

ENCUENTROS EN LA BIOLOGÍA

ISSN 1134-8496

Editor: Salvador Guirado. **Comité editorial:** Ramón Muñoz-Chápuli, Antonio de Vicente, José Carlos Dávila, Francisco Cánovas, Francisca Sánchez Jiménez, Luis Javier Palomo, Antonio Flores, Félix L. Figueroa, Juan A. García Galindo. **Editado con la colaboración del I.C.E. de la Universidad de Málaga.**

BIOLOGÍA CELULAR

EL "CALENTAMIENTO" DE LOS HIBERNANTES

La hibernación es una de las estrategias más sorprendentes del mundo animal. Con la llegada del invierno y el descenso de la temperatura ambiente, algunos animales entran en un estado de entumecimiento generalizado, durante el cual las funciones vitales casi se paralizan (las frecuencias cardíaca y respiratoria caen hasta unos pocos latidos o inspiraciones por minuto), la tasa metabólica disminuye y la temperatura corporal baja casi hasta el nivel de la temperatura ambiente, pudiendo llegar hasta 5°C por encima de cero (recordemos que la temperatura corporal normal de la mayoría de los mamíferos está por encima de los 36°C). Este estado de entumecimiento se conoce con el nombre de hibernación y durante el mismo los animales muestran muy poca respuesta a los estímulos externos tales como ruidos o si son tocados. Muchos mamíferos (entre ellos algunos roedores como el hamster o las marmotas, y también insectívoros como el erizo) y algunas aves hibernan.

El mantenimiento de una temperatura corporal elevada en un ambiente frío es un proceso que requiere, sobre todo en especies de pequeño tamaño, un gran consumo de energía, por lo que la hibernación puede considerarse como una estrategia para ahorrar esa energía necesaria para mantener la temperatura corporal. Además, los tejidos fríos utilizan menos combustible, por lo que las reservas energéticas acumuladas duran más tiempo. Antes de entrar en hibernación, las especies hibernantes suelen acumular grandes reservas en forma de grasa, con lo que, sin tener que mantenerse calientes, los animales pueden sobrevivir en ese estado largos períodos de tiempo.

La hibernación es un proceso fisiológico cuya entrada, duración y término están controlados principalmente por el

sistema nervioso central. A pesar del entumecimiento generalizado y la falta de respuesta a estímulos externos durante la hibernación, el animal hibernante mantiene su sistema nervioso central completamente funcional y si, por ejemplo, la temperatura externa al animal baja por debajo de 0°C, con el consiguiente riesgo de congelación, el sistema nervioso 'provocará' que el animal se despierte y vuelva a una situación de actividad o bien resistirá el descenso de la temperatura con un aumento controlado en la producción de calor, manteniendo la temperatura, por ejemplo a 5°C. Al final de la hibernación, se produce el despertar del animal. El funcionamiento normal de los tejidos y órganos animales opera a temperaturas de alrededor de los 36-40°C, con lo que en el despertar de la hibernación debe producirse, por algún mecanismo, una elevación relativamente rápida de la temperatura para pasar de los pocos grados por encima de cero a los valores normales.

¿Cómo consiguen los animales ese rápido aumento de la temperatura corporal, para salir del entumecimiento de su organismo tras la hibernación? Aunque el animal que despierta muestra un temblor violento y contracciones musculares que indudablemente generan calor, hay una estructura que juega un papel central en el recalentamiento de los animales en el despertar de la hibernación: el denominado tejido adiposo pardo o grasa parda.

Como ya se ha comentado, las especies hibernantes acumulan reservas ener-

géticas en forma de grasa en el período previo a la hibernación. El tejido especializado en la acumulación de grasa es, sin embargo, el tejido adiposo blanco o grasa blanca, funcionalmente diferente de la grasa parda. Las células del tejido adiposo blanco, denominados adipocitos, actúan como verdaderos reservorios energéticos, acumulando gran cantidad de ácidos grasos en forma de una gran gota lipídica que ocupa prácticamente todo el volumen celular. Estas células van liberando a la sangre su 'combustible', cuando la demanda energética así lo requiere, para que pueda ser utilizado por las células de otros tejidos para obtener energía. De esta forma, las especies que hibernan tienen 'combustible' suficiente para que sus células sobrevivan durante largos períodos de tiempo, más teniendo en cuenta que el metabolismo está muy disminuido. Sin embargo, los adipocitos del tejido adiposo blanco no son las únicas células que almacenan lípidos para la hibernación. Las células del tejido adiposo pardo, denominados igualmente adipocitos, también acumulan ácidos grasos. El color pardo rojizo característico de la grasa parda cuando se examina en fresco se debe, por una parte, al alto contenido en citocromos de sus células y, por otra, a la gran vascularización que posee. El color no es, obviamente, la única diferencia entre el tejido adiposo blanco y el pardo. Este último abunda especialmente en los animales hibernantes, mientras que en otros mamíferos, incluido el hombre, su presencia es meramente testimonial, sobre todo en el adulto (en recién nacidos, sin embargo, sí está ampliamente distribuido). Los adipocitos 'pardos' acumulan ácidos grasos en forma de múltiples gotitas lipídicas en vez de una gran gota, aunque

<i>El "calentamiento" de los hibernantes</i>	<i>1</i>
<i>Diseños estructurales y evolución en el sistema nervioso de amniotas.....</i>	<i>2</i>
<i>La segmentación cefálica en los vertebrados.....</i>	<i>3</i>
<i>Sistemas de autoincompatibilidad en plantas con flores (II)</i>	<i>5</i>
<i>Noticias</i>	<i>6</i>
<i>Algunas aportaciones relevantes de la Geología a la enseñanza de las Ciencias.....</i>	<i>7</i>

otras características estructurales como sus mitocondrias grandes y numerosas los diferencian netamente de los adipocitos 'blancos'. Sin embargo, la principal diferencia entre ambos tipos de grasa es funcional, ya que los ácidos grasos que acumulan los adipocitos 'pardos' no se liberan a la sangre para que sean utilizados por otras células, sino que son 'quemados' en sus propias mitocondrias para producir calor. En estas células, la respiración mitocondrial está normalmente desacoplada de la síntesis de ATP, debido a la existencia en las membranas internas de estas mitocondrias de una proteína especial de transporte que permite que los protones, generados por la oxidación de los ácidos grasos, 'fluyan' a través de la membrana a favor de gradiente electroquímico sin activar la sintasa del ATP. Como resultado, los adipocitos 'pardos' oxidan sus reservas de grasa a una alta velocidad produciendo calor en lugar de ATP.

Por mecanismos no completamente aclarados, cuando llega la 'hora' del despertar de la hibernación hay una señal del sistema nervioso, en forma de noradrenalina liberada por los terminales axónicos que inervan ampliamente el tejido pardo, que activa a la lipasa de los adipocitos. Esta enzima comienza a hidrolizar la grasa almacenada en las gotitas lipídicas dando lugar a ácidos

grasos que serán oxidados en las mitocondrias para producir calor. El calor generado por estos adipocitos se transfiere al rico plexo vascular que está en contacto íntimo con ellos y este calor se transmite al resto del cuerpo. Durante el despertar, la temperatura en la grasa parda, particularmente en algunas grandes masas como las que están situadas entre los omóplatos, está entre las más altas de todo el organismo. Curiosamente, la elevación de la temperatura en los animales que se reactivan tras la hibernación no es homogénea por todo el cuerpo, sino que las regiones que primero comienzan a recalentarse son las anteriores, aquellas donde se encuentran los órganos vitales, corazón, pulmones y cerebro, para finalmente alcanzar toda la anatomía del animal.

Así pues, la grasa parda actúa a modo de 'almohadillas calefactoras' participando de forma importante en el recalentamiento de los fríos tejidos animales tras el largo período de la hibernación. En los bebés humanos, en los cuales la grasa parda está ampliamente distribuida, protege las áreas sensibles frente al frío. Sin embargo, en el adulto este tejido se halla muy reducido y su contribución funcional es más que discutida.

J.C. Dávila (Profesor Titular de Biología Celular).

connotación evolutiva. Se acuñó para designar una equivalencia estructural entre partes de dos organismos diferentes, es decir, que dos órganos o estructuras diferentes presentasen una organización de sus elementos similar. Sin embargo, la aparición, pujanza y difusión de las ideas de Darwin hicieron que la idea de la evolución biológica se infiltrara e impregnara todos los campos de la Biología y naturalmente esto también ocurrió en la Anatomía Comparada que entonces cobró un protagonismo inusitado. Las implicaciones evolutivas del concepto de homología son obvias: el parecido estructural entre estructuras de dos especies diferentes puede ser debido a que ambas tienen un origen evolutivo común. Así se estableció una segunda "versión" del concepto de homología que podría resumirse como "parecido estructural debido a un origen evolutivo común". (Este concepto dio lugar a una tercera "versión", la más extendida actualmente, en la que el concepto de homología se entiende únicamente como un origen evolutivo común entre dos estructuras, independientemente de su parecido estructural).

Ahora bien, ¿es un origen común la única causa que puede explicar que dos estructuras presentes en especies diferentes se parezcan? La respuesta es no. Las estructuras en los organismos cumplen una determinada función y el desarrollar determinada función exige unas determinadas características básicas en su diseño estructural. Por ejemplo, las alas, ya sean de un ave o un insecto necesitan contar en su diseño estructural con una amplia superficie de resistencia al aire de forma que el empuje que desarrolla su rozamiento contra este sea suficiente para vencer la fuerza de la gravedad. De esta forma es razonable admitir que dos estructuras que presenten unos mismos requerimientos funcionales, es decir, que cumplan papeles similares, deberán presentar ciertas semejanzas estructurales.

Saber si el parecido entre dos estructuras en especies diferentes se debe a un origen evolutivo común o a procesos de aparición independientes condicionados por determinados requerimientos funcionales (en cuyo último caso hablaríamos de homoplasia) se convierte en una cuestión nada vanal ya que afecta a nuestra valoración de la evolución biológica de forma global. ¿Hasta qué punto son realmente excepcionales y únicos los diseños estructurales que han surgido a través de los mecanismos evolutivos? ¿Con qué frecuencia "inventa" la naturaleza un diseño repetidas veces a lo largo de la historia de la vida? ¿Hasta

NEUROBIOLOGÍA

DISEÑOS ESTRUCTURALES Y EVOLUCIÓN EN EL SISTEMA NERVIOSO DE AMNIOTAS

El mayor obstáculo al que habitualmente se enfrentan los estudios evolutivos es el reconocimiento con ciertas garantías de relaciones de homología entre estructuras pertenecientes a especies diferentes, esto es, que dos estructuras presentes en diferentes organismos hayan derivado evolutivamente de una misma estructura presente en una especie ancestral común. La justificación última del concepto de homología, tal como hoy es entendido por la mayor parte de autores, se asienta en el principio de la comunidad de descendencia propuesto por Darwin a mediados del siglo XIX. Si el conjunto de seres vivos que hoy pueblan la Tierra es el resultado de un proceso de cambio diversificador en el que dos o más especies actuales

han podido surgir de una sola forma ancestral, entonces es muy posible que estructuras presentes en especies actuales diferentes deriven también de una sola estructura.

A veces, la importancia primordial que se le da al hecho de reconocer qué estructuras son homólogas y cuáles no, puede parecer, vista desde fuera, una cuestión excesivamente académica, ligada más a un purismo científico que a una cuestión verdaderamente significativa. Sin embargo, no es así, y para entender este punto es conveniente conocer algo de la historia del término de homología.

Originalmente, el término de homología surgió en una época predarwiniana desligado de cualquier

dónde llega el potencial generador y creador de los procesos evolutivos? Todas estas son cuestiones importantes que están íntimamente relacionadas con los argumentos que hemos expuesto. Una preponderancia de relaciones de homología frente a homoplasia, indicaría que en la naturaleza los diseños estructurales tienen un carácter excepcional y que posteriormente estos se extienden a diferentes formas de vida a través de procesos evolutivos de diversificación. Por el contrario, la abundancia de homoplasias respaldaría que en los procesos evolutivos los diseños estructurales surgen con frecuencia repetidamente.

Pero la cuestión no es nada fácil. ¿Cómo puede saberse si un determinado parecido entre dos estructuras es resultado de una relación de homología o de homoplasia? En el caso de que sean estructuras que fosilicen bien y que su registro fósil sea bastante completo el problema puede estar resuelto. El único inconveniente es que ambas son condiciones muy restrictivas en la evolución de amniotas que sólo son aplicables a determinados ejemplos de estructuras músculo-esqueléticas.

En este sentido, el estudio de la evolución del sistema nervioso de amniotas, más concretamente de su telencéfalo, se convierte en un ejemplo paradigmático. En lo que respecta al sistema nervioso, los fósiles son prácticamente inexistentes, y los escasos ejemplares que existen son únicamente moldes fósiles que sólo dan idea de la forma general y tamaño del encéfalo. Existe además otra particularidad; probablemente, los condicionamientos morfofuncionales son muy intensos en el sistema nervioso debido a una característica patente: su complejidad. En sentido amplio, cuanto más complejo es un sistema dinámico menor es el número de variaciones o modificaciones que permiten que ese sistema sea estable. Es decir, la complejidad que requieren determinados circuitos nerviosos para desarrollar las tareas bajo su responsabilidad podría limitar drásticamente el número de diseños estructurales que posibilitarían cumplir dichas funciones. Habitualmente se acepta que cuanto mayor sea el número de detalles semejantes entre dos estructuras, mayor es la probabilidad de que ambas estructuras sean homólogas pero ¿hasta dónde pueden llegar a parecerse dos estructuras originadas independiente debido a condicionamientos funcionales?

La neocorteza de mamíferos es la estructura más singular del telencéfalo de este grupo y constituye la base anatómica de las elaboradas capacidades mentales de los representantes de este

grupo en general y del hombre en particular. La neocorteza se estructura en láminas paralelas a la superficie externa del telencéfalo, en cada una de las cuales se distribuyen diferentes tipos de neuronas con conexiones también diferentes. La mayor parte de las neuronas de la neocorteza se orientan de una forma claramente radial, perpendicularmente a la superficie pial y a los límites de las láminas, de forma que los axones y dendritas de los somas situados en una capa determinada discurren también por otras capas estableciendo una complejísima red de contactos sinápticos. Las fibras que portan información sensitiva a la neocorteza penetran en esta siguiendo recorridos predominantemente radiales y por tanto atravesando perpendicularmente varias capas. Superficialmente se distingue una capa (denominada capa I, donde a diferencia del resto de capas, una buena parte de axones y dendritas se disponen de forma tangencial).

En el telencéfalo de reptiles existe otra estructura denominada cresta ventricular dorsal (CVD). Esta se halla estructurada en láminas concéntricas, paralelas a la superficie ventricular. Una buena parte de sus neuronas se halla orientada de forma radial, aunque su morfología es diferente de la que presentan los tipos más característicos de la neocorteza. La cresta, también recibe información sensitiva de centros nerviosos similares a los de mamíferos y las fibras que penetran en la cresta presentan una orientación claramente radial. Más aún existe una capa superficial, que denominamos zona periventricular, en la que dendritas y axones se orientan de forma tangencial, paralela a la superficie del ventrículo. Los parecidos que pueden establecerse entre ambas estructuras en cuanto a estos detalles estructurales pueden ser considerados cuando menos notables. ¿Podríamos decir, por tanto, que se trata de diseños estructurales homólogos? Sorprendentemente las respuestas más coherentes parecen apuntar en sentido contrario.

En primer lugar, en ningún anfibio estudiado hasta la fecha (recuérdese que los anfibios son el grupo diferente a reptiles y mamíferos más próximos al origen común de ambos grupos y que los amniotas surgieron durante la evolución a partir de anfibios) se ha hallado ninguna estructura que presente un diseño estructural comparable al de la cresta o la neocorteza. Además los moldes fósiles de los antepasados de los reptiles y mamíferos actuales sugieren que hasta mucho tiempo después de que ambas líneas divergieran no surgió cada una de estas estructuras independientemente y probablemente en momentos diferentes.

¿Cómo explicar entonces que ambos diseños sean similares? Una estructura que procesa información sensitiva variada y compleja debe en primer lugar contar con la posibilidad de discriminar y diferenciar inicialmente cada unidad de información para procesarla de una forma independiente aunque paralela. Para ello es necesario que al menos en principio cada neurona reciba contactos del menor número de fibras posible. Ello se consigue orientando fibras y neuronas receptoras en un mismo eje, en este caso, el eje radial.

Pero además, un procesamiento que permita elaborar respuestas mínimamente complejas, requiere relacionar entre sí o integrar las diferentes unidades de información. Si las unidades de procesamiento inicial se orientan radialmente, las conexiones que sean responsables de los procesos integrativos deberán orientarse de forma tangencial, es decir, perpendicularmente a las conexiones anteriores, tal como sucede en la capa I de neocorteza y la zona periventricular de la CVD.

De este modo, este ejemplo concreto permite ilustrar de qué modo determinadas restricciones funcionales pueden favorecer que en la naturaleza surjan más de una vez unos mismos diseños estructurales.

M.J. Andreu (Profesor de Enseñanza Secundaria).

BIOLOGÍA ANIMAL

LA SEGMENTACIÓN CEFÁLICA EN LOS VERTEBRADOS

Existen animales cuyo cuerpo está constituido por la repetición de un número determinado de segmentos similares. Este es el caso de los gusanos anélidos, como las lombrices de tierra. A este fenómeno se le denomina metamería. Los artrópodos son capaces de explotar

las posibilidades que ofrece la metamería de una forma que no es ajena, probablemente, a su éxito evolutivo. En estos animales los apéndices articulados pueden repetirse de forma similar a lo largo del cuerpo (como en los ciempiés), pero también pueden modificar su plan bási-

co de construcción para dar lugar a apéndices especializados con funciones específicas.

En los vertebrados, la metamería sólo afecta a una parte del cuerpo. La musculatura de los peces se dispone en segmentos en forma de W. Las vértebras, aunque sufren una redistribución durante su desarrollo, también reflejan un origen segmentario. Algo similar ocurre con las costillas y con el riñón embrionario. En todos estos casos se trata de derivados del mesodermo dorsal, el único tejido que manifiesta claramente la metamería durante la vida embrionaria.

¿Existe alguna señal de metamería en la cabeza de los vertebrados? A lo largo de la historia las opiniones se han sucedido sobre este tema. Wolfgang Goethe, el escritor y filósofo de la naturaleza alemán, afirmaba que el cráneo era una sucesión de vértebras ensanchadas, por lo que participaba de la organización segmentaria del tronco. Esto se

es decir, de células de la placa neural que migran hacia los laterales del cuerpo. Tanto los arcos branquiales como el propio tubo nervioso son, por tanto, tejidos neuroectodérmicos, y la idea generalizada era que la metamería, en vertebrados, implicaba exclusivamente a los dominios del mesodermo.

Una serie de recientes y sorprendentes descubrimientos está haciendo progresar la idea de la existencia de estructuras segmentarias durante el desarrollo de la cabeza de los vertebrados. Los mecanismos de control de dicho desarrollo podrían ser de naturaleza similar a los que rigen la segmentación cefálica en los insectos. Al parecer, cada segmento estaría constituido por un par de rombómeros, una población determinada de células de la cresta neural y otra población de células mesodérmicas [Hunt et al., *Nature*, **353**, 861 (1991); Gilland y Baker, *Acta Anatomica*, **148**, 110 (1993); Krumlauf, *Trends Genet.*, **9**, 106 (1993)]. Los patrones de expresión de grupos de

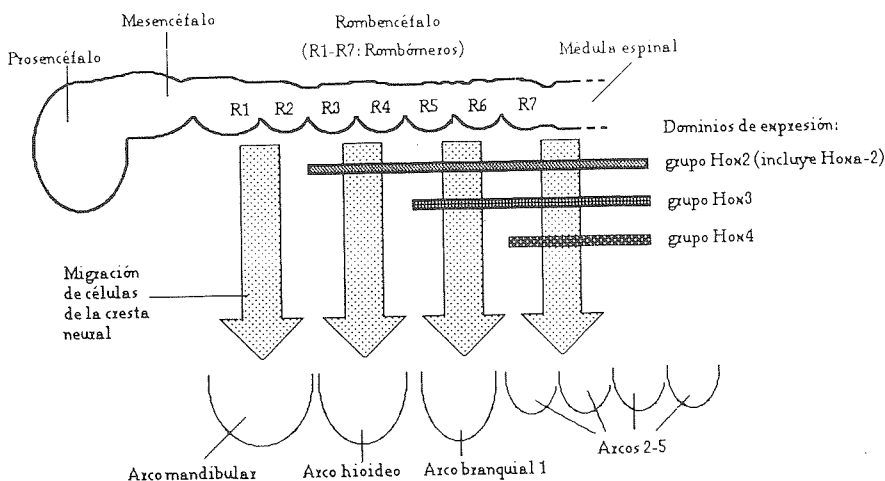
vertebrados mandibulados, va a ser diferente. Pero para explicar esto debemos hacer una disgresión filogenética.

Los primeros vertebrados carecían de mandíbulas, y su alimentación era exclusivamente filtradora. A partir de un arco branquial determinado, se desarrollaron en un grupo de peces primitivos unas mandíbulas que cambiaron, ya para siempre, el régimen alimenticio de los vertebrados. Estas mandíbulas branquiales, denominadas "primarias" existen aún en animales como los tiburones y las rayas, y son sostenidas generalmente por el segundo arco branquial modificado, denominado "arco hioideo". Sin embargo, la mayor parte de los vertebrados actuales poseen unas mandíbulas secundarias, formadas a partir de huesos de revestimiento dérmico. Las mandíbulas primarias y el arco hioideo se forman durante el desarrollo, pero luego acaban desempeñando funciones diversas. En los mamíferos, las mandíbulas primarias dan lugar al yunque y al martillo del oído medio, así como a un hueso de la base del cráneo, el alisfenoides. El arco hioideo origina el estribo del oído medio y parte del esqueleto que soporta la lengua.

Con todo esto queremos señalar que los arcos branquiales anteriores, a lo largo de la evolución, desarrollan una especificidad morfológica, algo análogo a lo que comentábamos antes con respecto a los apéndices de los artrópodos, susceptibles de modificaciones a partir de un mismo plan repetitivo. ¿Pueden tener algo que ver los mecanismos antes citados de expresión genética con la identidad -y con el destino- de cada arco branquial?

Aquí es donde nos encontramos con un resultado sorprendente. Un equipo francés de genéticos moleculares ha conseguido inactivar el gen *Hoxa-2* en el ratón por recombinación homóloga [Rijli et al., *Cell*, **75**, 1333 (1993)]. Observemos en la figura que este gen se expresa a nivel de los rombómeros 3 y 4, y de la población de células de la cresta neural que forman el arco hioideo. Si estas células pierden su código propio, quedan "marcadas" de forma similar a las que migran desde los rombómeros 1 y 2 para formar el arco mandibular.

Los ratones homocigóticos, carentes de la expresión del gen *Hoxa-2*, mueren al nacer. Su examen descubre la duplicación de toda una serie de estructuras relacionadas con el arco mandibular. Los ratones no tienen estribo ni esqueleto hioideo en la base de la lengua, pero tienen dos yunques, dos martillos y, en lugar de un segundo alisfenoides, como



ha mostrado incierto, aunque es verdad que la porción occipital del cráneo parece derivar de un esbozo vertebral modificado.

Existen otras estructuras repetitivas en la cabeza de los vertebrados. Por ejemplo, las branquias de los peces, que se forman transitoriamente en los embriones de los tetrápodos. También adoptan una disposición repetitiva unas demarcaciones transversales que aparecen en el rombocéfalo del embrión de todos los vertebrados. Se denominan rombómeros, y existen siete u ocho, de los que cinco son siempre claramente visibles.

Ninguna de estas estructuras repetitivas se consideraban relacionadas con la metamería. El esqueleto de los arcos branquiales se forma a partir del mesénquima de las crestas neurales,

genes *Hox* coinciden con los límites de cada segmento. Recordemos que los genes *Hox* son el equivalente en vertebrados de los genes homeóticos que controlan la segmentación en *Drosophila* [ver *Encuentros en la Biología*, **8**, 3, (1993)]. El esquema que reproducimos, basado en figuras de las tres referencias antes citadas, permite comprender mejor esto. Puede comprobarse como cada par de rombómeros posee un patrón único de expresión de genes *Hox*, un auténtico código combinatorio. También puede comprobarse cómo las poblaciones de células de la cresta neural, que se originan a nivel de cada par de rombómeros y que migran para formar los arcos branquiales anteriores, también participan de este código. Es importante retener esto, porque el destino de cada arco branquial anterior, en los

sería de esperar, tienen un pterigocuadrado, un hueso del paladar que desapareció en la transición de reptiles a mamíferos. Parece claro que la no expresión del gen *Hoxa-2*, que actuaba como un selector, ha bastado para originar un cambio de identidad del arco hioideo al arco mandibular. Esto es lo que se denomina una "transformación

homeótica". Este resultado subraya aún más la idea de que existe un sustrato morfológico repetitivo, especificado genéticamente, en el desarrollo de la cabeza de vertebrados. Volveremos sobre esta cuestión próximamente.

R. Muñoz-Chápuli (Profesor Titular de Biología Animal).

BIOLOGÍA VEGETAL

SISTEMAS DE AUTOINCOMPATIBILIDAD EN PLANTAS CON FLORES (II).

El segundo mecanismo de incompatibilidad más ampliamente extendido para prevenir la endogamia en plantas con flores es el denominado Sistema de Incompatibilidad Esporofítica. Al igual que la incompatibilidad gametofítica opera al nivel de la interacción entre células del pistilo y el polen. Ambos sistemas se basan en la capacidad del pistilo para reconocer e inhibir la germinación y/o posterior desarrollo de su propio polen, así como cualquier otro genéticamente relacionado (ver número anterior). De esta manera se fuerza que los cruzamientos se realicen entre genotipos menos relacionados, aumentando la posibilidad de generar variabilidad por el proceso de recombinación.

La denominación de esporofítico deriva de que el fenotipo del grano de polen que determina su posterior interacción con el pistilo viene dada por el genotipo diploide de la planta parental (esporofito) y no por el genotipo haploide del propio grano de polen (gametofito). Este sistema ha sido descrito en miembros de las familias Compositae, Convolvulaceae y Brassicaceae, siendo el de esta última el mejor caracterizado hasta el momento.

La especificidad en la interacción polen-pistilo en la familia Brassicaceae está controlada por un único locus con un alto grado de polimorfismo, denominado locus S, al igual que en el SI-gametofítico. Para que se produzca la respuesta incompatible basta que las plantas que generan el grano de polen y el pistilo compartan un mismo alelo para el locus S, de los dos que incluye su genotipo diploide.

El análisis genético y molecular en el género *Brassica* ha permitido el aislamiento y caracterización de un par de genes que parecen estar implicados en este mecanismo de incompatibilidad. Ambos genes están físicamente ligados

y son genéticamente inseparables, es decir que cada genotipo SI viene determinado por un par relacionado y no separables por procesos de recombinación. [Boyes y Nasrallah Mol. Gen. Genet. **236**, 369 (1983); Stein et al., Proc. Natl. Acad. Sci USA. **88**, 8816 (1991)]

Uno de estos dos genes codifica la denominada glicoproteína específica del locus S (SLG). La comparación de las secuencias de los distintos alelos clonados con las de aquellos que codifican las glicoproteínas S implicadas en la incompatibilidad gametofítica indican que estos genes no están relacionados.

El otro gen codifica lo que parece ser una proteína asociada a membrana. Su análisis sugiere que consta de un dominio extracelular glicosilado, el cual comparte un alto grado de similitud con la secuencia de SLG, conectado con un dominio intracelular con actividad quinasa a través de un dominio transmembranal. Su estructura global es muy similar a la del receptor tirosín-quinasa del factor de crecimiento en animales, por lo que se le ha denominado Receptor Quinasa del locus S (SRK).

Diversas evidencias son consistentes con la implicación de estos dos genes en el fenómeno de incompatibilidad: a) Ambos genes son altamente polimórficos, tal y como cabría esperar del elevado número de genotipos S existentes. Mientras que SLG y el dominio extracelular de SRK comparten un alto grado de identidad en sus secuencias en un genotipo S concreto, estos a su vez presentan una divergencia significativa cuando se comparan con otros genotipos S. b) Ambos genes se expresan exclusivamente en estructuras reproductoras. El producto del gen SLG se encuentra en altos niveles en las paredes de las células del estigma con las que interacciona el polen,

hallándose también presente en las anteras. Por su parte, el gen SRK presenta un patrón de expresión similar. c) La expresión de estos genes está correlacionada en el tiempo con el desarrollo de estas estructuras reproductoras y la capacidad del estigma para discriminar entre grano de polen compatibles e incompatibles. Los estigmas inmaduros no presentan la capacidad de reconocer el polen incompatible y sólo la llegan a desarrollar un día antes de la apertura de la flor. El inicio de la actividad de los genes SLG y SRK coincide con el desarrollo de esta capacidad.

Sin embargo, la prueba más concluyente de que estos genes son responsables de la incompatibilidad reproductora ha derivado del estudio de mutantes y variantes del género *Brassica* que han perdido este comportamiento reproductor. La pérdida de la respuesta de incompatibilidad está asociada con unos bajos o nulos niveles de glicoproteína SLG en unos casos [Nasrallah et al., Plant J. **2**, 497 (1992)] y de la proteína SRK en otros [Nasrallah et al., Plant J. **5**, 373 (1994)]. Por otro lado, el fenotipo autocompatible asociado con una mutación que anula la actividad del gen SRK indica que este receptor no interviene en el desarrollo de tubos polínicos compatibles.

Los resultados parecen indicar que los productos de los genes SLG y SRK son determinantes de la respuesta de incompatibilidad esporofítica, pero ¿cómo actúan estas proteínas en el reconocimiento del polen incompatible por las células receptoras del estigma? El papel de la proteína SRK puede deducirse de su estructura y actividad bioquímica. El contacto entre una célula del estigma y un grano de polen incompatible activaría a la SRK proteína-quinasa en su dominio extracelular, esta señal sería transmitida al dominio intracelular provocando la fosforilación de sustratos celulares. De esta forma se acoplaría el proceso de reconocimiento polen-pistilo a una cadena de transmisión de señal que conduciría finalmente a inhibir la germinación del grano de polen incompatible.

La especificidad en la respuesta incompatible podría derivar de la interacción entre las proteínas SLG y SRK asociadas a un mismo genotipo S. Sin embargo, puesto que ambos genes presentan el mismo patrón de expresión temporal y espacial, siendo principalmente activos en las células receptoras del estigma, se ha sugerido la implicación de uno o más componentes adicionales localizados en la superficie del polen [Nasrallah y Nasrallah. Plant Cell, **5**, 1325 (1993)]. Este componente podría

unirse a la glicoproteína SLG modificando su estructura a una forma competente para su unión al receptor SRK. Otro posible modo de acción de la glicoproteína SLG podría ser el de captar al componente específico liberado por el polen incompatible, ya que SLG difunde libremente en la pared celular de las células del estigma, para presentarlo al receptor en la membrana.

Tendremos que esperar a futuras investigaciones para conocer la naturaleza del componente asociado al polen y el papel concreto que desempeña la proteína SLG en la respuesta de incompatibilidad.

F. R. Cantón (Becario de Investigación).

NOTICIAS

Un gen Hox para el bazo

Un número importante de genes Hox están situados linealmente a lo largo de un cromosoma, en una disposición que refleja el orden de su expresión a lo largo del eje anteroposterior del embrión. De hecho, los vertebrados tenemos cuatro de estos conjuntos de genes Hox, denominados A, B, C y D. Distintos experimentos han sugerido que los genes Hox pertenecientes a estas cuatro familias codifican un sistema de especificación de la posición a lo largo del eje longitudinal. Se trataría de un sistema fundamental para el control de la diferenciación y la morfogénesis en las distintas porciones del cuerpo. Una excelente revisión de estos temas puede consultarse en el número de *Cell* aparecido en julio de 1994 (Vol. 78).

Existen genes Hox que no están incluidos en estos conjuntos linealmente ordenados, y su función es menos conocida. Por ejemplo el gen *Hox11*, que se expresa durante el desarrollo en los arcos branquiales, la parte posterior del encéfalo y una zona muy específica del mesodermo abdominal. Un equipo de investigadores del Instituto Médico Howard Hughes y la Universidad de San Luis en Missouri ha abordado el estudio de la función de este gen en el ratón mediante técnicas de recombinación homóloga que permitieron impedir su transcripción durante el desarrollo [Roberts et al., *Nature*, 368, 747 (1994)].

Los ratones heterocigotos *Hox11*^{+/+} resultaron completamente normales. Cruzando estos ratones entre sí se obtuvieron ratones homocigotos *Hox11*^{-/-}, en los que no se producía la expresión del gen. Para sorpresa de los investigadores, estos animales también tenían un desarrollo, aspecto y comportamiento normal. El estudio anatómico reveló que no había ninguna anomalía aparente en derivados de arcos branquiales, mandíbulas, musculatura de la masticación o centros nerviosos. En cambio, los ratones *Hox11*^{-/-} no tenían bazo, una condición conocida como asplenia. Esto no causa graves problemas a los animales, aunque la composición celular de la sangre se ve alterada. El posterior estudio del desarrollo de los ratones normales reveló que las células mesodérmicas que expresan el gen *Hox11* migran hacia el mesenterio del estómago donde se condensan para formar el bazo.

Esta es la primera ocasión en la que la expresión de un gen Hox se asocia de forma determinante a la morfogénesis de un órgano concreto. Los resultados también pueden explicar un número de casos de asplenia familiar en humanos, en los que la ausencia de bazo no se relaciona con ninguna otra anomalía congénita.

La GFP sigue arrojando luz sobre los mecanismos de expresión genética

En *Encuentros en la Biología*, núm. 18 (noviembre 1994), nos hacíamos eco del reciente descubrimiento, en una medusa, de una proteína fluorescente, la GFP (por *green fluorescent protein*), cuyo cDNA puede ser insertado en el genoma bajo control de un promotor determinado. De esta forma, la expresión del gen bajo estudio se traduce por la aparición de una intensa fluorescencia. Pues bien, esta técnica parece haber encontrado una magnífica acogida en la comunidad científica, como demuestra el que en estos días se este celebrando ya un simposio sobre las aplicaciones de la GFP organizado por el Instituto de Medicina Molecular en Palo Alto (California). Entre otros temas se están tratando las utilidades de la GFP para marcar linajes de células neurales o para estudiar redes de proteínas reguladoras, la replicación de virus de plantas o la expresión de genes retrovirales.

Regulación de fosfatasa en la enfermedad de Alzheimer

Dos son los hechos neuropatológicos característicos de la enfermedad de Alzheimer: las marañas de neurofilamentos y las placas seniles. Sin embargo, ni el origen ni el papel de estas manifestaciones patológicas en la muerte neuronal típica de la enfermedad están muy claros. Hasta ahora gran parte de las investigaciones se han centrado en una proteína potencialmente neurotóxica que se encuentra en las placas, la β -amiloide. Ahora, una serie de estudios están ayudando a aclarar la creación de las marañas de neurofilamentos. Las explicaciones se centran sobre una forma anormal de una proteína llamada tau. Un grupo de investigadores de la Universidad de Pennsylvania han descrito experimentos que prueban que en las neuronas de enfermos de Alzheimer no existen o no funcionan unas fosfatasas que retiran grupos fosfatos de tau. Esta proteína se supone que se adhiere a los microtúbulos y los estabiliza, pero la posibilidad de hacerlo viene parcialmente determinada por el número de grupos fosfato que tenga la proteína tau, de tal manera que una extra-fosforilación podría interferir con el proceso. Es evidente que una desestabilización de los microtúbulos tendría efectos mortales para la célula. Estos estudios no pueden demostrar que el descenso de la actividad fosfatasa sea la causa primera de la enfermedad de Alzheimer pero sí abren caminos para investigar qué factores intervienen en la regulación de esas fosfatasas. Algunos investigadores lanzan de nuevo hipótesis para estudiar el papel que pueda tener en esta regulación un viejo sospechoso de estar relacionado con la enfermedad: el aluminio.

CONFERENCIA

El Prof. Dr. Fredereck L. Crane (Purdue University), descubridor de la Coenzima Q, tendrá el gusto de impartir una clase extraordinaria a los alumnos de esta Facultad sobre: "Nuevas funciones de la Coenzima Q en la célula", el próximo día 17 de Marzo a las 11:30 de la mañana en el aula Q-4.

ENSEÑANZA DE LAS CIENCIAS

ALGUNAS APORTACIONES RELEVANTES DE LA GEOLOGÍA A LA ENSEÑANZA DE LAS CIENCIAS

Un primer requisito en la formación del profesorado es, sin lugar a dudas, tener un buen conocimiento de la materia a enseñar. Ahora bien, la investigación en didáctica de las ciencias nos indica que la materia a enseñar no es sólo conocer el contenido de la disciplina, se trata además de adquirir un conocimiento significativo y de cierta profundidad de la materia (Gil, 1991). Entre estos saberes profesionales cabe destacar el conocimiento de la historia y epistemología de la ciencia, así como sus relaciones con la enseñanza.

En efecto, las ideas que los profesores tienen del conocimiento, en qué consiste y cómo se construye, es decir, sus particulares posiciones epistemológicas, condicionan la manera en que enfocan su enseñanza. Por lo tanto, si se pretende desarrollar determinadas propuestas innovadoras para mejorar el proceso de enseñanza-aprendizaje de las ciencias, es necesario plantearse la modificación de la epistemología del propio profesorado.

Probablemente la Geología, dentro de las ciencias experimentales, se encuentra actualmente en una situación histórica muy favorable para ayudar a comprender cómo se construye la Ciencia, y ello es debido fundamentalmente a que la evolución reciente de la Geología como ciencia ha coincidido en estos últimos años con una nueva estructuración del sistema educativo que ha recogido las aportaciones más sobresalientes que desde la investigación y la teoría educativa se han realizado en las últimas décadas.

Desde el punto de vista de la investigación geológica hay que destacar que hace aproximadamente treinta años se produjo en Geología una auténtica revolución científica, con la emersión de la teoría de la Tectónica de placas, la única que a juicio de diversos autores se ha producido después de que Kuhn escribiese *La estructura de las revoluciones científicas*. La importancia de la misma estriba en que gracias a ella se cuenta por primera vez en Geología con un esquema global en el que pueden integrarse y ser explicados hechos geológicos que habían sido establecidos previamente de forma aislada. Este hecho paradigmático nos sirve para mostrar que la Geología se presta más que otras ciencias a adquirir una concepción crítica

ca e histórica de las construcciones científicas (Alvarez et al., 1992).

De hecho, incluso la moderna Geología como ciencia está evolucionando hacia las denominadas Ciencias de la Tierra, donde se integran, además de la especialidad troncal, otras ciencias que hasta hace muy poco se consideraban secundarias o afines, como la Oceanografía, la Climatología, la Meteorología, la Geofísica y la Geoquímica entre otras; todas ellas nos deben permitir contextualizar mejor los problemas actuales relacionados con la Tierra.

Por otro lado, la enseñanza de la Geología se encuentra en una situación dinámica y activa, que nos puede recordar el papel primordial como pedagogos que tenían los geólogos a finales del siglo pasado y principios de éste (baste evocar su papel en la Institución Libre de Enseñanza). Esta situación actual se ha visto favorecida por distintos hechos, entre ellos podemos citar la creación en 1991 de la Asociación Española para la Enseñanza de las Ciencias de la Tierra (AEPECT), lo cual ha propiciado que en estos últimos años la producción en didáctica de la Geología haya conocido un auge significativo como lo puede demostrar un análisis bibliométrico somero de las principales revistas especializadas en didáctica, entre las que se encuentra "Enseñanza de las Ciencias de la Tierra".

A ello se unen otros hechos como la reforma de los planes de estudio a diferentes niveles, que ha traído una actualización de los contenidos científicos: la moderna Geología ha dejado de ser "sólo" una materia memorística, descriptiva y abstracta que recogía los viejos libros de textos, hoy se nos ofrece como una ciencia dinámica que, lejos del reduccionismo simplista, aborda de una forma holística muchos de los problemas vigentes que tiene la humanidad. Entre ellos podemos mencionar los propios de la Geología Ambiental:

- a) la prospección y explotación de recursos naturales: hídricos, mineros, energéticos, etc.
- b) los riesgos naturales: sísmicos, volcánicos, meteorológicos y erosivos.
- c) las intervenciones y los impactos debidos a la actividad humana: presas, trasvases, lluvia ácida, agujero de ozono, efecto invernadero, desertización, contaminación de acuíferos, etc.

En este contexto, sirva de ejemplo, aparece en el nuevo Bachillerato la disciplina "Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente", destinada al estudio de los sistemas terrestres y de sus interacciones con el sistema humano.

La simple relación de problemas citados anteriormente nos permite vislumbrar la importancia social de la Geología, sin olvidarnos de otros aspectos más generales como los relacionados con el desarrollo de actitudes y valores de respeto hacia el entorno natural; además la Geología aporta elementos metodológicos característicos como la contribución de la perspectiva histórica en la interpretación de distintos hechos y fenómenos (vida, geografía, clima, etc.).

Desde esta visión global, la Tierra es un sistema integrado en el sistema solar, y por extensión en el universo y compuesto por subsistemas: atmósfera, hidrosfera, biosfera, litosfera, astenosfera, etc., que evolucionan desde hace miles de millones de años, interaccionando entre sí en sus interfaces (paisaje, suelos, costas), produciendo campos (magnético) y gradientes (gravitacional, barométrico...) que dan lugar a procesos cuyas huellas podemos ver en rocas y fósiles (Anguita, 1992).

En conclusión, los últimos años ha habido un acercamiento significativo entre investigación en Geología y su enseñanza, y dentro de ésta las conexiones entre investigación didáctica e innovación educativa son más estrechas. Cada vez más, aspectos tales como la historia y la filosofía de la ciencia se van incorporando a la teoría y especialmente a la práctica de la enseñanza de las ciencias (Matthews, 1994) y es aquí donde la Geología y las Ciencias de la Tierra tiene un papel que no debe ser olvidado o soslayado por los profesores de Ciencias, sus peculiaridades epistemológicas, sociológicas y psicopedagógicas justifican suficientemente la relevancia que debe tener en los currícula de los distintos niveles de enseñanza.

M. Rebollo Bueno (Asesor de Ciencias Experimentales).

Correspondencia a:
Encuentros en la Biología,
Salvador Guirado (Editor),
Depto. Biología Celular,
Facultad de Ciencias,
Campus de Teatinos, 29071 (Málaga)
Tfno.: (95) 2131961
Fax: (95) 2132000