

ENCUENTROS EN LA BIOLOGÍA

ISSN 1134-8496

Editor: Salvador Guirado. Comité editorial: Ramón Muñoz-Chápoli, 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.

FISIOLOGÍA VEGETAL

SISTEMAS PRIMARIOS DE TRANSPORTE DE PROTONES EN CÉLULAS VEGETALES

Plasmalema.

En ausencia de una pared rígida, es indispensable para las células animales mantener estable su potencial osmótico y así mantener su forma. Esta función básica se atribuye a la bomba $\text{Na}^+\text{-K}^+$, que excluye iones sodio del citoplasma. Dicho mecanismo genera una marcada asimetría en la concentración de sodio dentro y fuera de la célula. La escasa capacidad electrogénica de la bomba $\text{Na}^+\text{-K}^+$ y la gran actividad de los canales para K^+ , hacen que el incremento de potencial electroquímico para el sodio ($\Delta\mu_{\text{Na}^+}$) esté dominado por el término de concentración, siendo el término eléctrico (E_m) relativamente pequeño.

A diferencia de las células animales, en las que rige una economía $\text{Na}^+\text{-K}^+$, las células vegetales presentan una economía basada en flujos de H^+ . Estas células poseen una pared celulósica rígida, y resuelven sus problemas osmóticos mecánicamente: tienden a equilibrar el potencial osmótico con el de turgencia, limitando así la incorporación de agua y, por extensión, la iónica. En consecuencia, este tipo de célula puede crecer en medios pobres o carentes de Na^+ . Como en bacterias, los protones son extruídos del citoplasma por medio de una bomba primaria, generando a ambos lados de la membrana un gradiente de protones, siendo el citoplasma alcalino y negativo. Como regla general, el término dominante en el incremento de potencial electroquímico de protones ($\Delta\mu_{\text{H}^+}$) es el eléctrico, es decir el potencial de membrana (E_m), que suele alcanzar valores superiores a -200 mV.

Típicamente, el plasmalema de las células vegetales tiene una ATPasa para protones ($\text{H}^+\text{-ATPasa}$) como bomba primaria¹. Est formada por un polipéptido simple de unos 100 kD, que contiene unos 920 aminoácidos y pertenece a una

familia de ATPasas de membrana, P-ATPasas, que translocan un grupo diverso de cationes y que forman un intermediario aspartil-fosfato durante la catálisis [Maathuis and Sanders, *Current Opinion in Cell Biology*, 4, 661-669 (1992), Serrano, *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 400, 61-94 (1989)]. La $\text{H}^+\text{-ATPasa}$ presente en el plasmalema es sensible a concentraciones micromolares de ortovanadato [Nakamoto y Slayman, *J. Bioenerg. Biomembr.*, 21, 621-632 (1989)]. Se cree que este inhibidor actúa como análogo del fosfato, uniéndose a la región de fosforilación del enzima. Las funciones de la $\text{H}^+\text{-ATPasa}$ de plantas son básicamente tres: impulsar el transporte de solutos acoplado al gradiente de protones, controlar el pH citoplasmático y, probablemente, controlar el crecimiento en extensión de las células vegetales a través de la acidificación de la pared celular. No es sorprendente, por tanto, que la actividad de la bomba esté regulada tanto por reguladores del crecimiento (auxinas fundamentalmente) como por una variada serie de estímulos primarios [Hager et al., *Planta*, 185, 527-537 (1991)].

Tonoplasto.

El tonoplasto es la membrana de la vacuola. En él existen, además de canales para diversos iones, sistemas de transporte primario y secundario. En concreto, la vacuola posee dos sistemas de transporte primario para protones,

una ATPasa y una pirofosfatasa.

El mecanismo de reacción, la especificidad en el tipo de inhibidor y la estructura que posee, diferencian claramente a este enzima de la $\text{H}^+\text{-ATPasa}$ del plasmalema y la incluyen dentro del grupo de las V-ATPasas, ampliamente distribuidas en las endomembranas de las células eucariotas [Parry et al., *J. Biol. Chem.*, 263, 20025-20032 (1989)]. El tratamiento de los tonoplastos con iones caotrópicos o con MgATP en frío produce la disociación de la membrana de dos subunidades (de 70 y 60 kD) que se unen al ATP, mientras que otras dos subunidades (16 y 100 kD) permanecen unidas a la membrana. En consecuencia, la estructura que se propone para este enzima es parecida a las ATPasas del tipo F, que se encuentran en la membrana interna de la mitocondria, en los tilacoides y en bacterias. La semejanza en la secuencia de aminoácidos de las distintas subunidades, hace suponer que las V-ATPasas y las F-ATPasas están relacionadas evolutivamente; sin embargo las P-ATPasas parecen tener un origen distinto.

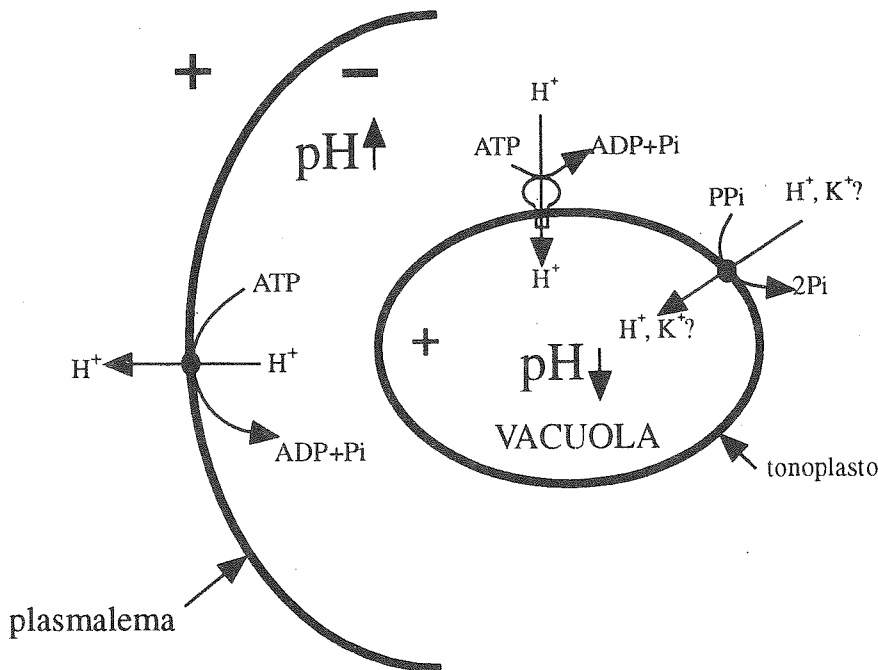
Además de una $\text{H}^+\text{-ATPasa}$, el tonoplasto posee un segundo sistema de transporte de protones hacia el interior de la vacuola que consume como fuente de energía ión pirofosfato (PPasa). Este enzima parece estar ausente de las endomembranas de las células animales. Su estructura parece ser la de un polipéptido simple de 81 kD. El bombeo de protones a través de este enzima tiene, como requisito indispensable, la presencia de Mg^{+2} y K^+ . La secuencia primaria de este tipo de pirofosfatasa unidas a membrana no presenta diferencias con la de las pirofosfatasa libres. Aun careciendo de la secuencia de la

Sistemas primarios de transporte de protones en células vegetales.....	1
Del Tethys al Mediterráneo: una biota en busca de diversidad.....	2
La cutícula vegetal y su huella fósil	4
La segmentación cefálica en los vertebrados (y 2): el modelo prosomérico...4	
El canto de las aves: una cuestión de neuronas	5
La percepción de los fenómenos y la comprensión de la estructura de la materia.....	7

pirofosfatasa reversible de *Rhodospirillum rubrum*, parece probable que ambas procedan de un ancestral común [Maathuis

metabolizables como NO_3^- , SO_4^{2-} y H_2PO_4^- , no metabolizables como K^+ , Na^+ , Cl^- y Ca^{2+} , aminoácidos, azúcares y, por últi-

de debate. La presencia de la PPasa podría explicarse como un medio de conservar la energía acumulada en el ión pirofosfato en forma de asimetría de H^+ en el tonoplasto, que estabilizaría la concentración de pirofosfato junto con otras pirofosfatasas libres [Rea y Sanders, *Plant Physiol.*, 71, 131-141 (1987)]. Otra posibilidad es que la PPasa sea capaz de transportar, no solo protones, sino también potasio al lumen vacuolar [Davies et al., *FEBS Lett.*, 278, 66-68 (1991)]. Ambas hipótesis sugieren una función alternativa a la mera génesis de fuerza protón motriz, lo que excluiría, en parte, la competencia con la H^+ -ATPasa del tonoplasto. Aunque, aún hoy, no se han caracterizado todos los sistemas de transporte secundario a nivel de tonoplasto, parece evidente que la acumulación de agua en la vacuola, función clásica asignada a este orgánulo, está controlada por dichos sistemas de transporte y a través de ellos conectada al metabolismo.



and Sanders, *Current Opinion in Cell Biology*, 4, 661-669 (1992)]. La actividad de la H^+ -ATPasa y la PPasa del tonoplasto generan un pH ácido en el interior de la vacuola, y cargan su interior positivamente con respecto al citoplasma. La fuerza protón motriz que se genera se usa para la acumulación de iones

mo, ácidos orgánicos de bajo peso molecular (especialmente malato). Además intervienen, como su análoga del plasmalema en la homeostasis del pH citoplasmático.

La razón de la presencia de dos sistemas primarios de transporte para protones a nivel vacuolar es aun materia

¹ Las bombas primarias son sistemas de transporte primario. Se comportan como electroenzimas que catalizan el transporte de solutos sin alterarlos químicamente. Corresponden al concepto tradicional de transporte activo. La bomba sodio-potasio (Na^+ - K^+ ATPasa) o la bomba de calcio (Ca^{2+} ATPasa) pertenecen a esta categoría.

José A. Fernández (Profesor Titular de Biología Vegetal) y M. Jesús García (Bécaria de Investigación).

PALEONTOLOGÍA

DEL TETHYS AL MEDITERRÁNEO : UNA BIOTA EN BUSCA DE IDENTIDAD

Quignard [*Boll. Zool.*, 45, 23 (1978)] admite la presencia, en el Mediterráneo, de 562 especies y subespecies de peces, agrupadas en 343 géneros y 150 familias. Puede decirse que en estos últimos 17 años la ictiofauna mediterránea se ha visto incrementada en algunas especies más.

¿De dónde proceden éstas especies colonizadoras?. En un intento de agrupar a las especies presentes en la cuenca mediterránea, los distintos autores han seguido dos caminos, en función de (i) los cambios geoclimáticos acaecidos en este Mar y (ii) la distribución actual de dichas especies. Para intentar comprender un poco cómo ha sido la dinámica de

la población íctica mediterránea es necesario recordar los cambios acaecidos en este Mediterráneo desde aquella *Pangea* disgregada en pedazos.

Durante el periodo Eoceno-Oligoceno (55-24,6 m.a.) existía un Mar Mesogeo entre las placas africana y euroasiática, que Suess denominó *Tethys*, y que persistió desde el Cámbrico inferior al Terciario superior.

En el Eoceno la ictiofauna del *Tethys*, que se nutre básicamente del Atlántico y del Indo-Pacífico, es una comunidad de tipo tropical de aguas cálidas con mayores afinidades indo-pacíficas -*Menidae*, *Chaetodontidae*, *Acanthuridae*, *Ephippidae*, *Zanclidae*, ...-. Pruebas

paleontológicas de esta época las encontramos en el maravilloso yacimiento eocénico del Monte Bolca (Italia). En este rico enclave paleoictiológico se encuentran fósiles cuyos representantes actuales están muy relacionados con arrecifes coralinos y de los cuales no encontramos ningún representante en el Mediterráneo actual.

Por el contrario, las comunidades oligocénicas del Mesogeo difieren biogeográficamente, de las del Eoceno por la desaparición de un gran número de géneros y la aparición de formas con afinidades atlántico-mediterráneas que podemos encontrar actualmente en el Mediterráneo. En los yacimientos oligocénicos iraníes, estudiados por Arambourg, de los 32 géneros encontrados: 23 poseen representantes actuales en el Atlántico y Mediterráneo, 13 en la región indo-pacífica y en la mediterráneo-atlántica y 9 son exclusivos de la indo-pacífica [Blot, *Journées ichthyol.*, CIESM, (1970)].

Vestigios de la ictiofauna de este Tethys se encuentran en especies que, geográficamente, se presentan tanto en las costas americanas, mediterráneas o asiáticas, como *Blenniocristatus* y *Zeus faber* (junto a sus especies afines). A nivel genérico se pueden incluir especies de, *Sparus*, *Echelus* y *Cepola* [Quignard, *Boll. Zool.*, **45**, 23 (1978)].

Un proceso geológico, que tendrá gran influencia sobre el futuro de la ictiobiota mediterránea, es la orogenia múltiple del denominado *Plegamiento alpino* (Eoceno-Mioceno). Una consecuencia de estos movimientos es el cierre definitivo de la cuenca mediterránea con el Indo-Pacífico (Mioceno inferior), quedando únicamente conectada con el Atlántico por dos brazos de mar, separados entre sí por la cordillera Bético-Rifeña.

Durante el Mioceno medio se reduce a un paso y es en el Messinense (Mioceno superior), más concretamente durante su denominada "*crisis de salinidad*", cuando este Paleomediterráneo queda aislado totalmente del Atlántico. Este periodo de tiempo está marcado por importantes sucesos geodinámicos e hidrodinámicos, que dan como resultado una serie de evaporaciones sucesivas -no compensadas con los aportes existentes- que transforman la cuenca en una serie de ambientes acuáticos locales (grandes lagos). Una consecuencia de todo este proceso es la extinción de casi todas las especies. Pérès y Picard (*Recl. trav. str. mar. Endoume*, **47**, 1964) mencionan, sin embargo, la existencia de una población, que se adaptó y persistió durante esta crisis de salinidad y que pudo haber participado en la repoblación del Mediterráneo actual desde el Plioceno. Esta es la ictiofauna que Arambourg denomina *Paleomediterránea*.

Esta crisis de salinidad marca el "*antes y después*" de las poblaciones ícticas mediterráneas; es a partir de este momento cuando los distintos investigadores empiezan a plantearse el problema de sus afinidades biogeográficas, y un punto importante de debate es el caso de los endemismos.

Para Quignard el nivel de especies endémicas permite apreciar la eficacia del relativo aislamiento de este mar, nombrando 97 endemismos geográficos en la actualidad. Por el contrario, Tortonese es más escéptico y se pregunta ¿Qué es un animal mediterráneo?

Ekman (*Zoogeography of the sea*, 1953) sugiere que los endemismos mediterráneos pueden tener tres orígenes: (i) aparición durante el aislamiento del Mediterráneo (final Mioceno) y evolución subsiguiente por especiación de otras especies relictas del Mioceno o por inmi-

gración durante el Plioceno, el Pleistoceno y el Cuaternario; (ii) se han mantenido, sólo en el Mediterráneo, desde una época antigua y han desaparecido del resto de océanos debidos a cambios hidrológicos de origen climático, o (iii) pueden haber persistido desde la fragmentación del mar Mesogeo o Tethys.

En el Plioceno se abre de nuevo el Estrecho de Gibraltar y las aguas atlánticas, junto con una fauna de tipo subtropical templado, retoman la cuenca mediterránea. A partir de este momento la historia de la biota mediterránea está unida a las poblaciones ícticas del Atlántico.

Posteriormente, a principios del Cuaternario, las aguas superficiales del Mediterráneo sufren un periodo de bajas temperaturas (glaciar) que permite a una ictiofauna de tipo boreal noratlántica (*Sprattus sprattus*, *Platichthys flesus*, *Raja clavata*, ...) colonizar la cuenca. A este periodo le sigue otro, postglacial, que favorece la entrada de una ictiofauna "sahariana/senegalense" (*Serranidae*, *Esparidae*, *Labridae*, ...), característica de aguas más cálidas. Enriqueciendo la biota mediterránea que, en este momento, presentaba características boreal-noratlántica y elementos endémicos que provenían de la ictiofauna pliocénica (paleomediterránea).

En la actualidad la comunidad mediterránea no solo se enriquece a expensas del Atlántico, a través de Gibraltar, sino que a partir del 15 de agosto de 1869, le llegan nuevas especies de origen indopacífico, a través del Canal de Suez. Conexión que desde el Mioceno no mantenía el Mediterráneo con el Índico. A estas migraciones actuales de especies, a través del Mar Rojo, se les denomina *Lessepsianas*, en honor a Fernando de Lesseps, ingeniero que proyectó y construyó el Canal de Suez.

Ben Tuvia [*Fish. Bull.*, **76**, 249 (1978)] comenta cómo después de 108 años de la apertura del Canal de Suez se han datado la presencia de 36 especies de peces (dos selacios y 34 teleosteos), presentes en el Mar Rojo, en aguas del Levante mediterráneo, lo que representa entre un 8-10 % de las especies presentes en esta cuenca. Sin embargo, sólo dos -o quizás tres- especies mediterráneas han colonizado aguas del Mar Rojo (*Liza aurata*, *Dicentrarchus punctatus*, y posiblemente *Carcharhinus plumbeus*). De estas 36 especies indo-pacíficas, 16 son aprovechadas comercialmente, que representan en la actualidad el 30 % del total de las capturas en las costas de Israel.

En la cuenca occidental, y más concretamente en nuestro Mar de Alborán, aún no se ha datado ningún elemento

indo-pacífico, aunque si lo han sido en las costas cercanas de Túnez y Libia (*Siganus luridus*, *Stephanolepis diaspros* y *Leiognathus klunzingeri*). Esta cuenca presenta una alta influencia atlántica en su ictiofauna, por otro lado comprensible, ya que la masa de agua superficial atlántica es un buen vehículo de transporte para las especies del otro lado del Estrecho.

En un estudio elaborado entre 1980 y 1985 [Reina, *Cah. Biol. Mar.*, **28**, 73 (1987)] sobre la ictiofauna infralitoral de la costa malagueña se destaca el bajo endemismo, geográfico, alcanzado en la zona, ya que únicamente diez de las 132 especies datadas son exclusivas del Mediterráneo (*Raja asterias*, *Gobius strictus*, *Pomatoschistus kneri*, *Pseudaphya ferrerii*, *Symphodus rostratus*, *Opeatogenys gracilis*, ...). Este porcentaje, de endemismo, alcanzado en la franja infralitoral se va haciendo menor conforme se muestrean áreas de mayor batimetría.

El resto de especies capturadas se encuadran zoogeográficamente en: 27 especies boreal-noratlánticas (20'6 %), las tropicales y subtropicales se sitúan en 31 especies (23'7%), 24 con una distribución ibero-marroquí (18'3 %), y 40 especies presentan una distribución atlanto-mediterránea (30'5%). Estos datos sitúan la influencia atlántica de la costa malagueña, en cuanto a su población íctica infralitoral, en un 74'3 %.

Maurin (*J. Ichth. CIESM*, 1970) estima en un 88%, el número de especies comunes en ambos lados del Estrecho de Gibraltar, entre los 100 y 700 metros comentando dicho autor como este porcentaje va decreciendo conforme nos alejamos hacia el este de esta cuenca mediterránea.

Aunque entre los investigadores hay unanimidad en destacar el carácter atlántico de la ictiofauna actual del Mediterráneo. También existe, una cierta unión en intentar marcar diferencias entre los elementos comunes de las dos comunidades. Ejemplos los encontramos en: (i) el estudio de las diferencias vertebrales entre poblaciones (Sardina, Merluza, etc., del Atlántico y del Mediterráneo); (ii) en la composición de sus poblaciones, ya que el Mediterráneo presenta una mayor riqueza específica al nivel de la plataforma continental y por el contrario una mayor pobreza en zonas profundas, únicamente siete especies se han datado por debajo de los 2.000 metros y ninguna por debajo de los 3.000 metros; y por supuesto (iii) en la presencia de los endemismos.

Lo que sí demuestran los estudios biogeográficos es el carácter atlántico de la ictiofauna actual mediterránea, a ex-

cepción de la cuenca oriental con una influencia indopacífica en alza. A su vez, cada cuenca (Mar de Alborán, Adriático, Golfo de Gábes, Mar Egeo, Mar Negro, etc.) posee una comunidad íctica muy particular que viene a depender de su localización geográfica, condiciones geoclimáticas y características físico-químicas de sus aguas.

Podemos concluir con las palabras de Arambourg, que comenta, como el Mediterráneo constituye un centro activo de intercambio y evolución de las faunas marinas de otros mares y océanos.

J.A. Reina Hervás (Profesor de Enseñanza Secundaria)

BIOLOGÍA VEGETAL

LA CUTÍCULA VEGETAL Y SU HUELLA FÓSIL

La cutícula vegetal, o membrana extracelular que cubre la parte aérea de las plantas, ha demostrado en los últimos años ser de una gran importancia taxonómica, al reflejar los patrones celulares de la epidermis subyacente. Pero este papel clave queda aún puesto de mayor relieve en el caso de los restos fósiles vegetales. El motivo no es otro que, en muchos casos, la cutícula pasa por ser la única fuente de información anatómica disponible [Spicer, R. A., *Advances in Botanical Research*, 16, 95 (1989)]. De este modo, la membrana cuticular se convierte en la parte vegetal que mejor soporta los procesos de fosilización, ofreciendo los datos suficientes para la identificación y clasificación de la planta de la que procede. Tal es así que, hoy en día, el análisis cuticular es considerado como una técnica estándar importante de investigación en paleobotánica. Más aún, a través del estudio de diferentes similitudes epidérmicas es posible relacionar restos de distintos órganos como pertenecientes a la misma estructura vegetal.

Por todo lo anteriormente expuesto, queda patente el interés hacia un estudio pormenorizado del proceso de fosilización y hacia el conocimiento exhaustivo de la estructura y la composición química de la cutícula. De esta forma, se puede llegar a una mejor interpretación de la información ofrecida por los restos fósiles. Frente a la investigación de la fosilización en distintos medios ambientes actuales, concentrada en los procesos necrológicos que sufren las plantas y en el desarrollo de procesos sedimentarios, últimamente está cobrando auge un estudio más detallado de la composición química cuticular [Tegelaar *et al.*, *Paleobiology*, 17, 133 (1991)].

Las cutículas de las plantas superiores son de una naturaleza química heterogénea. Además de una fracción, normalmente pequeña, de ceras (tanto

epi como intracuticulares), nos encontramos con una estructura insoluble compuesta por dos biopolímeros, los cuales pueden presentarse juntos o por separado en la misma membrana cuticular: la cutina y el, aún bastante desconocido, cután. La naturaleza química de ambos es muy diferente, de ahí que su resistencia a la multitud de procesos que sufren durante la fosilización sea, asimismo, muy distinta. Así, la cutina, un poliéster de elevado peso molecular y grado de entrecruzamiento compuesto principalmente de hidroxiácidos alcanóicos C_{16} y C_{18} funcionalizados, es muy inestable frente a los procesos de degradación químicos y bioquímicos. No sucede igual con el cután, componente mayoritario de muchas de las cutículas fósiles estudiadas hasta el momento: *Waldria speciosa*, *Autunia conferta*, *Ginkgo huttonii*,... [Nip *et al.*, *Organic Geochemistry*, 10, 769 (1986)]. Su presencia en plantas actuales es, sin embargo, escasa, a excepción de la hoja de *Beta vulgaris*, cuya membrana cuticular es casi prácticamente cután. Está también confirmada su existencia, junto a cutina, en monocotiledóneas como *Agave americana* y *Clivia miniata*, en cantidad que depende de la edad de la hoja.

La naturaleza y biogénesis del cután son casi totalmente desconocidas hasta el momento. Si parece evidente que está compuesto por una parte polisacárida y otra de naturaleza hidrocarbonada, con aportaciones aromáticas y alifáticas, formando una estructura de gran consistencia. La riqueza en enlaces carbono-carbono le confiere una gran estabilidad, causa que explicaría que sea el biopolímero cuticular que resiste mejor el proceso de fosilización. De esta forma, no solo las cutículas formadas exclusivamente por cután, sino que también, aquéllas mezcla del mismo y cutina, dejarán una impronta fósil constituida prácticamente por cután. La cutina sólo aparece en fósiles de muy buena conservación, aunque también se han encontrado derivados de cutina ricos en enlaces tipo éter, químicamente muy estables. Se piensa que estos derivados, encontrados exclusivamente en angiospermas dicotiledóneas, guardan, como no, relación con su estructura química; específicamente, con su riqueza en grupos epoxi, que en ciertas condiciones, reaccionan generando los ya mencionados enlaces éter, de difícil hidrólisis. Por otro lado, aún no se explica por qué este complejo biopolímero extracelular ha visto reducida tan drásticamente su presencia durante la evolución de las plantas vasculares.

Queda, por tanto, puesta de manifiesto la importancia en la investigación básica sobre la cutícula vegetal, en la obtención de mayor información sobre su estructura y composición, que permita un mejor aprovechamiento de los datos ofrecidos por los restos fósiles. La mejor comprensión de la naturaleza de la cutícula vegetal y de los factores que la afectan son necesarios para un análisis más completo y riguroso.

José F. Villena (Becario de Investigación) y A. Heredia (Profesor Titular de Bioquímica).

BIOLOGÍA ANIMAL

LA SEGMENTACIÓN CEFÁLICA EN LOS VERTEBRADOS (y 2): EL MODELO PROSOMÉRICO.

En el número 22 de *Encuentros en la Biología*, correspondiente al mes de marzo, comentábamos la probable existencia de una organización segmentaria en el rombencéfalo o parte posterior del encéfalo de vertebrados. Esta organiza-

ción se manifiesta tanto a nivel morfológico (los rombómeros) como por un patrón muy definido de expresión de los genes *Hox*. Cada segmento embrionario, según la hipótesis que manejábamos, parece constar de un par de

rombómeros, un código específico de expresión de genes *Hox*, y una población de células de la cresta neural que va a dar lugar, entre otros derivados, al esqueleto branquial.

¿Qué sucede con la porción anterior del encéfalo de vertebrados? En esta porción anterior, o prosencéfalo, se van a desarrollar los hemisferios cerebrales, así como el tálamo y el hipotálamo. En principio, todo parece indicar que la situación es muy diferente con respecto a la existencia de un hipotético patrón segmentario. En el prosencéfalo embrionario no existen constricciones patentes que definan segmentos visibles, como sucede en el rombencéfalo. Por otra parte, el punto de vista generalmente aceptado acerca de la organización del encéfalo es el llamado "modelo columnar", que hace hincapié en la disposición longitudinal de las estructuras nerviosas. Además, los genes del complejo *Hox* no llegan a expresarse a ese nivel. De hecho, ningún gen *Hox* se expresa por delante del rombencéfalo.

A pesar de estos inconvenientes, un grupo de neurobiólogos, entre los que figuran dos profesores de la Universidad de Murcia, ha propuesto lo que denominan "el modelo prosomérico", es decir, la hipótesis de que el prosencéfalo también está organizado de forma segmentaria [Rubenstein et al., *Science*, **266**, 578 (1994)]. ¿Que evidencias existen a favor de esta hipótesis? Sobre todo, la existencia de patrones de expresión de genes homeóticos en áreas muy definidas del prosencéfalo de los embriones de pollo y ratón. Los autores citan una treintena de estos genes, que contienen la secuencia homeobox aunque no pertenecen al complejo *Hox*. Es interesante resaltar que entre estos genes se encuentran miembros de las familias *Dlx*, *Emx* y *Otx*, homólogos de genes que regulan la organización de la cabeza en *Drosophila*.

Según Rubenstein y sus colaboradores, existirían seis segmentos o "prosómeros" denominados, de atrás hacia delante, como p1, p2... p6. El gen *Gbx-2*, por ejemplo, se expresa a nivel lateral en p2. *Sonic hedgehog*, a su vez, marca el límite entre p2 y p3, y así sucesivamente.

¿Qué interés puede tener esta hipótesis? Es posible que contribuya a comprender mejor los procesos de formación de patrones e histogénesis en un órgano tan extraordinariamente complejo como el encéfalo anterior. Es posible que la hipótesis revele también la existencia de "organizadores transversales", es decir, anillos de neuroepitelio, dispuestos a nivel de los límites intersegmentarios,

con propiedades inductoras. La hipótesis también tiene implicaciones evolutivas. No debe ser casual que genes homólogos dirijan la formación de la cabeza en moscas y en vertebrados. Además, fenómenos de duplicación, delección o reespecificación de segmentos pueden estar relacionados con las grandes modificaciones del encéfalo anterior que se registran en la evolución de los vertebrados.

Los autores de la hipótesis no la consideran, de momento, aplicable a los primordios del neocórtex, los que originan la corteza cerebral de los mamíferos. No existe, en las primeras etapas del desarrollo, una partición transversal de los primordios neocorticales en dominios de expresión génica.

La idea generalizada es que la formación de patrones en el neocórtex depende fundamentalmente de las aferencias talámicas, es decir, de la llegada de axones procedentes del tálamo. Sin embargo, una experiencia publicada muy poco antes del artículo de Rubenstein y cols. señala, por primera vez, la posibilidad de que exista una especificación regional del neocórtex anterior a la llegada de las aferencias talámicas [Cohen-Tannoudji et al., *Nature*, **368**, 460 (1994)]. Se trata de la proporcionada por una línea de ratones transgénicos en cuyo

genoma se ha insertado el gen *LacZ* de *Escherichia coli*. Estos ratones expresan este gen, cuyo producto es el enzima beta-galactosidasa, en el neocórtex del embrión, concretamente en las neuronas de la capa IV del área somatosensorial. La expresión se considera como un marcador intrínseco de identidad del córtex somatosensorial. Los investigadores realizaron experimentos consistentes en el trasplante de un fragmento de los primordios corticales a otras zonas del encéfalo, como el cerebelo, o incluso se injertaron en cerebros de ratones recién nacidos. La extracción de los injertos se hizo antes de la llegada de las aferencias talámicas. Pues bien, a pesar de esto, las neuronas expresaron el marcador, indicando que su proceso de diferenciación, como parte de la corteza somatosensorial, ya estaba iniciado en el momento del injerto. Una posible explicación de este resultado podría estar en los procesos de organización segmentaria y especificación regional propuestos por el modelo prosomérico.

R. Muñoz-Chápuli, Profesor Titular de Biología Animal.

NEUROBIOLOGÍA

EL CANTO DE LAS AVES: UNA CUESTIÓN DE NEURONAS

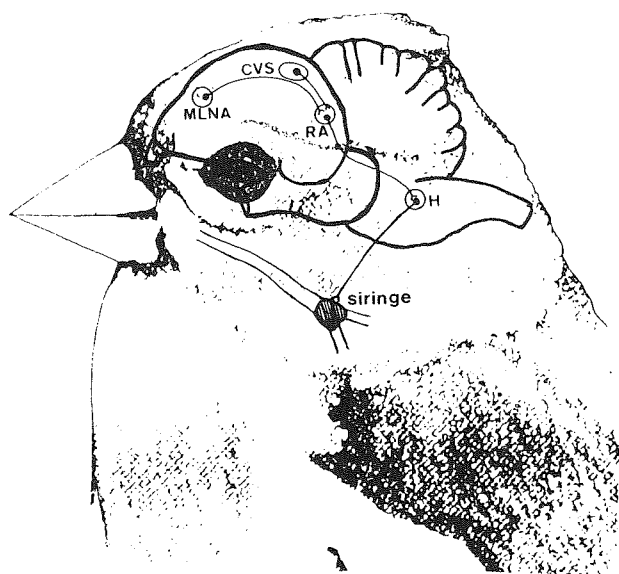
El canto de las aves es uno de esos comportamientos que muestra un dimorfismo sexual acentuado. En la mayoría de las especies, son los machos los que cantan con más frecuencia o, al menos, producen cantos más complejos. Este dimorfismo sexual en el comportamiento del canto llega a extremos como en el caso de una especie de pinzón, el pinzón cebra australiano, en la cual sólo canta el macho. En otros casos, como el del canario, ambos sexos son capaces de cantar, pero es el macho el que produce cantos más elaborados y complejos.

Gran parte de la estructura acústica del canto de las aves se produce modulando el flujo de aire que pasa a través del órgano vocal o *siringe*, un órgano muscular interpuesto en las vías respiratorias

de las aves. La *siringe* consiste esencialmente en una caja resonante que contiene unas membranas vibrátiles en su interior, cuyo 'tono' es regulado por la tensión contráctil de fibras musculares esqueléticas (algo parecido ocurre con las cuerdas vocales de la laringe, que regulan el flujo de aire que pasa por ella modificando de esa forma el tono de la voz). Los pájaros cantores han desarrollado un sistema de núcleos (grupos neuronales distinguibles histológicamente) en el encéfalo que contribuyen al aprendizaje y producción del canto (ver figura). La contracción de la musculatura de la *siringe* está gobernada por motoneuronas, localizadas en un núcleo denominado hipogloso (H), cuyos axones inervan directamente las fibras musculares de ese órgano (en

mamíferos y en el hombre, las neuronas del núcleo hipogloso inervan la musculatura de la lengua). Las neuronas del núcleo hipogloso están inervadas, a su vez, por las neuronas de otro núcleo, el denominado núcleo robusto del arquiestriado (RA), el cual recibe conexiones de otros dos núcleos principales. Una que proviene directamente del denominado 'centro vocal superior' (CVS) y otra que proviene del núcleo

magnó-



celular lateral del neocórtex anterior (MLNA) (ver figura). La vía que une a las neuronas del CVS con las del RA y H se considera como la principal vía eferente para la producción del canto, mientras que la vía que une al núcleo MLNA, junto con otros núcleos encefálicos, con RA y H está implicada específicamente en el aprendizaje del canto. Ambas vías están interrelacionadas y confluyen sobre las neuronas del RA y éstas, a su vez, son las que 'controlan' a las motoneuronas del núcleo hipogloso.

El dimorfismo sexual del comportamiento del canto en las aves está asociado con grandes diferencias entre machos y hembras en las regiones neurales que controlan el canto. Así por ejemplo, las regiones del canto en los machos adultos de pinzón cebrado pueden contener hasta 3-4 veces más neuronas que en las hembras adultas, aunque en los polluelos recién eclosionados el número de neuronas es básicamente similar en los dos sexos. Se sabe que las hormonas gonadales, andrógenos y estrógenos, regulan la muerte celular por todo el sistema nervioso, creando diferencias sexuales en el número de neuronas en ciertas regiones implicadas en compor-

tamientos sexualmente dimórficos. Se ha demostrado que esta diferencia sexual en el comportamiento del canto y su sustrato neuronal están controlados por el 'ambiente' hormonal temprano. Cuando se tratan a hembras de pinzones cebrado con estradiol en las primeras semanas de vida después de la eclosión, sus regiones del canto se masculinizan y estos pájaros son capaces de producir cantos típicos de machos cuando se tratan con andrógenos en adultos. La masculinización incrementa

tanto el número como el tamaño de las neuronas en varias de las regiones encefálicas que controlan el canto, produciendo también los cambios correspondientes en los circuitos neuronales y en la sensibilidad del sistema del canto a los andrógenos. Hay evidencias convincentes de que, al menos en dos de las regiones del canto (el RA y el MLNA), las

diferencias sexuales en el número de neuronas es consecuencia de la regulación de la supervivencia neuronal por los estrógenos.

Mientras que estos estudios de diferenciación sexual indican que la muerte neuronal regulada por hormonas establece circuitos 'sexuales' apropiados para el comportamiento vocal aprendido, hay también evidencias que apoyan que este mismo proceso posibilita los cambios estacionales que ocurren en el comportamiento vocal de algunas especies de pájaros cantores. Así por ejemplo, los canarios machos adultos, al contrario que los pinzones cebrados, modifican sus cantos cada año cuando se acerca la época del cortejo y apareamiento.

En resumen, en los pájaros cantores la muerte neuronal interviene de forma prominente creando los circuitos, sexualmente dimórficos, para el comportamiento del canto y, también, remodelando estos circuitos durante la plasticidad vocal en la vida adulta. En el pinzón cebrado, este dimorfismo viene determinado por grandes diferencias sexuales en la pérdida de neuronas relacionadas con el canto que tiene lugar durante el desarrollo y que está bajo control de las

hormonas esteroides. También, en algunas especies como el canario, las hormonas gonadales están implicadas en la pérdida y el reemplazo estacional de neuronas que acompaña a la remodelación anual del canto.

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

ENSEÑANZA DE LAS CIENCIAS

LA PERCEPCIÓN DE LOS FENÓMENOS Y LA COMPRENSIÓN DE LA ESTRUCTURA DE LA MATERIA

Las investigaciones sobre las ideas de los alumnos, a las que se han dedicado atención en números anteriores de esta sección, han resaltado una serie de aspectos que influyen en la comprensión de la Química, fundamentalmente en su iniciación. Estos hacen referencia a lo siguiente:

(a) Dificultades derivadas de la percepción de los hechos experimentales por los alumnos.

(b) Confusión e indiferenciación entre los diferentes niveles utilizados en la Química.

(c) Problemas relacionados con el lenguaje, y

(d) Presentación de la química en los materiales de enseñanza.

Dada la extensión disponible, vamos a centrarnos en el primero de estos apartados.

Algunos autores consideran que parte de las dificultades específicas en la iniciación del aprendizaje de la Química radican en la percepción que los alumnos hacen de los fenómenos cotidianos o de las actividades experimentales de clase. Su forma de percibir los fenómenos no les permite, en muchas ocasiones, establecer y distinguir categorías válidas que sirvan de fundamento a un adecuado desarrollo conceptual. Así, los alumnos centran su atención en determinados estímulos que les hace clasificar en una misma categoría, por ejemplo, la efervescencia y la ebullición.

Schollum y Osborne (1985) destacan, con relación a los aspectos perceptivos, las siguientes cuestiones:

** El problema de lo inobservable :*

Comentan lo siguiente: *"Incluso los alumnos de catorce años tienen a veces dificultades para aceptar que lo que no es directamente observable, pueda existir o formarse (el aire suele ser una excepción a este rechazo). Hemos encontrado alumnos de enseñanza secundaria que creían que no había oxígeno en un tubo de ensayo porque no podían verlo dentro.... Suelen creer que al aire no influye activamente en el hecho de arder, aunque lo consideren como un catalizador. Muchos creen que en cuanto el vapor que sale de una tetera deja de ser visible, es que se*

ha transformado en aire. Su percepción del mundo conocido, familiar, es distinta a la que tienen los científicos".

** El problema del sabor, olor y color.*

Los jóvenes poseen o desarrollan ideas no científicas debido a confusiones sobre qué es lo que prueban, huelen o ven. Algunos chicos consideran que cuando el azúcar se disuelve en agua caliente "no queda nada más que el gusto", o cuando un cristal de colores brillantes se disuelve en el agua, entonces "el color sale del cristal"; o piensan que si se calienta alcanfor en la parte delantera de la habitación "sólo es el olor" lo que llega a la parte de atrás. La substancialización de las propiedades aparece como una fuente de dificultad a la hora de diferenciar conceptos básicos tales como los de "mezcla" y "compuesto" (Sanmartín, 1989).

Por desgracia, son esta clase de experimentos los que suelen utilizarse para iniciar a los alumnos en la naturaleza de la materia como algo constituido por partículas. Dado que sus puntos de vista acerca del color, el olor y el gusto, pueden ser bastante diferentes de los que tienen los profesores, no debe sorprendernos que lo que se pretende mostrar con ello no sea lo que acaban percibiendo la mayoría de los alumnos.

** La visión continua de la materia.*

Una de las ideas en las que se asienta la Química es la visión discontinua de la materia. Así, el problema fundamental quizás sea, la visión continua que muchos alumnos tienen de la materia. Esto se ha puesto de manifiesto en una gran cantidad de trabajos sobre tópicos diferentes, persistiendo esta visión en alumnos de edades y niveles de instrucción elevados, lo que le convierte en un problema central para la comprensión de la química.

Autores como Gabel, Samuel y Hund (1987) creen que esta falta de comprensión de la naturaleza corpuscular de la materia puede estar relacionada, en primer lugar, con la falta de capacidad de razonamiento formal y una pobre habilidad de visualización y, en segundo lugar, con la ausencia de diferenciaciones adecuadas entre conceptos básicos

como: sólido, líquido, gas, elemento, compuesto, sustancia, mezcla, disolución, etc. y a la falta de instrucción sobre estos términos relacionados con la estructura corpuscular de la materia

Si la percepción de algunos hechos y fenómenos aparece como fuente de dificultades, cabría preguntarse cuál es el papel que éstos deben jugar en la enseñanza de la Química. Sobre esta cuestión existen distintas posturas.

Llorens (1987) considera importante evaluar hasta que punto puede ser aconsejable una introducción de tipo eminentemente fenomenológico de los conceptos de química, siendo necesario, quizás, un esfuerzo teórico que, desde los niveles iniciales, vaya progresivamente condicionando y guiando la observación y la experimentación.

Johnstone (1982) y Schollum y Osborne (1985), aún reconociendo las dificultades antes descritas, consideran que es importante que los alumnos vean y manejen productos químicos, describan sus propiedades y aprendan algo sobre los cambios a un nivel descriptivo y funcional con objeto de adquirir una base con la que relacionar el aprendizaje posterior. Siempre que sea posible esos materiales y cambios deberían estar relacionados o relacionarse con el mundo conocido fuera del laboratorio, así como con ideas familiares a los alumnos.

Algunas investigaciones (Lee y colb, 1993) apuntan que, desde edades tempranas (11-12 años), es posible trabajar con los alumnos sencillos modelos teóricos que les permitan explicar los hechos experimentales.

(Referencias bibliográficas disponibles a través del autor).

A. Blanco (Profesor Asociado de Didáctica de las 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