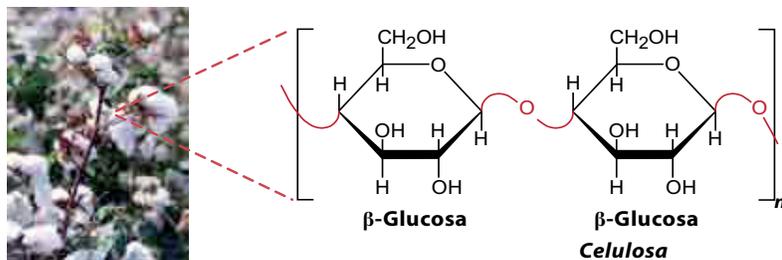
Los monosacáridos se unen mediante enlaces covalentes por medio de reacciones de condensación para la formación de enlaces glucosídicos. Así por ejemplo, el azúcar de mesa (sacarosa) se forma a partir de la unión de una molécula de glucosa y una de fructosa, mientras que la maltosa contiene dos moléculas de glucosa (figura 2.28).

Figura 2.28.
Estructura del disacárido maltosa.



De otro lado, las cadenas gigantes (de más de 10 unidades) de monosacáridos, llamadas polisacáridos, también están unidas por enlaces glicosídicos. El *almidón* por ejemplo, es un polisacárido de α -glucosa mientras que *la celulosa* es un polisacárido de glucosa conectada por medio de enlaces β (figura 2.29).

Figura 2.29.
Estructura del polisacárido celulosa.
Foto:
Unidad de Estadística y Análisis Económico - Conalgodón.



El almidón y el glucógeno son polisacáridos de reserva energética para las plantas y los animales, respectivamente, ya que son fácilmente hidrolizados a los monómeros de glucosa, que a su vez puede ser degradada para producir energía. Otros polisacáridos como la celulosa y la quitina tienen funciones de soporte estructural en las plantas y algunos animales respectivamente.

¿Sabes por qué los seres humanos podemos consumir almidón pero no celulosa como fuente de energía?

¿Por qué las estructuras de los monosacáridos pueden ser abiertas o cíclicas?

¿Cuál es el significado de α o β ? Los azúcares, al igual que todos los compuestos de carbono, tienen estructuras tridimensionales y éstas se distinguen porque tienen propiedades físicas diferentes tales como el punto de fusión o la rotación óptica. Así, cuando los carbohidratos se encuentran en sus formas cíclicas pueden existir dos posibilidades para la posición del grupo hidroxilo asociado al carbono anómérico como podemos verlo en la figura 2.30.

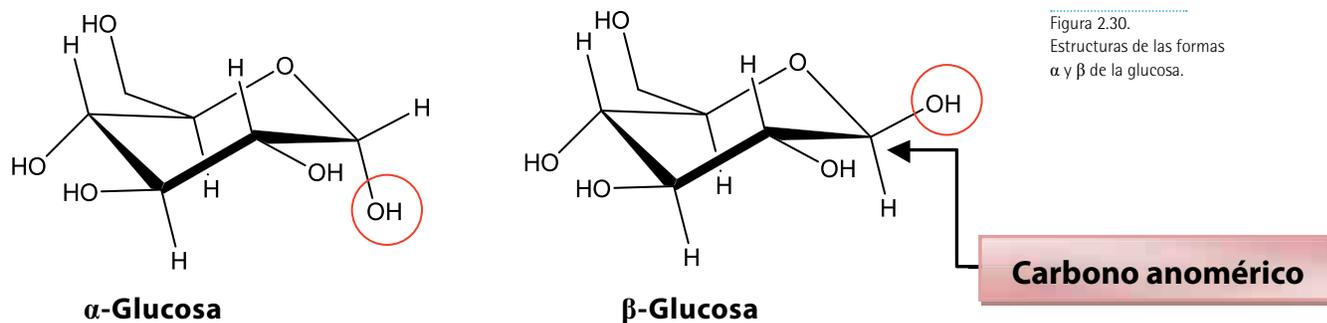


Figura 2.30.
Estructuras de las formas α y β de la glucosa.

Algunos carbohidratos están químicamente modificados, esto significa que otro tipo de grupos funcionales han sido adicionados a sus estructuras como grupos fosfato, amino, amido, carboxilo, entre otros. La presencia de cualquiera de dichos grupos funcionales le proporciona al azúcar diversas características cambiando su forma y por tanto su funcionalidad. Así por ejemplo, los derivados fosfatados son las formas biológicamente más activas de los azúcares. Veamos varios ejemplos (figura 2.31).

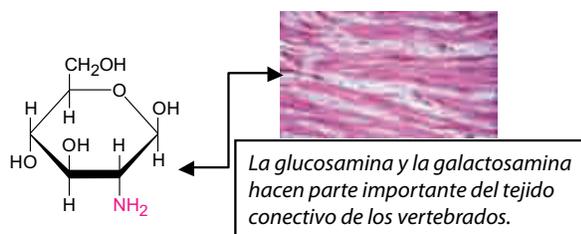
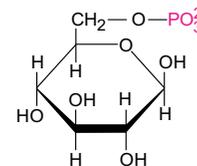
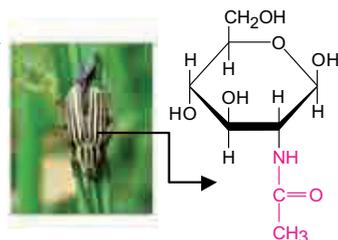


Figura 2.31.
Algunos derivados de azúcares
y sus funciones biológicas.



Los derivados fosfatados están involucrados en los procesos metabólicos para la producción de energía.

Fotografía:
María de la Paz Chaparro.



Los esqueletos de muchos insectos están conformados por "quitina", el cual es un polímero de N-acetilglucosamina.

2.14. Ácidos nucleicos

Hay dos tipos de ácidos nucleicos: el ácido desoxirribonucleico (ADN) y el ácido ribonucleico (ARN). El ADN contiene toda la información genética de un organismo y controla el crecimiento y la división celular. La información genética almacenada en el ADN se transcribe al ARN y la información en éste puede ser transferida para la síntesis de todas las proteínas necesarias para la estructura y la función celular.

¿Cuál es la estructura química que le permite al ADN y al ARN tener dichas propiedades? Los ácidos nucleicos son polímeros de monómeros llamados nucleótidos (figura 2.32), cada uno compuesto de un azúcar pentosa (es decir, con cinco átomos de carbono), un grupo fosfato (P) y una base

nitrogenada que puede ser una pirimidina o una purina (figura 2.33).

Las bases nitrogenadas son las que contienen la información genética, y los azúcares y los fosfatos tienen una función estructural formando el esqueleto del polinucleótido.

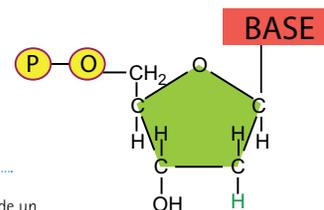


Figura 2.32.
Estructura básica de un
desoxirribonucleótido.

En el caso del ADN las bases son dos purinas A (adenina) y G (guanina) y dos pirimi-

dinas T (timina) y C (citosina). En el ARN son cuatro bases, dos purinas y dos pirimidinas, A y G y C y U (uracilo) (figura 2.33).

Las bases se unen al carbono 1' del azúcar y el fosfato en el carbono 5' para formar el nucleótido (figura 2.34).

Los nucleótidos se unen para formar polinucleótidos por enlaces denominados *fosfodiéster* entre el OH⁻ del carbono 3' de un nucleótido y el fosfato del carbono 5' del siguiente nucleótido (figura 2.35)

¿Y cómo está conformada la estructura del ADN? La singularidad del ADN reside en su secuencia de bases nitrogenadas, ya que sólo hay cuatro y por tanto sólo cuatro desoxi-nucleótidos. El ADN está formado por dos cadenas de polinucleótidos unidas entre sí por *puentes de hidrógeno* específicos entre las bases. Se aparean A con T y G con C (figuras 2.36 y 2.37).

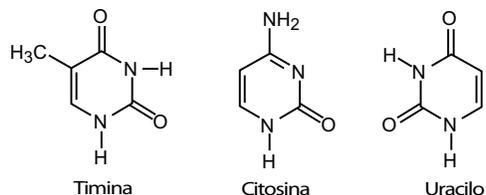
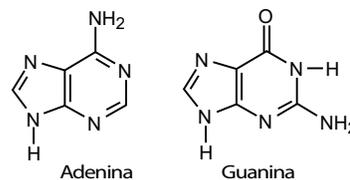


Figura 2.33.
Bases nitrogenadas.

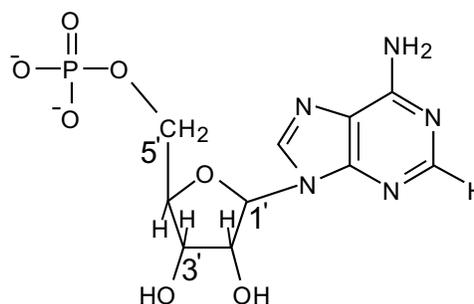


Figura 2.34.
Estructura de un nucleótido.

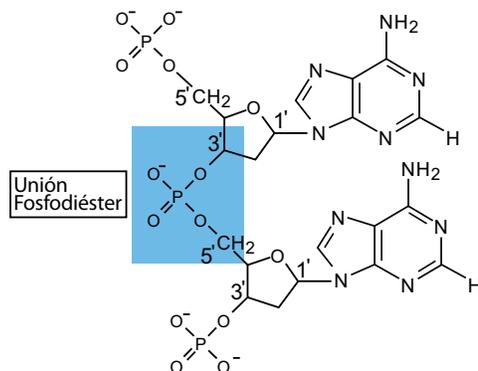


Figura 2.35.
Estructura de un polinucleótido.

Figura 2.37.
Estructura del ADN.

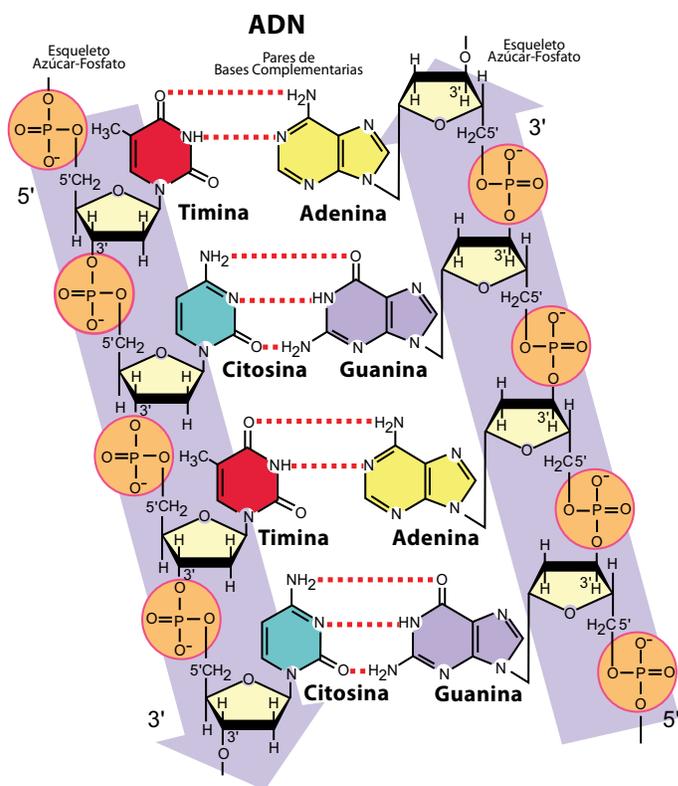
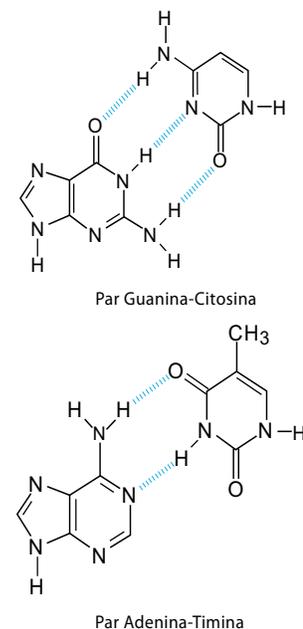


Figura 2.36.
Estructura del apareamiento de las bases nitrogenadas por medio de puentes de hidrógeno.



Los ácidos ribonucleicos, igualmente, están formados por cuatro monómeros diferentes, pero los nucleótidos difieren a los del ADN. En el ARN, los nucleótidos se denominan *ribonucleótidos* y contienen ribosa en lugar de desoxirribosa y la base uracilo (U) en lugar de la timina (T), las demás bases son iguales.

De otro lado, existen otros nucleótidos muy importantes con otras funciones a nivel celular: el ATP (adenosina trifosfato), el cual actúa como transductor de energía en muchas reacciones; el GTP (guanosina trifosfato), que sirve como fuente energética

en la síntesis de proteínas y el AMP (adenosina monofosfato), que en su forma cíclica es un nucleótido esencial en la acción hormonal y la transmisión de información del sistema nervioso.

Navega en el sitio web: <http://www.johnkyrk.com/DNAanatomy.esp.html> y conoce más acerca de la estructura del ADN y el ARN.

2.15. Lípidos

Los lípidos se clasifican tomando como base una propiedad física en lugar de su estructura química: "su solubilidad en solventes no polares". Estos compuestos presentan una gran variedad de estructuras, entre ellas: las grasas, los aceites, las ceras, los fosfolípidos, los esfingolípidos, glicero-fosfolípidos, los terpenos, los esteroides, fosfoglicéridos y algunas vitaminas.

Químicamente las grasas y los aceites son triglicéridos, es decir, ésteres del glicerol con ácidos grasos (figura 2.38). Se llaman grasas si son sólidos a 20 °C y si son líquidos se llaman aceites.

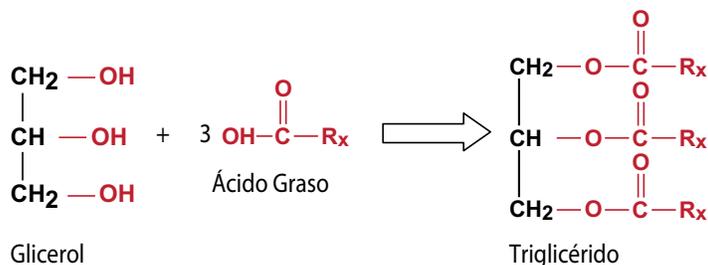


Figura 2.38. Formación y estructura de un triglicérido.

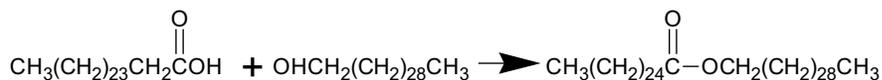
¿Y que es un ácido graso? Son ácidos orgánicos de cadena larga que poseen de 4 a 36 átomos de carbono. Los ácidos grasos más comunes que existen en forma natural contienen entre 12 y 20 átomos de carbono y pueden ser saturados o insaturados. Algunos ejemplos se encuentran en la tabla 2.4.

Nombre	Fuente	Estructura
Láurico	Aceite de laurel y coco	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{10} \text{COOH}$
Mirístico	Aceite de palma y coco	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{12} \text{COOH}$
Palmítico	Grasa animal y aceite de palma	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_{14} \text{COOH}$
Palmitoleico	Grasa animal y vegetal	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_5 \text{CH} = \text{CH} (\text{CH}_2)_7 \text{COOH}$
Linoleico	Aceite de maní, maíz y soya	$\text{CH}_3 (\text{CH}_2)_4 (\text{CH} = \text{CHCH}_2)_2 (\text{CH}_2)_6 \text{COOH}$

Tabla 2.4. Ácidos grasos comunes.

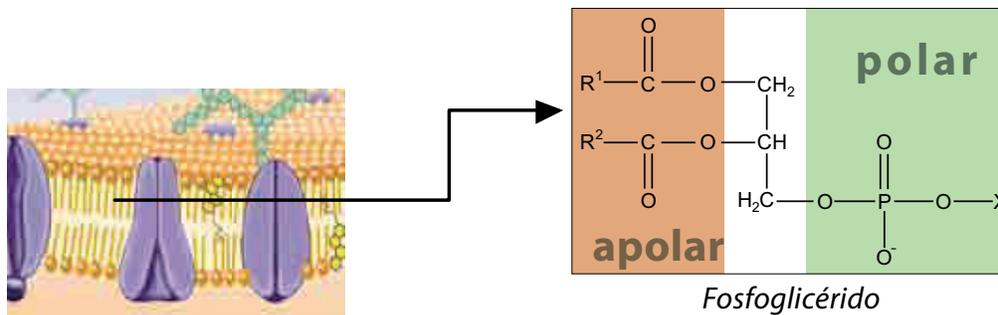
Las ceras son ésteres formados por ácidos grasos de cadena larga con alcoholes de cadena larga. Por ejemplo, la cera de abeja está compuesta por un ácido carboxílico de 26 carbonos y un alcohol de 30 carbonos (figura 2.39).

Figura 2.39.
Estructura de la
cera de abeja.



De otro lado, los lípidos que contienen grupos fosfato se llaman fosfolípidos, entre los cuales se encuentran los fosfoglicéridos y los esfingolípidos. Los fosfoglicéridos son los componentes principales de las membranas celulares, también son llamados fosfoacilgliceroles, muy parecidos a los triglicéridos, sólo que el grupo terminal OH del carbono 3 del glicerol forma un éster con el ácido fosfórico en lugar del ácido graso (figura 2.40):

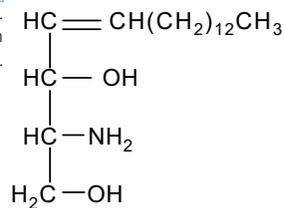
Figura 2.40.
Fosfoglicéridos:
componentes
esenciales de
las membranas
celulares.



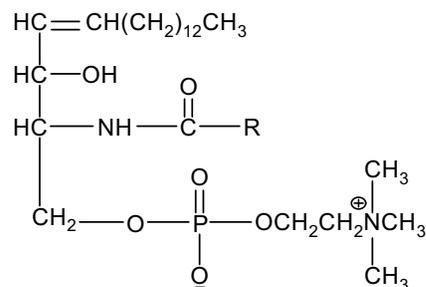
Membrana celular

Los esfingolípidos se encuentran también en las membranas celulares, son los principales componentes lipídicos de las vainas de la mielina en las fibras nerviosas, y tienen esfingosina en lugar del glicerol (figura 2.41):

Figura 2.41.
Estructura de un
esfingolípido.



Esfingosina



Esfingomielina

Algunas vitaminas se clasifican dentro de los lípidos y para el organismo deben ser incorporadas en la dieta pues éste no las sintetiza. Cuatro vitaminas (A, D, E y K) son lípidos. El β -caroteno, presente en muchos vegetales, es la principal fuente de vitamina A, ya que a partir de una molécula de caroteno se obtiene ésta vitamina, la cual tiene un rol muy importante en la visión. La vitamina D regula la absorción de calcio desde el intestino, la vitamina E (Figura 2.42) es un agente antioxidante y la vitamina K es esencial para la formación de coágulos sanguíneos.

Finalmente encontramos las hormonas, las cuales son mensajeros químicos transportados por la sangre y llevan al tejido seleccionado el encargo de estimular o inhibir un proceso determinado. Muchas hormonas son *esteroides*, los cuales contienen un sistema compuesto por tres anillos de seis miembros y uno de cinco. Dado que los esteroides son compuestos no polares, son lípidos. Uno de los esteroides más abundantes en los organismos es el colesterol (figura 2.42), el precursor de todos los demás esteroides. Dentro de las hormonas esteroides se encuentran los glucocorticoides, mineralocorticoides, andrógenos, estrógenos y progestinas.

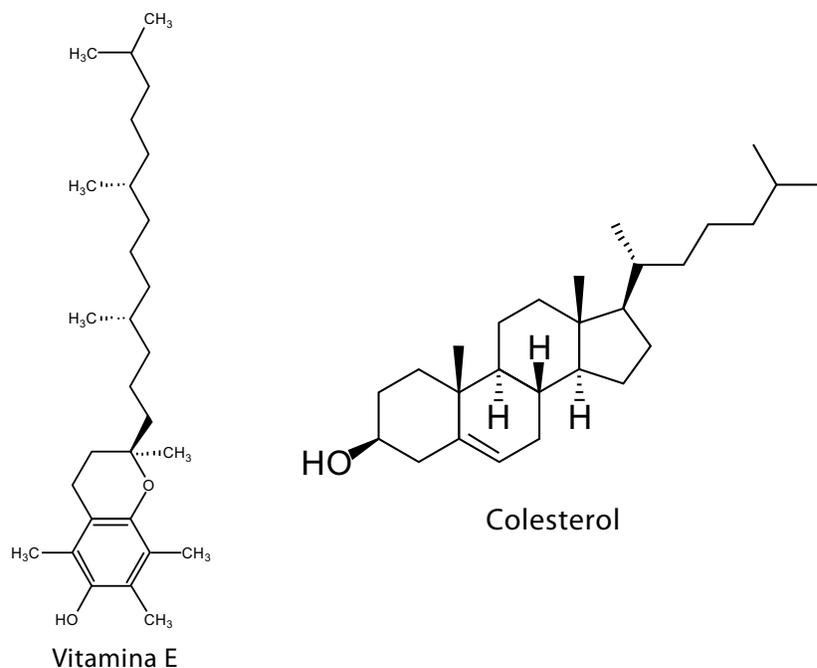


Figura 2.42.
Estructura del
colesterol y de la
vitamina E.

2.16. Cuestionario

Después de conocer mejor las biomoléculas, realice la siguiente lectura y conteste las preguntas que están al final de ésta.

¡Qué sabrosa es la cerveza!

Plinio Sosa

Si usted acostumbra acompañar sus comidas con una refrescante cerveza, déjeme decirle que hace usted bien. La cerveza es uno de los alimentos más antiguos en la historia de la humanidad y, sin lugar a dudas, se ha bebido a lo largo y ancho de este planeta durante miles de años. De hecho, la cerveza es más vieja que el pan. Cerca del año 3500 a.C. ya se fermentaban los granos para producir cerveza. Esto es dos mil años antes de que se usaran en la fabricación del pan.

Aunque debido a su contenido de alcohol comparte la mala fama de todas las bebidas alcohólicas, se trata en realidad de un alimento completo ya que contiene agua, carbohidratos, proteínas y micronutrientes.

El principal componente de la cerveza es el agua, que representa el 93% en peso de la bebida. Comparada con otras bebidas alcohólicas, la cerveza es mejor para apagar la sed porque contiene menos alcohol por volumen y su alto contenido de agua compensa con creces el efecto deshidratante del alcohol. Más aún, dado que la mayoría de las cervezas son isotónicas (es decir, que tienen la misma presión osmótica que los fluidos corporales), prácticamente no afectan el balance de agua del cuerpo.

Los carbohidratos provenientes de la malta y la cebada son también muy importantes. Una lata contiene alrededor de 10 g de carbohidratos. Aproximadamente 1 g (de esos 10) son azúcar fermentable. Lo demás son dextrinas (productos intermedios obtenidos durante la transformación del almidón en maltosa y D-glucosa). Como es bien sabido, los carbohidratos son una fuente importante de energía. Una lata de cerveza provee cerca de 120 kcal (compare con 240 kcal de un refresco de cola y 200 kcal de una leche malteada). Otra diferencia con otros alimentos dulces como los caramelos y los refrescos es que la cerveza no provoca deterioro dental. El alcohol mismo también es una fuente de energía y provee cerca de 4,1 kcal por gramo.

Además, la cerveza incluye pequeñas cantidades de fibra como la celulosa y la pectina (compuestos que constituyen las paredes celulares de las plantas). Las cervezas oscuras incluyen 0,7 g de fibra por lata, mientras que cervezas más ligeras contienen menos de la mitad de esa cantidad.

Contrario a la opinión popular, la cerveza no engorda puesto que no contiene grasas. Lo que sí es cierto es que a aquéllos con problemas de obesidad les será más difícil adelgazar si no disminuyen su consumo de cerveza, porque el cuerpo quema preferentemente los carbohidratos provenientes de la cerveza antes que la grasa del cuerpo. De hecho, las típicas panzas de los bebedores fuertes son provocadas probablemente por los efectos del alcohol como aperitivo. En la cerveza, en particular, esto es parcialmente contrarrestado por el contenido de dióxido de carbono de la cerveza el cual hace que los comensales se sientan pronto satisfechos. Las bebidas carbonatadas también promueven la formación de ácido en el estómago (ayudando a la digestión) y estimulan el flujo de sangre hacia los músculos, el cerebro, los pulmones y los riñones.

Otro hecho que puede sorprender es su relativamente alto contenido de proteína y vitaminas. La cerveza contiene cerca de 1,4 g de proteína por lata, una séptima parte de esa cantidad son directamente aminoácidos. Éstos realizan funciones metabólicas muy importantes. Están involucrados en la activación de enzimas, en el control del pH del cuerpo y en la conversión de energía para su uso en los músculos. La malta es la principal fuente de estos aminoácidos y las cervezas fabricadas exclusivamente de malta son más ricas en proteína.

Quizás sea aún más sorprendente que la cerveza también contiene vitaminas del complejo B solubles en agua (3 g por lata). Por tanto, es rica en niacina, ácido pantoténico, piridoxina y riboflavina, aunque es relativamente pobre sólo en dos vitaminas B: la tiamina y la biotina. También contiene cantidades significativas (18 g por pinta) de ácido fólico (una vitamina tomada por las mujeres embarazadas para reducir la incidencia de anomalía espinal en el feto).

Otro beneficio de beber cerveza es que, a diferencia de otras bebidas, contiene niveles relativamente bajos de sodio. Típicamente, la relación sodio:potasio es sólo 1:4 comparada con la relación 29:1 de algunas bebidas deportivas. Los niveles de calcio son también relativamente bajos (sólo la mitad de lo que se encuentra en el vino blanco) mientras que el contenido de nitrato (aprox. 3 g por lata) está bastante debajo de del máximo nivel establecido por la Organización Mundial de la Salud.

Metales potencialmente tóxicos como cadmio, cromo, cobalto, plomo, mercurio y estaño están virtualmente ausentes de esta bebida. Esto es debido a que, durante la fermentación, los grupos sulfuro en la levadura actúan como esponja para la mayoría de los metales pesados, sacándolos de la solución. Las células de la levadura son extremadamente sensibles al ambiente y fácilmente envenenadas por los metales que son tóxicos para los seres humanos. La levadura sirve para saber si una cerveza está o no en buenas condiciones. Si sobrevivió para producir la cerveza entonces se puede beber. Otra razón es que generalmente las cervecerías usan agua de manantial, la cual está relativamente libre de aditivos químicos y no ha estado en contacto con el metal de las viejas tuberías.

Además de su bajo contenido de metales, otra ventaja de la cerveza son sus propiedades estériles y antisépticas. De hecho, hace 300 años era más seguro beber cerveza que el agua de los ríos y lagos porque el agua utilizada en la fabricación de la cerveza había sido hervida previamente. En el siglo XII, los monjes alemanes añadieron lúpulo a su cerveza con fines medicinales. El lúpulo también fue agregado a la cerveza flamenca no sólo para darle su sabor amargo típico, sino para que pudiera sobrevivir el transporte y el almacenaje sin echarse a perder. Incluso en nuestros días, es más fácil transportar la cerveza que el agua o la leche, en cuanto a contaminación bacteriológica se refiere. Unas sustancias llamadas iso- α -ácidos, provenientes del lúpulo, poseen propiedades antibacterianas además de que el alcohol mismo también es un antiséptico.

Aún más, el proceso de ebullición del mosto (el líquido extraído de los granos durante el machacado) antes de la fermentación asegura la ausencia de microorganismos. Incluso en el raro caso en que las pocas especies de bacterias que pueden sobrevivir en la cerveza estén presentes, lo único que afectan son el sabor y la apariencia, sin que representen un riesgo serio para la salud.

Investigaciones recientes relacionan la presencia de los iso- α -ácidos con la prevención de la osteoporosis en la vejez. Aparentemente, los iso- α -ácidos bloquean los llamados receptores pE2 inhibiendo de este modo la reabsorción de los huesos viejos.

Hasta donde se sabe, beber cantidades moderadas de cerveza no tiene efectos adversos sobre la salud humana. De hecho, las investigaciones recientes sugieren que beber cantidades moderadas de cerveza puede incluso ser benéfico para la salud. En otros estudios se ha encontrado que quienes beben una cerveza diaria presentan menos riesgo de contraer una enfermedad del corazón que los grandes bebedores e incluso que los abstemios. Las lipoproteínas, pueden ser lipoproteínas de baja densidad (LDL, por sus siglas en inglés) o lipoproteínas de alta densidad (HDL, por sus siglas en inglés). Aparentemente, beber alcohol aumenta la cantidad de lipoproteínas HDL en el torrente sanguíneo. Altos niveles de colesterol HDL y bajos niveles de colesterol LDL en la sangre, asociados con toma de alcohol moderada, reducen el riesgo de ataques al corazón. El colesterol LDL, fibroso y con forma de cuerda, se cuelga de las paredes arteriales formando una especie de telarañas que son las causantes de los bloqueos de la arteriosclerosis. El colesterol HDL, fuertemente empacado con forma de bolitas, al fluir a través de las arterias arrastra las cadenas de colesterol LDL, deshaciendo la telaraña y limpiando de este modo las arterias.

Otro beneficio bien conocido del consumo moderado de alcohol es su relación con la reducción de la incidencia de cálculos biliares. Éstos normalmente se forman cuando la bilis se sobesatura de colesterol. Las investigaciones sugieren que el alcohol puede disminuir la cantidad de colesterol que el cuerpo produce reduciendo la tendencia a que se formen cálculos biliares.

El hígado de una persona de 70 kg puede procesar 7 g de alcohol por hora (más o menos media lata) hasta un máximo de 150 g durante 24 horas. Un consumo excesivo ocasional no causa daños duraderos (mientras no se manejen autos ni maquinaria pesada). En cambio, los excesos de cerveza frecuentes producen enfermedades cardíacas, cirrosis hepática, deterioro del control y los tiempos de respuesta así como terribles problemas familiares y sociales.

Si usted acostumbra acompañar sus comidas con una refrescante cerveza, hace usted bien porque, en realidad, cuando se ingiere como parte de una dieta balanceada, la cerveza es benéfica para la salud. Un promedio de una cerveza diaria es benéfico.

Pero, recuerde, no mucho más que eso.

Tomado de: Plinio Sosa, *Horizontes*. 1999. 4(7)13-16

- 1) La importancia biológica de los carbohidratos es incuestionable, ¿Cuáles son las fórmulas estructurales de los carbohidratos presentes en la cerveza?
- 2) ¿Cuál es la razón de la actividad óptica observada en los azúcares?
- 3) ¿Cuál es la diferencia estructural entre la celulosa y la pectina?
- 4) La malta es la fuente de aminoácidos en la cerveza. ¿Cuál es la estructura de los aminoácidos y cuáles de ellos son esenciales? ¿Por qué?
- 5) ¿Qué es una lipoproteína y cuál es su estructura básica? ¿Cuál es la diferencia entre las lipoproteínas LDL y HDL?

2.17. Bibliografía

2.17.1. Bibliografía general

BARCO, J. 2006. *Los lípidos: entre el bien y el mal*. Primera edición. Manizales: Universidad de Caldas.

McMURRY, J. 2004. *Química orgánica*. Sexta edición. México: International Thomson.

YURKANIS, P. 2007. *Fundamentos de química orgánica*. México: Pearson Prentice Hall.

2.17.2. Lecturas recomendadas

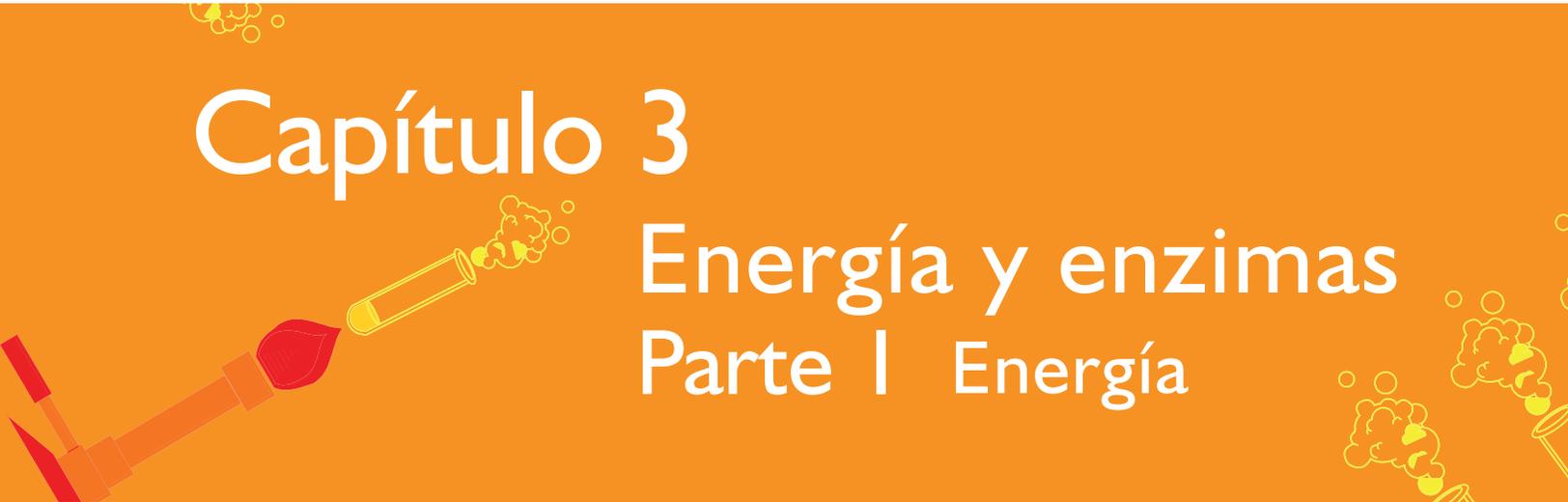
BUCHHOLZ K. y J. SEIBEL. 2008. «Industrial carbohydrate biotransformations». *Carbohydrate Research*. 343: 1966-1979.

SCHAAFSSMA, G. 2008. «Lactose and lactose derivatives as bioactive ingredients in human nutrition». *International Dairy Journal*. 18: 458-465.

2.17.3. Enlaces web de interés

<http://www.johnkyrk.com/aminoacid.esp.html>

<http://www.johnkyrk.com/DNAanatomy.esp.html>



Capítulo 3

Energía y enzimas Parte I Energía

Gladys Rozo Torres

Energía

Gladys Rozo Torres*

3.1. Flujos de energía en la biología

La célula y los seres vivos utilizan energía para moverse, reproducirse, crecer, vivir en un ambiente hostil y evolucionar. Así, el aspecto biológico es más que una forma, más que una configuración estática de componentes en un todo, hay un flujo continuo de materia y energía a través de un organismo vivo mientras que su forma se mantiene; por tanto, la comprensión de los aspectos biológicos está ligada a la comprensión de los procesos de transformación de materia y energía.

3.1.1. ¿Qué es la energía?

La energía se define de manera común como la capacidad de un cuerpo para producir trabajo, pero este enunciado tiene implícita la comprensión de las palabras fuerza y trabajo.

En el mundo existen interacciones fundamentales como las de masa y las de carga. En la figura 3.1 se ilustra una interacción másica, dos partículas se chocan y como consecuencia de esta interacción hay un efecto sobre el movimiento de los objetos, a este efecto se le denomina trabajo.

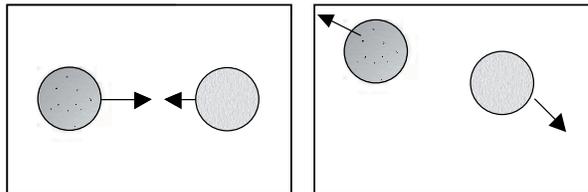


Figura 3.1.
Interacción másica de dos partículas. Choque que produce un cambio en la dirección y cantidad de movimiento.

* Química, M.Sc. E-mail: gladys.rozo@utadeo.edu.co

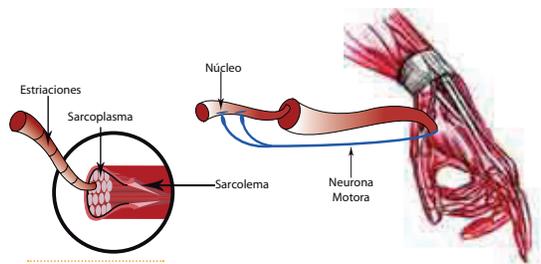


Figura 3.2.
Trabajo mecánico por tracción de filamentos en vertebrados
La tracción de los filamentos musculares permite el movimiento.

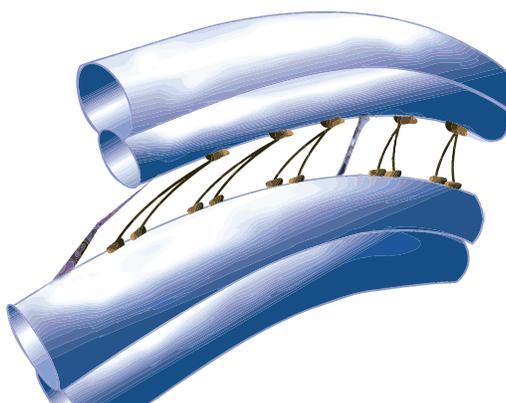


Figura 3.3.
Representación de un flagelo
Los flagelos realizan un trabajo mecánico para desplazarse.

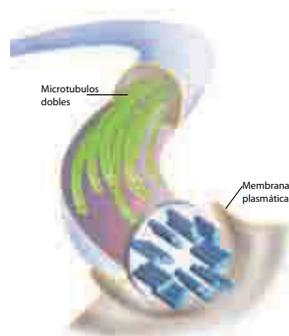


Figura 3.4.
Representación de un cilio
Los cilios sirven para realizar trabajo de movimiento.

Para entender mejor estos conceptos, busque en el diccionario la definición de interacciones y aplique esta descripción a las interacciones de masa y energía. Desde el punto de vista físico, **¿cuántas interacciones fundamentales existen?**

Si el objeto que se mueve tiene energía cinética, puede hacer trabajo. Esta es la ilustración de la definición de energía.

3.1.2. ¿Qué tipos de trabajo hace un ser vivo?

Un ser vivo realiza trabajo mecánico, químico, de concentración y de transporte. El trabajo mecánico le ayuda a desplazarse utilizando fuerzas intracelulares de tracción por medio de filamentos contráctiles, como los que se aprecian en la figura 3.2, y/o de movimiento por propulsión en estructuras como flagelos de bacterias o cilios (figuras 3.3 y 3.4). Todos los seres vivos realizan trabajo mecánico a expensas del trabajo químico.

El trabajo químico que hace un ser vivo se refiere a la síntesis de macromoléculas a partir de unidades más pequeñas llamadas monómeros. Los componentes macromoleculares (proteínas, ácidos nucleicos, carbohidratos y lípidos) de todas las células se sintetizan continuamente a partir de unidades estructurales pequeñas, mediante la utilización de enzimas. Todos los procesos de biosíntesis requieren energía y se pueden representar mediante la reacción:



En la tabla 3.1 se aprecia el trabajo de síntesis que hacen los seres vivos; la energía involucrada en cada enlace es cerca de 5 Kcal/mol.

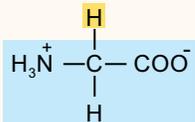
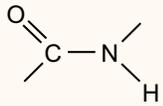
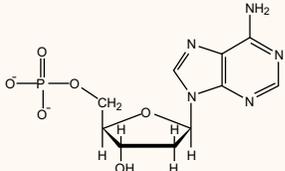
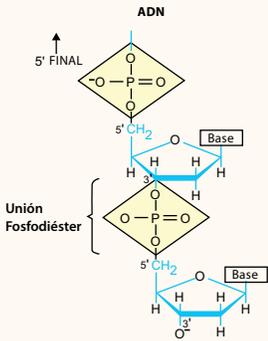
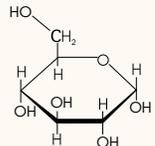
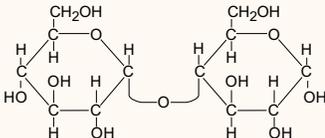
Macromolécula	Unidad estructural	Tipo de enlace	Energía por enlace kcal/mol
Proteína	Aminoácido  Glicina (Gly) G	Peptídico 	~5,0
Ácido nucleico	Mononucleótido  Adenosina 5'-desoximonofosfato	Fosfodiéster ADN 	~5,0
Carbohidrato (oligosacárido)	Monosacárido 	Glucosídico 	~3,0

Tabla 3.1. Trabajo de síntesis. Para cada macromolécula se ilustra la unidad estructural que la forma, el tipo de enlace y la energía involucrada en el proceso de síntesis.

El trabajo de concentración que realizan las células se refiere al transporte a través de la membrana celular en contra de su gradiente de concentración de moléculas que se mueven hacia el interior o el exterior de célula. La figura 3.5 ilustra una bomba que se encuentra en la membrana celular y que gasta energía para llevar moléculas del exterior al interior de la célula. Todas las

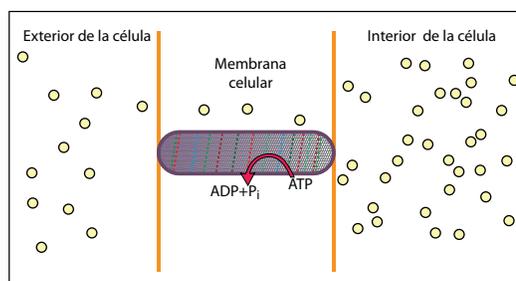
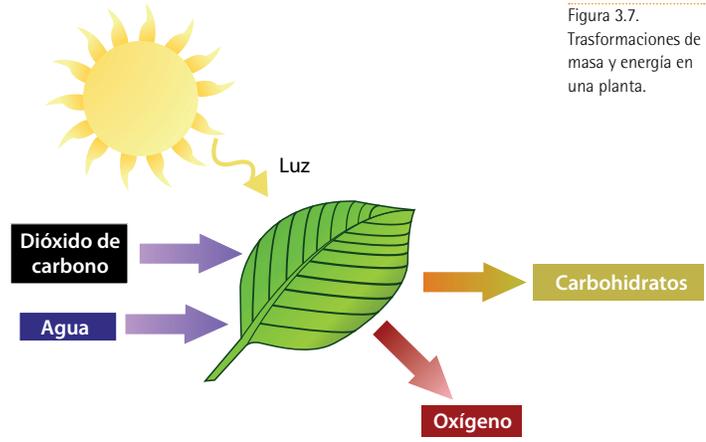
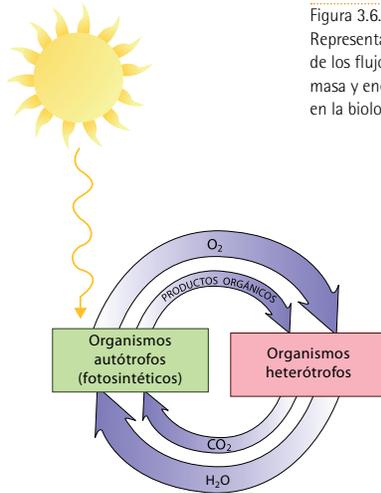


Figura 3.5. Una bomba transporta moléculas de un lugar de menor concentración (exterior de la célula) a uno de mayor concentración (interior de la célula), con gasto de energía.



células requieren transportar ciertas sustancias esenciales, de tal modo que su concentración intracelular sea mucho mayor que en el exterior o, por el contrario, transportan sustancias nocivas para la célula bombeándolas activamente hacia el exterior, aunque la concentración externa de la sustancia sea mayor que la interna. Al igual que el trabajo mecánico, el trabajo de concentración en la célula se realiza a costa del trabajo químico.

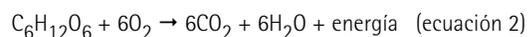
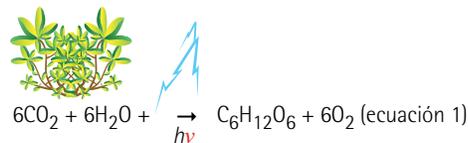
3.1.3. ¿Cómo es el flujo de energía a través de la biosfera?

Los seres vivos necesitan de un suministro constante de energía para realizar el trabajo biológico, esto significa que la vida en la Tierra depende de una fuente de energía –la energía que reciben los seres vivos proviene del Sol– y es atrapada mediante un proceso responsable de la producción de toda la materia orgánica que se conoce. De esta manera se establece un flujo unidireccional e irreversible de energía acompañado de un flujo de materia que

se puede evaluar con las transformaciones del carbono en CO_2 y de O_2 en H_2O , como se ilustra en la figura 3.6.

- ¿Qué es un proceso unidireccional e irreversible?
- ¿Cuál es el significado y cuáles son las posibles consecuencias de un flujo de energía unidireccional e irreversible para el mundo biológico?

Desde el punto de vista biológico, los procesos importantes son la fotosíntesis y la respiración como reacciones complementarias. En la fotosíntesis, se toma CO_2 , agua y energía solar y se producen carbohidratos y oxígeno. En la respiración, los carbohidratos y el oxígeno reaccionan para producir CO_2 , agua y energía, como se ilustra en la figura 3.7. En estas reacciones se establece un balance de masa y energía en ambos sentidos, de acuerdo con las ecuaciones:



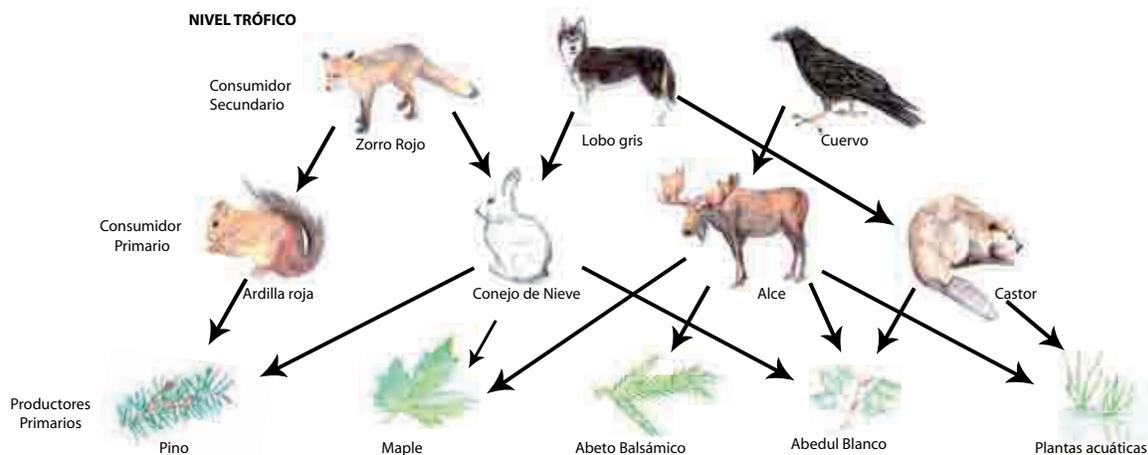


Figura 3.8.

Flujo de materia y energía en el mundo biológico.

Organización de cadenas alimentarias. Las flechas indican los flujos de materia y energía y los intrincados lazos que se crean entre los animales que no permiten decir que la energía tenga un estricto flujo unidireccional.

En la fotosíntesis la planta toma la energía del sol y la acumula en las cadenas carbonadas de los carbohidratos como $C_6H_{12}O_6$, en la respiración libera esta energía rompiendo dichas cadenas.

Las plantas y los animales respiran, pero sólo las plantas y otros productores (como las cianobacterias) pueden realizar fotosíntesis. El reservorio principal de CO_2 está en los océanos y en las rocas.

3.1.4. ¿Cuáles son las conversiones especializadas de energía?

La vida en la Tierra depende de la energía que proviene del Sol, no obstante, a su paso por la atmósfera la energía se disipa en diferentes formas, de modo que solamente una pequeña fracción llega a la Tierra y es utilizada para evaporar agua y hacer fotosíntesis. Una vez las plantas fijan la energía, su paso de un organismo a otro ocurre a través de la alimentación, como se ilustra en la figura 3.8. Las plantas y los animales se organizan en niveles alimentarios o tróficos formando cadenas de pocos eslabones. A medida que la energía almacenada

en cierto nivel trófico es utilizada y transformada en un nivel trófico superior, una gran parte se disipa, por tanto, la cantidad y calidad de energía que queda para el nivel trófico superior es cada vez menor. Aun así, no hay que considerar un flujo energético lineal en las cadenas alimentarias porque entre los organismos se crean complejas conexiones que los entrelazan. Sin embargo, esta explicación justifica las observaciones del ecólogo inglés Charles Elton, quien en 1927 describió la existencia de un número muy grande de plantas en comparación con los animales y entre los animales observó que hay un mayor número de herbívoros pequeños que de grandes depredadores. Sus observaciones son razonables si se tiene en cuenta que entre más alto esté un organismo en la cadena trófica, la energía que tiene a su disposición es menor y de menor calidad.

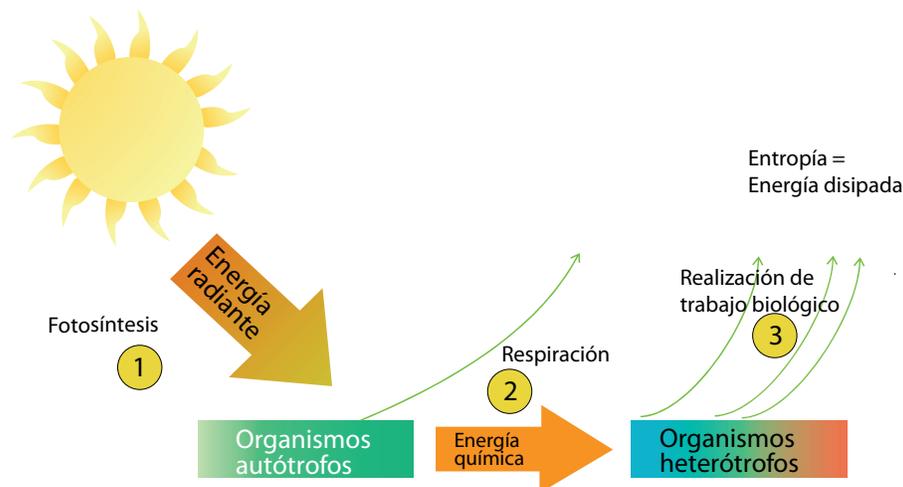


Figura 3.9.
Diagrama de flujo de un ecosistema
Los seres vivos necesitan de un suministro constante de energía para realizar diferentes formas de trabajo biológico.

El diagrama de flujo de un ecosistema se ilustra en la figura 3.9, donde aparece una relación entre el flujo unidireccional de la energía con el trabajo que realizan los seres vivos y la energía disipada de la cual no se puede obtener trabajo –que se llama entropía–. Como se aprecia en todas las transformaciones, se pierde energía en forma de calor que no puede usarse para hacer trabajo.

Busque en la literatura un balance de masa y energía donde muestre con valores cuánta de la energía solar se disipa en la atmósfera, cuánta es absorbida por las plantas y cuántos kilogramos de carbohidratos se acumulan las plantas. Investigue cuánta energía se gasta en los procesos de respiración. Discuta los resultados a la luz de la eficiencia de las transformaciones de energía.

3.2. Las leyes de la termodinámica

La termodinámica es una ciencia que estudia la energía. La palabra termodinámica proviene del griego *thermos*, que significa calor, y *dynamis*, que significa potencia. El nombre describe los intentos por convertir el calor en trabajo. En este documento, la termodinámica se presentará con un enfoque macroscópico; se espera que los estudiantes en un curso de termodinámica aprendan el enfoque microscópico que en realidad conlleva la interpretación de la evolución y el desarrollo biológico.

Como la termodinámica es el estudio del calor, vale la pena preguntar: ¿qué es el calor? Al calor siempre se le percibió como algo que producía la sensación de caliente, por lo que se cree que es fácil de comprender para la humanidad. Algunas frases comunes hoy como: flujo de calor, adición de calor, calor del cuerpo, calor de desecho, limitan el uso del calor a la transferencia de energía térmica durante un proceso (ver ejemplo en la figura 3.10). Aunque en el siglo XVIII y principios del XIX se sugirió que el calor era la manifestación a nivel molecular de la llamada fuerza vital, Lavoisier explicó que el calor era un fluido que fluía de los cuerpos calientes a los cuerpos fríos. Esta teoría se abandonó a finales de siglo gracias a los experimentos de Joule Thompson. No fue sino hasta la mitad del siglo XIX que hubo una verdadera comprensión física del calor: en un sentido apropiado, el calor se puede definir como el contenido de energía de un cuerpo que pasa las fronteras del sistema.

¿Cuál fue el experimento de Joule Thompson?

¿Cite un ejemplo de la vida cotidiana que explique por qué el calor no es un fluido? ¿Cómo se puede producir?

3.2.1. Ley cero de la termodinámica

Si un cuerpo caliente se pone en contacto con un cuerpo frío, la intuición y la experiencia muestra que el cuerpo caliente se enfría y el cuerpo frío se calienta. El equilibrio que alcanzan depende no solamente de qué tan caliente o frío está el cuerpo, sino del tamaño

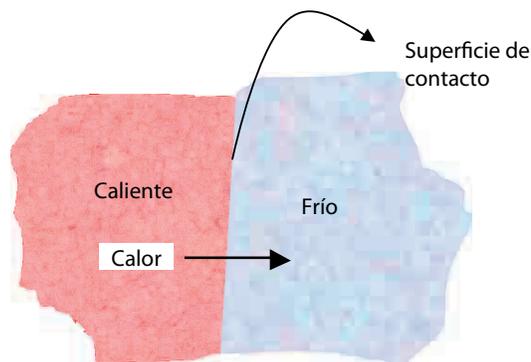


Figura 3.10.
Representación de la teoría del calórico del siglo XIX
El calor fluye de un cuerpo caliente a uno frío a través de una superficie de contacto.

del mismo, sin embargo, con estas sensaciones no es posible asignar valores numéricos a la propiedad temperatura.

¿Por qué una silla de metal se percibe más fría que una silla de madera si están a la misma temperatura?

La ley cero establece que si dos cuerpos se encuentran en equilibrio térmico con un tercer cuerpo, los tres están en equilibrio térmico entre sí. Esta afirmación no se puede erigir a partir de ninguna ley básica, por tanto se alza como una ley termodinámica que permite definir la temperatura si se sustituye uno de los cuerpos por un instrumento que se llama termómetro. Esta ley fue formulada en 1931 por R. H. Fowler. El nombre Ley cero sugiere un principio físico fundamental que precede a los demás.

Una consulta histórica le permitirá saber: ¿a qué se debe el nombre Ley cero de la termodinámica? ¿Qué es una escala de temperatura termodinámica?

3.2.2. Primera ley

La energía cruza la frontera de un sistema cerrado en forma de calor y trabajo –conceptos que ya definimos al inicio del capítulo–, pero es válido recordar que con la energía en forma de trabajo se puede transportar materia, hacer síntesis, etc., mientras que con el calor sólo se puede aumentar la temperatura y no se logra hacer ningún tipo de trabajo. Durante la primera mitad del siglo XIX, Joule realizó el experimento ilustrado en la figura 3.11, donde haciendo un trabajo mecánico girando las poleas de masa

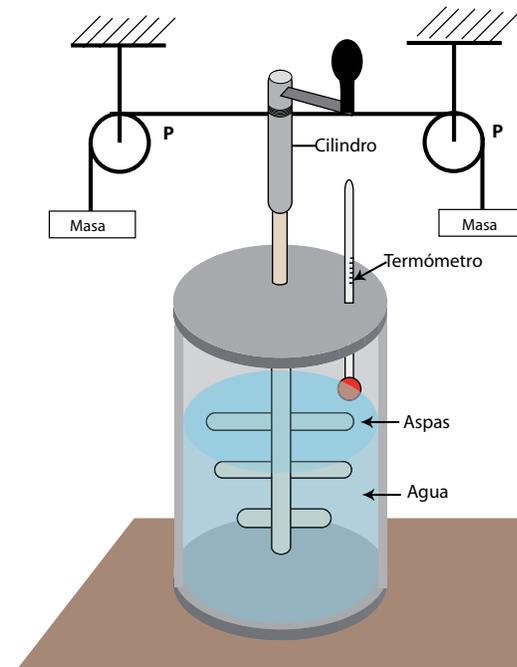


Figura 3.11. Experimento de Joule: equivalente mecánico del calor.

conocida era capaz de aumentar la temperatura del agua contenida en el recipiente. Encontró que se requieren 4,18 Joules para aumentar 1°C la temperatura de un gramo de agua, es decir, lo que en la definición antigua del calórico se conocía como una caloría. Este experimento, llamado el equivalente mecánico del calor, muestra que es posible convertir trabajo en calor.

Toda la energía contenida en un sistema se puede transformar en trabajo y calor. Por ejemplo, la energía química contenida en los enlaces de las moléculas que forman las mezclas llamadas gasolina, se transforma una parte en trabajo para mover un automóvil y otra parte en calor que, finalmente, aumenta la temperatura del motor. La ecuación que representa el proceso de transformación de energía interna en trabajo y calor es:

$$\Delta U = Q + W \quad (\text{ecuación 3})$$

La expresión que representa el proceso es: "la energía no se crea ni se destruye sino que se transforma en trabajo y calor". Este enunciado representa la primera ley de la termodinámica, que no es más que el principio de conservación de la energía.

Si en la ecuación 3, $Q = 0$, es decir, no hay transferencia de calor, toda la energía U se transforma en trabajo. En este caso, el sistema se denomina adiabático. Si Q es diferente de cero, la energía se transforma en calor y trabajo y el sistema se denomina diatérmico. Los seres vivos somos sistemas abiertos diatérmicos, es decir, las transformaciones de energía conllevan siempre un cambio en la temperatura.

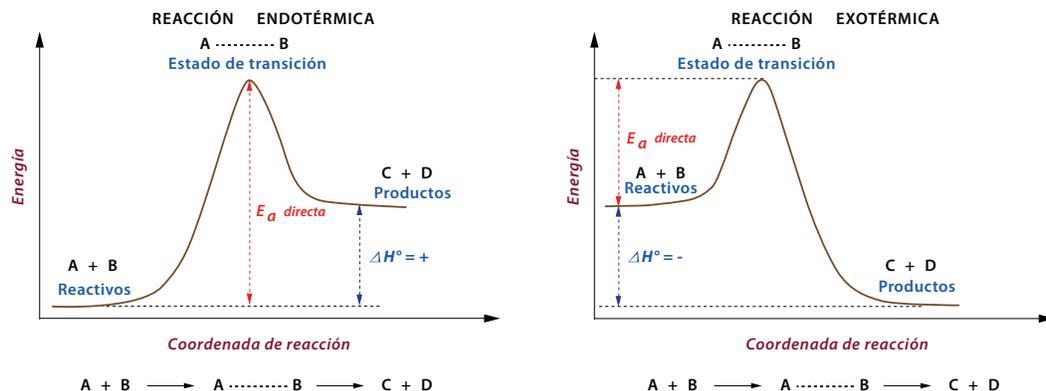


Figura 3.12. Reacciones endotérmica y exotérmica. La entalpía puede ser positiva y el proceso se llama endotérmico o negativa y el proceso se llama exotérmico.

La primera ley establece, además, que la energía en el universo es constante.

Cuando los seres vivos oxidan carbohidratos mediante la reacción representada en la ecuación 2, convierten en forma controlada la energía almacenada en los enlaces químicos, en otras formas de energía. Esto significa que la suma de la energía de los productos más la energía liberada es igual a la energía inicial contenida en los reactivos. Esta reacción representa el cambio químico producido por la glucosa; en las células, esta reacción ocurre en más de diez pasos, lo que ayuda a mejorar la eficiencia del proceso y permite concluir, justamente, que el número de pasos involucrados para llegar desde glucosa y oxígeno hasta dióxido de carbono y agua, no cambia la energía liberada en el proceso.

En la ecuación 4 se expresa la transformación de energía para la oxidación de la glucosa:

$$\text{Energía total liberada (glucosa)} = \text{calor} + \text{trabajo} \quad (\text{ecuación 4})$$

Resulta claro que en cada transformación hay una liberación de calor, pero la energía total del universo permanece constante. Como el calor no produce trabajo de ningún tipo, se considera una energía de baja calidad; así, el calor va aumentando en detrimento de formas de energía de mayor calidad.

Durante las reacciones químicas la cantidad de energía que se produce o consume a presión constante se llama entalpía, se designa por H y se mide en forma de calor.

Si la reacción libera energía, H tiene signo negativo y la reacción es exotérmica; si la reacción absorbe energía, H tiene signo positivo y la reacción es endotérmica. En la figura 3.12 se ilustra la energía vs. las coordenadas de reacción. La diferencia entre la energía inicial de productos y la energía de los reactivos se conoce como cambio de entalpía ΔH y la energía total involucrada en la transformación se llama energía de activación E_a . El estado de transición corresponde a un estado intermedio de la reacción donde se forma un compuesto llamado complejo

Figura 3.13.
Un gas encerrado en el compartimiento A se encuentra en el estado 1, probablemente ocupará todo el espacio si se abre la compuerta, estado 2.

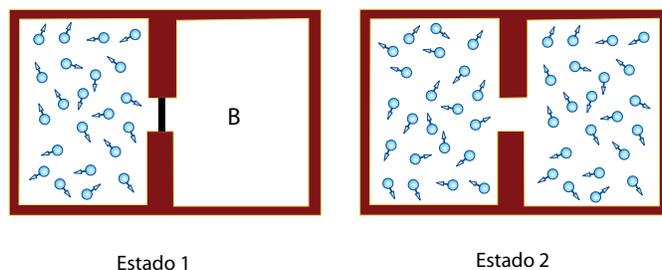


Figura 3.14.
Una pelota que cae desde una altura h y llega al suelo luego de rebotar 3 veces, representa una dirección preferida por un fenómeno natural.



activo, que no tiene la estructura de los productos pero tampoco la estructura corresponde a los reactivos. Esta es la máxima energía involucrada en la transformación.

La energía liberada en la ecuación 2 es 686 Kcal/mol, que corresponde a la oxidación de un mol de glucosa, ya sea que se lleve a cabo en un solo paso o en diez, como ocurre en una célula.

3.2.3. Segunda ley

La segunda ley aborda el problema de la calidad y disponibilidad de la energía contenida en un sistema. La experiencia de la figura 3.13 representa un gas en el estado 1 que se encuentra encerrado en A, si se abre la compuerta el gas ocupará los espacios A y B de manera uniforme. Este

estado se designará como estado 2; los estados 1 y 2 están a la misma temperatura, un desprevenido observador podría afirmar que el estado 1 fue primero en el tiempo que el estado 2 porque la experiencia cotidiana muestra que los procesos tienen una dirección predeterminada. A nadie se le ocurriría que el estado 2 fue primero que el 1 y que por algún azar fortuito se cerró la puerta que divide los dos compartimientos A y B y las moléculas de gas se organizaron en A. De la misma manera, al ver la figura 3.14 se intuye que primero la pelota estaba a una altura h y cayó rebotando y alcanzando cada vez menos altura. Nadie pensaría que la pelota en el suelo de manera natural se alzó cada vez más hasta esta alcanzar la altura h respecto al suelo. Entonces, los fenómenos tienen una dirección preferida donde ocurren de manera natural. Si al gas encerrado en A y a la pelota en la altura h se les designan como estados ordenados y al gas en el estado 2 y la pelota en el suelo se les llama estados desordenados, se puede decir que la naturaleza va de manera espontánea de estados ordenados a estados desordenados y nunca al contrario.

Para Clausius esta cantidad de desorden siempre en aumento, que indica la direccionalidad preferida de los procesos en la naturaleza, se llama entropía, del griego *tropae* que significa transformación y de la voz *entrepein* que significa girar o cambiar. La entropía no solamente indica la dirección del proceso o sea la flecha del tiempo, sino que indica la pérdida de la energía y la irreversibilidad de un proceso.

La segunda ley evidencia por qué los cuerpos calientes transfieren energía a los cuerpos fríos, como en el ejemplo de la figura 3.10.

Existen dos ecuaciones que representan la entropía, una llamada definición probabilística, propuesta por Boltzmann e ilustrada en la ecuación 5:

$$\Delta S = k \ln W \quad (\text{ecuación 5}).$$

que indica que el cambio en la entropía es directamente proporcional a la probabilidad de que el fenómeno ocurra, y la definición ilustrada en la ecuación 6, llamada definición calórica:

$$\Delta S = \Delta H / T \quad (\text{ecuación 6}).$$

señala que en todas las transformaciones hay una pérdida de calor Q que se interpreta como la generación de una energía de menor calidad llamada entropía, de la cual no se puede obtener trabajo de ningún tipo.

Los seres vivos son estructuras altamente ordenadas en un universo en el que la entropía tiende a aumentar. Las explicaciones no se hicieron esperar y surgieron desde persistentes vitalistas que postulaban seres vivientes con capacidad de autoorganización, hasta fuerzas vitales dotadas de sensibilidad como en Lamarck. Pero en 1944, el premio Nobel Erwin Schrödinger publicó el libro *¿Qué es la vida?* En él intentó agrupar conceptos fundamentales de la física, la química y la biología e hizo notar que los seres vivos generan orden a partir de desorden, lo que dio origen a la que hoy se conoce como termodinámica fuera del equilibrio, donde se reconoce que los seres vivos interactúan constantemente con flujos de materia y energía y para disipar altos contenidos de energía ordenan sus estructuras. Es necesario considerar que el orden se obtiene a partir del caos de los alrededores, así que se debe contemplar al ser vivo más su entorno y la ecuación de la entropía sería:

$$(S_{(\text{final del sistema})} + S_{(\text{final del entorno})}) - (S_{(\text{inicial del sistema})} + S_{(\text{inicial del entorno})}) > 0$$

(ecuación 7).

De esta manera, el segundo principio de la termodinámica se cumple en los sistemas vivos. El físico ruso, también premio Nobel, Ilya Prigogine desarrolló una termodinámica para sistemas irreversibles y formalizó el concepto de orden a partir del caos, que explica la especiación y los cambios de entropía; las moléculas la información genética y la entropía; y el tráfico de información genética y la entropía

El matemático J.W. Gibbs desarrolló una ecuación (ecuación 8), que incluye la primera y la segunda ley de la termodinámica para calcular la energía que se puede obtener de un proceso y que permite realizar un trabajo. Esta energía, que por supuesto no es calor, se designa como energía libre de Gibbs y se nombra como G .

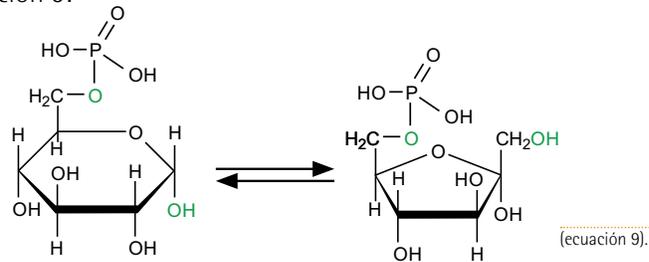
$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S \quad (\text{ecuación 8}).$$

Es común expresar todas las propiedades termodinámicas como las diferencias entre el estado inicial y el estado final, por eso aparece el símbolo Δ .

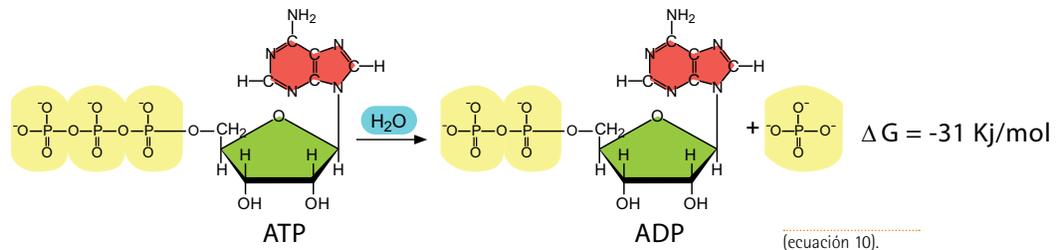
La dirección natural de todo proceso, dice Gibbs, tiende a decrecer en su energía libre; así, los procesos espontáneos tienen ΔG negativo y se llaman exergónicos, y los procesos no espontáneos tienen ΔG positivo y se llaman endergónicos, y ΔG es cero para los sistemas que están en equilibrio.

Explore la ecuación 8 para procesos exotérmicos y endotérmicos con entropías positivas y negativas a altas y bajas temperaturas, y demuestre que es posible obtener energía libre de Gibbs negativa para varias combinaciones de signos en la ecuación.

La reacción bioquímica de isomerización de la glucosa-6-fosfato en fructosa-6-fosfato descrita en la ecuación 9:

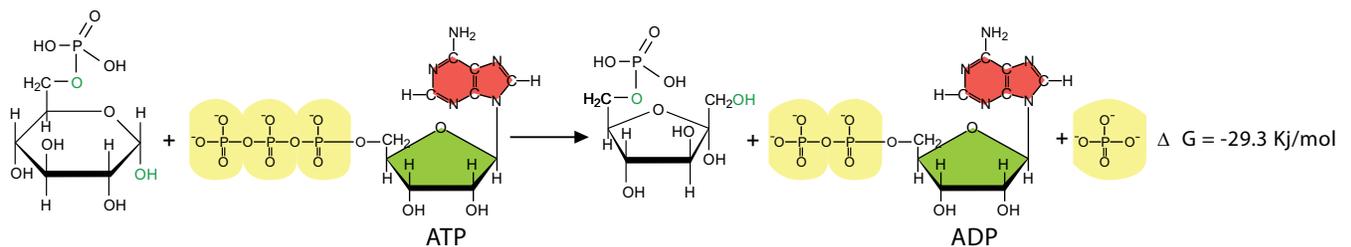
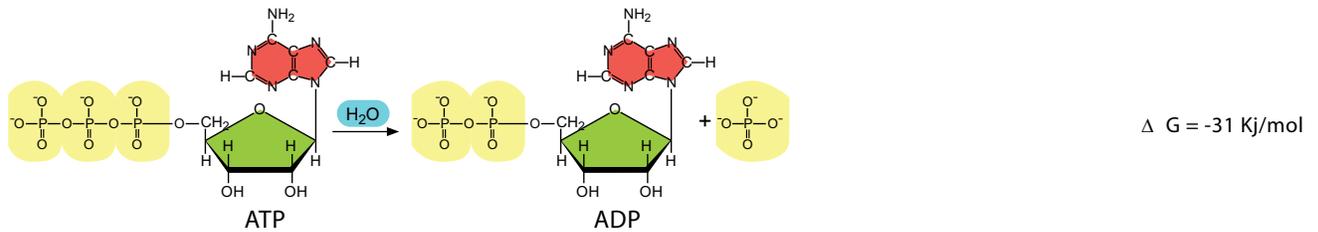


Esta ecuación es importante en el proceso de la glucólisis –oxidación de la glucosa en la célula–, y corresponde al segundo paso de esta ruta metabólica, siendo claramente endergónica con ΔG de +1,7 KJ/mol a concentraciones 1 M de cada compuesto. En consecuencia, el equilibrio está desplazado hacia la izquierda y predomina la formación de glucosa-6-fosfato. Sin embargo, esta reacción y otras desfavorables o endergónicas pueden volverse exergónicas o favorables termodinámicamente acoplándose a reacciones con ΔG muy negativos. La evolución ha seleccionado casi siempre la reacción de hidrólisis de ATP, que se ilustra en la ecuación 10, para volver favorables procesos desfavorables.



De tal forma que si suma la energía de libre de la ecuación 9 con la energía libre de ecuación 10:

+1,7 KJ/mol – 31 KJ/mol = -29,3 KJ/mol se obtiene un ΔG negativo que significa que la reacción es favorecida, exergónica, como se aprecia en la ecuación 11.



(ecuación 11).

3.2.4. Tercera ley

Esta ley brinda un punto de referencia categórico para la determinación de la entropía y advierte que la entropía de un sistema en el cero absoluto no es cero, debido a que el principio de incertidumbre de Werner Karl Heisenberg impide conocer la velocidad y la posición de un electrón; al mismo tiempo, la imposibilidad de alcanzar temperaturas del cero absoluto no es un problema de tecnología, sino el tercer principio de la termodinámica.

Dado que el universo es un sistema aislado se concluye:

Ley cero: dos cuerpos en contacto llegan a un equilibrio térmico.

Primera ley: la energía del universo es constante.

Segunda ley: la entropía del universo siempre aumenta.

Tercera ley: es imposible tener sistemas totalmente ordenados.

Explique cuál es el principio de incertidumbre de Werner Karl Heisenberg; discuta los alcances de este principio en la física y en la biología.

3.3. Cuestionario

- 1) ¿Cuál es la diferencia entre calor, temperatura y energía interna?
- 2) ¿Cómo puede cruzar la energía las fronteras de un sistema?
- 3) ¿Cuándo es calor la energía que cruza la frontera de un sistema y cuándo es trabajo?
- 4) ¿Cómo se trasfiere calor de un organismo vivo al medio ambiente?
- 5) ¿Por qué se abandonó la teoría del calórico?
- 6) ¿Cuáles son los aportes de Ilya Prigogine desde la termodinámica a la biología?
- 7) ¿Qué significa la muerte térmica del universo?
- 8) Desde la termodinámica discuta el problema del calentamiento global.
- 9) Haga un análisis termodinámico que demuestre por qué los combustibles fósiles se están acabando y es imposible recuperarlos.

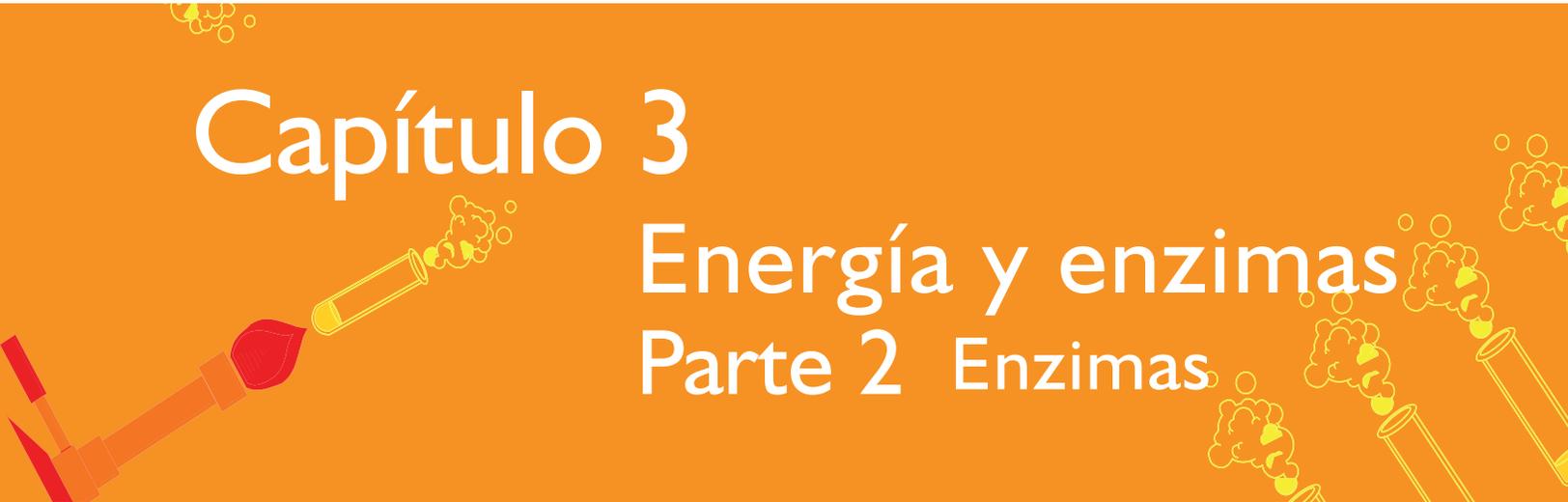
3.4. Bibliografía

3.4.1. Bibliografía general

- ANDRADE, E. 2003. *Los demonios de Darwin. Semiótica y termodinámica de la evolución biológica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- ÇENGEL, A & M. BOLES. 1996. *Termodinámica*. México: Mc Graw Hill.
- CURTIS, H., S. BARNES y A. MASSARINE. 2008. *Biología*. Buenos Aires: Editorial Médica Panamericana.
- ICHIRO, A. 1995. «Entropy Production in Living Systems: from Organisms to Ecosystems». *Thermochimica Acta*. 250: 359-370.
- KAUFFMAN, S.A. 1993. *The Origins of Order - Self-Organization and Selection in Evolution*. New York: Oxford University Press.
- MATHEWS, C., K. VAN HOLDE y K. AHERN. 2003. *Bioquímica*. México: Pearson Educación.
- TOUSSAINT, O., E.D. SCHNEIDER. 1998. «The Thermodynamics and Evolution of Complexity in Biological Systems». *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A*. 3-9:120.
- SERWAY, R., J. JEWETT. 2003. *Física I*. Mexico: Thomson.

3.4.2. Lecturas recomendadas

- KAUFFMAN, S. 1995. *At home in the Universe*. USA: Oxford paperbacks.
- SCHRÖDINGER, E. 1944. *What is life?* Cambridge: Cambridge University Press. (Edición en español: *¿Qué es la vida?* Barcelona: Tusquets (Metatemas 1)).



Capítulo 3

Energía y enzimas Parte 2 Enzimas

Adriana M. Lozano

Enzimas

Adriana M. Lozano*

Palabras clave: sitio activo, isoenzima, holoenzima, apoenzima, coenzima, cofactor, grupo prostético, zimógeno, energía de activación, velocidad máxima, constante de Michaelis, inhibición competitiva, inhibición no-competitiva, enzimas alostéricas.

3.5. Introducción

En un grabado (tablillas en lenguaje sumerio) que se remonta al año 4000 a.C., se menciona que un pan se dejó olvidado, se humedeció y se transformó en una pulpa de la que se extraía un líquido que "transformaba la gente en alegre, extrovertida y feliz". Se cree que es la primera mención de lo que hoy se conoce como cerveza.

En el siglo XIX se creía que los procesos de transformación observados en la producción del pan, la cerveza, el queso, el vino y otros eran de tipo espontáneo, pero hoy en día se sabe que lo que genera estos cambios son unas sustancias de tipo proteico denominadas enzimas (figura 3.15). En la tabla 3.2 se muestra brevemente cómo se llegó a esta conclusión.

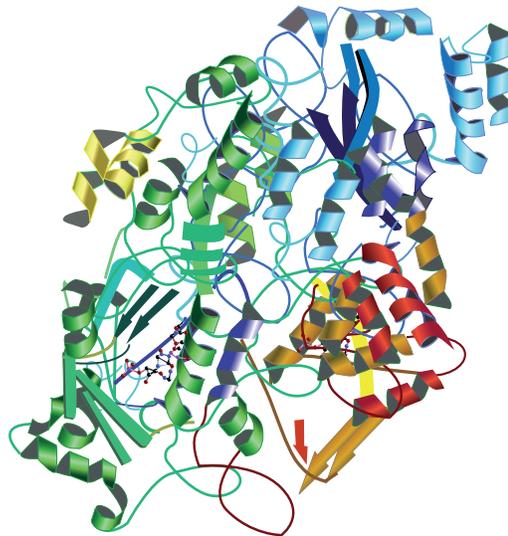


Figura 3.15.
Catalasa A de
Saccharomyces cerevisiae.

* Bioquímica, M.Sc. E-mail: adriana.lozano@utadeo.edu.co

Tabla 3.2.
Recuento histórico
en el estudio de
las enzimas.

Año	Desarrollo
1857	Louis Pasteur en su estudio sobre la fermentación del azúcar en alcohol, dijo que este proceso se debía a un acto relacionado con la vida y la organización de las células de la levadura. La fermentación la hacían las células que contenían una fuerza vital llamada fermento (actividad química producida por organismos vivos).
1878	Wihelm Kühne da el nombre de enzima, tomado de la palabra griega que significa "en levadura". Luego se usó para sustancias inertes como la pepsina.
1897	Eduard Büchner aísla un extracto libre de células de levadura que también fermentan el azúcar. La sustancia presente en el extracto toma el nombre de zimasa. Gana el premio Nobel por la "fermentación libre de células".
1926	James Sumner aísla y cristaliza la ureasa.
1930-1937	John Northrop y Wendel Stamley aíslan y cristalizan la pepsina y tripsina, y demuestran la naturaleza protéica de las enzimas. Junto con Sumner, ganan el premio Nobel de química en 1946.
1965	Se publica el trabajo del grupo de investigación liderado por David Phillips sobre la estructura de la lisozima (presente en lágrimas, saliva y huevo), resuelta por difracción de rayos x.

Hacia 1874 ya se comercializaba el cuajo normalizado para la producción de queso; en 1894 comenzó el proceso de patentes en USA para proteger el uso de la diastasa y en 1907 el uso de la proteasa pancreática en el curtido del cuero. Para 1917, algunas enzimas bacterianas se aplicaron en el blanqueamiento textil y hacia 1970 comenzó un gran desarrollo en la tecnología de enzimas: se inició el uso de proteasas en los detergentes y aumentó la expectativa del uso de las enzimas en la industria alimenticia.

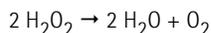
Consulte: hay evidencias que indican que los mayas utilizaban las hojas de papaya para el tratamiento de las ulceraciones, ¿qué enzima de importancia comercial contiene la papaya?

En 1835, Jacob Berzelius esbozó la primera teoría sobre la catálisis química; encontró que el extracto de malta, denominado en la época como diastasa (α -amilasa), catalizaba la hidrólisis del almidón, esto significa que el proceso de ruptura de enlaces era más eficiente que el llevado a cabo con ácido sulfúrico (H_2SO_4). ¿Cuál es el significado de catalizar una reacción?

3.6. Catálisis enzimática

La descomposición del agua oxigenada en agua y oxígeno es una reacción espontánea pero muy lenta, en condiciones normales sólo 1×10^5 moléculas se descomponen cada 300 años por mol de H_2O_2 (un mol son $6,02 \times 10^{23}$ moléculas), pero cuando adicionamos agua oxigenada a una herida se observa rápidamente la formación de un burbujeo (generación de oxígeno); así, la reacción se acelera por la presencia de una enzima, la catalasa, presente en nuestras células.

Tomado de: http://web.educastur.princast.es/proyectos/biogeno_ov/2BCH/PDFs/10Enzimas.pdf.



Según la teoría del estado de transición, para que una reacción química se produzca se requiere de dos condiciones: la primera condición es que los reactivos choquen en la orientación adecuada para producir la reacción, y la segunda se refiere a que los reactivos deben adquirir suficiente energía para alcanzar un estado de transición para luego generar el producto. Cuando un mayor número de moléculas de los reactivos alcanzan el estado de transición, se observa un aumento en la velocidad de la reacción. La diferencia entre la energía del estado inicial de los reactivos y el estado de transición se llama energía de activación (E_{act}).

Los catalizadores incrementan la velocidad de las reacciones porque permiten o facilitan que la reacción se dé a una menor energía de activación, de esta manera un mayor número de moléculas de los reactivos alcanzan el estado de transición. En la figura 3.16 se muestra el efecto de los catalizadores.

La mayoría de las reacciones en los organismos son catalizadas por unas proteínas llamadas enzimas, sin estas las reacciones serían muy lentas. Las enzimas pueden aumentar en un factor de 10^{20} la velocidad de una reacción respecto a la no catalizada y son más eficientes que los

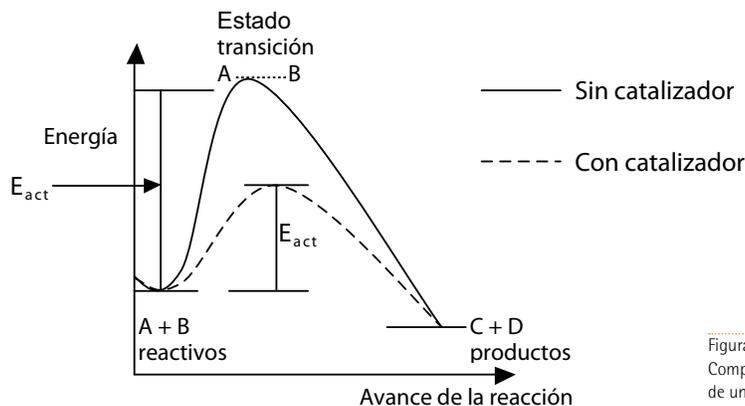


Figura 3.16.
Comportamiento energético
de una reacción hipotética.

catalizadores inorgánicos, ya que éstos aumentan la velocidad de reacción en un factor entre 10^2 a 10^4 .

Las enzimas, además de disminuir la energía de activación, tienen la capacidad de fijar y orientar en el espacio los reactivos para aumentar la frecuencia de reacción; esto lo hacen en una superficie particular de la molécula de la proteína denominada *sitio activo*.

Los catalizadores pueden clasificarse dependiendo del tipo de reacción que catalizan, inicialmente las enzimas fueron nombradas en forma descriptiva (pepsina, tripsina, renina) o según la reacción y el sustrato sobre el que actuaban (histidina descarboxilasa, alcohol deshidrogenasa), pero en 1965 se presentó un esquema de nomenclatura más sistemático que fue revisado y aprobado en 1972 por el Nomenclatura Comité de la International Union of Biochemistry (IUB), hoy es el International Union of Biochemistry and Molecular Biology (IUBMB) (<http://www.iubmb.unibe.ch/>).

El sistema de nomenclatura planteado está diseñado para identificar en forma precisa la identidad de una enzima dividiéndola en clase principal, subclase y sub-subclase.

Consiste en un código numérico antecedido por las siglas EC y compuesto por cuatro números (EC.5.3.3.2, que corresponde a isopentil-difosfato isomerasa). Las letras EC significan Enzyme Commission, el primer número indica la clase principal, el segundo la sub-clase, el tercero la sub-subclase específicas y el último representa el número de lista de la enzima dentro de la sub-subclase.

Las enzimas están divididas en seis clases principales, que indican el tipo de reacción que catalizan, éstas son: oxidorreductasas, transferasas, hidrolasas, liasas, isomerasas y ligasas.

La descripción de cada clase es:

- 1) *Oxidorreductasas*: reacciones redox de todo tipo.
- 2) *Transferasas*: transferencia de un grupo de átomos de una molécula donadora a una receptora.
- 3) *Hidrolasas*: rompimiento hidrolítico de enlaces (participa el agua).
- 4) *Liasas*: rompimiento de enlaces por medios diferentes a la hidrólisis y a la oxidación. Se encuentran reacciones donde se elimina agua para formar dobles enlaces o donde se agrega agua a dichos enlaces.
- 5) *Isomerasas*: interconversión de diferentes tipos de isómeros; cis-trans, L-D, aldehído-cetona y otros.
- 6) *Ligasas*: formación de enlaces debido a la condensación de dos sustancias diferentes y son dependientes de ATP y otros nucleótidos trifosfato (tomado de R.B. Bohinski, 1991, *Bioquímica*, 5ª ed., Wilmington- Delaware, p. 175).

El significado de los otros tres números del código EC se ejemplificará con las oxidorreductasas, así, el segundo número indica cuál es el grupo donador y el tercer número cuál es el grupo aceptor en la reacción redox.

- 1.1: CH-OH grupo donador
- 1.1.1: NAD⁺ o NADP⁺ como aceptor
- 1.1.1.1: alcohol deshidrogenasa
- 1.1.1.2: alcohol deshidrogenasa (NADP⁺)
- 1.1.1.3: homoserina deshidrogenasa
- 1.2: aldehído u oxo como grupo donador
- 1.2.1: NAD⁺ o NADP⁺ como aceptor

- 1.2.1.3: aldehído deshidrogenasa (NAD^+)
- 1.2.1.36: retinal deshidrogenasa
- 1.3: CH-CH como donador
- 1.3.3: con oxígeno como aceptor
- 1.3.3.6: acetil-CoA deshidrogenasa
- 1.4: CH-NH₃ como donador
- 1.4.99: con otros aceptores
- 1.4.99.3: amina deshidrogenasa
- 1.4.99.5: glicina deshidrogenasa

Para conocer más sobre la clasificación de las enzimas, puede ingresar a la página del Nomenclature Committee of the International Union of Biochemistry and Molecular Biology (NC-IUBMB): <http://www.chem.qmul.ac.uk/iubmb/enzyme/>

3.7. Complejo enzima-sustrato

Aunque el mecanismo de acción de cada enzima es particular, hay ciertos aspectos que son generales; la enzima se une a uno de los reactivos (sustratos) en el sitio activo por medio de interacciones no covalentes para formar un complejo, el cual permite a la vez la formación del estado de transición que luego se transformará en el producto. El sitio activo es una porción de la molécula de proteína (hendidura)

en donde las cadenas laterales de los aminoácidos que lo conforman son indispensables para la interacción o unión con el sustrato, esto permite que la acción catalítica sea altamente específica. Una vez formada la unión entre enzima y sustrato se forma el estado de transición que implica el reacomodo de los enlaces, rompiendo unos y formando otros, para generar finalmente el producto el cual se separa del sitio activo y la molécula de proteína queda libre para catalizar la reacción de otro sustrato.

La alta especificidad de la unión enzima-sustrato se ha descrito bajo el modelo de llave y cerradura (figura 3.17), ya que el sustrato se une a un sitio cuya forma es complementaria a la propia. Un segundo modelo se denomina de ajuste inducido (figura 3.18) debido a la flexibilidad

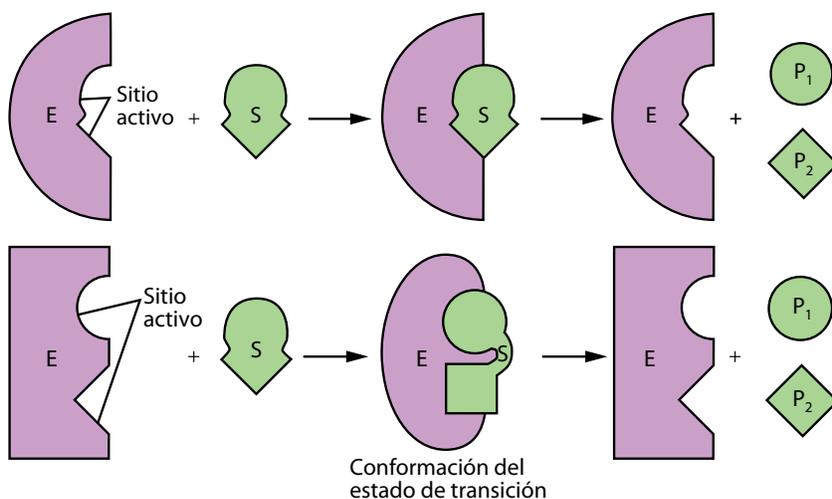


Figura 3.17.
Modelo llave-cerradura
en la interacción
enzima-sustrato.

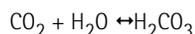
Figura 3.18.
Modelo de ajuste
inducido en la interacción
enzima-sustrato.

tridimensional que tienen las proteínas; el sitio activo tiene una forma distinta antes de que se una el sustrato. La unión de éste induce un cambio de conformación en la enzima para "ajustar" la interacción y formar el complejo; el modelo de ajuste inducido explica mejor el fenómeno de la formación del estado de transición con la disminución en la energía de activación.

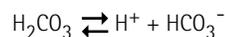
3.8. Principios de cinética enzimática y factores que afectan la actividad enzimática

Un ser humano normal, bajo una dieta de 2.800 kcal/día, consume al día 830 g de oxígeno y produce 1.140 g de CO₂. El dióxido de carbono (anhídrido carbónico) es el producto final de la "combustión" completa de los carbohidratos y lípidos en la célula, su concentración en los diferentes fluidos del organismo controla el delicado balance de pH y, en consecuencia, la viabilidad y funcionamiento del mismo.

La relación entre la concentración del ion bicarbonato y el dióxido de carbono (HCO₃⁻ / CO₂) es el sistema más importante, pero no el único, para mantener constante el pH de los fluidos biológicos (intra y extra celulares), y una de las formas de controlar dicho equilibrio es por medio de una enzima presente en los eritrocitos (glóbulos rojos), las células parietales del estómago y los túbulos renales llamada *anhidrasa carbónica*; esta enzima cataliza la reacción:



El ácido carbónico rápidamente se descompone en:



La mayor parte del CO₂ formado en el metabolismo es excretado por los pulmones, y los iones H⁺ y HCO₃⁻, por los riñones. Normalmente el pH de la sangre es de 7,4 y el del plasma venoso es ligeramente más bajo; el organismo puede soportar variaciones de 0,05 unidades de pH sin tener efectos indeseables y el rango de pH que es compatible con la vida está entre 7,00 y 7,70, así que mantener la presión parcial de CO₂ es muy importante. Un aumento en el CO₂ arterial debido a un descenso en la ventilación causa acidosis respiratoria, por el contrario, la disminución de CO₂ causa la alcalosis respiratoria (hiperventilación).

La anhidrasa carbónica es una proteína de aproximadamente 30.000 Da que necesita de un átomo de Zn⁺² para su actividad (metaloenzima). Su acción se ve afectada por el cianuro y el sulfuro, incluidos las sulfonamidas y los derivados sulfamídicos (inhibidores de la actividad enzimática).

Consulte qué relación hay entre inhibidores de la anhidrasa carbónica y sus usos clínicos como diurético.

Como ya se mencionó, las enzimas aceleran la velocidad de las reacciones, así, el estudio de los principios que explican cómo suceden las reacciones, cómo expresar el mecanismo de la reacción y la relación entre estos principios con la ecuación de velocidad son objetos de estudio de la cinética.

La rapidez de una reacción se expresa como el cambio de concentración del sustrato (reactivo) o del producto en un intervalo de tiempo y puede determinarse

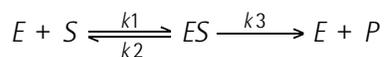
experimentalmente, esto es, la velocidad con que desaparece alguno de los reactivos o la velocidad con que aparece el producto.

$$\text{Rapidez} = -\frac{\Delta A}{\Delta t} = -\frac{\Delta B}{\Delta t} = \frac{\Delta C}{\Delta t}$$

En 1913, Leonor Michaelis y Maud Menten propusieron un modelo para estudiar la cinética de las reacciones catalizadas por enzimas, que se sigue usando para el estudio de las enzimas no alostéricas.

Consulte qué es una enzima alostérica.

El mecanismo de una reacción catalizada por enzimas se puede expresar de la siguiente forma:



Donde

E: enzima

P: producto

S: sustrato

*k*₁: constante formación complejo

ES: complejo enzima-sustrato

*k*₂: constante reacción inversa

*k*₃: constante formación producto

Experimentalmente se determinó que cuando la concentración del sustrato [*S*] se mantuvo constante y se variaba la concentración de la enzima [*E*] había un incremento lineal en la velocidad, y cuando se variaba la concentración de sustrato con la cantidad de enzima constante se observó

una relación hiperbólica como se observa en la figura 3.19.

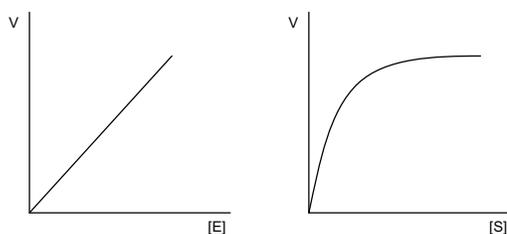


Figura 3.19. Relación lineal entre la concentración de enzima y la velocidad a concentración de sustrato constante, y relación hiperbólica entre la concentración de sustrato y la velocidad a concentración de enzima constante.

Para explicar este comportamiento, se propuso un modelo en el que la enzima puede unirse al sustrato en forma reversible para formar el complejo enzima-sustrato, este complejo se descompone para formar el producto, lo que implica que la transformación del sustrato en producto ocurre a nivel del complejo intermediario *ES*. Los complejos son sustancias químicas reales, es decir, que ya se han podido aislar y cristalizar varios de estos como se muestra en la figura 3.20.

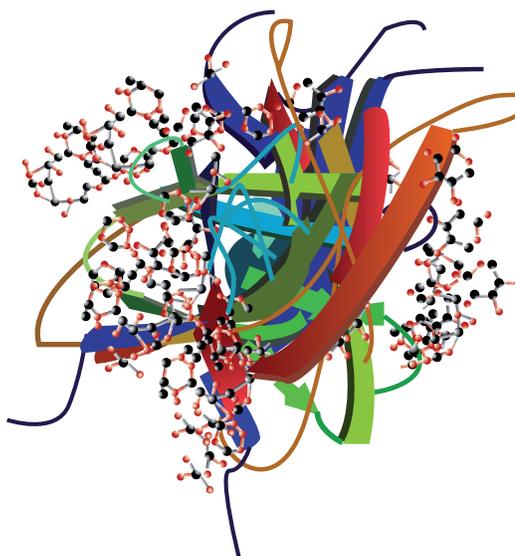


Figura 3.20. Glucoamilasa (EC 3.2.1.3) en complejo con ciclodextrina.

Figura 3.21.
Leonor Michaelis nació el 16 de enero de 1875 y murió el 8 de octubre de 1949. Bioquímico y físico alemán. Foto tomada del libro de A.L. LEHNINGER, *et al.*, 2000, *Principles of Biochemistry*. New York: Worth Publishers.



Figura 3.22.
Maud Leonora Menten nació el 20 de marzo de 1879 y murió el 26 de julio de 1960. Doctora en medicina, de nacionalidad canadiense. Foto tomada del libro de A.L. LEHNINGER, *et al.*, 2000, *Principles of Biochemistry*. New York: Worth Publishers.

El modelo planteado por Michaelis y Menten (figuras 3.21 y 3.22) se validó al deducir la ecuación matemática que explica el comportamiento observado experimentalmente; para llegar a ella se tomaron en cuenta los siguientes aspectos:

El intermediario ES se alcanza con rapidez en un estado de equilibrio (velocidad de formación igual a la velocidad de desaparición).

La concentración de la enzima total es la suma de la enzima combinada con el sustrato $[ES]$ y la enzima libre $[E]$.

En términos de velocidad de formación del producto, la velocidad inicial depende de la concentración del complejo enzima-sustrato.

Se alcanza la velocidad inicial máxima cuando la concentración de $[ES]$ alcanza un valor máximo, esto ocurre cuando toda la enzima disponible forma parte del complejo con el sustrato, no hay enzima libre (saturación).

Con estas disposiciones generales se pudo establecer que la ecuación de velocidad para las enzimas es (representa la hipérbola en la gráfica de $[S]$ vs. V):

$$V_0 = \frac{V_{\max} \times [S]}{K_m + [S]}$$

Donde:

V_0 : velocidad inicial

V_{\max} : velocidad máxima

$[S]$: concentración sustrato

K_m : constante de Michaelis

La ecuación de Michaelis-Menten también debe explicar el comportamiento lineal de la gráfica de $[E]$ vs. V , con lo cual la V_{\max} se reemplaza por la expresión $k_3*[Et]$ y como resultado se da:

$$V_0 = \frac{k_3[Et][S]}{K_m + [S]} \text{ por tanto } V_0 = \frac{\text{constante} * [Et] * \text{constante}}{\text{constante} + \text{constante}} \text{ así } V_0 = \text{constante} * [Et]$$

La velocidad máxima y la constante de Michaelis son de importancia para caracterizar la enzima, la V_{\max} se presenta cuando la enzima está saturada (la velocidad se vuelve independiente de la concentración del sustrato) e indica la eficiencia de la reacción, con este valor se puede calcular el número de actividad molecular o número de recambio que muestra la cantidad de moles de sustrato que reaccionan por mol de enzima en una unidad de tiempo que, por lo general, es un minuto.

La constante de Michaelis (K_m) representa la concentración de sustrato necesaria para producir la mitad de la velocidad máxima, y con ello se evalúa la especificidad de la enzima por el sustrato, así, entre más bajo sea el valor de K_m , mejor será ese sustrato para la acción enzimática. Por ejemplo, la hexoquinasa (enzima que fosforila la glucosa en el carbono 6) tiene una K_m de 0,15 mM cuando el sustrato es glucosa y de 1,5 mM cuando el sustrato es fructosa.

Inicialmente sólo se consideró la ecuación de cinética enzimática para los catalizadores irreversibles, es decir, que la misma enzima no reacciona con el producto para producir el correspondiente sustrato, pero hay muchas enzimas capaces de hacer la reacción inversa (ver capítulo sobre metabolismo).



Para este caso, la ecuación de Michaelis y Menten puede ser aplicada ya que se calcula la velocidad inicial de la reacción y en esta primera etapa la velocidad de la reacción inversa es muy baja porque la concentración del producto también es baja.

3.9. Coenzimas y cofactores

Una de las características más importantes de todo catalizador es que este no sufre cambios netos en la reacción, entonces podría surgir la siguiente pregunta: en una reacción de oxido-reducción, ¿cómo hace la enzima para no oxidarse o reducirse?

Durante la investigación que se ha realizado alrededor de las enzimas, también se observó que la actividad o la capacidad de acelerar las reacciones de algunas de ellas requiere de la presencia de ciertas sustancias de carácter inorgánico u orgánico llamadas *cofactores*. Los cofactores inorgánicos son iones metálicos como el Zn^{+2} , y los cofactores orgánicos también

son llamados coenzimas como el NAD^+ ; algunas enzimas necesitan de ambos tipos de cofactores. El complejo enzima-cofactor (figura 3.23), que es activo, se denomina *holoenzima*, y cuando sólo está el componente proteico se llama *apoenzima*. Las interacciones son de tipo no covalente, es decir, que se unen durante la reacción, pero algunas sustancias están unidas de forma permanente por medio de enlaces covalentes y se denominan *grupo prostético* (grupo ferroporfirínico en la catalasa).

Las enzimas que necesitan iones metálicos se llaman *metaloenzimas*, este ion puede actuar como centro catalítico primario, como puente para permitir la unión del sustrato con la enzima o como estabilizante de la estructura proteica de la enzima activa. En la tabla 3.3 se muestran algunos ejemplos.

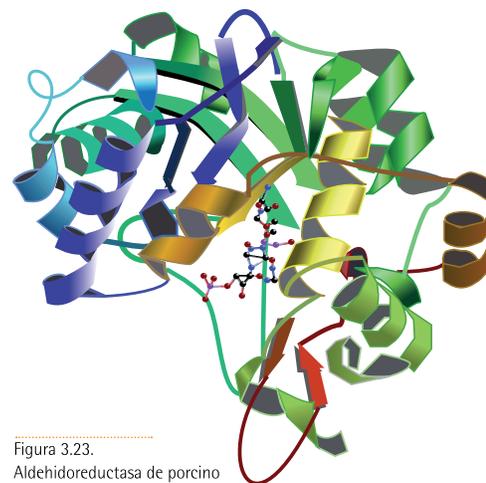


Figura 3.23.
Aldehido-reductasa de porcino
con NADP^+ [EC 1.1.1.2].

Tabla 3.3.
Algunos cofactores metálicos y las enzimas donde se encuentran.

Ion metálico como cofactor	Enzima
Zn^{+2}	Alcohol-deshidrogenasa, anhidrasa carbónica y carboxipeptidasa
Mg^{+2}	Fosfohidrolasa, fosfotransferasa
Mn^{+2}	Arginasa, fosfotransferasa y ligninasa
Fe^{+2} o Fe^{+3}	Citocromos, peroxidasa, catalasa y ferredoxina
Cu^{+2} o Cu^{+}	Tirosinasa y citocromo-oxidasa
K^{+}	Piruvato quinasa (también necesita Mg^{+2})
Na^{+}	ATPasa de la membrana plasmática (también necesita K^{+} y Mg^{+2})

Fuente: Lehninger, A. L., et al., 1991, Bioquímica, Barcelona, Omega; Lehninger, A. L., et al., 2000, Principles of Biochemistry, New York, Worth Publishers.

Las coenzimas (cofactores orgánicos) por lo general actúan como transportadores intermedios de grupos funcionales, de átomos específicos o de electrones, que son transferidos en la ecuación neta de la reacción catalizada. Cuando están débilmente unidos a la enzima son esencialmente uno de los sustratos de la reacción; algunas de las coenzimas se sintetizan a partir de las vitaminas (vitales para la función celular) por eso es tan importante incluirlas en la dieta. En la tabla 3.4 se muestran algunos ejemplos.

Coenzima	Entidad que transfiere	Vitamina de la que proviene
Nicotinamida-adenina-dinucleotido (NAD ⁺)	Átomos de H ⁺ (electrones)	Niacina (B3)
Fosfato de Nicotinamida-adenina-dinucleótido (NADP ⁺)	Átomos de H ⁺ (electrones)	Niacina (B3)
Flavin-adenin-dinucleótido (FAD) y Flavin-adenin-mononucleótido (FMN)	Átomos de H ⁺ (electrones)	Riboflavina (B2)
Coenzima Q	Átomos de H ⁺ (electrones)	
Coenzima A	Grupos acilo	Ácido pantoténico (B5)
Pirofosfato de tiamina (PPT)	Grupos aldehído	Tiamina (B1)
Ácido lipoico	Grupos acilo	
Biotina	CO ₂	Biotina (B8)
Fosfato de piridoxal	Grupos amino	Piridoxal (B6)

Tabla 3.4.
Algunas coenzimas y su relación con las vitaminas.

Fuente: Bohinski, R. B. 1991. *Bioquímica*, 5ª edición, Wilmington, Delaware.

3.10. Regulación de la actividad enzimática

La capacidad de la enzima para catalizar una reacción puede variar y esta variación (aumento o disminución de la actividad) depende de diferentes factores que se describirán a continuación.

3.10.1. pH y temperatura del medio

Las proteínas, los carbohidratos y las grasas se degradan o digieren hasta unidades que pueden ser absorbidas principalmente en el intestino delgado, la degradación de los alimentos se inicia en la boca donde la saliva contiene enzimas como la α -amilasa salival y la lipasa lingual, luego el alimento pasa al estómago y allí la degradación la efectúan la pepsina y la lipasa gástrica. En el intestino delgado hay varias peptidasas como la tripsina, la quimotripsina y la elastasa, también la lipasa pancreática, la α -amilasa pancreática, la lacasa, la sacarasa, entre otras.

Hay que tener en cuenta que el pH de cada uno de los compartimentos que componen el sistema digestivo es diferente, a diario se secretan unos 1.500 ml de saliva con un pH cercano a la neutralidad (7,0), cuando el alimento llega al estómago se encuentra con el jugo gástrico cuyo pH es 1,0 debido a la presencia de ácido clorhídrico. ¿Qué le pasará a las enzimas de la saliva que estaban a pH 7,0?

Luego el bolo alimenticio llega al intestino delgado y se mezcla con las secreciones de las células mucosas y el jugo pancreático y la bilis. A la luz del intestino llegan casi nueve litros de líquido al día, dos litros de la dieta y siete litros de las secreciones gastrointestinales, pero al colon sólo llegan de uno a dos litros. El jugo pancreático es alcalino, tiene un alto contenido de bicarbonato, la bilis y las secreciones de la mucosa también son alcalinas y neutralizan el ácido del estómago. ¿Qué pasará con las enzimas de los jugos gástricos?

Las enzimas por ser sustancias proteicas, se ven afectadas por el pH del medio, las cadenas laterales de los aminoácidos que se encuentran en el sitio activo se pueden ionizar o no, lo que afecta las interacciones para formar el complejo enzima-sustrato y, por ende, la velocidad de la reacción. Los grupos ionizables del sustrato también se pueden ver afectados y en casos extremos la configuración tridimensional de la enzima cambia. Por lo general la mayor actividad enzimática se consigue en un rango estrecho de pH y éste se puede hallar en forma experimental, como lo muestra la figura 3.24.

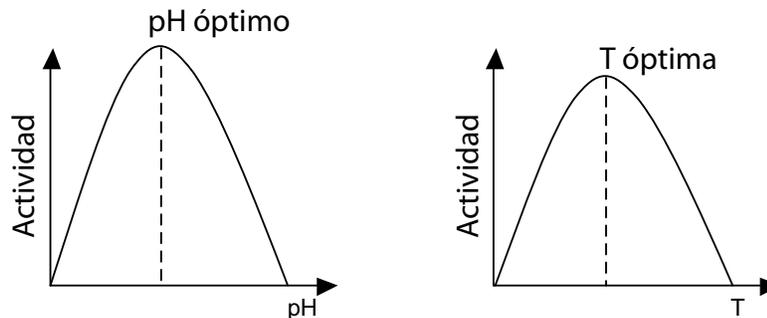
En cuanto a la temperatura, las proteínas pueden perder su conformación tridimensional por efecto de las altas temperaturas, se desnaturalizan, perdiendo su actividad enzimática. El rango en el cual la enzima presenta la mayor actividad se puede hallar en forma experimental, generando una gráfica como la que se muestra en la figura 3.24. Cuando se van a calcular las constantes cinéticas de la enzima, que son V_{max} y K_m para un sustrato en particular, las medidas de actividad o velocidad de reacción se deben hacer a temperatura y pH óptimos.

Consulte qué es y para qué se utiliza la α -amilasa termoestable (*thermamy*).

3.10.2. Zimógenos

El páncreas, una glándula que se encuentra detrás del estómago, sintetiza varias enzimas digestivas y las hormonas glucagón e insulina. Entre las sustancias que produce se encuentran las enzimas proteolíticas (degradan proteínas) y una de ellas es la tripsina, en condiciones normales esta enzima no produce daño al páncreas pero una pequeña cantidad de tripsina activa produ-

Figura 3.24.
Efecto del pH y la temperatura en la actividad enzimática.



ciría la digestión del páncreas. La presencia de tripsina también puede activar la fosfolipasa A, enzima que hidroliza el enlace de un ácido graso de la lecitina formando isolecitina. Esto daña las membranas celulares causando la autodigestión del tejido pancreático (pancreatitis aguda). ¿Por qué la tripsina no causa daño en el páncreas?, porque en la glándula se sintetiza como tripsinógeno, que es un zimógeno.

¿Qué es un zimógeno? Es el precursor no catalítico de una enzima, que se activa irreversiblemente por la ruptura de enlaces covalentes (figura 3.25). En el páncreas se sintetizan el tripsinógeno y el quimotripsinógeno (formas inactivas), cuando estas enzimas son secretadas al intestino delgado una proteasa llamada enteropeptidasa rompe selectivamente algunos enlaces peptídicos del tripsinógeno transformándolo en tripsina (proteasa activa) que a su vez degrada algunos enlaces peptídicos del quimotripsinógeno, convirtiéndose en quimotripsina.

3.10.3. Inhibición enzimática

El inhibidor es una sustancia que disminuye la velocidad de reacción catalizada por una enzima, la inhibición puede ser reversible o irreversible.

Hay dos clases principales de inhibición reversible, la primera se llama inhibición competitiva y la segunda es la inhibición no-competitiva.

– Inhibición competitiva

Una sustancia parecida estructuralmente al sustrato se une a la enzima en forma reversible formando el complejo enzima-inhibidor (EI), este complejo no puede fijar el sustrato, además disminuye la cantidad de enzima libre que se une al sustrato para formar el complejo ES , disminuyendo la velocidad de la reacción. Pero como la unión del inhibidor es reversible, su efecto se contrarresta con el aumento en la concentración del sustrato. Si comparamos las constantes cinéticas entre la reacción sin inhibidor y con inhibidor, se observa que la velocidad máxima en ambos casos es la misma, pero la K_m en la reacción con inhibición es más alta.

– Inhibición no competitiva

Un inhibidor no competitivo puede fijarse a la enzima libre o al complejo enzima-sustrato para formar el complejo

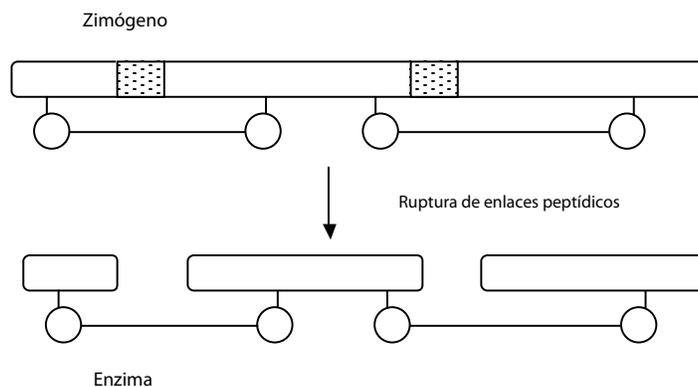


Figura 3.25. Esquema de la ruptura proteolítica para la activación de los zimógenos.

ES, que es inactivo. Su efecto no se contrarresta con el aumento de la concentración del sustrato. Si comparamos las constantes cinéticas entre la reacción sin inhibidor y con inhibidor, se observa que la K_m en ambos casos es la misma, pero la velocidad máxima en la reacción inhibida es menor.

– Inhibición irreversible

El inhibidor se une fuertemente, por lo general, por medio de enlaces covalentes a la enzima libre o al complejo *ES* disminuyendo la velocidad máxima, por eso se catalogan como venenos, por ejemplo, los iones Hg^{+2} , Pb^{+2} y los compuestos de arsénico.

– Inhibición por producto final o por retroalimentación

El producto final de una serie de reacciones catalizadas por enzimas inhibe la enzima de la primera reacción de la serie. Este tipo de control es muy eficiente ya que impide la acumulación o exceso del producto final, es muy común en las rutas metabólicas.

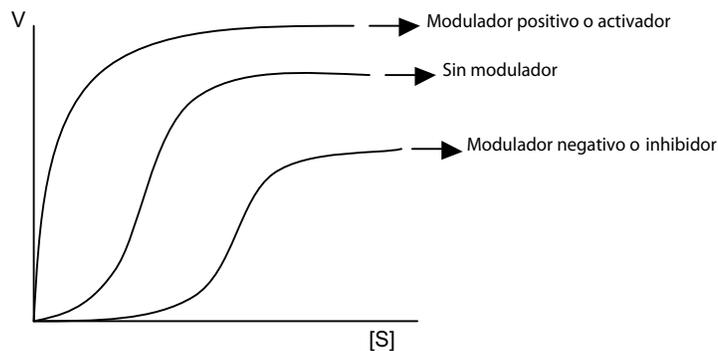
– Regulación por fosforilación

Es el medio más común para activar o inactivar enzimas. Los grupos OH de aminoácidos como la serina, treonina y tirosina se fosforilan, lo que cambia la configuración tridimensional de la proteína volviéndola activa o inactiva; las fosforilaciones las realiza un grupo de enzimas denominadas *quinasas* (cinasas o quinasas) y las desfosforilaciones las hacen las *fosfatasa*s.

3.1.1. Enzimas alostéricas

Estas enzimas suelen tener varias subunidades o protómeros, estas subunidades presentan un sitio activo y un sitio modulador o regulador y presentan dos estados de conformación, uno inactivo y otro activo. La transición entre los dos estados depende de la unión en el sitio regulador o alostérico de una molécula o ligando, que estabiliza ya sea la forma activa o la inactiva de la enzima. Se presenta cooperación debido a que la subunidad modulada permite que la otra se module con mayor rapidez y así sucesivamente. Cuando se estudia una enzima de este tipo, la gráfica de Michaelis - Menten tiene forma sigmoidea (de "s") como se muestra en la figura 3.26.

Figura 3.26.
Gráfica de Michaelis-Menten para una enzima alostérica.



3.12. Cuestionario

- 1) En la página web <http://www.chem.qmul.ac.uk/iubmb/enzyme/> busque el nombre de las enzimas clasificadas con el siguiente número EC.
 - a) EC 5.1.3.21
 - b) EC 6.3.3.4
 - c) EC 4.1.1.15
 - d) EC 3.7.1.5
 - e) EC 2.8.1.8
 - f) EC 1.5.3.11
- 2) Explique sobre qué sustratos actúan las siguientes enzimas y cuál es su aplicación industrial.
 - a) amilasas
 - b) proteasas
 - c) lipasas
- 3) La lactatodeshidrogenasa (LDH) tiene dos tipos de subunidades, una que se encuentra principalmente en el corazón (H) y otra en el músculo (M). Indique cómo las isoenzimas de la LDH sirven para detectar el paro cardíaco. ¿Qué es una isoenzima?
- 4) Explique la cadena de coagulación de la sangre.
- 5) Consulte cómo es la acción antibacteriana de la penicilina.

3.13. Bibliografía

- BOHINSKI, R.B. 1991. *Bioquímica*. Delaware: Wilmington.
- CAMPBELL, M.K. & O. FARELL SHAWN. 2004. *Bioquímica*. México: Thomson.
- NELSON, D. & M. COX. 2000. *Lehninger Principles of Biochemistry*. New York: Worth Publishers.
- STRYER, L. & J.L. TYMOCZKO. 2003. *Bioquímica*. Barcelona: Reverté.
- VOET, D. & J. VOET. 2004. *Bioquímica*. New York: John Wiley and Sons.



Capítulo 4

El origen de la vida

Francisco de Paula Gutiérrez Bonilla
Luis Ernesto Beltrán Forero

El origen de la vida

Francisco de Paula Gutiérrez Bonilla*
Luis Ernesto Beltrán Forero**

4.1. Introducción

La vida, como lo expresa Folsome (1985), "es demasiado sutil para definirla total y completamente y se escapa cada vez que nos acercamos a ella. Nos podemos poner fenomenológicos y preparar la siguiente lista: una criatura 'viva' se mueve, excreta, come y metaboliza, se reproduce, crece, etc.". El problema es que siempre hay excepciones que perturban la lista y que amenazan a la definición clásica.

Las teorías sobre el origen de la vida estuvieron hasta bien entrado el siglo XVIII fundadas en la Biblia, en los primeros párrafos del Génesis: "Al principio creó Dios los cielos y la Tierra. [...] hizo Dios todas las bestias de la Tierra según su especie, los ganados según su especie y todos los reptiles de la tierra según su especie". Se postulaba que el libro del Génesis constituía una fuente histórica tan fidedigna como podía serlo el relato de las guerras de las Galias escrito por Julio César. Asimismo, gracias a la detallada cronología que nos suministra la Biblia casi hasta el nacimiento de Cristo, no parecía empeño posible el intento de calcular la fecha de la Creación y, por tanto, la edad del mundo. Curiosamente, la genealogía del Génesis es en tan alto grado minuciosa que se permite decirnos la edad de cada patriarca al nacer su hijo mayor.

* Biólogo Marino, Ph.D. E-mail: francisco.gutierrez@utadeo.edu.co

** Biólogo, M.Sc. E-mail: luis.beltran@utadeo.edu.co

Intentar allegar información, explicaciones, razones justificadas y científicamente probadas sobre el origen de la vida nos retrotrae a que debiéramos conocer de manera suficiente todos los fenómenos que encierra, por lo que no sabemos como lo expresa Folsome (1985): "si es un fenómeno raro y único o una característica necesaria y común en el universo". La duda persiste y hay los adeptos a que la vida es una condición común en el universo, mientras que otros la atribuyen exclusivamente a la Tierra. Sin embargo, la evolución del universo parece favorecer a los primeros y no a los segundos y por ello la humanidad a través del proyecto SETI (Search Extraterrestrial Intelligence) la busca afanosamente.

La astronomía, la astrofísica, la física, la química y la paleontología, entre otras ramas de la ciencia, han aportado datos suficientemente exactos para desarrollar algunas hipótesis y teorías sobre la naturaleza del universo y sus probables procesos evolutivos. La astronomía, la física, y la astrofísica han permitido establecer una escala de tiempo para la evolución de las estrellas, la antigüedad de las rocas y de los meteoritos.

De manera conjunta la astronomía, la química, la física y la geología ofrecen un panorama de cómo se forman los planetas, cómo evolucionan y cómo desarrollan atmósferas. La química y la biología han intentado fijar la base material para el origen de la vida. Asimismo, la filosofía ha establecido sus conceptos.

Cada vez parece que estamos más cerca de una definición –dicen los más optimistas–, dado que tenemos explicaciones más razonables que otras y, de hecho, algunos fenómenos son ahora observaciones inexplicables. El camino sigue y ése es precisamente el valor de la ciencia: cada vez nos acerca más a las explicaciones razonables y demostrables. Lo que antes pudo ser un mito o una creencia, hoy es una teoría, una ley o un principio sujeto a comprobación y, recientemente, hasta objeto de modelación.

4.2. Teorías sobre el origen de la vida

Las teorías sobre el origen de la vida, pasan por muchos escenarios de las creencias y las ciencias. Las culturas humanas han desarrollado su propia explicación sobre el origen del mundo, del ser humano y de las otras especies. Los filósofos de la antigua Grecia tenían sus propios mitos sobre la creación. Anaximandro (611 a.C.) propuso que los animales podían ser transformados de un tipo en otro, y Empédocles (490 a.C.) especuló que podían ser contruidos a partir de combinaciones diversas de partes preexistentes.

La tradición judeocristiana explica el origen de los seres vivos y las estructuras que le permiten adaptarse al ambiente y sobrevivir, como el producto de la creación directa de un omnisciente y omnipotente Dios.

La "teoría sobrenatural" ha imperado respecto al "origen de la vida y en consecuencia del ser humano". Dentro de la iglesia católica, sin embargo, hubo algunas posiciones distintas y muy cercanas a las ideas evolucionistas modernas como las de san Agustín (354-430),

quien sostuvo que no todas las especies fueron creadas por Dios, sino que algunas se habían desarrollado en tiempos históricos a partir de las especies creadas por Dios. Su motivación no fue biológica sino religiosa; habría sido imposible mantener representantes de todas las especies en una sola embarcación tal como el arca de Noé; por tanto, algunas especies debieron de surgir sólo después del diluvio universal.

Soportado en la Biblia, el arzobispo Usher anunció triunfalmente en 1650 que la Creación había tenido lugar en el año 4004 a.C. El doctor Lightfoot (1602-1675), a la sazón vicescanciller de Cambridge, afinó su posición hasta concluir que fue a las nueve de la mañana del 23 de octubre de dicho año, aunque tales precisiones jamás fueron artículos de fe.

Podría suponerse que las elucubraciones de Usher no eran más que las manifestaciones de un excéntrico vestido del suficiente poder para conseguir el asentimiento general, y sin embargo, no era así. Los datos extraídos de las Sagradas Escrituras pasaban por evidentes ante todos los hombres cultos de la época. Sir Walter Raleigh (1554-1618) en 1604 situó el acto creador en el 4032 a.C. Aceptando además, como la mayoría de sus contemporáneos, que la duración del mundo sería de seis mil años, determinando que quedaban menos de cuatro siglos para la hora postrera.

Semejante manera de pensar y concebir la historia acaso hoy nos resulte chocante, pero para la comprensión de la misma hemos de situarnos en el seno de las ideas que por aquel entonces eran dominantes.

La creencia principal giraba alrededor de la cercanía del Apocalipsis.

En el siglo xvii se asumía la opinión, de clara raíz helénica, según la cual la Tierra había sido en su origen una esfera perfecta, por lo que los valles, montañas y quebradas se juzgaban síntomas de degeneración que anunciaban el fin de las eras. Cobraron en esa época mucho sentido los poetas isabelinos como John Donne (1572-1631) quien conminaba a sus contemporáneos: "Recapacidad y arrepentíos en este mundo cuya proporción está desfigurada". Los científicos, empero, no tardaron en discernir los mecanismos visiblemente responsables de la formación de los accidentes geográficos. Éstos eran la erosión, el desgaste y los movimientos de ruptura y desplazamiento de las masas rocosas. Todos ellos resultaban ser procesos geológicos extremadamente lentos, por lo cual, razonaban estos investigadores, el lapso de tiempo transcurrido para lograr la actual configuración de las tierras emergidas debió ser enorme. Aunque la duración de tales períodos se prestaba a discusión, lo que no admitía dudas era la insuficiencia de los 4.004 años del arzobispo Usher: la colisión con la ortodoxia religiosa parecía así inevitable y era de esperarse que no tuviera un inmediato triunfador.

En orden a conciliar los descubrimientos religiosos con las doctrinas bíblicas, y en parte a causa de una interpretación errónea de los escasos registros fósiles entonces disponibles, se impuso, entre los siglos xviii y xix, una teoría denominada "catastrofismo". El naturalista francés Georges Cuvier (1769-

1832) propuso la hipótesis de que los fósiles animales marinos y terrestres hallados en estratos rocosos superpuestos podrían ser explicados atribuyéndolos a restos de criaturas que habían sucumbido durante sucesivas catástrofes naturales. Aun cuando Cuvier tuviese buen cuidado de separar sus teorías científicas de lo expuesto en las Sagradas Escrituras, los creacionistas de aquel tiempo acogieron el catastrofismo como un firme puntal del relato bíblico. La escuela británica del catastrofismo, en especial, se distinguió por su perseverancia en conjugar las ideas de Cuvier con el relato del Génesis.

A tal punto llegaron sus esfuerzos, que postularon no menos de veintisiete cataclismos para dar cuenta de la creciente diversidad de los fósiles hallados. El carácter disparatado de la posición catastrofista pronto se hizo tan obvio que en las mismas islas británicas surgió la doctrina opuesta, encabezada por el geólogo escocés James Hutton (1726-1797). Hutton se distanció de los catastrofistas, sosteniendo que los cambios geológicos no se producían de manera súbita y violenta, sino lenta y continuamente bajo la acción de las fuerza naturales que operaban a lo largo de dilatadísimos períodos de tiempo. Los adversarios de Hutton no comprendieron que ése era el punto crucial de sus teorías y las calificaron de "vulcanistas" por el simple hecho de que citaba la participación de los volcanes y el calor interno de la Tierra en las transformaciones geológicas. Por el contrario, los catastrofistas radicales recibieron el apodo de "neptunistas" por su insistencia

en la formación de sedimentos durante los períodos de inundaciones.

Buena parte de las energías intelectuales de finales del siglo XVIII se malgastaron en la estéril disputa entre neptunistas y vulcanistas, hasta que en 1830 el geólogo británico Charles Lyell (1797-1875) irrumpió en la escena científica. Las ideas científicas de Lyell están consignadas en su libro *Principios de geología* y reunidas bajo el epígrafe de "uniformismo" estaban tomadas casi punto por punto de las de Hutton. Estuvo en condiciones de afirmar que procesos como la erosión, el levantamiento volcánico, la sedimentación o la exposición a la intemperie bastaban para explicar cualquier formación geológica dado el tiempo suficiente. A su juicio, si las fuerzas naturales que observamos en la actualidad son perfectamente capaces de proporcionar una explicación, resulta superfluo e inútil suponer el acaecimiento de terribles calamidades en tiempos pretéritos. Hoy, en efecto, se estima que el uniformismo de Hutton y Lyell es la clave correcta para interpretar y, aunque no se excluye la posible influencia de catástrofes puntuales, su papel se ha reducido a un contado número de casos. Con este cambio de perspectiva, el escenario de la naturaleza se encontraba habilitado, mediante vastísimas edades geológicas, para acoger la primera teoría coherente de la evolución biológica. Y su llegada no se hizo esperar.

La posibilidad de que los seres vivos hubiesen evolucionado a partir de organismos más simples era ya, en el ámbito decimonónico, una hipótesis vieja y venerable

que no acababa de encontrar acomodo en el terreno de las teorías confirmadas. El concepto mismo de la evolución había sido manejado anteriormente con diferente fortuna por el abuelo del propio Charles Darwin (1809-1882): Erasmus Darwin (1731-1802), así como por Lamarck (1744-1829), Robinet (1735-1820), Maillet (1656-1738), Maupertuis (1698-1759), Diderot (1713-1784), o los filósofos ya mencionados Anaximandro y Empédocles. Todos ellos, con ciertas matices cada uno, compartieron la creencia de que en el interior de las criaturas vivas existía un especie de fuerza vital o "fuego espiritual" que operaba continuamente para la mejora de la especie, pero ninguno de ellos –salvo Lamarck– sugirió mecanismo alguno que explicase el proceso.

La doctrina lamarckiana de herencia de los caracteres adquiridos, según la cual los cambios en el medio ambiente inducen transformaciones en los seres vivos que pasan a sus descendientes, evidenció muy pronto su incorrección. De ser eso cierto, los hijos de los braceros y estibadores serían invariablemente más recios y musculosos que la prole de quienes desempeñan oficios más reposados. Sin un mecanismo explicativo congruente con los hechos, la "evolución de las especies" parecía ser tan sólo una ingeniosidad malograda hasta que Charles Darwin dio un golpe de timón inesperado a los acontecimientos.

La vida de Darwin denota cómo el talento humano puede permanecer largo tiempo oculto a los ojos de la mayoría, y la manera como en un momento luminoso de inspiración puede entronizar el trabajo de toda una vida. Tras un fallido intento de estudiar medicina, Darwin viaja a Cambridge, donde su afición a la investigación de campo y al contacto directo con la naturaleza no era muy bien vista por sus profesores victorianos. Por suerte, sus profesores de geología y botánica, Sedgwick (1785-1873) y Henslow (1796-1861), le tenían en alta estima y le recomendaron para ocupar un puesto en

un viaje oficial de exploración al Pacífico Sur. La expedición partió en el navío *Beagle* en diciembre de 1831 y, tras circunnavegar el globo, regresó a Inglaterra en octubre de 1836. El joven Darwin, que había partido siendo un curioso investigador, retornó convertido en un consumado biólogo provisto de conocimientos de primera mano acerca de la flora y la fauna de medio mundo.

El gran acopio de datos había convencido a Darwin del "origen evolutivo de las especies animales". La distribución geográfica de aves, mamíferos y reptiles en las distintas islas visitadas por él, así como la comparación de los fósiles desenterrados en el curso del viaje con los animales ahora vivientes, atestiguaba de manera apabullante la existencia de un parentesco, una suerte de origen común. Estos antepasados comunes, a juicio de Darwin, habrían ido generando nuevas especies por una conjunción de factores cronológicos –el transcurso de la eras– y geográficos –el aislamiento de los animales de cada isla–. En este punto se topó con el problema que había acuciado a los evolucionistas anteriores a él: la necesidad de hallar un mecanismo que justificase el

proceso evolutivo. Ya no cabía apelar a una misteriosa fuerza vital, como sus predecesores, pues era éste un postulado demasiado vaporoso y simplista para ser considerado científico: la teoría de Lamarck era a todas luces falsa; ¿qué restaba entonces?

Darwin conocía bien el sistema de selección que los ganaderos y otros criadores practican con los animales. El método consiste en observar la descendencia y cruzar entre sí los ejemplares portadores de aquellas características que deseen acentuar en las generaciones siguientes. Así se pueden conseguir caballos más resistentes, perros más veloces u ovejas más lanudas, por ejemplo. A Darwin le parecía obvio que algo similar debía ocurrir en el medio salvaje, aunque desconocía exactamente cómo. Darwin no sabía las causas últimas de estas variaciones –en su época no se conocía nada de genética molecular–, pero su presencia no ofrecía dudas y era así utilizada como punto de arranque para sus razonamientos. Mas, ¿qué podría representar el papel del criador humano que selecciona en el medio natural? Finalmente, leyendo a Malthus (1766-1834) en su *Ensayo sobre la población* creyó encontrar algunas razones válidas. En él se defendía la tesis de que la población humana crecía a un ritmo muy superior a la capacidad de las tierras cultivables para alimentarlas. Su argumentación era más elaborada que lo aquí expresado, pero Darwin al leerlo comprendió en el acto cuál era la pieza que le faltaba en su rompecabezas intelectual. Aquello que sustituía al criador humano ejerciendo su mismo efecto a largo plazo, no era sino la lucha por la existencia. Los conflictos religiosos por su teoría no se hicieron esperar. Pero las confesiones cristianas adoptaron paulatinamente una interpretación evolucionista de la actuación divina en la creación del hombre, quizá siguiendo el antiguo aforismo que aconseja unirse al enemigo que no es posible vencer.

Leibniz (1646-1716), en su obra *Protoogaea* (1693), había sugerido que las especies animales superiores podrían haber evolucionado a partir de formas inferiores de vida, que las especies antecesoras de la humana contaban con un alma irracional, y que Dios sólo dotó a las almas de razón cuando evolucionaron los primeros seres humanos. En pleno siglo xx, el jesuita francés Teilhard de Chardin (1881-1955) propuso una versión espiritual de la evolución –muy similar a la de su colega dieciochesco Jean Baptiste Robinet (1735-1820) – conforme a la cual cada materia, orgánica o inorgánica, experimenta una tendencia a evolucionar. La humanidad representa el eje supremo de ese proceso cuya meta final es, para Chardin, el punto Omega, símbolo de Dios. En el sur de los Estados Unidos, los fundamentalistas evangélicos sostienen que la Biblia, por ser la palabra de Dios, es literalmente verdadera en todas sus afirmaciones, sin que pueda errar jamás. Henry Morris y Martin Clark en la década del 60 aclaran en su obra creacionista *La Biblia tiene la respuesta* que la evolución es antibíblica, anticristiana, acientífica e imposible, y es lo que ahora se conoce como “el diseño inteligente”.

Las teorías sobre el origen de la vida tienen razonamientos que nos aproximan a su origen químico. De hecho, una de las características que más poderosamente llaman la

atención al observar la naturaleza es la abismal diferencia que existe entre los seres vivos y las cosas inanimadas.

La ortodoxia religiosa que se adueñó del mundo occidental durante más de mil años desposeyó de sus almas a todos los seres, salvo a los miembros de la especie humana. A partir de entonces el alma inmortal, creada por Dios para cada individuo, resultaba patrimonio exclusivo de los seres humanos. Esto no impedía que los seres inferiores –es decir, el resto de las criaturas vivas– fuesen susceptibles de originarse en algún proceso en el que no interviniese directamente la divinidad. El conjunto de procesos por los que se creaban criaturillas vivas a partir de ingredientes no vivos se denominó "generación espontánea" y fue muy popular desde tiempos inmemoriales hasta el siglo XIX. Esta suposición quedó refutada por los experimentos del médico italiano del siglo XVI Francesco Redi (1626-1697), quien comprobó que la carne en mal estado aislada de todo contacto externo permanecía limpia de gusanos y de cualquier otro parásito, en tanto que la dejada al aire libre pronto mostraba abundancia de fauna. En este

mismo sentido, Louis Pasteur (1822-1895) demostró que bajo estrictas medidas de aislamiento y destrucción previa de gérmenes presentes ningún microorganismo se generaba espontáneamente en los caldos de cultivo bien esterilizados y aislados. Pasteur comprobó un postulado del científico italiano Spallanzani (1729-1799) un siglo antes: que "la vida sólo procede de la vida anterior", sin que pueda admitirse generación espontánea de ningún tipo.

Cundió entonces la sensación de que la materia viva poseía alguna clase de cualidad intrínseca que la distinguía del resto, a la que se clasificó de "fuerza vital o *vis vitalis*". Esta postura se tornó asimismo racionalmente indefendible cuando, en 1888, el químico alemán F. Wohler (1800-1882) sintetizó por vía artificial la urea, lo que desmoronó esta teoría.

El escenario para el inicio de la vida en la Tierra era aquejado por una actividad geológica de inusitada violencia y sin capa de ozono alguna que le protegiese de las radiaciones solares o cósmicas. Con este telón de fondo tuvo lugar la aparición de la vida a lo largo de una serie de etapas, sugeridas en la década de los veinte por el bioquímico ruso A.I. Oparin (1894-1980) y su colega británico J.S.B. Haldane (1892-1964). Según su teoría, la radiación solar ultravioleta alcanzaría sin demasiadas dificultades la superficie terrestre y provocaría multitud de reacciones químicas entre las moléculas de agua, anhídrido carbónico y amoníaco presentes en la primitiva atmósfera reductora (sin oxígeno). Faltando oxígeno atmosférico que los destruyese por oxidación, los compuestos formados de este modo (cianhídrico, cianógeno, aldehídos, tioles) se verían arrastrados hacia el mar por efecto de las lluvias, concentrándose en su seno hasta que, en palabras del propio Haldane, "los océanos primitivos alcanzaron la consistencia de un caldo caliente y diluido". La expresión referente a este estado se debe a que lo calificó de "sopa orgánica primordial" o "sopa primigenia".

En una segunda etapa, las moléculas simples se irían transformando en moléculas más complejas –aminoácidos, azúcares, ácidos grasos–, aunque permanecen todavía como monómeros, esto es, moléculas solitarias que no establecen ordenamiento entre sí. A continuación, la "sopa prebiótica" se espesaría por la acción de agentes condensadores o mediante calentamiento y evaporación. Así pasamos a la etapa de polímeros, cadenas moleculares de la clase de los polipéptidos y los polinucleótidos (componentes básicos, respectivamente de las proteínas y de los ácidos nucleicos). Estas moléculas lograron en algún momento adquirir propiedades autorreproductoras y aislarse del medio circundante por medio de una capa de moléculas de grasa, precursora de las actuales membranas celulares. Más tarde, hace tres mil quinientos millones de años, surgieron los primeros organismos unicelulares semejantes a los microbios actuales.

En 1953, experimentos efectuados por Stanley L. Miller (1930-2007) y Harold C. Urey (1893-1981), de la Universidad de Chicago, parecieron confirmar el relato antes expuesto.

La sencilla teoría expuesta de estos afamados bioquímicos ha sido tan zarandeada por los últimos descubrimientos de la geofísica y la geoquímica acerca de las etapas primitivas de nuestro planeta, que no es de extrañar la actual efervescencia de hipótesis sobre este asunto. Muchas han sido las propuestas realizadas a fin de remplazar la tesis que ha dominado el horizonte de este campo de investigación durante cuatro décadas, por lo que es bueno hacer un breve repaso de las más destacadas.

1) *La hipótesis cometaria o de la panspermia.* La terrible complicación de generar células vivientes en las condiciones primigenias de la Tierra primitiva ha animado a no pocos investigadores a dirigir

su mirada al espacio exterior. La idea en sí no es nueva, pues fue esbozada en 1903 por el químico sueco Svante Arrhenius (1859-1927). Achacaba las primeras manifestaciones de vida a la llegada de esporas microbianas procedentes de otros mundos tras un viaje sideral. Existen pruebas geológicas de que ciertos microorganismos han estado presentes en la Tierra desde hace no menos de 3.100 millones de años (sólo 1.500 millones de años después de la solidificación del planeta). Otros han supuesto que los compuestos biológicos fundamentales llegaron en el interior de meteoritos y cometas. Teoría apoyada por Fred Hoyle (1915-2001) y N. C. Wickramasinghe (nacido en 1939), quienes la han reelaborado diciendo que "el interior de los cometas se habían desarrollado microbios completos, los cuales se sembrarían más tarde en nuestro mundo e iniciarían la cadena de la evolución". La existencia de muy variadas moléculas orgánicas en el espacio cósmico es un hecho probado por abundantes estudios espectroscópicos. El examen del cometa Halley, realizado en 1986 por la sonda Giotto, reveló la presencia de ácido cianhídrico, formol y polímeros de estos compuestos. Por si fuese poco, el estudio detallado de un asteroide caído en Murchinson (Australia) en 1969 permitió determinar grafito, carburo de silicio, 74 aminoácidos, 250 hidrocarburos

diferentes y las cinco bases nitrogenadas de los ácidos nucleicos. Como teoría sigue vigente, y los registros anotados denotan la no exclusividad de los compuestos básicos y de las biomoléculas en la Tierra.

2) *Lodos y arcillas*. Según el profesor A. G. Cairns-Smith de la Universidad de Glasgow (Escocia), los lodos y las arcillas desempeñaron una función decisiva en el desarrollo primigenio de la vida. De acuerdo con su opinión, a la vida orgánica que hoy conocemos precedió un período en el que las formas dominantes fueron ciertas estructuras inorgánicas periódicas del tipo arcillas. Estas estructuras arcillosas "competían" entre sí –en un sentido figurado– por capturar mineral disuelto que les permitía proseguir su cristalización. También "mutaban" al mostrarse susceptibles de variar en el crecimiento del cristal (imperfecciones, sustitución de unos átomos por otros, fusión de láminas arcillosas); y se reproducían, puesto que cada lámina podía dividirse en otras menores bajo ciertas condiciones de temperatura y concentración de minerales, comenzando éstas un nuevo ciclo de crecimiento. Con el paso del tiempo –hipotetiza Cairns-Smith– las estructuras de arcilla utilizarían moléculas distintas a los silicatos a fin de expandirse; quizás moléculas orgánicas preexistentes o producidas por acción catalítica de los propios lodos. A la larga, los polímeros de carbono resultaron más eficientes y versátiles que sus homólogos de silicio en la supervivencia y reproducción (las macromoléculas orgánicas pueden crecer en tres dimensiones y con longitudes mucho mayores que sus contrapartidas inorgánicas): ha caecido el "relevo" genético del mundo inorgánico al orgánico.

Al margen de la carencia de pruebas sobre tales formas replicativas de arcilla, está fuera de toda duda el importantísimo papel jugado por los materiales semicristalinos con poder catalítico como las arcillas. En concreto, las arcillas se originan en un medio acuoso, exponen una gran superficie de contacto a todos los solutos que se encuentran en el medio y poseen la facultad de catalizar reacciones químicas específicas. Es toda esta serie de virtudes físicoquímicas la que mueve a Cairns-Smith a especular con la posibilidad de que las arcillas engendraran las primeras moléculas orgánicas.

3) *La charca de Darwin*. Cuando la idea de la sopa orgánica perdió el favor del que había gozado inicialmente, se reparó en que el propio Darwin había sugerido un escenario alternativo en una carta a un amigo fechada en 1871. Allí, el científico británico comentaba:

Se ha dicho a menudo que la totalidad de las condiciones necesarias para la formación del primer organismo vivo son las que presenciamos hoy día y no pueden haber sido otras que las actuales. Sin embargo, si pudiéramos concebir (¡cuán grande suposición implica ese "si"!) la posibilidad de la formación química de un compuesto proteico, en algún estanque cálido y pequeño, que contuviera toda clase de sales amónicas y fosfóricas, que recibieran luz, calor, electricidad, etc., compuesto que una vez formado podría sufrir otros cambios posteriores de mayor complejidad, en las condiciones actuales ese material sería devorado

o absorbido al instante, lo cual no había sido el caso previamente a la formación de los primeros seres vivos.

Esta genial intuición de Darwin acierta doblemente: en primer lugar, destaca el hecho de que la génesis abiótica de los primeros compuestos biológicos se habría dado en el marco de unas condiciones físico-químicas muy especiales e irrepetibles que la distinguen de la generación espontánea desterrada por Pasteur. A raíz de las palabras de Darwin, esta hipótesis recibió el nombre de "modelo de estanque" o "de la charca". Las ventajas de este modelo son patentes en comparación con las de un océano convertido en sopa primigenia. En un espacio de menores dimensiones como lo es la charca, las moléculas orgánicas simples originadas por síntesis natural se hallarían más concentradas, facilitándose así las reacciones químicas y las interacciones entre ellas. En virtud de lo dicho, la hipótesis de que las primeras moléculas biológicas pudieron haber aparecido en sistemas acuosos de pequeñas dimensiones comparados con los mares (pantanos, charcas, microlagunas) pero cercanos a éstos, que poseyendo unas características físicas y químicas adecuadas albergasen una cantidad suficiente de moléculas orgánicas sencillas formadas de forma abiótica, ha sido denominada el "modelo de la charca".

4) *Coacervados y microesferas*. En el supuesto de que tuviésemos un conjunto de pequeñas moléculas biológicas o prebiológicas aptas para interactuar progresivamente entre sí hasta constituir un

protosistema vivo, necesitaríamos aún de algún tipo de estructura que actuase como barrera o frontera entre nuestro sistema y el medio circundante. De no ser así, correríamos el grave riesgo de que este delicado grupo de biomoléculas en interacción se diluyese y desapareciese como tal, o bien que en la trama de reacciones precursoras del metabolismo actual interfiriese algún producto venenoso que diese al traste con todo. Es evidente que la estabilidad y la organización inherentes a un sistema prebiótico exigen sin falta un cierto aislamiento del medio ambiente que lo rodea. ¿Quién puede actuar como barrera separadora? Oparin respondió con el estudio de unas estructuras llamadas "coacervados": agregados de polímeros que toman la forma de gotitas en suspensión dentro de un medio principalmente acuoso. Oparin y sus colaboradores descubrieron que una manera de estabilizar los coacervados durante horas, días o incluso semanas, era dotarles de un metabolismo primitivo mediante la adición de algunas enzimas sencillas en su interior. En la misma línea de Oparin, pero desde otro ángulo, el profesor Sydney Fox (1912-1998), del Instituto de Evolución Molecular de Miami (EE.UU.), ha preferido indagar el curioso fenómeno por el que a las altas temperaturas los aminoácidos tienden a encadenarse aleatoriamente constituyendo los denominados "proteínoides", dotados de propiedades catalíticas respecto a las reacciones químicas ordinarias. Los proteínoides se agregan espontáneamente entre 130 y 180 °C para formar microesferas (1-2 micrómetros de diámetro) que desarrollan

una demarcación externa análoga a una membrana biológica corriente, a pesar de que no haya lípidos presentes. Las microesferas y los coacervados no son más que analogías entre modelos bioquímicos muy simplificados y las células vivas aún más complicadas.

5) *Genes y proteínas*. El monumental escollo con el se choca a la hora de explicar la replicación de la información genética de un organismo reside en la abrumadora complejidad encerrada en un sistema concentrado de reacciones en el que entran en juego dos clases de moléculas: los ácidos nucleicos y las proteínas. Los ácidos nucleicos (ADN y ARN) son moléculas pesadas que portan inscritas en sí las instrucciones para fabricar todas las proteínas de un organismo. Sin embargo, los ácidos nucleicos resultan por completo inoperantes sin el auxilio de ciertas proteínas que los activan y que catalizan ciertas reacciones intermedias imprescindibles. Esto ha generado dos escuelas antagónicas: una otorga la primacía a los ácidos nucleicos –hipótesis del "gen desnudo" –, mientras que la otra juzga preponderante el papel de las proteínas –tesis del "protobionte" –.

4.3. Origen del ácido desoxirribonucleico (ADN)

Todos los seres vivos se reproducen y en este proceso se transmite la información genética a la siguiente generación. El ADN –ácido desoxirribonucleico– o molécula de la herencia contiene la información para la producción de proteínas y de ARN –áci-

do ribonucleico–, de la cual depende su propia síntesis. En este sentido se plantea la siguiente paradoja: ¿qué fue primero, la proteína o la molécula encargada de sintetizarlas? Si fue primero la molécula, ¿cómo se dio el proceso químico para que se catalizara la síntesis de proteínas? ¿De dónde surgió esta molécula?

Una posible solución a este planteamiento puede estar en la molécula de ARN (arn). Algunas moléculas de ARN actúan como enzimas que están en capacidad de separar el ARN y mediar su proceso de autorreplicación. Estas proteínas se conocen como ribozimas. La agrupación de un entrelazado de estas proteínas muy posiblemente originó el ribosoma primitivo. El ARN constituyente de esta estructura pudo haber presentado errores durante su replicación (mutaciones). Aquellas mutaciones que garantizaban una mayor fidelidad en el copiado de sí mismas fueron favorecidas por la selección natural y de esta manera pudieron reproducirse más rápidamente y así aumentar su frecuencia en el medio. Es posible que la formación de la primera molécula de ADN sea el producto de una mutación que permitiera la autorreplicación de ese ARN que no era vulnerable a la acción catalítica de las ribozimas de las que proviene.

4.4. La primera célula

Como se mencionó anteriormente, es posible que el océano primigenio fuera una gran solución constituida, entre otras, por sustancias de naturaleza lipídica y/o proteica. Es posible que con los choques y movimientos de estas moléculas en un

ambiente polar se formaran micelas huecas interiormente, delimitadas o separadas del medio exterior. Estas estructuras no polares reciben el nombre de microesferas. Bajo ciertas circunstancias, estos aglomerados pueden aumentar su tamaño y dividirse. En el caso hipotético que las ribozimas hubieran sido embebidas en esas microesferas, es posible que se hubiera dado origen a una primera célula. En ella, los productos proteicos que se sintetizan a partir de estas biomoléculas se encontrarían salvaguardados de la acción de otras ribozimas presentes en el medio exterior.

Las evidencias radiométricas indican que las primeras células surgieron hace 3.500 millones de años y muy seguramente los primeros organismos eran procariotas, los cuales se caracterizan por tener el material genético libre dentro del citoplasma. Es probable que estas células hayan obtenido la energía para sus funciones vitales de los materiales orgánicos del océano primitivo. Dado que la atmósfera primigenia tenía bajas concentraciones de oxígeno, estas bacterias realizaban su metabolismo en condiciones anaerobias, el cual proporciona poca energía.

La fotosíntesis apareció dentro de algunas bacterias que podían utilizar las concentraciones de CO_2 del medio acuático y la luz solar. El principal grupo de bacterias que podían realizar esta función fueron cianobacterias, que liberaban a la atmósfera O_2 como producto final del anabolismo de la glucosa. Se considera que cuando el O_2 reaccionó con el hierro presente en la superficie de la Tierra se formó el óxido de hierro que facilitó el proceso de enriquecimiento de la atmósfera con O_2 .

El cambio ambiental causado por el paso de una atmósfera anoxigénica a otra con altas concentraciones de O_2 pudo constituir una fuerte presión selectiva para los primeros organismos vivos. Esto último, dado que este elemento reacciona con las

moléculas orgánicas rompiendo sus enlaces y liberando la energía contenida en estos, disminuyó sus probabilidades de reproducción y supervivencia. Sólo aquellos organismos que tenían la posibilidad de incorporar el O_2 en su metabolismo pudieron reproducirse y sobrevivir bajo tales condiciones.

4.5. Origen de la célula eucariótica y de la multicelularidad

El aumento en la densidad de los organismos procariotas hizo probable la evolución de la depredación. Ésta pudo haberse dado entre un grupo particular de bacterias que no presentaban una pared celular, las cuales podían rodear sus presas. Muy seguramente, estos organismos pertenecían a aquel grupo de bacterias que no podían sintetizar su alimento a partir de la fotosíntesis y el metabolismo aeróbico. Es posible que la incorporación de otras bacterias a partir de estas bacterias depredadoras diera origen a la primera célula eucariota.

Las células eucarióticas difieren de las procarióticas en que las primeras tienen el material genético aislado del citoplasma por una membrana nuclear y poseen organelos especializados en el metabolismo energético, como las

mitocondrias y los cloroplastos en las plantas. Pero, ¿cómo se originaron estos organelos?

La hipótesis endosimbiótica propone que la aparición de los precursores de estos organelos se debió a la inclusión de ciertas bacterias que poco a poco entraron en una relación simbiótica con su hospedero. Esta relación pudo haber nacido a partir de la no digestión de una bacteria aeróbica por parte de una bacteria anaeróbica, en la cual la bacteria aeróbica se encontraba protegida de los predadores del medio exterior y podía utilizar los recursos presentes en el citoplasma de su huésped y así optimizaba el metabolismo de los mismos mediante el uso del oxígeno presente. Esto, posiblemente, llevó a una alta producción de energía que era devuelta al citoplasma del huésped y ser utilizada por éste.

Esta bacteria depredadora con sus simbioses aeróbicos presentaba ventajas sobre los organismos anaeróbicos, dado que podía metabolizar el alimento de manera aeróbica. Esto pudo verse reflejado en una mayor capacidad reproductiva y competitiva y, por ende, en una ventaja selectiva sobre sus competidores anaerobios. Cuando alguno de los descendientes de estas células pudo consumir a una cianobacteria y no digerirla,

es posible que durante el curso de la evolución se hubiera originado el cloroplasto.

A cerca del origen del núcleo se plantean dos hipótesis: a) la primera de ellas propone que la membrana nuclear que rodea el material genético de los eucariotas se pudo haber originado por una invaginación de la membrana celular. b) El núcleo se originó a través de la relación endosimbionte en la cual el hospedero tomó el control del huésped. Cualquiera que haya sido el origen del núcleo, este evento representa uno de los puntos más importantes en la evolución de la vida, porque ofrece una oportunidad para regular el uso del material genético.

Asociado a la depredación entre bacterias se dio un cambio en el tamaño de las células. Entonces aquellas bacterias grandes podrían no sólo consumir a otras bacterias, sino a su vez escapar del ataque de posibles predadores. Pero el hecho de tener un mayor tamaño, es decir, presentar un mayor volumen, hace que se reduzca el área de contacto por parte de la célula con el medio extracelular. Una célula u organismo grande requiere de una mayor cantidad de energía y por ende produce una mayor cantidad de desechos. Estos últimos constituyen un problema en la medida en que al tener una menor superficie para eliminarlos al medio tendrían que reducir su tasa metabólica y de esta manera tornarse más lentos y conspicuos a los predadores. Es por esto que la selección natural favoreció a aquellos organismos que dividieron la labor metabólica en células especializadas, aumentando así su probabilidad de supervivencia.

4.6. Cuestionario

- 1) ¿Cuál es, en su concepto, la teoría más válida sobre el origen de la vida?
- 2) Estudie el fundamento y los resultados del experimento de Urey & Millar.
- 3) ¿Cómo surgió y qué condiciones medioambientales pudieron favorecer la evolución de la pluricelularidad?
- 4) ¿Qué son y qué características definen a las primeras formas de vida conocidas como bacterias y arqueas? ¿Cuál es la relación evolutiva entre estos organismos y los organismos eucariotas?

4.7. Bibliografía

4.7.1. Bibliografía general

- ARTHUR, W. 1987. *Theories of Life*. London: Penguin Books.
- AUDESIRK, T. & G. AUDESIRK. 1996. *Biología: la vida en la Tierra*. Madrid: Prentice Hall.
- BOREL, E. 1986. *Las probabilidades de la vida*. Barcelona: Orbis.
- BERNSTEIN, M.P., S.A. SANDFORD & L.J. ALLAMANDOLA. 1999. «Materias primas de la vida». *Investigación y Ciencia* (septiembre): 4-12.
- BIGGS, A., C. KAPICKA & L. LUNDGREN. 2000. *Biología, la dinámica de la vida*. México: McGraw-Hill.
- CAIRNS-SMITH, A.G. 1985. *Seven Clues for the Origin of Life*. London: Cambridge University Press.
- FOLSOME, C.E. 1985. *El origen de la vida*. Barcelona: Reverté.
- GOULD, S.J. 1989. *Wonderful Life*. Nueva York: W.W. Norton & Co. (Edición en español: *La vida maravillosa*. 1991. Barcelona: Crítica).
- GOLDSCHMIDT, R. 1960. *The Materials Basis of Evolution*. New Jersey: Pageant Books.
- JACOB, F. 1988. *La lógica de lo viviente*. Barcelona: Salvat.
- JUDSON, H.F. 1979. *The Eighth Day of Creation*. Nueva York: Simon & Schuster.

4.7.2. Lecturas recomendadas

- BERNSTEIN, M.P., S.A. SANDFORD & L.J. ALLAMANDOLA. 1999. «Materias primas de la vida». *Investigación y Ciencia* (septiembre): 4-12.
- CALVIN, M. 1969. *Chemical Evolution*. Oxford and New York. London: Oxford University Press.
- FOX, S.W. 1965. *The Origin of Prebiological Systems*. New York: Academic Press.
- GOULD, S.J., 1994. «La evolución de la vida en la Tierra». *Investigación y Ciencia* (219): 54-61.
- HALDANE, J.B.S. 1929. *Science and Human Life*. New York: Harper and Brothers.
- HAZEN, R. M. 2001. «Origen mineral de la vida». *Investigación y Ciencia* (junio): 48-55. Barcelona: Prensa Científica.
- MARGULIS, L. 1970. *The Origin of Life*. London: Gordon and Breach.
- SHAPIRO, J.A. 1998. «Las bacterias, organismos pluricelulares». *Investigación y Ciencia* (agosto): 56-64.
- OPARIN, A.I. 1980. *El origen de la vida*. México: Mexicanos Unidos S.A.

Capítulo 5

Estructura y función de la célula

Germán Ricardo Díaz-Aragón
Francisco de Paula Gutiérrez Bonilla
Luis Ernesto Beltrán Forero

Estructura y función de la célula

Germán Ricardo Díaz-Aragón*
Francisco de Paula Gutiérrez Bonilla**
Luis Ernesto Beltrán Forero***

5.1. Introducción

La evolución de la vida sobre la Tierra ha sido y será dependiente de los continuos cambios que ha sufrido el planeta y de la capacidad de los organismos para adecuarse a los mismos. Su evidencia está en los organismos unicelulares, pluricelulares y en la unidad básica de la vida: la célula. De acuerdo con ciertas características morfológicas, las células se han clasificado en procariotas y eucariotas (figuras 5.1 y 5.1.1). Las primeras carecen

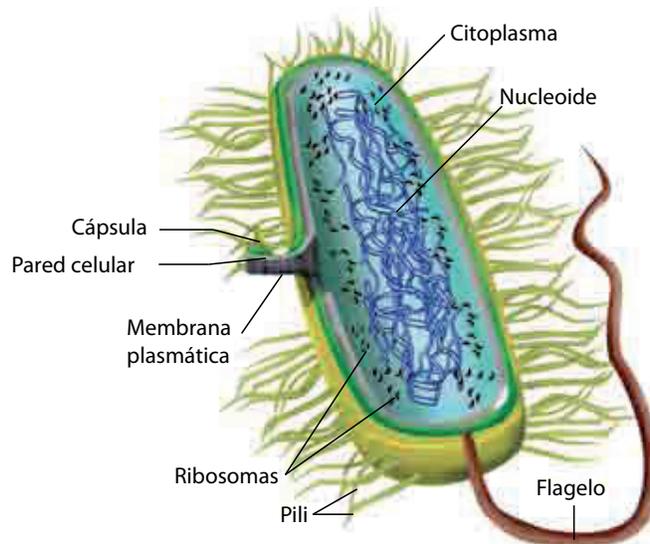


Figura 5.1.
Célula procariota.

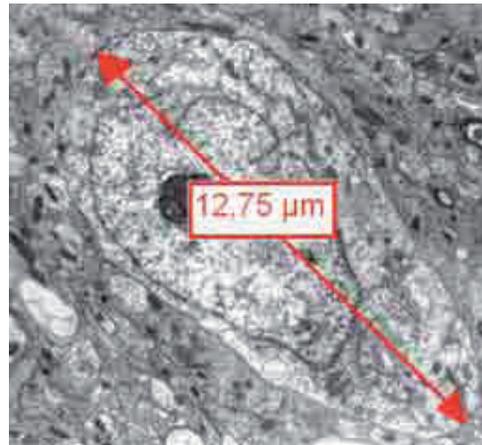
* Biólogo Marino, M.Sc. E-mail: ricardo.diaz@utadeo.edu.co

** Biólogo Marino, Ph.D. E-mail: francisco.gutierrez@utadeo.edu.co

*** Biólogo, M.Sc. E-mail: luis.beltran@utadeo.edu.co

de núcleo y su material genético está libre en el citoplasma. Las células eucariotas presentan núcleo definido, con una membrana que aísla el material genético de los componentes citoplasmáticos.

Figura 5.2.
Tamaño celular
Imagen tomada de:
http://www2.uah.es/biologia_celular/LaCelula/Celula2MP.html.
Por: Julio Pérez Márquez.



Tanto las células eucariotas como las procariotas se encuentran aisladas del medio por una estructura de naturaleza proteica y lipídica conocida como *membrana celular*, lo que les permite cambiar de tamaño (figura 5.2). Las células animales (figura 5.1) se caracterizan por presentar como estructura fundamental en la obtención de energía las mitocondrias (figura 5.6); en tanto, las células vegetales están rodeadas de una estructura mucho más rígida denominada pared celular (figura 5.3) y su fuente de energía son los cloroplastos (figura 5.7); estas particularidades separan el comportamiento y funcionamiento celular en ambos tipos de células.

Las estructuras mencionadas no sólo confieren un aislamiento y protección del medio intracelular, sino que a su vez juegan un papel importante en todos los procesos relacionados con el intercambio de materia y energía, que a su vez hacen parte indispensable para los procesos de reproducción y de comunicación, ya sea ésta intracelular o extracelular, lo que también proporciona soporte a las células, facilitando la unión entre ellas (tabla 5.1).

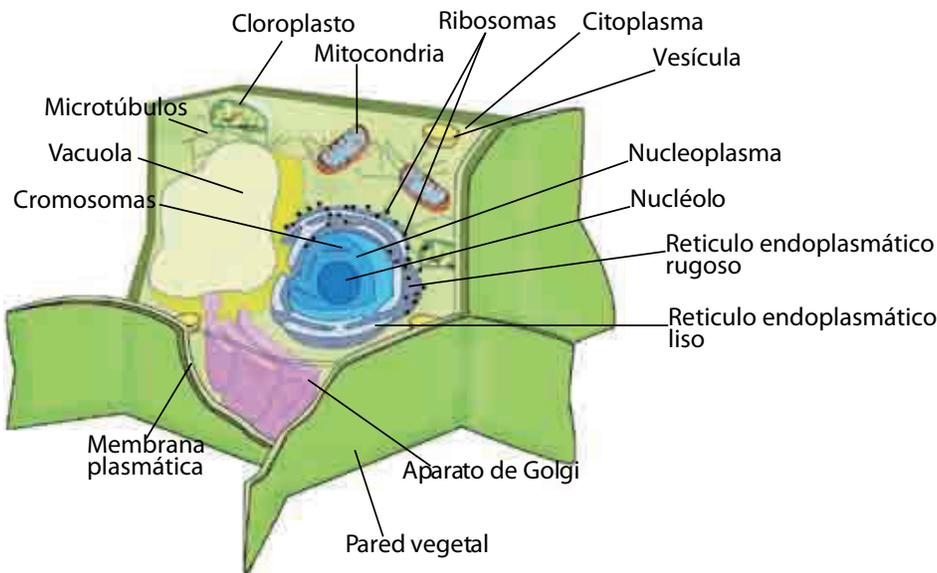


Figura 5.3.
Estructura de una célula vegetal.

Componente	Estructura	Funciones
Membrana celular	Mosaico fluido: bicapa lipídica con proteínas y glucocálix externo. Colesterol en células animales.	Límite de la célula y permeabilidad selectiva.
Pared celular	Pared primaria y pared secundaria de fibras de celulosa, peptidoglicano, etc.	Responsable de la forma de las células; le da soporte mecánico, protección y mantiene el balance osmótico.
Hialoplasma	Solución acuosa con alta concentración de proteínas, esencialmente enzimas.	Participación en procesos metabólicos
Citoesqueleto	Red tridimensional formada por filamentos proteinicos.	Organización y control del espacio interior. Involucrado en la forma, movimiento y división celular.
Centriolos	Microtúbulos y pequeñas fibras.	Centro organizador de microtúbulos. Formación del huso acromático. Formación de cilios y flagelos.
Ribosomas	Dos subunidades formadas por ARN ^r y proteínas.	Síntesis de proteínas.
Retículo endoplasmático rugoso	Cisternas membranales intercomunicadas con ribosomas adheridos.	Síntesis, modificación y almacenamiento de proteínas.
Retículo endoplasmático liso	Cisternas de membrana intercomunicadas.	Síntesis, almacenamiento y transporte de lípidos, proteínas y moléculas pequeñas. Tratamiento y eliminación de sustancias tóxicas.
Aparato de Golgi	Sistema de cisternas de membrana aplanadas, en relación con vesículas.	Maduración, almacenamiento y transferencia de glucoproteínas. Formación de membranas y pared celular.
Lisosomas	Vesículas esféricas de membrana que contienen enzimas digestivas.	Digestión celular.
Peroxisomas	Vesículas esféricas de membrana que contienen enzimas oxidativas.	Protección contra productos tóxicos del metabolismo del O ₂ .
Vacuolas	Vesículas redondeadas.	Almacenar sustancias: agua, sustancias nutritivas, sustancias de desecho.
Mitocondrias	Organelos con doble membrana. Presentan gran cantidad de enzimas, ADN, ribosomas y pigmentos.	Centrales energéticas de la célula: llevan a cabo la respiración celular, consistente en la oxidación de nutrientes para obtener ATP.
Cloroplastos	Organelos con doble membrana, más una tercera en su interior (tilacoidal). Contiene enzimas, ADN y pigmentos.	Responsables de la fotosíntesis. Transforman sustancias inorgánicas y orgánicas.
Membrana nuclear	Doble membrana con poros.	Separar y proteger el ADN del resto de la célula.
Nucleoplasma	Composición similar al hialoplasma.	Contiene enzimas involucradas en la replicación del ADN, en la transcripción del ARN y su empaquetamiento para el traslado al citoplasma.
Cromatina	ADN más proteínas densamente empaquetadas.	Portador de la información genética.
Nucléolo	Región esférica con alta concentración de ARN y proteínas.	Constituye el organizador nuclear: lugar de síntesis de las subunidades ribosómicas.

Tabla 5.1.
Componentes, estructura y
funciones celulares.

5.2. Breve historia de los estudios celulares

La célula es la estructura básica de todo organismo y allí se incluyen todas las características de la vida. En este sentido, Rudolf Virchow (1821-1902) fue pionero al presentar el concepto moderno del proceso patológico a través de la teoría celular, en la que explicaba los efectos de las enfermedades en los órganos y tejidos del cuerpo. Virchow enfatizó que las enfermedades surgen no en los órganos o tejidos en general, sino, de forma primaria, en células individuales. De esta concepción se acuñó el término *Omnis cellula ex cellula* que significa "cada célula es derivada de otra célula (ya existente)", que modernamente se corresponde con la teoría autopoietica¹ formulada por Humberto Maturana (1928) y Francisco Varela (1946-2001).

La teoría celular moderna está soportada en las afirmaciones de Robert Virchow y postula que:

- La célula es la unidad anatómica de los seres vivos; todos los seres vivos (vegetales, animales, hongos, protistas y móreras) están constituidos por células y productos celulares.
- La vida sólo existe en la célula. Las funciones vitales tienen relación con la actividad de la célula. Todas las células funcionan de acuerdo con un plan unitario; los procesos vitales son extraordinariamente similares.
- Las funciones de los seres pluricelulares son el resultado de la suma de las funciones de cada una de sus células.
- Sólo se forman nuevas células por división de células preexistentes. Un corolario de éste postulado es que todo organismo se origina a partir de otro preexistente. No existe la generación espontánea ni siquiera en los más simples microbios. Las enfermedades infecciosas se adquieren porque entran al cuerpo agentes vivos invisibles que se multiplican.

El estudio de la célula tiene una larga historia descriptiva y analítica; sin intentar consignarla completa, tuvo sus comienzos en 1665 con Robert Hooke (1635-1703), quien utilizando un microscopio compuesto observó los espacios ocupados por las células, a partir de delgadas láminas de corcho (material vegetal). Hooke describió inicialmente la célula observando en el microscopio la laminilla de corcho, dándose cuenta de que estaba formada por pequeñas cavidades poliédricas que recordaban a las celdillas de un panal. Por ello, cada cavidad se llamó *célula*. No supo demostrar lo que estas celdillas significaban como constituyentes de los seres vivos. Lo que Hooke observó eran células vegetales muertas con su característica forma poligonal.

¹ *Autopoiesis* significa autocreación, autoconstrucción. Es la condición necesaria y suficiente para que un sistema sea considerado vivo. La teoría autopoietica de Maturana y Varela explica la dinámica de la autocreación, de la autoorganización, que constituye la esencia del ser vivo.

A Anton van Leeuwenhoek (1632-1723) se le reconoce por las mejoras que introdujo a la fabricación de microscopios y por ser el pionero en algunos descubrimientos sobre los protozoos, los glóbulos rojos, el sistema de capilares y los ciclos vitales de insectos en 1667. Desarrolló tanto fijaciones para pequeñas lentes biconvexas montadas sobre platinas de latón, que se sostenían muy cerca del ojo, al modo de los anteojos actuales, como estructuras de tipo microscopio en las que se podían fijar tanto la lente como el objeto a observar. A través de ellos podía observar objetos, que montaba sobre la cabeza de un alfiler, ampliándolos hasta trescientas veces (potencia que excedía con mucho la de los primeros microscopios de lentes múltiples). Con su microscopio artesanal Leeuwenhoek observó fibras musculares y la circulación de la sangre en capilares. En 1674, realizó la primera descripción precisa de los glóbulos rojos, y en 1668, células vivas de protozoarios y espermatozoides humanos. Ese mismo año, el italiano Marcello Malpighi confirmó y desarrolló el descubrimiento de la red de capilares, demostrando cómo circulaban los glóbulos rojos por los capilares de la oreja de un conejo y por la membrana interdigital de la pata de una rana. Más tarde observó en el agua de un estanque, en el agua de lluvia y en la saliva humana lo que él llamaría *animáculos*, conocidos durante cierto tiempo como protozoos y actualmente protistas.

En 1831, Robert Brown (1773-1858) describió el núcleo como la estructura central de las células eucariontes, estableciendo su constante presencia en células vegetales y animales.

En 1838 Matthias Jakob Schleiden (1804-1881) y en 1839 Theodor Schwann (1810-1882) propusieron la teoría celular estudiando células vegetales y animales, respectivamente. Schleiden generó muchas polémicas con los botánicos de su tiempo, al acusarlos de que sólo se limitaban a nombrar y describir las plantas. Schleiden las estudió al microscopio y concibió la idea de que estaban compuestas por unidades reconocibles o células. El crecimiento de las plantas, según afirmó en 1837, se producía mediante la generación de células nuevas que, según sus especulaciones, se propagarían a partir de los núcleos celulares de las viejas. Aunque posteriores descubrimientos mostraron su error respecto al papel del núcleo en la mitosis o división celular, su concepto de la célula como unidad estructural común a todas las plantas tuvo el efecto de atraer la atención de los científicos hacia los procesos vitales que se producían a nivel celular, un cambio que provocó el nacimiento de la embriología. Un año después de que Schleiden publicara su teoría celular de las plantas, su colega Schwann la hizo extensiva a los animales, unificando así la botánica y la zoología bajo una teoría común.

En 1840, Jan Evangelista Purkinje (1787-1869) dio el nombre de protoplasma al contenido celular. Conceptos posteriores dieron origen a la denominación citoplasma (parte de la célula, altamente estructurada, que rodea al núcleo), y de protoplasma (que es el citoplasma más el núcleo).

En 1855, Rudolf Virchow, como ya se mencionó, enunció el principio de que todos los seres vivos se originan a partir

de otros preexistentes. Actualmente sabemos que las dos células que reportó Hooke eran en realidad simples restos celulares. El auténtico descubridor de la célula viva fue Rudolf Virchow.

Louis Pasteur (1822-1895) demostró que todo proceso de fermentación y descomposición orgánica se debe a la acción de organismos vivos y que el crecimiento de los microorganismos en caldos nutritivos no era debido a la generación espontánea. Para demostrarlo, expuso caldos hervidos en matraces provistos de un filtro que evitaba el paso de partículas de polvo hasta el caldo de cultivo. Simultáneamente expuso otros matraces que carecían de ese filtro, pero que poseían un cuello muy alargado y curvado que dificultaba el paso del aire y, por ello, de las partículas de polvo hasta el caldo de cultivo. Al cabo de un tiempo, observó que nada crecía en los caldos, demostrando así que los organismos vivos que aparecían en los matraces sin filtro o sin cuellos largos provenían del exterior, probablemente del polvo o en forma de esporas. De esta manera Pasteur mostró que los microorganismos no se formaban espontáneamente en el interior del caldo, refutando así la teoría de la generación espontánea y demostrando que todo ser vivo procede de otro ser vivo anterior (*Omne vivum ex vivo*), un principio científico que fue la base de la teoría germinal y que significa un cambio conceptual sobre los seres vivos y el inicio de la bacteriología moderna. Pasteur anunció sus resultados en una gala de la Sorbona en 1864, obteniendo el reconocimiento por sus investigaciones.

En 1869, Johannes Friedrich Miescher (1844-1895), trabajando con leucocitos y espermatozoides de salmón, obtuvo una sustancia rica en carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y un porcentaje elevado de fósforo. A esta sustancia en un principio se le denominó "nucleína", por encontrarse en el núcleo. Este descubrimiento se publicó por primera vez en 1871 y al principio no parecía relevante. Años más tarde, se fragmentó esta nucleína y se separó un componente proteico y un grupo prostético, este último, por ser ácido, se le llamó ácido nucleico. Sobre éste, hoy en día sabemos que es un biopolímero de elevado peso molecular, formado por otras subunidades estructurales o monómeros, denominados nucleótidos. Así se iba preparando el camino para la identificación del ADN, la importancia del descubrimiento de los ácidos nucleicos creció cuando se terminó la descripción de su estructura química por Albrecht Kossel (1853-1927). A este bioquímico alemán le fue otorgado el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1910 por sus contribuciones en el desciframiento de la química de ácidos nucleicos y proteínas, descripción de los ácidos nucleicos, bases en la molécula de ADN que constituye la sustancia genética de la célula.

Su vocación investigadora le introdujo en el área de la fisiología celular y siguiendo los descubrimientos de Miescher, Kossel comenzó a desarrollar una serie de estudios que le llevaron a importantes conclusiones sobre la síntesis de las proteínas, a destacar la importancia de las enzimas y a intuir el papel de los ácidos nucleicos en la heren-

cia. Estableció las bases de la estructura del ADN al estudiar las nucleínas (nucleoproteínas), mostrando que consistían en una porción proteica y otra no-proteica (ácidos nucleicos). Posteriormente, describió sus componentes, haciendo la distinción entre adenina, citosina, guanina, timina y uracilo.

En 1875, Edward Strasburger (1844-1912), en calidad de botánico, publicó los resultados de sus estudios en división celular en plantas y denominó división indirecta a este proceso, afirmando que el número de cromosomas que se forman durante la misma es constante y característico para cada especie vegetal.

En 1882, Walter Fleming (1843-1905) llamó mitosis al proceso de división en células animales y vegetales.

En 1890, Heinrich Wilhelm Gottfried Waldeyer (1836-1921) impuso la denominación cromosoma, y entre 1888 y 1891 propuso la teoría de la neurona del sistema nervioso. Waldeyer relacionó la mitosis como una formación de filamentos en el núcleo (cromosomas). Waldeyer lo denominó cromosoma –del griego *khroma*= color y *soma*= cuerpo, es decir, "cuerpo coloreado"–.

Hacia finales de 1800, los principales organelos celulares fueron identificados. El término *ergastoplasm* –retículo endoplásmico– se introdujo en 1897; la mitocondria fue observada por varios investigadores y fue bautizada por Carl Benda (1857-1933) en 1898, el mismo año en que Camillo Golgi (1843-1926) descubrió el aparato que lleva su nombre.

En 1953, James Watson (1928) y Francis Crick (1916-2004) describieron la estructura tridimensional del ácido desoxirribonucleico (ADN), investigación que les mereció el Premio Nobel en 1962, dando un paso muy firme para todos los desarrollos de la nueva biología molecular, que ha incursionado muy fuerte en las ciencias biológicas en los últimos años, y que permitió los inicios del proyecto "genoma humano".

En el 2001, se entregó el Premio Nobel de Fisiología y Medicina al investigador norteamericano Leland H. Hartwell (1939) y a los británicos R. Timothy Hunt (1943) y Paul M. Nurse (1949) por sus descubrimientos sobre los reguladores clave del ciclo celular.

5.2.1. Estructura y función celular

En algún momento de la historia de este planeta aparecieron sistemas biológicos capaces de producir descendientes y evolucionar, un hecho íntimamente asociado con los cambios que sufrió la Tierra.

Una de las preguntas fundamentales de la biología moderna es cómo empezó la vida. Las evidencias actuales aportan muchas pistas acerca de la aparición de la vida en la Tierra. La edad de nuestro planeta se estima en 4.600 millones de años. Como evidencias de vida se han encontrado microfósiles de células semejantes a bacterias, cuya antigüedad data de 3.500 millones de años. Existen, además, otras evidencias indirectas de vida de hace más de 3.850 millones de años.

Se han propuesto diversas hipótesis para explicar cómo podrían haber surgido los compuestos orgánicos en forma espontánea en la Tierra primitiva y estructuras semejantes a células a partir de esos agregados de moléculas orgánicas, temas que ya fueron desarrollados en anteriores capítulos.

Las células más tempranas pudieron haber sido heterótrofas o autótrofas. Los primeros autótrofos pueden haber sido quimiosintéticos o fotosintéticos. Con la aparición de la fotosíntesis, la energía que fluía a través de la biosfera adoptó su forma moderna dominante: la energía radiante del

Sol es capturada por autótrofos fotosintéticos y dirigida por ellos hacia los organismos heterótrofos. Los heterótrofos modernos incluyen a los hongos y a los animales, al igual que variedad de organismos unicelulares. Los autótrofos modernos abarcan a otros tipos de organismos unicelulares protistas multicelulares y, principalmente, a las plantas.

Hay dos tipos distintos de células: las procariotas y las eucariotas. Las células procariotas carecen de núcleos limitados por membrana y de la mayoría de los organelos que se encuentran en las células eucarióticas. Las procariotas fueron la única forma de vida sobre la Tierra durante casi 2.000 millones de años; después, hace aproximadamente 1.500 millones de años, aparecieron las células eucariotas. Se ha postulado la llamada "teoría endosimbiótica" para explicar el origen de algunos organelos eucarióticos. Los organismos multicelulares, compuestos de células eucarióticas especializadas para desempeñar funciones particulares, aparecieron en una época comparativamente reciente, sólo hace unos 750 millones de años (figura 5.1.1).

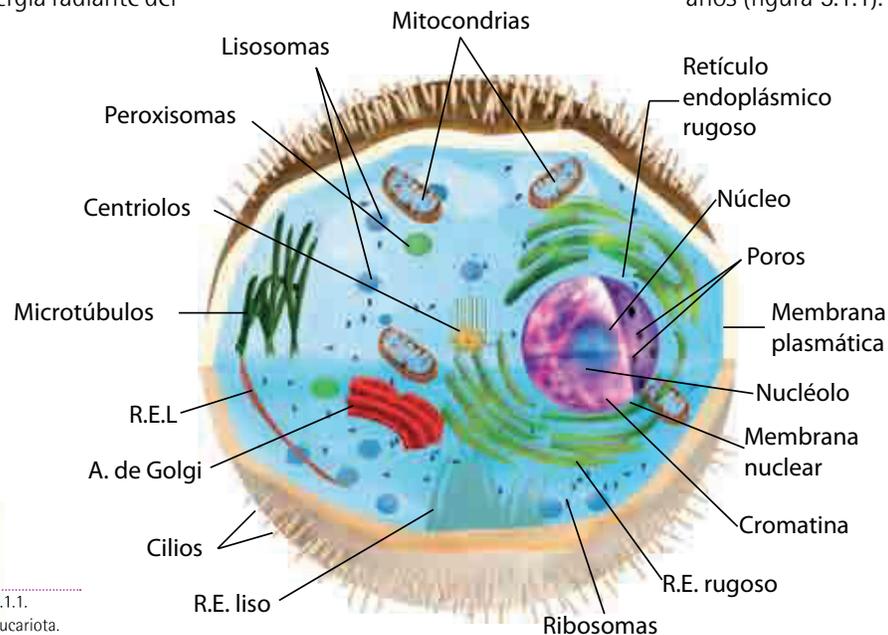


Figura 5.1.1.
Célula eucariota.

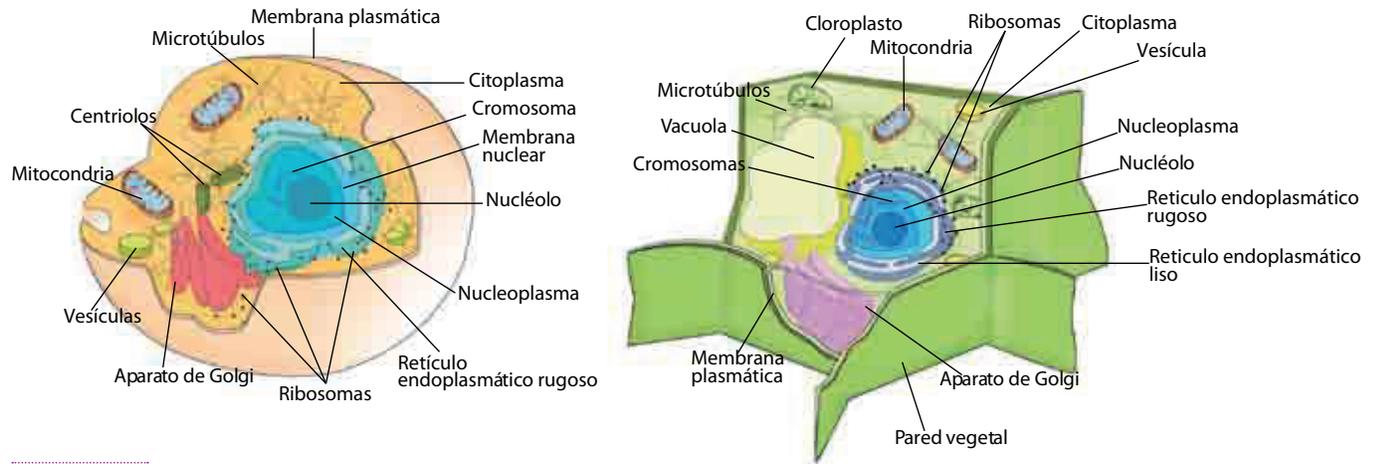


Figura 5.4.

Estructura de una célula animal y una célula vegetal.

Evolutivamente, las células llegaron a ser organismos autónomos, una especie de subuniversos formados por sistemas que operan al borde del desorden absoluto. El ADN constantemente es leído y la molécula mensajera ARNm específica un juego particular de proteínas – información– que gobiernan la vida. El sistema biológico es muy equilibrado pues está es una condición para que haya vida.

Las formas celulares son variadas y están relacionadas con la función que realizan en los diferentes tejidos. Algunas tienen formas típicas, como las neuronas –células del tejido nervioso– son más largas que anchas y otras, como las del parénquima –un tipo de célula de las plantas– y los eritrocitos –glóbulos rojos de la sangre– son equidimensionales; otras como los leucocitos son de forma cambiante. Muchas células cuando se encuentran en medio líquido tienden a tomar la forma más esférica, y una forma poliédrica cuando están agrupadas en grandes masas.

La célula de la figura 5.2 mide $12,75 \mu\text{m}$ –micras: $1/1.000.000 \text{ m}$ – en su diámetro mayor.

Un milímetro de una regla de escritorio tiene $1.0000 \mu\text{m}$; así es que en un milímetro se podría alinear 78 células como está, una seguida de la otra. Pero el tamaño de las células es variable y algunas pueden llegar a medir $100 \mu\text{m}$ en humanos.

En la tabla 5.1 se relacionan los componentes celulares y sus características. Las células animales y vegetales se diferencian entre sí (figura 5.4).

El citoplasma es el contenido celular entre la membrana plasmática y el núcleo, y en él se realizan numerosas reacciones metabólicas celulares. La apariencia del citoplasma es granulosa debido a la abundancia de ribosomas y organelos. En el citoplasma se encuentra el citosol o hialoplasma, que es una solución constituida principalmente por agua y enzimas.

El citoesqueleto es exclusivo de las células eucariotas. Es una estructura tridimensional dinámica que llena el citoplasma y actúa como un músculo y como un esqueleto para el movimiento y la estabilidad celulares (figura 5.5).

En cuanto al núcleo, es un organelo que forma y empaqueta los genes y los factores que los controlan. Sus funciones son: (1) almacenar genes; (2) organizar los genes en los cromosomas, para permitir la división celular; (3) transportar factores regulatorios y los productos de la transcripción de los genes a través de los poros nucleares; (4) producir los mensajes (ARN mensajero o ARNm) y la información necesaria para la codificación de proteínas y (5) producir ribosomas en el nucléolo.

La membrana nuclear tiene dos membranas, cada una con la típica "unidad de membrana" –bicapa lipídica-. Las dos membranas circunscriben un saco aplanado y se unen o se conectan en sitios llamados poros: cada uno contiene 8 proteínas que lo rodean y permiten la entrada o salida de elementos y sustancias hacia y desde el núcleo. Las dos membranas también se unen en algunos sitios con el retículo endoplasmático rugoso. La membrana externa es continua con el retículo y tiene ribosomas pegados a ella.

La membrana nuclear interna se asocia a una capa delgada de "filamentos intermedios" llamada lámina nuclear de 30 a 100 nm –nanómetro: 1/1000.000.000 m de grosor, que sirven como estructura estabilizadora y pueden estar involucrados en la organización funcional del núcleo; se puen-

sa que pueden participar en el ensamble y desensamble antes y después de la mitosis y rehacen el núcleo en su integralidad.

El nucléolo tiene como función principal la producción y ensamblaje de los componentes ribosómicos. El nucléolo es esférico, está formado por proteínas y ADN ribosomal (ADNr). El ADNr, es un componente fundamental ya que es usado como molde para la transcripción del ARN ribosómico para incorporarlo a nuevos ribosomas. La mayor parte de las células tanto animales como vegetales, tienen uno o más nucléolos, aunque existen ciertos tipos de células que no los poseen. En el nucléolo ocurre la producción y maduración de los ribosomas, pero además se cree que tiene otras funciones en la biogénesis de estos últimos.

Los ribosomas son los organelos más abundantes en la célula, estando presentes en varios millones. Son complejos ribonucleoproteicos organizados en dos subunidades: pequeña y grande; el conjunto forma una estructura de unos 20 nm de diámetro.

En la célula eucariota las subunidades que forman los ribosomas se sintetizan en el nucléolo. Formadas estas subunidades atraviesan los poros nucleares y son funcionales solo en el citoplasma y unidas a moléculas de ARN mensajero y de transferencia. Los ribosomas son máquinas para la traducción genética.

El retículo endoplasmático constituye un sistema de cavidades limitadas por membrana (cisternas). Hay dos formas distintas de retículo endoplásmico: el rugoso (RER) y el liso (REL) que tienen apariencia y estructura distintas. El retículo endoplas-

mático rugoso y sus membranas están asociados a los ribosomas. Realiza la síntesis proteica. Las proteínas sintetizadas por los ribosomas pasan al lumen del retículo y aquí maduran hasta ser exportadas a su destino definitivo. En el RER comienza la traducción de algunas proteínas destinadas al propio RER, al aparato de Golgi, a los lisosomas, a la membrana plasmática y al exterior de la célula. El REL carece de ribosomas y está formado por túbulos ramificados y pequeñas vesículas esféricas; su función es realizar la síntesis de lípidos.

El aparato de Golgi es un conjunto de estructuras llamadas cisternas (compartimentos rodeados de membrana) y de vesículas que transportan las proteínas hacia adentro y hacia afuera del aparato que está localizado en el citoplasma. Cuanto mayor sea la actividad celular, mayor es su desarrollo. La célula contiene más de un aparato de Golgi, e incluso puede llegar a tener 50.

Los lisosomas son organelos esféricos u ovalados localizados en el citoplasma. Tienen una estructura muy sencilla, semejantes a vacuolas, rodeados solamente por una membrana. Contienen gran cantidad de enzimas digestivas que degradan todas las moléculas inservibles para la célula. Cuando se forman, los lisosomas se cargan con enzimas de función hidrolítica, funcionan como "estómagos" de la célula y además de digerir cualquier sustancia que ingrese del exterior, algunas vacuolas digestivas, ingieren restos celulares viejos para digerirlos, por lo que también son llamados vacuolas autofágicas.

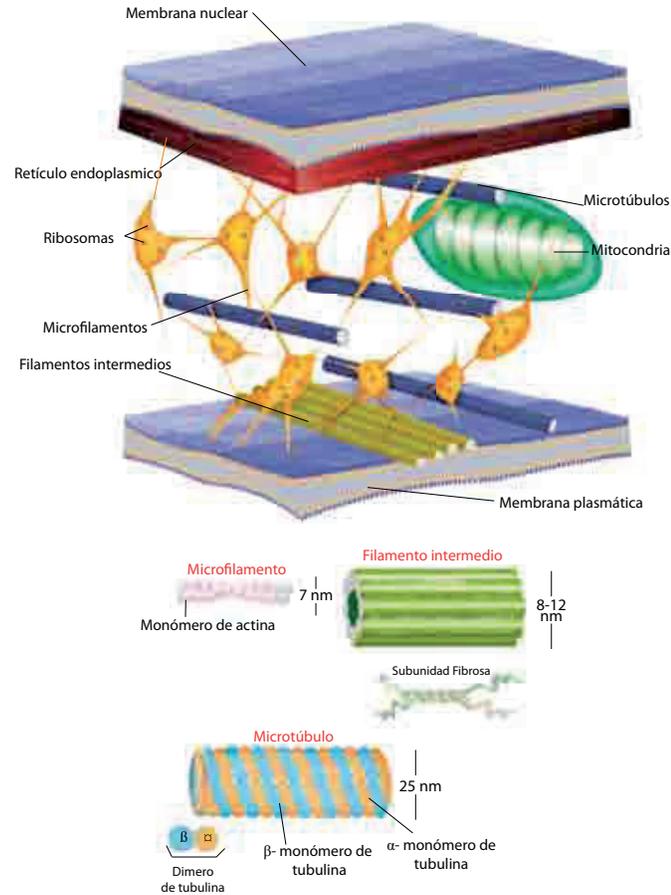


Figura 5.5.
El citoesqueleto,
estructura y función.

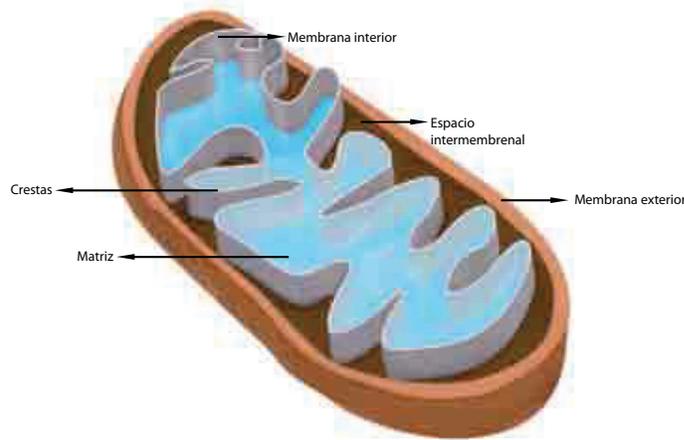


Figura 5.6.
Estructura de
la mitocondria.

Las mitocondrias (figura 5.6) son organelos encargados de suministrar la mayor parte de la energía necesaria para la actividad celular. Actúan como *centrales energéticas* de la célula y sintetizan ATP (adenosín trifosfato) a expensas de los carburantes metabólicos (glucosa, ácidos grasos y aminoácidos). La ultraestructura mitocondrial está en relación con las funciones que desempeña: en la matriz se localizan las enzimas responsables de la oxidación de los ácidos grasos, los aminoácidos, el ácido pirúvico y el ciclo de Krebs. Una característica peculiar de las mitocondrias es su origen materno, ya que sólo el óvulo aporta las mitocondrias a la célula original, y cómo la mitocondria posee ADN, ésta información va pasando a las generaciones exclusivamente a través de las mujeres.

Los cloroplastos son organelos exclusivos de las células vegetales. En ellos tiene lugar la fotosíntesis, proceso en el que se transforma la energía lumínica en energía química, almacenada en moléculas ATP y moléculas reductoras de NADPH (Nicotinamida-adenina dinucleótido fosfato). Tiene una organización muy similar a la de la mitocondria, aunque es de mayor tamaño y tiene un compartimento más, porque presenta un tercer tipo de membrana. Un cloroplasto tiene por tanto tres membranas con tres compartimentos (figura 5.7). La membrana externa es muy permeable, gracias a la presencia de *porinas*. La membrana interna es menos permeable, no presenta pliegues (la de la mitocondria sí los presenta). Entre ambas membranas queda un primer compartimento que es el espacio intermembranal. La membrana interna delimita un espacio que es el estroma, donde se encuentran ribosomas, copias de ADN, distintos tipos de ARN, gránulos de almidón y gotas de lípidos. La membrana tilacoidal

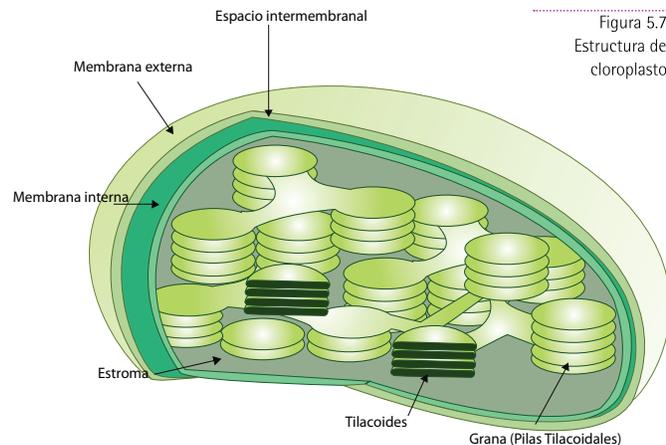


Figura 5.7.
Estructura del
cloroplasto.

es el tercer tipo de membrana que aparece formando unos sacos aplanados denominados tilacoides, y conforman unas agrupaciones llamadas grana. Los tilacoides están interconectados y delimitan una tercera cavidad que es el espacio tilacoidal.

5.3. La membrana celular

La identificación de la morfología de la membrana celular se logró a finales de la década de 1950 con el empleo de microscopía electrónica. Investigadores como Humberto Fernández-Moran (1924-1999), Robertson (1950) y Sjöstrand visualizaron en la membrana celular una zona clara de la cual se separaban dos bandas densas que rodeaban a la célula, de un espesor promedio de 20 Å. Posteriormente, los estudios de Gorter y Grendel, establecen hacia 1950 que la membrana celular estaba compuesta por una bicapa (dos láminas), caracterizadas por compuestos monomoleculares de lípidos, orientadas de manera que ambas se oponen la una a la otra, generando el modelo de hoja bimolecular bicapa lipídica (figura 5.8). En 1972, Singer y Nicholson propusieron el Modelo de Mosaico Fluido, que describe la estructura de la membrana plasmática como una doble capa o bicapa lipídica en la que se encuentran incrustadas moléculas de proteína de forma discontinua las cuales penetran la membrana de forma profunda, a lo ancho de la doble capa lipídica (figuras 5.8 y 5.9). Teoría que hoy en día es completamente aceptada (Karp, 1987).

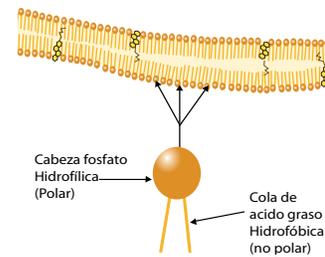


Figura 5.8.
Diagrama general de un fosfolípido.

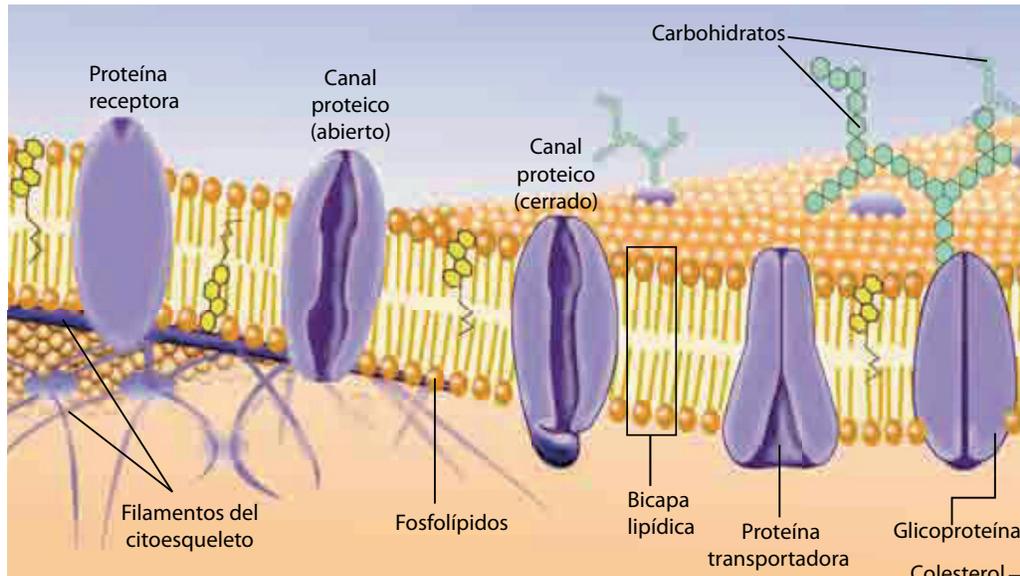


Figura 5.9.
Modelo del mosaico fluido.

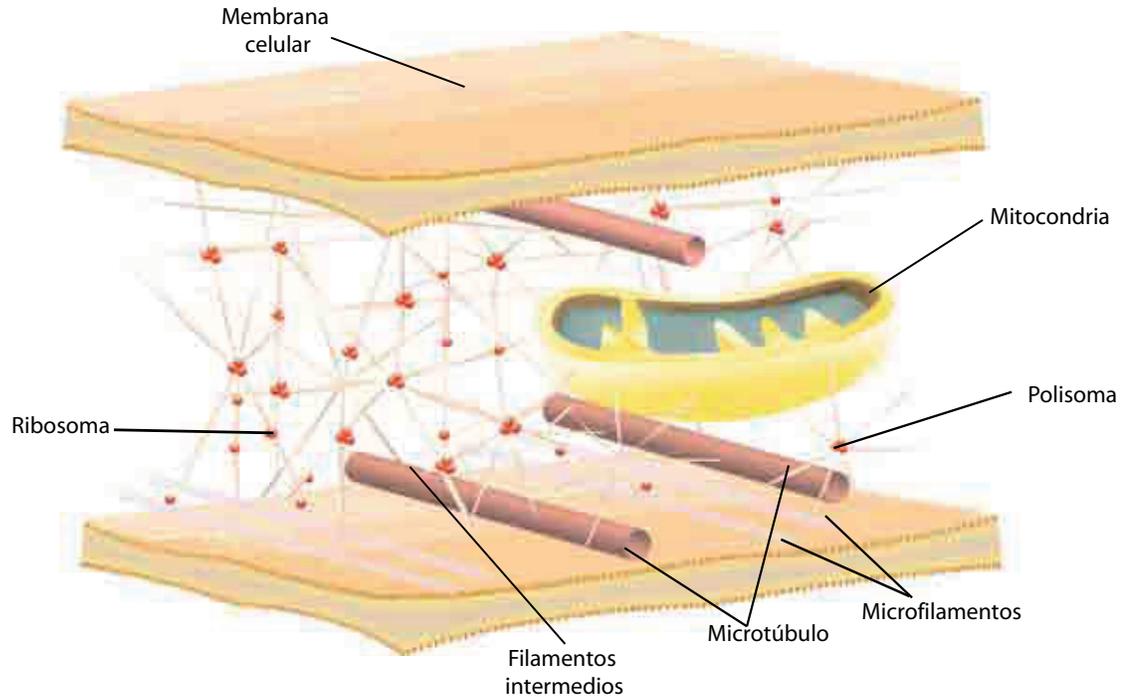


Figura 5.10.
Estructura de soporte
celular, microtúbulos.

La naturaleza de mosaico fluido de la membrana tiene su explicación en las moléculas orgánicas que la conforman fundamentalmente lípidos y proteínas.

La membrana presenta una doble capa de lípidos (bicapa), específicamente fosfolípidos, que a su vez le permiten que sirva como "contenedor" para el citosol. Dada la acomodación de las colas apolares de los fosfolípidos (figura 5.8), la bicapa posee características anfipáticas y gracias a las cabezas hidrofílicas la célula puede encontrarse en un medio acuoso.

Las proteínas de membrana, en general, se clasifican según su función en: proteínas de transporte, proteínas receptoras y proteínas de reconocimiento. Según su posición con relación a la bicapa fosfolipídica, pueden ser periféricas e integrales. La mayoría de las proteínas también poseen regiones hidrófobas e hidrófilas, lo que les permite interactuar con las partes apolares de las moléculas lipídicas dentro de la misma membrana, pero también con las moléculas de agua del interior y del exterior de la célula (Karp, 1987). Además, la membrana posee una estructura de soporte que le facilita sus funciones (figura 5.10).

El conjunto de los polisacáridos asociados a los lípidos de la membrana que se encuentran en el exterior de la célula se denomina glucocalix (Purves, 2003).

En síntesis, la membrana celular es una estructura fluida y dinámica que por sus características de integralidad es una barrera que permite el equilibrio entre las concentraciones, de partículas al interior y exterior de la célula. La existencia de tales gradientes de concentración conduce a pensar que la membrana participa activamente en el transporte de sustancias desde el interior hacia el exterior celular y viceversa, permitiendo obtener un funcionamiento metabólico acorde con las necesidades particulares de la célula.

5.4. Movimiento de sustancias

La célula se encuentra rodeada constantemente por un líquido denominado intersticial que está compuesto por aminoácidos, azúcares, ácidos grasos, vitaminas, sustancias reguladoras –como hormonas y neurotransmisores–, sales y productos de desecho. Estos fluidos pueden moverse en respuesta al gradiente de concentración, a la presión o la carga eléctrica. De esta forma, la célula debe estar en capacidad de seleccionar los elementos que le permitan funcionar de forma adecuada. Para tal efecto la célula ha diseñado dos mecanismos de transporte: el transporte pasivo y el transporte activo (figuras 5.11-5.14).

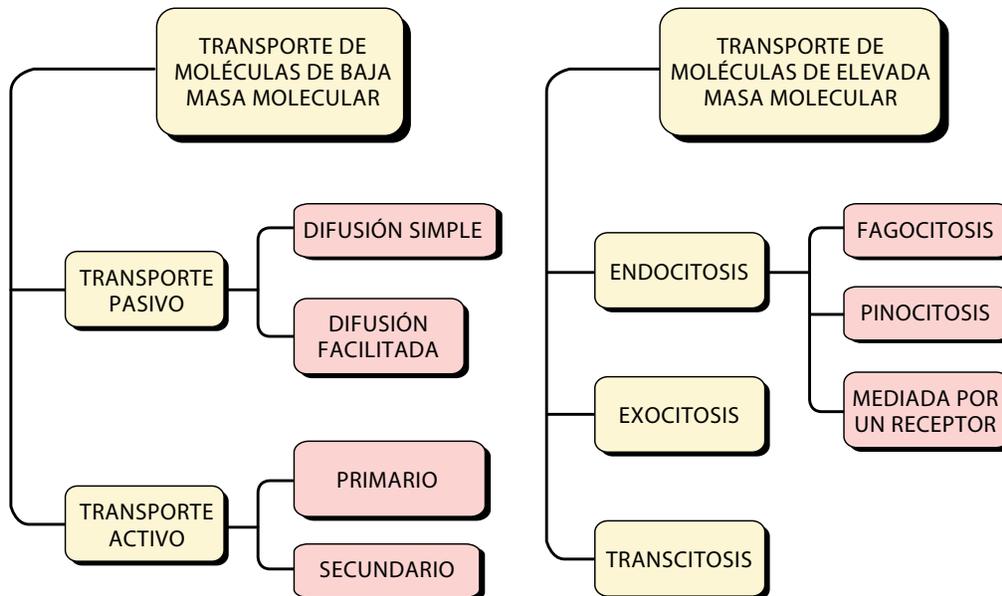


Figura 5.11.
Movimiento de sustancias.

5.4.1. Transporte pasivo

El transporte de sustancias en las células que se da como respuesta a los gradientes de concentración; cuando el transporte de sustancias no requiere de energía metabólica recibe el nombre de transporte pasivo. En la difusión simple, moléculas pequeñas pasan a través de la membrana sin ayuda de un transportador. En la difusión facilitada, moléculas hidrofílicas pasan la membrana a través de canales proteicos (figuras 5.12 y 5.13).

Figura 5.12.
Movimiento de sustancias.
Transporte pasivo simple.

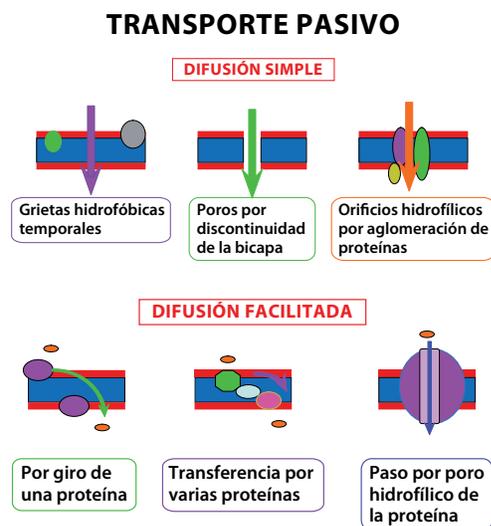


Figura 5.13.
Movimiento de sustancias.
Transporte pasivo facilitado.

Un caso particular de difusión es la ósmosis, sin embargo, la selectividad de la membrana celular no sólo actúa para el agua como solvente, sino también para algunos iones o moléculas de diámetro inferior a los poros celulares con características eléctricas compatibles a las propiedades fisicoquímicas de las membranas selectivas. De tal suerte que con el flujo de agua a través de las membranas se arrastran algunos iones

o moléculas causando una presión sobre la membrana celular, siendo la intensidad de esta presión directamente proporcional a la concentración de la solución plasmática; dicha presión se denomina osmótica. Ésta se ejerce en ambos lados de la membrana llegando a ser igual cuando se alcanza un equilibrio dinámico entre las corrientes que penetran y abandonan la célula. La presión que ejerce el contenido celular sobre la pared celular se denomina presión de turgencia, y la presión que ejerce la pared sobre el contenido citoplasmático se denomina presión parietal.

Según la concentración de las sustancias que rodean a las células, hay tres tipos de soluciones que influyen en los procesos de transporte pasivo a través de la membrana:

- *Solución isotónica*: cuando la concentración de la solución externa es igual a la concentración del interior de la célula.
- *Solución hipertónica*: cuando la concentración de la solución externa es mayor que la concentración del contenido celular.
- *Solución hipotónica*: cuando la concentración de la solución externa es menor que la del interior de la célula.

5.4.2. Transporte activo

Cuando el paso de sustancias a través de la membrana en contra de un gradiente requiere de un gasto de energía metabólica (ATP), ocurre el transporte activo. Entre las sustancias que se transportan activamente están los iones de sodio, potasio, calcio, cloro, hidrógeno, yodo y algunos carbohidratos y aminoácidos.

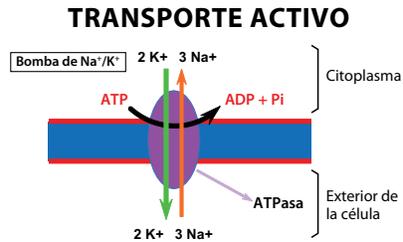


Figura 5.14.
Movimiento de sustancias en el transporte activo.

La célula puede mover moléculas en contra de un gradiente para llevar a cabo actividades metabólicas. Cuando la célula es tratada con una sustancia tóxica, pierde su habilidad de mantener un gradiente de concentración. El transporte activo puede ser primario, si usa directamente el ATP y lo hidroliza a ADP; ó secundario, si usa la energía potencial de un gradiente establecido, convirtiéndola a cinética.

5.4.3. Movimiento de sustancias de alta masa molecular

La célula puede incorporar sustancias de alta masa molecular empleando la característica de integridad. Para el transporte de este tipo de moléculas existen tres mecanismos principales: la endocitosis, la exocitosis y la transcitosis. En cualquiera de ellos es fundamental el papel que desempeñan las llamadas vesículas revestidas. Estas vesículas se encuentran rodeadas de filamentos proteicos de clatrina.

Durante la endocitosis, las sustancias son trasladadas desde el exterior hacia el interior de la célula. Para ello la membrana envuelve la sustancia progresivamente hasta formar un saco que a continuación se desprende de la membrana quedando en el interior de la célula. Los tipos de endocitosis son: la fagocitosis, la pinocitosis y la endocitosis mediada por receptores.

Durante la exocitosis, la célula elimina sustancias del interior de la célula hacia el exterior, para lo cual emplea el sistema de vacuolas.

Por último, la transcitosis le permite a la célula el transporte de sustancias específicas, desde un polo a otro de su estructura. Para esto emplea procesos de exocitosis y endocitosis de manera casi simultánea, los cuales tienen éxito gracias al tamaño celular.

5.5. Cuestionario

- 1) Establezca las diferencias entre una célula procariota y una eucariota.
- 2) ¿Existen diferencias entre una célula animal y una vegetal? ¿Cuáles son?
- 3) ¿Cree que existe alguna relación de origen entre el cloroplasto y la mitocondria? Explique.
- 4) ¿Cómo cree que se originó el núcleo en las células eucariotas? ¿Presenta alguna ventaja funcional, evolutiva o de conservación?
- 5) Explique en qué consiste el movimiento de sustancias que le permite al individuo mantener las condiciones de homeostasis.
- 6) ¿Qué tipos de transporte a nivel celular permiten el intercambio gaseoso durante la respiración?
- 7) Explique detalladamente el tipo de transporte activo que podría llegar a ser empleado por una célula del sistema inmune frente un antígeno.
- 8) ¿Qué diferencias podría establecer entre un organismo marino y uno dulceacuícola a nivel de la estructura de la membrana celular?
- 9) ¿Qué tienen que ver las concentraciones de solutos con el movimiento o el transporte de sustancias?
- 10) ¿Cómo se relaciona el área superficial celular con el transporte de sustancias desde afuera hacia el interior de una célula?
- 11) Si el transporte pasivo no usa energía de la célula, entonces ¿qué hace que algunas sustancias se muevan y pasen a través de las membranas celulares?

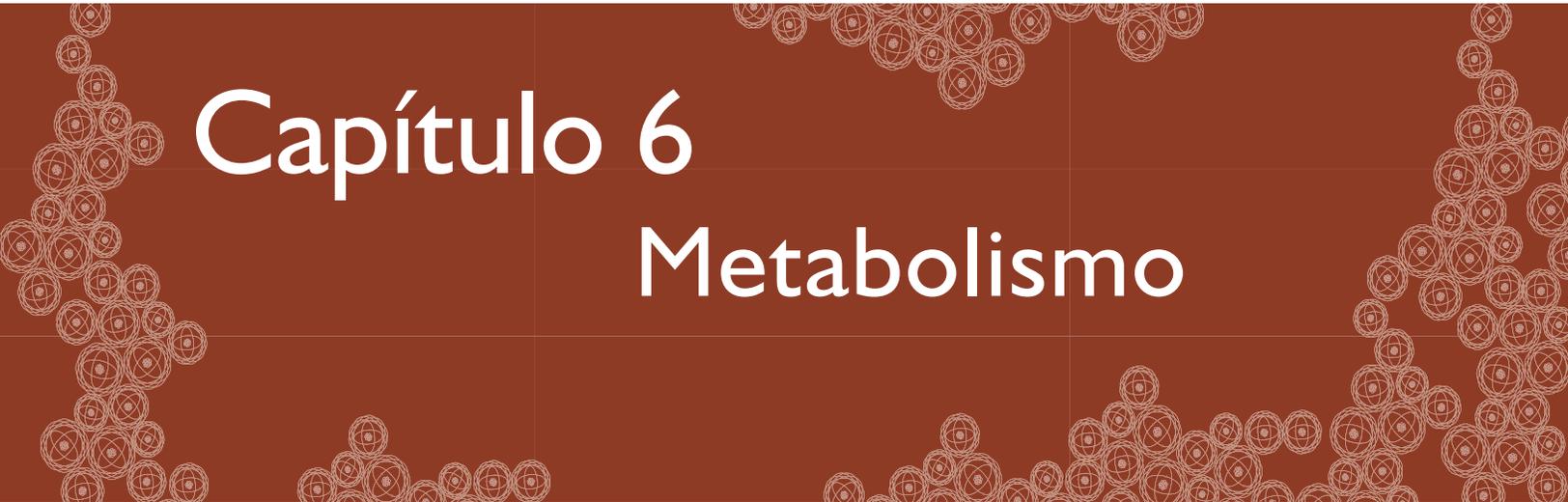
5.6. Bibliografía

5.6.1. Bibliografía general

- AUDERSIK, T. & G. AUDERSIK. 1997. *Biología. La vida en la Tierra*. México: Pearson.
- CURTIS, H. 2002. *Invitación a la Biología*. Madrid: Médica Panamericana.
- KARP, G. 1987. *Biología celular*. México: McGraw-Hill.
- PURVES, W.K., D. SADAVA, G.H. ORIANS & H.C. SELLER. 2005. *Life: The Science of Biology*. Sunderland: Sinauer.

5.6.2. Enlaces web de interés

- http://www2.uah.es/biologia_celular/LaCelula/Celula2MP.html.
- http://www.udg.co.cu/cmap/botanica/Membrana_citoplasmatica.htm
- http://www.puc.cl/sw_educ/neurociencias/html/047.html
- http://www.biologia.edu.ar/cel_euca/la_membrana_celular.htm.

A decorative border consisting of a repeating pattern of geometric shapes, including circles, squares, and triangles, arranged in a grid-like fashion. The pattern is rendered in a light brown color against a dark brown background.

Capítulo 6

Metabolismo

Adriana M. Lozano
Gladys Roza Torres

Metabolismo

Adriana M. Lozano*
Gladys Rozo Torres**

6.1. Introducción

El metabolismo intermediario se define como el conjunto de procesos catalizados por enzimas que la célula realiza, todos están relacionados entre sí (intercambio de materia y energía) y son regulados según las necesidades celulares. Las principales funciones son:

- Obtención de energía química por medio de la oxidación de sustancias orgánicas o de luz.
- Síntesis de las sustancias intermediarias que se usarán para dar forma y función al organismo.
- Síntesis de macromoléculas.
- Síntesis y degradación de biomoléculas para las funciones especializadas en cada tipo de célula.

Los organismos pueden clasificarse según la fuente de carbono que necesitan en autótrofos y heterótrofos; los primeros utilizan CO_2 (dióxido de carbono) para formar las cadenas carbonadas de todas las biomoléculas, y los segundos obtienen el carbono de sustancias más reducidas y complejas como los azúcares y las grasas. Otro tipo de clasificación se debe a la fuente de energía que pueden usar, los organismos fotótrofos emplean la luz y

* Bioquímica, M.Sc. E-mail: adriana.lozano@utadeo.edu.co

** Química, M.Sc. E-mail: gladys.rozo@utadeo.edu.co

los quimiótrofos utilizan las reacciones de oxido-reducción; así, los organismos se pueden subdividir según su metabolismo (tabla 6.1) en fotolitótrofos, fotoorganótrofos, quimiolitótrofos y quimiorganótrofos.

Los heterótrofos pueden clasificarse según las necesidades de oxígeno molecular (O_2), los aerobios lo emplean como el último aceptor de electrones y los anaerobios no lo usan; los anaerobios estrictos se intoxican por el oxígeno y los facultativos pueden vivir en ambas condiciones.

Tabla 6.1.
Clasificación
metabólica de los
organismos.

LEHNINGER, Albert.
Bioquímica, Las bases
moleculares de la
estructura y función
celular. 2 ed. 1991.
Ediciones Omega S.A.
Barcelona.

TIPO	FUENTE DE CARBONO	FUENTE DE ENERGÍA	DADORES DE ELECTRONES	EJEMPLO
Fotolitótrofo	CO_2	Luz	Compuestos inorgánicos. (H_2O , H_2S y S)	Células verdes de plantas, algas cianofíceas y bacterias fotosintéticas.
Fotoorganótrofo	Compuestos orgánicos.	Luz	Compuestos orgánicos.	Bacteria púrpura no sulfurada.
Quimiolitótrofo	CO_2	Reacciones redox.	Compuestos inorgánicos. (H_2 , S, H_2S , Fe(II) y NH_3)	Bacterias desnitrificantes.
Quimioorganótrofo	Compuestos orgánicos.	Reacciones Redox.	Compuestos orgánicos.	Animales superiores.

Los organismos unicelulares o pluricelulares son muy versátiles en el momento de utilizar un tipo de sustancia como fuente de carbono o de energía, las células musculares usan glucosa o ácidos grasos para producir energía y el *E.coli* además de azúcares, puede utilizar glicerina, aminoácidos, etanol y acetato. En un organismo pluricelular podemos encontrar diversos tipos de células, por ejemplo en las plantas, las células de las hojas en el día son fotolitótrofas pero las células de las raíces son quimiorganótrofas.

Como ya se mencionó, el metabolismo tiene como funciones degradar sustancias y sintetizar otras, así, éste se puede dividir en dos etapas principales, el catabolismo y el anabolismo. El anabolismo es el conjunto de procesos en el que se sintetizan los compo-

nentes moleculares de la célula como ácidos nucleicos, proteínas, lípidos y azúcares a partir de moléculas sencillas; la biosíntesis necesita de la energía generada por la hidrólisis de moléculas de ATP. El catabolismo se refiere a la degradación de moléculas complejas como azúcares, lípidos y proteínas, para obtener energía en forma de ATP y también generar los intermediarios necesarios para la síntesis de sustancias orgánicas. Como se observa en la figura 6.1, el catabolismo y el anabolismo están interrelacionados, las sustancias y la energía que se generan en el catabolismo, se utilizan en el anabolismo.

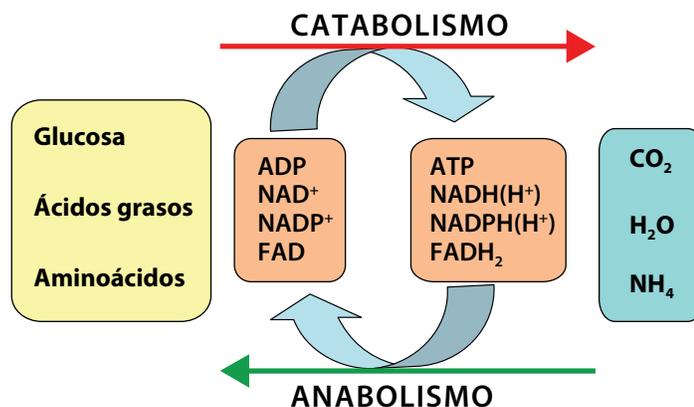


Figura 6.1.
Relación entre
catabolismo
y anabolismo.

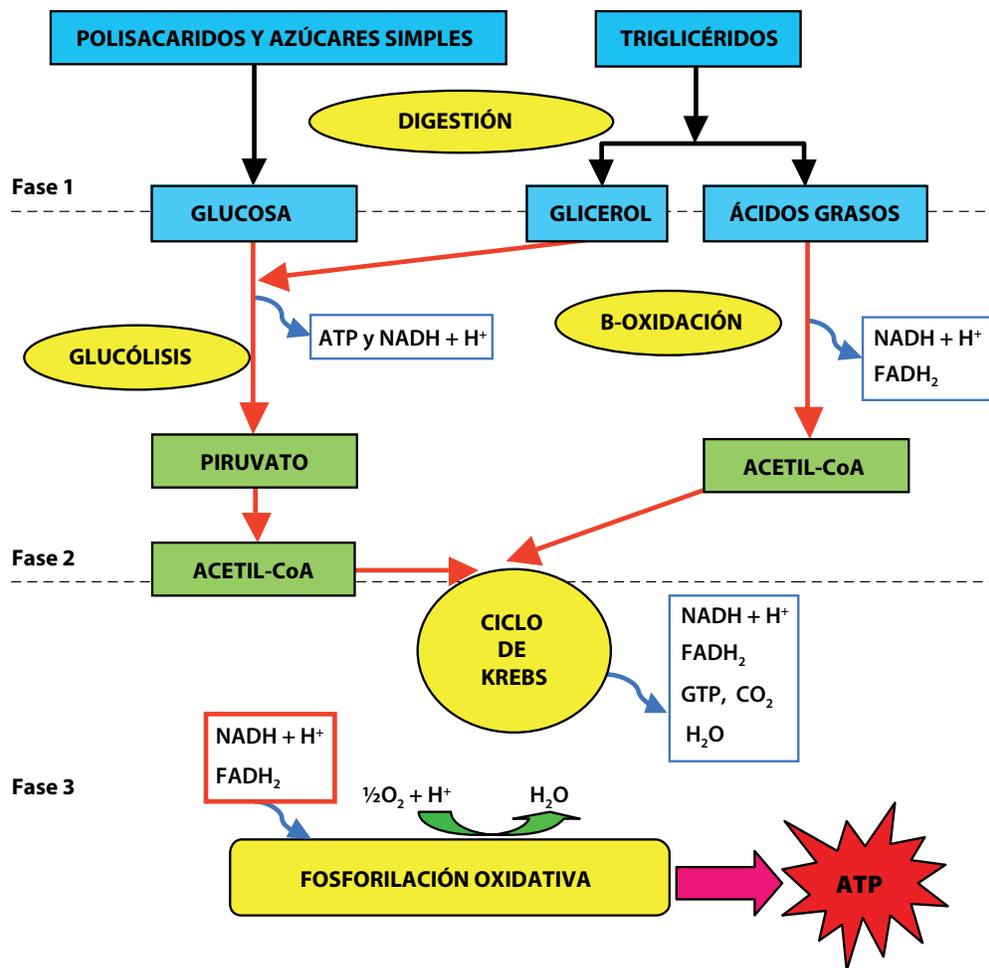
En este capítulo se presentarán las principales vías metabólicas que liberan energía, parte de la cual se transfiere a la formación de ATP, NADH y FADH₂ y el resto se disipa como calor; estas vías catabólicas son la glucólisis, oxidación de ácidos grasos (β -oxidación), ciclo de Krebs y fosforilación oxidativa. La figura 6.2 muestra un esquema general en el que se describe cómo se obtiene ATP a partir de la oxidación de glucosa y ácidos grasos.

6.2. Glucólisis

La degradación de glucosa es el medio más común de obtención de energía que utilizan todas las células, otros azúcares y diversas sustancias que se consumen en la alimentación, son transformados en glucosa o compuestos (intermediarios) que hacen parte de la serie de reacciones que se realizan en el citoplasma, para iniciar el proceso de oxidación de este monosacárido.

La glucólisis, también conocida como la vía de Embden-Meyerhof-Parnas (vía EMP), es un proceso formado por 10 reacciones catalizadas por enzimas, que convierten una molécula

Figura 6.2.
Esquema general de la
obtención de energía por
la oxidación de glucosa y
ácidos grasos.



de seis carbonos, la glucosa, en dos moléculas de tres carbonos cada una, el piruvato. Como se observa en la figura 6.3, esta vía metabólica se divide en dos grandes fases, la primera se refiere a la parte del proceso en que se utiliza la energía liberada por la hidrólisis de moléculas de ATP (consumo de energía) para transferir un grupo fosfato de

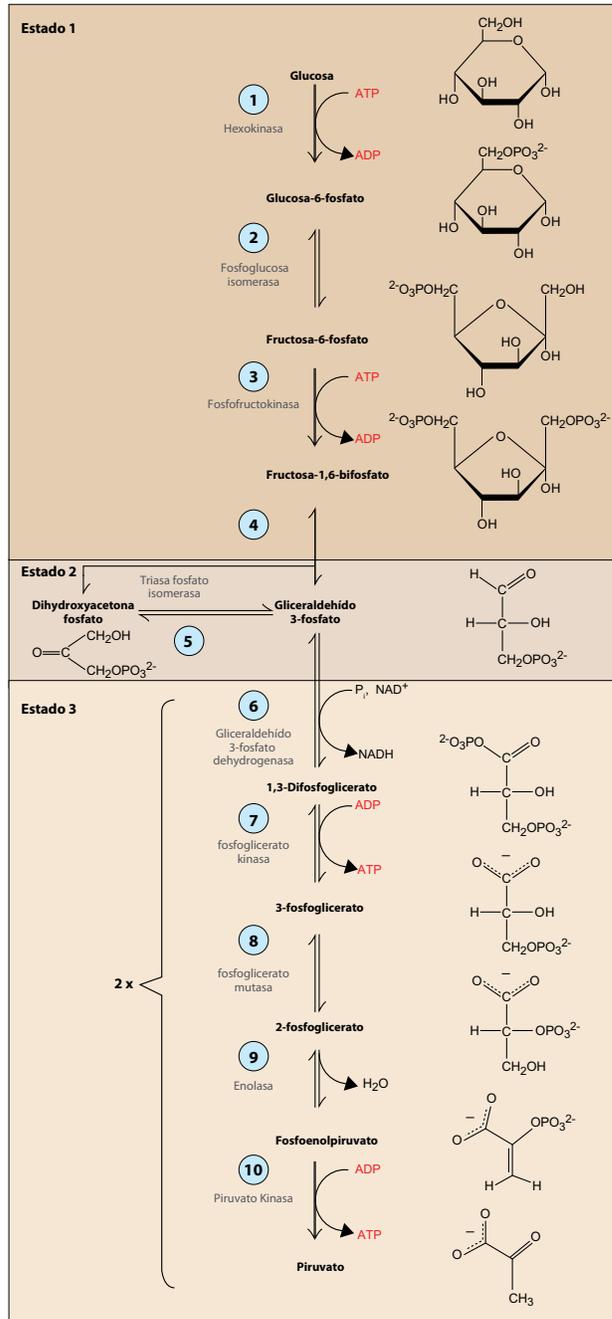
éste hacia la glucosa (reacción 1) o hacia la fructosa-6-fosfato (reacción 3). La segunda fase es donde se produce ATP debido a la transferencia de un grupo fosfato desde el 1,3-bifosfoglicerato hacia la molécula de ADP (reacción 7), y desde el fosfoenolpiruvato (reacción 10). Hay que tener en cuenta que en la segunda fase, la energía que se

está generando por la oxidación parcial de la glucosa también se transfiere a moléculas de NAD^+ para producir $\text{NADH} + \text{H}^+$.

Describamos un poco los principales aspectos de la glucólisis.

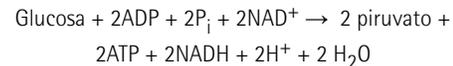
- Reacción 1: la glucosa que proviene del torrente sanguíneo o de la hidrólisis del glucógeno se transforma en glucosa-6-fosfato por la transferencia del grupo fosfato desde el ATP, esta reacción es catalizada por la hexoquinasa, enzima alostérica que requiere de magnesio (Mg^{2+}) para su actividad y es capaz de fosforilar otras hexosas como fructosa y manosa; la muscular tiene un K_m 0,1mM para glucosa. La isoenzima presente en los hepatocitos toma el nombre de glucoquinasa, que es más específica para glucosa y con propiedades cinéticas y regulatorias diferentes, tiene K_m de 10 mM. Se puede considerar que esta reacción es el primer punto de regulación de la vía glucolítica, la actividad de la hexoquinasa se inhibe con altas concentraciones de glucosa-6-fosfato y la glucoquinasa se inhibe por fructosa-6-fosfato.
- Reacción 3: la fructosa-6-fosfato se fosforila en el hidroxilo de la posición 1 para formar fructosa-1,6-bisfosfato, es la segunda reacción donde se requiere de la hidrólisis de otra molécula de ATP; la transferencia del grupo fosfato está catalizada por la fosfofructoquinasa-1 (PFK-1), enzima alostérica que también requiere de ion magnesio (Mg^{2+}) para su actividad. Es el segundo y más importante punto de regulación de la glucólisis, es activada por una baja concentración de ATP y una alta concentración de ADP o AMP principalmente, también la activa la fructosa-2,6-bisfosfato (producto de reacción de la PFK-2); la inhibe una alta concentración de ATP y citrato.
- Reacción 6: las dos moléculas de 3-fosfogliceraldehído se oxidan y se fosforilan para formar dos moléculas de 1,3-bisfosfoglicerato (primera molécula fosfatada de alta energía); la reacción es catalizada por la deshidrogenasa del fosfogliceraldehído dependiente de NAD^+ . Es importante destacar que el grupo aldehído se oxida a carboxilo y los H^+ son transferidos al NAD^+ , el grupo carboxilo forma un anhídrido con un grupo fosfato libre (No de ATP). Hay que tener en cuenta que se forman dos moléculas de 1,3-bisfosfoglicerato y en consecuencia se generan 2 moléculas de $\text{NADH} + \text{H}^+$.
- Reacción 7: Se transfiere un grupo fosfato desde el 1,3-bisfosfoglicerato hacia el ADP y se forman dos moléculas de 3-fosfoglicerato y dos moléculas de atp; la reacción es catalizada por la fosfogliceratoquinasa que necesita ion magnesio (Mg^{2+}) para su actividad. En este punto de la glicólisis se observa claramente el fenómeno de acople entre reacciones, ya que la energía liberada durante la oxidación del grupo aldehído a carboxilo en la sexta reacción, se conserva como ATP en la séptima. La producción de ATP por este mecanismo se denomina fosforilación a nivel de sustrato.
- Reacción 10: se transfiere un grupo fosfato desde el fosfoenolpiruvato al ADP, y se producen dos moléculas de piruvato y dos moléculas de ATP. La reacción se cataliza por la piruvatoquinasa, enzima alostérica que requiere ion potasio K^+ y magnesio (Mg^{2+})

Figura 6.3.
Esquema
de la glucólisis.
Tomado del
libro de Strayer
1992.



o manganeso (Mn^{2+}) para su actividad. La reacción genera otra fosforilación a nivel de sustrato y además es el tercer punto de regulación en la vía metabólica; la actividad se inhibe por la alta concentración de ATP, acetil-CoA y ácidos grasos de cadena larga; y se activa con una disminución de la concentración de ATP.

Podemos concluir que el ingreso a la vía glucolítica de una molécula de glucosa genera dos moléculas de piruvato, dos de $NADH(H^+)$ y dos de ATP, como se observa en la siguiente reacción:



El NADH producido en el citosol por la glucólisis, debe ser rápidamente oxidado a NAD^+ para mantener la reacción 6; la oxidación se lleva a cabo en la mitocondria en la cadena de respiración o transporte de electrones en condiciones aerobias, o en los procesos reductivos del piruvato en condiciones anaerobias.

Cuando las células están en condiciones aeróbicas, la oxidación completa de las dos moléculas de piruvato continúa; en los eucariotes el piruvato ingresa a la mitocondria para convertirse en dos moléculas de acetil-CoA y liberar dos de CO_2 , en este proceso de descarboxilación oxidativa también se generan dos moléculas de $NADH(H^+)$, luego el acetil-CoA ingresa al ciclo de Krebs para continuar con la oxidación de los 4 átomos de carbono que faltan.

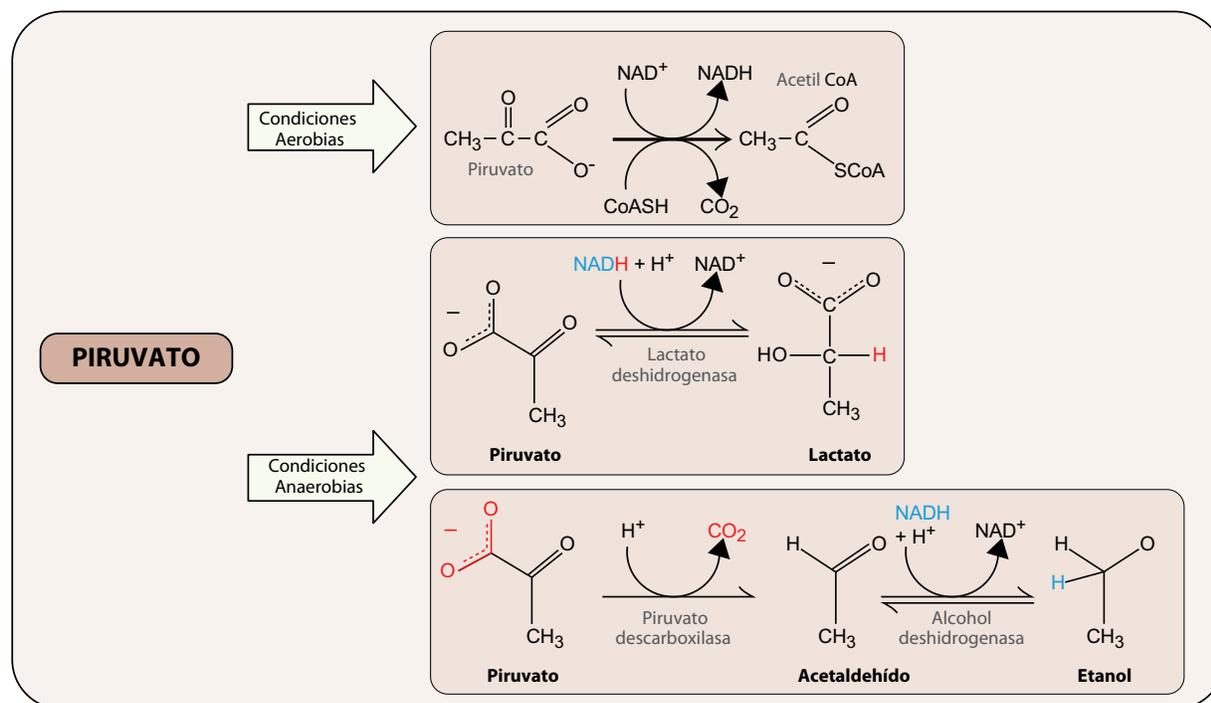
Cuando las condiciones son anaerobias, el piruvato no puede oxidarse completamente y ocurre la fermentación, que según el tipo de célula, el producto principal puede ser etanol o lactato.

6.2.1. Fermentación

Como se observa en la figura 6.4 el producto final de la glicólisis, el piruvato, sigue diferentes rutas según el tipo de célula y la presencia o no de oxígeno molecular (O_2). En condiciones anaeróbicas en el músculo, como en otros tejidos, el piruvato se reduce a lactato y el $NADH$ pasa a NAD^+ ; la enzima que cataliza esta reacción es la lactatodeshidrogenasa que es estereoespecífica para producir L-lactato, además en mamíferos hay varias isoenzimas de las que se caracteriza la H_4 , presente en el corazón, que tiene un K_m bajo para piruvato y es alostéricamente inhibida por altas concentraciones de éste, en comparación con la M_4 presente en músculo, que tiene una K_m más alta para piruvato y no es inhibida por éste. Algunos tejidos y células como el cerebro, la retina y los eritrocitos, producen lactato en condiciones aerobias. Muchos microorganismos pueden fermentar glucosa y otros azúcares a lactato, como los *lactobacillus* y el *streptococo*, que utilizan la lactosa de la leche; con el microorganismo adecuado y bajo condiciones controladas se produce queso y yogurt.

Las levaduras, algunos tejidos de plantas, algunos invertebrados y protistos, producen etanol a partir de piruvato (fermentación alcohólica) por medio de dos reacciones. La pri-

Figura 6.4.
Destinos del piruvato
dependiendo de las
condiciones celulares.



mera, catalizada por piruvato descarboxilasa (enzima ausente en vertebrados), se produce acetaldehído (molécula de 2 carbonos) y CO_2 ; el gas producido en esta etapa, es el responsable de la carbonatación en la producción de champagne o en el crecimiento de la masa en la panadería. En la segunda reacción, el acetaldehído se reduce a etanol y el $\text{NADH} + \text{H}^+$ se oxida a NAD^+ por la acción de la alcoholdehidrogenasa, esta enzima está presente en el hígado humano, pero cataliza la oxidación del etanol.

La fermentación en algunos microorganismos produce una amplia variedad de metabolitos, por ejemplo el *Clostridium acetobutyricum*, fermenta almidón para producir butanol y acetona. Otros pueden producir ácido fórmico, acético, propiónico, butírico y succínico, también glicerol e isopropanol.

6.3. Ciclo del ácido cítrico

La palabra ciclo proviene del latín *cyclus*, y este del griego. κύκλος, que significan círculo. Es un conjunto de una serie de reacciones que se repiten ordenadamente, iniciando con la sal del ácido cítrico denominada citrato, por lo tanto las moléculas que participan se pueden regenerar por la formación de cualquiera de sus intermediarios. Químicamente se presenta como un mecanismo de oxidación, aunque el ciclo puede funcionar en la ruta anabólica o catabólica por eso se dice que es anfibólico. Los carbohidratos, ácidos grasos y aminoácidos que usan los organismos eucariontes y procariontes en condiciones aerobias son moléculas altamente energéticas que se oxidan y convierten al ciclo en el primer paso de la respiración celular, porque suministra electrones que finalmente reducirán el oxígeno para producir ATP, en un proceso denominado fosforilación oxidativa.

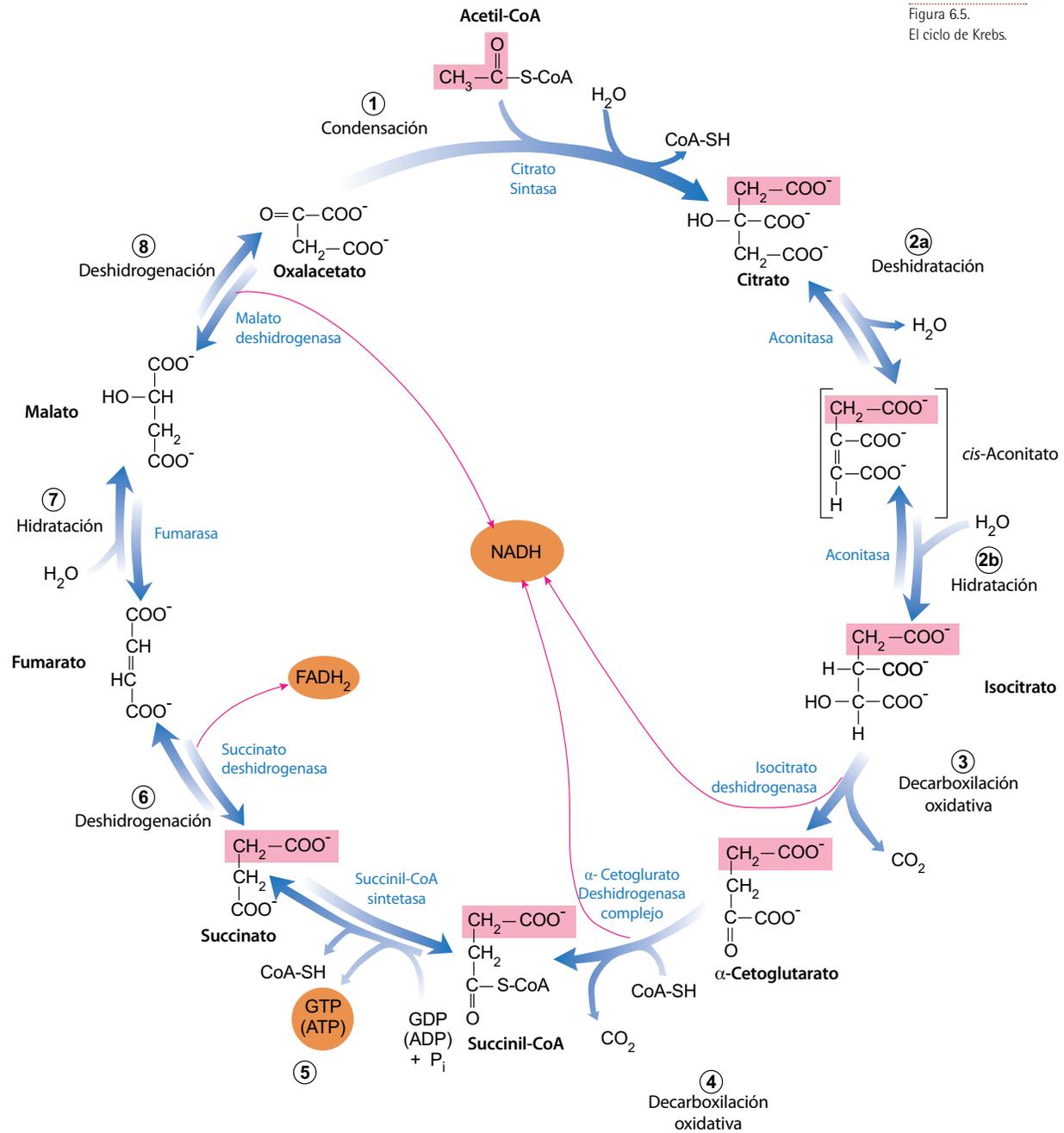
De otro lado, el ciclo provee moléculas que se usan para la biosíntesis de nucleótidos, colesterol y porfirinas, en efecto varias vías anabólicas utilizan de manera cataplerótica los intermediarios del ciclo del ácido cítrico.

Todas las reacciones del ciclo del ácido cítrico tienen lugar en la matriz mitocondrial (ver figura 5.6).

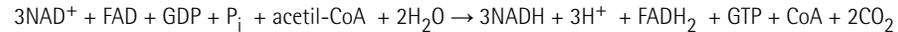
Hans Krebs a comienzos de 1937 presentó por primera vez en la revista *Enzimology* el ciclo del ácido cítrico, apoyado en investigaciones bioquímicas realizadas con macerados de músculos de la parte delantera de las palomas; la comunidad científica considera que los resultados de la investigación son una gran contribución al estudio del metabolismo, por esta razón el ciclo se conoce también, con el nombre de ciclo de Krebs.

En la figura 6.5 se aprecia una visión general del ciclo, allí un compuesto de cuatro carbonos (oxaloacetato) se condensa con una unidad de acetilo (dos carbonos) para dar lugar a un ácido de seis carbonos con tres grupos carboxilo llamado ácido cítrico, de modo que el ciclo también, se denomina ciclo de los ácidos tricarboxílicos TCA, por sus siglas en inglés.

Figura 6.5.
El ciclo de Krebs.



La reacción general del ciclo se puede escribir como:



En ella se advierte que los grupos acetilo se oxidan por completo a CO_2 y puesto que la reacción es cíclica puede oxidar numerosos grupos acetilo con una molécula de oxaloacetato.

El NADH y FADH_2 son moléculas altamente energéticas que se encuentran reducidas porque han recibido los electrones producto de la oxidación del acetilo y los arrastran hacia la fosforilación oxidativa.

La producción de GTP , una molécula de alta energía, se debe a que la reacción en que participa (ver figura 6.5 reacción 5) es fácilmente reversible ($\Delta G = -0.8\text{Kcal/mol}$) y la única del ciclo en que se presenta una fosforilación a nivel de sustrato. La enzima que cataliza este proceso, succinil-CoA sintetasa es específica para GDP en mamíferos, pero en otros organismos como por ejemplo *E. Coli*, la enzima responsable del proceso puede funcionar con ADP o GDP .

La descripción general del ciclo revela el propósito del mismo: con un número limitado de moléculas puede generar grandes cantidades de NADH y FADH_2 que serán oxidados en la fosforilación oxidativa, donando sus electrones al oxígeno y contribuyendo, ambos procesos, con la generación de la mayor parte de la energía consumida por las células aerobias eucariontes.

En cuanto al consumo de oxígeno, aunque se ha insistido en que el ciclo es aerobio, la participación del oxígeno se hace de manera indirecta al recibir los electrones en la fosforilación oxidativa, allí también se oxidan las moléculas energéticas hasta obtener el NAD^+ y FAD que participan en las reacciones 3, 4, 6 y 8 de la figura 6.5

El estudio detallado del ciclo inicia con la descripción de la molécula acetil-CoA, que forma parte de los productos de hidrólisis de los aminoácidos, carbohidratos y las grasas. Por ejemplo se puede obtener acetil-CoA en el metabolismo de grasas ya que ellas se oxidan primero a cadenas reducidas de dos carbonos (ver sección 6.5) dando acetil-CoA y posteriormente se oxidan hasta CO_2 en el ciclo del ácido cítrico.

Acetil-CoA funciona como un transportador de acetilos, así, cualquier molécula capaz de transformarse en éste o en un ácido dicarboxílico podrá fácilmente entrar al ciclo para degradarse. Desde el punto de vista químico acetil-CoA es la unión de un grupo acetilo mediante un enlace tioéster a la coenzima A, que está conformada por ADP , ácido pantoténico y beta mercaptoetilamina.

La mayoría de las moléculas energéticas entran al ciclo como acetil-CoA sin embargo, la reacción del piruvato proveniente del metabolismo de la glucosa que se descarboxila y produce acetil-CoA, no se considera parte del mismo, aunque es la conexión entre la glucólisis y el ciclo de Krebs, no obstante el piruvato debe ingresar a la matriz mitocondrial y lo hace mediante un transportador antiporte con intercambio de OH^- . El complejo multienzimático

responsable de la descarboxilación del piruvato es llamado piruvato deshidrogenasa y está formado por 3 enzimas: piruvato deshidrogenasa, dihidrolipoil-transacetililasa y dihidrolipoildeshidrogenasa.

El ciclo está representado en la figura 6.5, donde se aprecian las reacciones acompañadas por las enzimas y los productos energéticos obtenidos en cada paso. Se inicia cuando los dos carbonos del grupo acetilo del acetil-CoA se combinan con un compuesto de cuatro carbonos llamado ácido oxaloacético (ver figura 6.5 reacción 1) para formar el ácido cítrico, la energía necesaria para llevar a cabo la reacción proviene del rompimiento del enlace acetilo y la CoA. La nueva disposición de los átomos en la molécula de citrato se consigue mediante las reacciones 2a y 2b que corresponden a un proceso de deshidratación-hidratación, de tal manera que el citrato se isomeriza a isocitrato, con el propósito de cambiar de posición el grupo hidroxilo que inicialmente estaba en un carbono terciario y no se puede descarboxilar directamente. Una vez el hidroxilo del isocitrato está en un carbono secundario, la molécula sufre una descarboxilación (reacción 3 de la figura 6.5), esta reacción genera el primer portador de electrones de alta energía, una molécula de NADH. Siguiendo con la secuencia del ciclo, la molécula de α -cetoglutarato (reacción 4) sufre una segunda descarboxilación oxidativa con la consecuente producción de NADH y Succinil-CoA un compuesto de alta energía que es usado para llevar a cabo la única fosforilación a nivel de sustrato del ciclo (reacción 5) con la obtención de GTP. En

las reacciones 6, 7, y 8 se regenera el oxalato por oxidación del succinato, la secuencia de reacciones se caracteriza por una oxidación, seguida de una hidratación y una nueva oxidación del malato sintetizado, en los dos procesos de oxidación se obtiene $FADH_2$ y otra molécula de NADH respectivamente; estas reacciones establecen un modelo que surge en otras vías metabólicas, por ejemplo en la síntesis y degradación de ácidos grasos. Una vez formado el oxaloacetato el ciclo comienza nuevamente.

En la figura 6.5 igualmente, se pueden identificar las enzimas que participan en cada una de las reacciones del ciclo, investigaciones recientes sugieren que estas enzimas están unidas físicamente en un complejo multienzimático llamado metabolón, con el propósito de facilitar el paso del sustrato de un centro activo a otro.

Como se expresó arriba, el ciclo opera en condiciones estrictamente aerobias ya que en la mitocondria solamente se pueden regenerar el NAD^+ y el FAD mediante transferencia de electrones al oxígeno a través de la cadena respiratoria, mientras que la glucólisis puede ocurrir en medios anaerobios porque el NAD^+ necesario se produce en la conversión de piruvato a lactato.

La regulación del ciclo se puede estudiar desde dos puntos de vista: primero mirando el destino de las moléculas que actúan en él, por ejemplo, el complejo multienzimático ajusta el ingreso de unidades de acetil-CoA provenientes de carbohidratos y los compuestos esenciales que se pueden haber gastado como precursores biosintéticos de otras rutas, se reemplazan mediante

reacciones anapleróticas; la síntesis catalizada de oxaloacetato a partir de piruvato y CO_2 , es un buen modelo de cómo renovar el oxaloacetato utilizado para producir purinas, pirimidinas y otros aminoácidos; y segundo, estudiando los sitios de regulación con enzimas alostéricas como es el caso de la isocitratodeshidrogenasa (reacción 3) y α -cetoglutaratodeshidrogenasa (reacción 4), que se inhiben por la presencia de ATP o NADH , es decir cuando la célula tiene una carga energética alta, lo que indica que una célula con disponibilidad abundante de ATP disminuye la velocidad del ciclo de Krebs.

De otro lado la enzima que cataliza la reacción de descarboxilación del piruvato se inhibe también por la presencia de ATP, NADH y acetil-CoA y se desactiva cuando la concentración de los productos intermediarios biosintéticos es alta. Por el contrario, hormonas como la vasopresina y la insulina estimulan la piruvato-deshidrogenasa acelerando la conversión de piruvato en acetil-CoA para que se inicie rápidamente el ciclo del ácido cítrico.

Evolutivamente hablando, antes de la existencia de este complejo ciclo, algunas reacciones se llevaban a cabo en series más pequeñas con la producción de menor cantidad de moléculas energéticas; para atrapar con mayor eficiencia los electrones se ensamblaron varias reacciones de descarboxilación-oxidación que son termodinámicamente favorables. Se han encontrado además, indicios de que las reacciones que conducen a la síntesis de acetil-CoA y NADH constituían procesos metabólicos fundamentales, que precedieron a la evolución del ciclo del ácido cítrico.

6.4. Fosforilación oxidativa

La fosforilación oxidativa es el proceso por el cual el NADH y el FADH_2 que son consideradas moléculas altamente energéticas, producidas en el ciclo de Krebs y la glucólisis, se oxidan transfiriendo sus electrones al oxígeno molecular; esta reacción libera una gran cantidad de energía que se aprovecha para sintetizar simultáneamente ATP.

La fosforilación oxidativa es además, el mecanismo preferido por los organismos aerobios para proveerse de ATP ya que en la membrana interna mitocondrial (figura 5.6) se sitúan las enzimas responsables de este proceso. Igualmente, constituye el final de un grupo ordenado de reacciones energéticas que adoptan el nombre de respiración celular e ilustra claramente cómo los gradientes de protones son una forma de intercambiar energía en los sistemas biológicos.

El flujo de electrones desde el NADH y FADH_2 hasta el oxígeno para producir agua, es termodinámicamente exergónico y se lleva a cabo a través de complejos proteicos de membrana que reciben el nombre de cadena transportadora; una diferencia de potencial ΔE de 1.14 voltios entre el NADH y el oxígeno impulsa dicho transporte y produce un gradiente de protones que se usará para la síntesis de ATP y el transporte de sustancias hidrofílicas a través de la membrana mitocondrial, ya que ella es impermeable a sustancias polares que se requieren en ambos lados de la membrana.

Entonces: ¿cuáles son los sistemas de transporte a través de la membrana mitocondrial específicos para algunos metabo-

litos de interés en la cadena transportadora de electrones y en la fosforilación oxidativa, como el NADH , el P_i y los iones Ca^{+2} ?

El NADH que se encuentra en el citosol producido durante la glucólisis (sección 6.2 de este capítulo), debe entrar a la mitocondria y para ello la evolución ha diseñado un delicado mecanismo llamado la lanzadera de malato-aspartato que funciona principalmente en el corazón, el hígado y el riñón y se lleva a cabo en dos fases de tres reacciones cada una.

Fase uno: se transportan electrones hacia dentro de la matriz mitocondrial.

1. En el citosol el NADH reduce al oxaloacetato para producir NAD^+ y malato, la reacción es catalizada por la enzima malatodeshidrogenasa citosólica.
2. Por el transportador de malato α -cetoglutarato entra el malato desde el citosol hacia la matriz mitocondrial y sale un α -cetoglutarato desde la matriz hacia el citosol.
3. En la matriz el NAD^+ reoxida el malato a oxaloacetato con ayuda de una reacción catalizada por la enzima malatodeshidrogenasa mitocondrial, para finalmente obtener el NADH .

Fase dos: recuperación del oxaloacetato citosólico.

1. En la matriz mitocondrial una enzima llamada transaminasa en una reacción redox, convierte el oxaloacetato en aspartato y simultáneamente el glutamato en α -cetoglutarato.
2. El transportador de glutamato-aspartato saca el aspartato de la matriz mitocondrial hacia el citosol y un glutamato es llevado desde el citosol a la matriz.
3. En el citosol la transaminasa transforma aspartato en oxaloacetato y al mismo tiempo α -cetoglutarato en glutamato.

El P_i que se encuentra en la mitocondria y debe salir al citosol, lo hace mediante el transportador de fosfato que funciona como un simporte $\text{P}_i\text{-H}^+$ (sección 5.4) que es conducido por un ΔpH .

Los iones Ca^{+2} equilibran sus delicadas concentraciones dentro y fuera de la matriz mitocondrial en el corazón, el cerebro y el músculo mediante un sistema de contraporte bidireccional con intercambio con Na^+ , de tal manera que el calcio sale de la matriz solamente si entra sodio.

Otro mecanismo de lanzadera llamado de glicerofosfato se descubrió en el cerebro, el músculo esquelético y el músculo comprometido en el vuelo de los insectos, en ella la glicerol-3-fosfato deshidrogenasa cataliza la oxidación del NADH del citosol por la dihidroxiacetona-fosfato para producir NAD^+ , que ingresa de nuevo a la glucólisis. Los electrones de la enzima glicerol-3-fosfato deshidrogenasa se transfieren a la flavoproteína para formar FADH_2 y esta enzima provee electrones a la cadena respiratoria de manera eficiente e independiente de la relación de concentraciones NADH/NAD^+ en el citosol y la matriz; por otro lado la lanzadera es esencialmente irreversible.

La cadena respiratoria está formada por cuatro complejos proteicos dispuestos de manera lateral en la membrana mitocondrial interna moviéndose en el mismo sentido, no forman una macroestructura y no se encuentran en proporciones equimolares, a través de ellos pasan los electrones iniciando en el complejo donde los potenciales de reducción estándar son más bajos y dirigiéndose hacia los complejos proteicos que presentan los potenciales de reducción más altos. Es decir, los electrones se transportan desde los complejos I y II hasta el complejo III por medio de la coenzima Q (Ubiquinona) y desde el complejo III al IV por medio de la proteína de membrana periférica citocromo c.

El complejo I también llamado NADH deshidrogenasa pasa los electrones desde el NADH hasta la coenzima Q, contiene una molécula de Flavin mononucleótidos FMN con grupos de hierro-azufre que participan en la transferencia de electrones como donadores o aceptores de un par de electrones. El complejo II (succinato-coenzimaQ oxidoreductasa), pasa los electrones desde el succinato hasta la coenzima Q, en el proceso participa un FAD y un citocromo b, el potencial redox generado es muy bajo para producir una molécula de ATP, aún así es importante porque la enzima glicerol-3-fosfatodeshidrogenasa (lanzadera del glicerolfosfato) libera coenzima Q en la membrana mitocondrial potenciando la fosforilación oxidativa. El complejo III (coenzimaQ citocromo c oxidoreductasa) o complejo citocromo bc, pasa los electrones desde la coenzima Q reducida hasta el citocromo c, contiene cuatro cofactores redox: dos hemo tipo b y un hemo tipo c con un agrupamiento Fe-S. El complejo IV (citocromo c oxidasa ó COX) es la enzima terminal de la cadena de transporte de electrones, cataliza la oxidación de un electrón de las cuatro moléculas de citocromo c reducido y al mismo tiempo reduce el O_2 para producir H_2O .

Esta cadena transportadora de electrones se acopla a la síntesis de ATP en un motor molecular llamado ATPasa mitocondrial o ATPsintasa, Mitchell en 1961 propuso que el transporte de electrones está acoplado a la formación simultánea de un gradiente de protones (H^+) que se traslada al exterior de la matriz mitocondrial, originando un gradiente de pH que es 1.4 unidades menor en el exterior con un potencial eléctrico E transmembrana de 0.14 V, esta conjetura es conocida como la hipótesis quimiosmótica, que explica cómo en la parte externa de la membrana interna (espacio intermembranal) el medio es positivo y ácido, cuando estos protones regresan a través del rotor de la ATPsintasa para igualar el pH y la carga, una molécula de ADP se une a P_i para formar ATP, quien requiere una enzima denominada traslocasa para salir de la mitocondria al citosol.

Bajo condiciones aerobias la velocidad de síntesis del ATP por fosforilación oxidativa está regulada por las necesidades energéticas de la célula, que se miden por la concentración de ADP disponible para producir ATP. Esta regulación se conoce como control respiratorio o control del aceptor. Así, la síntesis de ATP esta acoplada en gran medida a la oxidación de NADH y del FADH_2 .

En conclusión, la glucólisis y el ciclo del ácido cítrico están controlados en forma coordinada de tal manera que deben producir NADH y FADH_2 sólo a la velocidad requerida para satisfacer la demanda de ATP del sistema.

Pero, la síntesis de ATP se puede inhibir en cualquier etapa ya que un compuesto capaz de aceptar electrones con una fuerza electromotriz E que oscile entre -0.3215 V (NADH) y $+0.815$ V (oxígeno) retirará los electrones de la cadena transportadora, bloqueará la bomba de protones y por tanto la producción de ATP. Algunos animales, incluso los humanos recién nacidos, son capaces de desacoplar la cadena transportadora de electrones del bombeo de protones, para ello utilizan la proteína desacoplante UCP y como resultado del flujo de protones hacia la matriz mitocondrial se genera calor para mantener la temperatura corporal sin necesidad de tiritar (temblor muscular por frío).

Estudios termodinámicos demuestran que la oxidación y la fosforilación están acopladas en forma rígida, la estequiometría NADH , FADH_2 y oxígeno es llamada relación P/O, proporción de los ATP sintetizados por átomos de oxígeno reducidos o pares de electrones tomados, teniendo en cuenta que estas proporciones pueden estar sujetas a errores experimentales sistemáticos y difíciles de corregir, como la fuga de protones a través de la membrana, la presencia de AMP, etc., se han encontrado proporciones 3, 2, 1 asociadas a NADH , FADH_2 y O_2 respectivamente que pueden llegar a ser muy altas, de hecho Peter Hinkle y Kumar en 1999 presentaron valores cercanos a 2.5, 1.5 y 1 respectivamente; pero cuando la cadena respiratoria oxida el NADH citosólico que fue transportado por la lanzadera del glicerol-3-fosfato, se forman 1.5 ATP en vez de 2.5 ATP por cada NADH ya que el protón que lo acompaña reduce en 0,5 moléculas la producción de ATP.

La lanzadera malato-aspartato que se explicó antes es fácilmente reversible, en consecuencia el NADH puede entrar a la mitocondria usando este camino sólo si la relación NADH/NAD^+ es mayor en el citosol que en la matriz mitocondrial, por eso no se tiene en cuenta para hacer el cálculo de la proporción P/O.

6.5. Oxidación de ácidos grasos

Muchos organismos pueden utilizar la oxidación de ácidos grasos insaturados de cadena par para generar energía, los triglicéridos como reserva energética en los vertebrados se guardan en el tejido adiposo y su disposición se lleva a cabo en tres pasos.

1. Los triglicéridos se degradan en ácidos grasos y glicerol, salen del tejido adiposo y son transportados a los tejidos que los necesitan.
2. En el tejido los ácidos grasos se activan y se transportan al interior de la mitocondria para su completa oxidación.
3. Los ácidos grasos se oxidan hasta acetil-CoA por medio de un proceso denominado β -oxidación, luego las moléculas de acetil-CoA ingresan al ciclo de Krebs.

Los triglicéridos acumulados en el tejido adiposo se hidrolizan por medio de una lipasa dependiente de hormonas, esto es que la lipólisis se activa cuando hay presencia de epinefrina (adrenalina), norepinefrina, glucagón y adrenocorticotrópicos; los ácidos grasos salen a la sangre, se unen a la albúmina y son transportados al tejido que los necesita, principalmente el músculo esquelético, el cardíaco y el cortex renal. El glicerol

liberado se convierte en glicerol-3-fosfato que se oxida a gliceraldehido-3-fosfato e ingresa a la vía gluconeogénesis.

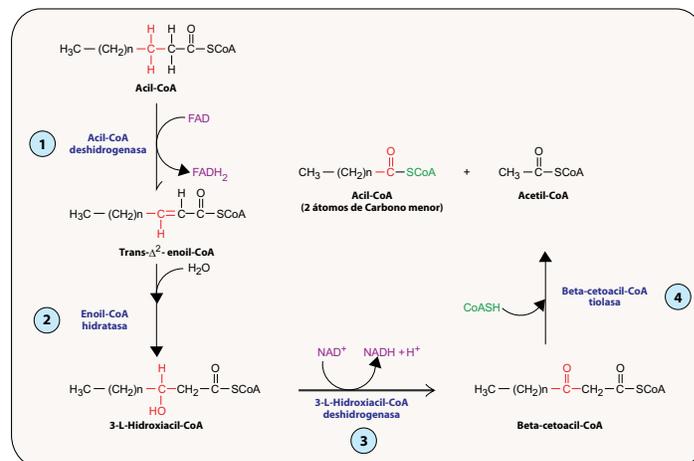
Los ácidos grasos transportados por la albúmina llegan al tejido que los requiere e ingresan a la célula, allí se unen a la coenzima A (se activan) por medio de la acil-CoA sintetasa, enzima dependiente de ATP que se convierte en AMP y dos grupos fosfato. El acil-CoA (ácido graso unido a la coenzima A) ingresa a la mitocondria por medio de un mecanismo de transporte en que interviene la carnitina, dos isoenzimas de transesterificación que se encuentran en las membranas de la mitocondria y una proteína transportadora que permite el paso del ácido graso unido a la carnitina hacia la matriz mitocondrial; al interior el ácido graso se vuelve a unir con la coenzima A (acil-CoA) e inicia la β -oxidación.

La oxidación del acil-CoA consta de 4 reacciones, como se observa en la figura 6.6; al final se obtiene una molécula de acetil-CoA y un acil-CoA con dos carbonos menos, el cual ingresa nuevamente a la sucesión de las 4 reacciones hasta que todo el ácido graso es convertido en moléculas de dos carbonos.

La primera reacción es una deshidrogenación entre los carbonos $\alpha\beta$ o 2 y 3, catalizada por la Acil-CoA deshidrogenasa dependiente de FAD, por lo que se produce $FADH_2$, luego el doble enlace formado con isomería trans es hidratado por la enoil-CoA-hidratasa para formar el L- β -hidroxiacil-CoA. En la tercera reacción hay una nueva oxidación catalizada por la β -hidroxiacil-CoA deshidrogenasa pero dependiente de NAD^+ , se forma el β -cetoacil-CoA y $NADH + H^+$; finalmente hay una ruptura del enlace $\alpha\beta$ por la tiosasa y donde interviene una nueva molécula de coenzima A, se libera acetil-CoA y el acil-CoA con dos carbonos menos.

Las moléculas de Acetil-CoA ingresan al ciclo de Krebs en el que se produce más coenzimas reducidas, que sumadas a las obtenidas por la oxidación de los ácidos grasos, llevan los electrones a la cadena respiratoria y se produce ATP.

Figura 6.6.
Oxidación de
ácidos grasos
(β -oxidación).



En la tabla 6.2 se presenta el balance de ATP en una célula eucariota en condiciones aerobias que usa glucosa o ácido palmítico para obtener energía.

VIA METABÓLICA	ATP	GTP	NADH(H ⁺)	FADH ₂
Glucólisis	2	0	2 en citoplasma	0
Piruvato a acetil-CoA			2 en mitocondria	
Ciclo de Krebs	0	2	6 en mitocondria	2 en mitocondria
TOTAL	2	2	2 (citoplasma) 8 (mitocondria)	2 (mitocondria)

Tabla 6.2.
Rendimiento de ATP a partir de una molécula de glucosa.

FOSFORILACIÓN OXIDATIVA	ATP DE NADH	ATP DE FADH ₂	OTROS (ATP + GTP)	TOTAL
LANZADERA malato-aspartato				
10 NADH(H ⁺)	25			
2 FADH ₂		3		
Otros(ATP + GTP)			4	
TOTAL				32
LANZADERA glicerofosfato				
8 NADH(H ⁺)	20			
4 FADH ₂		6		
Otros(ATP + GTP)			4	
TOTAL				30

Rendimiento de ATP a partir de ácido palmítico (C 16:0).

VIA METABÓLICA	Acetil-CoA	GTP	NADH(H ⁺)	FADH ₂
β- oxidación	8 	0	7	7
Ciclo de Krebs	8 	8	24	8
TOTAL		8	31	15

FOSFORILACIÓN OXIDATIVA	ATP DE NADH	ATP DE FADH ₂	OTROS (GTP)	TOTAL
31 NADH(H ⁺)	77,5			
15 FADH ₂		22,5		
Otros (GTP)			8	
SUB TOTAL				108
activación				- 1*
TOTAL				107

6.6. Cuestionario

1. ¿Qué es un proceso redox?
2. ¿Qué es una molécula energética?
3. Consulte en cuales reacciones bio-sintéticas participan cada uno de los intermediarios del ciclo del ácido cítrico.
4. Haga un catálogo de palabras desconocidas para usted de este capítulo y definalas, explíquelas o coméntelas.
5. Después de leer cuidadosamente el texto anterior sobre la fosforilación oxidativa, represente en un esquema la ubicación de los complejos enzimáticos en la membrana interna de la mitocondria y asigne una dirección al transporte de electrones.
6. Esquematizar y explicar la hipótesis quimiosmótica propuesta por Mitchell en 1961.
7. Definir el potencial de reducción estándar.
8. Consultar una tabla de potenciales de reducciones estándar para los complejos y las moléculas involucradas en la cadena transportadora de electrones y en la fosforilación oxidativa y con ella justifique el esquema propuesto en la pregunta 1.
9. Consulte en Internet un video donde se explique el funcionamiento de la ATPsintasa y describa con sus palabras el funcionamiento del motor.
10. Consulte en valores de porcentaje de conversión de energía, cuál es la eficiencia del motor de ATPsintasa comparada con un motor mecánico.

6.7. Bibliografía

- CAMPBELL, N.A. 2006. *Biology*. The Benjamin/Cummings Publishing. Seventh Edition. *Biología*. Séptima edición. Buenos Aires, Madrid: Médica Panamericana.
- LEHNINGER, A. 1990. *Principles of Biochemistry*. New York: Worth Publishers, Inc.
- STRYER, L. 1992. *Bioquímica*. Cuarta edición. Buenos Aires, Madrid: Médica Panamericana.



Capítulo 7

Fotosíntesis

Luis Ernesto Beltrán
Francisco de Paula Gutiérrez

Fotosíntesis

Luis Ernesto Beltrán*
Francisco de Paula Gutiérrez**

7.1. Introducción

Hace 4.000 millones de años, la Tierra era un planeta sin atmósfera (Tierra primitiva) con una gran cantidad de gases que se escapaban por falta de gravedad. No había magnetósfera y predominaban los óxidos, las sales metálicas, los carbonatos e hidruros metálicos; además, había un gran viento solar que la influenciaba. De este estadio pasamos a lo que se denomina una "primera atmósfera", aún con predominio de condiciones que no hacían viable la existencia de la vida como hoy se conoce. Los volcanes mantenían una constante actividad, emitiendo gases que, debido a sus altas presiones, reaccionaban con todo lo existente. El vapor de agua se condensaba y abundaba una niebla roja como resultado de las cenizas volcánicas. A su vez, eran frecuentes las altas descargas eléctricas, el calor y la exposición a las radiaciones. La atmósfera venenosa y los ríos de lava producían aumentos en la temperatura interna de la Tierra.

Posteriormente hubo un predominio de la "era volcánica hawaiana", caracterizada, entre otros factores, por el aumento de la temperatura por degradación radioactiva, la compactación gravitacional, la decantación por orden de densidad de los elementos y la

* Biólogo, M.Sc. E-mail: luis.beltran@utadeo.edu.co

** Biólogo Marino, Ph.D. E-mail: francisco.gutierrez@utadeo.edu.co

compactación del núcleo a través de elementos como el hierro y el níquel. Continuaba la intensa actividad volcánica, las descargas eléctricas y los rayos ultravioleta, aunque hubo disminución de los impactos causados por los meteoritos. Los océanos aumentaron su volumen, hubo cambio en la composición de gases de la atmósfera, abundaba el nitrógeno, el dióxido de carbono y trazas de otros gases.

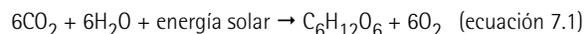
Hasta aquí han transcurrido 1.500 millones de años. Comienza un nuevo panorama caracterizado por actividad volcánica reducida, con una vida fotosintética que comienza a evolucionar en una atmósfera sin oxígeno. Viene a continuación una "era biológica", hace 2.000 millones de años, en donde ocurre una acumulación progresiva de O_2 , fotodisociación del agua y donde el oxígeno reacciona con los gases de los volcanes.

La Tierra comienza a tener oxígeno libre, debido a que algunas células –gracias a errores fortuitos (mutaciones) en su maquinaria genética– adquirieron la capacidad de aprovechar la luz solar (los organismos fotosintéticos usan la luz visible). La energía captada mediante la fotosíntesis y el poder reductor adquirido en el proceso hacen posible la reducción y la asimilación de los bioelementos necesarios, como nitrógeno y azu-

fre, además de carbono, para formar materia viva. Sin llegar a profundizar, es necesario recordar que la radiación luminosa llega a la Tierra en forma de "pequeños paquetes" conocidos como cuantos o fotones. Los seres fotosintéticos captan la luz mediante diversos pigmentos fotosensibles, entre los que destacan por su abundancia las clorofilas y los carotenos.

Las células que adquirieron esta capacidad fotosintética combinaban moléculas inorgánicas simples (dióxido de carbono y agua) para formar moléculas orgánicas más complejas como la glucosa. Se inició entonces el mecanismo de descomposición de la glucosa, que generó la respiración celular. En el proceso fotosintético, las células capturaban una pequeña fracción del espectro lumínico y la almacenaban como energía química en dichas moléculas complejas. Esa capacidad originó que sin la existencia de competidores, las primeras células fotosintéticas llenaran los mares, liberando oxígeno como subproducto. El oxígeno libre facilitó la absorción de la radiación ultravioleta y se originó la capa de ozono. Con este mecanismo, que parece simple –pero no lo es–, la Tierra entró en período claro de evolución, generando hace 600 millones de años la vida multicelular.

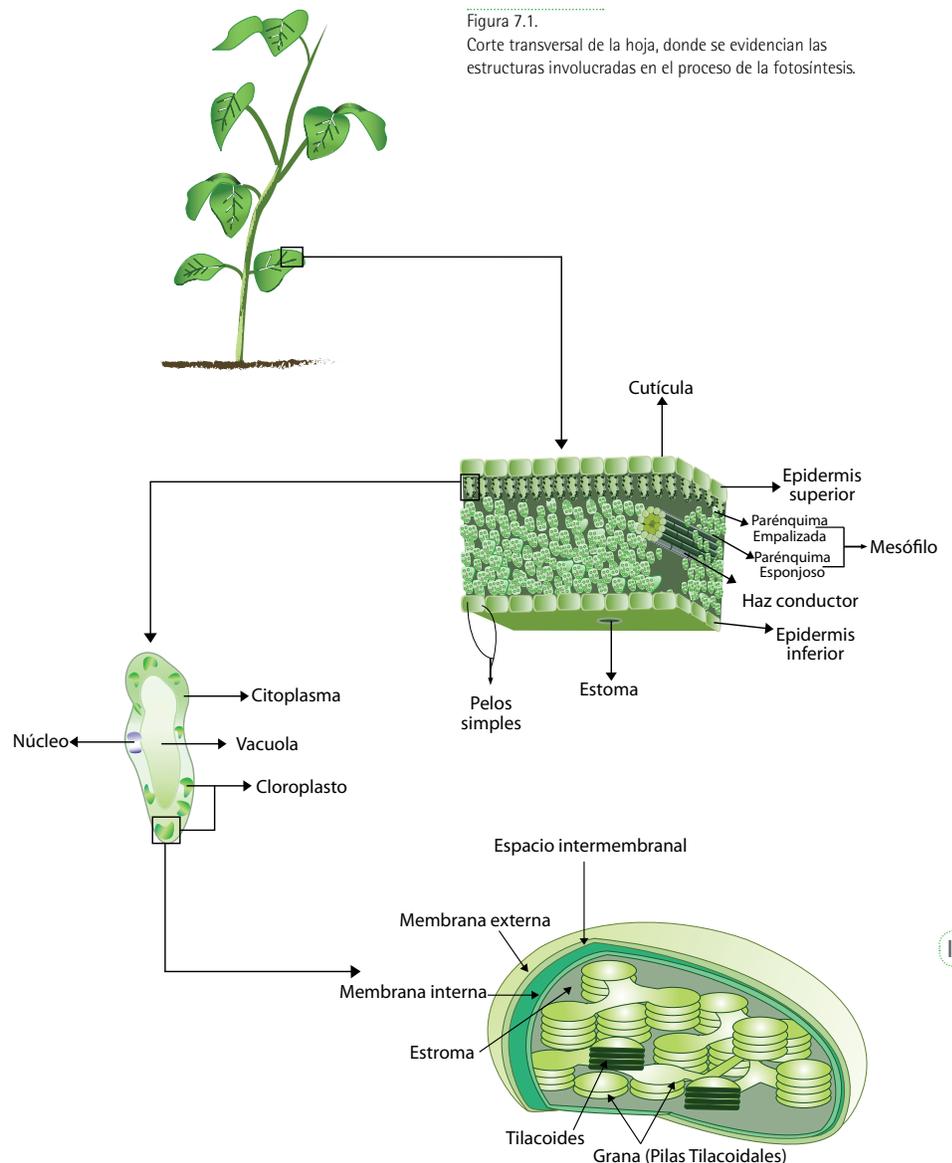
La fotosíntesis es un proceso metabólico de las plantas, algunos protistas y algunos procariotas (bacterias); es decir, es un proceso particular de organismos autótrofos mediante el cual se obtiene energía. Durante la fotosíntesis, los seres vivos poseedores de clorofila y otros pigmentos captan energía luminosa procedente del Sol y la transforman en energía química (ATP –adenosín trifosfato–) y en compuestos reductores (NADPH –dinucleótido de nicotinamida y adenina fosfato–), y con ellos transforman el agua y el CO_2 en compuestos orgánicos reducidos (glucosa y otros), liberando oxígeno. La fórmula química que representa la fotosíntesis es:



7.2. La fotosíntesis

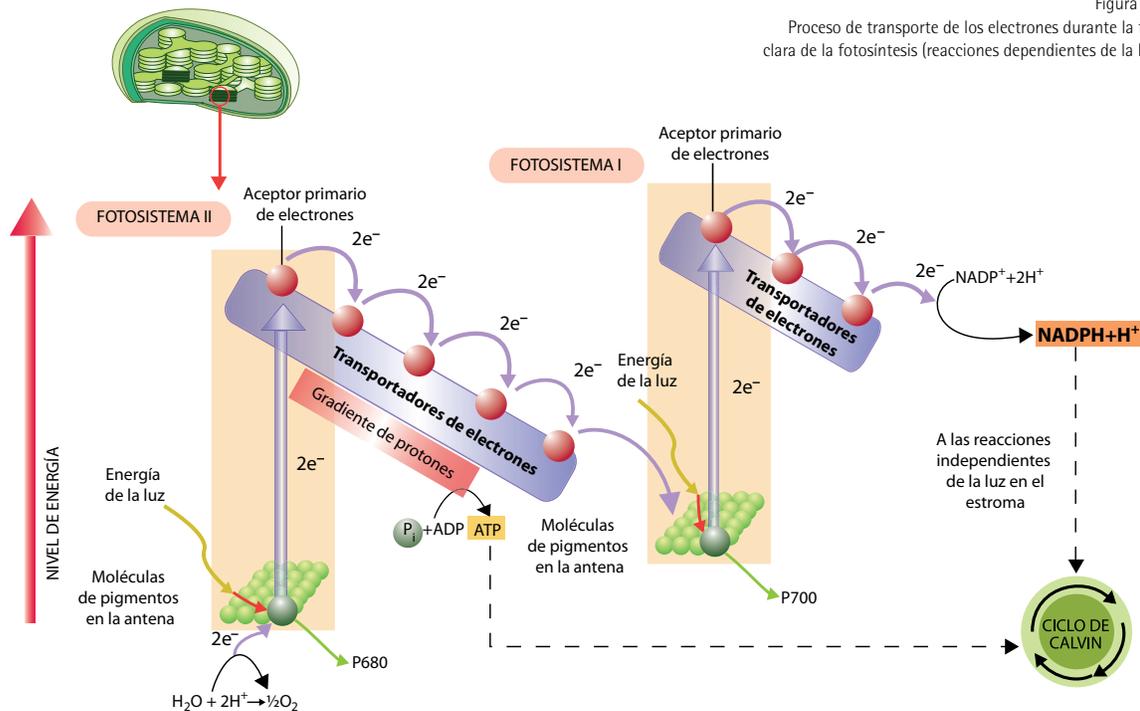
Dentro de la serie de procesos químicos autoorganizados que constituyen la vida, podemos distinguir a nivel celular dos procesos interdependientes entre sí. Por un lado, la producción de energía química en forma de ATP (catabolismo) y por otro, la producción de material celular a partir de una fuente de carbono (anabolismo o biosíntesis). En este sentido, cuando se habla del metabolismo de la glucosa, las reacciones anabólicas corresponden a la fotosíntesis y su degradación o catabolismo a la respiración celular.

Durante la fotosíntesis, la energía lumínica proveniente del Sol transforma el CO_2 y el agua en moléculas ricas en energía como la glucosa y el oxígeno. Es por esto último que se dice que en la fotosíntesis se transforma la energía lumínica en energía química. En este capítulo, en particular, se adoptará el modelo de fotosíntesis propuesto para las plantas terrestres, que tiene lugar en los cloroplastos –organelos que se encuentran en las células del mesófilo de la hoja (figura 7.1)–. La reacción que describe la fotosíntesis incluye dos grupos de reacciones las dependientes de la luz y las independientes de la luz, ambas se encuentran condensadas en la ecuación 7.1.



7.2.1. Reacciones dependientes de la luz

Al interior de los cloroplastos se encuentran los tilacoides, estructuras membranosas que tienen embebidos un sistema de transporte de electrones y varias moléculas de clorofila. Cuando la luz solar entra en contacto con la clorofila hace que cierto número de sus electrones ganen energía. Así, el proceso de excitación electrónica promueve que éstos sean transferidos a una cadena (sistema) transportadora de electrones (figura 7.2). En los cloroplastos y "bañando" a los tilacoides se encuentra un fluido denominado estroma, que presenta una baja concentración de iones de hidrógeno. Cuando los electrones pasan por la cadena transportadora, liberan su energía generando un gradiente de concentración de iones de hidrógeno entre el interior del tilacoide y el estroma. Este gradiente proporciona la energía necesaria para que ocurra la síntesis de ATP a través de un proceso denominado quimioósmosis. Así mismo, parte de la energía desprendida por los electrones es utilizada y capturada por la molécula de NADP^+ para producir un transportador de energía –el NADPH^+ – y llevar a cabo la fotólisis del agua en la cual se desprenden iones de hidrógeno y oxígeno.



7.2.2. Reacciones independientes de la luz

El ATP y la molécula de NADPH + H⁺ producidos durante la fase clara proporcionan la energía necesaria para que suceda la síntesis de la glucosa a partir del dióxido de carbono y el agua, lo que involucra un conjunto de reacciones llamadas "reacciones de fase oscura", o ciclo de Calvin-Benson, o ciclo de las plantas C₃ (figura 7.3). Las reacciones constan de tres pasos principales: 1) la fijación del CO₂ y el H₂O con la ribulosa bifosfato mediada por la enzima ribulosa fosfato carboxilasa (Rubisco), para formar 3-fosfoglicerato que es la sal del ácido fosfoglicérico. 2) En el segundo conjunto de reacciones este ácido se transforma en fosfogliceraldehído con la energía del ATP y NADPH + H⁺. Este aldehído es la base de la síntesis de moléculas orgánicas como la glucosa. 3) Por último, de las 12 moléculas de fosfogliceraldehído que se formaron en la segunda parte del ciclo, 10 son reutilizadas en la regeneración de la ribulosa bifosfato –que es una reacción endergónica– y 2 en la formación de 1 molécula de glucosa.

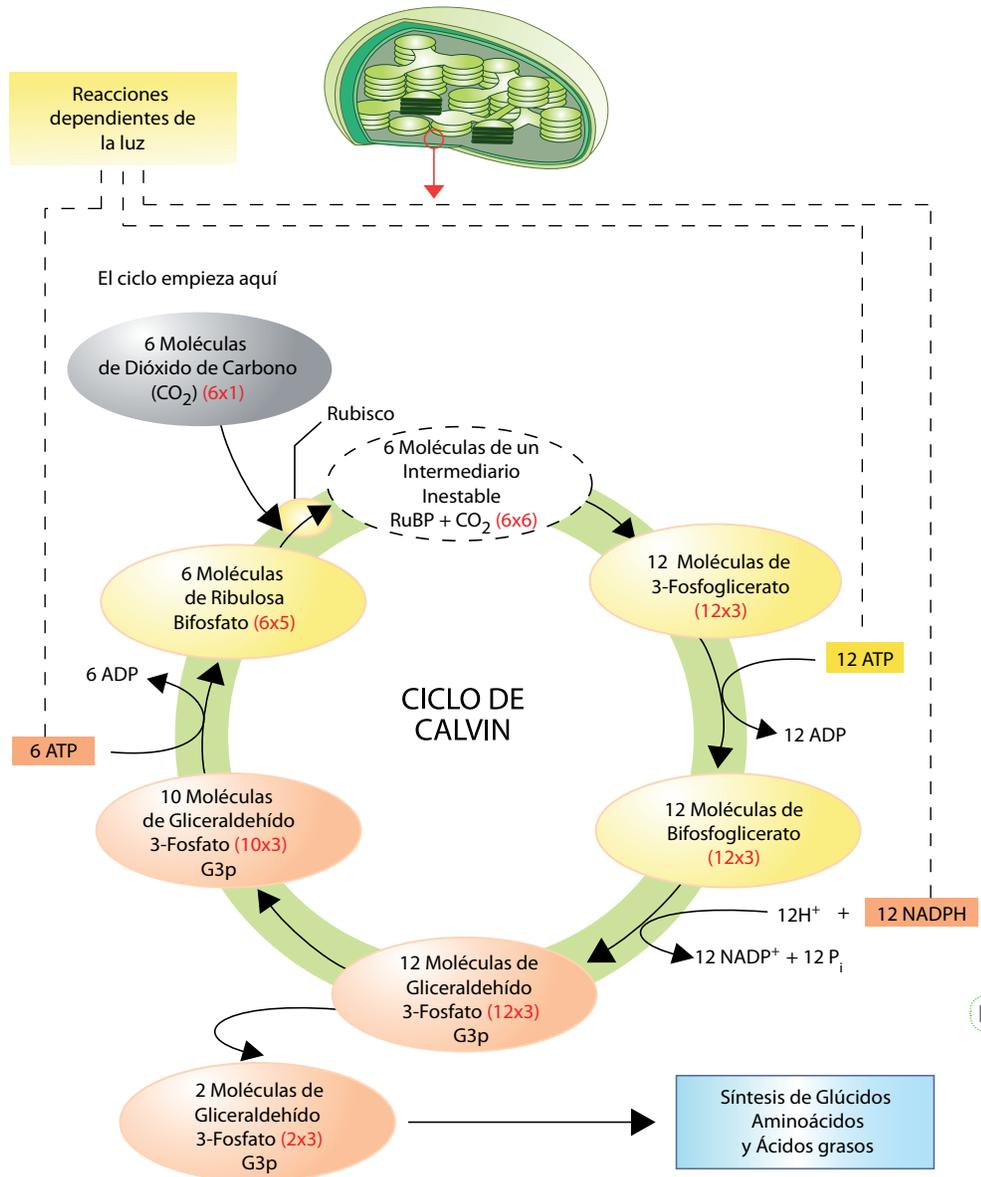
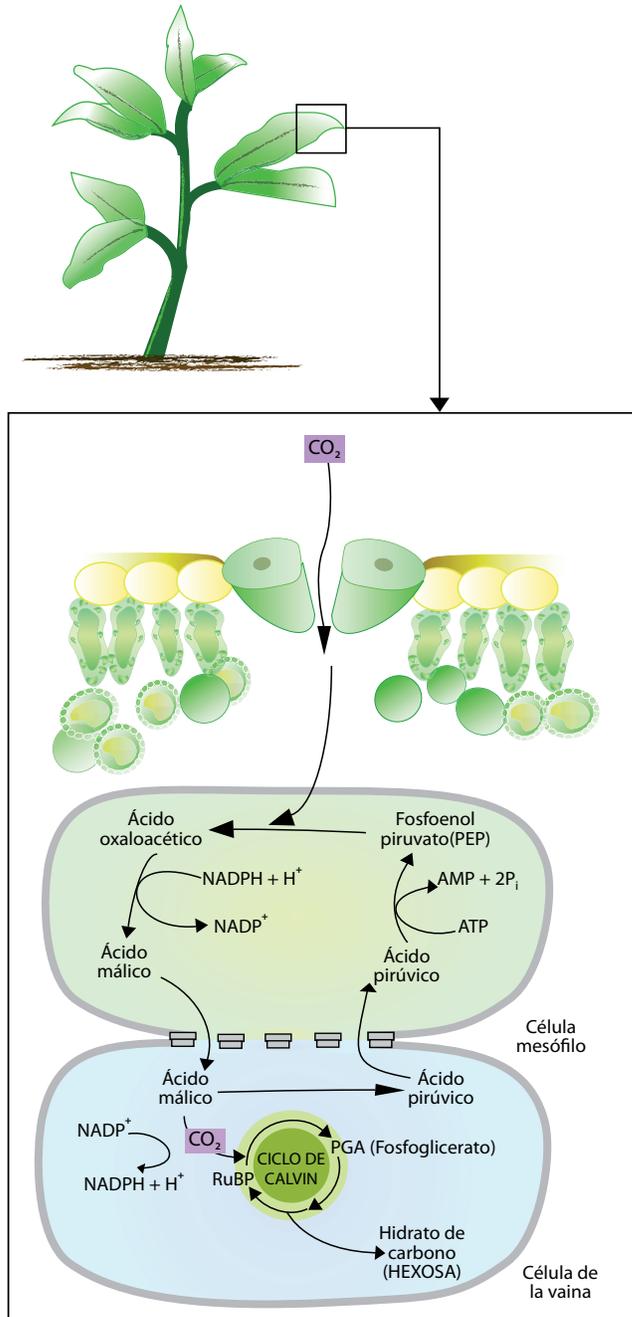


Figura 7.3.

Síntesis de la glucosa, ciclo de Calvin-Benson.

En todo el ciclo se conservan 36 átomos de carbono señalados en rojo.



7.3. La vía C4

La enzima ribulosa bifosfato carboxilasa (Rubisco) es poco selectiva en relación a los sustratos. Esto significa que no sólo puede acoplar en su sitio activo al CO_2 , sino que también puede aceptar al oxígeno como sustrato. En este último caso, estaría catalizando una reacción denominada foto-respiración (figura 7.4), la cual no conduce a la formación de ATP ni de glucosa porque no se llevarían a cabo las reacciones de fijación del carbono.

La foto-respiración sería un problema para aquellos organismos que viven en ambientes secos, donde la apertura de los estomas para la incorporación del CO_2 durante el día llevaría a una pérdida de agua. La selección natural ha favorecido una serie de estrategias tendientes a reducir este problema impuesto por el ambiente. En dichos hábitats, las plantas abren sus estomas durante la noche para facilitar la entrada de CO_2 , el cual posteriormente es acumulado en las células del mesófilo a manera de fosfoenolpiruvato (PEP). La liberación del CO_2 almacenado ocurre a través de una serie de reacciones químicas que involucran la formación del ácido oxaloacético. Este último se transporta hacia las células del haz de las hojas donde libera el CO_2 y éste se fija en el ciclo de Calvin-Benson.

Figura 7.4.

La vía C4 como estrategia para evitar la foto-respiración en ambientes secos.

7.4. Cuestionario

- 1) ¿Cuál es la importancia de que los espectros de absorción combinados de la clorofila a y b coincidan de manera aproximada con el espectro de acción de la fotosíntesis?
¿Por qué no coinciden exactamente?
- 2) ¿Cómo se produce el oxígeno durante la fotosíntesis?
- 3) En la fosforilación no cíclica, ¿cuál es la molécula que se fosforila?, ¿por qué se llama "fotofosforilación" al proceso de fosforilación?, ¿por qué se dice que es no cíclica?
- 4) ¿Cómo se producen y como se utilizan el ATP y NADPH + H⁺ en la fotosíntesis?
- 5) ¿De qué manera las vías C4 y CAM mejoran la fotosíntesis en ambientes cálidos y secos? Haga un cuadro comparativo entre las estrategias C3, C4 y CAM en términos ecológicos, fisiológicos y energéticos.

7.5. Bibliografía

7.5.1. Bibliografía general

AUDESIRK, T. & G. AUDESIRK. 2004. *Biología: la vida en la Tierra*. Madrid: Prentice Hall.
PURVES, W.K., D. SADAVA, G.H. ORIANS & H.C. SELLER. 2005. *Life: The Science of Biology*. Sunderland: Sinauer.

7.5.2. Lecturas complementarias

BAZZAZZ, F. Y E.D. FAJER. 1992. «PLANT LIFE IN A CO₂-RICH WORLD». *Scientific American*, enero.
GOVINDJEE, W.J. 1990. «How Plants Make Oxygen». *Scientific American*, febrero.

A decorative border of white line-art biological diagrams, including various cell structures and organelles, is positioned along the top and bottom edges of a red horizontal band.

Capítulo 8

Reproducción celular

Luis Ernesto Beltrán

Reproducción celular

Luis Ernesto Beltrán*

8.1. Introducción

Una de las características que definen a un ser vivo es su capacidad de reproducción, es decir, de formar una nueva generación a la cual se transfieren el material genético y los organelos celulares. En el caso de las células somáticas y los organismos unicelulares, con reproducción asexual, el ciclo de reproducción celular es el mismo ciclo de vida. En los organismos multicelulares y con reproducción sexual los procesos relacionados con la transmisión del material genético y citoplasmático son tan sólo una parte de su ciclo de vida.

En general, la reproducción celular involucra los procesos de duplicación del ADN, su empaquetamiento en una nueva célula y la división citoplasmática en la cual la mitad del contenido del citoplasma es pasado a los descendientes. Los procesos de reproducción celular difieren según el tipo de célula, esto es, si se trata de un organismo procariótico o eucariótico. Los organismos procarióticos tienen un único cromosoma circular que no se encuentra aislado del citoplasma, mientras que las células eucarióticas presentan una mayor cantidad de ADN, el cual se encuentra asociado a proteínas y aislado del citoplasma por una membrana nuclear.

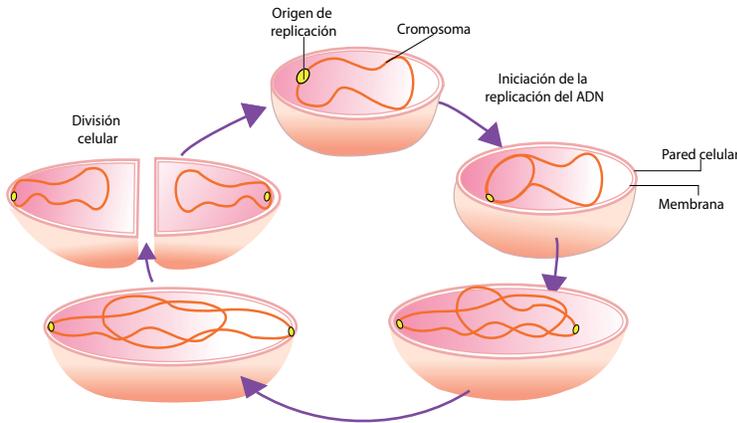


Figura 8.1.
Fisión binaria en bacterias.

8.2. El ciclo celular procarótico

El proceso de reproducción de las bacterias y las arqueas recibe el nombre de fisión binaria (figura 8.1). Éste fundamentalmente involucra la duplicación del único cromosoma circular que se encuentra unido a la membrana celular; la copia se ubica en el extremo opuesto de la célula y durante la citocinesis la célula se divide en dos, originando un organismo genéticamente idéntico o clon.

8.3. El ciclo celular eucariótico

Como se mencionó anteriormente, las células eucarióticas contienen más ADN y éste está asociado a proteínas formando los cromosomas. En los organismos diploides, cada cromosoma tiene una copia de sí mismo, la cual proviene de cada uno de los organismos parentales y se encuentran aislados del citoplasma por la membrana nuclear.

El ciclo celular eucariótico (figura 8.2) consta de 2 fases. Durante la interfase, la célula cumple los procesos de crecimiento (adquisición de nutrientes) y de replicación del ADN. Este último concluye con la formación de las cromátidas hermanas. La división celular, a su vez, incluye dos procesos: la división nuclear o mitosis y la citocinesis o división citoplasmática.

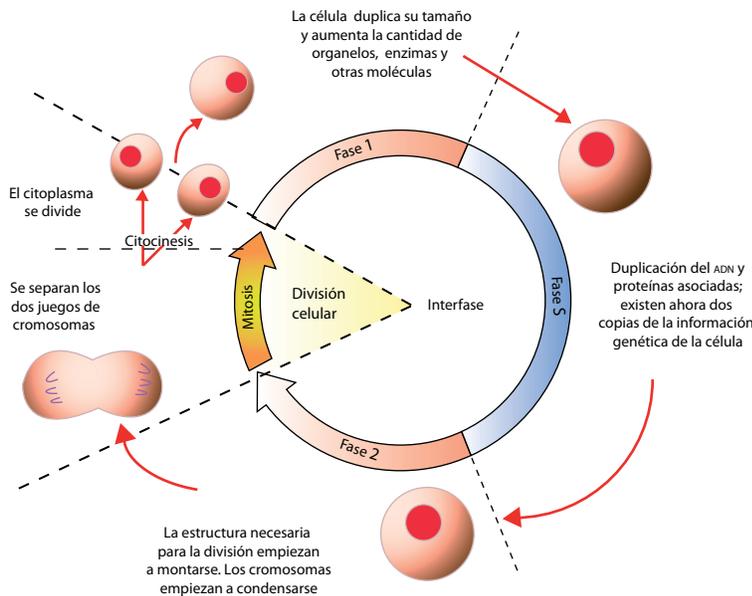


Figura 8.2.
Ciclo celular eucariótico.

8.3.1. La mitosis

El proceso de división nuclear consta de cuatro fases: profase, metafase, anafase y telofase (figura 8.3). En la anafase, las cromátidas hermanas, que se encuentran unidas por el centrómero y alineada en el centro de la célula, se separan y migran, ubicándose en el núcleo de cada célula hija. Es por esto que las células hijas reciben la misma información genética que la célula parental y son clones de esta última, siendo la base de la reproducción asexual.

8.3.2. La citocinesis

De manera simultánea al proceso de división nuclear ocurre la citocinesis o división citoplasmática, pero no es dependiente de la mitosis. Esto significa que puede presentarse la mitosis sin que haya división citoplasmática, lo cual es propio de las células musculares de los mamíferos. El producto final de la citocinesis es la división citoplasmática en dos partes iguales. El proceso puede diferir si se trata de una célula animal o una célula vegetal, pero cada uno de los descendientes recibirá uno de los núcleos hijos y la mitad del contenido citoplasmático de la célula parental (figura 8.3).

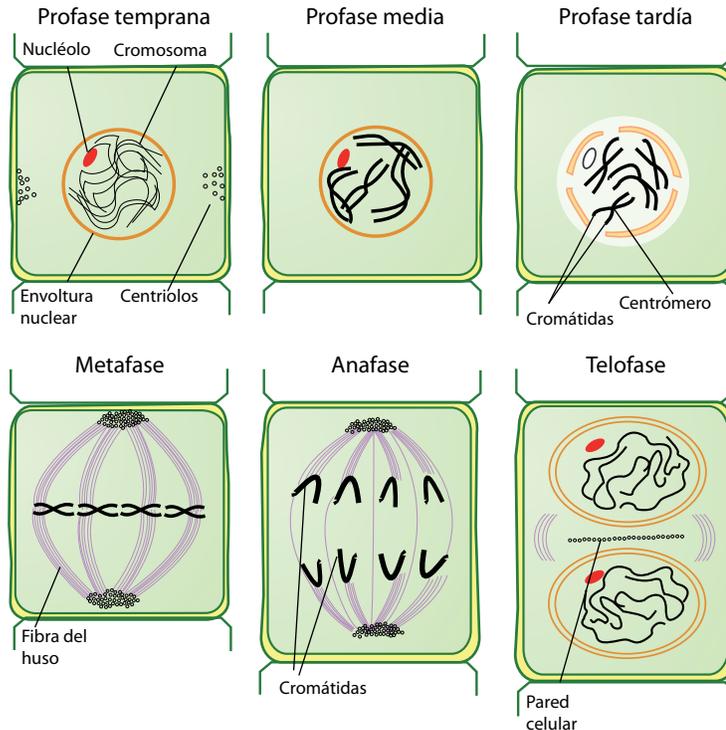


Figura 8.3.
Fases de la mitosis en una célula vegetal.

8.4. Cuestionario

- 1) Defina, diagrame y contraste cada uno de los procesos involucrados durante la reproducción celular de los organismos procariotas y eucariotas.
- 2) ¿Cómo se garantiza que cada célula hija reciba un conjunto completo de cromosomas después de la división nuclear?
- 3) Defina y ubique dentro de cada fase de la mitosis los siguientes términos: centrómero, cinetocoro, cromátide hermana, huso mitótico.
- 4) ¿Qué relación existe entre el cáncer y el ciclo celular? En este sentido, ¿cómo actúan la quimioterapia y la radioterapia?

8.5. Bibliografía

8.5.1. Bibliografía general

- AUDESIRK, T., & G. AUDESIRK. 1996. *Biología: la vida en la Tierra*. Madrid: Prentice Hall.
- PURVES, W.K., D. SADAVA, G.H. ORIANI & H.C. SELLER. 2005. *Life: The Science of Biology*. Sunderland: Sinauer.

8.5.2. Lecturas recomendadas

- McINTOSH, J.R. & K.L. McDONALD. 1989. «The Mitotic Spindle». *Scientific American*, octubre.
- MURRAY, A.W. & M.W. KIRSCHNER. 1991. «What Controls the Cell Cycle?». *Scientific American*, marzo.

The background of the slide is a dark purple band. It features a complex pattern of molecular structures, including interconnected hexagons and various chemical groups, rendered in lighter shades of purple and pink. The overall aesthetic is scientific and modern.

Capítulo 9

Estructura y replicación del ADN

Diego M. Valencia

Estructura y replicación del ADN

Diego M. Valencia*

9.1. Introducción

En todos los seres vivos, la molécula encargada de mantener la información genética y de transmitirla fielmente de una generación a otra es el ácido desoxirribonucleico o ADN. Por consiguiente, la composición y estructura de esta molécula permiten que se pueda codificar la información necesaria para determinar todo tipo de características en un ser vivo.

Para que pueda ser transmitido de generación en generación, el ADN debe replicarse antes de la división celular. En las células eucariotas, la replicación ocurre durante la fase S de la interfase, para que luego, en la división celular, cada una de las células hijas pueda recibir la información genética que le permita cumplir con sus funciones básicas.

9.2. La estructura del ADN

El ADN, al igual que los demás ácidos nucleicos, está compuesto de nucleótidos. Cada uno de los nucleótidos posee un grupo fosfato, un azúcar desoxirribosa y una base nitrogenada que puede ser una de cuatro posibles: adenina (A), timina (T), citosina (C) o guanina (G). La adenina y la guanina son purinas, ya que poseen dos anillos de carbono, mientras

* Biólogo. E-mail: diego.valencia@utadeo.edu.co

que la timina y la citosina son pirimidinas porque poseen un solo anillo.

Para entender cómo la molécula de ADN mantiene la información genética y cómo logra transmitirla de una generación a otra, los científicos necesitaban comprender su estructura molecular. Por ello, fueron indispensables los aportes del austriaco Erwin Chargaff y los británicos Rosalind Franklin y Maurice Wilkins, a comienzos de la década de los cincuenta.

Chargaff logró establecer en varios organismos que en el ADN la cantidad de adenina es la misma que la de timina y que la cantidad de guanina es igual a la de citosina. Franklin y Wilkins, por su parte, estudiaron el ADN por medio de la difracción de rayos x, lo que les permitió establecer que la molécula posee una forma helicoidal.

Con base en estos trabajos, en 1953 el norteamericano James Watson y el británico Francis Crick, de la Universidad de Cambridge, diseñaron un modelo que explicaba la estructura molecular del ADN, acorde con la información que se tenía hasta el momento.

Watson y Crick propusieron que el ADN es una molécula compuesta de dos cadenas de nucleótidos que efectivamente posee una forma helicoidal (figura 9.1). Los nucleótidos en cada cadena se encuentran unidos entre sí por enlaces covalentes entre el grupo fosfato de un nucleótido y la desoxirribosa del nucleótido siguiente. Cada una de las cadenas posee un extremo 5' –donde se encuentra un grupo fosfato unido al carbono 5' de una desoxirribosa– y un extremo 3' –donde se encuentra un grupo hidroxilo unido al carbono 3' de otra desoxirribosa–.

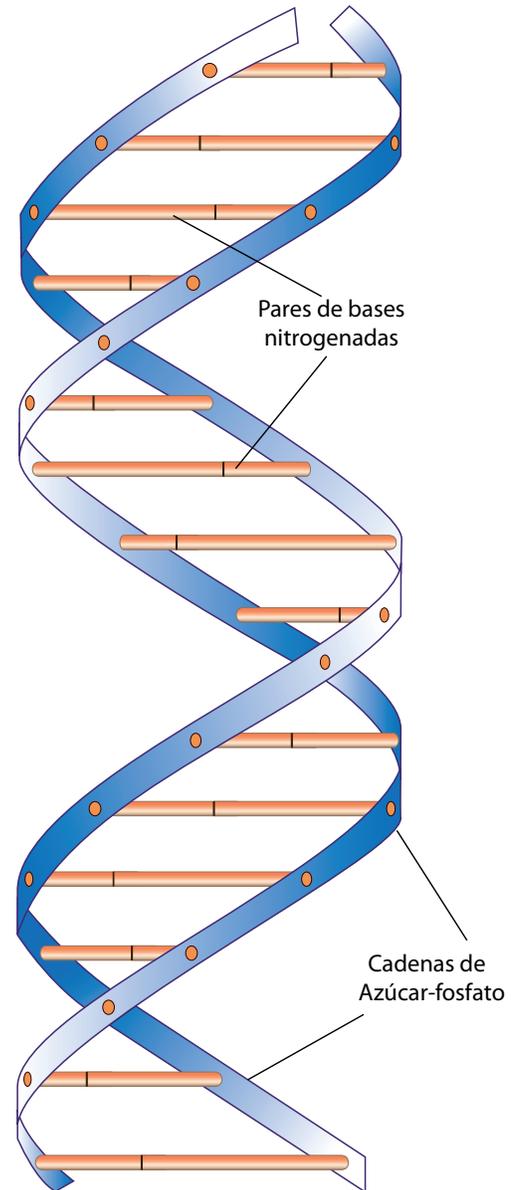
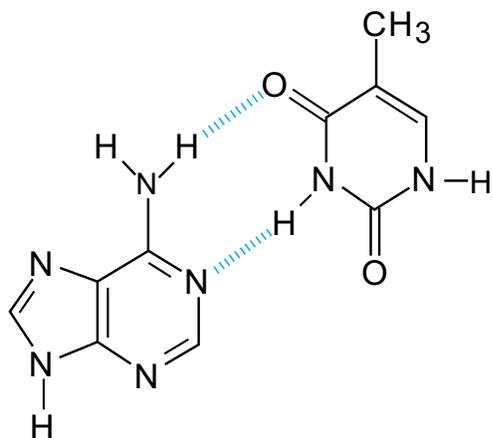
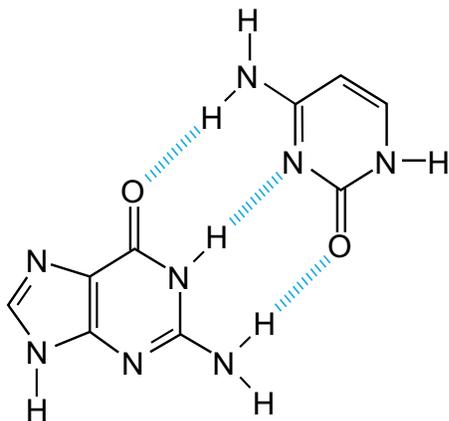


Figura 9.1.
Cadena doble helicoidal del ADN.



Par Adenina-Timina



Par Guanina-Citosina

Fig. 9.2.
Puentes de hidrógeno entre las bases complementarias de una molécula de ADN.

Debido a que las dos cadenas corren en sentidos contrarios –son antiparalelas–, el extremo 5' de una cadena va a estar siempre unido al extremo 3' de su compañera.

Las dos cadenas de nucleótidos permanecen unidas porque las bases nitrogenadas de una de ellas forman puentes de hidrógeno con las bases nitrogenadas de la otra. Esta unión es específica, ya que la adenina sólo se une con la timina mientras que la guanina solamente se une con la citosina. Esto quiere decir que los pares de bases son complementarios (figura 9.2), lo que explica los resultados de Chargaff en los que la cantidad de adenina es la misma que la de timina mientras que la de citosina es la misma que la de guanina.

9.3. La replicación del ADN

Todas las células de un organismo pluricelular, con excepción de las células sexuales, presentan la misma información genética, es decir, el mismo ADN. Esto ocurre porque durante su desarrollo y crecimiento el organismo multiplica el número de células que lo componen a través de millones de divisiones celulares sucesivas. En ellas, cada una de las células recibe una copia exacta de la información genética de la célula que le dió origen, gracias a que previamente a la división la célula madre replica de forma exacta su información genética.

La replicación es semiconservativa, lo cual quiere decir que cada una de las dos moléculas de ADN que se producen posee una cadena nueva y una de la molécula original. Esto se debe a que cada una de las

Figura 9.3.
Replicación
semiconservativa del ADN.

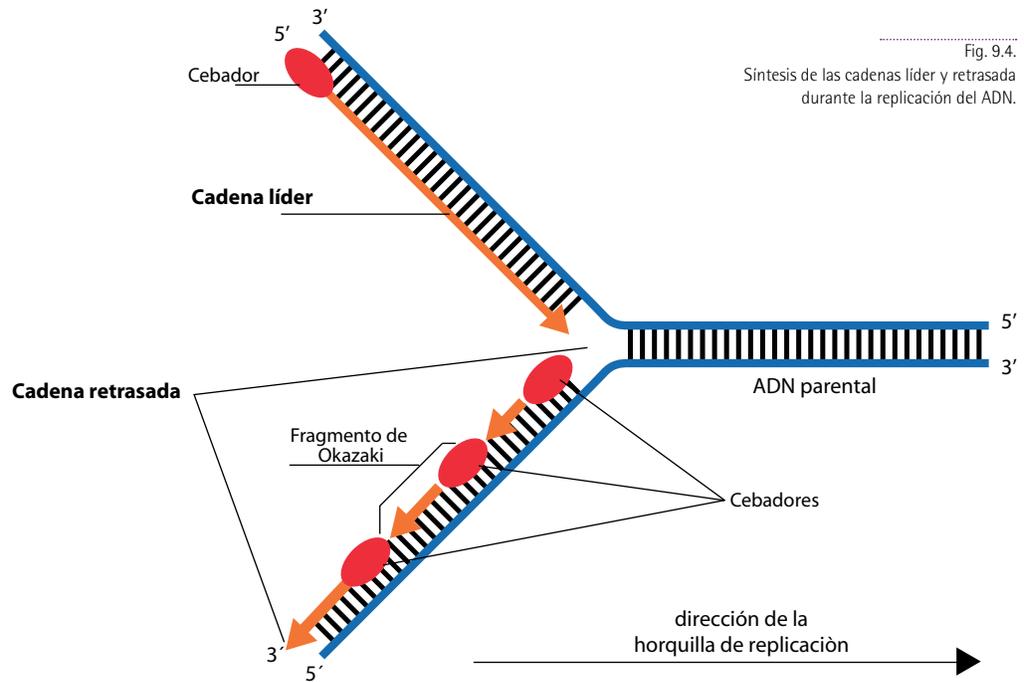
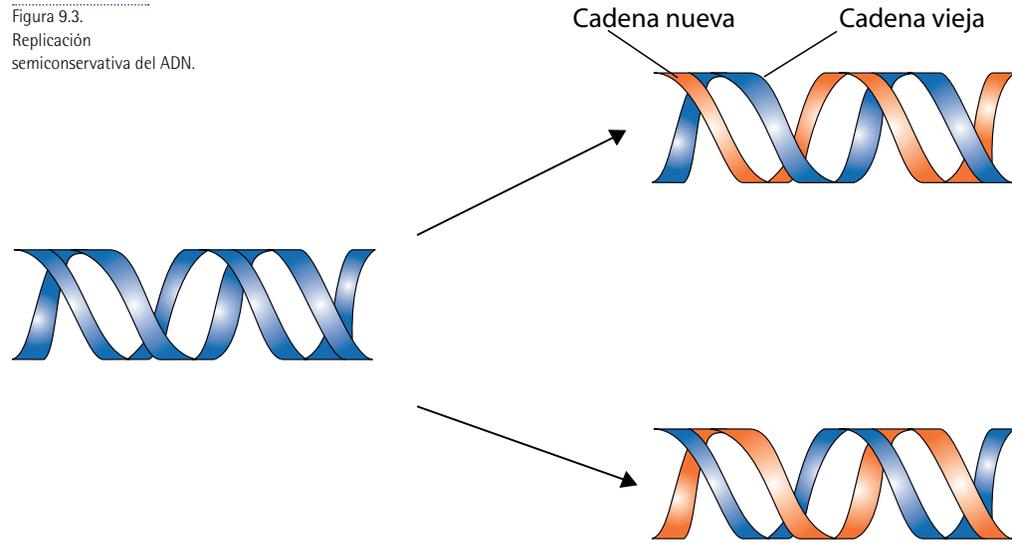


Fig. 9.4.
Síntesis de las cadenas líder y retrasada
durante la replicación del ADN.

cadenas de la molécula original actúa como molde para la síntesis de una nueva (figura 9.3).

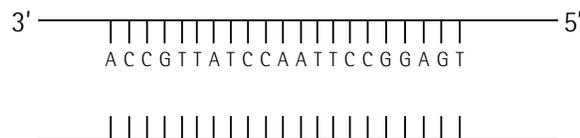
La replicación se lleva a cabo gracias a un complejo de replicación que se encuentra constituido por varias enzimas, cada una de ellas con una función específica durante el proceso. De estas enzimas sobresalen la ADN helicasa, que se encarga de la separación de las dos cadenas de nucleótidos, formando una horquilla de replicación; y la ADN polimerasa, que se encarga de la síntesis de las dos cadenas nuevas de ADN, con base en la información que posee cada una de las cadenas originales que actúan como moldes.

Para dar inicio al proceso de síntesis, la ADN polimerasa requiere de una pequeña secuencia de ARN llamada cebador o primer, que le indica dónde comenzar el proceso. El primer es sintetizado por otra enzima, la ARN primasa. Tan pronto el primer está listo, la ADN polimerasa empieza a agregar nucleótidos por el extremo 3' del primer y así continua hasta que la cadena esté completa. Los nucleótidos se van colocando por complementariedad de bases con la cadena molde y al final los primers son reemplazados por secuencias de ADN (figura 9.4).

Es importante tener en cuenta que las nuevas cadenas crecen en dirección $5' \rightarrow 3'$ por acción de la ADN polimerasa. Por esta razón, una cadena es sintetizada de manera continua por una polimerasa que se mueve en la misma dirección de la helicasa, mientras que la otra cadena es sintetizada de manera discontinua o por fragmentos (llamados fragmentos de Okazaki) por una polimerasa que se mueve en dirección contraria. La cadena que es sintetizada de forma continua se llama cadena líder, mientras que la que se sintetiza de manera discontinua se denomina cadena retrasada (figura 9.4). Los fragmentos de la cadena retrasada al final del proceso se unen por acción de otra enzima, la ADN ligasa.

9.4. Cuestionario

- 1) Fueron varios los trabajos que permitieron establecer que la información genética se encuentra contenida en el ADN. Nombre los aportes de Frederick Griffith, Oswald Avery, Alfred Hershey y Martha Chase y explique en qué consistieron los experimentos de estos descubrimientos.
- 2) Antes de que se demostrara que la replicación del ADN ocurre por un mecanismo semiconservativo, se habían planteado teóricamente dos modelos alternativos para explicar el proceso de replicación (el conservativo y el dispersivo). ¿Cuáles son las diferencias de estos dos modelos con respecto al de replicación semiconservativa? ¿En qué consistió el experimento de Matthew Meselson y Franklin Stahl con el que se logró establecer que la replicación del ADN es un proceso semiconservativo?
- 3) Para que una molécula pueda almacenar la información genética de los organismos, debe poseer una variabilidad lo suficientemente alta que permita codificar todas las características de un ser vivo. El ADN cumple con esta característica a pesar de estar constituido por sólo cuatro nucleótidos diferentes. Calcule el número de secuencias posibles de bases nitrogenadas para una cadena de ADN de tan sólo 20 nucleótidos.
- 4) Durante la replicación del ADN, la ADN polimerasa se encarga de agregar los nucleótidos al extremo 3' de la cadena que está sintetizando, proceso que implica el gasto de energía. ¿De dónde proviene la energía que utiliza la enzima para poder realizar su trabajo?
- 5) Si en una molécula de ADN la cantidad de timina más adenina corresponde al 38%, establezca el porcentaje correspondiente a cada uno de los diferentes nucleótidos. ¿Cuál sería el porcentaje de purinas y de pirimidinas en la molécula?
- 6) La siguiente es la secuencia de bases de una de las cadenas de una molécula de ADN. Complete la información que hace falta en la cadena complementaria:



- 7) La información genética contenida en el ADN puede sufrir daños durante y después de la replicación. Estos daños pueden afectar significativamente la estructura y el funcionamiento de las células de un organismo, e incluso poner en riesgo su vida. Las células logran responder a estos daños por medio de diferentes mecanismos de reparación. ¿Cuáles son las causas de los daños en el ADN y en qué consisten estos mecanismos de reparación celular?

- 8) La reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) es una técnica molecular basada en la replicación del ADN. En la actualidad, posee diversas aplicaciones no sólo en el campo de la biología, sino en la medicina y la antropología, entre otros. Por ejemplo, por medio de esta técnica se caracterizan segmentos específicos de ADN para establecer el grado de parentesco entre diferentes personas. Averigüe en qué consiste esta técnica y mencione otros casos donde se pueda aplicar.
- 9) Las mitocondrias, al igual que los cloroplastos, se caracterizan por poseer su propio ADN. Numerosas investigaciones han podido relacionar el ADN mitocondrial con un sinnúmero de enfermedades que son frecuentes durante la vejez. ¿En qué consiste la teoría mitocondrial del envejecimiento? ¿Qué evidencias hay a favor de esta teoría?
- 10) Los telómeros son secuencias repetitivas de ADN, ubicadas en los extremos de los cromosomas en organismos eucariotas. Estos segmentos no poseen una cadena complementaria debido a que no es posible su replicación, lo que genera que se vayan haciendo cada vez más cortos a través de cada división celular. ¿Por qué los telómeros no pueden replicarse y qué relación pueden tener en el desarrollo del cáncer?

9.5. Bibliografía

9.5.1. Bibliografía general

- CURTIS, H. & N.S. BARNES. 2002. *Invitación a la biología*. Madrid: Médica Panamericana.
- LODISH, H.F., A. BERK, P. MATSUDAIRA, C.A. KAISER, M. KRIEGER, M.P. SCOTT, L. ZIPURSKY & J. DARNELL. 2004. *Molecular Cell Biology*. New York: W.H. Freeman and Company.
- NELSON, D.L. & M.M. COX. 2005. *Lehninger, Principles of Biochemistry*. New York: W.H. Freeman and Company.
- SADAVA, D., H.C. HELLER, G.H. ORIANI, W.K. PURVES & D.M. HILLIS. 2008. *Life: The Science of Biology*. Sunderland (Ma.): Sinauer Associates; Gordonsville (Va.): W.H. Freeman and Company.

9.5.2. Lecturas complementarias

- MIRSKY, A. 1968. «The Discovery of DNA». *Scientific American*, 19, 6: 78-88.
- RADMAN, M. & R. WAGNER. 1988. «Fidelidad de la duplicación del ADN». *Investigación y Ciencia*, 145: 20-27.
- WALLACE, D.C. 1997. «Función normal y patológica del ADN mitocondrial». *Investigación y Ciencia*, 253: 12-20.
- WATSON, J.D. & F.H.C. CRICK. 1953. «Molecular Structure of Nucleic Acids». *Nature*, 4356: 737-738.

A decorative blue banner featuring a complex network of molecular and protein structures. The structures are rendered in various shades of blue and black, showing interconnected nodes and lines that represent chemical bonds and protein folds. The background is a solid medium blue.

Capítulo 10

Síntesis de proteínas

Diego M. Valencia

Síntesis de proteínas

Diego M. Valencia*

10.1. Introducción

El ADN es la molécula que contiene la información genética, por consiguiente es la encargada de determinar todo tipo de características en un ser vivo. Estas características se encuentran determinadas, en gran medida, por las proteínas que posee el organismo, puesto que son ellas la base estructural y funcional de las células. La producción o síntesis de las proteínas está regulada por el ADN, de manera tal que un gen con una secuencia específica de nucleótidos contendrá la información necesaria para producir una cadena polipeptídica específica que hará parte de una proteína en particular. Este proceso a partir del cual la información genética se expresa en la síntesis de proteínas se conoce con el nombre de expresión génica.

La expresión génica ocurre gracias a dos procesos: la transcripción y la traducción. La transcripción transfiere la información contenida en el ADN a diferentes moléculas de ácido ribonucleico o ARN. En la traducción, la información transferida al ARN (específicamente al ARN mensajero) genera la producción de cadenas polipeptídicas a través de los ribosomas.

El ARN es un ácido nucleico que se diferencia del ADN por las siguientes características: 1) posee sólo una cadena de nucleótidos en lugar de dos, 2) sus nucleótidos presentan

* Biólogo. E-mail: diego.valencia@utadeo.edu.co

una ribosa en vez de una desoxirribosa y 3) la cadena, en vez de nucleótidos de timina (T), presenta nucleótidos de uracilo (U).

10.2. La transcripción del ADN

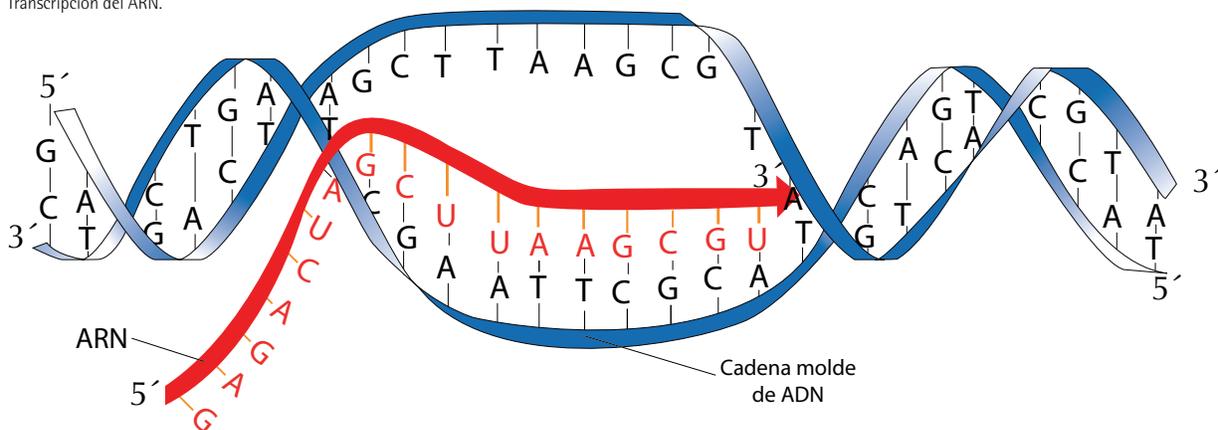
En la transcripción, gracias a la actividad de enzimas ARN polimerasas, son sintetizados tres tipos diferentes de ARN con base en la información del ADN: ARN mensajero (ARN_m), ARN ribosomal (ARN_r) y ARN de transferencia (ARN_t). Cada uno es producto de una ARN polimerasa diferente. El ARN_r es parte fundamental en la estructura y funcionamiento de los ribosomas, los ARN_t se encargan de llevar los aminoácidos a los ribosomas durante el proceso de traducción, y el ARN_m es el que lleva codificada la información del ADN, necesaria para la síntesis de las cadenas polipeptídicas.

Para que la transcripción pueda comenzar, la ARN polimerasa debe unirse al ADN en una secuencia específica del gen a transcribir, llamada promotor, que le indica dónde debe iniciar el proceso. Tan pronto se une la ARN polimerasa al promotor, la enzima separa las dos cadenas de ADN y empieza a sintetizar la cadena de ARN. La cadena de ARN crece en dirección 5' → 3' por apareamiento de bases complementarias, de acuerdo con la secuencia de nucleótidos de una sola de las cadenas de ADN (la cadena molde).

A medida que se va sintetizando el ARN, éste se va separando de la cadena molde, permitiendo que las dos cadenas de ADN se vayan uniendo de nuevo (figura 10.1). La transcripción finaliza cuando la ARN polimerasa llega a una secuencia específica de ADN que le indica dónde terminar el proceso, liberando así la cadena de ARN que se ha sintetizado.

Debido a que la cadena de ARN es complementaria a la cadena molde, su secuencia de bases será igual a la de la cadena de ADN que no se transcribió (con excepción de que tendrá uracilo en lugar de timina).

Figura 10.1.
Transcripción del ARN.



		Segunda base				
		U	C	A	G	
Primera base	U	UUU] Phe UUC]] UUA] Leu UUG]]	UCU]] UCC] Ser UCA]] UCG]]	UAU] Tyr UAC]] UAA] alto UAG] alto	UGU] Cys UGC]] UGA] alto UGG] Trp	U C A G
	C	CUU]] CUC] Leu CUA]] CUG]]	CCU]] CCC] Pro CCA]] CCG]]	CAU] His CAC]] CAA] Gln CAG]]	CGU]] CGC] Arg CGA]] CGG]]	U C A G
	A	AUU]] AUC] Ile AUA]] AUG] Met	ACU]] ACC] Thr ACA]] ACG]]	AAU] Asn AAC]] AAA] Lys AAG]]	AGU] Ser AGC]] AGA] Arg AGG]]	U C A G
	G	GUU]] GUC] Val GUA]] GUG]]	GCU]] GCC] Ala GCA]] GCG]]	GAU] Asp GAC]] GAA] Glu GAG]]	GGU]] GGC] Gly GGA]] GGG]]	U C A G

Fig. 10.2.
Código genético.

10.3. El código genético

El ARNm, producto del proceso de transcripción, posee la información del ADN que codifica la síntesis de proteínas. Por consiguiente, la secuencia de bases en el ARNm determina la secuencia de aminoácidos de la cadena polipeptídica que se debe sintetizar durante el proceso siguiente: la traducción.

Un codón es una secuencia de tres bases en el ARNm que codifica un aminoácido en particular. Por esta razón, la secuencia de codones que se encuentren en el ARNm determina la secuencia de aminoácidos a traducir. El código genético reúne todas las formas posibles de codones que puedan existir, es decir, todas las tripletas que se puedan formar a través de la combinación de las bases A, C, G y U, y las relaciona con su respectivo aminoácido (figura 10.2).

En el código genético, de las 64 secuencias diferentes de tres bases que pueden existir en los codones, 61 secuencias codifican un aminoácido determinado. Por ejemplo, el codón AUG codifica el aminoácido metionina. Este codón –llamado codón de iniciación– establece el sitio donde se debe iniciar la traducción en el ARNm. Los tres codones restantes –UAA, UAG y

UGA— no codifican para ningún aminoácido y son los codones de terminación (stop), ya que señalan el lugar donde debe finalizar la traducción.

Debido a que existen 61 codones para codificar 20 aminoácidos, un aminoácido puede ser codificado por más de un codón, pero nunca un codón puede codificar más de un aminoácido porque haría del código genético un código equívoco.

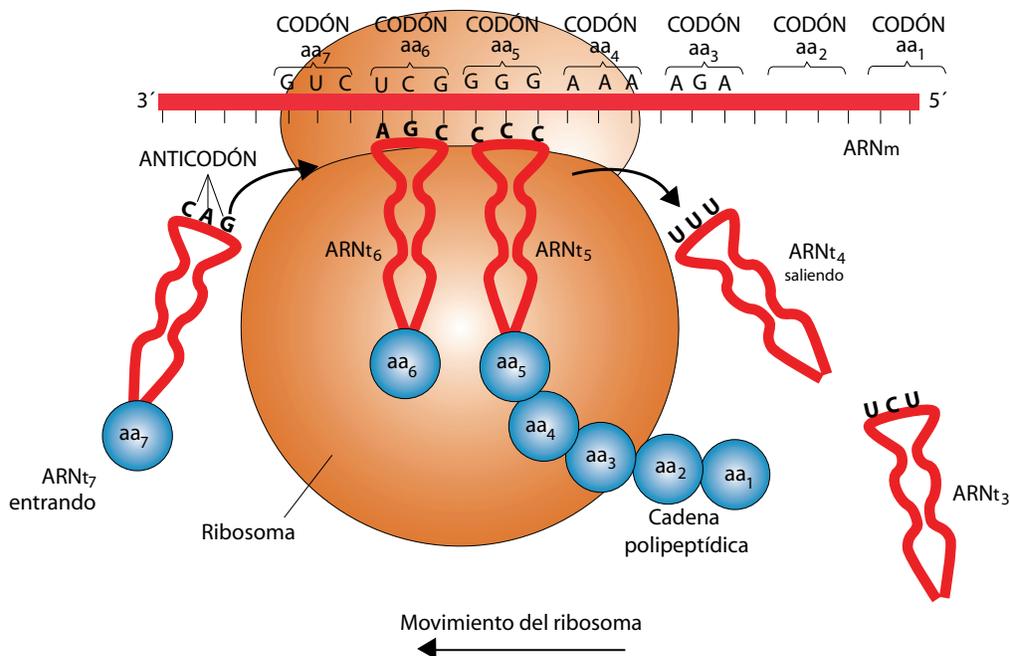
10.4. La traducción

La traducción ocurre en los ribosomas —que son las estructuras encargadas de catalizar la síntesis de proteínas—. Después de sintetizado el ARNm, éste se une a los

ribosomas llevando consigo la información de la cadena polipeptídica que se debe producir. Por medio de los ARNt, al ribosoma van llegando los diferentes aminoácidos que harán parte de la cadena polipeptídica. El orden de entrada y de unión de los aminoácidos a la cadena depende de la secuencia de codones que se encuentre en el ARNm.

Pero, ¿cómo hacen los diferentes codones del ARNm para determinar la secuencia de aminoácidos de la cadena polipeptídica? La respuesta está en los ARNt. Cada uno de los ARNt lleva —además de un aminoácido— un anticodón en la mitad de la molécula (Figura 10.3). El anticodón es una secuencia de tres bases que es complementaria a un codón en el ARNm. De esta forma se garan-

Fig. 10.3. Síntesis de una cadena polipeptídica en el proceso de traducción.



tiza que el ARN_t lleve el aminoácido correcto al ribosoma, para que se una a la cadena polipeptídica que se está sintetizando. Por ejemplo, en el código genético un codón AAA en el ARN_m establece que debe unirse un aminoácido lisina a la cadena polipeptídica, pero para que este aminoácido entre al ribosoma debe llegar con un ARN_t que posea un anticodón UUU, el cual es complementario al codón del ARN_m.

El ribosoma siempre comienza la traducción en el codón de iniciación AUG. Por tanto, el primer aminoácido de cualquier cadena polipeptídica a sintetizar es la metionina. A medida que el ribosoma se va moviendo sobre la cadena del ARN_m en dirección 5' → 3', los diferentes ARN_t van entrando al ribosoma para dejar los aminoácidos que indica la secuencia de codones del ARN_m (figura 10.3). Este proceso continúa hasta que el ribosoma llega a un codón de terminación, en el cual, en vez de un ARN_t, entra un factor proteico de liberación que genera la separación de las dos subunidades que conforman el ribosoma, el ARN_m y la cadena polipeptídica, dando así por terminado el proceso de traducción.

10.5. Las mutaciones

Las mutaciones son cambios en la información genética de una célula y pueden ocurrir tanto en células germinales como en células somáticas. Si ocurre en células germinales, los gametos heredarían la mutación y éstos a su vez, en el momento de la fecundación, la transmitirían al organismo en formación. Por el contrario, si la mutación ocurre en las células somáticas,

sólo puede ser transmitida a otras células por mitosis. Estos cambios en la información genética pueden afectar la síntesis de proteínas, lo que podría generar cambios funcionales y estructurales en las células.

Gran parte de las mutaciones son producto de la adición, sustracción o sustitución de una sola base en la secuencia de ADN, por lo que son llamadas mutaciones puntuales. Una sustitución puede tener, en general, uno de tres efectos diferentes:

- a) Cambiar un codón del ARN_m por otro que codifique el mismo aminoácido, lo que no produciría ningún cambio en la cadena polipeptídica (mutación silenciosa).
- b) Cambiar un codón por uno que codifique un aminoácido diferente, produciendo un cambio en la cadena polipeptídica (mutación de cambio de sentido).
- c) Cambiar un codón por uno de terminación, lo que produciría una cadena polipeptídica incompleta, ya que no se podrían traducir los codones más allá de la mutación (mutación sin sentido).

Una sustracción o adición de una base –mutación de cambio de pauta o de cambio de fase– genera una modificación en todos los codones del ARN_m más allá de la mutación durante la transcripción (por cambio del marco de lectura), lo que también produce un cambio en la secuencia de todos, o de la mayoría de aminoácidos durante la traducción desde el lugar donde ocurrió la mutación.

A pesar de que muy pocas mutaciones producen cambios benéficos en los organismos, son éstas las que producen la variabilidad genética sobre la cual la selección natural puede actuar. De ahí su importancia en el proceso evolutivo de todos los organismos.

10.6. Cuestionario

- 1) En todos los organismos, al igual que en muchos virus, en el proceso de expresión génica la información fluye del ADN al ARN durante la transcripción, y del ARN pasa a las proteínas durante la traducción. Sin embargo, existen varios virus, como el VIH, donde la información genética se encuentra contenida en una molécula de ARN, en vez de en una de ADN. ¿Qué variaciones se presentan en estos virus en el flujo de información genética para la síntesis de proteínas? ¿En qué consiste la transcripción inversa?
- 2) A diferencia de lo que ocurre en procariontes, en células eucariotas el ARNm producto de la transcripción es modificado antes de la traducción. ¿Qué son los intrones y los exones de un gen y qué relación tienen con la modificación que se le hace al ARNm en eucariotas?
- 3) Con base en la secuencia nucleotídica de ARNm que se presenta en la siguiente tabla, determine la secuencia de la cadena de ADN que le dio origen y la secuencia de aminoácidos producto del proceso de traducción.

ADN																			
ARNm	A	U	G	U	C	G	C	U	U	U	G	G	U	G	A	C	A	U	
Aminoácidos																			

- 4) ¿Cuántas moléculas de ARNt participan en el proceso de traducción de la molécula de ARNm del punto anterior? ¿Cuál es la secuencia nucleotídica del anticodón correspondiente a cada una de estas moléculas?
- 5) ¿Qué es un polisoma y por qué permite el incremento de la traducción durante la expresión génica?
- 6) La siguiente secuencia de ADN sufrió una mutación en la que una guanina fue reemplazada por una citosina en la octava posición:



- a) ¿Qué tipo de mutación se está presentando en este caso?
- b) ¿Qué efecto tiene sobre la secuencia de aminoácidos en la traducción?

- 7) Los ribosomas de todas las células poseen una subunidad grande y una subunidad pequeña, constituidas de diferentes tipos de ARNr y proteínas. ¿Cuáles son las diferencias en el ARNr que posee cada una de estas subunidades en células procariontas y eucariotas?
- 8) Se afirma que el código genético es casi universal, debido a que a pesar de que se puede aplicar a la mayoría de organismos, se conocen excepciones como en las mitocondrias y en algunos ciliados. Mencione algunas de las diferencias que se presentan en el código genético mitocondrial con respecto al código genético común.
- 9) ¿Qué tipos de modificaciones puede tener una cadena polipeptídica después de la traducción? ¿Qué funciones pueden tener estas modificaciones? ¿En qué lugar de la célula ocurren?
- 10) Muchos antibióticos actúan bloqueando la síntesis de proteínas de varios microorganismos, razón por la cual son usados como medicamentos para el tratamiento de muchas infecciones. ¿Cómo afectan estos antibióticos la síntesis proteica y por qué no funcionan para el tratamiento de enfermedades de origen viral?

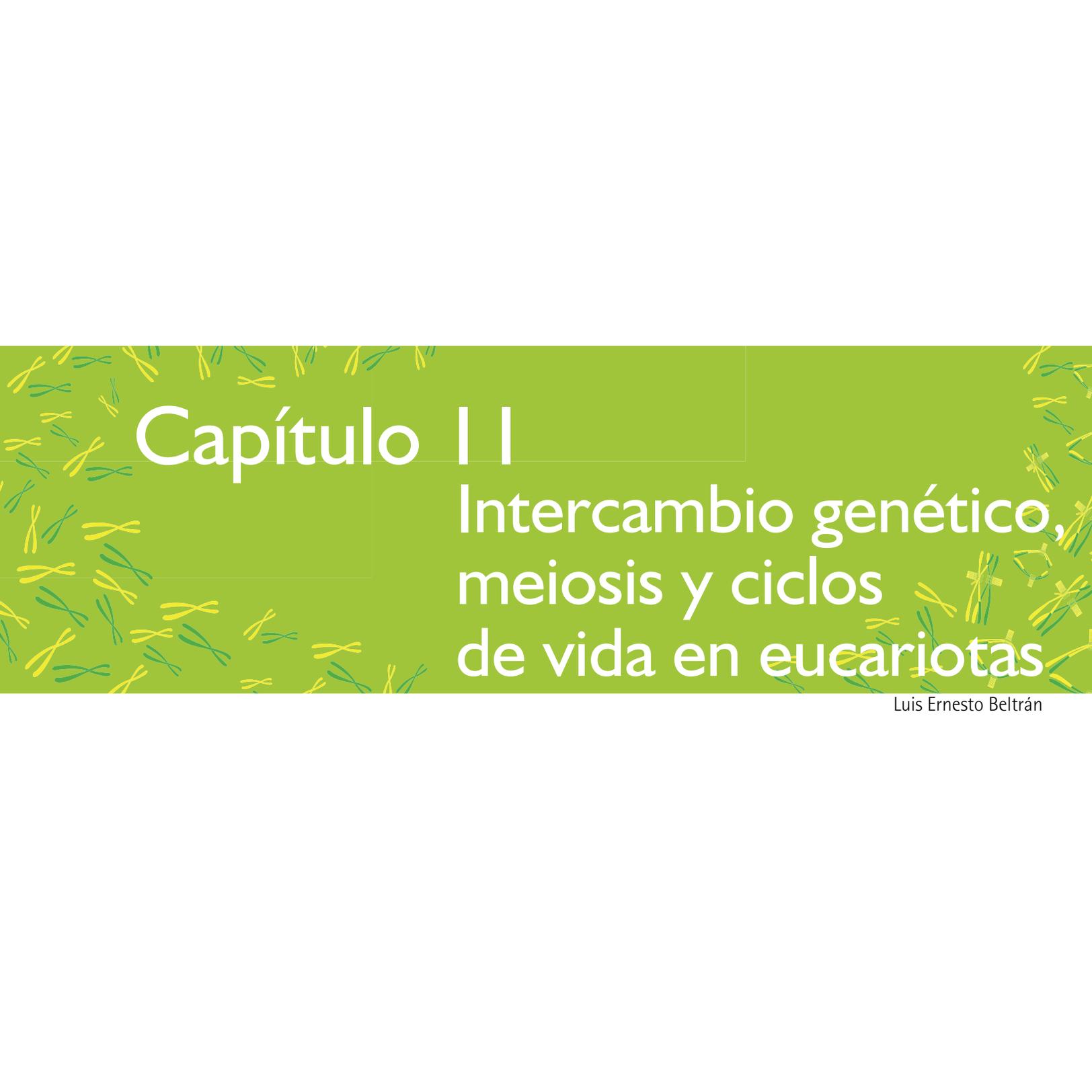
10.7. Bibliografía

10.7.1. Bibliografía general

- CURTIS, H. & N.S. BARNES. 2002. *Invitación a la biología*. Madrid: Médica Panamericana.
- LODISH, H.F., A. BERK, P. MATSUDAIRA, C.A. KAISER, M. KRIEGER, M.P. SCOTT, L. ZIPURSKY & J. DARNELL. 2004. *Molecular Cell Biology*. New York: W.H. Freeman and Company.
- NELSON, D.L. & M.M. COX. 2005. *Lehninger Principles of Biochemistry*. New York: W.H. Freeman and Company.
- SADAVA, D., H.C. HELLER, G.H. ORIAN, W.K. PURVES & D.M. HILLIS. 2008. *Life: The Science of Biology*. Sunderland (Ma.): Sinauer Associates; Gordonsville (Va.): W.H. Freeman and Company.

10.7.2. Lecturas recomendadas

- BACH, M. 1992. «Corte de intrones y empalme de exones». *Investigación y Ciencia*, 188: 60-67.
- CRICK, F.H.C., L. BARNETT, S. BRENNER & R.J. WATTS-TOBIN. 1961. «General Nature of the Genetic Code for Proteins». *Nature*, 192: 1227-1232.
- GIBBS, W.W. 2004. «El nacimiento de la epigenética». *Investigación y Ciencia*, 331: 16-23.
- LAKE, J.A. 1981. «The Ribosome». *Scientific American*, 245, 2: 84-97.
- RICH, A. & S.H. KIM. 1978. «The Three-dimensional Structure of Transfer RNA». *Scientific American*, 238, 1: 52-62.



Capítulo II

Intercambio genético, meiosis y ciclos de vida en eucariotas

Luis Ernesto Beltrán

Intercambio genético, meiosis y ciclos de vida en eucariotas

Luis Ernesto Beltrán*

1.1.1. Introducción

En los capítulos anteriores se ha evidenciado que la información genética está contenida en la molécula de ADN, que en los organismos eucariotas ésta se encuentra contenida en los cromosomas. En el capítulo 8 se demostró cómo la división celular es la base de la reproducción asexual y que la mitosis es un proceso relativamente simple y eficiente. Contrario a esto, la reproducción sexual implica la combinación del material genético para producir un nuevo descendiente.

Con lo anteriormente expuesto, es válido hacerse la siguiente pregunta: ¿Por qué si la reproducción asexual es tan eficiente y no requiere tanta energía, no todos los organismos se reproducen asexualmente? Los organismos originados a partir de reproducción asexual son genéticamente idénticos al parental. Esto constituye una ventaja adaptativa en aquellos ambientes poco fluctuantes en los cuales los individuos muestran poca variabilidad. Pero en los ambientes en constante cambio, se imponen nuevas presiones selectivas que, con esta limitación genética, haría que los parentales y/o los descendientes no puedan responder al cambio y por tanto serían susceptibles a la extinción.

* Biólogo, M.Sc. E-mail: luis.beltran@utadeo.edu.co

11.2. Variabilidad genética e intercambio genético

11.2.1. Efecto y transmisión de las mutaciones

Teniendo en cuenta los diferentes tipos de mutaciones y sus efectos, resulta importante tener claro que éstas son la fuente primaria de variabilidad y que muy probablemente si no se hubieran dado a lo largo de la historia evolutiva, la vida no hubiera cambiado desde que surgió.

Los efectos de las mutaciones dependen fundamentalmente del número y la clase de bases que se han cambiado, ya sea por procesos de inserción o delección. Así mismo, hay un efecto ambiguo entre las mutaciones y las interacciones con el medio. Este es el caso de las bacterias que exhiben resistencia a los antibióticos. En presencia de un antibiótico, las bacterias pueden producir enzimas que inhiben la acción del mismo, o alteran la acción de los ribosomas. Esto lleva a que ocurra un cambio en la forma como se distribuyen los recursos e incluso en su fisiología, en comparación a como lo hacen las cepas silvestres. Entonces, en presencia de antibióticos las mutaciones pueden ser benéficas y en ausencia de los mismos, deletéreas.

Supongamos que dos mutaciones diferentes y benéficas aparecen en dos individuos de la misma especie; éstas en conjunto pueden conferir cierta ventaja a quienes las llegaran a poseer en un ambiente determinado. En el contexto de la reproducción asexual, cada uno de los organismos tendría una sola mutación, pero si hubiera una combinación de genes entre los individuos es probable que los descendientes puedan adquirir ambas mutaciones. El intercambio genético es la base de la reproducción sexual. En los organismos que se reproducen sexualmente, la meiosis lleva a la formación de gametos haploides que se fusionan para producir una célula diploide o cigoto, la cual, a través de divisiones mitóticas, origina un organismo multicelular.

Se supone que las células eucariotas evolucionaron hace 1.500 millones de años y muy probablemente eran haploides. Muy posiblemente, en estas células evolucionaron una serie de estrategias que garantizaban el intercambio y la recombinación de la información genética. Esto es, la fusión de dos células haploides dió como resultado una diploide, que retrasó su proceso de división celular mitótica originando así la meiosis, que le transmite a cada uno de los descendientes una copia de cada cromosoma (uno de cada par de homólogos).

Los efectos de una mutación letal pueden ser mayores en el caso de un organismo haploide que en un organismo diploide. Esto último porque uno de los cromosomas puede contener la mutación deletérea y el homólogo no. Por tanto, la diploidia tiende a minimizar los efectos de las mutaciones negativas.

11.3. Meiosis y reproducción sexual

La reproducción sexual tiene tres características comunes para todos los organismos multicelulares eucariotas: 1) Los organismos con reproducción sexual tienen células diploides con pares de cromosomas homólogos en algún estadio de su ciclo de vida, 2) los cromosomas homólogos se separan durante la meiosis llevando a la producción de células haploides (gametos o esporas) y 3) los gametos haploides se unen para formar una célula diploide con una copia de cada cromosoma donado por cada parental. Esta fusión restablece la diploidía.

Dado que la meiosis muy posiblemente evolucionó a partir de la mitosis, muchas de las estructuras y de los pasos que suceden en meiosis son muy similares entre sí. La meiosis incluye dos divisiones nucleares denominadas meiosis I y II, como se aprecia en la figura 11.1.

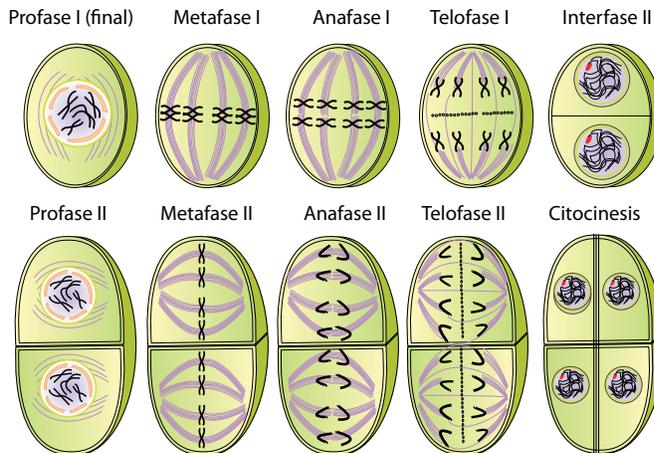


Figura 11.1.
Pasos generales de la meiosis.

Todos los cromosomas son replicados durante la interfase anterior a la meiosis I y se aparean por los quiasmas.

Durante la meiosis I, los cromosomas homólogos son separados y cada núcleo de las células hijas recibe un

homólogo de cada par de cromosomas. Las cromátidas hermanas no se separan durante esta fase y por consiguiente, al final, cada cromosoma consiste de dos cromátidas hermanas con un número haploide de cromosomas. Las cromátidas hermanas están unidas por el centrómero y no son cromosomas independientes. Los núcleos hijos son haploides. Los cromosomas no se replican nuevamente entre la meiosis I y II. Por eso la interfase II no se considera una fase de la meiosis.

En la meiosis II, las cromátidas hermanas se dividen en dos cromosomas hijos independientes. Entonces, la reducción de los cromosomas de diploide a haploide ocurre durante la meiosis I. La meiosis II es similar a la mitosis dado que el número de cromosomas permanece igual. Cada división nuclear está acompañada de una citocinesis. Al final de toda la meiosis se producen 4 células haploides.

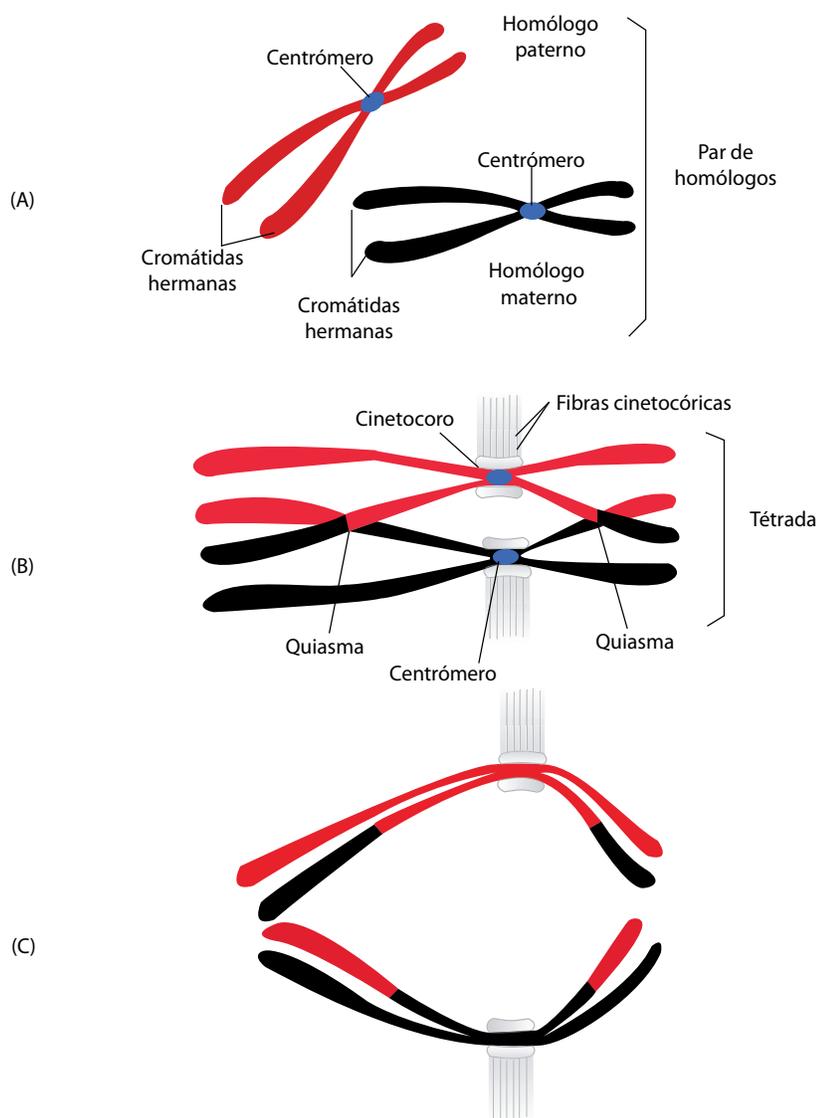


Figura 11.2.
Mecanismo de recombinación
(*crossing over*).

11.3.1. El mecanismo de la recombinación

En los organismos multicelulares, la meiosis ocurre únicamente en células especializadas localizadas en los órganos sexuales. La meiosis comienza con la replicación de los cromosomas. Dado que una de las funciones de la meiosis es la reducción del número de cromosomas de diploide a haploide, es posible pensar que la duplicación es un paso innecesario, simplemente éste es un remanente evolutivo del origen mitótico de la meiosis.

Al igual que en la mitosis, los cromosomas se replican durante la fase S ó interfase y cada cromosoma duplicado tendrá dos cromátidas.

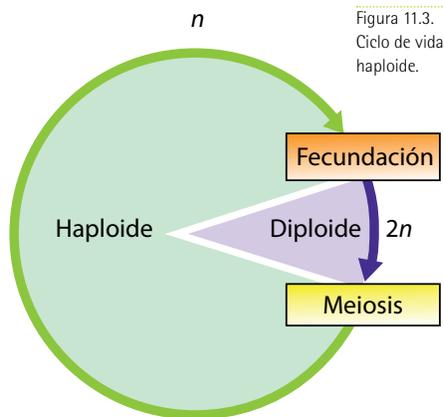
Durante la profase I, que sucede en el núcleo celular, los cromosomas homólogos se disponen a lado a lado y forman una sinapsis entre sí. Esta unión, mediada por proteínas, se da entre las cuatro cromátidas. Este complejo se denomina tétrada. Una vez se han fijado los cromosomas entre sí se forman cruces, en las cuales hay una reacomodación de las cromátidas dando como resultado que una cromátida materna se une a una cromátida paterna –entrecruzamiento, *crossing over*–, lo que produce nuevas combinaciones de genes, mayor variabilidad. Las estructuras que se forman se denominan quiasmas (figura 11.2).

11.4. Mitosis, meiosis y ciclos de vida eucariotas

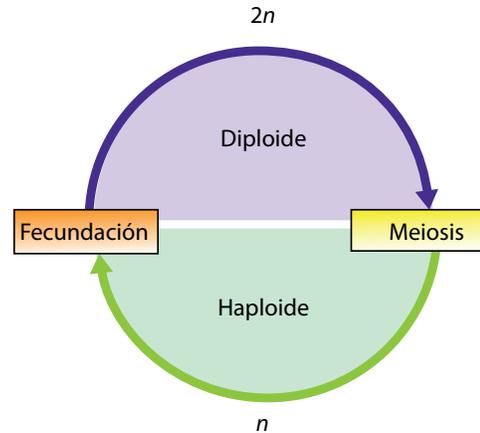
En casi todos los seres vivos los ciclos de vida de los organismos presentan el mismo patrón: dos células haploides (n) se fusionan durante la fertilización, hay intercambio genético formando una célula diploide ($2n$) con una nueva combinación de genes. Estas células haploides se originan a partir de células diploides por meiosis y por último hay procesos mitóticos en células haploides y/o diploides que resulta en el crecimiento de los cuerpos multicelulares o reproducción asexual.

Las diferencias entre los ciclos de vida se pueden dar a partir del momento en el que ocurre mitosis o meiosis, el intervalo entre meiosis y la fusión de las células haploides y la proporción del tiempo en fase haploide o diploide. Entonces, de acuerdo con la dominancia del estado haploide o diploide, los ciclos de vida pueden clasificarse en ciclos de vida haploide, diploide y alternancia de generaciones. El ciclo de vida haploide (figura 11.3) sucede en hongos, algas, y algunas plantas: por mitosis, se produce una población genéticamente idéntica de células haploides que bajo ciertas circunstancias ambientales, producen células sexuales, dos de estas células se fusionan y forman una célula diploide.

En la alternancia de generaciones (figura 11.4) hay una generación diploide que se alterna con una haploide. En muchas plantas hay formas multicelulares haploides y formas multicelulares diploides. En el modelo típico, un cuerpo diploide produce células haploides denominadas esporas, por medio de meiosis. Estas esporas se dividen por mitosis y producen un cuerpo multicelular haploide, constituyendo así la generación haploide. En cierto momento, este cuerpo produce gametos haploides que se fusionan para producir un cigoto diploide. El cigoto crece por mitosis en un cuerpo diploide formando la generación diploide.



(a) Protistas, hongos



(b) Plantas

11.5. Cuestionario

- 1) Explique detalladamente y de manera diagramática los procesos involucrados en la meiosis I y II. Con base en esto, establezca similitudes y diferencias con la mitosis.
- 2) Dé ejemplos de los diferentes tipos de ciclos de vida que pueden exhibir los organismos eucariotas.
- 3) A partir de sus conocimientos de la meiosis, ¿cómo puede ser explicado el síndrome de Down?
- 4) Relacione y analice detalladamente los procesos de gametogénesis en humanos con los procesos involucrados de la meiosis.

11.6. Bibliografía

11.6.1. Bibliografía general

- AUDERSIK, T. & G. AUDERSIK. 1997. *Biología. La vida en la Tierra*. México: Pearson.
- CURTIS, H. 2002. *Invitación a la biología*. Madrid: Médica panamericana.
- KARP, G. 1987. *Biología celular*. México: McGraw-Hill.
- PURVES, W. 2003. *Life: the Science of Biology*. Sinauer Associates, W.H. Freeman and Company.

11.6.2. Lecturas recomendadas

- STAHL, F. 1987. «Genetic Recombination». *Scientific American*, febrero.

Capítulo 12

Genética mendeliana

Luis Ernesto Beltrán

Genética mendeliana

Luis Ernesto Beltrán*

12.1. Introducción

En capítulos anteriores se ha evidenciado que el ADN es la molécula de la herencia y que se encuentra dispuesta a manera de genes, los cuales contienen la información necesaria para producir ARN y dirigir la síntesis de proteínas. Los organismos diploides presentan copias en número par de cada uno de sus cromosomas y cada uno de ellos es procedente de los organismos parentales. Las diferencias que se observan entre cada uno de los cromosomas homólogos lleva a la producción de proteínas que varían en sus características y por tanto los organismos exhibirían diferentes fenotipos.

La diversidad de fenotipos es el reflejo de las diferencias en las secuencias de nucleótidos de los genes de los cromosomas homólogos. Si dos *loci* en los cromosomas homólogos de un organismo tienen los mismos alelos, se dice que este organismo tiene genotipo homocigoto. Si los alelos entre cromosomas homólogos son diferentes, se dice que el organismo tiene un genotipo heterocigoto, para ese *locus* en particular. Los homocigotos pueden producir solamente un, tipo de gameto mientras que los heterocigotos producen dos tipos de gametos. La separación de los cromosomas homólogos durante la meiosis y el entrecruzamiento entre pares hace que se den diferencias en apariencia o fisiología en los descendientes.

* Biólogo, M.Sc. E-mail: luis.beltran@utadeo.edu.co

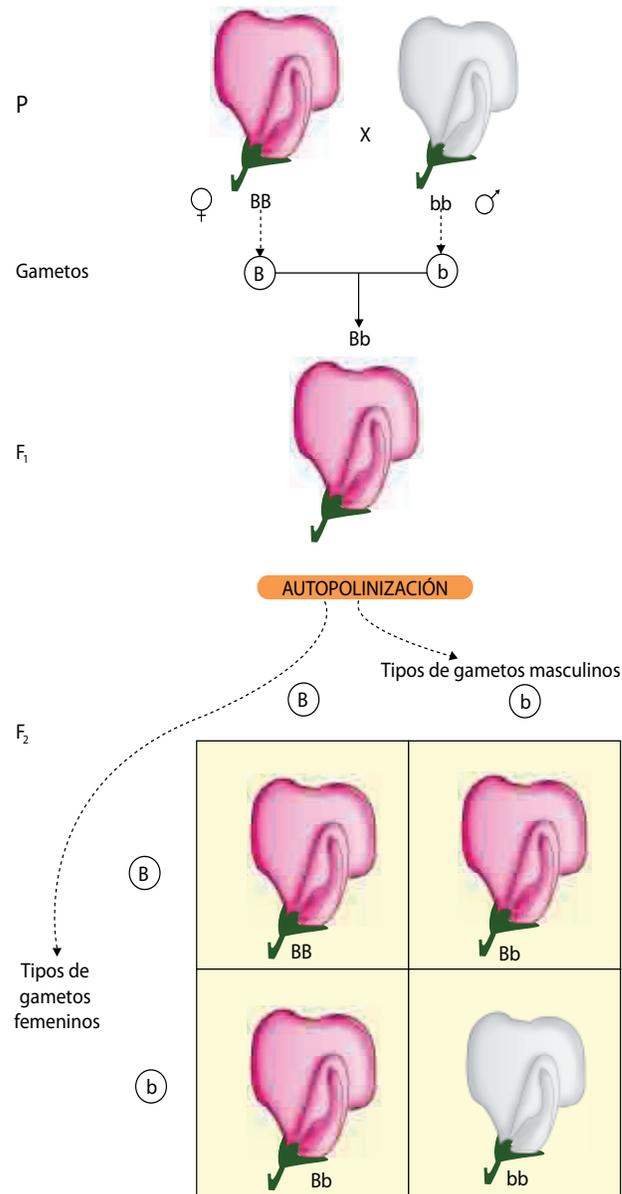


Figura 12.1.
Cruce monohíbrido.

Todo este conocimiento fue posible gracias a los aportes científicos que el monje austriaco Gregorio Mendel, en el siglo XIX, logró a través de sus experimentos con arvejas o guisantes. Los alcances de los experimentos de Mendel se deben a su rigor al escoger los sujetos experimentales, al diseño de los experimentos acorde a sus preguntas de investigación y a un análisis coherente y juicioso de la información colectada.

12.2. Herencia de caracteres únicos

Las flores de arveja presentan autofertilización, por tanto se pueden esperar individuos puros, los cuales son genéticamente idénticos a la planta original. Pero también en estas plantas se pueden dar casos de fertilización cruzada, es decir, se pueden producir individuos a partir de gametos provenientes de plantas con fenotipos diferentes. Mendel escogió plantas con diferente fenotipo que provenían de líneas puras, las cuales variaban en una característica, y realizó procesos de fertilización cruzada entre ellas. Este tipo de cruces se denominan cruces monohíbridos.

Cuando Mendel cruzó plantas de flores púrpuras con plantas de flores blancas, obtuvo una generación filial uno (F_1) que exhibía un fenotipo púrpura en su totalidad. Cuando a estos organismos F_1 se les permitió el proceso de autofertilización, Mendel obtuvo un 75% de individuos con fenotipo púrpura y un 25% con fenotipo blanco, y éstos constituyen la generación filial 2 (F_2). Mendel produjo una F_3 en la cual las flores blancas producían descendencia blanca, es decir, una línea pura. 1/3 de las plantas púrpuras eran de línea pura y los 2/3 res-

tantes eran híbridos y producían descendencia tanto blanca como púrpura, en una proporción 3 a 1. Entonces, la autofertilización de F2 lleva a la producción de 25% de plantas púrpura, 25% plantas blancas puras y 50% de híbridos (figura 12.1).

Relacione estos resultados de Mendel con sus conocimientos de la meiosis y con los conceptos de gen y cromosoma homólogo.

12.3. Herencia de características múltiples: distribución independiente

Estableciendo el mecanismo de la herencia de una característica, Mendel empezó a realizar experimentos más complejos. Hizo cruces dihíbridos, es decir, cruzó plantas que diferían en dos características, por ejemplo, textura de la semilla y color de la misma.

Al cruzar una planta homocigota de semillas amarillas y lisas con una planta homocigota de semillas rugosas y verdes, observó que todos los descendientes de la generación F1 eran de semillas verdes y lisos, es decir, el verde y el liso fueron los caracteres dominantes. Por tanto, todas las plantas son genotípicamente dobles heterocigotos. Al permitir la autofertilización en estas plantas (F2) se determinó que las proporciones de los 16 posibles fenotipos son 9:3:3:1 (figura 12.2).

Relacione detalladamente los resultados de Mendel con sus conocimientos de la meiosis y con los conceptos de genes ligados.

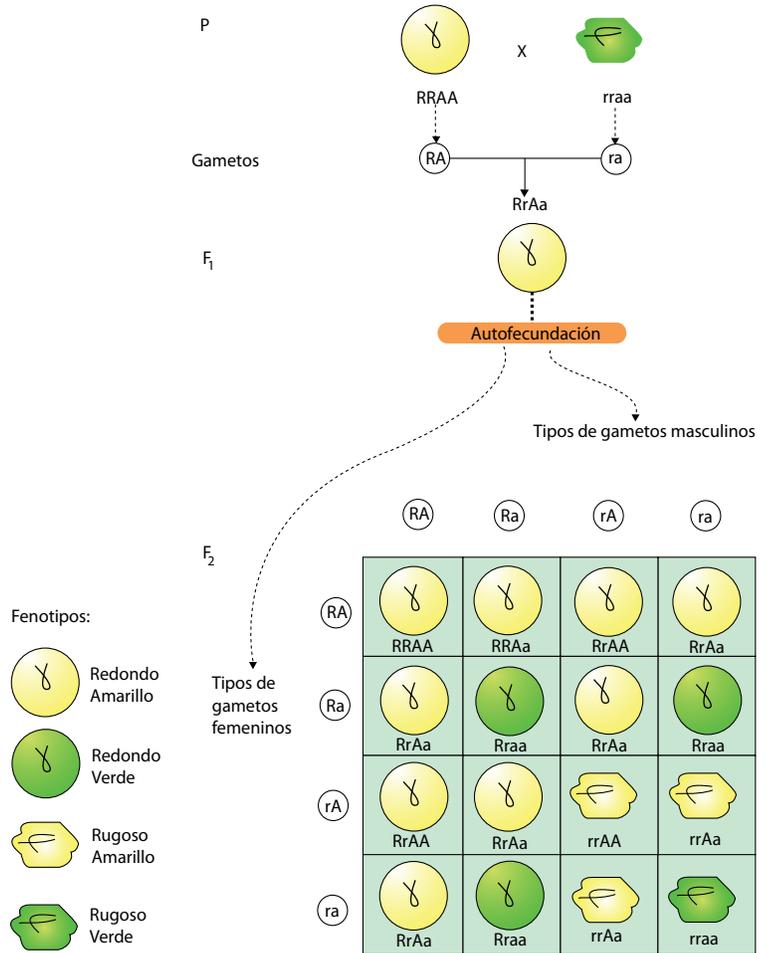
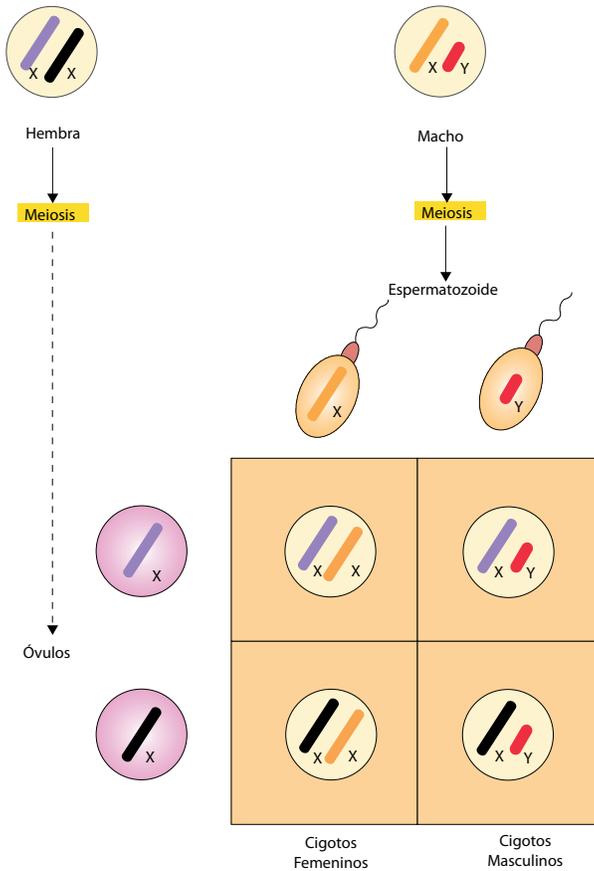


Figura 12.2. Herencia de características múltiples: cruce dihíbrido.

Figura 12.3.
Herencia ligada
al sexo.



12.4. Patrones de herencia de genes ubicados en el mismo cromosoma

El hecho de que varios genes estén contenidos en un solo cromosoma tiene importantes efectos sobre la herencia. Si los cromosomas se distribuyen de manera independiente en la meiosis, es de esperarse que los genes ubicados en éstos lo hagan de igual manera: independiente. Se dice entonces que los genes presentes en el mis-

mo cromosoma se encuentran ligados, pues no se distribuyen de manera independiente y tienden a heredarse juntos. En este caso, la distribución de los fenotipos de la F₂ no se van a presentar en la proporción 9:3:3:1, como predeciría la ley de la segregación independiente.

12.5. Herencia ligada al sexo y genes ligados al sexo

En los mamíferos y en muchos insectos, los machos difieren tanto en apariencia como en composición genética en sus cromosomas sexuales. En la mayoría de las especies, las hembras tienen dos pares de cromosomas sexuales idénticos: los cromosomas X, y los machos tienen un solo cromosoma X y un cromosoma Y. Entre el cromosoma X y Y se están compartiendo solamente algunos genes, es decir, son parcialmente homólogos. Éstos se aparean durante la profase I de la meiosis y se separan durante la anafase I. Los otros cromosomas –que son homólogos y que son de apariencia idéntica tanto en machos como en hembras– reciben el nombre de cromosomas autosomales. El número de cromosomas varía pero siempre hay un par de cromosomas sexuales. Los seres humanos tenemos 23 pares de cromosomas, de los cuales 22 son autosomas y sólo un par es sexual.

Para las especies en las que el macho tiene genotipo XY y las hembras XX, el sexo de una descendencia se determina mediante el cromosoma sexual del espermatozoide que fecunda al óvulo (figura 12.3). Durante la formación de los espermatozoides, los

cromosomas sexuales se segregan y el espermatozoide recibe el cromosoma X o el Y. En la formación de los óvulos también se segregan los cromosomas X, pero dado que éste es repetido, entonces el óvulo siempre va a tener el cromosoma X. Un descendiente va a ser macho siempre y cuando el óvulo sea fecundado por un espermatozoide con cromosoma Y, o va a ser hembra cuando el espermatozoide porta el cromosoma X.

Los genes que se encuentran en el cromosoma sexual, pero no en otro, reciben el nombre de genes ligados al sexo. En este caso pueden haber genes que se encuentran en el cromosoma X que no se encuentran en el Y y viceversa. En la mayoría de las especies, el cromosoma Y contiene menos genes que el cromosoma X Y están relacionados con las características masculinas. En este mismo sentido, el cromosoma X puede contener genes para la ceguera al color o para la coagulación de la sangre o relacionados con la contracción muscular, pero estos genes no se encuentran en el cromosoma Y. Las hembras pueden ser homocigotas o heterocigotas para las características en los genes que se encuentran en los cromosomas X, pero los machos, en su mayoría, expresan totalmente todos los alelos que contienen en su cromosoma X.

12.6. Variaciones al tema mendeliano

Hasta el momento se ha hablado de un gen que codifica para una sola característica y que sólo hay dos alelos por cada gen. Además, que hay un alelo recesivo y otro dominante. Mendel observó que los heterocigotos y los homocigotos dominantes tenían el mismo fenotipo. Al cruzar plantas con flores de color rojo –RR– con plantas de flores blancas –R'R'– no se produjeron híbridos de color rojo. Sin embargo, los F1 tuvieron color rosa. Cuando el heterocigoto es un intermedio de los dos homocigotos se denomina dominancia incompleta (figura 12.4) y no se debe a un cambio en la constitu-

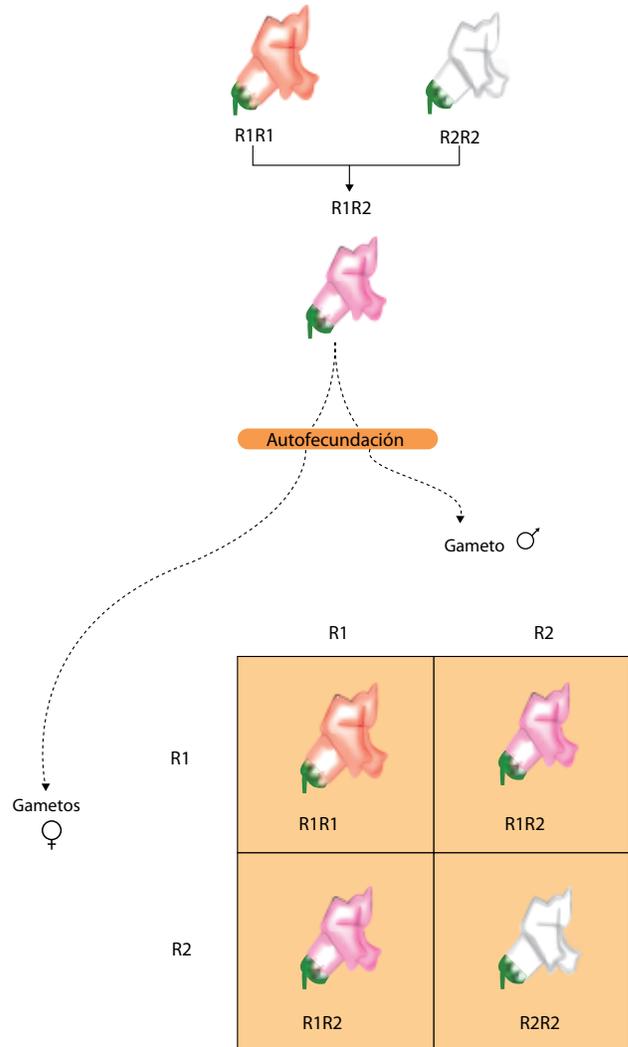


Figura 12.4. Dominancia incompleta.

ción genética de los alelos. La generación F2 muestra que los alelos para el color no han cambiado, los individuos rojos y blancos son de la misma intensidad que los parentales (P).

Un organismo diploide puede tener máximo dos alelos diferentes para un gen determinado. No obstante, los alelos se originan por mutación y los alelos de organismos diferentes pueden tener mutaciones diferentes y producir un nuevo alelo. Si se analizaran los genes dentro de una población, se vería que para el mismo gen hay diferentes alelos.

Los tipos de sangre A, B, O de los seres humanos constituyen un sistema conocido como de alelos múltiples. Los tipos sanguíneos A, B, AB u O son el resultado de tres diferentes alelos de un solo gen (generalmente designado como I^A , I^B e i). Este gen dirige la síntesis de glucoproteínas, que son los marcadores de identificación que sobresalen en la superficie de los eritrocitos. Los alelos I^A e I^B dirigen la síntesis de las glucoproteínas A y B, respectivamente, mientras que el alelo i no produce glucoproteínas. Los seres humanos pueden tener uno de los siguientes genotipos: $I^A I^A$, $I^B I^B$, $I^A I^B$, $I^A i$, $I^B i$ e $i i$. Los alelos I^A e I^B son dominantes frente a i . Por tanto, individuos $I^A I^A$ e $I^A i$ tienen glucoproteínas tipo A. Lo mismo sucede con los alelos que producen tipo B. Los individuos homocigotos recesivos ii carecen de estas glucoproteínas y tienen sangre tipo O. Sin embargo, los alelos I^A , I^B son codominantes uno con el otro, ambos son detectables en el heterocigoto. Tienen eritrocitos con glucoproteínas A como B y tienen el tipo de sangre AB. Estas glucoproteínas pueden reaccionar con anticuerpos en el plasma sanguíneo. Si un paciente con sangre A recibe una donación de un paciente con sangre B, los anticuerpos antiA en el suero del paciente hacen que la sangre tipo A se aglutine.

12.7. Herencia poligénica

Los rasgos que se observan en los diferentes organismos de la naturaleza no son solamente el resultado de un gen, sino que su expresión es influida por varios genes y la acción del medioambiente. Para muchas características como el color de la piel hay más de dos o tres fenotipos. Puede haber una variación continua en la que no se pueden distinguir rasgos en categorías fácilmente distinguibles. En este caso, pueden haber uno o varios genes que contribuyen de manera equivalente a la característica (por ejemplo, cantidades casi iguales de pigmento de la piel), situación que recibe el nombre de herencia poligénica.

12.8. Cuestionario

- 1) Un varón de ojos azules cuyos dos padres tuvieron los ojos castaños se casa con una mujer de ojos castaños cuyo padre tuvo los ojos azules y cuya madre los tuvo castaños. Si el color de ojos es dominante sobre el azul, ¿cuál es el genotipo de los individuos implicados?
- 2) En los pollos, el locus rayado (ligado al cromosoma X) controla el patrón de las plumas: alelos B para el patrón rayado y b para la ausencia de rayas. Si una hembra rayada X^BY se aparea con un macho sin rayas X^bX , ¿cuál será el aspecto de la progenie masculina y femenina? (En los pollos, las hembras son homogaméticas y las hembras heterogaméticas).
- 3) En los seres humanos, el color del cabello está controlado por dos genes. El mismo pigmento, la melanina, está presente en personas que tienen el cabello café y el cabello rubio. Pero el cabello café tiene mucho más pigmento. El cabello café (B) es dominante frente al rubio (b). La cantidad de melanina que puede sintetizarse depende de otro gen. La forma dominante (M) permite la síntesis de melanina, la forma recesiva (m) impide la síntesis de melanina. Los homocigotos mm son albinos. Cuáles serían las proporciones fenotípicas esperadas en los niños de los siguientes padres:
BBMM \times BbMm
BbMm \times BbMm
BbMm \times bbmm
- 4) En los seres humanos, uno de los genes que determina la ceguera al color se localiza en el cromosoma X. La forma dominante (C) produce una visión a color normal; la ceguera para color rojo y verde es recesiva (c). Si un hombre con visión normal se casa con una mujer daltónica (ceguera para el color), ¿cuál será la probabilidad de que tengan un hijo (varón) con ceguera para el color?, ¿cuál será la probabilidad de que tengan una hija con ceguera al color?
- 5) En la pregunta anterior (4), la mujer tiene una hija con ceguera para el color. El esposo le pide el divorcio pensando en adulterio. ¿Procederá su caso durante un juicio? Explique su respuesta.

12.9. Bibliografía

12.9.1. Bibliografía general

- AUDESIRK, T. & G. AUDESIRK. 2004. *Biología: la vida en la Tierra*. Madrid: Prentice Hall.
- PURVES, W.K., D. SADAVA, G.H. ORIANI & H.C. SELLER. 2005. *Life: The Science of Biology*. Sinauer, Sunderland.

Capítulo 13

Introducción a la ecología de poblaciones

Luis Ernesto Beltrán

Introducción a la ecología de poblaciones

Luis Ernesto Beltrán F.*

13.1. Introducción

Los seres vivos establecen una red de interacciones muy compleja con el medio en el que viven. La ecología es el estudio de las interacciones entre los seres vivos (factores bióticos) y el ambiente físico inanimado (factores abióticos), como el pH, el agua, la temperatura, el viento y los nutrientes químicos. Estas variables están, en conjunto, definiendo el nicho ecológico de las especies. La ecología tiene importantes vínculos con otras ciencias como la evolución, la oceanografía, la geología, la climatología y la meteorología. En conjunto con la ecología, los sujetos de estudio de estas disciplinas están delineando los patrones de distribución de los organismos, sus interacciones y sus niveles de organización.

Los niveles de organización que interesan a la ecología son aquellos que van desde el nivel de organismo individual y los que están por encima de él. Los organismos pertenecen a una población, que es un conjunto de organismos que hacen parte de la misma especie y que viven en un mismo espacio y tiempo. Las poblaciones se organizan en comunidades, que son todas las poblaciones de diferentes especies que interactúan mutuamente en una zona. Un ecosistema es una comunidad en una zona determinada, pero relacionándola con los aspectos abióticos únicos y exclusivos de cada uno de ellos tales como la humedad relativa, la temperatura, las corrientes, entre otros. Así, un ecosistema no sólo consta de todas las

* Biólogo, M.Sc. E-mail: luis.beltran@utadeo.edu.co

interacciones entre los organismos que viven en una comunidad, sino también las interacciones entre éstos y el ambiente físico que los rodea. Gracias a estas interacciones ocurre el flujo de materia y energía a través de las redes alimentarias en diferentes lugares del planeta. Finalmente, la biosfera es el sistema ecológico global que comprende a todas las comunidades de organismos de la Tierra, además de la hidrosfera, la atmósfera y la litosfera.

13.2. Ecología de poblaciones

Esta es una rama de la ecología que estudia los cambios del número de individuos de una especie en un lugar y la manera como estas cantidades cambian o permanecen fijas con el tiempo. La ecología de poblaciones trata de determinar cómo los organismos interactúan o compiten entre sí y con otras especies por recursos, y cómo estas interacciones se reflejan en un cambio en los organismos que nacen y mueren. La ecología de poblaciones provee las herramientas conceptuales y metodológicas para los temas que están relacionados con el uso y manejo sostenible de las poblaciones que tienen importancia comercial, para así evitar su extinción.

Las poblaciones tienen una serie de atributos o características que son particulares y que las distinguen de otras de su misma especie o de otras especies. Estas características están determinando la estructura de la población y son necesarias para su descripción. En este punto, es importante recalcar que estos atributos o características de las poblaciones son el resultado circunstancial del proceso llamado "selección natural".

Dentro de los caracteres que están determinando la estructura de la población se encuentran la densidad poblacional y los patrones de dispersión o distribución dentro de un hábitat. La primera de ellas es entendida como el número de organismos por unidad de área en un momento dado. Dado que una población puede ser demasiado grande, la densidad poblacional se puede establecer, describir y analizar a partir de un muestreo. Las fluctuaciones en la densidad poblacional son dependientes de la cantidad de recursos y/o de predadores que pueden estar variando como consecuencia de los cambios en los aspectos bióticos o abióticos.

Los patrones de distribución dentro de un hábitat hacen referencia a los arreglos espaciales de los organismos en una zona que, a su vez, son un reflejo de la cantidad de recursos y condiciones y por ende de las interacciones que se establecen en torno a ellos. En la naturaleza se pueden identificar fundamentalmente tres tipos o patrones de distribución espacial dentro de un hábitat: agregada, aleatoria o uniforme (figura 13.1). Es posible que el tipo de distribución de las especies varíe entre clases de edad, esto es, que en un momento dado los organismos muestren un patrón al azar o agregado en estadios juveniles y tienda a ser uniforme cuando alcancen la edad madura.

Se dice que los miembros de una población tienen un patrón agregado cuando se organizan en el hábitat a manera de parches o cúmulos de individuos. Esto puede ser el resultado de una distribución parcelaria de los recursos. En algunas poblaciones animales, esta distribución puede llegar a ser el reflejo de la presencia de grupos sociales definidos y, en el caso de las plantas,

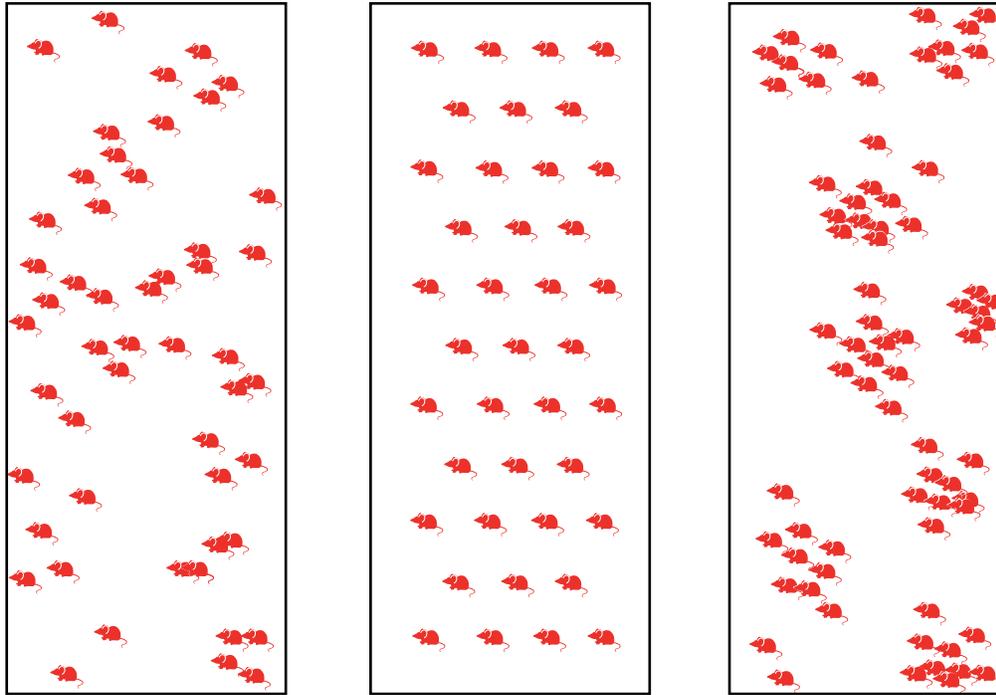


Figura 13.1.
Patrones de distribución
que pueden exhibir los
organismos dentro de
sus hábitats.

puede ser el resultado de la capacidad limitada en la dispersión de las semillas. Así mismo, en el caso de los cardúmenes puede ser una estrategia favorecida por selección natural para evitar o disminuir el riesgo asociado a la depredación, dado que la detección y persuasión de un predador es más fácil por la vigilancia de varios organismos que por uno solo.

En la distribución uniforme se observa una organización espacial regular. Se evidencia en los cultivos, en los bosques de pinos y, en el caso de algunas especies de aves marinas, en la tendencia al anidar en cercanía a otro individuo, lo cual es el reflejo de la territorialidad de anidación. En el caso de las plantas, la distribución uniforme puede ser estrategia para evitar la competencia por medio de la aleopatía

Por último, la distribución aleatoria o al azar se presenta cuando aparentemente no se observa un patrón en la distribución de los organismos. Este tipo de distribución es difícil de observar en la naturaleza y parece ser el patrón que se observa en las comunidades vegetales de los bosques húmedos tropicales. Es posible que no sea fácilmente observable dado que las condiciones en un sitio son relativamente constantes.

La ecología de poblaciones intenta mostrar los patrones o los cambios que se dan en las poblaciones a partir de ecuaciones matemáticas. Éstas tienden a ser lo más generales posibles y se pueden aplicar a diferentes especies: animales, vegetales, bacterianas, etc. Realmente se

constituyen en las hipótesis bajo un comportamiento ideal sobre el cual se prueban los resultados experimentales. Cualquier población puede cambiar como el resultado de dos factores: la tasa de natalidad –la frecuencia con la que los organismos se reproducen– y la tasa de mortalidad –la frecuencia con la que los organismos mueren–. Para mostrar la tasa de cambio de una población a lo largo del tiempo, se utiliza la ecuación:

$$DN/DT = b - d \quad (\text{ecuación 13.1})$$

Donde: DN/DT representa el cambio en el número de organismos en el lapso de tiempo T, b es el número de individuos que nacen en el tiempo t , y d es el número de individuos que mueren en el tiempo t .

Entonces, si hay más organismos que mueren que los que nacen, la relación $b - d$ es negativa y la población tiende a disminuir en su tamaño poblacional. Si la relación $b - d$ es positiva, entonces la población aumenta. Si se iguala el número de nacimientos al de muertes la población permanece constante.

Las poblaciones no podrían crecer indefinidamente de manera exponencial dado que el ambiente en un momento dado impone una serie de límites denominados resistencia ambiental. Este comportamiento se hace evidente cuando se llega a la capacidad de carga del medio "K", que es el tamaño poblacional más grande que puede ser mantenido por un tiempo indefinido en un ambiente dado, suponiendo que no hay cambios en el mismo. En la naturaleza, la capacidad de carga cambia como respuesta a los cambios ambientales.

13.2.1. Factores dependientes e independientes de la densidad

Los factores que hacen que la densidad poblacional de los organismos fluctúe pueden ser de dos tipos: a) factores dependientes de la densidad (mecanismos reguladores) y b) factores independientes de la densidad (mecanismos no reguladores). En general, ambos están actuando constantemente y de manera simultánea. Los factores dependientes de la densidad son aquellos que muestran sus efectos a medida que aumenta la densidad poblacional de los organismos, llevando a una reducción en la tasa de natalidad y aumentando la tasa de mortalidad. Cuando la densidad de población disminuye, son los factores dependientes de la densidad los que hacen que aumente la densidad poblacional haciendo que se reduzca la tasa de mortalidad y aumente la de natalidad. Es por esto que los factores dependientes de la densidad tienden a mantener a la población en el punto K de capacidad de carga del ambiente. Los predadores, las enfermedades y la competencia son algunos de los ejemplos de factores dependientes de la densidad. Los factores independientes de la densidad están regulando el tamaño de la población, independientemente de la densidad de los organismos. En general, se trata de factores abióticos, como fenómenos climáticos aleatorios: vientos, incendios, clima, etc. Entonces, las poblaciones están siendo reguladas de manera simultánea por factores dependientes e independientes de la densidad.

13.3. Cuestionario

- 1) Defina el concepto de nicho ecológico. ¿Qué tipos de nichos se pueden encontrar en la naturaleza? ¿Es el nicho una propiedad de la población o de la especie? Discuta.
- 2) ¿Cuál sería la gráfica que describe una población hipotética que no se encuentra regulada por la competencia intraespecífica?
- 3) ¿Cuáles son los tipos de competencia intraespecífica? Ejemplifique cada uno de ellos.
- 4) ¿Qué papel juegan los factores dependientes e independientes de la densidad en la regulación de las poblaciones?
- 5) Es un hecho que la población humana ha sobrepasado la capacidad de carga (K). ¿Qué estrategias considera usted importantes para que la especie *Homo sapiens* permanezca en el planeta?

13.4. Bibliografía

13.4.1. Bibliografía general

- AUDESIRK, T. & G. AUDESIRK. 2004. *Biología: la vida en la Tierra*. Madrid: Prentice Hall.
- PURVES, W. K., D. SADAVA, G. H. ORIANI & H.C. SELLER. 2005. *Life: The Science of Biology*. Sinauer, Sunderland.

13.4.2. Lecturas complementarias

- MAY, R.M. 1996. «La evolución de los sistemas ecológicos». En: *Evolución*. Barcelona: Labor (Libros de Investigación y Ciencia).

A red horizontal band across the middle of the page, bordered by a decorative pattern of small, stylized biological illustrations in a darker red color. The illustrations include various forms of life, such as fish, shells, and other organisms.

Capítulo 14

Evolución biológica

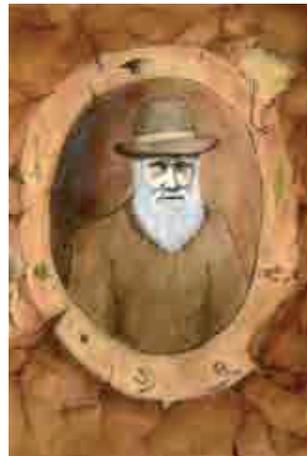
Gonzalo E. Fajardo Medina

Evolución biológica

Gonzalo E. Fajardo Medina*

14.1. Introducción

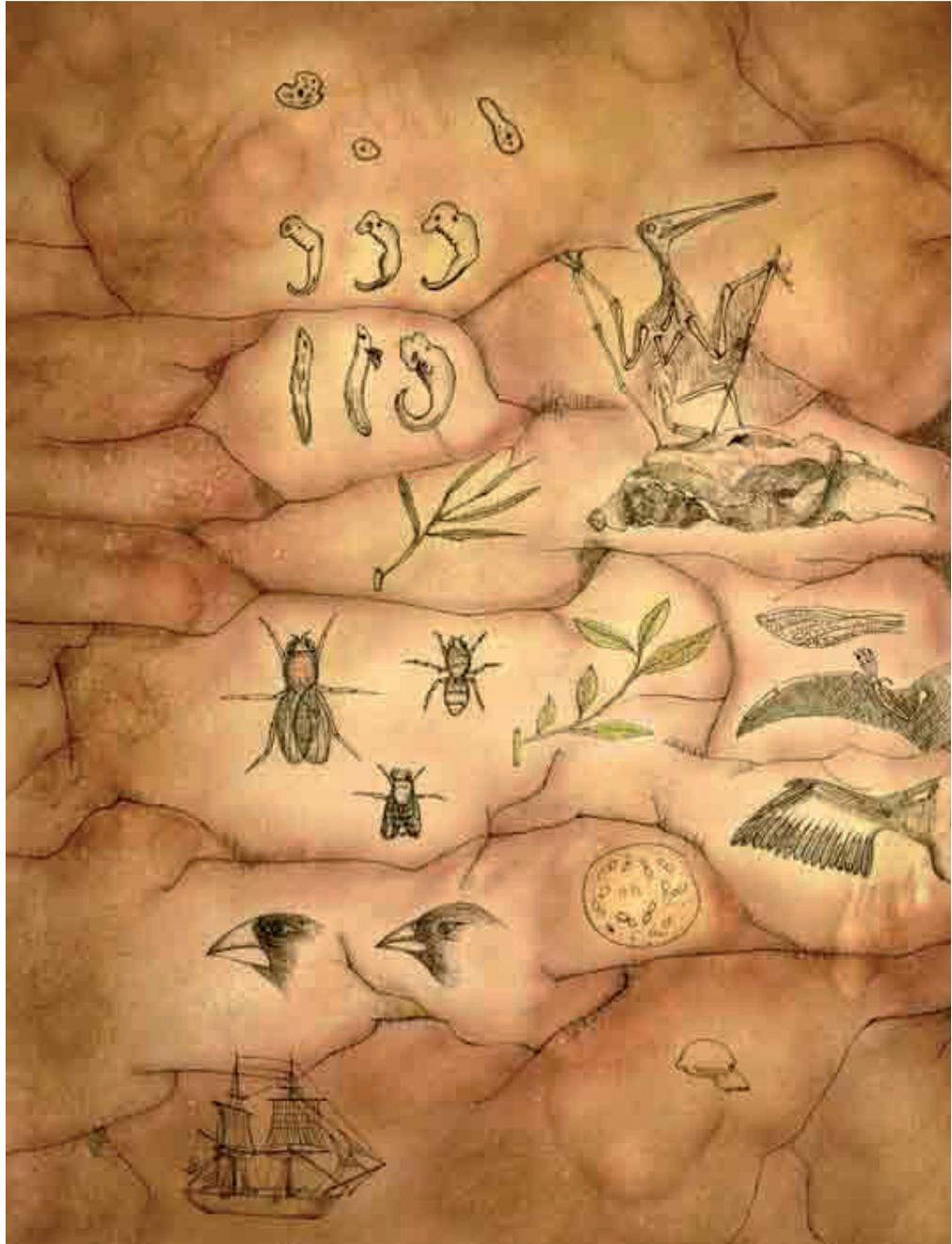
En el año 2009 se celebró el aniversario número doscientos del nacimiento de Charles Darwin y ciento cincuenta años de la publicación de su obra *El origen de las especies*. Como ya lo había anotado el doctor Jaime Pinzón López en un texto sobre Darwin en el año 2002 (http://www.utadeo.edu.co/dependencias/publicaciones/tadeo_67/67025.pdf) sobre la importancia de los trabajos de este naturalista, alrededor del mundo se realizaron diferentes actividades para conmemorar dichos aniversarios en eventos denominados Darwin200 que reunieron a especialistas de diferentes temas en evolución biológica que reflejan el legado de este pensador. Considerando su origen inglés, vale la pena que el lector se remita a los siguientes portales web donde



Homenaje al bicentenario de Charles Darwin (1809-2009).
Ilustración de Samuel Fernández C.

* Biólogo, M.Sc. E-mail: gonzalo.fajardo@utadeo.edu.co

Detalle de ilustración
homenaje al bicentenario de
Charles Darwin (1809-2009).
Ilustración de Samuel Fernández C.



se resumen aspectos clave de la historia de Charles Darwin, sus aportes y la visión moderna de sus ideas; estos son: <http://darwinvive.utadeo.edu.co/>; <http://www.darwin200.org/>; <http://www.nature.com/news/specials/darwin/index.html#insight>; <http://www.bbc.co.uk/darwin/>.

Como se entenderá después de revisar los anteriores portales, es claro que uno de los eventos que marcó el desarrollo intelectual de Darwin fue la oportunidad que tuvo de viajar alrededor del mundo, como joven naturalista, a bordo del barco inglés *Beagle*.

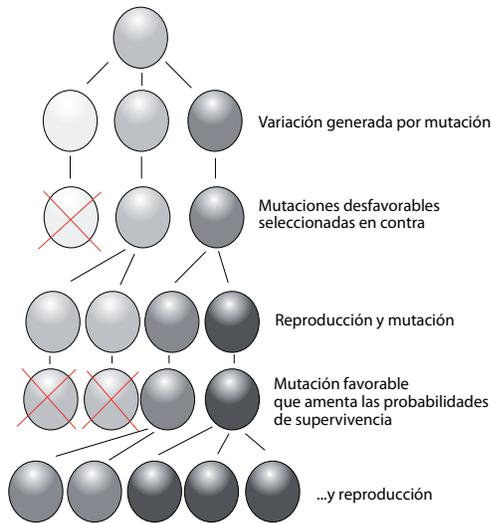
Después de viajar cinco años por el mundo, de 1831 a 1836, Charles Darwin reunió material y notas suficientes sobre sus observaciones de los organismos, como para dedicarse por largo tiempo a escribir trabajos y en general a analizar toda la información que había acumulado durante su viaje. Si bien es cierto que Darwin no fue el primero en hablar sobre la evolución de los organismos, de sus trabajos surgió la mejor argumentación, la más convincente para esa época y que aún se mantiene vigente, sobre los procesos de evolución en los organismos. Veinte años tardó Darwin para sacar a la luz pública sus ideas sobre la evolución de los organismos; hubiera sido más tiempo de no haber ocurrido el hecho de que otro naturalista, Alfred Russell Wallace en 1858, le anunciara que él había llegado a las mismas conclusiones sobre el papel de la selección natural en los procesos de evolución. Ante semejante noticia, que ponía en peligro su originalidad y tiempo de trabajo, Darwin no tuvo más remedio que apresurarse a publicar sus teorías sobre evolución de los organismos. Y así fue, en 1859 se publica el libro *El origen de las especies por selección natural*, que revolucionó el pensamiento biológico y constituyó el pilar para el nacimiento de nuevas ciencias como la ecología y la etología.

14.2. Las ideas de Charles Darwin

La teoría de Darwin, a pesar de sus deficiencias para explicar los procesos de la herencia, pues como es bien sabido los trabajos de Gregorio Mendel sobre las leyes de la herencia no se conocieron hasta 1900, siguen siendo el marco básico para comprender el proceso de evolución de los organismos. La esencia de su teoría se puede resumir en cinco ideas fundamentales:

- Uno de los atributos de los seres vivos es la reproducción. Así, todos los organismos engendran organismos con características similares, lo que significa que éstas se mantienen constantes de una generación a otra mediante los procesos de reproducción.
- En una población de individuos que interacciona con un ambiente dado, generalmente el número de individuos que sobreviven y se reproducen en cada generación es pequeño en comparación con el número producido inicialmente.
- Dentro de una población de organismos se presentan variaciones individuales al azar, que nada tienen que ver con el ambiente y que generalmente se heredan de una generación a otra (en la actualidad se sabe que esto ocurre durante la formación de los gametos y en la fecundación).
- La interacción entre las variaciones al azar de una población y el ambiente determina en grado significativo cuáles organismos sobrevivirán y se reproducirán y cuáles no. Algunas variaciones permiten que unos individuos produzcan más prole que otros, a lo que Darwin llamó "variaciones favorables", argumentando que estas variaciones heredadas tienden a hacerse cada vez más comunes de una generación a otra. El hecho de que una variación se torne cada vez más común en una población significa que ésta mejora la adaptación (claro está que Darwin nunca utilizó el término "adaptación") de sus individuos al medio y que ha sido seleccionada dentro de las interacciones naturales. Éste es el proceso que Darwin llamó "selección natural".
- Dependiendo del organismo y de la especie, en un período largo de tiempo (la tendencia gradualista de Darwin, heredada de la escuela uniformista inglesa), la selección natural lleva a la acumulación de las variaciones y cambios que diferencian a grupos de organismos unos de otros.

Mucho tiempo tuvo que pasar para que estas ideas fueran expuestas con tanta claridad como lo hizo Darwin, quien con su tenacidad intelectual las



defendió y consiguió que fueran aceptadas por la comunidad científica de su época, y finalmente la religiosa también. Con su teoría sobre la selección natural, Darwin dio un paso definitivo para el desarrollo de las ciencias. Pero, ¿qué se entiende por selección natural? La selección natural es un proceso en el cual todos los factores bióticos y abióticos determinan el éxito reproductivo de los individuos de una población. Por ello, entre más variación exista dentro de una población de organismos, más probabilidades de sobrevivir tendrá ante cambios en el ambiente (figura 14.1). Después de la publicación de *El origen de las especies*, surgieron nuevos descubrimientos y avances que corroborarían la teoría de Darwin y en algunos casos la corregirían. Así, con los trabajos de Mendel sobre las leyes de la herencia se comprendería mejor cómo se transmiten las características de una generación a otra.

La selección natural, en acción:

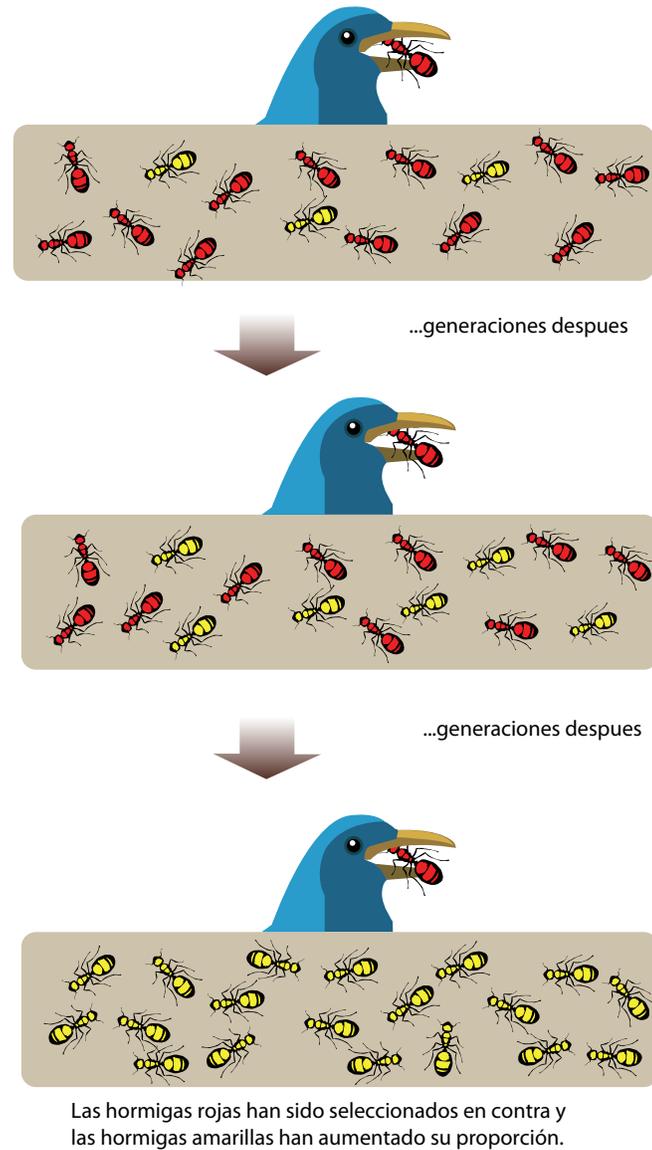


Figura 14.1.
Variación, herencia y selección natural.

Adicionales a estos avances, a comienzos del siglo xx los aportes de la paleontología, la embriología y la genética poco a poco constituyeron el neodarwinismo.

14.2.1. Una visión moderna de la teoría de la evolución

Según Francisco Ayala, un cambio revolucionario en la actitud hacia el darwinismo se produjo en 1937 con la publicación de *Genética y origen de las especies*, por Theodosius Dobzhansky (1900-1975). Dobzhansky incorporó pruebas experimentales a los trabajos del ruso S.S. Chetverikoff, sobre frecuencias de alelos, y los del norteamericano Sewall Wright y los británicos R.A. Fisher y J.B.S. Haldane, para demostrar que la selección natural es el agente individual más efectivo del cambio evolutivo. En efecto, Dobzhansky evidenció que el darwinismo y la genética eran compatibles. Además, propone que las nuevas especies se originan a través de la acumulación de diferentes cambios genéticos en poblaciones reproductivamente aisladas de una población parental. Estas poblaciones llegan a ser tan diferentes que no pueden retrocruzarse con la población parental y, con el suficiente tiempo, pueden reconocerse como especies distintas.

A continuación del libro de Dobzhansky, varios importantes contribuyentes, entre ellos George Simpson, paleontólogo, Ernst Mayr, zoólogo y Lediard Stebbins, botánico, establecieron que este modelo darwiniano revitalizado explicaba un amplio conjunto de hechos morfológicos,

paleontológicos, biogeográficos y ecológicos sobre las plantas al igual que sobre los animales. El paradigma darwiniano se enriqueció con los descubrimientos de la genética y otras ramas de la biología, resurgiendo con un más amplio contenido informativo y una gran capacidad explicativa. Este nuevo paradigma (Kuhn, 1988) es llamado teoría sintética de la evolución, porque es el resultado de la síntesis de los descubrimientos de varias disciplinas científicas y es la base actual del conocimiento evolutivo de las especies (figura 14.2).

¿Cuáles hipótesis acerca de la transmutación (transformismo) de la especie existían antes de la publicación de los trabajos de Darwin?

¿En qué consiste el concepto biológico de especie, cuales son sus bondades y desventajas?. ¿Cuántos y cuáles otros conceptos de especie existen?. Analice-los.

14.3. Evidencias de evolución

Desde que los fósiles se reconocieron como parte del gran libro de registro de la mayoría de los organismos que habitaron la Tierra y que ya no existen, los científicos y naturalistas se han esforzado por observar a la selección natural en acción, como promotora de la evolución de las poblaciones. La evolución a gran escala o macroevolución, entendida como el proceso evolutivo responsable del surgimiento de la biodiversidad por encima del nivel de especie (géneros, familias, clases, etc.) es un

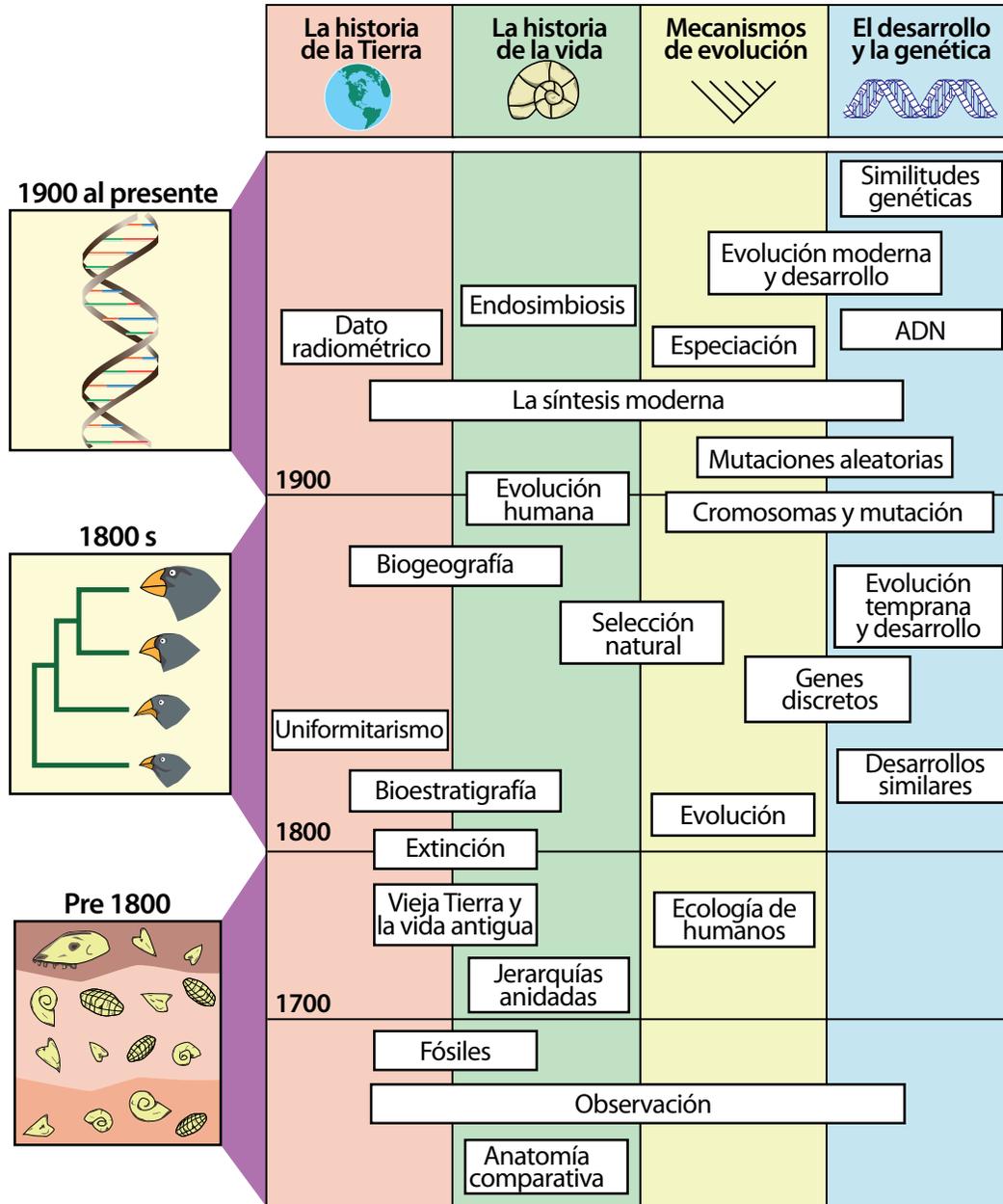
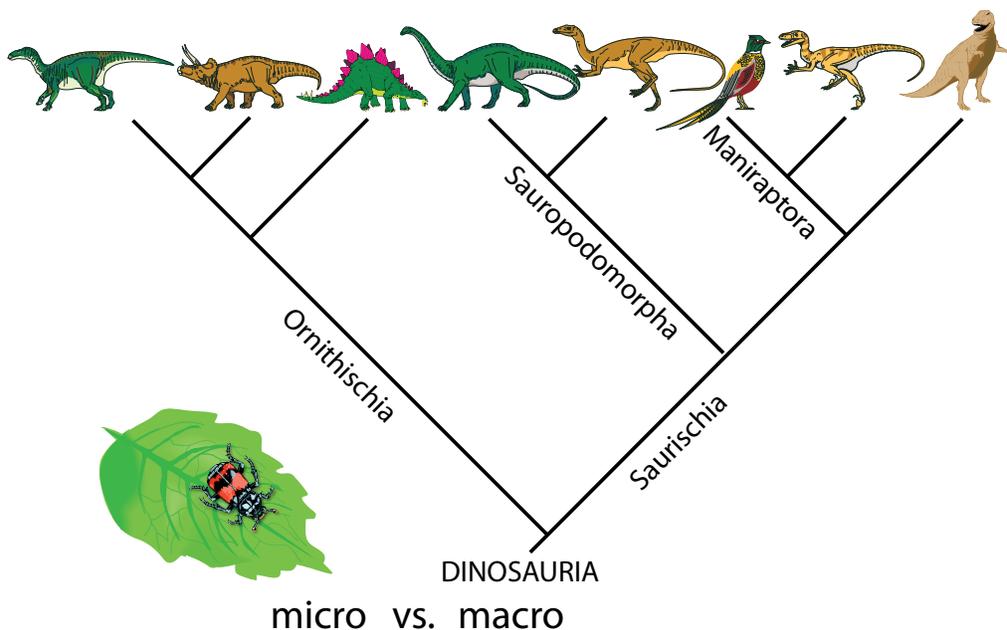


Figura 14.2. Historia del pensamiento evolutivo.

Figura 14.3.
Microevolución y
macroevolución.



fenómeno que toma millones de años, por lo que la vida de un científico no alcanzaría para observar a la evolución en acción. Sin embargo, los procesos microevolutivos, entendidos como los cambios de las frecuencias alélicas entre generaciones de una población permiten observar la evolución, por selección natural, en un tiempo breve (figura 14.3).

14.3.1. Microevolución

De acuerdo con Darwin, la evolución por selección natural es un proceso muy lento, de varios cientos de miles de años, imposible de observar. Pero gracias a las observaciones de naturalistas contemporáneos se sabe que la evolución puede ocurrir en pequeña escala debido tanto a factores

naturales como a la alteración del ambiente por parte del hombre.

Un ejemplo clásico de la selección natural en acción, es el de la polilla *Biston betularia*, estudiada por los naturalistas británicos del siglo XIX. Este lepidóptero presenta dos formas en cuanto a su patrón de coloración alar: alas blancas y alas oscuras. La forma de alas blancas vive habitualmente en los troncos de abedules cubiertos por líquenes, los cuales por su color blanco sirven de protección frente a los predadores, dado que así se camuflan y pasan desapercibidas. Antes de la revolución industrial del siglo XIX, la característica morfológica predominante en la población eran las alas blancas, pero con el auge de la utilización de las máquinas a vapor en las regiones industriales de Inglaterra, se comenzaron

a observar con mayor frecuencia algunos individuos con coloración alar oscura. Este aumento en la frecuencia de los individuos oscuros coincidió con la desaparición de los líquenes originada por el hollín de las industrias y con la disminución de la frecuencia de la forma clara. Para mediados de este siglo, la mayoría de las polillas que integraban la población eran de color negro, y sólo unas pocas de color claro en casi todas las zonas industriales de Inglaterra, dado que la desnudez de los troncos de los abedules confirieron un refugio temporal contra los depredadores para los individuos oscuros. Éste es un caso de microevolución en el que la selección natural actúa en un corto período de tiempo, ocasionando un cambio en la frecuencia de las formas claras y oscuras dentro de una población. Esto último, debido al acelerado cambio en el ambiente provocado por la actividad humana, que modifica las condiciones naturales de tal forma que los predadores localizan más fácilmente a las formas claras, predándolas, hasta disminuir su frecuencia; mientras que las formas oscuras se ven favorecidas por la contaminación ambiental, dando como resultado un aumento en su frecuencia. En otras palabras, el agente selectivo o lo que promovió el cambio en la población de las polillas fue la acción depredadora de las aves ante las nuevas condiciones ambientales provocadas por la actividad industrial. Pero ¿de dónde habían salido inicialmente estos individuos de color negro? Simplemente se trata de una mutación recurrente dentro de la población, una variación no provocada por el ambiente, pero en este

caso favorecida por él. De hecho, si las fábricas dejaran de emitir hollín y crecieran de nuevo los líquenes, muy probablemente los abedules volverían a cubrirse de líquenes y las polillas claras aumentarían en número. Así lo comprobó H.B.D. Kettlewell en 1950, en varias localidades de Inglaterra en las que realizó filmaciones y demostró cómo las aves predaban a las polillas claras o negras según se hallaran éstas en zonas afectadas o no por la actividad industrial.

14.3.2. Macroevolución

La evolución a gran escala, es decir, por encima del nivel de especie, ha ocurrido durante millones de años y no es posible palparla o apreciarla como en el ejemplo de microevolución. Sin embargo, existen evidencias sobre su desarrollo que hacen verosímil el proceso de evolución. Estas evidencias se han agrupado en cinco categorías: el registro fósil, el número de especies, la biogeografía histórica, las homologías y el estudio de las adaptaciones, que demuestran la realidad del proceso evolutivo en un escenario natural, en el que la selección natural es el eje de todos los cambios evolutivos, y que dan cuenta de un origen común de los organismos.

14.3.2.1. El registro fósil

Al mostrar una secuencia sucesiva de formas, generalmente de formas menos complejas a formas más complejas, el registro fósil se convirtió en una de las mejores evidencias para demostrar que la evolución y el cambio en la biodiversidad había ocurrido. Aunque Darwin no supo

interpretar el significado del registro fósil, posteriores evolucionistas corroboraron su utilidad al reconocer cambios progresivos en formas extintas de organismos muy relacionados con los actuales. Uno de los hallazgos de fósiles más importantes fue el de un *Archaeopteryx*, en 1862, un espécimen animal cuya morfología daba cuenta de una combinación de características de ave y de reptil. Otro aporte importante del registro fósil, como respaldo a la teoría de la evolución, fue el descubrimiento de una serie de caballos fósiles, en 1879, que mostraba una secuencia completa de tamaños y variaciones corporales, desde el pequeño caballo *Eohippus* hasta formas más grandes y parecidas a las contemporáneas. Fue Othniel C. Marsh quien realizó tal hallazgo, argumentando que se trataba de un proceso de cambio de por lo menos sesenta millones de años. Pero la historia muestra como los trabajos de un antievolucionista como Georges Cuvier con fósiles fueron los que más apoyo brindaron a la teoría evolutiva. Cuvier trabajó arduamente en el reconocimiento y organización de miles de fósiles, que posteriormente, y sin él proponérselo, serían fuente de apoyo a las ideas de Darwin. Del mismo modo, dependiendo del estrato geológico en el que se encontraban los fósiles, éstos mostraban la historia de los diferentes organismos que alguna vez habitaron la tierra; como los dinosaurios. Estas evidencias de la existencia de seres del pasado estimulaba la mente de los científicos del siglo XIX para relacionar los cambios graduales y esporádicos en la superficie terrestre con la aparición y des-

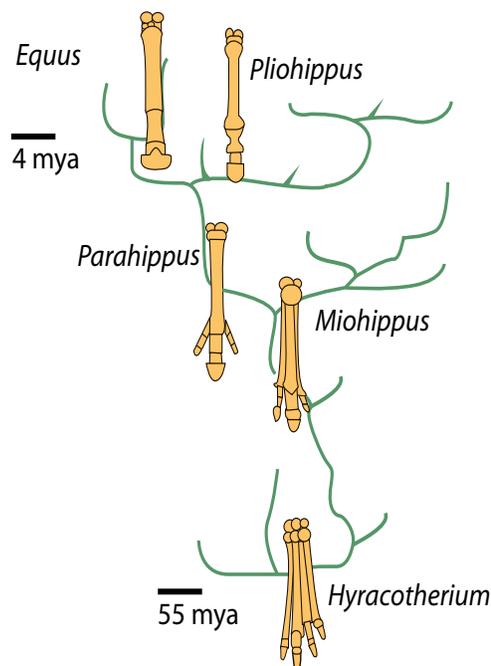


Figura 14.4.
Registro fósil y evolución ancestro descendiente del caballo actual.

aparición de nuevas especies de organismos (figura 14.4).

14.3.2.2. La diversidad de especies

En la actualidad se han reconocido y clasificado cerca de dos millones de especies de diferentes grupos de organismos; una cifra que va en aumento en la medida en que se descubren nuevas entidades y que da cuenta de largos procesos macroevolutivos a lo largo de millones de años (Wilson, 1992). La diversidad de formas fue evidenciada por Darwin mientras viajaba por las costas de Sudamérica, en donde observó cómo se presentaban cambios graduales en varias características

de las plantas y animales, evidencia de que los organismos se modifican de acuerdo con los diferentes ambientes en que viven. Así, el número de especies y su variedad de formas comenzaron a cuestionar la idea de que los organismos se mantenían fijos o inmutables, como se les denominaba en aquella época.

14.3.2.3. La biogeografía histórica

Los organismos no se distribuyen de manera uniforme en el globo, a pesar de que existan muchos lugares con condiciones ambientales similares. De estas observaciones realizadas por los primeros biólogos surge la biogeografía, rama de la biología que se encarga del reconocimiento de la distribución de la diversidad biológica del planeta. Además, existe una fuerte relación entre la distribución de las especies y los eventos que han moldeado la Tierra, es decir, su pasado geológico. En la actualidad la biogeografía histórica intenta reconstruir los procesos evolutivos y filogenéticos que configuran la distribución los organismos sobre la superficie terrestre (figura 14.5).

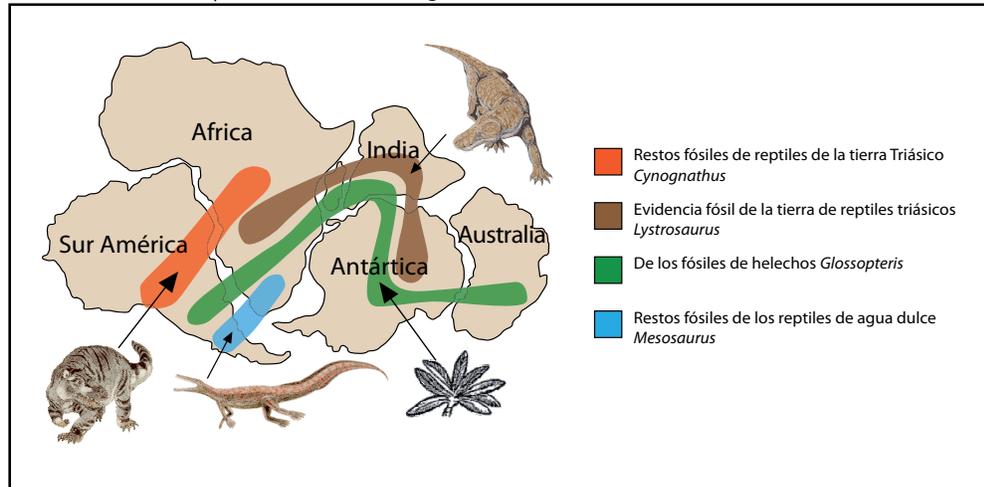
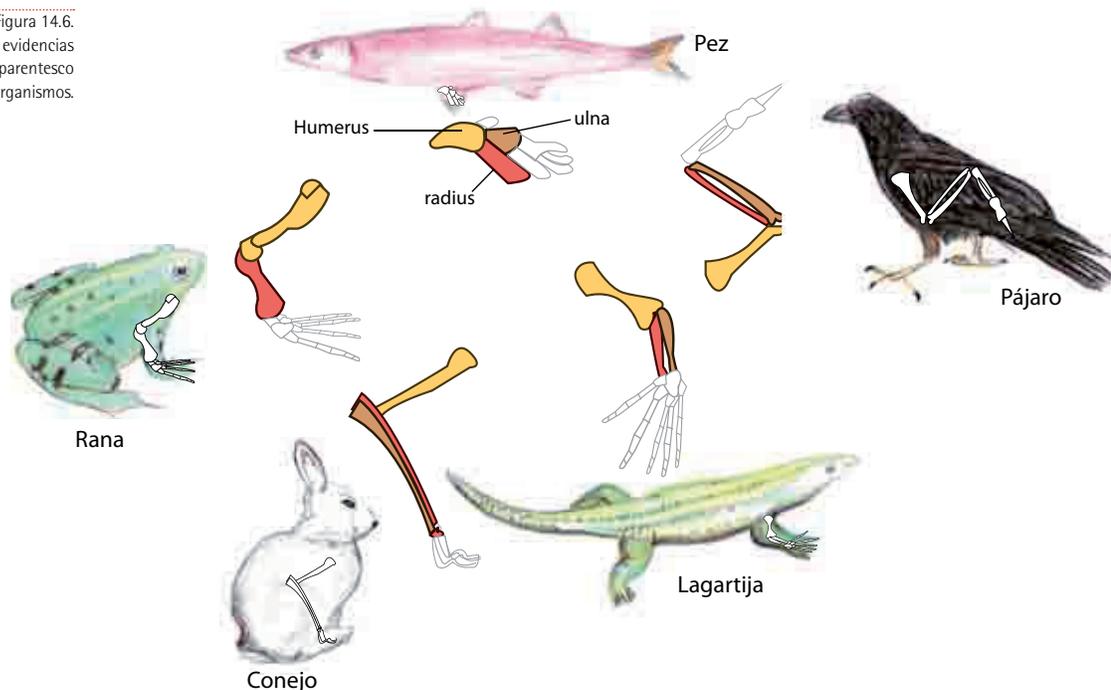


Figura 14.5.
Biogeografía y registro fósil
como evidencias de evolución.

14.3.2.4. Las homologías

Otra evidencia muy fuerte para la teoría de la evolución fue el descubrimiento de homologías entre organismos de taxas diferentes. Una homología entre dos o más organismos resulta de compartir una o más características morfológicas, genéticas o bioquímicas comunes. Los trabajos de anatomía comparada pronto dejaron ver que organismos considerados como creaciones independientes presentaban estructuras y conformaciones morfológicas muy similares. Por ejemplo, se observó que los miembros anteriores de animales tan diversos como los cocodrilos, las aves, las ballenas, los caballos, los murciélagos y los seres humanos estaban contruidos por huesos dispuestos según el mismo patrón. Además,

Figura 14.6.
Homologías como evidencias
de evolución y parentesco
entre grupos de organismos.



en general todos los vertebrados mostraban cuatro miembros, nunca un número mayor, y sacos branquiales, por lo menos en algún momento de su desarrollo, como lo habían demostrado los estudios embriológicos. Éstas y otras características, como el número de vertebras, evidenciaron una posible relación entre estos organismos, un parentesco común que a través del tiempo se había oscurecido, pero del que aún quedaban huellas; el problema era lograr interpretarlas a la luz de una teoría nueva, como la propuesta por Darwin.

Con los avances de la citología y los estudios de ultraestructura celular y bioquímica también se reconocieron relaciones de parentesco entre los distintos grupos de organismos; todas las eucariotas, de una u otra forma, presentaban ciclos metabólicos similares, la glucólisis y la utilización del ATP como molécula energética. Más clara estuvo la idea de un origen común de los organismos, con el reconocimiento del código genético (figura 14.6).

¿Por qué se dice que el registro fósil es incompleto? ¿Cuál es la razón?

¿Cuáles son las condiciones ideales para que un organismo se fosilice?

¿Cuáles otras evidencias de microevolución existen? Consulte el journal *Evolution* y escriba un artículo que trate sobre la evolución reciente de algún grupo de organismos. Este ejercicio, como tema de evidencia de microevolución.

14.4. Patrones de evolución

Los individuos de una población interactúan no sólo con el medio ambiente físico, sino con otros organismos de la misma especie o de diferente especie. Estas interacciones llevan a la reducción de su potencial reproductivo y de supervivencia. Esto último, según palabras de Darwin es la "lucha por la existencia". El resultado del proceso de selección natural es la *adaptación* de los organismos a su ambiente en un momento dado. Cambios posteriores en el ambiente significan nuevas presiones de selección para los individuos, y su capacidad de adaptación y de respuesta al cambio a nivel de población se debe en parte a la variabilidad genética presente. A través del tiempo la evolución por selección natural ha mostrado diferentes patrones o resultados que pueden resumirse en varias clases:

14.4.1. Coevolución

Las poblaciones de diferentes especies coexisten dentro de un mismo ecosistema dado que tienen requerimientos ecológicos y de hábitat similares. Cuando las interacciones entre organismos de dos o más especies están moldeando la evolución de cada una de ellas se dice que dichas especies han coevolucionado. Ejemplos de coevolución se observan en las plantas con flores y los insectos que las polinizan. Dentro del marco de la coevolución, las visitas de los insectos en busca de alimento o de sitios para el apareamiento, ha llevado durante el tiempo evolutivo a que en las flores se exhiban una

serie de síndromes que garantizan no sólo la visita de los insectos y su obtención de recursos, sino a su vez la fecundización de las flores con el polen de otras. Las visitas de los insectos a las flores, quizá por sus colores llamativos, en busca de alimento, se inició hace varios millones de años y se hizo tan frecuente y estrecha que con el paso del tiempo han coevolucionado de tal manera que hasta las formas de los pétalos y el cuerpo de los insectos responden en gran parte a dicha interacción. Así mismo, en la relación parásito-hospedero se asume que las defensas químicas de las plantas para evitar la depredación y las estrategias de los insectos para superarlas han sido resultado del proceso coevolutivo.

Otra forma de coevolución es el mimetismo entre organismos. Esta adaptación, producto de la evolución convergente, se encuentra muy bien representada en el reino animal. El mimetismo, entonces, es la convergencia de dos especies hacia un mismo fenotipo, generalmente morfológico. En la naturaleza se pueden reconocer dos tipos de mimetismo: el batesiano y el mülleriano. En el primero de ellos, descrito en 1862 por Henry Walter Bates, la similitud confiere una protección potencial a la depredación dado que una de las especies, el modelo, es tóxico mientras que la otra, el mímico, no necesariamente lo es. En complemento a estas características, las especies que hacen parte de un anillo mimético presentan colores aposemáticos, que son interpretados por los depredadores como un anuncio de toxicidad de la presa). El mimetismo mülleriano, descrito por F. Müller, hace referencia a especies no emparentadas que se parecen entre sí en sus características de advertencia y las especies

Figura 14.7.
Ejemplo de
coevolución.
Fotografía de:
Luis Carlos Celis C.



son tóxicas; en este caso ninguna se beneficia de la otra. Se presenta en insectos como las avispas, hormigas y abejas (figuras 14.7 y 14.7.1).

¿Por qué las relaciones hospedero-parásito son un ejemplo de coevolución? Demuestre su respuesta con un ejemplo consultado en la literatura especializada.

¿Por qué la hibridación o evolución reticulada puede ser considerada un patrón evolutivo? Argumente su respuesta con datos obtenidos de publicaciones recientes.

14.4.2. Evolución convergente

En la naturaleza se observan organismos que comparten un mismo hábitat y que son muy similares en fenotipos morfológicos o comportamentales aunque no tienen una estrecha relación filogenética. Este proceso, en el cual caracteres evolucionan de manera independiente en dos o más especies diferentes, recibe el nombre de convergencia evolutiva, término que puede ser utilizado como un sinónimo de analogía y ser el resultado de un proceso en el cual la selección natural ha sometido a las mismas presiones selectivas a especies diferentes. Un ejemplo lo constituyen los delfines; un grupo de mamíferos presentan similitudes en su forma aerodinámica y la disposición de las aletas a peces de gran tamaño, como los tiburones, pero un análisis morfológico revela la existencia de remanentes óseos de tetrápodo terrestre.



Figura 14.7.1
Ejemplo de
coevolución.
Fotografía de:
Don Jon.

14.4.3. Evolución divergente

En la historia evolutiva de los organismos, linajes que estaban relacionados íntimamente en algún momento de su evolución, pueden haberse separado y diferenciado por vivir en ambientes distintos. Esto ha permitido que surjan diferencias morfológicas entre ellos que hacen pensar que no existe ninguna relación evolutiva. Sin embargo, si se comparan estructuras óseas y otras partes del cuerpo se encontrarán características que los relacionan. La divergencia evolutiva indica que linajes relacionados se han adaptado a modos de vida diferentes, normalmente en ambientes distintos. Tal es el caso de las estructuras óseas de los miembros anteriores de los humanos con los de las aves; el análisis revela semejanzas estructurales que denotan su derivación de un antepasado común reptiliano. Estos caracteres homólogos son útiles en el momento de establecer relaciones filogenéticas y se diferencian de los caracteres análogos que son el producto de la evolución convergente.

14.4.4. Anagénesis y cladogénesis

La anagénesis es un cambio en alguna característica dentro de un grupo de organismos relacionados a través del tiempo. El cambio no necesariamente es en complejidad, pero debe extenderse sobre una serie de generaciones, de manera que las últimas formas sean progresi-

vamente diferentes de las formas tempranas. Cambios anagenéticos continuos conducen a entidades biológicas (especies) nuevas. En el curso de la evolución, la cladogénesis se muestra como la división de un linaje ancestral en dos (o más) linajes hijos. Puesto que las especies hijas divergen de un ancestro común, el cambio ocurre al menos en una de ellas. Por lo tanto, un episodio general de cladogénesis debe producir gran número de especies. Es el caso de la evolución de los homínidos y de otros tantos prosimios.

14.4.5. Radiación adaptativa

Después de los procesos de los procesos que llevaron al surgimiento de una nuevas especie, los linajes de ésta pueden colonizar nuevos nichos y hábitat que promueven nuevos procesos de divergencia y diferenciación interpoblacional, los cuales pueden redundar en nuevos procesos de especiación. Este conjunto de eventos recibe el nombre de radiación adaptativa. El registro fósil contiene muchos ejemplos de radiaciones adaptativas, que se vienen evidenciando desde el período Cámbrico, cuando ocurrió la mayor explosión de organismos en el planeta Tierra (figura 14.8).

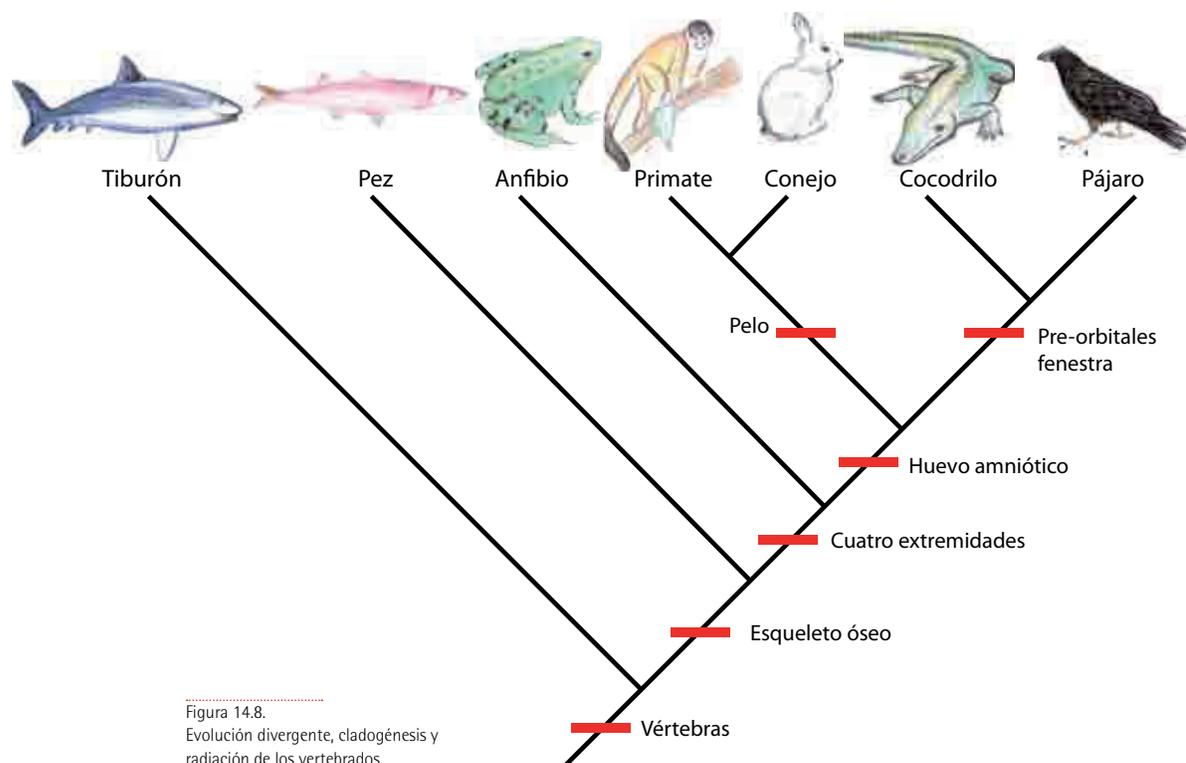


Figura 14.8.
Evolución divergente, cladogénesis y radiación de los vertebrados.

14.4.6. Extinción

Los biólogos y paleontólogos han reconocido en el registro fósil una fuente de información de los procesos de cambio en la biodiversidad a lo largo de la historia de la vida sobre la tierra. Al parecer, los fenómenos de extinción han sido un hecho común en la historia evolutiva de los organismos. Estudios realizados por J. John Seproski y David M. Raup en animales marinos, demuestran que desde hace 250 millones de años han ocurrido extinciones de organismos con una tasa de 180 a 300 especies cada millón de años, interrumpidas cada 26 millones de años por extinciones masivas. El registro fósil sirve como un gran libro de la historia de los organismos; aunque no es muy completo, permite deducir cuántas extinciones masivas han ocurrido desde que la vida apareció en el planeta Tierra. Hoy se sabe que al menos cinco grandes extinciones han ocurrido en la historia de la vida, según el calendario geológico establecido por los científicos: una a finales del período Ordovícico, de la mayoría de invertebrados marinos; otra en el Devónico, período en el que se extinguieron las plantas vasculares primitivas; luego en el Pérmico, en la cual los bosques que abundaron en el Carbonífero desaparecieron y también muchos organismos marinos; en el Triásico ocurre otra extinción masiva de organismos; la más referenciada es la ocurrida en el límite de los períodos Cretácico y Terciario, cuando los dinosaurios se extinguieron después de habitar la Tierra por más de 165 millones de años. De estas cinco extinciones o espasmos de extinción, la mayor fue la ocurrida en el período Pérmico, hace 248 millones de años. Se estima que entre

un 80 y 85 % de las especies que vivían en la Tierra desaparecieron.

14.5. Variación genética y evolución

Cuando Mendel expuso por primera vez sus trabajos, aún no estaban dadas las condiciones que permitieran entender con claridad la importancia de sus postulados. Fue solo hasta comienzos del siglo xx que el redescubrimiento de sus teorías aportó luces definitivas que permitieron el surgimiento de la genética como uno de los campos principales de la biología. Ni los trabajos de Darwin ni los de Mendel fueron lo suficientemente completos para dar por sí solos una explicación completa de los fenómenos evolutivos de las especies. Darwin no planteó, como sí lo hizo Mendel que los rasgos genéticos no se mezclan sino que pueden aparecer y reaparecer. Sin embargo, los trabajos de Darwin establecen que las variaciones son el agente principal de la evolución, algo que requiere unas condiciones naturales y azarosas que escapan al alcance de los primeros genetistas, entre ellos Bateson, De Vries y hasta T. H. Morgan, quienes no aceptaron la teoría de Darwin. Al trabajar con líneas seleccionadas en condiciones de laboratorio no podían observar la enorme gama de variaciones existentes entre las poblaciones naturales, que Darwin sí había visto como naturalista.

14.5.1. Genética de poblaciones

Antes de analizar algunos aspectos de la genética poblacional conviene aclarar qué se entiende por población: un grupo de individuos u organismos de la misma especie que comparten características morfológicas similares y hábitat y que se pueden cruzar entre sí, pero que están aislados genéticamente de otros de diferente especie. La población es definida por su reservorio génico, que es la suma total de todos los alelos, de todos los genes de los individuos que hay en una población.

Cuando los postulados darwinistas se refieren a la supervivencia de los más aptos, en realidad se está hablando de individuos que exhiben una combinación favorable de alelos. Éstos aumentan su frecuencia en la siguiente generación y viceversa. Como podrá deducirse, el único criterio que determina que un individuo sea apto, es la cantidad relativa de sus descendientes que logran sobrevivir, es decir la proporción exitosa con que su genotipo aparezca en las siguientes generaciones.

Lo planteado anteriormente constituye apenas una visión teórica inicial; ¿cómo correlacionar la frecuencia de uno o varios alelos de manera más tangible, en una población? La respuesta a este interrogante fue aportada en 1908 por G.H. Hardy y D. Weinberg, por lo cual se le llama "Principio de Hardy-Weinberg".

Lo planteado anteriormente constituye apenas una visión teórica inicial; ¿cómo correlacionar la frecuencia de uno o varios alelos de manera más tangible, en una población? La respuesta a este interrogante fue aportada en 1908 por G.H. Hardy y D. Weinberg, por lo cual se le llama "Principio de Hardy-Weinberg".

14.5.2. El principio de Hardy-Weinberg

Para comprender este postulado considérese el siguiente ejemplo: se tiene una población organismos diploides reproduciéndose sexualmente y en la que un gen sólo tiene dos alelos: A y a . La frecuencia A es 0,8 (80%), y la frecuencia de a es 0,2 (20%). Luego de que estos alelos se segregan en cada nueva generación, una vez más la población se muestrea para ver si sus frecuencias han variado. Aquí surge la pregunta: ¿las frecuencias de A y de a serán las mismas? Si no lo es, ¿cuál es la razón?

Una respuesta inmediata sería que estas frecuencias se alteran por la ocurrencia de mutaciones, pero en realidad el grado de ocurrencia de las mutaciones es tan bajo que, por sí solas, no cambian la frecuencia de los alelos. La respuesta está en los trabajos de G.H. Hardy, un matemático inglés, y G. Weinberg, un médico alemán, quienes en 1908 plantearon que la recombinación por sí sola no altera el balance general del reservorio genético de una población, en un momento dado, y que éste se mantiene constante de una generación a otra siempre y cuando se cumplan las siguientes condiciones en una población infinitamente grande:

- a. Que no ocurran mutaciones.
- b. No halla flujo genético, es decir que no ocurran migraciones dentro de la población.
- c. Que los individuos que componen la población se apareen al azar.

d. Que todos los alelos que componen el reservorio genético de la población tengan la misma probabilidad de expresarse, es decir, que todos sean viables; luego la selección natural no estaría actuando.

Estas condiciones sólo se cumplen como modelo nulo, puesto que en realidad en la naturaleza no existe una población con estas características. Sin duda se trata de una población ideal, con fines prácticos y matemáticos. Pero en realidad la selección natural (entendida como la reproducción diferencial de genotipos) es la causa principal de los cambios en la frecuencia relativa de los alelos, la cual puede alterarse además por fenómenos naturales considerados como los agentes de cambio. Entre éstos están: el flujo genético, es decir, las migraciones; la deriva genética, cuyos principales componentes son el efecto fundador y los cuellos de botella; y en algunos casos, los apareamientos no aleatorios.

Hardy y Weinberg formularon una ecuación para referirse a una población en las condiciones ideales antes mencionadas, que es un binomio cuadrado perfecto donde

$$p = A, q = a$$

y que se resume así:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1, \text{ es decir : } (p+q)^2 = 1, \text{ donde } 1 = 100\%$$

Los términos numéricos de esta ecuación derivan de los siguientes cruces aleatorios:

$p^2 = A \times A$	$2pq = (A \times a) + (a \times A)$	$q^2 = a \times a$
(Homocigosis dominante)	(Heterocigosis)	(Homocigosis recesiva)

Al reemplazar los valores de cada uno de los alelos en la ecuación se obtienen resultados que, bajo las condiciones propuestas por Hardy y Weinberg, se mantendrán constantes de una generación a otra. Estos resultados son:

0,64 frecuencia de los genotipos AA

0,32 frecuencia de los genotipos Aa

0,04 frecuencia de los genotipos aa

Esta ecuación puede ser aplicable también cuando se trabaja con más de 2 genes; por ejemplo, en el caso de tres genes la ecuación sería:

$$(p + q + r)^2 = 1,$$

siendo r el tercer alelo en el reservorio génico. Cuando se presenta este tipo de caso se habla de alelos múltiples.

La utilidad de la ley de Hardy-Weinberg radica en cuantificar cómo en espacios muy cortos de tiempo y en condiciones de mucha estabilidad, una población no presenta cambios en su acervo genético. Pero, como se dijo antes, en la naturaleza se presenta todo lo contrario a lo

propuesto por la ley de Hardy-Weinberg. Las poblaciones se hallan en permanente dinámica, luchando por sobrevivir. Esta lucha tiene un efecto directo sobre la frecuencia con que se presenta un genotipo en la población, lo altera y define las características de los individuos que la componen en un espacio y tiempos determinados.

14.6. Mecanismos de evolución

Se han reconocido cuatro agentes básicos que modifican la frecuencia de alelos en una población:

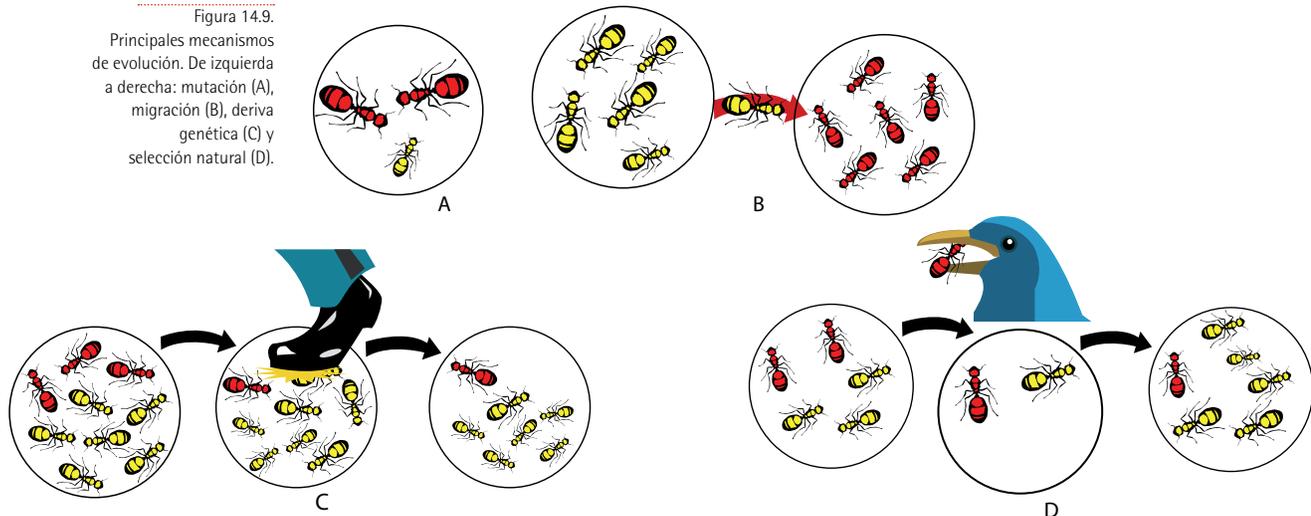
14.6.1. Mutaciones

Una mutación es un cambio o alteración en el material genético y que es heredable. De hecho sí involucra al material genético, ya que los cambios se presentan a nivel de la molécula de ADN, en su estructura; los nucleótidos. Las mutaciones pueden presentarse por rupturas en los nucleótidos, transposiciones y desórdenes en la secuencia de sus bases. La mayoría ocurre al azar, en el momento de la división celular, durante la recombinación y también en la gametogénesis. En todos los organismos se presentan continuas mutaciones, en tasas muy bajas, que hacen parte de los errores y alteraciones normales del genoma. Casi nunca se presentan mutaciones drásticas; a no ser que tengan un origen ambiental severo.

14.6.2. Migraciones (flujo de genes)

Son el movimiento de genes desde y hacia una población como consecuencia de la inmigración o emigración de individuos reproductores o, en el caso de las plantas, por medio del polen.

Figura 14.9.
Principales mecanismos de evolución. De izquierda a derecha: mutación (A), migración (B), deriva genética (C) y selección natural (D).



El flujo genético contrarresta la selección natural, ya que su efecto global es reducir las diferencias entre las poblaciones y cambiar las frecuencias de los alelos, mientras que los procesos de selección natural las acentúan. Una población con mayores diferencias entre sus individuos es una población en la que la selección natural actúa constantemente y la variabilidad es producto de las condiciones cambiantes del entorno, como factores de selección (figura 14.9).

14.6.3. Deriva genética

El equilibrio de Hardy-Weinberg sólo se mantiene si la población es bastante grande. En una población pequeña el azar puede hacer que ciertos alelos se tornen más o menos frecuentes o incluso que desaparezcan. Este fenómeno se conoce como deriva genética. Cuando una porción de una población se separa de su original, de mayor tamaño, ésta puede ser representativa genéticamente de su grupo principal o bien puede llevar algunos alelos diferentes que luego, al aumentar la población su tamaño, diferenciarán por completo a dicha población. En otras palabras, al tornarse la pequeña población en otra más grande, poseerá un reservorio genético diferente al grupo de origen. Este fenómeno de deriva genética se conoce con el nombre de efecto fundador; es muy común a nivel de organismos patogénicos como los hongos parásitos de plantas y animales. Algunas esporas son desplazadas a lugares muy distantes de su población original y con el paso del tiempo, conforman nuevas poblaciones del hongo en cuyo seno el reservorio génico es

diferente al de su población madre; se dice entonces que se ha fundado una población genéticamente distinta a su original.

En otras ocasiones una población es dramáticamente reducida por fuerzas distintas a la selección natural; estas fuerzas tienden a eliminar por completo algunos alelos y hace que otros estén representados en exceso en el reservorio. Este tipo de deriva genética se conoce con el nombre de cuello de botella. Como su nombre lo indica, un cuello de botella es una reducción brusca de la población y es muy común en hábitat como los agroecosistemas en los que habitan poblaciones de insectos (algunos de ellos plaga, otros no), que al ser sometidas a aspersiones con insecticidas se disminuyen a cantidades muy reducidas. Pero como generalmente estas poblaciones son muy heterogéneas, algunos pocos individuos sobreviven, es decir resultan resistentes a la acción del insecticida y perpetúan la población con esta característica heredada.

14.6.4. Apareamiento no aleatorio

Dentro de una misma especie, el comportamiento animal de apareamiento determina que muchos organismos no se aparean siempre uniformemente o al azar como lo requiere el equilibrio de Hardy-Weinberg. Por el contrario, existe una continua evolución de las preferencias de apareamiento, bien sea por parte de la hembras o por parte de los machos.

Ingrese a [Ingrese a la página de Evotutor \(www.evotutor.org\)](http://www.evotutor.org) y modele diferentes secuencias gráficas sobre cada

mecanismo de evolución. Compare sus modelos con los realizados por sus compañeros y discútalos con el profesor.

14.6.5. Selección natural

Podría decirse que todos los organismos que constituyen la fauna y flora actual son el resultado de intrincados procesos de evolución mediados por la selección natural. Para Darwin la selección natural constituía el proceso mediante el cual se manifestaba la supervivencia de los organismos más aptos, los favorecidos, en la lucha por la existencia. A la luz de la teoría evolutiva contemporánea, la selección natural se define como la tasa de reproducción diferencial de los distintos genotipos en una población. El éxito de una población en un ambiente dado se da en la medida en que los organismos que la componen sobreviven a los cambios en el ambiente; estos cambios pueden ocurrir en el espacio físico, en el clima, por la presencia de otros organismos, por relaciones de competencia, y se constituyen en las presiones de selección que determinan composición de una población. En esencia, es la variabilidad en el genotipo la que determina las posibilidades de supervivencia de una población, pues entre más variación exista, habrá mayores posibilidades de sortear los cambios ambientales que se presenten y de hecho ser favorecidos por la selección natural.

Si las condiciones del medio no cambiaran, la evolución llevaría gradualmente a una condición en la que todos los organismos estarían perfectamente adaptados a su ambiente. Pero éste cambia, y es gra-

cias al constante cambio que la mayoría de las poblaciones de organismos del planeta han evolucionado a formas más complejas, incluida la especie humana.

Descargue Java (última versión) y luego descargue Populus (mínimo versión 5. 4.) de cualquier motor de búsqueda (Google o Yahoo) en Internet; los dos programas son de libre acceso. Abra Populus, escoja "Modelo" y luego "Selección natural" seguido de "Selección sobre un locus dialélico autosomal". Modele una población con diferentes valores de supervivencia. Analice las gráficas que le ofrece el programa y explique qué ocurre en cada caso con los alelos. Confronte su modelo con el obtenido por sus compañeros.

Ingrese a la página de *Evotutor* (www.evotutor.org) y modele los tres tipos de selección natural generales, utilizando la opción de histogramas de frecuencias. Compare sus modelos con los realizados por sus compañeros y discútalos con el profesor.

Explique en qué consiste la hipótesis de la "reina roja" en el contexto evolutivo.

14.7. Cómo se originan las especies?

La naturaleza ha necesitado millones de años de evolución para mostrar la gran variedad de organismos que han habitado el planeta. Existen miles de grupos de organismos que los taxónomos han agrupado en géneros, familias, órdenes, clases y filos. La cuestión fundamental para comprender

la evolución de los organismos es poder explicar cómo se formaron los distintos grupos de organismos; cómo, de cambios graduales y de uno que otro salto ocurrido en las especies, se llegó a tal diversidad de grupos de organismos muy diferenciados unos de otros. Una luz de respuesta a esta relación entre microevolución, cambios pequeños en las especies, y macroevolución, formación de grupos bien diferenciados, está en los procesos de *especiación*: la formación de nuevas especies (figura 14.10).

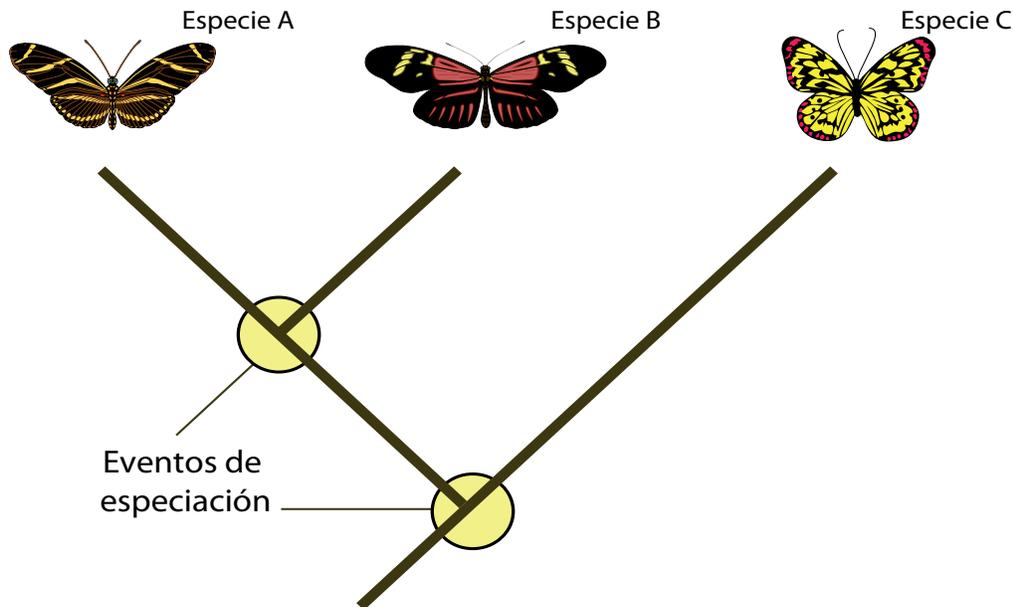


Figura 14.10.
Filogenia y especiación.

14.7.1. Mecanismos de especiación

Para entender la formación de nuevas especies es necesario recordar que se define a una especie como un conjunto de organismos (de una misma población) que comparten una misma área (rango geográfico) pero que están aisladas reproductivamente de otros organismos (poblaciones). El criterio principal de esta definición es el aislamiento reproductivo, luego en la formación de nuevas especies ocurren procesos que de alguna forma consiguen el aislamiento entre grupos de organismos que en un momento dado pudieron pertenecer a una misma población. Las condiciones que se requieren para que surjan aislamientos reproductivos entre organismos tienen que ver con el cambio de hábitat, el tiempo y una serie de características morfológicas y comportamentales (en la mayoría de

los animales). En términos de la genética de poblaciones es mucho más difícil entender en qué momento se separan dos grupos de organismos e inician su diferenciación a nivel de su acervo genético.

Desde una panorámica general se han reconocido dos clases de especiación: una por separación geográfica entre grupos de organismos, denominada especiación alopátrica (de otro lugar) y otra que se presenta sin que ocurra alguna separación de lugar entre los grupos de organismos a especiarse, llamada especiación simpátrica. En estudios más complejos de evolución se consideran otras variantes de estos procesos, y en la actualidad varios autores consideran que complejos fenómenos de especiación pueden darse en el centro de las poblaciones y merecen mayor atención por parte de los estudiosos.

14.7.2. Mecanismos de aislamiento reproductivo (MAR)

Si en una población ocurren procesos de especiación es porque existen mecanismos que aseguran el aislamiento reproductivo, de lo contrario no existiría la especiación como tal. Los mecanismos de aislamiento reproductivo permiten que diversas poblaciones de organismos de diferentes especies, o inclusive muy relacionadas, cohabiten un lugar sin cruzarse.

Dichos mecanismos se han dividido en dos categorías reconocidas por etólogos, fisiólogos, taxónomos y biólogos en general: mecanismos precigóticos, que impiden el apareamiento entre individuos de diferentes especies, y mecanismos postcigóticos, que impiden la producción de prole fértil producida por los apareamientos que sean intentados o que ocurran.

¿Por qué la especiación alopátrica es la más aceptada en general por los biólogos?

¿Existen evidencias de especiación simpátrica? Demuestre su respuesta mediante la lectura de un estudio de caso como de *Ragoletis pomonella*. Consulte evidencias de estudios de caso más recientes y discútalos con su profesor.

1. Precigóticos, que impiden la formación de cigotos híbridos.	2. Postcigóticos, que reducen la viabilidad o fertilidad de los híbridos.
a) <i>Aislamiento ecológico</i> : las poblaciones ocupan el mismo territorio, pero viven en diferentes hábitats y, por lo tanto, no se encuentran.	a) <i>Inviabilidad híbrida</i> : los cigotos híbridos no se pueden desarrollar o no alcanzan la madurez sexual.
b) <i>Aislamiento temporal</i> : el apareamiento o la floración ocurren en diferentes épocas o momentos del día.	b) <i>Esterilidad híbrida</i> : los híbridos no producen gametos funcionales.
c) <i>Aislamiento etológico</i> : (del griego <i>ethos</i> , que significa comportamiento): los rituales de cortejo son muy específicos entre machos y hembras, si el patrón presenta cualquier variación no existe cópula; la atracción sexual entre hembras y machos es débil o no existe; también es llamado aislamiento sexual.	c) <i>Deterioro híbrido</i> : las descendencias de los híbridos (generaciones F ₂ o de retrocruzamiento) tienen viabilidad o fertilidad reducidas.
d) <i>Aislamiento mecánico</i> : la cópula se ve impedida a causa de diferentes tamaños o formas genitales de individuos que intentan aparearse.	
e) <i>Aislamiento gamético</i> : los gametos masculinos y femeninos no se atraen uno al otro por inhibición bioquímica; o los espermatozoides o el polen son inviables en los conductos sexuales de los animales o en los estigmas de las flores que lo reciben.	

Tabla 1.
Mecanismos que aseguran el aislamiento reproductivo entre especies.

(Adaptado de: Francisco Ayala, y James W. Valentine, *La evolución en acción*. Madrid, Alhambra, 1983.)

I.8. Bibliografía

I.8.1. General

- AYALA, FRANCISCO & J.W. VALENTINE 1983. *La evolución en acción*. Madrid: Alhambra.
- FUTUYMA, J. Douglas. 1998. *Evolutionary Biology*. Sunderland (Massachusetts): Sinauer.
- GOULD, S.J. 1989. *Wonderful Life*. New York: Norton.
- KHUN, T. 1988. *La estructura de las revoluciones científicas*. Buenos Aires: Fondo de Cultura Económica.
- MAYR, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- . 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution and Inheritance*. Cambridge: Harvard University Press.
- . 1988. *Toward a New Philosophy of Biology: Observations of an Evolutionist*. Cambridge: Harvard University Press.
- & P ASHLOCK. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. New York: McGraw-Hill.
- SMITH, J. & E. SZATHMARY 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- SOLER, Manuel. 2002. *Evolución, la base de la Biología*. Granada: Proyecto Sur Ediciones.

I.1.2. Lecturas complementarias

- ELDRIDGE, N. & S. J. GOULD. 1972. «Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism». In SCHOPF THOMAS, J. M. 1972. *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper.
- GOULD S. J., R.C. LEWONTIN. 1979. «The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme». *Proc. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 205 (1161): 581-98.

I.1.3. Enlaces web de interés.

- Entendiendo la evolución: <http://evolution.berkeley.edu/evolibrary/home.php>
- Evotutor: <http://www.evotutor.org/>



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO
Dirección de Publicaciones



UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ
JORGE TADEO LOZANO
www.utadeo.edu.co

