

BIOLOGÍA



← Tamaño real: 4 cm →

EN LA FOTOGRAFÍA:

Un *Octopus* sp. (pequeño), fotografiado en el Midway Atoll National Wildlife Refuge, al Noroeste de las islas Hawai el 29 de marzo de 2003, por David Liittschwager y Susan Middleton, autores de *Archipelago: Portraits of Life in the World's Most Remote Island Sanctuary* (National Geographic Society, 2005).



BIOLOGÍA

TERCERA EDICIÓN

SCOTT FREEMAN

University of Washington

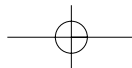
TRADUCCIÓN

Ediciones Gráficas Ariel



San Francisco Boston New York Cape Town Hong Kong London Madrid México City
Montreal Munich Paris Singapore Sydney Tokyo Toronto



**BIOLOGÍA**

Tercera edición.
Scott Freeman

PEARSON EDUCACIÓN, S. A., Madrid, 2009
ISBN: 978-84-7829-098-7

Materia: Biología, 573

Formato: 215 x 270 mm. Páginas:

Authorized translation from the English language edition, entitled BIOLOGICAL SCIENCE, 3rd Edition by SCOTT FREEMAN, published by Pearson Education, Inc, publishing as Benjamin Cummings, Copyright © 2008. All rights reserved. No part of this book may be reproduced or transmitted in any form or by any means, electronic or mechanical, including photocopying, recording or by any information storage retrieval system, without permission from Pearson Education, Inc.

© PEARSON EDUCACIÓN, S. A., 2009.
Ribera del Loira, 28
28042 Madrid (España)
www.pearsoneducacion.com

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

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

ISBN: 978-84-7829-098-7
Depósito Legal:

Equipo editorial:

Editor: Miguel Martín-Romo

Técnico editorial: Esther Martín

Equipo de producción:

Director: José Antonio Clares

Técnico:

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

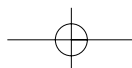
Traducción y composición: Ediciones Gráficas Arial, S.L.

Impreso por:

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



Impreso en España – *Printed in Spain*
Este libro ha sido impreso con tintas y papel ecológicos.



Índice general

1 La Biología y el árbol de la vida 1

UNIDAD 1 LAS MOLÉCULAS DE LA VIDA 18

- 2 Agua y carbono: la base química de la vida **18**
- 3 Estructura y función de las proteínas **43**
- 4 Los ácidos nucleicos y el mundo del RNA **67**
- 5 Introducción a los hidratos de carbono **82**
- 6 Lípidos, membranas y primeras células **95**

UNIDAD 2 ESTRUCTURA Y FUNCIÓN CELULAR 119

- 7 Interior celular **119**
- 8 Interacciones entre células **150**
- 9 Respiración celular y fermentación **170**
- 10 Fotosíntesis **198**
- 11 El ciclo celular **222**

UNIDAD 3 ESTRUCTURA Y EXPRESIÓN GÉNICA 243

- 12 Meiosis **243**
- 13 Mendel y los genes **265**
- 14 DNA y genes: síntesis y reparación **295**
- 15 Funcionamiento de los genes **316**
- 16 Transcripción y traducción **329**
- 17 Control de la expresión génica en bacterias **352**
- 18 Control de la expresión génica en eucariotas **370**
- 19 Análisis e ingeniería genética **389**
- 20 Genómica **415**

UNIDAD 4 BIOLOGÍA DEL DESARROLLO 434

- 21 Principios del desarrollo **434**
- 22 Introducción al desarrollo animal **451**
- 23 Introducción al desarrollo de las plantas **467**

UNIDAD 5 PROCESOS Y MODELOS EVOLUTIVOS 481

- 24 Evolución por selección natural **481**
- 25 Procesos evolutivos **503**
- 26 Especiación **526**
- 27 La filogénesis y la historia de la vida **543**

UNIDAD 6 LA DIVERSIFICACIÓN DE LA VIDA 566

- 28 Bacterias y arqueas **566**
- 29 Protistas **593**
- 30 Plantas verdes **626**
- 31 Hongos **664**
- 32 Introducción a los animales **688**
- 33 Animales protóstomos **712**
- 34 Animales deuteróstomos **737**
- 35 Virus **769**

UNIDAD 7 FUNCIONAMIENTO DE LAS PLANTAS 791

- 36 Forma y función de las plantas **791**
- 37 Transporte de agua y azúcar en las plantas **813**
- 38 Nutrición de las plantas **837**
- 39 Sistemas sensitivos, señales y respuestas de las plantas **857**
- 40 Reproducción de las plantas **892**

UNIDAD 8 FUNCIONAMIENTO DE LOS ANIMALES 913

- 41 Forma y función de los animales **913**
- 42 Equilibrio hídrico y electrolítico en los animales **934**
- 43 Nutrición animal **957**
- 44 Intercambio gaseoso y circulación **978**
- 45 Señales eléctricas en los animales **1006**
- 46 Sistemas sensitivos y movimiento de los animales **1030**
- 47 Señales químicas en los animales **1054**
- 48 Reproducción animal **1079**
- 49 El sistema inmunitario de los animales **1104**

UNIDAD 9 ECOLOGÍA 1125

- 50 Introducción a la ecología **1125**
- 51 Comportamiento **1149**
- 52 Ecología de poblaciones **1173**
- 53 Ecología de comunidades **1196**
- 54 Ecosistemas **1222**
- 55 Biodiversidad y biología de la conservación **1244**

El autor



Scott Freeman obtuvo el título de doctor en Zoología en la Universidad de Washington, y logró después una beca postdoctoral Alfred P. Sloan en evolución molecular en la Universidad de Princeton. Actualmente investiga los conocimientos de la enseñanza y el aprendizaje, en concreto, (1) cómo el aprendizaje activo y las técnicas de enseñanza de los compañeros aumentan el aprendizaje del alumno y mejoran su rendimiento en la introducción a la Biología, y (2) cómo varían las preguntas de exámenes entre los cursos de introducción a la Biología, los exámenes estandarizados de admisión de postgrado y los cursos docentes profesionales. También ha realizado investigaciones en Biología evolutiva, desde el parasitismo en nido hasta la sistemática molecular de la familia de los mirlos. Scott imparte clases de introducción a la Biología en la Universidad de Washington y es el coautor, junto con Jon Herron, del reconocido texto de pregrado *Evolutionary Analysis*.

ASESORES DE UNIDADES

Un grupo de elite de once expertos en contenidos y excelentes profesores trabajó con Scott y Kim en todos los aspectos de la tercera edición. Estos asesores han sido muy valiosos, porque leyeron e interpretaron revisiones, recomendaron la lectura de nuevos artículos sobresalientes, respondieron a las preguntas y aconsejaron sobre muchos temas concretos. La calidad y precisión de este libro son un tributo a su esfuerzo y sabiduría.

Ross Feldberg, *Tufts University* (Unidad 1)

David Wilson, *Parkland College* (Unidad 1)

Paula Lemons, *Duke University* (Unidad 2)

Greg Podgorski, *Utah State University* (Unidades 3 y 4)

George Gilchrist, *College of William and Mary* (Unidad 5)

Brianna Timmerman, *University of South Carolina* (Unidad 6)

Marc Perkins, *Orange Coast College* (Unidad 6)

Michael Black, *California Polytechnic State University*
(Unidades 6 y 8)

Diane Marshall, *University of New Mexico* (Unidad 7)

James M. Ryan, *Hobart and William Smith Colleges* (Unidad 8)

Alan Molumby, *University of Illinois, Chicago* (Unidad 9)


ILUSTRADORA



Kim Quillin reúne el conocimiento de la Biología y el diseño de la información para crear representaciones visuales didácticas y científicamente precisas de los principios de la Biología. Se licenció en Biología en *Oberlin College* y se realizó el doctorado en Biología integradora (como becaria licenciada de la *National Science Foundation*) en la

Universidad de California, Berkeley. Ha enseñado Biología a los alumnos de ambos centros. Tanto los estudiantes como los docentes han alabado los programas de ilustración de Kim para este texto, así como para *Biology: A Guide to the Natural World*, de David Krogh, y *Biology: Science for Life*, de Colleen Belk y Virginia Borden, porque consigue aplicar los principios básicos del diseño de la información para transmitir complejas ideas biológicas de un modo visualmente atractivo.

Prefacio a los docentes

 ESTUDIANTES, también hay un prefacio para vosotros en las páginas anteriores al Capítulo 1. Se llama «Uso de este libro como una herramienta de aprendizaje». Por favor, leedlo, os puede ayudar a organizaros y aprobar este curso. *Scott Freeman*

Este libro es para aquellos docentes que quieran ayudar a sus alumnos a aprender a pensar como un biólogo. El conocimiento de los contenidos, la capacidad para resolver problemas, y el pensamiento analítico que esto supone puede ayudar a los alumnos a ser mejores personas, además de prepararlos para alcanzar el éxito en medicina clínica, investigación científica, medio ambiente, derecho, enseñanza, periodismo y otras carreras.

Un curso cuyo objetivo es pensar y aprender, en vez de simplemente memorizar, es importante porque los estudiantes de Biología de hoy serán los que resuelvan los problemas mañana. Este es el siglo de la Biología, no solo por el increíble ritmo de la investigación, sino también porque muchos de los retos más importantes de hoy en día, como la escasez de recursos, la sobrepoblación, la extinción de especies, la resistencia a fármacos, y el calentamiento global, tienen una naturaleza biológica. El mundo necesita a nuestros alumnos.

Un texto pensado para los alumnos

La primera edición de *Biología* se esforzaba en proporcionar una nueva estrategia para la enseñanza de la Biología, en la que primaba el pensamiento analítico de alto nivel sobre el conocimiento enciclopédico de la Biología. La segunda edición se mantuvo fiel a esta estrategia, pero añadió temas y cambios que hicieron que a los profesores les resultara más sencillo usar el libro. La tercera edición también ha pasado por varias revisiones de expertos y asesores. Con las recomendaciones de cientos de profesores de todo el mundo, hice miles de cambios para que el libro fuera aún más preciso, actualizado y fácil de usar. Pero básicamente, esta edición es totalmente para los estudiantes. Durante los tres últimos años, el equipo del libro y yo hemos usado los conocimientos derivados de la investigación sobre aprendizaje en los estudiantes, así como las aportaciones directas de los alumnos, para crear una mejor herramienta de aprendizaje.

Me sumergí en la bibliografía del aprendizaje en los alumnos, y los miembros del equipo del libro y yo dirigimos docenas de grupos centrales con más de 130 estudiantes. Hicimos las mismas preguntas a los estudiantes, una y otra vez: ¿qué cuestiones son las más difíciles en este capítulo? ¿Qué te ha ayudado a «pillarlo»? ¿Qué te echaba para atrás? ¿Cómo puede enseñar mejor esta figura, o tabla, o pasaje del texto? Nuestro objetivo era crear un texto innovador, atractivo, lleno

de la curiosidad que conduce a investigar, y basado en los datos científicos de cómo aprenden los alumnos.

Nuestras lecturas e investigaciones identificaron bastante rápido dos problemas fundamentales:

1. *A los alumnos principiantes les cuesta captar la información importante.* Este es uno de los hallazgos más llamativos de la investigación sobre cómo aprenden las personas. También es algo que oímos continuamente como docentes. «¿Tenemos que sabernos X?». «¿Entra Y en el examen?» También lo vemos cuando los alumnos vienen al despacho y abren el libro: han subrayado todo. Los estudiantes necesitan ayuda para saber qué material es realmente importante y cuál ofrece detalles adicionales. Esto es crucial para su éxito, porque, si estamos haciendo bien nuestro trabajo, vamos a comprobar si saben lo importante, no los detalles que olvidarán cinco minutos después del examen.
2. *Los alumnos principiantes no saben autoevaluarse.* ¿Cuántas veces te han dicho los alumnos «entendí los conceptos muy bien, pero el examen me salió fatal»? Los estudiantes novatos luchan por comprender cuando no entienden algo. Se sientan en clase o leen el texto y se dicen, «sí, lo entiendo, lo entiendo», pero después fracasan en el examen. Los expertos son mucho más escépticos: se fuerzan a *usar* la información y las ideas antes de estar seguros de que entienden algo.

Básicamente, nuestra tarea es sencilla: necesitamos ayudar a nuestros estudiantes a convertirse en mejores estudiantes. Los textos deberían ayudar a los alumnos a adquirir las habilidades que necesitan para dar el paso de principiante a experto.

Apoyo a los principiantes

El hilo dorado: «aprende»

Nuestra respuesta al problema de «no sé distinguir los puntos principales» es un conjunto de herramientas, destacadas en dorado por todo el texto.

- **Conceptos clave:** listados al principio de cada capítulo. Cuando se presenta material relacionado con esos conceptos clave en el capítulo, se marca con un punto dorado.
- **Repaso del capítulo:** repasa todos los conceptos clave. Así, las ideas importantes de cada capítulo se esbozan al inicio, se desarrollan en detalle y por último se resumen.
- **Cuadros de «Comprueba si lo has entendido»:** aparecen al final de las secciones clave de cada capítulo. Cada cuadro resume brevemente uno o dos puntos fundamentales, las ideas clave que los estudiantes deberían dominar antes de proseguir.

viii Prefacio a los docentes

- **Pasajes resaltados:** ayudan a los alumnos a centrarse en informaciones especialmente importantes a lo largo del texto.
- **Tablas resumen:** reúnen información en un formato compacto, fácil de repasar.

En efecto, el hilo dorado ofrece a los estudiantes directrices expertas para seleccionar y centrarse en los puntos importantes y unificadores de una disciplina plagada de información. Además, y con el mismo espíritu:

- «**Manos señalizadoras**»: en las ilustraciones, funcionan como la mano del profesor en la pizarra, dirigiendo la atención de los alumnos a los puntos principales de una figura.

El hilo azul: «práctica»

Nuestra respuesta al problema de la autoevaluación es un conjunto de preguntas y ejercicios, destacados en azul por todo el texto.

- «**Deberías ser capaz de...**» en el texto: ejercicios sobre cuestiones que profesores y alumnos han identificado como los conceptos más difíciles de cada capítulo.
- **Preguntas y ejercicios en las figuras:** animan a los estudiantes a analizar críticamente la información de figuras y tablas, no solo a aprenderla.
- **Resúmenes de los capítulos:** incluyen problemas y ejercicios de «Deberías ser capaz de...» relacionados con todos los conceptos clave enumerados en el hilo dorado de «aprende».
- **Preguntas al final del capítulo:** están organizadas de acuerdo con la taxonomía del aprendizaje de Bloom, de modo que los estudiantes pueden comprobar lo que saben en los niveles de conocimiento, comprensión y aplicación.

La idea fundamental es que, si los estudiantes realmente comprenden una información o un concepto, deberían ser capaces de aplicarlo y utilizarlo.

Apoyo al aprendizaje visual

Kim Quillin, la ilustradora de este libro, es un talento entre un billón. Reúne una fantástica formación en Biología (doctorada en la Universidad de California, Berkeley), conocimiento de la investigación de Edward Tufte sobre la arquitectura de la información, un impresionante talento artístico y la sensibilidad de una profesora hacia los alumnos.

Los objetivos de Kim en la primera edición fueron construir una narrativa visual que resultara (1) una extensión directa de la narrativa del texto, y (2) que prestara especial atención a los últimos avances en diseño de la información. Por ejemplo, las figuras que ilustran procesos escalonados en Bio-

logía se presentaron en un formato estandarizado, intuitivo y lineal, para ahorrar a los estudiantes los «baldones anti-velocidad» de las composiciones enrevesadas. En todas las figuras, los dibujos, colores y rótulos se colocaron con una precisión quirúrgica para lograr la máxima claridad posible y presentar una clara jerarquía de la información. Y para ayudar a transmitir una voz narrativa a las figuras, Kim integró la «mano señalizadora», inspirada por M.A.R. Koehl, miembro de la *National Academy of Sciences*, como una forma sencilla y amable de destacar información importante o complicada como tendencias de los datos en gráficos, o las implicaciones de los árboles filogenéticos.

La segunda edición permaneció fiel a la filosofía artística original, añadiendo detalles pedidos por los profesores, formalizando los experimentos en cuadros que hacían que el proceso experimental fuera consistente y explícito, y aumentando la viveza y el colorido de los dibujos. Las mejoras en la tercera edición se han centrado en actualizar el contenido de muchas figuras y en refinar la claridad, el impacto y la sencillez para los alumnos.

Apoyo al desarrollo de habilidades

Cuando los profesores escriben los objetivos docentes en los cursos de introducción a la Biología, prestan mucha atención al desarrollo de habilidades, además del énfasis tradicional en el dominio de contenidos y conceptos y el objetivo, más nuevo, de lograr un pensamiento analítico de alto nivel.

Para ayudar al desarrollo de habilidades en la introducción a la Biología, he añadido un grupo de nueve apéndices, llamado BioHabilidades, al final del libro, antes del glosario. Las BioHabilidades están pensadas para proporcionar formación sobre habilidades y técnicas usadas en Biología. Además, algunas de las BioHabilidades deberían ayudar a apuntalar la preparación de los alumnos en matemáticas y química. Se citan en los puntos relevantes del texto. Es importante recomendarlas a los estudiantes que tengan problemas con habilidades concretas.

1. Interpretar gráficos
2. Interpretar árboles filogenéticos
3. Uso de pruebas estadísticas e interpretación de las barras de error estándar
4. Interpretar estructuras químicas
5. Uso de logaritmos
6. Realización de mapas conceptuales
7. Electroforesis para separar moléculas
8. Observar estructuras y procesos microscópicos
9. Combinación de probabilidades

Al servicio de la comunidad de profesores

Nada me emociona más que ver a un profesor entregado trabajando con alumnos motivados. Enseñar y aprender son la esencia de la humanidad, de lo que somos.

Escribo este libro porque es mi manera de contribuir a ese trabajo. Como autor de libros de texto, mi mayor recompensa surge de la interacción con docentes y alumnos motivados de todo el mundo: mediante correos electrónicos, llamadas de teléfono, grupos, revisiones, seminarios y talleres de enseñanza.

Los cursos de introducción a la Biología están sufriendo un cambio lento y estable, pero importante: de un ejercicio basado en la memorización, mayormente pasivo, a un intercambio dinámico y activo que destaca el pensamiento analítico de primer nivel. Este cambio es bueno. Los docentes se sienten estimulados y disfrutan más. Se enfrentan a los problemas de la enseñanza con un marco conceptual de comprobación de hipótesis, recogiendo datos y cambiando el diseño

de los cursos basándose en la evidencia científica. Los estudiantes rinden más y deberían estar mejor preparados para los programas de grado, módulos profesionales y las carreras relacionadas con la Biología. Mi esperanza es que este libro pueda contribuir a ese cambio.

Gracias por tener en cuenta este texto, por tu amor a la Biología, y por tu trabajo por el bien de tus alumnos. Lo que tú haces *sí es importante*.

Scott Freeman
Universidad de Washington

Este libro está dedicado a la mejor profesión del mundo: la enseñanza. Los profesores son como el legendario Johnny Appleseed, plantan semillas, pero casi nunca consiguen ver los árboles ni los frutos. Esta edición se refleja especialmente en cuatro profesores que me impactaron de un modo excepcional: Vern Bailey, Owen Jenkins, Sievert Rohwer y Barbara Wakimoto. Gracias.

Índice de contenidos

1 La Biología y el árbol de la vida 1

- 1.1 **La teoría celular 2**
¿Están compuestos por células todos los organismos? 2
¿De dónde vienen las células? 2
- 1.2 **La teoría de la evolución por la selección natural 4**
¿Qué es la evolución? 4
¿Qué es la selección natural? 4
- 1.3 **El árbol de la vida 6**
Taxonomía lineana 7
Uso de moléculas para conocer el árbol de la vida 8
CUADRO 1.1 Nombres y términos científicos 8
- 1.4 **Práctica de la Biología 11**
¿Por qué las jirafas tienen el cuello largo? Introducción a la comprobación de las hipótesis 11
¿Por qué pican los pimientos chiles? Introducción al diseño experimental 12
REPASO DEL CAPÍTULO 15



UNIDAD 1 LAS MOLÉCULAS DE LA VIDA 18

2 Agua y carbono: la base química de la vida 18

- 2.1 **Los ladrillos de la evolución química 19**
¿Qué átomos están en los organismos? 19
¿Cómo mantienen unidas a las moléculas los enlaces covalentes? 20
¿Cómo se mantienen unidos los compuestos iónicos mediante enlaces iónicos? 21
Algunas moléculas sencillas formadas con H, C, N y O 23
- 2.2 **Los océanos primitivos y las propiedades del agua 25**
¿Por qué es el agua un solvente tan eficaz? 25
¿Cómo se correlaciona la estructura del agua con sus propiedades? 26

Reacciones ácido-base y pH 29

CUADRO 2.1 ¿Qué es un tampón? 30

- 2.3 **Reacciones químicas, evolución química y energía química 31**
¿Cómo se producen las reacciones químicas? 31
¿Qué es la energía? 32
Evolución química: un sistema modelo 32
¿Cómo cambió la energía química durante la evolución química? 36
- 2.4 **La importancia del carbono 38**
Enlaces entre átomos de carbono 38
Grupos funcionales 38
REPASO DEL CAPÍTULO 41

3 Estructura y función de las proteínas 43

- 3.1 **¿Qué hacen las proteínas? 44**
- 3.2 **Experimentos sobre el principio del origen de la vida 45**
- 3.3 **Aminoácidos y polimerización 46**
Estructura de los aminoácidos 46
¿Cómo se unen los aminoácidos para formar las proteínas? 48
- 3.4 **¿Cómo son las proteínas? 52**
Estructura primaria 52
Estructura secundaria 53
Estructura terciaria 54
Estructura cuaternaria 56
Los pliegues y su función 56
CUADRO 3.1 Priones 58
- 3.5 **Enzimas. Introducción a la catálisis 58**
¿Cómo funcionan las enzimas? 60
¿Fue una proteína el primer ente vivo? 64
REPASO DEL CAPÍTULO 65

4 Los ácidos nucleicos y el mundo del RNA 67

- 4.1 **¿Qué es un ácido nucleico? 68**
¿Podría la evolución química conducir a la producción de nucleótidos? 69
¿Cómo se polimerizan los nucleótidos para formar ácidos nucleicos? 69
- 4.2 **Estructura y función del DNA 71**
¿Cómo es la estructura secundaria del DNA? 71
El DNA es una molécula que contiene información 73
¿Es el DNA una molécula catalítica? 74
CUADRO 4.1 El lado humano de la investigación 75
- 4.3 **Estructura y función del RNA 76**
El RNA como molécula contenedora de información 77
¿Es el RNA una molécula catalítica? 77

- 4.4 **La primera forma de vida** 77
REPASO DEL CAPÍTULO 79
- 5 Introducción a los hidratos de carbono** 82
- 5.1 **Los azúcares como monómeros** 83
- 5.2 **Estructura de los polisacáridos** 84
Almidón: un polisacárido de depósito en las plantas 85
Glucógeno: un polisacárido de depósito muy ramificado en los animales 86
Celulosa: un polisacárido estructural de las plantas 86
Quitina: un polisacárido estructural de los hongos y los animales 86
Peptidoglucano: un polisacárido estructural de las bacterias 86
Los polisacáridos y la evolución química 86
CUADRO 5.1 Intolerancia a la lactosa y galactosemia 88
CUADRO 5.2 ¿Cómo matan a las bacterias la penicilina y la cefalosporina? 88
- 5.3 **¿Qué hacen los hidratos de carbono?** 89
Los hidratos de carbono como moléculas estructurales 89
El papel de los hidratos de carbono en la identidad celular 90
El papel de los hidratos de carbono en el depósito de energía 91
REPASO DEL CAPÍTULO 93
- 6 Lípidos, membranas y primeras células** 95
- 6.1 **Lípidos** 96
¿Qué es un lípido? 96
Descripción de tres tipos de lípidos presentes en las células 97
Estructura de los lípidos de membrana 99
- 6.2 **Bicapas de fosfolípidos** 99
Membranas artificiales como un sistema experimental 100
Permeabilidad selectiva de las bicapas lipídicas 101
¿Afecta el tipo de lípido de una membrana a su permeabilidad? 102
¿Por qué afecta la temperatura a la fluidez y la permeabilidad de las membranas? 104
- 6.3 **Por qué atraviesan las moléculas las bicapas lipídicas: difusión y ósmosis** 105
- 6.4 **Proteínas de la membrana** 107
Sistemas para el estudio de las proteínas de membrana 109
¿Cómo afectan las proteínas de la membrana a los iones y las moléculas? 110
REPASO DEL CAPÍTULO 117
- UNIDAD 2 INTERIOR CELULAR** 119
- 7 Interior celular** 119
- 7.1 **¿Qué hay dentro de una célula?** 120
Células procariotas 120
Células eucariotas 122
- ¿Cómo se correlacionan estructura y función? 130
La célula dinámica 131
CUADRO 7.1 ¿Cómo funciona una centrifugadora? 133
- 7.2 **La membrana nuclear: transporte dentro y fuera del núcleo** 134
¿Cómo se importan moléculas al núcleo? 135
- 7.3 **El sistema de endomembranas: producción y transporte de proteínas** 136
Entrada al sistema de endomembranas: hipótesis de la señal 138
Del ER al Golgi 139
¿Qué sucede dentro del aparato de Golgi? 140
¿Cómo se transportan los productos desde el Golgi? 140
- 7.4 **El citoesqueleto dinámico** 141
Filamentos de actina 141
Filamentos intermedios 143
Microtúbulos 144
Cilios y flagelos: movimiento de toda la célula 146
REPASO DEL CAPÍTULO 148
- 8 Interacciones entre células** 150
Estructura y función de una capa extracelular 151
La pared celular de las plantas 152
La matriz extracelular en los animales 153
- 8.2 **¿Cómo se conectan y comunican las células adyacentes?** 154
Uniones intercelulares 155
CUADRO 8.1 ¿Qué sucede cuando la matriz extracelular es defectuosa? 156
Orificios intercelulares 161
- 8.3 **¿Cómo se comunican las células lejanas?** 161
Las hormonas son mensajeros de largo recorrido 162
Recepción de la señal 162
Procesamiento de la señal 163
Respuesta a la señal 167
Desactivación de la señal 167
REPASO DEL CAPÍTULO 168
- 9 Respiración celular y fermentación** 170
- 9.1 **Naturaleza de la energía química y reacciones redox** 171
¿Cómo impulsa el ATP las reacciones endergónicas? 172
¿Qué es una reacción redox? 173
- 9.2 **Revisión de la respiración celular** 175
Procesamiento de la glucosa: glucólisis 176
Procesamiento del piruvato 176
Ciclo de Krebs 176
Transporte de electrones 176
Métodos de producción del ATP 178
- 9.3 **Glucólisis** 180
Análisis detallado de las reacciones glucolíticas 180
¿Cómo se regula la glucólisis? 181
- 9.4 **Procesamiento del piruvato** 182
- 9.5 **El ciclo de Krebs** 183
¿Cómo se regula el ciclo de Krebs? 185
¿Qué sucede con el NADH y el FADH₂? 186

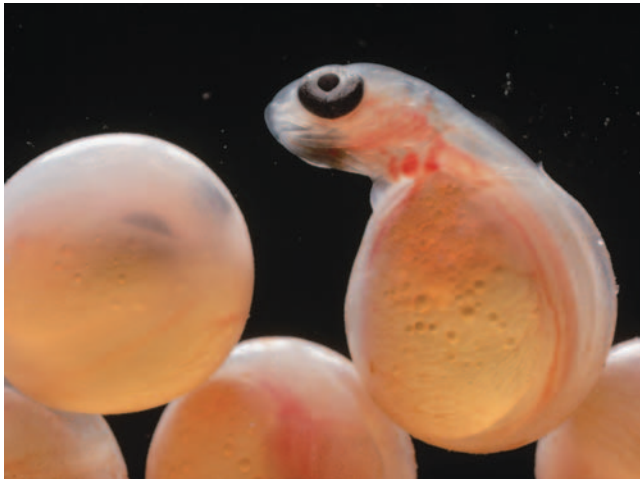
xii Índice de contenidos

- 9.6 Transporte de electrones y quimiósmosis 187**
Componentes de la cadena de transporte de electrones **187**
Hipótesis quimiósmótica **188**
¿Cómo se organiza la cadena de transporte de electrones? **189**
El descubrimiento de la ATP sintasa **190**
Fosforilación oxidativa **191**
- 9.7 Fermentación 192**
- 9.8 ¿Cómo interacciona la respiración celular con otras vías metabólicas? 194**
Procesamiento de proteínas y grasas como combustible **194**
Las vías anabólicas sintetizan moléculas cruciales **195**
REPASO DEL CAPÍTULO **196**
- 10 Fotosíntesis 198**
- 10.1 Resumen de la fotosíntesis 199**
Fotosíntesis: dos grupos de reacciones conectados **199**
Estructura del cloroplasto **200**
CUADRO 10.1. Tipos de plastidios **201**
- 10.2 ¿Cómo captura la clorofila la energía lumínica? 201**
Los pigmentos fotosintéticos absorben la luz **202**
CUADRO 10.2. ¿Cómo miden los investigadores el espectro de absorción? **204**
Cuando se absorbe la luz, los electrones pasan a estar «excitados» **205**
- 10.3 El descubrimiento de los fotosistemas I y II 207**
¿Cómo funciona el fotosistema II? **208**
¿Cómo funciona el fotosistema I? **210**
El esquema Z: los fotosistemas I y II trabajan juntos **211**
- 10.4 ¿Cómo se reduce el dióxido de carbono para producir glucosa? 213**
Ciclo de Calvin **213**
El descubrimiento del rubisco **215**
¿Cómo se transporta el dióxido de carbono al rubisco? **215**
¿Qué sucede con el azúcar producido por la fotosíntesis? **218**
REPASO DEL CAPÍTULO **219**
- 11 El ciclo celular 222**
- 11.1 Mitosis y ciclo celular 223**
Fase M e interfase **224**
El descubrimiento del ciclo celular **225**
El descubrimiento de las fases gap **225**
CUADRO 11.1 Métodos de cultivo celular **225**
- 11.2 ¿Cómo tiene lugar la mitosis? 227**
Sucesos en la mitosis **227**
Citocinesis **229**
CUADRO 11.2 ¿Cómo se dividen las bacterias? **230**
¿Cómo se mueven los cromosomas durante la mitosis? **232**
- 11.3 Control del ciclo celular 233**
El descubrimiento de las moléculas reguladoras del ciclo celular **233**
Puntos de control del ciclo celular **236**
- 11.4 Cáncer: división celular fuera de control 237**
Propiedades de las células cancerígenas **238**
El cáncer requiere la pérdida de control del ciclo celular **238**
REPASO DEL CAPÍTULO **240**
- UNIDAD 3 ESTRUCTURA Y EXPRESIÓN CELULAR 243**
- 12 Meiosis 243**
- 12.1 ¿Cómo ocurre la meiosis? 244**
Una visión general de la meiosis **245**
Las fases de la meiosis I **249**
Las fases de la meiosis II **250**
Un acercamiento a los hechos clave en la profase de la meiosis I **250**
CUADRO 12.1. Técnicas de cariotipado **252**
- 12.2 Las consecuencias de la meiosis 254**
Cromosomas y herencia **254**
¿Cómo produce variación genética la separación y la distribución de los cromosomas homólogos? **255**
El rol del sobrecruzamiento **255**
CUADRO 12.2. ¿Cómo ocurre la recombinación en bacterias? **256**
¿Cómo afecta la fecundación a la variación genética? **257**
- 12.3 ¿Por qué existe la meiosis? ¿Por qué el sexo? 258**
La paradoja del sexo **258**
La hipótesis de la selección purificadora **259**
La hipótesis del cambio ambiental **259**
- 12.4 Errores en la meiosis 260**
¿Cómo ocurren los errores? **261**
¿Por qué ocurren errores? **262**
REPASO DEL CAPÍTULO **263**
- 13 Mendel y los genes 265**
- 13.1 Experimentos de Mendel con un rasgo único 266**
¿Qué preguntas intentaba responder Mendel? **266**
Los guisantes son el primer organismo modelo de la Genética **266**
Herencia de un rasgo único **268**
Naturaleza y comportamiento de los determinantes hereditarios **269**
Comprobación del modelo **271**
- 13.2 Experimentos de Mendel con dos rasgos 272**
Un cruzamiento de prueba para confirmar las predicciones **272**
- 13.3 Teoría cromosómica de la herencia 274**
- 13.4 Comprobación y extensión de la teoría cromosómica 276**
Descubrimiento de los cromosomas sexuales **276**
Herencia ligada a X y la teoría cromosómica **277**
¿Qué sucede cuando los genes están en el mismo cromosoma? **278**
- 13.5 Extensión de las leyes de Mendel 281**
Alelos múltiples y rasgos polimorfos **282**
Dominancia incompleta y codominancia **282**
Pleiotropía **283**

- Los genes están influenciados por el ambiente físico y el ambiente genético **283**
 Rasgos cuantitativos **284**
- 13.6 Las leyes de Mendel en las personas 286**
 Los alelos, ¿son dominantes o recesivos? **287**
 El rasgo, ¿es autosómico o ligado al sexo? **288**
 REPASO DEL CAPÍTULO **289**
- 14 DNA y genes: síntesis y reparación 295**
- 14.1 El DNA como material hereditario 296**
 ¿Es el DNA el material genético? **297**
- 14.2 Comprobación de las primeras hipótesis acerca de la síntesis del DNA 299**
 El experimento de Meselson-Stahl **300**
- 14.3 Modelo integral de la síntesis del DNA 303**
 ¿Cómo empieza la replicación? **303**
 ¿Cómo se abre y se estabiliza la hélice? **304**
 ¿Cómo se sintetiza la hebra conductora? **304**
 ¿Cómo se sintetiza la hebra retrasada? **305**
- 14.4 Replicación de los extremos de los cromosomas lineales 308**
- 14.5 Reparación de errores y daños 310**
 ¿Cómo corrige pruebas la DNA polimerasa? **310**
 Reparación de la escisión de nucleótidos **311**
 Xeroderma pigmentosum: estudio de un caso **312**
 REPASO DEL CAPÍTULO **313**
- 15 Funcionamiento de los genes 316**
- 15.1 ¿Qué hacen los genes? 317**
- 15.2 El dogma central de la Biología molecular 319**
 El RNA como intermediario entre genes y proteínas **319**
 El dogma central **320**
- 15.3 El código genético 322**
 ¿Cuántas letras tiene una palabra del código genético? **322**
 ¿Cómo descifraron el código los investigadores? **324**
CUADRO 15.1. Evolución del código genético 326
 REPASO DEL CAPÍTULO **326**
- 16 Transcripción y traducción 329**
- 16.1 Transcripción en bacterias 330**
 Estructura y función de la RNA polimerasa **331**
 Iniciación: ¿cómo comienza la transcripción? **331**
 Elongación y terminación **332**
- 16.2 Transcripción y procesamiento del RNA en los eucariotas 333**
CUADRO 16.1. Toxinas y transcripción 334
 El asombroso descubrimiento de los genes eucariotas en piezas **335**
 Exones, intrones, y corte y empalme del RNA **335**
 Añadir caperuzas y colas a los transcritos **336**
- 16.3 Introducción a la traducción 337**
 Los ribosomas son el lugar de síntesis de proteínas **337**
 ¿Cómo especifica un triplete del mRNA un aminoácido? **339**
- 16.4 El papel del RNA transferente 339**
 ¿Cómo son los tRNA? **340**
 ¿Cuántos tRNA existen? **341**
- 16.5 Ribosomas y mecanismos de traducción 342**
 Iniciación **343**
 Elongación **344**
 Terminación **345**
- 16.6 ¿Cuál es la base molecular de la mutación? 347**
 Mutación puntual **347**
 Mutaciones a nivel cromosómico **349**
 REPASO DEL CAPÍTULO **350**
- 17 Control de la expresión génica en bacterias 352**
- 17.1 La regulación génica y el flujo de información 353**
 Mecanismos de regulación: descripción **353**
 El metabolismo de la lactosa: un sistema modelo **354**
- 17.2 Identificación de los genes implicados en el metabolismo de la lactosa 355**
 ¿Cómo se encontraron los genes? **355**
 Diferentes clases de mutaciones en el metabolismo de la lactosa **356**
 Varios genes están implicados en el metabolismo de la lactosa **357**
- 17.3 Mecanismos del control negativo: descubrimiento del represor 358**
 El operón lac **358**
 ¿Por qué ha sido tan importante el modelo del operón lac? **360**
 Un nuevo giro en el control negativo: comparación entre los operones trp y lac **360**
CUADRO 17.1. La huella del DNA 361
- 17.4 Mecanismos de control positivo: la represión catabólica 362**
 ¿Cómo influye la glucosa en la formación del complejo CAP-cAMP? **362**
- 17.5 El operador y el represor: una introducción a la unión de proteínas al DNA 365**
 ¿Cómo se encontró al operador? **365**
 ¿Cómo se une el represor al operador? **366**
 ¿Qué será lo siguiente? **367**
 REPASO DEL CAPÍTULO **367**
- 18 Control de la expresión génica en eucariotas 370**
- 18.1 Mecanismos de regulación génica: repaso general 371**
- 18.2 DNA eucariota y regulación de la expresión génica 372**
 ¿Cómo se estructura la cromatina? **372**
 Pruebas de que la estructura de la cromatina está alterada en los genes activos **373**
 ¿Cómo se altera la cromatina? **373**
 Las modificaciones de la cromatina pueden heredarse **374**
- 18.3 Secuencias reguladoras y proteínas reguladoras 374**
 Algunas secuencias reguladoras están cerca del promotor **375**

xiv Índice de contenidos

- Algunas secuencias reguladoras están lejos del promotor **375**
¿Qué papel desempeñan las proteínas reguladoras? **377**
- 18.4** **Iniciación de la transcripción 379**
- 18.5** **Control postranscripcional 380**
Ajuste alternativo de los mRNA **381**
Estabilidad del mRNA y la interferencia de RNA **381**
¿Cómo se controla la traducción? **382**
Control postraducción **383**
Una retrospectiva de 50 años: ¿en qué se parecen la expresión génica de bacterias y la de eucariotas? **383**
- 18.6** **Relación entre el cáncer y los defectos de la regulación génica 384**
REPASO DEL CAPÍTULO **386**
- 19** **Análisis e ingeniería genética 389**
- 19.1** **Uso de las técnicas del DNA recombinante para producir proteínas: el intento de curar el enanismo hipofisario 390**
¿Por qué fracasaron los primeros intentos de tratar la enfermedad? **390**
Tecnología del DNA recombinante para producir una hormona del crecimiento segura **391**
Consideraciones éticas acerca de la hormona del crecimiento recombinante **395**
- 19.2** **Otra estrategia para la clonación: la reacción en cadena de la polimerasa 395**
PCR en acción: estudio del DNA fósil **397**
CUADRO 19.1 Transferencia Southern **398**
- 19.3** **Secuenciación de DNA por el método didesoxi 399**
- 19.4** **Localización de genes por su posición: la historia de la enfermedad de Huntington 401**
¿Cómo se encontró el gen de la enfermedad de Huntington? **401**
¿Cuáles son los beneficios de encontrar el gen de una enfermedad? **404**
Consideraciones éticas acerca de las pruebas genéticas **405**
- 19.5** **¿Puede curar la terapia génica enfermedades hereditarias en las personas? Investigaciones sobre trastornos inmunitarios graves 405**
¿Cómo se pueden introducir nuevos alelos en células humanas? **406**
Terapia génica en la inmunodeficiencia ligada a X **408**
Consideraciones éticas acerca de la terapia génica **409**
- 19.6** **Biotecnología en la agricultura: la creación del arroz dorado 409**
El arroz como planta diana **410**
Síntesis del β -caroteno en el maíz **410**
El sistema de transformación de Agrobacterium **410**
Uso del plásmido Ti para producir arroz dorado **411**
REPASO DEL CAPÍTULO **412**
- 20** **Genómica 415**
- 20.1** **Secuenciación de genomas completos 416**
¿Cómo se secuencian genomas completos? **416**
¿Qué genomas se están secuenciando y por qué? **417**
¿Qué secuencias son genes? **418**
- 20.2** **Genomas de bacterias y arqueas 419**
Evolución natural de los genomas de procariotas **419**
Pruebas de la transferencia lateral de genes **420**
- 20.3** **Genomas eucariotas 421**
Evolución natural: tipos de secuencias **421**
Duplicación de genes y el origen de las familias génicas **424**
¿Qué hemos aprendido del Proyecto del genoma humano? **426**
- 20.4** **Genómica y proteómica funcionales 428**
¿Qué es la genómica funcional? **428**
¿Qué es la proteómica? **429**
- 20.5** **¿Puede ayudar la genómica a mejorar la salud y el bienestar humanos? 430**
Identificación de posibles dianas farmacológicas **430**
Diseño de vacunas **431**
Búsqueda de genes asociados a enfermedades hereditarias: el proyecto HapMap **431**
REPASO DEL CAPÍTULO **431**
- UNIDAD 4** **BIOLOGÍA DEL DESARROLLO 434**
- 21** **Principios del desarrollo 434**
- 21.1** **Cuatro procesos esenciales del desarrollo 435**
Movimiento y expansión celulares **435**
Diferenciación celular **436**
CUADRO 21.1. El lado humano de la investigación **437**
Interacciones intercelulares **438**
- 21.2** **El papel de la expresión génica en el desarrollo 439**
¿Son equivalentes las células animales diferenciadas genéticamente? **439**
CUADRO 21.2. ¿Clonación humana? **439**
¿Cuál es el nivel de control más importante sobre la expresión génica? **440**
- 21.3** **¿Qué desencadena la expresión génica diferencial? 440**
Los reguladores maestros establecen los principales ejes corporales **441**
Los genes reguladores proporcionan una información posicional cada vez más específica **444**
Las señales intercelulares y los genes reguladores se han conservado evolutivamente **446**
Las vías comunes de señalización se utilizan en muchos contextos **447**
- 21.4** **Por debajo de los cambios en las vías de desarrollo subyacen cambios evolutivos 447**
REPASO DEL CAPÍTULO **449**
- 22** **Introducción al desarrollo animal 451**
- 22.1** **Gametogénesis 452**
Estructura y función del esperma **452**
Estructura y función del óvulo **453**
- 22.2** **Fecundación 454**
La fecundación en los erizos de mar **454**
La fecundación de los mamíferos **457**



22.3 Segmentación 457

Variación en los patrones de la segmentación 457

¿Qué papel desempeñan los determinantes citoplasmáticos? 458

CUADRO 22.1. ¿Qué ocurre durante la segmentación en seres humanos? 459

22.4 Gastrulación 460

22.5 Organogénesis 462

Organización del mesodermo en somitas: precursores de los músculos, el esqueleto y la piel 462

Diferenciación de células musculares 464

REPASO DEL CAPÍTULO 465

23 Introducción al desarrollo de las plantas 467

23.1 Polinización y fecundación 469

23.2 Embriogénesis 470

¿Qué ocurre durante la embriogénesis? 470

¿Qué genes y proteínas establecen los ejes del organismo? 472

23.3 Desarrollo vegetativo 473

Los meristemas son responsables del continuo crecimiento y desarrollo 473

¿Qué genes y proteínas determinan la forma de las hojas? 474

23.4 Desarrollo reproductivo 475

El meristema floral y la flor 475

¿Qué genes controlan el desarrollo de las flores? 476

REPASO DEL CAPÍTULO 478

UNIDAD 5 PROCESOS Y MODELOS EVOLUTIVOS 481

24 Evolución por selección natural 481

24.1 La evolución del pensamiento evolucionista 482

CUADRO 24.1. ¿Por qué Darwin se lleva la mayor parte de la fama? 483

24.2 La pauta de evolución: ¿han cambiado las especies con el tiempo? 484

Pruebas del cambio a lo largo del tiempo 484

Pruebas de que las especies están relacionadas 486

La evolución es el cambio en el tiempo 489

24.3 El proceso de evolución: ¿cómo funciona la selección natural? 490

24.4 La evolución en acción: investigación actual sobre la selección natural 491

¿Cómo se volvió resistente a los antibióticos

Mycobacterium tuberculosis? 491

¿Por qué están cambiando el tamaño y la forma del pico, además del tamaño del cuerpo, de los pinzones de las Galápagos? 493

24.5 La naturaleza de la selección natural y la aptitud 495

La selección actúa sobre los individuos, pero el cambio evolutivo se produce en las poblaciones 496

La evolución no tiene un objetivo ni es progresiva 496

Los animales no actúan por el bien de la especie 497

No todos los rasgos son adaptativos 497

CUADRO 24.2 ¿Qué frecuencias de alelos cambiaron en el pico de los pinzones? 499

REPASO DEL CAPÍTULO 500

25 Procesos evolutivos 503

25.1 Análisis del cambio en las frecuencias de los alelos: el principio de Hardy-Weinberg 504

El modelo de Hardy-Weinberg realiza suposiciones importantes 504

¿Cómo se utiliza el principio de Hardy-Weinberg como hipótesis nula? 506

25.2 Tipos de selección natural 508

Selección direccional 508

Selección estabilizadora 509

Selección disruptiva (o transformadora) 510

25.3 Deriva genética 511

Estudios experimentales sobre la deriva genética 512

Deriva genética en las poblaciones naturales 513

25.4 Flujo génico 514

25.5 Mutación 516

La mutación como mecanismo evolutivo 516

¿Qué función desempeña la mutación en el cambio evolutivo? 516

25.6 Apareamiento no aleatorio 518

Endogamia 518

Selección sexual 520

REPASO DEL CAPÍTULO 524

26 Especiación 526

26.1 ¿Cómo se definen e identifican las especies? 527

El concepto biológico de especie 527

El concepto morfológico de especie 527

El concepto filogenético de especie 528

Definiciones de especie en acción: el caso del gorrión costero oscuro 529

26.2 Aislamiento y divergencia en alopatria 531

La dispersión y la colonización aíslan poblaciones 531

La vicarianza aísla las poblaciones 532

xvi Índice de contenidos

- 26.3 **Aislamiento y divergencia en simpatria 533**
¿Puede la selección natural causar especiación aun cuando sea posible el flujo génico? **533**
¿Cómo puede la poliploidía conducir a la especiación? **534**
- 26.4 **¿Qué ocurre cuando entran en contacto poblaciones aisladas? 537**
Refuerzo **538**
Zonas híbridas **538**
Nuevas especies por medio de la hibridación **538**
REPASO DEL CAPÍTULO **541**
- 27 La filogenésis y la historia de la vida 543**
- 27.1 **Herramientas para el estudio de la historia: los árboles filogenéticos 543**
¿Cómo calculan las filogenias los investigadores? **544**
- 27.2 **Herramientas para el estudio de la historia: el registro fósil 548**
CUADRO 27.1. El reloj molecular 552
- 27.3 **La explosión cámbrica 554**
Fósiles cámbricos: una visión general **554**
Los microfósiles de Doushantuo **554**
La fauna en Ediacara **555**
La fauna de Burgess Shale **555**
¿Pudieron las duplicaciones génicas desencadenar la explosión cámbrica? **556**
- 27.4 **Radiaciones adaptativas 558**
Oportunidad ecológica como desencadenante **558**
Innovación morfológica como desencadenante **560**
- 27.5 **Extinciones en masa 560**
¿En qué se diferencian las extinciones masivas de las de fondo? **561**
CUADRO 27.2. La extinción de final del pérmico 561
¿Qué acabó con los dinosaurios? **562**
REPASO DEL CAPÍTULO **564**
- UNIDAD 6 LA DIVERSIFICACIÓN DE LA VIDA 566**
- 28 Bacterias y arqueas 566**
- 28.1 **¿Por qué los biólogos estudian las bacterias y las arqueas? 568**
Algunas bacterias provocan enfermedades **568**
Las bacterias pueden limpiar la contaminación **569**
Extremófilos **570**
¿En qué medida afectan las células pequeñas al cambio global? **571**
- 28.2 **¿Cómo estudian los biólogos las bacterias y las arqueas? 573**
Utilización de cultivos de enriquecimiento **573**
Utilización del secuenciamiento directo **574**
Evaluación de filogenias moleculares **575**
CUADRO 28.1. Un organismo modelo: Escherichia coli 576
- 28.3 **¿Qué ocurre en la diversificación de los dominios Bacteria y Archaea? 578**
Diversidad morfológica **578**
Diversidad metabólica **579**
- 28.4 **Linajes fundamentales de las bacterias y las arqueas 584**
Bacterias **584**
■ Bacteria > Firmicutes **585**
■ Bacteria > Spirochaetes (Espiroquetas) **585**
■ Bacteria > Actinobacteria **586**
■ Bacteria > Cyanobacteria **586**
■ Bacteria > Chlamydiales **587**
■ Bacteria > Proteobacteria **587**
CUADRO 28.2. Transferencia lateral de genes y diversidad metabólica en bacterias 588
Arqueas **589**
■ Bacteria > Crenarchaeota **589**
■ Bacteria > Euryarchaeota **590**
REPASO DEL CAPÍTULO **590**
- 29 Protistas 593**
- CUADRO 29.1. ¿Cómo se deberían llamar las ramas principales del árbol de la vida? 594**
- 29.1 **¿Por qué los biólogos estudian los protistas? 595**
Impacto en la salud y el bienestar de los seres humanos **595**
Importancia ecológica de los protistas **597**
- 29.2 **¿Cómo estudian los biólogos los protistas? 599**
Microscopía: estudio de la estructura celular **599**
Evaluación de filogenias moleculares **600**
Descubrimiento de nuevos linajes mediante el secuenciamiento directo **601**
CUADRO 29.2. Un organismo modelo: Dictyostelium discoideum 602
- 29.3 **¿Qué ocurre en la diversificación de los protistas? 603**
¿Qué innovaciones morfológicas evolucionaron en los protistas? **603**
¿Cómo encuentran alimentos los protistas? **607**
CUADRO 29.3. ¿Por qué los eucariotas pueden tener unas células tan grandes? 608
¿Cómo se mueven los protistas? **611**
¿Cómo se reproducen los protistas? **612**
- 29.4 **Linajes clave de protistas 615**
Excavata **615**
■ Excavata > Diplomonadida **616**
■ Excavata > Parabasalida **616**
Discicristata **617**
Discicristata > Euglenida **617**
Alveolata **617**
■ Alveolata > Apicomplexa **617**
■ Alveolata > Ciliata **618**
■ Alveolata > Dinoflagella **618**
Stramenopila (Heterokonta) **619**
■ Stramenopila > Diatomeas **619**
■ Stramenopila > Oomycota (mohos acuáticos) **620**
■ Stramenopila > Phaeophyta (algas marrones) **620**
Rhizaria **621**
■ Rhizaria > Foraminifera **612**
Plantae **621**
■ Plantae > Rhodophyta (Algas rojas) **622**
Amoebozoa **622**
■ Amoebozoa > Myxogastriada (Mohos mucilaginosos plasmodiales) **623**
REPASO DEL CAPÍTULO **623**

- 30 Plantas verdes 626**
- 30.1 ¿Por qué estudian los biólogos las plantas verdes? 627**
Las plantas proporcionan servicios al ecosistema **627**
Las plantas proveen alimento, combustible, fibra, material de construcción y medicinas **628**
- 30.2 ¿Cómo estudian los biólogos las plantas verdes? 630**
Análisis de rasgos morfológicos **631**
CUADRO 30.1. Un organismo modelo: Arabidopsis thaliana 631
Uso del registro fósil **633**
Evaluación de filogenias moleculares **634**
- 30.3 ¿Qué sucedió durante la diversificación de las plantas verdes? 636**
La transición a la tierra: ¿cómo se adaptaron las plantas a lugares secos? **636**
La transición a la tierra II: ¿cómo se reproducen las plantas bajo condiciones secas? **639**
La radiación de las angiospermas **649**
- 30.4 Linajes clave de plantas verdes 650**
Algas verdes **650**
■ Algas verdes > Coleochaetophyceae (Coleochaetes) **651**
■ Algas verdes > Ulvophyceae (Ulvophytes) **652**
■ Algas verdes > Charophyceae (Carofíceas) **652**
Plantas no vasculares (briofitas) **653**
■ Plantas no vasculares > Briophyta (Musgos) **653**
■ Plantas no vasculares > Hepaticophyta (Hepáticas) **654**
■ Plantas no vasculares > Anthoceroophyta (Antocerotas) **654**
Plantas vasculares sin semillas **655**
■ Plantas vasculares > Lycophyta (Licofitas) **655**
■ Plantas vasculares > Psilotophyta (Psilotum nudum) **656**
■ Plantas vasculares > Sphenophyta (o Equisetophyta) (Cola de caballo) **656**
■ Plantas vasculares > Pteridophyta (Helechos) **657**
Plantas con semillas **658**
■ Plantas con semillas > Gimnospermas > Cycadophyta (Cicadas) **658**
■ Plantas con semillas > Gimnospermas Ginkgophyta (Ginkgos) **659**
■ Plantas con semillas > Gimnospermas > Gnetophyta (Gnetofitas) **659**
■ Plantas con semillas > Gimnospermas > Pinophyta (Pinos, píceas, abetos) **660**
■ Plantas con semillas > Gimnospermas > Otras coníferas (secuoyas, enebros, tejos) **660**
■ Plantas con semillas > Anthophyta (Angiospermas) **661**
REPASO DEL CAPÍTULO **662**
- 31 Hongos 664**
- 31.1 ¿Por qué los biólogos estudian los hongos? 665**
Los hongos proporcionan nutrientes a las plantas terrestres **665**
Los hongos aceleran el ciclo del carbono en la tierra **665**
Impacto económico de los hongos **667**
Los hongos son organismos modelo clave en genética eucariota **667**
- 31.2 ¿Cómo estudian los biólogos los hongos? 668**
Análisis de los rasgos morfológicos **668**
Evaluación de la filogenia molecular **670**
Estudios experimentales sobre mutualismo **672**
- 31.3 Variaciones en la diversificación de los hongos 673**
Los hongos participan en diversos tipos de mutualismo **674**
¿Qué adaptaciones hacen que los hongos sean unos descomponedores tan efectivos? **676**
Variación en los ciclos vitales **677**
- 31.4 Linajes clave de hongos 680**
Chytridiomycotas **681**
Mycrosporidios **681**
Zygomycota **682**
Glomeromycota **683**
Basidiomycota (hongos en garrote) **683**
Ascomycota (hongos en saco) **684**
■ Ascomycota > formadores de líquen **684**
Ascomycota no formadores de líquenes **684**
REPASO DEL CAPÍTULO **685**
- 32 Introducción a los animales 688**
- 32.1 ¿Por qué los biólogos estudian a los animales? 689**
- 32.2 ¿Cómo estudian los biólogos a los animales? 690**
Análisis morfológico comparativo **690**
CUADRO 32.1 Un organismo modelo: Hydra 692
Valoración de las filogenias moleculares **696**
- 32.3 ¿Qué sucede con la diversificación de los animales? 698**
Alimentación **699**
Desplazamiento **702**
Reproducción y ciclos vitales **704**
- 32.4 Linajes clave: grupos basales 706**
Porifera (Esponjas) **707**
Cnidaria (medusas, corales, anémonas, hidroides) **708**
Ctenophora («portadores de peines» **709**)
Acoelomorpha **709**
REPASO DEL CAPÍTULO **710**
- 33 Animales protóstomos 712**
CUADRO 33.1. Organismos modelo: Caenorhabditis elegans y Drosophila melanogaster 713
- 33.1 Descripción general de la evolución de los protóstomos 714**
¿Qué es un lofotrocozo? **714**
¿Qué es un ecdisozo? **715**
- 33.2 La diversificación de los protóstomos 716**
¿Cómo varían los planes corporales en los filos? **716**
Transición del agua a la tierra **718**
¿Cómo se alimentan, desplazan y reproducen los protóstomos? **719**
- 33.3 Linajes clave: lofotrocozoos 721**
■ Lofotrocozoos > Rotíferos **722**
■ Lofotrocozoos > Platelminfos (gusanos planos) **722**
■ Lofotrocozoos > Anélidos (gusanos segmentados) **724**
Mollusca (moluscos) **725**
■ Moluscos > Bivalvos (almejas, mejillones, veneras, ostras) **725**
■ Moluscos > Gasterópodos (caracoles, babosas, nudibranchios) **726**
■ Moluscos > Poliplacóforos (quitones) **727**
■ Moluscos > Cefalópodos (nautilus, sepias, calamares, pulpos) **727**

xviii Índice de contenidos

- 33.4 Linajes clave: ecdisozoos 728**
- Ecdisozoos > Nematodos (gusanos redondos) 729
 - Arthropoda (artrópodos) 729
 - Artrópodos > Miriápodos (milpiés, ciempiés) 730
 - Artrópodos > Quelicerados (arañas, garrapatas, ácaros, cangrejos herradura, típulas, escorpiones) 730
 - Artrópodos > Insecta (insectos) 731
 - Artrópodos > Crustáceos (gambas, langostas, cangrejos, percebes, isópodos, copépodos) 734
- REPASO DEL CAPÍTULO 735
- 34 Animales deuteróstomos 737**
- 34.1 Evolución de los deuteróstomos 738**
- ¿Qué es un equinodermo? 738
 - ¿Qué es un cordado? 740
 - ¿Qué es un vertebrado? 741
- 34.2 Evolución de los vertebrados 741**
- Registro fósil de los vertebrados 741
 - Evaluación de filogenias moleculares 743
 - CUADRO 34.1. ¿Qué es un pez? 744**
- 34.3 ¿Qué sucede en la diversificación de los deuteróstomos? 744**
- Alimentación 745
 - Desplazamiento 746
 - Reproducción 747
 - CUADRO 34.2. La evolución del vuelo de las aves 748**
- 34.4 Linajes clave: equinodermos 751**
- Equinodermos > Asteroidea (estrellas de mar) 752
 - Equinodermos > Equinos (erizos de mar y galletas de mar) 752
- 34.5 Linajes clave: cordados 753**
- Cordados > Urocordados (tunicados) 753
 - Cordados > Cefalocordados (peces lanceta) 754
 - Cordados > Craneados > Mixines (peces agnatos) y Petromizóntidos (lampreas) 754
 - Cordados > Vertebrados > Condrictios (tiburones, rayas y quimeras) 755
 - Cordados > Vertebrados > Actinopteigios (peces óseos) 756
 - Cordados > Vertebrados > Sarcopterigios > Actinistia (celacantos) y Dipnoos (peces pulmonados) 756
 - Cordados > Vertebrados > Anfibios (ranas, salamandras y caecilias) 757
 - Mammalia (mamíferos) 757
 - Mamíferos > Monotremas (ornitorrincos, osos hormigueros espinosos) 758
 - Mamíferos > Marsupiales 759
 - Mamíferos > Euterios (mamíferos placentarios) 759
 - Reptilia (tortugas, serpientes y lagartos, cocodrilos, pájaros) 760
 - Reptiles > Testudinos (tortugas) 760
 - Reptiles > Lepidosauros (lagartos, serpientes) 761
 - Reptiles > Crocodilios (cocodrilos, caimanes) 761
 - Reptiles > Aves 762
- 34.6 Linajes clave: la expansión de los homínidos 762**
- Primates 762
 - Seres humanos fósiles 763
 - La hipótesis «fuera de África» 766
- REPASO DEL CAPÍTULO 767

- 35 Virus 769**
- 35.1 ¿Por qué los biólogos estudian los virus? 770**
- Epidemias víricas recientes en humanos 771
 - Epidemias víricas actuales en los humanos: HIV 771
- 35.2 ¿Cómo estudian los virus los biólogos? 772**
- Análisis de rasgos morfológicos 773
 - Análisis de la variación de los ciclos de crecimiento: crecimiento por replicación y crecimiento latente 774
 - CUADRO 35.1. ¿Cómo se desarrollan las vacunas? 775**
 - Análisis de las fases del ciclo de replicación 775
 - CUADRO 35.2. Cócteles de fármacos para el HIV y la evolución de la resistencia a los fármacos 782**
- 35.3 ¿Qué ocurre durante la diversificación de los virus? 782**
- La naturaleza del material genético vírico 783
 - ¿De dónde vienen los virus? 783
 - Virus emergentes, enfermedades emergentes 784
 - CUADRO 35.3. ¿Dónde se originó el HIV? 785**
- 35.4 Linajes clave de virus 786**
- Virus de DNA de doble hebra (dsDNA) 787
 - Virus de RNA de transcripción inversa (retrovirus) 787
 - Virus de RNA de doble hebra (dsRNA) 788
 - Virus de RNA de una sola hebra de sentido negativo ([–]ssRNA) 788
 - Virus de RNA de una sola hebra de sentido positivo ([+]ssRNA) 789
- REPASO DEL CAPÍTULO 789

UNIDAD 7 FUNCIONAMIENTO DE LAS PLANTAS 791

- 36 Forma y función de las plantas 791**
- 36.1 Forma de las plantas: estructuras con muchas variaciones 792**
- El sistema radicular 793
 - Sistema vascular o tallo 795
 - La hoja 797
- 36.2 El crecimiento primario 800**
- ¿Cómo producen los meristemas el cuerpo primario de la planta? 800
 - Una mirada en profundidad a las células y los tejidos del cuerpo primario de la planta 802
- 36.3 El crecimiento secundario 807**
- ¿Qué surge del cámbium vascular? 808
 - ¿Qué surge del cámbium suberoso? 809
 - La estructura de un tronco de árbol 809
- REPASO DEL CAPÍTULO 811
- 37 Transporte de agua y azúcar en las plantas 813**
- 37.1 Potencial hídrico y movimiento del agua 814**
- ¿Qué factores afectan al potencial hídrico? 814
 - Cálculo del potencial hídrico 815
 - CUADRO 37.1. ¿Cómo pueden las plantas adaptarse a sobrevivir en suelos salinos? 815**
 - Potencia hídrico en suelos, plantas y atmósfera 816
 - CUADRO 37.2. ¿Cómo se adaptan las plantas a los suelos secos? 818**

- 37.2 **¿Cómo se mueve el agua desde la raíz hasta los brotes? 819**
 Presión radicular y transporte a corta distancia **819**
 Movimiento de agua a través de la acción capilar **821**
 La teoría de la tensión-cohesión **821**
- 37.3 **Absorción y pérdida de agua 826**
 Limitación de la pérdida de agua **827**
 Obtención de dióxido de carbono bajo estrés hídrico **827**
- 37.4 **Translocación 828**
 La anatomía del floema **828**
 La hipótesis de presión-flujo **830**
 Carga del floema **831**
CUADRO 37.3. ¿Cómo se transportan los solutos a través de las membranas? 832
 La descarga del floema **834**
REPASO DEL CAPÍTULO 835
- 38 Nutrición de las plantas 837**
- 38.1 **Necesidades nutricionales 838**
 ¿Cuáles son los nutrientes esenciales? **838**
 ¿Qué pasa cuando los nutrientes esenciales son escasos? **840**
- 38.2 **El suelo 841**
 La conservación del suelo **842**
 ¿Qué factores afectan a la disponibilidad de nutrientes? **843**
- 38.3 **La absorción de nutrientes 844**
 Mecanismos de absorción de nutrientes **845**
 Mecanismos de exclusión de iones **846**
- 38.4 **Fijación del nitrógeno 849**
 ¿Cómo colonizan las bacterias fijadoras de nitrógeno las raíces? **849**
 ¿Cómo responden las plantas al contacto de una bacteria simbiótica? **850**
- 38.5 **Adaptaciones nutricionales de las plantas 851**
 Las plantas epífitas **851**
 Plantas parásitas **851**
 Plantas carnívoras **852**
CUADRO 38.1. ¿Puede la fitorremediación ayudar a limpiar los suelos contaminados? 852
CUADRO 38.2. ¿Por qué son los pantanos tan pobres en nutrientes? 853
REPASO DEL CAPÍTULO 854
- 39 Sistemas sensitivos, señales y respuestas de las plantas 857**
- 39.1 **Un vistazo al procesamiento de información 858**
 ¿Cómo reciben y transducen las células las señales externas? **858**
 ¿Cómo se transmiten las señales entre células? **859**
 ¿Cómo responden las células a las señales entre células? **859**
- 39.2 **Luz azul: respuesta fototrófica 860**
 Fototropinas como receptores de la luz azul **860**
CUADRO 39.1. Las plantas poseen receptores y respondedores de luz azul 862
 Las auxinas como hormonas fototrópicas **862**
- 39.3 **Luz roja y roja lejana: germinación, floración, y elongación del tallo 866**
 Fitocromos como receptores de luz roja/de la roja lejana **867**
CUADRO 39.2. Fotoperiodismo, floración y fotorreversibilidad 868
 ¿Cómo se aislaron los fitocromos? **868**
- 39.4 **Gravedad: respuesta gravitrópica 870**
 La hipótesis de los estatolitos **870**
 La auxina como señal gravitrópica **871**
CUADRO 39.3. ¿Cómo responden las plantas al viento y al roce? 872
- 39.5 **Juventud, madurez, y vejez: respuestas de crecimiento. 873**
 La auxina y la dominancia apical **873**
 Citoquininas y división celular **874**
 Las giberelinas y el ABA: crecimiento y letargo **875**
CUADRO 39.4. ¿Cómo hacen crecer a las células vegetales las hormonas? 876
CUADRO 39.5. Mecanismo molecular de la acción hormonal: estudio de caso 878
 Etileno y senescencia **880**
 Repaso a los reguladores del crecimiento vegetal **881**
- 39.6 **Patógenos y herbívoros: las respuestas de defensa 882**
 ¿Cómo sienten las plantas y cómo responden a los agentes patógenos? **884**
 ¿Cómo sienten las plantas el ataque de los herbívoros y cómo responden ante él? **887**
REPASO DEL CAPÍTULO 889
- 40 Reproducción de las plantas 892**
- 40.1 **Introducción a la reproducción de las plantas 893**
 Reproducción sexual **893**
 El ciclo de vida de las plantas terrestres **894**
 Reproducción asexual **894**
- 40.2 **Estructuras reproductivas 896**
 ¿Cuándo se lleva a cabo la floración? **896**
 Estructura general de la flor **897**



xx Índice de contenidos

- CUADRO 40.1.** ¿Hay una hormona de la floración? **898**
 ¿Cómo se forman los gametofitos femeninos? **900**
 ¿Cómo se forman los gametofitos masculinos? **900**
- 40.3 Polinización y fertilización 901**
 Polinización **901**
- CUADRO 40.2.** Autopolinización, polinización cruzada y autoincompatibilidad **903**
 Fertilización **904**
- 40.4 La semilla 905**
 Embriogénesis **905**
 El papel que desempeña el secado en la maduración de las semillas **906**
 Desarrollo del fruto y dispersión de la semilla **906**
- CUADRO 40.3.** Ciencia pura y aplicada **908**
 Latencia de semillas **908**
 La germinación de las semillas **909**
 REPASO DEL CAPÍTULO **911**
- UNIDAD 8 FUNCIONAMIENTO DE LOS ANIMALES 913**
- 41 Forma y función de los animales 913**
- 41.1 Forma, función y adaptación 914**
 El papel de la capacidad de los elementos de compensación **914**
 Adaptación y aclimatación **916**
- 41.2 Tejidos, órganos y sistemas: ¿cómo están correlacionadas forma y función? 916**
 Tejidos **917**
 Órganos y sistemas **920**
- 41.3 ¿Cómo afecta el tamaño del organismo a la fisiología animal? 921**
 Relación entre la superficie del área y el volumen **921**
- 41.4 Homeostasis 925**
 El papel de la regulación y la realimentación **925**
- 41.5 ¿Cómo regulan los animales la temperatura del cuerpo? 926**
 Temperatura del cuerpo y homeostasis **926**
 Ganancia y pérdida de calor **927**
- CUADRO 41.1.** Una mirada más cercana al letargo y la hibernación **930**
 Ectotermo frente a endotermo **931**
 REPASO DEL CAPÍTULO **932**
- 42 Equilibrio hídrico y electrolítico en los animales 934**
- 42.1 Osmorregulación y estrés osmótico 935**
- 42.2 Equilibrio hídrico y electrolítico en los entornos acuáticos 937**
 ¿Cómo se osmorregulan los tiburones? **937**
- CUADRO 42.1.** Transporte pasivo y activo: un repaso rápido **940**
 ¿Cómo se osmorregula el salmón? **940**
- 42.3 Equilibrio hídrico y electrolítico en insectos terrestres 941**
 ¿Cómo minimizan los insectos la pérdida de agua de la superficie corporal? **942**
 Tipos de desperdicios nitrogenosos: impacto en el equilibrio hídrico **942**
- Mantenimiento de la homeostasis: el sistema excretor **943**
- 42.4 Equilibrio hídrico y electrolítico en vertebrados terrestres 945**
 La estructura del riñón **945**
 Filtración: el corpúsculo renal **947**
 Reabsorción: el túbulo proximal **948**
 La creación del gradiente osmótico: el asa de Henle **949**
 Regulación del equilibrio hídrico y electrolítico: el túbulo distal y el tubo colector **952**
 REPASO DEL CAPÍTULO **954**
- 43 Nutrición animal 957**
- 43.1 Necesidades nutricionales 958**
 Satisfacer las necesidades básicas **958**
 ¿Pueden mejorar la nutrición las actividades atléticas? **960**
- 43.2 Obtención de alimentos: estructura y función de las piezas bucales 961**
- 43.3 ¿Cómo se digieren y absorben los nutrientes? 963**
 La boca y el esófago **965**
 El estómago **966**
 El intestino delgado **968**
- CUADRO 43.1.** ¿Qué causa úlceras gástricas y de duodeno? **967**
 El intestino grueso **973**
- 43.4 Homeostasis nutricional: la glucosa como un estudio de caso 973**
 El papel de la insulina en la homeostasis **974**
 La epidemia de diabetes mellitus de tipo II **975**
 REPASO DEL CAPÍTULO **976**
- 44 Intercambio gaseoso y circulación 978**
- 44.1 Los aparatos respiratorio y circulatorio 979**
- 44.2 El agua y el aire como medios de respiración 979**
 Comportamiento del oxígeno y del dióxido de carbono en el aire **980**
 Comportamiento del oxígeno y del dióxido de carbono en el agua **981**
- 44.3 Órganos del intercambio de gases 981**
 Parámetros de diseño: la ley de difusión **982**
 ¿Cómo funcionan las branquias? **982**
 ¿Cómo funcionan las tráqueas? **984**
- CUADRO 44.1.** Síndrome del estrés respiratorio en niños prematuros **988**
 ¿Cómo funcionan los pulmones? **985**
 Control homeostático de la ventilación **988**
- 44.4 ¿Cómo se transporta el oxígeno y el dióxido de carbono en la sangre? 989**
 Estructura y función de la hemoglobina **989**
 El transporte de CO₂ y el amortiguador del pH de la sangre **992**
- CUADRO 44.2.** Tipos de ABO y Rh sanguíneos **993**
- 44.5 El aparato circulatorio 994**
 ¿Qué es un aparato circulatorio abierto? **994**
 ¿Qué es un aparato circulatorio cerrado? **995**
 ¿Cómo funciona el corazón? **997**
- CUADRO 44.3.** Hipertensión y medida de la presión sanguínea **1002**

- Patrones de la presión sanguínea y flujo sanguíneo **1002**
REPASO DEL CAPÍTULO 1004
- 45.1 Principios de la señalización eléctrica 1007**
 Anatomía de una neurona **1007**
 Introducción a los potenciales de membrana **1009**
 ¿Cómo se mantiene el potencial de reposo? **1009**
 Utilización de microelectrodos para medir potenciales de membrana **1010**
CUADRO 12.1. Utilización de las ecuaciones de Nernst y Goldman 1011
 ¿Qué es el potencial de acción? **1012**
- 45.2 Análisis del potencial de acción 1013**
 Las diferentes corrientes iónicas son responsables de la despolarización y la repolarización **1013**
 ¿Cómo funcionan los canales dependientes de voltaje? **1013**
 ¿Cómo se propaga el potencial de acción? **1016**
- 45.3 La sinapsis 1018**
 ¿Qué hacen los neurotransmisores? **1019**
 Potenciales posinápticos y sumación **1020**
- 45.4 El sistema nervioso de los vertebrados 1022**
 ¿Qué hace el sistema nervioso periférico? **1022**
 Anatomía funcional del CNS **1023**
 ¿Cómo funciona la memoria? **1025**
REPASO DEL CAPÍTULO 1027
- 46 Sistemas sensitivos y movimiento de los animales 1030**
- 46.1 ¿Cómo transportan los órganos sensoriales la informacional cerebro? 1031**
 Transducción sensorial **1031**
 Transmisión de la información al cerebro **1032**
- 46.2 El oído 1033**
 ¿Cómo responden las células sensoriales a las ondas de sonido y a otras formas de presión? **1033**
CUADRO 46.1. Sentidos que no tienen los seres humanos 1034
 El oído de los mamíferos **1035**
 Mundos sensoriales: ¿qué oyen otros animales? **1036**
- 46.3 La vista 1039**
CUADRO 46.2. Comparativa entre los ojos de los vertebrados y de los cefalópodos 1038
 El ojo de los vertebrados **1040**
 Mundos sensoriales: ¿otros animales ven los colores? **1043**
- 46.4 El gusto y el olfato 1044**
 El gusto: detectar moléculas en la boca **1044**
 El olfato: detectar moléculas en el aire **1046**
- 46.5 El movimiento 1048**
 Esqueleto **1048**
 ¿Cómo se contraen los músculos? **1049**
 Tipos de músculo **1051**
REPASO DEL CAPÍTULO 1052
- 47 Señales químicas de los animales 1054**
- 47.1 Señales célula-célula: una visión general 1055**
 Rutas de señalización hormonal **1056**
 ¿Cuáles son los componentes del sistema endocrino? **1058**
- Características químicas de las hormonas **1059**
 ¿Cómo identifican los investigadores una hormona? **1060**
- 47.2 ¿Qué hacen las hormonas? 1061**
 ¿Cómo coordinan las hormonas la respuesta a los cambios ambientales? **1061**
CUADRO 47.1. Una mirada más cercana a la tiroxina y a la glándula tiroidea 1062
 ¿Cómo dirigen las hormonas el proceso de desarrollo? **1064**
 ¿Cómo participan las hormonas en la homeostasis? **1066**
- 47.3 ¿Cómo se regula la producción de hormonas? 1070**
 El hipotálamo y la hipófisis **1071**
 Control de la adrenalina por los nervios simpáticos **1073**
CUADRO 47.2. ¿Está causada la obesidad humana por la deficiencia en leptina? 1073
- 47.4 ¿Cómo actúan las hormonas sobre las células diana? 1074**
 Hormonas esteroides y receptores intracelulares **1074**
REPASO DEL CAPÍTULO 1076
- 48 Reproducción animal 1079**
- 48.1 Reproducción asexual y sexual 1080**
 ¿Cómo se realiza la reproducción asexual? **1080**
 Cambio de modo reproductivo: un caso concreto **1080**
 Mecanismos de reproducción sexual:
 gametogénesis **1082**
- 48.2 Fecundación y desarrollo ovular 1083**
 Fecundación externa **1083**
 Fecundación interna y competición de espermatozoides **1084**
 ¿Por qué algunas hembras ponen huevos mientras que otras dan a luz? **1086**
- 48.3 Estructuras reproductivas y sus funciones 1086**
 El aparato reproductor masculino **1087**
 El aparato reproductor femenino **1090**
CUADRO 48.1. Aspectos inusuales de la fecundación 1090
- 48.4 El papel de las hormonas sexuales en la reproducción de los mamíferos 1092**
 ¿Qué hormonas controlan la pubertad en los mamíferos? **1093**
CUADRO 48.2. Abuso de esteroides sintéticos 1092
 ¿Qué hormonas controlan el ciclo menstrual de los mamíferos? **1095**
- 48.5 Embarazo y nacimiento en mamíferos 1099**
 Eventos más importantes durante el embarazo **1099**
CUADRO 48.3. ¿Cómo se produce la gestación y el desarrollo en los marsupiales? 1097
 ¿Cómo alimenta la madre al feto? **1101**
 Nacimiento **1101**
REPASO DEL CAPÍTULO 1101
- 49 El sistema inmunitario de los animales 1104**
- 49.1 Inmunidad innata 1106**
 Barreras de Entrada **1106**
 La respuesta inmune innata **1107**

xxii Índice de contenidos

- 49.2 La respuesta inmune adquirida: reconocimiento 1110**
Una introducción a los linfocitos y el sistema inmune **1111**
Reconocimiento antigénico y selección clonal **1113**
¿Cómo distingue el sistema inmune lo propio de lo extraño? **1119**
- 49.3 La respuesta inmune adquirida: activación 1120**
Presentación antigénica por proteínas MHC: activación de células T **1121**
Activación de la célula B y secreción de anticuerpos **1123**
- 49.4 Respuesta inmune adquirida: la culminación 1124**
¿Cómo son eliminadas las bacterias y otras células extrañas? **1124**
¿Cómo son destruidos los virus? **1124**
¿Por qué el sistema inmune rechaza los tejidos y órganos extraños? **1124**
Respuesta a infecciones futuras: la memoria inmunológica **1124**
¿Cómo distingue el sistema inmune lo propio de lo extraño? **1125**
Presentación antigénica por proteínas MHC: activación de células T **1125**
Activación de la célula B y secreción de anticuerpos **1125**
CUADRO 49.1. El test ELISA 1122
REPASO DEL CAPÍTULO 1123

UNIDAD 9 ECOLOGÍA 1125**50 Introducción a la Ecología 1125**

- 50.1 Áreas de estudio de la Ecología 1126**
Ecología de los organismos (autoecología) **1126**
Ecología de las poblaciones **1127**
Ecología de las comunidades **1127**
Ecología de los ecosistemas **1127**
¿Cómo interactúan la Ecología y los esfuerzos de conservación? **1127**
- 50.2 Tipos de ecosistemas acuáticos 1128**
¿Qué factores físicos intervienen en un ecosistema acuático? **1128**
Medios de agua dulce > Lagos y charcas **1128**
CUADRO 50.1. Termoclinas y corrientes de los lagos 1129
Medios de agua dulce > Humedales **1130**
Medios de agua dulce > Torrentes **1130**
Medios marinos/de agua dulce > Estuarios **1131**
Medios marinos > El océano **1132**
- 50.3 Tipos de ecosistemas terrestres 1133**
■ Biomas terrestres > Bosques lluviosos tropicales **1134**
■ Biomas terrestres > Desiertos subtropicales **1135**
■ Biomas terrestres > Estepas **1136**
■ Biomas terrestres > Bosques templados **1137**
■ Biomas terrestres > Bosques boreales **1137**
■ Biomas terrestres > Tundra ártica **1138**
- 50.4 El papel del clima y las consecuencias del cambio climático 1140**
Patrones globales del clima **1140**
¿Cómo afectará el cambio climático a los ecosistemas? **1143**

- 50.5 Biogeografía: ¿por qué los organismos habitan en un lugar determinado? 1144**
El papel de la historia **1146**
Factores bióticos **1146**
Factores abióticos **1146**
REPASO DEL CAPÍTULO 1147

51 Comportamiento 1149

- 51.1 Tipos de comportamiento: visión general 1150**
Comportamiento innato **1152**
CUADRO 51.1. Genética del comportamiento a fondo 1151
Estrategias condicionales y toma de decisiones **1152**
- 51.2 El aprendizaje 1155**
Tipos simples de aprendizaje: condicionamiento clásico e impronta **1155**
Tipos de aprendizaje más complejos: el canto de los pájaros **1156**
¿Pueden pensar los animales? **1158**
¿Cuál es la importancia adaptativa del aprendizaje? **1160**
- 51.3 Cómo actúan los animales: control hormonal y neuronal 1160**
La actividad sexual de los anolis verdes **1161**
Comportamiento de huida de las polillas nocturnas **1162**
- 51.4 Comunicación 1163**
Formas de comunicación **1164**
Caso histórico: la danza de la abeja **1165**
¿Cuándo es falsa o cierta la comunicación? **1167**
- 51.5 Migración y navegación 1168**
¿Por qué los animales migran con el cambio de estación? **1168**
¿Cómo encuentran su camino los animales? **1169**
- 51.6 La evolución del comportamiento altruista 1170**
Selección de linaje **1170**
CUADRO 51.2. Cálculo del coeficiente de parentesco 1168
Altruismo recíproco **1170**
REPASO DEL CAPÍTULO 1171
- 52 Ecología de las poblaciones 1173**
- 52.1 Demografía 1174**
Tablas de vida **1174**
CUADRO 52.1. Utilización de las tablas de vida para calcular la tasa de crecimiento de una población 1176
El papel de la historia **1176**
- 52.2 Crecimiento poblacional 1178**
Crecimiento exponencial **1178**
CUADRO 52.2. En detalle: desarrollo y aplicación de las ecuaciones de crecimiento poblacional 1172
¿Qué limita la tasa de crecimiento y el tamaño de la población? **1182**
- 52.3 Dinámicas poblacionales 1184**
¿Cómo cambian las metapoblaciones con el tiempo? **1185**
¿Por qué algunas poblaciones son cíclicas? **1186**
¿Cómo afecta la estructura por edad al crecimiento poblacional? **1188**

- CUADRO 52.3. Estudios de marcaje y recaptura** 1188
Análisis de los cambios en la tasa de crecimiento de poblaciones humanas 1190
- 52.4 **¿Cómo puede ayudar la ecología de las poblaciones a las especies amenazadas?** 1193
Pronósticos poblacionales a partir de las tablas de vida 1193
Preservación de metapoblaciones 1193
Análisis de viabilidad poblacional 1193
REPASO DEL CAPÍTULO 1193
- 53 Ecología de las comunidades** 1196
- 53.1 **Interacciones entre especies** 1196
Competencia 1197
Consumo 1202
Mutualismo 1209
- 53.2 **Estructuras de las comunidades** 1210
¿En qué medida son predecibles las comunidades? 1211
¿Cómo estructuran las comunidades las especies clave? 1213
- 53.3 **Dinámicas de las comunidades** 1214
Alteraciones y cambios en comunidades ecológicas 1214
Sucesión: el desarrollo de las comunidades tras una alteración 1216
- 53.4 **Riqueza de especies en las comunidades ecológicas** 1219
Previsión de la riqueza de especies: la teoría de la Biogeografía de las islas 1219
CUADRO 53.1. Medición de la diversidad de especies 1218
Pautas generales en la riqueza de especies 1219
REPASO DEL CAPÍTULO 1220
- 54 Ecosistemas** 1222
- 54.1 **Flujo de energía y estructura trófica** 1223
Patrones globales de la productividad 1223
¿Cómo fluye la energía a través de un ecosistema? 1226
Análisis del flujo de energía: caso histórico 1229
- 54.2 **Ciclos biológicos** 1231
Ciclos biogeoquímicos en los ecosistemas 1232
Ciclos biogeoquímicos globales 1235
CUADRO 54.1. ¿Cuál es tu «huella ecológica»? 1237
- 54.3 **Impactos del hombre sobre el ecosistema** 1240
Calentamiento global 1240
Cambios en la productividad 1241
REPASO DEL CAPÍTULO 1242



- 55 Biodiversidad y biología de la conservación** 1244
- 55.1 **¿Qué es la biodiversidad?** 1245
La biodiversidad puede medirse y analizarse en distintos niveles 1245
CUADRO 55.1. Secuenciación medioambiental: nuevo acercamiento para cuantificar la diversidad genética 1245
¿Cuántas especies viven actualmente? 1247
- 55.2 **¿Dónde es mayor la biodiversidad?** 1248
- 55.3 **Amenazas a la biodiversidad** 1250
La influencia del hombre sobre la biodiversidad en la historia 1251
Amenazas actuales de la biodiversidad 1252
CUADRO 55.2. Introducción a la genética de la conservación 1253
¿Cómo pueden predecir los biólogos las tasas de extinción futuras? 1256
- 55.4 **Protección de la biodiversidad** 1258
¿Por qué es importante la biodiversidad? 1259
CUADRO 55.3. Beneficios económicos de la biodiversidad 1259
Diseño eficaz de áreas protegidas 1260
REPASO DEL CAPÍTULO 1260
- BioHabilidades** B-1
Glosario G-1
Créditos C-1
Índice I-1
Sistema métrico

Agradecimientos

Comentarios de expertos

El trabajo en esta edición se organizó en torno a dos pilares: los comentarios de nuestro consejo asesor y revisores expertos, y los comentarios de los estudiantes.

Consejo asesor

Un cuadro de asesores muy selectos analizó las revisiones, proporcionó las citas de artículos recientes especialmente importantes, y trabajó conmigo y con Kim Quillin en lluvias de ideas para mejorar cada capítulo y unidad. Fue fantástico trabajar con ellos, y su maestría y puntos de vista fueron cruciales para esta edición.

Unidad 1 Ross Feldberg, *Tufts University*
David Wilson, *Parkland College*

Unidad 2 Paula Lemons, *Duke University*

Unidad 3 Greg Podgorski, *Utah State University*

Unidad 4 Greg Podgorski, *Utah State University*

Unidad 5 George Gilchrist, *William & Mary College*

Unidad 6 Brianna Timmerman, *University of South Carolina*
Marc Perkins, *Orange Coast College*
Michael Black, *California Polytechnic State University,*
San Luis Obispo

Unidad 7 Diane Marshall, *University of New Mexico*

Unidad 8 Jim Ryan, *Hobart and William Smith Colleges*
Michael Black, *California Polytechnic State University,*
San Luis Obispo

Unidad 9 Alan Molumbly, *University of Illinois, Chicago*

Revisores

La revisión por iguales es la columna vertebral de la publicación científica. Actuar como revisor es un componente fundamental de nuestro servicio como biólogos profesionales, y revisar los capítulos de un texto de introducción es una de las cosas más importantes que podemos hacer para mejorar la formación de la próxima generación de biólogos. Estoy profundamente agradecido por sus comentarios a los siguientes revisores, quienes recurrieron a su gran maestría en los contenidos, experiencia docente y práctica investigadora.

Marc Albrecht, *University of Nebraska, Kearney*
David Asch, *Youngstown State University*
Mariette Baxendale, *University of Missouri, St. Louis*
Greg Beaulieu, *University of Victoria*
Christopher Beck, *Emory University*

Peter Berget, *Carnegie Mellon University*
Janet Bester-Meredith, *Seattle Pacific University*
Cynthia Bishop, *Seattle Pacific University*
Michael Black, *California Polytechnic State University,*
San Luis Obispo
Anthony Bledsoe, *University of Pittsburgh*
Patrice Boily, *University of New Orleans*
Scott Bowling, *Auburn University*
Maureen Brandon, *Idaho State University*
John Briggs, *Arizona State University*
Art Buikema, *Virginia Tech University*
Kim Caldwell, *University of Alabama*
Jeff Carmichael, *University of North Dakota*
Patrick Carter, *Washington State University*
John Caruso, *University of New Orleans*
Mary Lynn Casem, *California State University, Fullerton*
Cynthia Church, *Metropolitan State College*
Alison Cleveland, *University of South Florida*
Anita Davelos Baines, *University of Texas, Pan-American*
Jeff Demuth, *Indiana University*
Todd Duncan, *University of Colorado, Denver*
Johnny El Rady, *University of South Florida*
Peter Facchini, *University of Calgary*
Zen Faulkes, *University of Texas, Pan-American*
Ross Feldberg, *Tufts University*
Lewis Feldman, *University of California, Berkeley*
Jonathan Fisher, *St. Louis University*
Steve Frankel, *Northeastern University*
Amy Frary, *Mount Holyoke College*
Jed Fuhrman, *University of Southern California*
Caitlin Gabor, *Texas State University, San Marcos*
Michael Gaines, *University of Miami*
John R. Geiser, *Western Washington University*
D. Timothy Gerber, *University of Wisconsin, La Crosse*
Lisa Gerheart, *University of California, Davis*
Kathy Gillen, *Kenyon College*
Florence K. Gleason, *University of Minnesota, Twin Cities*
John Godwin, *North Carolina State University*
Reuben Goforth, *Michigan State University*
Linda Green, *University of Virginia*
Joe Harsh, *University of North Carolina, Charlotte*
Clare Hays, *Metropolitan State University*
Kerry Heafner, *University of Louisiana, Monroe*
Harold Heatwole, *North Carolina State University*
Brian Helmuth, *University of Southern California*
Susan Hengeveld, *Indiana University*
Mark Hens, *University of North Carolina, Greensboro*
Albert Herrera, *University of Southern California*
Malcolm Hill, *University of Richmond*
Ron Hoham, *Colgate University*
Kelly Howe, *University of New Mexico*
Cindy Johnson-Groh, *Gustavus Adolphus College*
Walter Judd, *University of Florida*
Nancy Kaufmann, *University of Pittsburgh*

Loren Knapp, *University of South Carolina*
 Scott Knight, *Montclair State University*
 Paul Lagos, *University of Mississippi*
 Paula Lemons, *Duke University*
 Vicky Lentz, *SUNY, College at Oneonta*
 Georgia Lind, *Kingsborough Community College*
 Chris Little, *University of Texas, Pan-American*
 Andrea Lloyd, *Middlebury College*
 Christopher Loretz, *University of Buffalo*
 Cindy Martinez Wedig, *University of Texas, Pan-American*
 Andrew McCubbin, *Washington State University*
 Kelly McLaughlin, *Tufts University*
 Victoria McMillan, *Colgate University*
 Jennifer Miskowski, *University of Wisconsin, La Crosse*
 Alan Molumby, *University of Illinois, Chicago*
 Daniel Moon, *University of North Florida*
 Mike Muller, *University of Illinois, Chicago*
 Dana Nayduch, *Georgia Southern University*
 Jacalyn S. Newman, *University of Pittsburgh*
 Harry Nickla, *Creighton University*
 Mary Jane Niles, *University of San Francisco*
 Shawn Nordell, *St. Louis University*
 Celia Norman, *Arapahoe Community College*
 Nicole Obert, *University of Illinois, Urbana-Champaign*
 John Osterman, *University of Nebraska, Lincoln*
 John Palisano, *University of the South, Sewanee*
 Glenn Parsons, *University of Mississippi, Oxford*
 Andrew Pease, *Villa Julie College*
 Deborah Pelli, *University of North Carolina, Greensboro*
 Shelley A. Phelan, *Fairfield University*
 Debra Pires, *University of California, Los Angeles*
 Peggy Pollak, *Northern Arizona University*
 Harvey Pough, *Rochester Institute of Technology*
 Colin Purrington, *Swarthmore College*
 Margaret Qazi, *Gustavus Adolphus College*
 Rajinder Ranu, *Colorado State University*
 Pamela C. Rasmussen, *Michigan State University*
 Ann E. Rushing, *Baylor University*
 James Ryan, *Hobart and William Smith Colleges*
 Adam Ryburn, *SUNY, College at Oneonta*
 Margaret Saha, *College of William and Mary*
 Mark Sandheinrich, *University of Wisconsin, La Crosse*
 Glenn Sauer, *Fairfield University*
 Stephen G. Saupe, *St. John's University*
 Andrew Scala, *Dutchess Community College*
 Richard Showman, *University of South Carolina, Columbia*
 Walter Shriner, *Mt. Hood Community College*
 Sue Simon-Westendorf, *Ohio University*
 Mark Spiro, *Bucknell University*
 Paul Stapp, *California State University, Fullerton*
 Scott Steinmaus, *California Polytechnic State University,
 San Luis Obispo*
 John Stiller, *Eastern Carolina University*
 John Stolz, *Duquesne University*
 Kirk A. Stowe, *University of South Carolina*
 Brianna Timmerman, *University of South Carolina*
 Martin Tracey, *Florida International University*
 Ashok Updhyaya, *University of South Florida*
 Ann Vogel, *Illinois State University*
 Fred Wasserman, *Boston University*
 Elizabeth Weiss, *University of Texas, Austin*

Susan Whittemore, *Keene State College*
 Ted Zerucha, *Appalachian State University*

Revisores técnicos

Una vez completadas varias tandas de revisiones por iguales y producidos los capítulos y las figuras revisados, dependemos de los revisores de precisión para que comprueben que no hay errores página por página. Este trabajo es intelectualmente demandante y tiene que hacerse contra reloj. Los revisores de precisión en esta edición tienen un talento y una rapidez excepcionales.

Unidad 1 Wayne Becker, *University of Wisconsin, Madison*
 Unidad 2 James Manser, *Harvey Mudd College (formerly)*
 Unidad 3 Peter Berget, *Carnegie Mellon University*
 Mary Rose Lamb, *University of Puget Sound*
 Andrew Pease, *Villa Julie College*
 Unidad 4 James Manser, *Harvey Mudd College (formerly)*
 Unidad 5 Jeffrey Feder, *University of Notre Dame*
 Andrew Forbes, *University of Notre Dame*
 Andrew Michel, *University of Notre Dame*
 Tom Powell, *University of Notre Dame*
 Unidad 6 Laura Baumgartner, *University of Colorado, Boulder*
 Michael Black, *California Polytechnic State University,
 San Luis Obispo*
 Kimberly Erickson, *University of Colorado, Boulder*
 Steve Trudell, *University of Washington, Seattle*
 Unidad 7 Susan Waaland, *University of Washington, Seattle*
 Unidad 8 Warren Burggren, *University of North Texas*
 Susan Whittemore, *Keene State College*
 Unidad 9 Mark Johnston, *Dalhousie University*

BioHabilidades Julie Aires, *Florida Community College at
 Jacksonville*; Ross Feldberg, *Tufts University*;
 George Gilchrist, *William and Mary College*;
 Doug Luckie, *Michigan State University*;
 Greg Podgorski, *Utah State University*

Corresponsales

Estoy agradecido a los colegas que toman la iniciativa de contactar conmigo directamente o a través de mi editor para hacer sugerencias sobre posibles mejoras en el texto y las figuras. Por favor, no dudes nunca en hacerlo, me tomo en serio tus comentarios, con el espíritu del compromiso compartido para mejorar la enseñanza de los estudiantes. Esta lista también incluye a amigos y colegas que fueron tan amables como para responder a mis llamadas y correos electrónicos, pidiéndoles ideas sobre cómo aclarar distintas cuestiones.

Julie Aires, *Florida Community College, Jacksonville*
 Gerald Borgia, *University of Maryland*
 Scott Bowling, *Auburn University*
 Elizabeth Cowles, *Rice University*
 Fred Delcomyn, *University of Illinois, Urbana-Champaign*
 Leslie Dendy, *University of New Mexico, Los Alamos*
 John Dudley, *University of Illinois, Urbana-Champaign*
 Larry Forney, *University of Idaho*

xxvi Agradecimientos

Arthur Gibson, *University of California, Los Angeles*
 Matt Gilg, *University of Northern Florida*
 Jean Heitz, *University of Wisconsin, Madison*
 Jack Hogg, *University of Montana*
 Johnathan Kupferer, *University of Illinois, Chicago*
 Hans Landel, *Edmonds Community College*
 Frederick Lanni, *Carnegie Mellon University*
 Andi Lloyd, *Middlebury College*
 Carmen Mannella, *Wadsworth Center, SUNY Albany*
 Andrew McCubbin, *Washington State University*
 Tim Nelson, *Seattle Pacific University*
 Shawn Nordell and students, *University of St. Louis*
 Carol Pollock, *University of British Columbia*
 Joelle Presson, *University of Maryland*
 William Saunders, *LaGuardia Community College*
 David Senseman, *University of Texas, San Antonio*
 Bryan Spohn, *Florida Community College, Jacksonville*
 Scott Steinmaus, *California Polytechnic State University,
 San Luis Obispo*
 Judy Stone, *Colby College*
 Dean Wendt, *California Polytechnic State University,
 San Luis Obispo*

Comentarios de los estudiantes

El segundo pilar de esta edición, además de los asesores y revisores, fue una extensa serie de grupos de estudiantes que estaban estudiando introducción a la Biología entonces o que acababan de terminar el curso.

Coordinadores de los grupos de estudiantes

La planificación y puesta en marcha de los grupos de estudiantes no habría sido posible sin el apoyo de miembros clave de las universidades, que se esforzaron por dar a sus alumnos la oportunidad de ser escuchados.

Julie Aires, *Florida Community College, Jacksonville*
 Frank Cantelmo, *St. Johns University, New York*
 Matt Gilg, *University of Northern Florida*
 Bill Hoese, *California State University, Fullerton*
 John Nagey, *Scottsdale Community College*
 Debra Pires, *University of California, Los Angeles*
 Emily Taylor, *California Polytechnic State University, San Luis
 Obispo*
 John Weser, *Scottsdale Community College*

Participantes en los grupos de estudiantes

A los estudiantes que acudieron a los grupos se les hicieron tres preguntas acerca de los capítulos cuya lectura les fue asignada: (1) ¿cuáles eran los conceptos más difíciles?, (2) ¿por qué resultaban tan duros?, y (3) ¿qué te ayudó a entenderlo finalmente? Por lo general, trabajaban en grupos, y cuando volvían a comentarnos, nunca dejaron de impresionarnos profundamente la calidad de sus ideas y su capacidad de transmitir las. Es imposible sobreestimar lo importantes

que fueron los comentarios de los estudiantes para esta edición. Junto con los fantásticos consejos que estaba recibiendo de asesores, revisores y otros colegas, tenía un rico bagaje de ideas sobre cómo hacer que cada capítulo funcionara mejor para docentes y alumnos. Estos estudiantes fueron *estimulantes*.

California Polytechnic State University, San Luis Obispo

Jenna Arruda, Katie Camfield, Benjamin Capper, Mandsa Chandra, Rebekah Clarke, Annalisa Conn, Marisa Crawford, Katie Duffield, T.J. Eames, Megan Fay, Margaret Hackney, Steffani Hall, Gemma Hill, John Kong, Taylor Lindblom, Adam Marre, Vik Mediratta, Serena Moen, Sunil Patel, Corinne Ross, Teresa Sais, Jessie Singer, Stephanie Szeto, Kelsey Tallon, Gregory Thurston, Greg Vidovic, Melody Wilkinson, Taiga Young

California State University, Fullerton

Redieat Assefa, Josemari Feliciano, Cicon Gewelber, Sarah Harpst, Jeff Kuhnlein, Linda Ong, T. Richard Parenteau, Robert Tran, Nicole Bournival

Fairfield University

Sally Casper, Tamika Dickens, Pryce Gaynor, Cindi Munden

Florida Community College, Jacksonville

Algen Albritten III, Danielle Boss, Chantel Callier, Eugenia Cruz, Lauren Faulkner, Jonathan Hopkins, Chantae Knight, David Lambert, Amber McCurdy, Tara Pladsen, Lauren Spruiell, Courtney Torgeon, Theresa Tran

LaGuardia Community College

Kristine Azzoli, Felicita Gonzalez, Pedro Granados, Mike Levine, Kris Ragoonath, Maria Reyes

Scottsdale Community College

Tatum Arthur, Shadi Asayesh, Angela Bikl, Abrey Britt, Drew Bryck, Jason Butler, Cindy Clifton, Dean Doty, Tannaz Farahani, Bethany Garcia, Jeff Godfrey, Troy Graziadei, Dina Habbab, Loreley Hall, Crista Jackson, Paul Krueger, David Levine, Chad Massena, Jessica Massena, Brian Martinez, Sam Mohmand, Esther Morantz, Jill Patel, Staci Puckett, Rebecca Rees, David Rosenbaum, Samantha Schrepel, Chris Schroeder, Kelsey Thomsen, Chris Volpe, Jamie Wagner, Lianne Wharton

St. Johns University, New York

Diana Carroccia, Milea Emmons, Tunc Ersoy, Blayre Linker, Zain Mirza, Mohammed Sheikh, Richardson Talarera, Michael Weinberg, Win Aung Yeni

University of California, Los Angeles

Farhan Banani, Stephanie Davis, Krystal De La Rosa, Samantha Hammer, Jennifer Okuda Hein, Neha Jashi, Marissa Lee, Calvin Leung, Venkat Mocherla, David Nguyen, Isabella Niu, Aya Obara

University of Maryland

Megan Berg, Lauren Fitzgerald, Megan Janssen, Avita Jones, Deidre Robinson

University of Northern Florida

Elysia Brennan, Christopher Ferrara, Lindsay Googe, Samantha Grogan, Marie Haagensen, Crystal Harris, Madeline Parhalo, Sherline Pierre, Stacy Pohlman, Nichole Polito, Sarah Lynn Redding, Megan Richardson, Megan Smart, Frank Snyder

Colaboradores de los suplementos

Nuestro objetivo para el conjunto de suplementos que acompañan a la tercera edición era crear herramientas de aprendizaje que incorporaran los principios del aprendizaje activo. La investigación demuestra que los estudiantes funcionan mejor en clase cuando se les pide que usen el material sobre el que están aprendiendo. Desde un nuevo libro de ejercicios que anima a los estudiantes a practicar la Biología, a animaciones web interactivas que ponen a prueba sus conocimientos, nuestros suplementos piden a los estudiantes que trabajen con la información, no solo que la memoricen. Mi más sincera gratitud a las siguientes personas, por su importante contribución a los valores centrales de enseñanza del libro.

Suplementos de los medios de comunicación

Marc Albrecht, *University of Nebraska, Kearney*

John Bell, *Brigham Young University*

Michael Black, *California Polytechnic State University, San Luis Obispo*

Warren Burggren, *University of North Texas*

Fannie Chen

Carol Chihara, *University of San Francisco*

Clarissa Dirks, *University of Washington, Seattle*

Kimberly Erickson, *University of Colorado, Boulder*

Zen Faulkes, *University of Texas, Pan-American*

Kathy Gillen, *Kenyon College*

Mary Catherine Hager

Susan Hengeveld, *Indiana University, Bloomington*

Loren Knapp, *University of South Carolina*

Jonathan Lochamy, *Georgia Perimeter College*

James Manser, *Harvey Mudd College (formerly)*

Cynthia Martinez-Wedig, *University of Texas, Pan-American*

Victoria McMillan, *Colgate University*

Andrew Pease, *Villa Julie College*

Debra Pires, *University of California, Los Angeles*

Pamela Rasmussen, *Michigan State University*

Susan Rouse, *Southern Wesleyan University*

Christina Russin, *Northwestern University*

William Russin, *Northwestern University*

Cheryl Ingram Smith, *Clemson University*

Ellen M. Smith

Mark Spiro, *Bucknell University*

Eric Stavney, *DeVry University*

Michael Wenzel, *California State University, Sacramento*

Suplementos impresos

Marc Albrecht, *University of Nebraska, Kearney*

Charles Austerberry, *Creighton University*

Brian Bagatto, *University of Akron*

Jay Brewster, *Pepperdine University*

Warren Burggren, *University of North Texas*

Cynthia Giffen, *University of Wisconsin, Madison*

Jean Heitz, *University of Wisconsin, Madison*

Laurel Hester, *Cornell University*

Cynthia Martinez-Wedig, *University of Texas, Pan-American*

Jenny McFarland, *Edmonds Community College*

Greg Podgorski, *Utah State University*

Carol Pollock, *University of British Columbia*

Susan Rouse, *Southern Wesleyan University*

Elena Shpak, *University of Tennessee*

Sally Sommers Smith, *Boston University*

Briana Timmerman, *University of South Carolina*

David Wilson, *Parkland College*

Equipo editorial

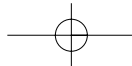
Por último, esta edición no se hubiera publicado sin el aliento y apoyo de nuestros compañeros editores de *Pearson Arts & Science*. Me gustaría agradecer a todas las personas del *Pearson Science Group* que ayudaron a hacer posible esta tercera edición.

Prentice Hall

Esta edición fue lanzada por Prentice Hall y después transferida a su empresa hermana, Benjamin Cummings, junto con todos los demás títulos de Biología de Prentice Hall. El equipo editorial de Prentice Hall fue el responsable de establecer la perspectiva que dirigió esta edición. Además, contrataron los primeros asesores y contribuidores de los suplementos, y pusieron en marcha el primer conjunto de grupos de estudiantes, antes de entregar el proyecto a sus colegas de Benjamin Cummings. Estoy agradecido por su talento, energía y amistad, y por los extraordinarios esfuerzos que hicieron para que el proceso de transición fuera lo más suave posible. Estas personas son Andrew Gilfillan (editor promotor), Ann Heath (gerente ejecutiva del proyecto), Erin Mulligan (editor del desarrollo), Lisa Tarabokjia (ayudante editorial) y Carol Trueheart (vicepresidenta, directora ejecutiva de desarrollo).

Benjamin Cummings

El equipo de edición y producción de Benjamin Cummings acogió este libro en su editorial y llevó el proyecto hasta las últimas fases críticas de su desarrollo y producción. El equipo estaba liderado inicialmente por la editora-promotora Susan Winslow, quien aportó una nueva perspectiva al proyecto. Después, Becky Ruden, gerente del desarrollo en el mercado, tomó las riendas de la promoción de la edición con mucha energía y brío. Es una joven y brillante estrella. También estoy especialmente agradecido a Sonia DiVittorio, ge-



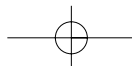
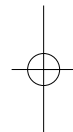
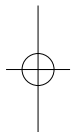
xxviii Agradecimientos

rente de proyecto, que ha demostrado ser uno de los talentos más agudos en la publicación de textos. Su incansable búsqueda de la calidad es evidente en cada página. En su honor, le he otorgado un nuevo título en la empresa: diosa de la edición.

Gracias también a Shannon Tozier, supervisora de producción sénior, que lideró el equipo de producción con gran habilidad y perseverancia, y a la gerente de diseño Marilyn Perry, que ayudó a crear los sorprendentes diseños de la portada y el libro. Otros miembros del equipo del libro, que merecen agradecimientos son Mary Catherine Hager y Susan Weisberg (editoras de desarrollo), Anna Amato (editora ayudante), Mercedes Grandin (editora asociada), Ericka O'Benar (productora de medios), Yvone Gerin, Elaine Soares y Debbie Latronica (equipo de investigación de fotografía), Christy Lawrence, Lauren Harp, Lillian Carr, y Mansour Bethany (equipo de mercado), Josh Frost (desarrollo de mercado) y Deborah Gale (directora ejecutiva de desarrollo).

Además, me gustaría agradecer a Chris Thillen (editora); Frank Purcell, Ellen Sanders, Pete Shanks (correctores de pruebas); Katy Faria, editora de producción y sus colegas de producción en Pre-Press PMG; y el equipo de ilustración en Imagineering por todas las horas y energía dedicadas a hacer que esta edición sea la mejor posible.

Por último, me gustaría extender mi aprecio a las personas cuya posición de ventaja les permite valorar el conjunto. Estoy agradecido a Linda Davis, presidente de Pearson Arts and Science, por ayudarme a entender los objetivos de edición globales de Benjamin Cummings y cómo encaja en ellos este libro. Gracias, Beth Wilbur, editora jefe de Biología, por proporcionar directrices editoriales y ayudar a que el libro se asentara en su nueva casa y dejarle hueco para que su personalidad floreciera. Un «gracias» muy especial para Paul Corey, presidente del Pearson Science Group. Paul ha sido un abogado de los valores centrales de este libro desde sus comienzos, hace más de una década. Estoy agradecido por su amistad continuada y consejos profesionales.



Suplementos

El conjunto de suplementos de este libro de Freeman ofrece un sólido grupo de herramientas impresas y electrónicas diseñadas para ayudar a los docentes a apurar al máximo su limitado tiempo y ayudar a los alumnos a estudiar eficientemente.

RECURSOS DOCENTES

- Todo el programa de ilustraciones del libro está disponible en formato JPEG con y sin rótulos. Todas las tablas, fotos y gráficas con (y sin) rótulos, se han mejorado para una proyección óptima en el aula, y están dispuestas en correlación a las presentaciones de PowerPoint® de los capítulos.
- Un segundo grupo de presentaciones en PowerPoint ofrece las líneas principales de cada capítulo, potenciadas por ilustraciones claves del texto e hipervínculos a las animaciones.
- Un tercer grupo de presentaciones en PowerPoint están estratificadas para que se puedan presentar figuras clave paso a paso.
- Se pueden usar preguntas activas sobre la lección en clase con cualquier sistema de respuesta del aula, y están disponibles en formato PowerPoint.
- La Guía docente incluye bosquejos de las lecciones, actividades de aprendizaje activo, respuestas a las preguntas del final de cada capítulo, y material innovador para ayudar a motivar y enganchar a los estudiantes.
- Las preguntas del banco de exámenes (*Test Bank*) impreso y banco de exámenes informático están graduadas de acuerdo con la taxonomía de Bloom. El *software* mejorado de TestGen® facilita mucho el ensamblaje de los exámenes tipo test. El banco de exámenes también está disponible en formato Microsoft Word®.
- Están disponibles transparencias en acetato en cuatro colores de cada ilustración del texto. Los rótulos y las imágenes se han agrandado y modificado para garantizar una proyección óptima en aulas grandes.

RECURSOS PARA ESTUDIANTES

- ¡NUEVO! *Practising Biology: A Student Workbook* ofrece una variedad de actividades como modelar, construcción de mapas y gráficos para ayudar a estudiantes con distintos estilos de aprendizaje a visualizar y entender los procesos biológicos.
- ¡NUEVO! El libro electrónico aborda las diferentes necesidades de estudiantes y docentes en los cursos de Biología de distintas carreras, al ofrecer una versión electrónica del texto que accede directamente a las animaciones, pruebas y vídeos.
- ¡NUEVO! El acceso gratuito a *Pearson Tutor Services* proporciona tutorías en Biología muy interactivas, uno a uno, por parte de instructores cualificados durante siete noches a la semana durante las principales horas de estudio. Los estudiantes podrán «dejarse caer» para recibir ayuda en línea en tiempo real, enviar preguntas a un docente virtual en cualquier mo-

mento, o programar una sesión con un docente virtual para recibir ayuda cuando así precise.

- La Guía de estudio desglosa conceptos clave en Biología, y ayuda a los estudiantes a centrarse en las partes fundamentales de cada capítulo. Está diseñada en dos partes para ayudar a los estudiantes a estudiar mejor. La parte I está diseñada como «guía de supervivencia» y la parte II explora el material del texto, capítulo a capítulo.

RECURSOS MULTIMEDIA

- ¡NUEVO! **MasteringBIOLOGY** MasteringBiology® ofrece tutoriales en línea exhaustivos sobre las cuestiones más difíciles de la Biología. Estos tutoriales dan pistas y comentarios específicos para los conceptos erróneos de cada estudiante. MasteringBiology también incluye preguntas tipo test diagnósticas y es útil para enseñar «con el tiempo justo».
- ¡NUEVO! **BioFlix** BioFlix® se encarga de las cuestiones más difíciles de la Biología con animaciones tridimensionales de calidad cinematográfica, presentaciones rotuladas, tutoriales cuidadosamente producidos para estudiantes, hojas de estudio y pruebas que apoyan a todos los tipos de alumnos. Las cuestiones incluyen viaje por una célula animal, viaje por una célula vegetal, transporte de membrana, respiración celular, fotosíntesis, mitosis, meiosis, replicación del DNA, síntesis de proteínas, transporte del agua en las plantas, cómo funcionan las neuronas, sinapsis y contracción muscular.
- **Web Animation** Las animaciones web añaden profundidad y claridad visual a las cuestiones y procesos más importantes descritos en el texto. Las animaciones incluyen pruebas previas y posteriores para ayudar a los estudiantes a preparar los exámenes.
- ¡NUEVO! Vídeos de Discovery Channel acerca de 29 temas distintos, como resistencia a los antibióticos, lucha contra el cáncer y especies introducidas. Más animaciones de biología celular proporcionan imágenes de las funciones y los procesos celulares.
- ¡NUEVO! El acceso al *Pearson's Biology Forum*, un nuevo foro comunitario en línea creado únicamente para educadores de Biología. Aprende de tus compañeros cómo enseñan temas difíciles o qué recursos les ayudan a enseñar. Puedes enviar actividades, notas, enlaces en Internet y otras herramientas que te gustaría compartir con los participantes del foro.
- ¡NUEVO! Vídeos de los talleres de aprendizaje activo muestran a los educadores técnicas del aprendizaje activo que puedes trasladar inmediatamente a tu clase.
- El contenido del curso para este libro está disponible para instituciones que utilicen **WebCT** o **Blackboard** y también está disponible en nuestro sistema del curso **CourseCompass**, distribuido en todos los estados de EE.UU. Si se desea, se pueden descargar únicamente los cartuchos WebCT y Blackboard que contienen el banco de exámenes.

Prefacio a los estudiantes Uso de este libro como una

SIGUE EL HILO DORADO...

El hilo dorado te ayuda a escoger la información importante

Empieza con los *Conceptos clave* en la primera página de cada capítulo. Lee primero estos puntos dorados para familiarizarte con las grandes ideas del capítulo.

CONCEPTOS CLAVE

- La expresión génica puede ocurrir en tres niveles: transcripción, traducción y posttraducción (activación o inhibición).
- Los cambios en la expresión génica permiten a las células responder a los cambios en su entorno.

Expresada en el nivel celular, la vida transcurre más rápido que en el nivel molecular. A nivel celular, la vida transcurre más rápido que en el nivel molecular. Conjuntamente, los dos niveles pueden resumir en cuatro palabras: Las reacciones químicas ocurren en el nivel molecular. Los microfilamentos...

Busca el material relacionado con los Conceptos clave en los capítulos; también estará marcado con un punto dorado. Lee despacio y presta mucha atención a estos pasajes resaltados.

Otra información especialmente importante está destacada en dorado. El resaltado dorado siempre es una señal para que vayas despacio y prestes especial atención.

la célula efectivamente. Por otro lado, el control regulativo y proporciona, además de los tres mecanismos. Entre los tres mecanismos vistos, hay una «lucha» entre la conservación de ATP, aminoácidos y el control en traducción es lento pero el control posttraducción resulta caro.

El sistema de endomembranas produce muchos productos...

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Los genes codifican proteínas indirectamente.
- La secuencia de bases del mensajero (mRNA) es controlada por el uso eficiente de los recursos.

La mitad dorada de los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* resume información importante de la sección que acabas de leer. Para y pregúntate si entiendes *realmente* todos los puntos.

Resumen de los conceptos clave al final de los capítulos; es un buen lugar para empezar a repasar cuando lleges al momento de estudiar para el examen. Los conceptos clave se revisan en detalle aquí.

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

- La expresión génica puede ocurrir en tres niveles: transcripción, traducción y posttraducción. Entre estos tres niveles de expresión, la velocidad de reacción y el uso eficiente de los recursos...

herramienta de aprendizaje

... PRACTICA CON EL HILO AZUL

El hilo azul te ayuda a practicar lo que has aprendido.

El mejor modo de hacer bien los exámenes es *practicar*. Si realmente entiendes una información o un concepto, **deberías ser capaz de hacer algo con ello**. Si no puedes, no has dominado la materia.

Las actividades de *Para practicar* siempre están marcadas con puntos azules y en letra azul. Las respuestas a todas las actividades de *Para practicar* están disponibles en www.masteringbio.com bajo el botón del Área de estudio.

Los pasajes del texto marcados con un punto azul, letra azul y las palabras «deberías ser capaz de» ofrecen ejercicios sobre cuestiones que profesores y alumnos han identificado como las más difíciles. Son los temas que más les cuestan a los alumnos en los exámenes.

... responsable de algunas...
...tosa está ausente, el gen...
...enen la expresión de *lacZ* y...
... presente, ocurre lo contrario...
... *lacZ* y *lacY*). Si entiendes...
... el metabolismo de la lactosa, e...
...cribir la función específica q...
...ías ser capaz de describir...
...do la lactosa está p...
...son lógic...

FIGURA 24.13 Un...
población de pinzones
cambio en el entorno (un
de resultados muestran la c...
pinzones de Darwin median...
después de la sequía de 197...

Muchas figuras y algunas tablas incluyen *Preguntas* y *Ejercicios* en azul para ayudarte a comprobar que entiendes el material que presentan.

... de proces...
... hereditarias).
Deberías ser capaz de...

- 1) Realizar una lista de los cu...
- 2) Relacionar los cuatro post...
y las diferencias en el éxito...
- 3) Ilustrar la variación hered...
reproductor con un eje...
sobre la selección n...

La mitad azul de los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* te pide que hagas algo con la información de la mitad dorada. Si no puedes completar estos ejercicios, vuelve a leer esa sección del capítulo.

... en las poblaciones e...
...ón por selección natural...
...dad de estudios y se ha consi...
... el principio central organizad...

Deberías ser capaz de explicar
biológicas y del lenguaje cotid...
aptitud.

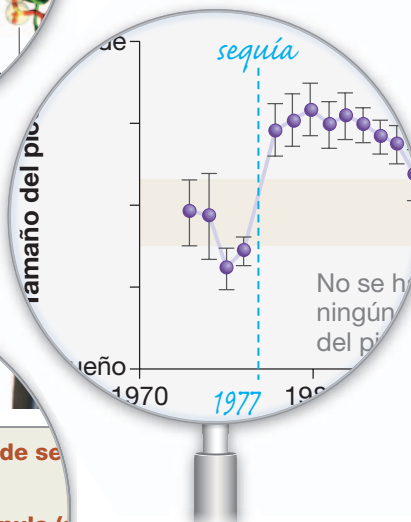
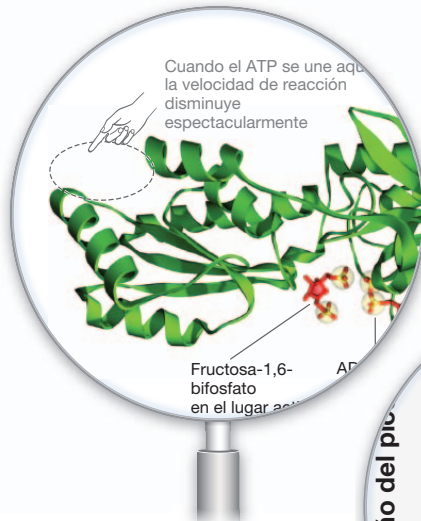
Los ejercicios de «deberías ser capaz de...», en azul, también te permiten comprobar si entiendes todos los puntos del *Resumen de los conceptos clave* al final de los capítulos.

MB Web Animation e

PRESTA ESPECIAL ATENCIÓN A LAS FIGURAS Y TABLAS RESUMEN

La mitad de este libro es texto. La otra mitad son figuras y tablas. Las figuras siempre abordan conceptos importantes. Las tablas presentan la materia bruta de la ciencia; son ricas en datos.

Busca las manos señaladoras en las figuras. Señalan ideas importantes, las que tu profesor podría señalar en clase.



Algunas figuras y tablas te piden que analices datos y rellenes la información que falta. Tómate el tiempo necesario para hacer estos ejercicios; te ayudarán a dominar conceptos importantes.

Los Cuadros de experimentos te ayudarán a entender cómo se diseñan los experimentos y te servirán de práctica para interpretar datos. Algunos dejan espacios en blanco para que tú rellenes las hipótesis nulas, los resultados previstos, o la conclusión.

Predicción de la hipótesis de selección

Predicción de la hipótesis nula (siempre falsa)

Resultados:

80

Medio

TABLA RESUMEN 14.1 **Proteínas en la síntesis de la hélice**

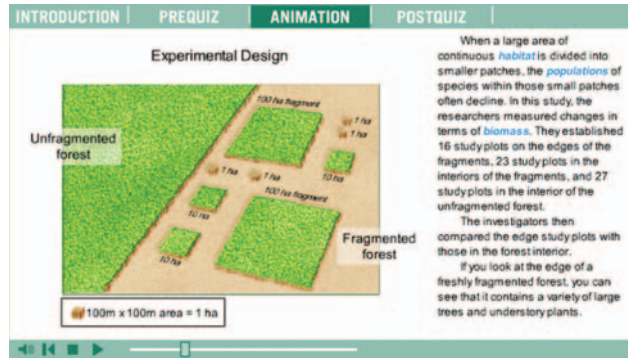
Nombre	Estructura	Función
Apertura de la hélice		
Helicasa		Cataliza la separación de las hebras de DNA
Proteínas de unión a la hebra		Estabilizan la estructura de la hebra de DNA

Las *Tablas Resumen* reúnen información importante en un formato fácil de repasar. En el interior de la contraportada está la lista completa de Tablas Resumen.

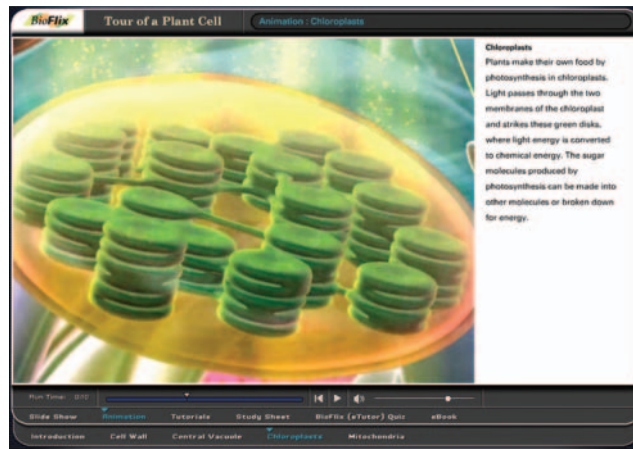
UTILIZA TU SUSCRIPCIÓN A MASTERINGBIOLOGY

MasteringBIOLOGY
www.masteringbio.com

Parte I: El Área de estudio (Study Area) incluye animaciones web y BioFlix.



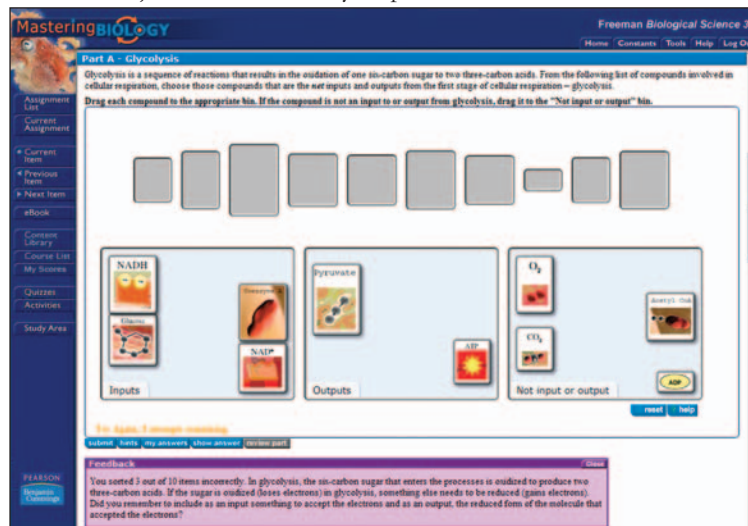
Animaciones web **Web Animation** Te ayudan a repasar temas importantes del texto. Las pruebas anteriores y posteriores te permiten comprobar si dominas la materia.



BioFlix **BioFlix** se encarga de las cuestiones más difíciles de la Biología con animaciones tridimensionales de calidad cinematográfica, presentaciones rotuladas, tutoriales para estudiantes cuidadosamente producidos, hojas de estudio y pruebas que apoyan a todos los tipos de alumnos. Las cuestiones incluyen viaje por una célula animal, viaje por una célula vegetal, transporte de membrana, respiración celular, fotosíntesis, mitosis, meiosis, replicación del DNA, síntesis de proteínas, transporte del agua en las plantas, cómo funcionan las neuronas, sinapsis y contracción muscular.

Parte 2: Las tareas de MasteringBiology incluyen tutoriales exhaustivos sobre los temas más difíciles de la Biología.

Si estás trabajando en un tutorial y no puedes avanzar...



...recibirás al instante la corrección específica de tu error.

También puedes pedir pistas...



...para recibir información sobre el tema y preguntas socráticas y ejercicios diseñados para guiarte hasta que domines el tema.

La Biología y el árbol de la vida

1



Un joven pulpo del arrecife, de Hawai, que también aparece en la portada de este libro. Es una de las diez millones de especies vivas en la actualidad.

CONCEPTOS CLAVE

- La Biología se inició con el desarrollo de (1) la teoría celular, que establece que todos los organismos están compuestos por células y que todas las células surgen de otras células previas, y (2) la teoría de la evolución por la selección natural, que mantiene que las especies cambian en el tiempo porque los individuos con ciertos rasgos heredables tienen más descendencia que otros.
- Un árbol filogenético es una representación gráfica de las relaciones evolutivas entre las especies. Estas relaciones se pueden estimar analizando las similitudes y las diferencias entre los rasgos. Las especies que comparten rasgos distintivos están estrechamente relacionadas y se sitúan muy próximas en el árbol de la vida.
- Los biólogos se hacen preguntas, generan hipótesis para contestarlas y diseñan experimentos que ponen a prueba las predicciones de distintas hipótesis.

Básicamente, la Biología es una búsqueda de ideas y observaciones que unifiquen nuestros conocimientos acerca de la diversidad de la vida, desde una bacteria que vive en las rocas hasta los pulpos y las personas. El Capítulo 1 es una introducción a esta búsqueda.

Los objetivos de este capítulo son introducir la asombrosa variedad de formas de vida actuales, considerar algunos rasgos fundamentales que todos los organismos comparten, y explorar cómo responden los biólogos a las preguntas acerca de la vida. El capítulo también introduce temas que se repetirán a lo largo de todo el libro: (1) analizar el funcionamiento de los organismos a nivel molecular, (2) entender por qué los organismos tienen los rasgos que les caracterizan, respecto a su historia evolutiva, y (3) ayudarte a aprender a pensar como un biólogo.

Comenzaremos examinando dos de las mayores ideas unificadoras de toda la ciencia: la teoría celular y la teoría de la evolución por selección natural. Cuando estos conceptos sur-

gieron a mediados del siglo XIX, revolucionaron la visión del mundo que tenían los biólogos. La teoría celular proponía que todos los organismos están compuestos de células que nacen de otras células previas. La teoría de la evolución por selección natural mantenía que las especies han cambiado a lo largo del tiempo, y que están relacionadas entre sí a través de ancestros comunes. Esta teoría establecía que las bacterias, las setas, las rosas, los petirrojos y las personas pertenecen todos a un árbol de familia, parecido a las genealogías o árboles familiares que unen individuos.

Una **teoría** es una explicación de una clase muy general de observaciones o fenómenos. La teoría celular y la teoría de la evolución proporcionan las bases del desarrollo de la Biología moderna debido a que se centran en dos de las posibles preguntas más generales: ¿de qué están hechos los organismos?; ¿de dónde vienen? Comenzaremos abordando la primera de estas dos preguntas.

2 Capítulo 1 La Biología y el árbol de la vida

1.1 La teoría celular

El gran avance inicial de la Biología, la teoría celular, surgió tras 200 años de trabajo. En 1665 Robert Hooke utilizó un microscopio muy simple para estudiar la estructura del corcho (tejido de la corteza) de un roble. El instrumento aumentaba los objetos sólo 30 veces ($\times 30$), pero permitió a Hooke ver algo extraordinario: en el corcho observó pequeños compartimientos similares a poros que eran invisibles para el ojo humano (**Figura 1.1a**). Estas estructuras se llamaron células.

Poco después de que Hooke publicara sus resultados, Anton van Leeuwenhoek consiguió fabricar microscopios mucho más potentes, algunos capaces de lograr hasta 300 aumentos. Con estos instrumentos, Leeuwenhoek estudió muestras de agua de un estanque y realizó las primeras observaciones de organismos unicelulares como el paramecio de la **Figura 1.1b**. También observó y describió la estructura de las células sanguíneas humanas y los espermatozoides.

En la década de 1670, un investigador, que estudiaba las hojas y los tallos de las plantas con un microscopio, concluyó que estas estructuras, grandes y complejas, están compuestas de muchas células individuales. A principios del siglo XIX se habían reunido las pruebas suficientes para que un biólogo declarara que *todos* los organismos están compuestos por células. Pero desde entonces, los biólogos han desarrollado microscopios que son decenas de miles de veces más potentes

que el de Leeuwenhoek, y han descrito más de un millón de especies nuevas. ¿Se sostenía la afirmación del biólogo?

¿Están compuestos por células todos los organismos?

Los organismos más pequeños conocidos son bacterias que apenas miden 200 nanómetros de diámetro, o 200 *mil millonésimas partes* de un metro. (Véanse los anexos para repasar el sistema métrico y sus prefijos.) Se necesitarían 5.000 organismos de los mencionados, en fila, para llegar a un milímetro. Ésta es la distancia entre las marcas más pequeñas de una regla métrica. Por el contrario, las secuoyas pueden medir más de 100 metros de altura, lo que equivale a un edificio de 20 plantas. No obstante, las bacterias y las secuoyas están compuestas por el mismo ladrillo básico: la célula. Las bacterias consisten en una única célula; las secuoyas están compuestas por muchas células.

Los biólogos se han visto sorprendidos por la diversidad y la complejidad de las células a medida que los avances en la microscopía han permitido estudiar células con más aumentos. Sin embargo, la conclusión básica establecida en el siglo XIX se mantiene intacta: hasta donde se sabe, todos los organismos están compuestos por células. Hoy en día, la **célula** se define como un compartimento muy organizado rodeado de una estructura delgada y flexible llamada membrana plasmática, y que contiene sustancias químicas concentradas en una solución acuosa. Las reacciones químicas que sustentan la vida tienen lugar dentro de las células. La mayoría de éstas también pueden reproducirse mediante división, de hecho, copiándose a sí mismas.

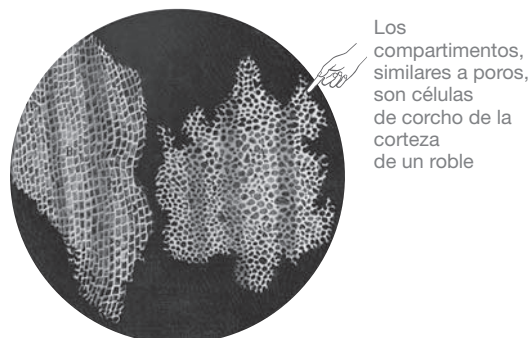
El descubrimiento de que todos los organismos están compuestos por células fue muy importante, pero sólo constituía la primera parte de la teoría celular. Además de saber de qué están hechos los organismos, los científicos querían conocer cómo se producen las células.

¿De dónde vienen las células?

La mayor parte de las teorías científicas tienen dos componentes: el primero describe un modelo del mundo natural, mientras que el segundo identifica un mecanismo o proceso que es el responsable de crear el modelo. Hooke y sus colegas científicos habían enunciado el componente de modelo de la teoría celular. En 1858, Rudolph Virchow añadió el componente de proceso al declarar que todas las células surgen de células preexistentes. ● La teoría celular completa, entonces, se puede enunciar así: todos los organismos están hechos de células, y todas las células provienen de células previas.

Esta afirmación suponía una amenaza directa a la explicación dominante, llamada «generación espontánea». En ese momento, la mayoría de los biólogos creía que los organismos surgen espontáneamente bajo ciertas condiciones. Por ejemplo, se pensaba que las bacterias y los hongos que echan a perder alimentos, como la leche o el vino, aparecían *motu proprio* en esos medios ricos en nutrientes: llegaban a la vida a partir de materia no viva. La generación espontánea era una **hipótesis**, una explicación propuesta.

(a) La primera vez que se vieron las células: dibujo de Robert Hooke de 1665.



(b) Anton van Leeuwenhoek fue el primero que observó «animáculos» unicelulares en el agua de un estanque.

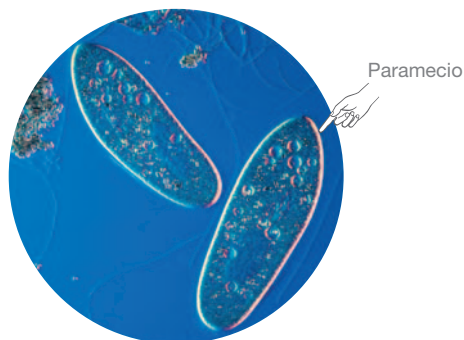


FIGURA 1.1 El descubrimiento de las células.

La hipótesis de que todas las células surgen de otras células, por el contrario, mantenía que las células no llegan a la vida de forma espontánea, sino que se producen cuando otras células crecen y se dividen. Los biólogos suelen utilizar *teoría* para las explicaciones propuestas para modelos generales de la naturaleza, e *hipótesis* para las explicaciones a preguntas más concretas.

Poco después de que se publicara la hipótesis de que todas las células surgen de otras células, Louis Pasteur se propuso comprobar sus predicciones experimentalmente. Una **predicción** es algo que puede medirse y que debe ser correcto si la hipótesis es válida. Pasteur quería determinar si podrían surgir microorganismos espontáneamente en un caldo de nutrientes, o bien si sólo aparecen cuando el caldo se expone a una fuente de células. Para estudiar el problema, creó dos grupos experimentales: un caldo que no estaba expuesto a

una fuente de células, y otro que sí lo estaba. La hipótesis de la generación espontánea predecía que las células aparecerían en ambos grupos. La hipótesis de que todas las células surgen de otras células predecía que sólo aparecerían células en el experimento expuesto a una fuente de células.

La **Figura 1.2** muestra el diseño experimental de Pasteur. Se puede observar que los dos tratamientos son idénticos en todos los aspectos excepto en uno. Ambos utilizaban matraces de cristal llenos de la misma cantidad del mismo caldo de nutrientes. Los matraces se hirvieron durante el mismo tiempo para matar todos los organismos vivos, como bacterias u hongos. Pero como el matraz dibujado en la **Figura 1.2a** tenía el cuello recto, estaba expuesto a células después de la esterilización por calor. Estas células previas son las bacterias y los hongos que se adhieren a las partículas de polvo del aire. Podían caer al caldo de nutrientes porque el cuello del matraz

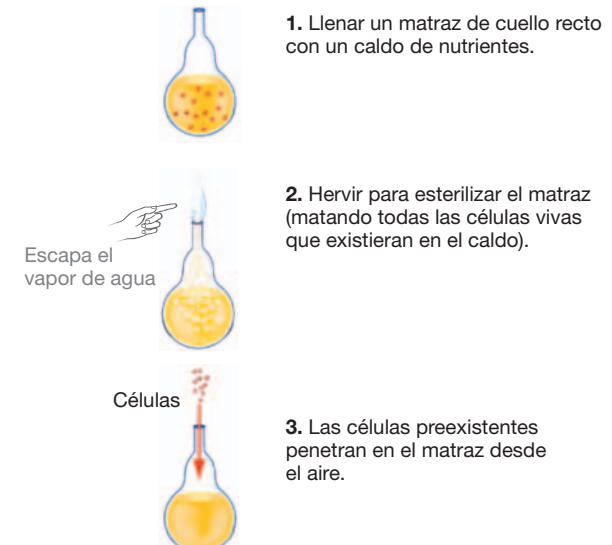
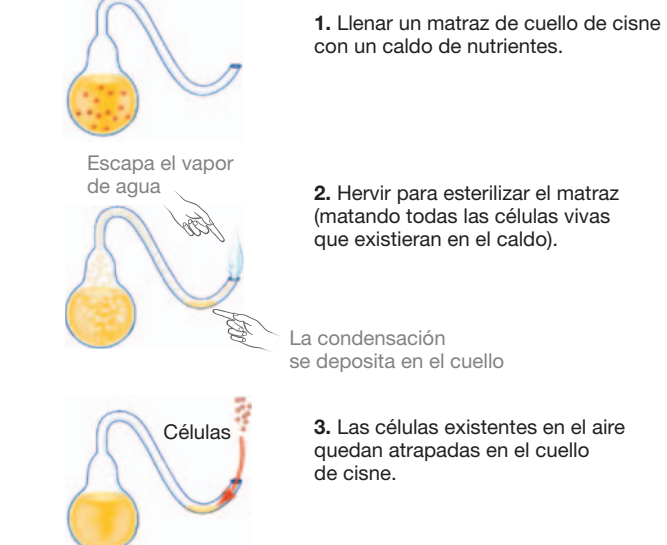


Experimento	
Pregunta: ¿Surgen las células espontáneamente o de otras células?	
<p>Hipótesis de la generación espontánea: Las células surgen espontáneamente de materia no viva.</p> <p>Hipótesis de que todas las células surgen de otras células: Sólo se producen células cuando otras células preexistentes crecen y se dividen.</p>	
<p>(a) Experimento de Pasteur con el matraz de cuello recto:</p>  <ol style="list-style-type: none"> 1. Llenar un matraz de cuello recto con un caldo de nutrientes. 2. Hervir para esterilizar el matraz (matando todas las células vivas que existieran en el caldo). <i>Escapa el vapor de agua</i> 3. Las células preexistentes penetran en el matraz desde el aire. <i>Células</i> 	<p>(b) Experimento de Pasteur con el matraz de cuello de cisne:</p>  <ol style="list-style-type: none"> 1. Llenar un matraz de cuello de cisne con un caldo de nutrientes. 2. Hervir para esterilizar el matraz (matando todas las células vivas que existieran en el caldo). <i>Escapa el vapor de agua</i> 3. Las células existentes en el aire quedan atrapadas en el cuello de cisne. <i>La condensación se deposita en el cuello</i> <i>Células</i>
<p>Predicción de la hipótesis de la generación espontánea: aparecerán células en el caldo.</p> <p>Predicción de la hipótesis de que todas las células surgen de otras células: Aparecerán células en el caldo.</p>	<p>Predicción de la hipótesis de la generación espontánea: Aparecerán células en el caldo.</p> <p>Predicción de la hipótesis de que todas las células surgen de otras células: No aparecerán células en el caldo.</p>
<p>Resultados:</p>  <p style="text-align: center;">El caldo se llena de células</p> <div style="border: 1px solid gray; padding: 5px; width: fit-content; margin: auto;">Apoya ambas hipótesis</div>	<p>Resultados:</p>  <p style="text-align: center;">El caldo se mantiene estéril</p> <div style="border: 1px solid gray; padding: 5px; width: fit-content; margin: auto;">Rechaza la hipótesis de la generación espontánea</div>
Conclusión: Las células sólo nacen de otras células previas, no espontáneamente de materia no viva.	

FIGURA 1.2 La hipótesis de la generación espontánea se pone a prueba mediante un experimento.

4 Capítulo 1 La Biología y el árbol de la vida

era recto. Por el contrario, el matraz de la **Figura 1.2b** tenía un largo cuello de cisne. Pasteur sabía que el agua se condensaría en el cayado del cuello de cisne después de hervir, y que esta agua atraparía a todas las bacterias y los hongos que penetraran con las partículas de polvo. Así pues, el matraz de cuello de cisne estaba aislado de todas las fuentes de células incluso aunque siguiera estando expuesto al aire.

El diseño experimental de Pasteur fue eficaz porque sólo existía una diferencia entre los dos tratamientos, y porque la diferencia era el factor que se estaba poniendo a prueba (en este caso, la exposición del caldo a células presentes). ● **Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de identificar los problemas que surgirían si hubiera puesto distintos tipos de caldo en los dos grupos, hervido durante tiempos diferentes, o utilizado un matraz de porcelana en un caso y un matraz de cristal en el otro.**

¿Y los resultados de Pasteur? Como muestra la Figura 1.2, el matraz expuesto a células se llenó rápidamente de bacterias y hongos. Esta observación fue importante porque demostró que la esterilización mediante calor no había alterado la capacidad del caldo de sustentar el cultivo, y porque apoyaba la hipótesis de que el cultivo empezaba con células ya existentes. Pero el caldo del matraz de cuello de cisne permanecía estéril. Incluso dejando el matraz durante meses, no aparecían organismos.

Como los datos de Pasteur eran contrarios a las predicciones de la hipótesis de la generación espontánea, los resultados persuadieron a la mayoría de los biólogos de que la hipótesis de que todas las células surgen de otras células era la correcta.

El éxito del componente de proceso de la teoría celular tuvo una implicación muy importante: si todas las células nacen de células preexistentes, se deduce que todos los individuos de una población de organismos unicelulares están relacionados por un ancestro común. Del mismo modo, en un individuo multicelular como tú, todas las células presentes descienden de células previas, hasta llegar a un óvulo fertilizado. Un óvulo fertilizado es una célula creada por la fusión de un espermatozoide y un óvulo, células formadas en los individuos de la generación precedente. De este modo, todas las células de un organismo multicelular están vinculadas por un ancestro común.

La segunda gran teoría fundadora de la Biología es similar, en esencia, a la teoría celular. También resultó publicada el mismo año que la hipótesis de que todas las células nacen de otras células. Fue la comprensión, alcanzada de forma independiente por Charles Darwin y Alfred Russel Wallace, de que todas las *especies* (todos los tipos identificables y distintos de organismos) están relacionadas por ancestros comunes.

1.2 La teoría de la evolución por la selección natural

En 1858, se leyeron unos cortos artículos escritos independientemente por Darwin y Wallace a un pequeño grupo de científicos en un encuentro de la Sociedad Lineana de Londres. Un año más tarde, Darwin publicó un libro que ampliaba la idea resumida en esos breves artículos. El libro se llamaba *El origen de las especies*. La primera edición se agotó en un día.

¿Qué es la evolución?

Del mismo modo que la teoría de células, la teoría de la evolución por selección natural tiene un componente de modelo y otro de proceso. La teoría de Darwin y Wallace establecía dos importantes conceptos respecto a los modelos del mundo natural. El primer concepto era que las especies estaban relacionadas por ancestros comunes. Esto se oponía a la opinión predominante de la ciencia en ese momento, que era que las especies representan entidades independientes creadas de una en una por un ser divino. El segundo concepto resultaba igualmente novedoso: en vez de aceptar la hipótesis popular de que las especies permanecen inalterables en el tiempo, Darwin y Wallace proponían que las características de las especies pueden cambiar de generación en generación. Darwin denominó a este proceso «descendencia con modificación».

Evolución, entonces, significa que las especies no son identidades independientes e inalterables, sino que se relacionan entre sí y cambian en el tiempo. Esta parte de la teoría de la evolución (el componente de modelo) no era original de Darwin y Wallace; varios científicos habían llegado a las mismas conclusiones acerca de las relaciones entre especies. El gran mérito de Darwin y Wallace fue proponer un proceso, denominado **selección natural**, que explica *cómo* sucede la evolución.

¿Qué es la selección natural?

La selección natural se produce siempre que se cumplan dos condiciones. La primera es que los individuos de una población varían respecto a las características que sean **heredables**, es decir, los rasgos que pueden ser transmitidos a la descendencia. Una **población** se define como un grupo de individuos de la misma especie que vive en la misma área al mismo tiempo. Darwin y Wallace habían estudiado poblaciones naturales durante el tiempo suficiente como para darse cuenta de que la variación entre individuos es prácticamente universal. En el trigo, por ejemplo, algunos individuos son más largos que otros. Por el trabajo de los agricultores, Darwin y Wallace sabían que de los progenitores cortos solía producirse descendencia corta. Investigaciones posteriores han demostrado que la variación heredable existe en la mayoría de los rasgos y las poblaciones. La segunda condición de la selección natural es que, en un ambiente concreto, ciertas versiones de esos rasgos heredables ayudan a los individuos a sobrevivir mejor o a reproducirse más que otras versiones. Por ejemplo, si las plantas de trigo altas se quiebran fácilmente con el viento, entonces, en lugares ventosos las plantas más cortas tenderán a sobrevivir mejor y dejar más descendencia que las plantas más altas.

Si ciertos rasgos heredables conducen a un mayor éxito en la producción de descendencia, entonces esos rasgos se hacen más frecuentes en la población a lo largo del tiempo. De este modo, las características de la población cambian como resultado de la acción de la selección natural sobre los individuos. Éste es un concepto clave: la selección natural actúa sobre los individuos, pero el cambio evolutivo sólo afecta a las poblaciones. En este ejemplo, las poblaciones de trigo que crecen en lugares ventosos tienden a acortarse de generación en generación. Pero en una generación concreta, ninguna de las plantas de trigo individuales se alarga ni se acorta como

resultado de la selección natural. Este tipo de cambio en las características de una población, a lo largo del tiempo, es la evolución. La evolución tiene lugar cuando las variaciones heredables provocan diferencias respecto al éxito de la reproducción. ● Si entiendes este concepto, deberías ser capaz de hacer un gráfico mostrando cómo la longitud media del tallo cambiará con el tiempo en una población que ocupa un ambiente ventoso, frente a un ambiente sin viento, en el que las plantas más altas tengan una ventaja porque acceden mejor al sol. (Véase cómo leer y construir gráficos en **BioHabilidades 1**, al final de este libro).

Darwin también introdujo algunos términos nuevos para identificar lo que sucede durante la selección natural. Por ejemplo, en el español de la calle, la palabra «eficacia» significa capacidad de lograr el efecto deseado. Sin embargo, en Biología, **eficacia biológica** (*fitness*) se refiere a la capacidad de un individuo de producir muchos descendientes. De forma parecida, la palabra *adaptación* en el español habitual significa que un individuo se acomoda y cambia para funcionar bajo circunstancias diferentes. Pero en Biología, **adaptación** es un rasgo que aumenta la eficacia biológica de un individuo en un entorno determinado. De nuevo, consideremos el trigo: en los hábitats con mucho viento, las plantas de trigo con tallos cortos son más eficaces que los individuos con tallos largos. Los tallos cortos son una adaptación a ambientes ventosos.

Para aclarar aún más cómo funciona la selección natural, consideremos el origen de las verduras denominadas «plan-

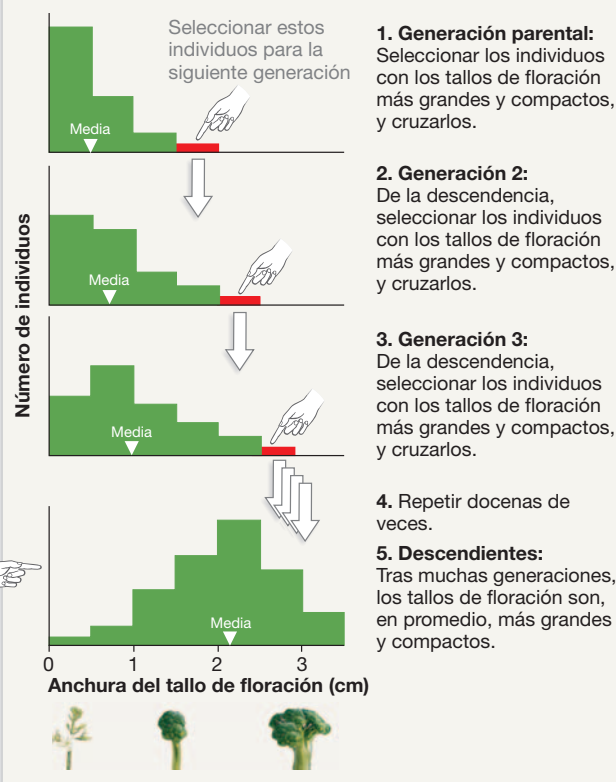
tas de la familia del repollo». El brócoli, la coliflor, las coles de Bruselas, el repollo, la col rizada, la col de Milán y la berza descendieron de la misma especie, la planta salvaje de la familia de la mostaza que muestra la **Figura 1.3a**. Para crear la planta llamada brócoli, los horticultores seleccionaron individuos de la especie salvaje de mostaza con tallos de floración especialmente grandes y compactos. En la mostaza, el tamaño y la forma de los tallos de floración son rasgos heredables. Cuando los individuos seleccionados se cruzaron entre sí, su descendencia demostró tener tallos de floración más grandes y más compactos, de media, que la población original (**Figura 1.3b**). Repitiendo este proceso en muchas generaciones, los horticultores lograron una población cuyos tallos de floración eran extraordinariamente grandes y compactos. La población lograda había sido seleccionada artificialmente por el tamaño y la forma de su tallo de floración; como muestra la **Figura 1.3c**, apenas recuerda la forma del ancestro. Hay que tener en cuenta que, durante este proceso, el tamaño y la forma del tallo de floración de cada planta individual no cambiaron durante la vida de la planta, sino que el cambio tuvo lugar en las características de la población a lo largo del tiempo. La gran idea de Darwin fue que la selección natural cambia las características de una población salvaje a lo largo del tiempo, al igual que la manipulación intencional de la «selección artificial» cambia las características de una población domesticada con el tiempo.

(a) *Brassica oleracea* salvaje: la generación parental.



Estos gráficos, llamados histogramas, ponen de relieve cómo la anchura del tallo de floración cambiaba a lo largo del tiempo en respuesta a la selección.

(b) SELECCIÓN ARTIFICIAL



(c) Brócoli: un descendiente de la *Brassica oleracea* salvaje.



FIGURA 1.3 La selección artificial puede provocar cambios notables en los organismos.

6 Capítulo 1 La Biología y el árbol de la vida

Desde que Darwin y Wallace publicaron su trabajo, los biólogos han logrado documentar cientos de ejemplos de selección natural en poblaciones salvajes. Han acumulado muchísimas pruebas que ponen de manifiesto que las especies han cambiado con el tiempo.

En conjunto, la teoría celular y la teoría de la evolución otorgaron a la naciente ciencia de la Biología dos ideas nucleares y unificadoras:

1. La célula es la unidad estructural básica de todos los organismos.
2. Todas las especies están relacionadas por ancestros comunes y han cambiado con el tiempo por la selección natural.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- La selección natural tiene lugar cuando la variación heredable de ciertos rasgos provoca un mayor éxito en la reproducción. Como los individuos con esos rasgos producen mucha descendencia con los mismos rasgos, los rasgos aumentan de frecuencia y se produce la evolución.
- La evolución es simplemente un cambio de las características de una población a lo largo del tiempo.

Deberías ser capaz de...

Explicar por qué son incorrectos los siguientes conceptos, falsos pero frecuentes, acerca de la evolución mediante selección natural, utilizando el ejemplo de la selección en la longitud de los tallos del trigo.

- 1) La evolución es progresiva, lo que significa que las especies siempre se hacen más grandes, más complejas, o «mejores» de alguna forma;
- 2) Los individuos, así como las poblaciones, cambian cuando tiene lugar la selección natural; o
- 3) Los individuos con mayor eficacia biológica son más fuertes o más grandes, o «más dominantes».

 **Web Animation** en www.masteringbio.com

Artificial Selection

1.3 El árbol de la vida

La Sección 1.2 abordaba cómo cambian con el tiempo las poblaciones individuales debido a la selección natural. Pero en las últimas décadas, los biólogos también han documentado docenas de casos en los que la selección natural ha provocado que las poblaciones de una especie diverjan y formen nuevas especies. Este proceso de divergencia se denomina **especiación**. En varias ocasiones, los biólogos están documentando la formación de nuevas especies ante nuestros ojos (**Figura 1.4**).

Las investigaciones sobre la especiación apoyan una idea propuesta por Darwin y Wallace hace más de un siglo: que

(a) El *Tragopogon mirus* (izquierda) evolucionó del *Tragopogon dubius* (derecha).



(b) Distintas especies del *Jadera haematoloma* se alimentan de las plantas nativas (izquierda) y las introducidas (derecha).



(c) Distintas especies de la mosca del gusano se alimentan de frutos del espino (izquierda) o manzanas (derecha).



FIGURA 1.4 Especiación en acción. Las parejas de organismos mostradas en la figura están en vías de convertirse en especies independientes (véase el Capítulo 26).

la selección natural puede provocar cambios *entre* las especies además de dentro de las especies. Las conclusiones ampliadas son que todas las especies derivan de especies previas y que todas las especies, pasadas y presentes, comparten un único ancestro común. Si la teoría de la evolución por la selección natural es válida, los biólogos deberían ser capaces de reconstruir un **árbol de la vida**, un árbol de familia de los organismos. Si la vida en la Tierra surgió una única vez, entonces ese diagrama describiría las relaciones genealógicas entre las especies con una única especie ancestral en la base.

¿Se ha logrado este hito? Si el árbol de la vida existe, ¿cómo es? Para responder a estas preguntas, debemos echar la vista atrás y repasar cómo organizaban los biólogos la diversidad de organismos *antes* de la aparición de la teoría celular y la teoría de la evolución.

Taxonomía lineana

En ciencias, **taxonomía** significa nombrar y clasificar organismos. Esta rama de la Biología empezó a florecer en 1735, cuando un botánico llamado Carlos Linneo decidió poner orden en la increíble diversidad de organismos que se estaban descubriendo entonces.

El pilar del sistema de Linneo es un nombre compuesto por dos palabras, único para cada tipo de organismo. La primera palabra indica el **género** del organismo. Un género se compone de un grupo de especies estrechamente relacionadas. Por ejemplo, Linneo colocó a los humanos en el género *Homo*. Aunque los humanos son la única especie viva de este género, varios organismos extintos, que andaban erectos y utilizaban herramientas habitualmente, también se asignaron posteriormente al *Homo*. El segundo término de este nombre de dos palabras identifica la especie del organismo. En la Sección 1.2 se definió la especie como un tipo de organismo diferente e identificable. De manera más formal, una **especie** está compuesta de individuos que habitualmente se reproducen entre sí o comparten características que son distintas de las de otras especies. Linneo otorgó a los humanos el nombre específico de *sapiens*.

La designación del género y la especie de un organismo constituye su nombre científico o nombre latino. Los nombres científicos siempre se escriben en cursiva. Los géneros siempre se escriben en mayúscula, pero las especies no: por ejemplo, *Homo sapiens*. Los nombres científicos se basan en raíces griegas o latinas o en palabras «latinizadas» de otro idioma (véase el **Cuadro 1.1**). Linneo puso un nombre científico a todas las especies conocidas entonces. (También latinizó su propio nombre, de Karl von Linné a Carolus Linnaeus.)

Linneo mantenía que no debía asignarse el mismo nombre de género y especie a distintos tipos de organismos. Se podrían asignar otras especies al género *Homo*, y los miembros de otros géneros podrían ser denominados *sapiens*, pero sólo a los humanos se les llama *Homo sapiens*. Cada nombre científico es único.

El sistema de Linneo ha resistido el paso del tiempo. Su sistema de denominación con dos palabras, o **nomenclatura binomial**, sigue siendo el estándar en Biología.

Niveles taxonómicos Para organizar y clasificar la inmensa diversidad de especies descubiertas en el siglo XVIII, Linneo creó una jerarquía de grupos taxonómicos: del agrupamiento más específico al menos, los niveles son **especie, género, familia, orden, clase, filo** y **reino**. La **Figura 1.5** muestra cómo funciona este esquema de clasificación anidada, o jerárquica, utilizando a los humanos como ejemplo. Aunque nuestra especie es el único miembro vivo del género *Homo*, los humanos están agrupados con el orangután, el gorila, el chimpancé común y el bonobo en una familia denominada «homínidos». Linneo agrupó a los miembros de esta familia con los babuinos, los monos y los lémures en un orden llamado «primates». Los primates están incluidos en la clase «mamíferos» con los roedores, los bisontes y otros organismos que tienen pelaje y producen leche. Los mamíferos, a su vez, se unen a otros animales con estructuras deno-

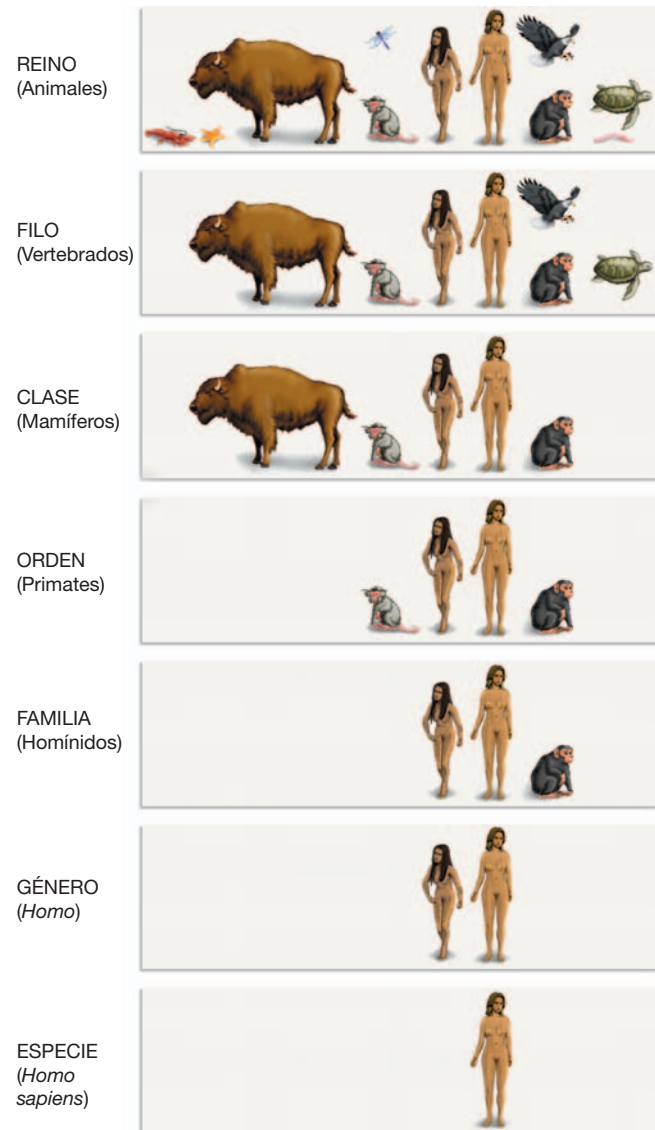


FIGURA 1.5 Niveles taxonómicos de Linneo. En el sistema lineano, cada especie animal se sitúa en una jerarquía taxonómica de siete niveles. Los niveles inferiores están anidados con los superiores.

minadas notocordas en el filo «vertebrados», y se agrupan con todos los demás animales en el reino animal. Cada uno de los grupos reseñados (primates, mamíferos, *Homo sapiens*) se puede denominar **taxón**. La base del sistema de Linneo es que los taxones inferiores están anidados con los superiores.

Aún perviven ciertos aspectos de este esquema jerárquico. No obstante, a medida que la Biología maduró, aparecieron varios problemas en la propuesta original de Linneo.

¿Cuántos reinos hay? Linneo propuso que las especies podían organizarse en dos reinos: plantas y animales. Según Linneo, los organismos que no se mueven y que producen su propio alimento son plantas; mientras que los organismos

8 Capítulo 1 La Biología y el árbol de la vida

que se mueven y consiguen su alimento comiendo a otros organismos son animales.

Sin embargo, no todos los organismos entran fácilmente en estas categorías. El moho, las setas y otros hongos viven de absorber nutrientes de plantas y animales, vivos o muertos. Incluso aunque no fabriquen su propia comida, se adscribieron al reino de las plantas dado que no se mueven. Los minúsculos organismos unicelulares llamados bacterias también crearon problemas. Algunas bacterias se mueven, y muchas producen su propio alimento, pero inicialmente también se pensó que eran plantas.

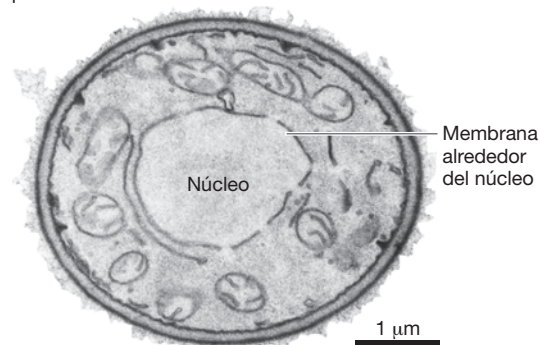
Además, surgió una importante división distinta cuando los avances en la microscopía permitieron a los biólogos estudiar con detalle los contenidos de las células. En las plantas, los animales y muchos otros organismos, las células contienen una estructura prominente denominada núcleo (**Figura 1.6a**). Pero en las bacterias, las células carecen de este componente central (**Figura 1.6b**). Los organismos con núcleo se denominan **eucariotas** («verdadero núcleo»); los organismos sin núcleo se llaman **procariotas** («antes del núcleo»). La inmensa mayoría de procariotas son unicelulares («una célula»); muchos eucariotas son multicelulares («muchas células»). Estos hallazgos indicaban que la división más importante de la vida era entre procariotas y eucariotas.

En respuesta a los nuevos datos acerca de la diversidad de la vida, los biólogos propusieron otras clasificaciones. A finales de la década de 1960, un investigador sugirió que un sistema de cinco reinos refleja mejor los modelos observados en la naturaleza. Este sistema de cinco reinos se muestra en la **Figura 1.7**. Aunque el esquema se utilizó ampliamente, sólo representa una de las muchas propuestas. Otros biólogos plantearon que los organismos se organizan en tres, cuatro, seis u ocho reinos.

Uso de moléculas para conocer el árbol de la vida

Cuando se publicó la propuesta de los cinco reinos, Carl Woese y sus colaboradores empezaron a trabajar en el problema desde un ángulo completamente diferente. En vez de asignar los organismos a los reinos basándose en características como la presencia de un núcleo o la capacidad de movimiento o de producir alimento, intentaron entender las relaciones entre organismos analizando sus componentes químicos.

(a) Las células eucariotas tienen un núcleo rodeado por una membrana.



(b) Las células procariotas no tienen un núcleo rodeado por una membrana.

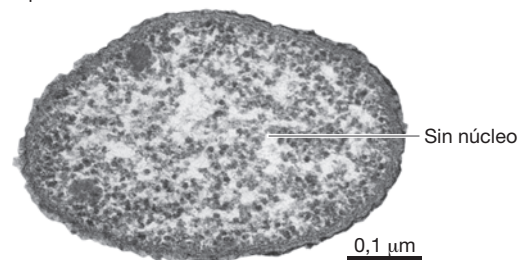


FIGURA 1.6 Eucariotas y procariotas.

● **EJERCICIO** Estudia las cotas de la escala y dibuja dos óvalos que representen fielmente el tamaño relativo de una célula eucariota y otra procariota.

Su objetivo era conocer la **filogenia** (que significa «origen de la tribu») de todos los organismos, es decir, sus relaciones genealógicas reales. Para conocer la cercanía o la distancia entre distintos organismos, Woese y sus colaboradores necesitaban estudiar una molécula presente en todos los organismos. La molécula elegida se llama «rRNA de la subunidad pequeña». Es un componente esencial de la maquinaria que todas las células utilizan para crecer y reproducirse.

Aunque el rRNA es una molécula grande y compleja, su estructura básica es sencilla. La molécula de rRNA está compuesta de una secuencia de cuatro componentes químicos más pequeños llamados ribonucleótidos. Estos ribonucleótidos se denotan con las letras A, U, C y G. En el rRNA, los ribonu-

CUADRO 1.1 Nombres y términos científicos

Los nombres y los términos científicos suelen estar basados en raíces léxicas griegas o latinas que son muy descriptivas. Por ejemplo, *Homo sapiens* deriva de la palabra latina *Homo*, que significa 'hombre'; y *sapiens*, 'sabio' o 'conocedor'. La levadura que utilizan los panaderos para hacer pan y los cerveceros para producir cerveza se denomina *Saccharomyces cerevisiae*. La raíz griega *saccharo* significa

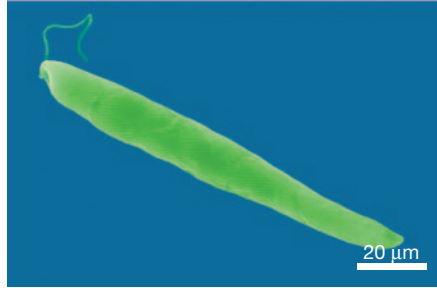
'azúcar', y *myces* hace referencia a un hongo. Al *Saccharomyces* se le llama correctamente «hongo del azúcar» debido a que la levadura es un hongo y porque a las cepas domesticadas de levadura que se utilizan en la panadería industrial y la elaboración de cerveza por lo general se las alimenta con azúcar. El nombre específico del organismo, *cerevisiae*, es «cerveza» en latín. En una traducción aproxi-

mada, entonces, el nombre científico de la levadura de los cerveceros significa 'hongo del azúcar para cerveza'.

La mayoría de los biólogos piensa que es muy útil memorizar algunas raíces frecuentes del griego y el latín. Para ayudarte en este proceso, los términos nuevos que surjan en el texto suelen estar acompañados de la referencia a la raíz léxica griega o latina entre paréntesis.



REINO MONERA
(incluye todos los
procariontes)



REINO PROTISTA
(incluye varios grupos
de eucariotas
unicelulares)



REINO
DE LAS PLANTAS



REINO
DE LOS HONGOS



REINO ANIMAL

FIGURA 1.7 El esquema de los cinco reinos. Durante décadas, la mayoría de los biólogos aceptó la hipótesis de que los organismos se pueden clasificar en los cinco reinos aquí mostrados.

● **PREGUNTA** ¿Cuántas veces es más grande una mosca de la fruta que una de las células procariontes representadas en la figura?

cleótidos se unen entre sí linealmente, como los vagones de un tren de mercancías (**Figura 1.8**).

¿Por qué podría ser útil el rRNA para conocer las relaciones entre organismos? La respuesta es que la secuencia de ribonucleótidos del rRNA es un rasgo, similar a la longitud de los tallos del trigo o los tallos de floración del brócoli, que puede cambiar a lo largo de la evolución. Aunque el rRNA realiza la misma función en todos los organismos, la secuencia de los ribonucleótidos básicos de esta molécula no es idéntica en todas las especies. En las plantas terrestres, por ejemplo, la molécula podría empezar con la secuencia A-U-A-U-C-G-A-G. En las algas verdes, estrechamente relacionadas con las plantas terrestres, la misma sección de la molécula podría contener A-U-A-U-G-G-A-G. Pero en las algas marrones, que no están estrechamente relacionadas con las algas verdes ni con las plantas terrestres, la misma parte de la molécula podría ser A-A-A-U-G-G-A-G.

El programa de investigación que Woese y sus colaboradores siguieron se basaba en una sencilla premisa: si la teoría de la evolución es correcta, entonces las secuencias de rRNA deberían ser muy similares en los organismos estrechamente relacionados, pero no tan parecidas en aquellos menos relacionados. Ciertos grupos, como las plantas, deberían compartir ciertas variaciones del rRNA que otras especies no tienen.

Para poner a prueba esta premisa, los investigadores determinaron la secuencia de ribonucleótidos del rRNA de muchas especies. Luego consideraron la implicación de las similitudes y las diferencias de la secuencia en las relaciones entre las especies. El objetivo era crear un diagrama que describiera la filogenia de los organismos del estudio. ● Un diagrama que muestre la historia evolutiva de esta forma se denomina **árbol filogenético**. Al igual que un árbol genealógico familiar muestra las relaciones entre individuos, un árbol filogenético muestra las relaciones entre especies. En este tipo de árbol, las ramas cercanas representan especies estrechamente relacionadas; las ramas más lejanas representan especies cuya relación es más distante.

Compara la secuencia de nucleótidos del rRNA de las plantas terrestres...

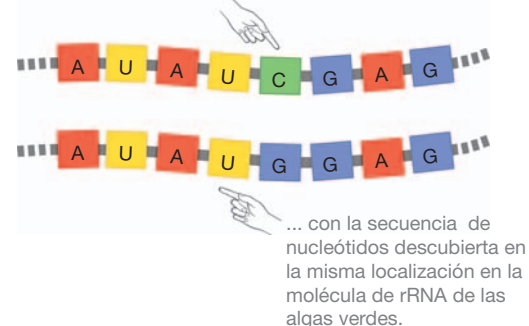


FIGURA 1.8 Las moléculas de RNA están compuestas por moléculas más pequeñas. La molécula completa del rRNA de la subunidad pequeña contiene unos 2.000 ribonucleótidos; en esta comparativa sólo se muestran 8.

● **PREGUNTA** Suponiendo que en la misma porción de rRNA, los mohos y otros hongos presentan la secuencia A-U-A-U-G-G-A-C; según estos datos, ¿están más cerca de las algas verdes o de las plantas terrestres? Justifica tu respuesta.

El árbol de la vida estimado a partir de una serie de genes Para construir un árbol filogenético, los investigadores utilizan un ordenador para descubrir la disposición de las ramas que resulte más consistente con las similitudes y las diferencias observadas en los datos. Aunque el trabajo inicial se basaba únicamente en las secuencias de ribonucleótidos del rRNA, en la actualidad los biólogos utilizan conjuntos de datos que incluyen secuencias de muchísimos genes. La **Figura 1.9** muestra un árbol reciente, obtenido comparando esas secuencias. Como este árbol incluye especies de muchos reinos y filos diferentes, a menudo se le llama «árbol universal», o árbol de la vida. Véase la ayuda para aprender a descifrar un árbol filogenético en las **BioHabilidades 2**.

El árbol de la vida obtenido del rRNA y otros datos genéticos sorprendió a los biólogos. Por ejemplo:

- La división fundamental de los organismos no es plantas y animales, ni siquiera procariotas y eucariotas. Por el contrario, aparecen *tres* grupos principales: (1) las bacterias; (2) otro grupo de organismos procariotas, unicelulares, denominados *Archaea*; y (3) los eucariotas. Para acoplar esta nueva perspectiva de la diversidad de los organismos, Woese creó un nuevo nivel taxonómico, llamado dominio. Como indica la **Figura 1.9**, los tres dominios de la vida se llaman actualmente *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*.

- Algunos de los reinos que habían sido definidos previamente no reflejan cómo tuvo lugar realmente la evolución. Por ejemplo, recuerda que Linneo agrupó los eucariotas multicelulares conocidos como hongos con las plantas. Pero los datos genéticos indican que los hongos están relacionados más estrechamente con los animales que con las plantas.
- Los dominios *Bacteria* y *Archaea* son mucho más diversos de lo que nadie había imaginado. Si las diferencias entre animales, hongos y plantas les hacen merecedores de ocupar cada uno un reino distinto, entonces existen docenas de reinos entre los procariotas.

El árbol de la vida es un trabajo en constante actualización Del mismo modo que investigar en tu árbol genealógico puede ayudarte a entender quién eres y de dónde vienes, el árbol de la vida ayuda a los biólogos a entender las relaciones entre organismos y la historia de las especies. Por ejemplo, el descubrimiento de las *Archaea* y la localización de linajes como los hongos, se convirtieron en interesantes hitos de nuestro conocimiento acerca de la biodiversidad. El trabajo en el árbol de la vida continúa a un ritmo acelerado, no obstante, y la colocación de ciertas ramas en el árbol provoca encendidos debates. A medida que aumenten las bases de datos y mejoren las técnicas para analizar los datos, la forma del árbol de la vida presentado en la **Figura 1.9** cambiará sin duda.

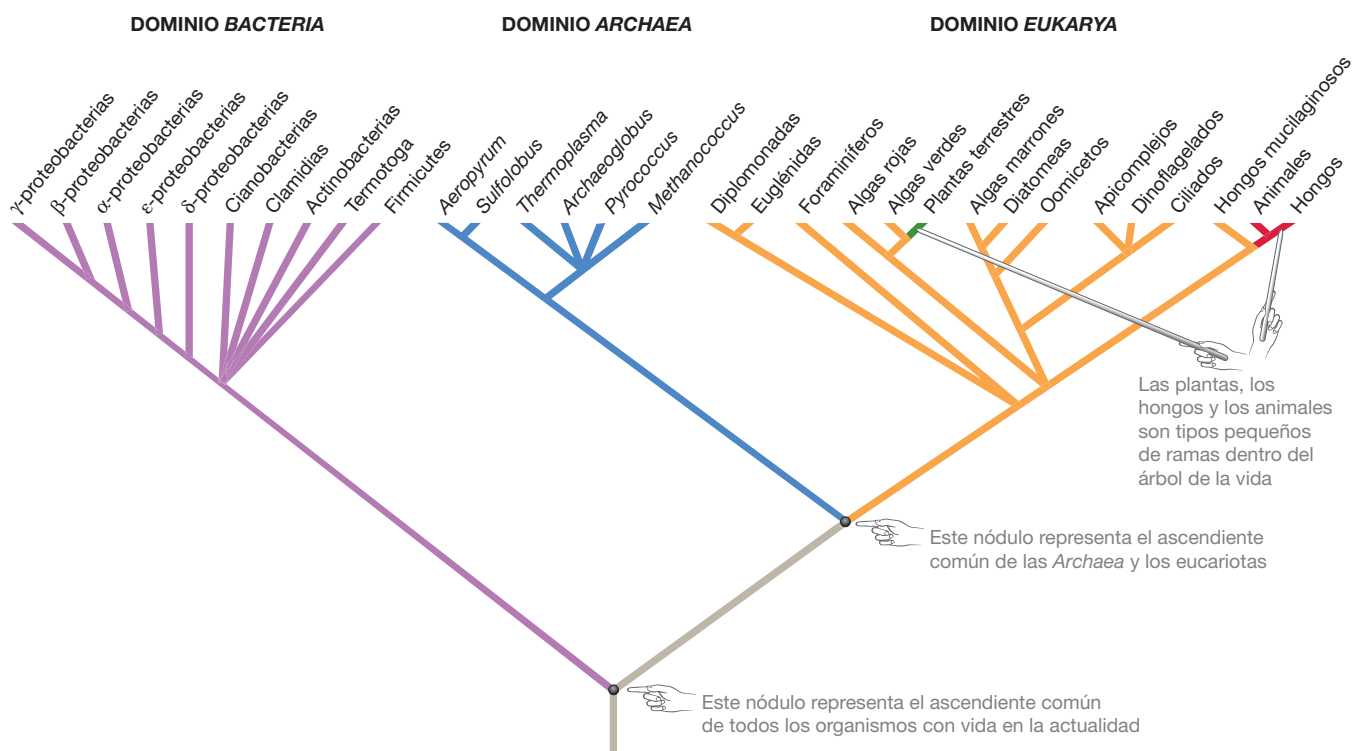


FIGURA 1.9 El árbol de la vida. «Árbol universal» obtenido de una gran cantidad de datos de secuencias génicas. Se muestran los tres dominios de la vida derivados del análisis. Se proporcionan los nombres comunes de la mayoría de los linajes de los dominios *Bacteria* y *Eukarya*. Se señalan los géneros de los miembros del dominio *Archaea*, ya que la mayoría de estos organismos carece de nombres comunes.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Un árbol filogenético muestra las relaciones evolutivas entre las especies.
- Para deducir dónde se sitúan las especies en un árbol filogenético, los biólogos estudian las características de esas especies. Las especies estrechamente relacionadas deberían tener características similares, mientras que aquellas con una relación más lejana deberían ser menos similares.

Deberías ser capaz de...

Examinar las siguientes secuencias y dibujar un árbol filogenético que muestre las relaciones entre las especies A, B, y C que implican estos datos:

Especie A: A A C T A G C G C G A T

Especie B: A A C T A G C G C C A T

Especie C: T T C T A G C G G T A T

1.4 Práctica de la Biología

Este capítulo ha introducido algunas de las grandes ideas de la Biología. La elaboración de la teoría celular y de la teoría de la evolución por la selección natural proporcionó los cimientos de la joven ciencia; el árbol de la vida es una construcción relativamente reciente que ha revolucionado el conocimiento de los investigadores acerca de la diversidad de la vida en la Tierra.

Estas teorías se consideran extraordinarias porque explican aspectos fundamentales de la naturaleza, y porque han demostrado consistentemente que son correctas. Se consideran correctas porque se han puesto a prueba extensamente y han salido airoso. ¿Cómo ponen a prueba los biólogos las ideas acerca del funcionamiento del mundo natural? La respuesta es que ponen a prueba las predicciones hechas a partir de hipótesis alternativas, a menudo realizando experimentos cuidadosamente diseñados. Para aclarar cómo funciona este enfoque, consideraremos dos cuestiones que ocupan actualmente a los investigadores.

¿Por qué las jirafas tienen el cuello largo? Introducción a la comprobación de las hipótesis

Si te preguntaran por qué las jirafas tienen el cuello largo, podrías decir que el cuello largo permite a las jirafas alcanzar comida inaccesible para otros mamíferos. Esta hipótesis aparece en las leyendas africanas y muchos biólogos la han aceptado tradicionalmente. La hipótesis de la competición por la comida es tan plausible, de hecho, que durante décadas a nadie se le ocurrió ponerla a prueba. No obstante, recientemente Robert Simmons y Lue Scheepers recogieron datos indicativos de que la hipótesis de la competición por la comida sólo es una parte de la historia. Su análisis sugiere una hipótesis alternativa: que el cuello largo permite a las jirafas utilizar la cabeza como una eficaz arma para golpear a sus oponentes.

¿Cómo pusieron a prueba los biólogos la hipótesis de la competición por la comida? ¿Qué datos apoyan la explicación alternativa? Antes de intentar responder a estas preguntas, es importante destacar que poner a prueba una hipótesis es un proceso de dos pasos. El primer paso es formular la hipótesis con tanta precisión como sea posible y reseñar las predicciones que se derivan de ella. El segundo paso es diseñar un estudio observacional o experimental que sea capaz de comprobar esas predicciones. Si las predicciones son exactas, entonces la hipótesis resulta fortalecida. Si no se cumplen las predicciones, los investigadores hacen más pruebas, modifican la hipótesis original, o buscan explicaciones alternativas.

Hipótesis de la competición por la comida: predicciones y pruebas

Formulada con precisión, la hipótesis de la competición por la comida expone que las jirafas compiten por la comida con otras especies de mamíferos. Cuando la comida escasea, como sucede durante la estación seca, las jirafas con el cuello más largo pueden llegar a la comida que es inaccesible para otras especies y para las jirafas con cuello más corto. Como resultado, los individuos con el cuello más largo de una población de jirafas sobreviven más, y producen más prole que aquellos con el cuello más corto, y la longitud media del cuello de la población aumenta con cada generación. Para utilizar los términos introducidos con anterioridad, el cuello largo es una adaptación que aumenta la eficacia biológica de las jirafas individuales en la competición por la comida. Este tipo de selección natural se ha producido durante tanto tiempo que la población ha llegado a tener un cuello extremadamente largo.

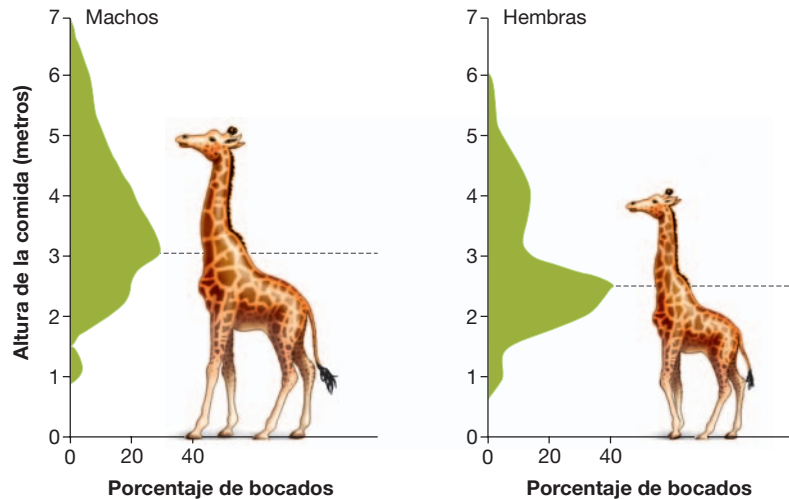
La hipótesis de la competición por la comida realiza varias predicciones explícitas. Por ejemplo, la hipótesis de la competición por la comida predice que (1) la longitud del cuello es variable entre las jirafas; (2) la longitud del cuello en las jirafas es heredable; y (3) las jirafas se alimentan en la parte alta de los árboles, especialmente en la estación seca, cuando escasea la comida y el riesgo de morir de hambre es alto.

La primera predicción es correcta. Los estudios en zoológicos y poblaciones naturales confirman que la longitud del cuello es variable entre los individuos.

Sin embargo, los investigadores fueron incapaces de poner a prueba la segunda predicción, ya que estudiaron jirafas de una población natural y no pudieron hacer experimentos de reproducción. Como resultado, simplemente tuvieron que asumir que esta predicción era correcta. No obstante, por lo general los biólogos prefieren poner a prueba todo lo que se deriva de una hipótesis.

¿Qué sucedió con la predicción concerniente a alimentarse en la parte alta de los árboles? Según Simmons y Scheepers, aquí es donde falla la hipótesis de la competición por la comida. Se consideran, por ejemplo, los datos recogidos por un equipo de investigación diferente, acerca del tiempo que las jirafas pasan alimentándose de la vegetación de distintas alturas. La **Figura 1.10a** muestra que en una población de Kenia, tanto las jirafas macho como las hembra pasaban la mayor parte del tiempo dedicado a alimentarse comiendo vegetación que estaba, de media, sólo a un 60% de su altura total. Los estudios en otras poblaciones de jirafas, durante la estación seca y la

(a) La mayor parte de la comida está por debajo de la altura del cuello.



(b) Postura típica de las jirafas al comer.



FIGURA 1.10 Las jirafas no suelen estirar el cuello para comer.

húmeda, son consistentes con estos datos. Las jirafas suelen alimentarse con el cuello flexionado (**Figura 1.10b**).

Estos datos arrojan dudas sobre la hipótesis de la competición por la comida, porque una de sus predicciones no parece sostenerse. Los biólogos no han abandonado por completo esta hipótesis, no obstante, porque alimentarse en la parte alta de los árboles podría ser especialmente importante durante las sequías extremas, cuando la capacidad de la jirafa de alcanzar las hojas situadas muy por encima del suelo podría significar la diferencia entre vivir y morir. Aun así, Simmons y Scheepers han propuesto una explicación alternativa a la pregunta de por qué las jirafas tienen el cuello largo. La nueva hipótesis se basa en el sistema de apareamiento de las jirafas.

Hipótesis de la competición sexual: predicciones y pruebas

Las jirafas tienen un sistema de apareamiento poco frecuente. La reproducción tiene lugar durante todo el año, no en una estación concreta. Para determinar cuándo entran en celo las hembras y cuándo son receptivas al apareamiento, los machos acarician las grupas de las hembras con el hocico. En respuesta, las hembras orinan en la boca de los machos. Entonces, los machos echan la cabeza hacia atrás y mueven los labios como si saborearan el líquido. Los biólogos testigos de esta conducta han propuesto que los machos prueban la orina de las hembras para detectar si ha empezado el celo.

Una vez que una jirafa hembra está en celo, los machos luchan entre sí por la oportunidad de aparearse. El combate es espectacular. Las fieras se acercan, balancean el cuello y asestan golpes atronadores con la cabeza. Los investigadores han visto machos inconscientes durante 20 minutos después de ser golpeados, y han documentado numerosos ejemplos en los que el perdedor murió. Las jirafas son el único ejemplo conocido de este tipo de lucha.

Estas observaciones inspiraron una nueva explicación a la pregunta del cuello largo. La hipótesis de la competición sexual se basa en la idea de que las jirafas con el cuello más

largo pueden golpear más fuerte durante los combates que las de cuello más corto. En términos de ingeniería, el cuello más largo proporciona un brazo más largo. Un brazo de momento más largo aumenta la fuerza del impacto. (Piensa en el tipo de mazo que utilizarías para derribar una pared de hormigón, ¿uno con un mango corto o largo?) Así, los machos con el cuello más largo deberían ganar más combates y, como resultado, producir más prole que aquellos con el cuello más corto. Si la longitud del cuello en las jirafas se hereda, entonces la longitud media del cuello de la población aumentaría con el tiempo. Bajo la hipótesis de la competición sexual, el cuello largo es una adaptación que aumenta la eficacia biológica de los machos durante la competición por las hembras.

Aunque varios estudios han demostrado que los machos de cuello largo tienen más éxito en la lucha y que los ganadores de la pelea acceden a las hembras en celo, la cuestión de por qué las jirafas tienen el cuello largo no está cerrada. Con los datos recogidos en la actualidad, la mayoría de los biólogos aceptaría probablemente que la hipótesis de la competición por la comida tiene que probarse y refinarse más, y que la hipótesis de la selección sexual parece prometedora. También podría ser cierto que ambas hipótesis fueran correctas. Para nuestros fines, el mensaje clave es que hay que poner a prueba con rigor todas las hipótesis.

En muchos casos de la Biología, poner a prueba con rigor las hipótesis supone experimentar. Es difícil experimentar con jirafas. Pero en el siguiente caso de estudio, los biólogos pudieron poner a prueba experimentalmente una hipótesis muy interesante.

¿Por qué pican los pimientos chiles? Introducción al diseño experimental

● Los experimentos son una poderosa arma científica porque permiten a los investigadores poner a prueba el efecto de un factor único y bien definido sobre un fenómeno concreto.

Como aún no se han realizado experimentos para probar el efecto de la longitud del cuello en la competición sexual y por la comida en jirafas, vamos a considerar otro asunto: ¿por qué son tan picantes los chiles?

El pimiento jalapeño, el Anaheim y el pimiento de cayena utilizados en la cocina provienen, mediante selección artificial, de un arbusto salvaje originario de los desiertos del suroeste americano. Como muestra la **Figura 1.11a**, los chiles salvajes producen frutos carnosos con semillas, igual que sus descendientes no salvajes. En los chiles salvajes y las variedades cultivadas, el sabor picante o «ardiente» del fruto y las semillas se debe a una molécula llamada capsaicina. En seres humanos y otros mamíferos, la capsaicina se une a células sensibles al calor en la lengua y la boca. En respuesta a esta unión, se envían señales al cerebro que producen la sensación de quemazón. Si bebieras agua hirviendo se enviarían señales similares. Preguntarse por qué pican los chiles, entonces, es lo mismo que preguntarse por qué los chiles contienen capsaicina.

Josh Tewksbury y Gary Nabhan propusieron que la presencia de capsaicina es una adaptación que protege a los frutos del chile de ser comidos por los animales que destruyen las semillas que contiene el fruto. Para entender esta hipótesis, es importante tener en cuenta que las semillas dentro de un fruto pueden sufrir dos destinos cuando se ingiere el fruto. Si las semillas se destruyen en la boca o el sistema digestivo del animal, nunca germinarán. En este caso, el animal es un «depredador de semillas». Pero si las semillas pueden salir ilesas del recorrido por el interior del animal, entonces serán finalmente «plantadas» en otro lugar junto con una valiosa cantidad de abono. En este caso, las semillas se dispersan. Aquí está la idea clave: la selección natural debería favorecer los frutos que saben mal a las especies animales que destruyen las semillas. Pero estos mismos frutos no deberían disuadir a las especies que dispersan las semillas. Esta propuesta se llama «hipótesis de la dispersión dirigida».

¿Disuade la capsaicina a los destructores de semillas, como predice la hipótesis de la dispersión dirigida? Para responder a esta pregunta, los investigadores capturaron ratones del cactus (**Figura 1.11b**) y unos pájaros llamados cuitlacoques de pico curvo (**Figura 1.11c**). Estas especies están entre los animales predadores de frutos y semillas más importantes en el hábitat donde crecen los chiles. Basándose en observaciones previas, los investigadores predijeron que los ratones del cactus destruyen las semillas de chile, mientras que los cuitlacoques de pico curvo las dispersan eficazmente.

Para poner a prueba la hipótesis de la dispersión dirigida, los biólogos ofrecieron a los ratones del cactus y a los cuitlacoques tres tipos de frutos: bayas, frutos de una cepa de chiles que no podían sintetizar capsaicina, y chiles picantes con mucha capsaicina. Los chiles no picantes tienen aproximadamente el mismo tamaño y color que los normales, y su valor nutritivo es similar. Las bayas utilizadas se parecían a los chiles, excepto en que no eran tan rojas y carecían de capsaicina. Los tres frutos se presentaron en la misma cantidad. Para cada animal de la prueba, los investigadores registraron el porcentaje de bayas, chiles no picantes y chiles picantes comido durante un intervalo de tiempo específico. A continuación calcularon la cantidad media de cada fruto que fue ingerida por cinco individuos de cada especie.

La hipótesis de la dispersión dirigida predice que los animales que dispersan semillas comerán los chiles picantes, pero que los depredadores de semillas no lo harán. Recuerda que una predicción específica lo que deberíamos observar si la hipótesis es correcta. Las buenas hipótesis científicas hacen predicciones que se pueden probar, predicciones que pueden corroborarse o rechazarse mediante la recogida y el análisis de datos. Sin embargo, si la hipótesis de la dispersión dirigida fuera incorrecta, no debería haber diferencias entre lo que comen los animales. Esta última posibilidad se llama **hipótesis nula**. Una hipótesis nula específica lo que debería observarse cuando la hipótesis a prueba no se sostiene. Estas pre-

(a) Los chiles salvajes producen frutos con semillas.



(b) Los ratones del cactus son depredadores de semillas.



(c) Los cuitlacoques de pico curvo son depredadores de frutos.



FIGURA 1.11 Chiles... ¿y depredadores de chiles?

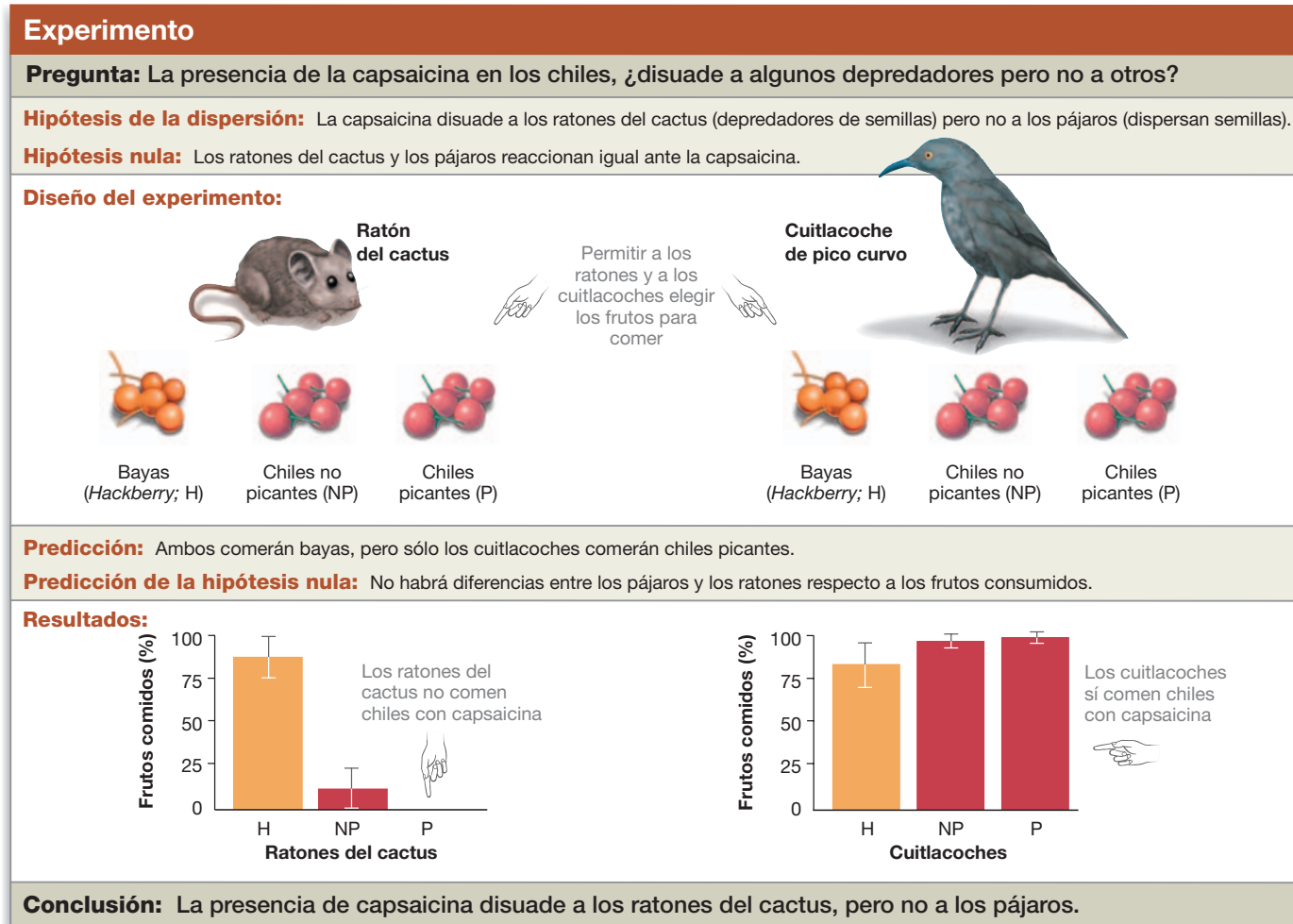


FIGURA 1.12 Prueba experimental: ¿disuade la capsaicina a algunos depredadores de frutos? Los gráficos de la sección de Resultados indican el porcentaje medio de frutos consumidos por los animales del experimento. Las líneas verticales finas indican el error estándar asociado a cada media. El error estándar es una medida de variabilidad e incertidumbre en los datos. Véanse más detalles en **BioHabilidades 3**.

dicciones están recogidas en la **Figura 1.12**. ¿Se sostienen las predicciones de la hipótesis de la dispersión dirigida? Para responder esta pregunta, observa los resultados resumidos en la Figura 1.12. Mira los datos para cada tipo de fruto para observar si los distintos animales comieron cantidades diferentes, y pregúntate si los dos animales comieron la misma cantidad o no de cada tipo de fruto. Según tu análisis de los datos, decide si los resultados apoyan la hipótesis de la dispersión dirigida o la hipótesis nula. Utiliza la conclusión detallada en la Figura 1.12 para comprobar tu respuesta.

En relación con el diseño de experimentos eficaces, este estudio ilustra varios puntos importantes:

- Es crucial incluir grupos control. Estos grupos controlan otros factores, distintos del que se está probando, que podrían influir en el resultado del experimento. Por ejemplo, si no se hubieran incluido las bayas como control, habría

sido posible decir que los ratones del cactus del experimento no comieron chiles picantes simplemente porque no tenían hambre. Pero la hipótesis de que no tenían hambre se puede rechazar porque todos los animales comieron bayas.

- Las condiciones experimentales deben controlarse cuidadosamente. Los investigadores utilizaron el mismo diseño para la comida, el mismo intervalo temporal y la misma definición de «frutos consumidos» en cada prueba. Es crucial controlar todas las variables excepto una (el tipo de frutos presentes) porque elimina posibles explicaciones alternativas para los resultados. Por ejemplo, ¿qué clase de problemas podrían surgir si los ratones del cactus hubieran tenido menos tiempo para comer que los pájaros, o si a los animales del experimento se les hubiera ofrecido primero las bayas y por último los chiles picantes?

- Repetir la prueba es esencial. Resulta casi universalmente cierto que los tamaños muestrales más grandes son mejores en los experimentos. Por ejemplo, supongamos que los investigadores hubieran utilizado sólo un ratón del cactus en vez de cinco, y que este ratón fuera distinto a todos los demás ratones porque comía casi todo. De ser así, los datos resultantes estarían muy distorsionados. Al poner a prueba a muchos individuos, se reduce la cantidad de distorsión o «ruido» de los datos provocado por individuos o circunstancias inhabituales.

 **Web Animation** en www.masteringbio.com

Introduction to Experimental Design

● Si entiendes estos conceptos, deberías ser capaz de diseñar un experimento que ponga a prueba la hipótesis de la dispersión directa, añadiendo capsaicina a unos trocitos de manzana, fruta que les gusta a los ratones y a los cuitlacoques.

Para poner a prueba la teoría de que los ratones del cactus son depredadores de semillas y los cuitlacoques de pico curvo dispersan las semillas, los investigadores hicieron un experimento de seguimiento. Dieron chiles no picantes a ambos animales. Cuando las semillas habían atravesado el sistema digestivo y se habían excretado, los investigadores recogieron y plantaron las semillas, junto con 14 semillas no ingeridas. Plantar semillas no ingeridas sirve como tratamiento control, porque ponía a prueba la hipótesis de que las semillas eran viables y germinarían si no hubieran sido ingeridas. Aproximadamente el 50% de las semillas no ingeridas germinó, así como cerca del 60% de las semillas ingeridas por los cuitlacoques. Sin embargo, no germinó ninguna de las semillas ingeridas por ratones del cactus. Los datos indican que las semillas atraviesan los cuitlacoques de pico curvo sin ser destruidas, pero sí se destruyen cuando las comen los ratones del cactus.

Según los resultados de estos dos experimentos, los investigadores concluyeron que los cuitlacoques de pico curvo son eficaces dispersores de semillas y que la capsaicina no los disuade. Los ratones del cactus, por el contrario, rechazan los chiles. Si comieran chiles, los ratones matarían las semillas. Éstos son, exactamente, los resultados predichos por la hipótesis de la dispersión dirigida. Los biólogos concluyeron que la presencia de capsaicina en los chiles es una adaptación que impide que sus semillas sean destruidas por los ratones. En los

hábitats que alojan ratones del cactus, la producción de capsaicina aumenta la eficacia biológica de las plantas de chile individuales.

Estos experimentos son una muestra de lo que va a venir. En este libro encontrarás hipótesis y experimentos sobre distintos temas, desde cómo llega el agua hasta la copa de una secuoya de 100 metros hasta por qué la bacteria causante de la tuberculosis se ha hecho resistente a los antibióticos. El compromiso de poner a prueba las hipótesis y realizar diseños experimentales adecuados es una característica esencial de la Biología. Entender su valor es un importante primer paso para convertirse en biólogo.

Comprueba si lo has entendido

Si entiendes que...

- Las hipótesis son explicaciones propuestas de las que se derivan predicciones demostrables.
- Las predicciones son los resultados observables de unas condiciones concretas.
- Los experimentos bien diseñados alteran sólo una condición (condición relevante para la hipótesis que se está poniendo a prueba).

Deberías ser capaz de...

- 1) Diseñar un experimento para probar la hipótesis de que el uso de capsaicina como especia en la cocina es una adaptación; en concreto, que la presencia de capsaicina en la comida mata bacterias patógenas.
- 2) Establecer las predicciones de la hipótesis de la adaptación y la hipótesis nula de ese experimento.
- 3) Responder a las siguientes preguntas acerca del diseño del experimento:
 - ¿Cómo permite la presencia de un grupo control en el experimento poner a prueba la hipótesis nula?
 - ¿Por qué no es válido el experimento sin la presencia de un grupo control?
 - ¿Cómo se controlan las condiciones experimentales o se estandarizan de tal forma que se descarten las explicaciones alternativas a los datos?
 - ¿Por qué propones repetir el experimento muchas veces?

Repaso del capítulo

RESUMEN DE LOS CONCEPTOS CLAVE

Durante más de 200 años, los biólogos han ido descubriendo rasgos que unifican la asombrosa diversidad de los seres vivos.

- La Biología se fundó con la elaboración de (1) la teoría celular, que propone que todos los organismos están compuestos por células y que todas las células nacen de otras células previas, y (2) la teoría de la evolución por la selección natural, que mantiene

que las características de las especies cambian con el tiempo, básicamente porque los individuos con ciertos rasgos heredables producen más descendencia que aquellos que carecen de esos rasgos.

La teoría celular es un principio unificador muy importante en Biología porque identificó la unidad estructural básica común a todos los seres vivos. La teoría de la evolución por la selección natural es

16 Capítulo 1 La Biología y el árbol de la vida

otro principio unificador clave, ya que declara que todos los organismos están relacionados por un ancestro común. También ofreció una explicación sólida de por qué las especies cambian con el tiempo y por qué están tan bien adaptadas a sus hábitats.

Deberías ser capaz de describir las pruebas que apoyaron la teoría celular. También deberías ser capaz de explicar por qué una población de *Brassica oleracea* salvaje evolucionará por selección natural, si en respuesta al calentamiento global aquellos con hojas grandes empezaran a producir más descendencia. ●

 **Web Animation** en www.masteringbio.com
Artificial Selection

- Un árbol filogenético es una representación gráfica de las relaciones evolutivas entre especies. La filogenia se puede establecer analizando las similitudes y las diferencias de los rasgos. Las especies que comparten muchos rasgos están estrechamente relacionadas y se sitúan cerca en el árbol de la vida.

La teoría celular y la teoría de la evolución predicen que todos los organismos pertenecen a una genealogía de especies, y que todas las especies tienen sus antecesores en un ancestro común único. Para reconstruir esta filogenia, los biólogos han analizado la secuencia de componentes del rRNA y otras moléculas presentes en

todas las células. El árbol de la vida basado en las similitudes y diferencias de estas moléculas tiene tres linajes principales: *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*.

Deberías ser capaz de explicar por qué los biólogos pueden determinar si las especies recién descubiertas pertenecen a *Bacteria*, *Archaea* o *Eukarya*, analizando su rRNA y otras moléculas. ●

- Los biólogos se hacen preguntas, generan hipótesis para contestarlas, y diseñan experimentos que ponen a prueba las predicciones derivadas de las distintas hipótesis.

Otro tema unificador en Biología es el compromiso de poner a prueba las hipótesis y de diseñar correctamente experimentos. El análisis de la longitud del cuello de las jirafas y la capsaicina de los chiles son estudios de casos acerca del valor de demostrar hipótesis alternativas y realizar experimentos. La Biología es una ciencia experimental, basada en hipótesis.

Deberías ser capaz de explicar (1) la relación entre una hipótesis y una predicción, y (2) por qué los experimentos son formas convincentes de poner a prueba las predicciones. ●

 **Web Animation** en www.masteringbio.com
Introduction to Experimental Design

PREGUNTAS

● Comprueba tus conocimientos

1. Anton Van Leeuwenhoek hizo una importante contribución al desarrollo de la teoría celular. ¿Cómo?
 - a. Desarrolló el componente modelo de la teoría: que todos los organismos están compuestos por células.
 - b. Desarrolló el componente proceso de la teoría: que todas las células surgen de otras células previas.
 - c. Inventó el primer microscopio y fue el primero en observar las células.
 - d. Inventó microscopios más potentes y fue el primero que describió la diversidad de las células.
2. Imagina que un defensor de la hipótesis de la generación espontánea declarara que terminarían por aparecer células en el matraz de cuello de cisne de Pasteur. Según esta opinión, Pasteur no dejó que pasara el tiempo suficiente antes de concluir que la vida no se origina espontáneamente. ¿Cuál de las siguientes es la mejor respuesta?
 - a. El defensor de la generación espontánea está en lo cierto: probablemente terminaría por aparecer generación espontánea.
 - b. Tanto la hipótesis de la generación espontánea como la de que las células provienen de otras células podrían ser correctas.
 - c. Si la generación espontánea sucede sólo en raras ocasiones, no es importante.
 - d. Si no apareció generación espontánea tras semanas o meses, no es razonable declarar que sucedería después.
3. ¿Qué significa el término *evolución*?
 - a. Los individuos más fuertes producen más prole.
 - b. Las características de un individuo cambian a lo largo de su vida, en respuesta a la selección natural.
 - c. Las características de las poblaciones cambian con el tiempo.
 - d. Las características de las especies se hacen más complejas con el tiempo.
4. ¿Qué significa decir que una característica de un organismo es heredable?
 - a. La característica evoluciona.
 - b. La característica puede transmitirse a la descendencia.
 - c. La característica es ventajosa para el organismo.
 - d. La característica no cambia en la población.
5. En Biología, ¿qué significa el término *eficacia biológica* (*fitness*)?
 - a. Lo bien entrenado y musculoso que es un individuo, respecto a otros de la misma población.
 - b. Lo delgado que está un individuo, respecto a otros de la misma población.
 - c. Cuánto vive un individuo concreto.
 - d. La capacidad de sobrevivir y reproducirse.
6. ¿Podrían explicar las dos hipótesis (la de competición por la comida y la de la selección sexual) por qué las jirafas tienen el cuello largo? ¿Por qué sí o por qué no?
 - a. No. En ciencia, sólo una hipótesis puede ser cierta.
 - b. No. Las observaciones han demostrado que la hipótesis de la competición por la comida no puede ser correcta.
 - c. Sí. El cuello largo puede tener más de una ventaja.
 - d. Sí. Se ha demostrado que todas las jirafas se alimentan a la máxima altura posible y luchan por aparearse.

Respuestas: 1. d; 2. d; 3. c; 4. b; 5. d; 6. c.

● Comprueba tu aprendizaje

1. Las raíces griegas del término «taxonomía» se pueden traducir como «reglas de ordenación». Explica por qué esas raíces fueron una elección muy adecuada para esa palabra.

Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

2. En un tiempo se creía que la mayor diferencia entre las formas de vida se daba entre dos grupos, procariotas y eucariotas. Dibuja y nombra un árbol filogenético que represente esta

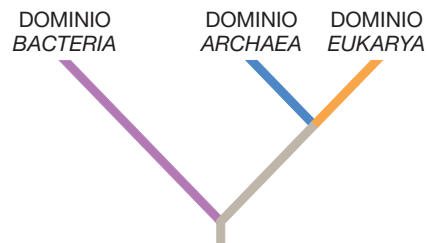
hipótesis. Después dibuja y nombra un árbol filogenético que muestre las relaciones reales entre los tres dominios de organismos.

- ¿Por qué fue importante que Linneo estableciera la norma de que sólo un tipo de organismo puede tener un nombre concreto de género y especie?
- ¿Qué significa decir que un organismo está adaptado a un hábitat concreto?
- Compara y diferencia la selección natural con el proceso que llevó a la divergencia de la planta de mostaza salvaje en repollo, brócoli y coles de Bruselas.

- Las siguientes frases explican las razones de la utilización de secuencias moleculares para calcular las relaciones evolutivas:
 - «Si la teoría de la evolución es cierta, entonces las secuencias de rRNA deberían ser muy parecidas en los organismos estrechamente relacionados, pero menos parecidas en los organismos no tan relacionados».
 - «En un árbol filogenético, las ramas cercanas representan especies estrechamente relacionadas; las ramas más lejanas representan especies con una relación más distante».
 ¿Son correctos los razonamientos de estas frases? ¿Por qué sí o por qué no?

● Aplicación de conceptos a situaciones nuevas

- Una teoría científica es un conjunto de proposiciones que define y explica algún aspecto del mundo. Esta definición contrasta en gran medida con el uso habitual de la palabra «teoría», que suele conllevar significados como «especulación» o «suposición». Explica la diferencia entre las dos definiciones, utilizando la teoría celular y la teoría de la evolución por la selección natural como ejemplos.
- Vuelve al árbol de la vida de la Figura 1.9. Comprueba que *Bacteria* y *Archaea* son procariotas, mientras que *Eukarya* son eucariotas. En el árbol simplificado que se muestra, dibuja una flecha que apunte a la rama donde surgió la estructura llamada núcleo. Explica tu razonamiento.



Las respuestas se pueden consultar en www.masteringbio.com

- Los defensores de la teoría celular no pudieron «demostrar» que era correcta en el sentido de proporcionar pruebas incontrovertibles de que todos los organismos están compuestos de células. Sólo pudieron afirmar que todos los organismos estudiados hasta la fecha estaban compuestos por células. ¿Por qué fue razonable concluir que la teoría era válida?
- ¿Cómo se relaciona el árbol de la vida con las categorías taxonómicas creadas por Linneo (reino, filo, clase, orden, familia, género y especie)?

En www.masteringbio.com también encontrarás (en inglés) • respuestas a las preguntas y los ejercicios del texto, las tablas y los pies de figuras • respuestas a los cuadros de *Comprueba si lo has entendido* • guías de estudio *online* y preguntas • más herramientas de estudio, incluyendo el *E-Book for Biological Science* 3.^a ed., ilustraciones del libro de texto, animaciones y vídeos.