

e**N**cuentros en la b*io*logía



Aulas en plantas

| Autofagia en plantas

| ¿Qué es la vida?

Vol XVII | No 191
SEPTIEMBRE | 2025

ENCUENTROS EN LA BIOLOGÍA

Revista de divulgación científica

Indexada en *Dialnet*

Entidad editora:

Universidad de Málaga. EDITADA CON LA COLABORACIÓN DE LA UNIDAD DE IGUALDAD DE GÉNERO DE LA UMA, DEL INSTITUTO DE HORTOFRUTICULTURA SUBTROPICAL Y MEDITERRÁNEA “LA MAYORA” (IHSM-UMA-CSIC) Y EL DECANATO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS

Depósito legal: MA-1.133/94

ISSN (versión electrónica): 2254-0296

ISSN (versión impresa): 1134-8496

Periodicidad:

4 NÚMEROS ORDINARIOS (TRIMESTRALES) Y AL MENOS 1 NÚMERO EXTRAORDINARIO MONOGRÁFICO AL AÑO

COMITÉ EDITORIAL

DIRECCIÓN

- Juan A. Pérez Claros
johnny@uma.es
Paleontología
Edición Digital

EDITORES

- Victoria de Andrés Fernández
deandres@uma.es
Biología animal aplicada
Directora de Ciencia Sin Límites
- Tahía Diana Fernández Duarte
tahiadfd@uma.es
Biología celular, genética y fisiología. *Biocómico. Diseño y maquetación*
- Rafael Antonio Cañas Pendón
rcanas@uma.es
Biología celular, molecular y genética

- José Córdoba Caballero
jcordoba@cnio.es
Genómica del cáncer.
Diseño y maquetación

- Miguel Ángel Farfán Aguilar
mafarfan@uma.es
Biología animal
- Ana Grande Pérez
agrande@uma.es
Biología celular, molecular y genética
Jóvenes científicos Mujeres STEM UMA
- Paul Palmquist Gomes
paulpg21@gmail.com
Biología animal

- COMITÉ CIENTÍFICO
- Antonio Diéguez
dieguez@uma.es
Filosofía de la ciencia
Epistemología
 - Enrique Viguera
eviguera@uma.es
Biología celular, molecular y genética

- M. Gonzalo Claros
claros@uma.es
Bioquímica, biología molecular y bioinformática.
Escribir bien no cuesta trabajo. Anecdotalario científico
- Miguel Á. Medina Torres
medina@uma.es
Biología celular, molecular y genética
- Juan Carlos Codina
jccodina@uma.es
Microbiología
Coordinación y difusión (educación secundaria)
- Luis Rodríguez Caso
caso@eelm.csic.es
Biología vegetal
Calidad y difusión
- Elena Rojano Rivera
elenarojano@uma.es
Bioinformática y biología de sistemas.
- Juan José Borrego García
jjborrego@uma.es
Microbiología

- Elena Bañares España
elbaes@uma.es
Biología vegetal
- María Rosa López Ramírez Aguilar
mrlopez@uma.es
Astrobiología
- Jaime Pereña Ortiz
jperena@uma.es
Biología vegetal
- Patricia Zarza Herrero
pzherrero03@uma.es
Coordinación y difusión (alumnos)

COMITÉ EDITORIAL DE HONOR

- Salvador Guirado Hidalgo
guirado@uma.es
Biología Celular
Fundador *Encuentros en la Biología*
- Esteban Domingo
edomingo@cbm.uam.es
Evolución de virus
- Gonzalo Álvarez Jurado
g.alvarez@usc.es
Genética

La portada



La mariposa monarca (*Danaus plexippus*) es una especie de lepidóptero originaria del continente americano, reconocida por su compleja y extensa migración anual. Cada año recorre más de 4.000 km desde el norte de Estados Unidos y el sur de Canadá hasta los bosques del centro de México, donde hiberna. Sus característicos colores naranjas y negros no solo la hacen fácilmente identifiable, sino que también cumplen una función defensiva al ahuyentar a posibles depredadores. Aunque es nativa de América, la mariposa monarca fue introducida en el siglo XIX en Australia y Nueva Zelanda, lugar donde fue tomada esta fotografía (Hamilton). Como ocurre con muchas especies de lepidópteros, la monarca enfrenta amenazas debido a la pérdida de hábitats y al cambio climático, lo que hace urgente promover acciones de conservación para esta y otras especies.

Ruben Fernandez Santamaria
rubenfernandezsantamaria@gmail.com

Índice

Editorial	4
La imagen comentada	5
Aulas en evolución: una propuesta docente sobre la historia y filosofía de la biología	6
Autofagia en plantas: el mecanismo secreto que asegura su supervivencia	8
Una estudiante de biología lee y comenta ¿ <i>Qué es la vida?</i> de Schrödinger	13
Biocómic	16
Malagueño y exquisito: hablamos de <i>Abies pinsapo</i> Boiss.	18
Historia de la biología celular a través de los sellos postales (II)	23

Editorial

Con la llegada del final del verano y el inicio de un nuevo curso académico 2025/2026, damos la bienvenida a todos nuestros lectores, tanto a quienes nos han acompañado en ediciones anteriores como a quiénes se acercan por primera vez a *Encuentros en la Biología*. Queremos dedicar una mención especial a los estudiantes de primer curso de la Facultad de Ciencias, que inician una etapa apasionante en la que el descubrimiento, la curiosidad y el rigor científico serán compañeros inseparables.

Para aquellos que todavía no nos conocen, *Encuentros en la Biología* es una revista de divulgación científica abierta a cualquier aspecto del vasto y fascinante mundo de la biología. Nuestro propósito es tender puentes entre la ciencia y la sociedad, compartiendo conocimientos que van desde los grandes avances en investigación hasta pequeñas curiosidades que revelan la belleza de la vida en todas sus formas.

Aunque muchos de nuestros artículos están elaborados por investigadores y profesionales, queremos recordar que esta revista es también un espacio abierto para

la participación estudiantil. Invitamos a los alumnos a sumarse a esta aventura intelectual con contribuciones de muy diversa naturaleza: artículos de revisión, comentarios sobre libros, reseñas de actividades, entrevistas, ensayos, ilustraciones o fotografías científicas. Cualquier aportación que combine el entusiasmo con el rigor será siempre bienvenida.

Con este nuevo curso, renovamos nuestro compromiso de fomentar la divulgación científica y el pensamiento crítico, convencidos de que la biología no solo nos ayuda a comprender mejor el mundo, sino también a situarnos en él con una mirada más consciente y responsable. Os animamos a participar, leer y compartir este espacio común que sigue creciendo gracias a la ilusión y al esfuerzo de todos.

¡Bienvenidos al nuevo curso!

Juan A. Pérez Claros



La imagen comentada



1) Amagjar, site of cave paintings with images of animals. 2) Image of a giraffe in the site of Amagjar. Credits: J. M. García Aguilar.

The Sahara was not always a desert

During an expedition to Mauritania in November 2023, cave paintings were found in the northwestern sector of the country, near the villages of Chinguetti (Amagjar) and Atar (Segulil). In these paintings, several animals that would be unthinkable to observe in these areas today have been recognized, including a giraffe and a rhinoceros, along with a human figure with a bow. In the site of Amagjar, the scenes are found under a shelter of Paleozoic sandstone located on a spectacular flat-bottomed valley flanked by rocky walls almost 300 m high. The drawing of the giraffe measures approximately 31 x 22 cm and shows its anatomy in detail, despite its poor state of preservation.

During an expedition to Mauritania in November 2023, cave paintings were found in the northwestern sector of the country, near the villages of Chinguetti (Amagjar) and Atar (Segulil). In these paintings, several animals that would be unthinkable to observe in these areas today have been recognized, including a giraffe and a rhinoceros, along with a human figure with a bow.

References

- Abd-El-Moniem H. A. A. (2005). *A new recording of Mauritanian rock art*. Ph.D. Dissertation. University of London. 466 p.
- Hassan, F. A. (2002). Palaeoclimate, food and culture change in Africa: an overview. *Droughts, food and culture: Ecological change and food security in Africa's later prehistory*, 11-26.
- Holl, A. F. (2002). Time, space, and image making: rock art from the Dhar Tichitt (Mauritania). *African Archaeological Review*, 19, 75-118.
- Mauny, R. A. (1954). The question of Ghana. *Africa*, 24(3), 200-213.
- Muzzolini, A. (1993). Les Nilo-sahariens et l'archéologie. *Datation et chronologie dans le bassin du lac Tchad*, 77-101.
- Vernet, R. (1995). Climats anciens du Nord de l'Afrique. *Climats anciens du Nord de l'Afrique*, 1-180

José Manuel García Aguilar

Dpto. de Ecología y Geología. Universidad de Málaga
Facultad de Ciencias. Campus Universitario de Teatinos. 29071-Málaga
jmg.aguilar@gmail.com

AULAS EN EVOLUCIÓN: UNA PROPUESTA DOCENTE SOBRE LA HISTORIA Y FILOSOFÍA DE LA BIOLOGÍA

EVOLVING CLASSROOMS: A TEACHING PROPOSAL ABOUT HISTORY AND PHILOSOPHY OF BIOLOGY

por LAURA MEGÍAS PÉREZ

ESTUDIANTE DE ÚLTIMO CURSO DEL GRADO DE BIOLOGÍA DE LA UMA

Palabras clave: educación, historia, filosofía

Keywords: education, history, philosophy.

Resumen: La formación universitaria de los biólogos, y de los científicos en general, se ocupa de conceptos teóricos y prácticos que intentan englobar la mayor parte del conocimiento generado hasta la actualidad en su materia de estudio. No obstante, el pensamiento crítico ha desaparecido prácticamente de las aulas. ¿Serían la historia y la filosofía de la biología las herramientas claves para evitar su desaparición definitiva?

Abstract: *The university education of biologists, and scientists in general, mostly includes theoretical and practical lectures that try to consider the majority of the scientific knowledge acquired to date in their respective fields of study. However, critical thinking has almost disappeared from classrooms. Could history and philosophy of biology be the key to prevent its definitive disappearance?*

Es común pensar que la Biología, como el resto de y 4º grado estarían interesados en una optativa que las ciencias experimentales, no necesita de la filosofía y englobase estas disciplinas. Independientemente de la historia para poder estudiarse y comprenderse. No obstante, esta idea se encuentra muy lejos de la realidad. La Filosofía no es una simple herramienta de inspiración, sino que nos permite evaluar de manera diferente las circunstancias y las decisiones que tomamos a lo largo de nuestra carrera científica (Reydon, 2021). La historia, más que un conjunto de sucesivos eventos, nos ayuda a comprender mejor como se relacionan las distintas ramas de la biología (y otras ciencias como la física o las matemáticas) y es una ventana para reflexionar y devolver a la vida antiguas ideas que se habían perdido con el paso del tiempo (Dagher, 2014). El grado de Biología de la universidad de Málaga lleva años sin contar con una asignatura que englobe contenidos sobre la historia o la filosofía de esta rama. Son estos contenidos que la ciencia actual necesita para su desarrollo al verse sometida al rápido desarrollo de la tecnología, con temas tan interesantes como el transhumanismo o la vuelta a la vida de especies extintas y que van a permitir tanto al estudiantado como el profesorado comprender mejor su propia materia de estudio.

El propio estudiantado de este grado en nuestra facultad es consciente de la necesidad de este tipo de educación para su formación, tanto personal como profesional. No solo el estudiantado tiene conciencia de su relevancia, sino que más de la mitad de los alumnos que se ha podido encuestar ($n=122$) de 3º

su posición respecto a la filosofía o la historia, una gran fracción de los estudiantes de biología se sienten perdidos sobre su papel en la sociedad, por lo que es natural que muchos de ellos encuentren temas como la relación entre la biología y la sociedad, fascinantes e intrigantes (Megías Pérez, 2023).

No es de extrañar, por lo tanto, que la mayoría de los estudiantes (y puede que más de un profesional) crea que la historia y la filosofía de la biología están limitadas a los clásicos: darwinismo, el descubrimiento de la doble hélice, uso ético de animales en el laboratorio, etc... Sin embargo, al adentrarnos en libros y artículos podemos encontrar un precioso abanico de temas e ideas, desde la duda más tradicional y compleja como es la definición de la vida, como a debates complejos y candentes: la atribución funcional, la teleología o el feminismo, entre muchísimos otros. Además de su propio contenido, adquirir este tipo de conocimientos permite al estudiantado (y a cualquier científico interesado) desmitificar y humanizar a figuras importantes y a la propia biología, al demostrar que esta es un proceso continuo y colectivo y que las teorías no se desarrollan de la noche a la mañana. De esta manera, el estudiante se puede sentir más cercano a la biología y tener herramientas para cuestionar su avance y contenidos (Dagher, 2014). Todo ello, independientemente de que estudiar estas áreas nos permiten un proceso de aprendizaje más

efectivo y completo, aprender siempre tiene un valor intrínseco independientemente de su finalidad.

Uno de los problemas asociados a su aprendizaje, y al de otras materias, es recaer en la lección magistral y en el propio profesorado como única fuente de conocimiento, de manera que la memoria suele convertirse en el motor del aprendizaje, en vez de formar parte de este. Se ha demostrado que el método de enseñanza más efectivo es aquel en el que el propio alumno estudiante toma el volante y crea su propio camino, el aprendizaje activo. Siguiendo esta metodología, el alumnado pasa a convertirse en el protagonista de su educación, mientras que el profesorado lo guía en el proceso, ofreciendo documentos y problemas y resolviendo dudas. Existen distintas maneras de fomentar este tipo de aprendizaje, desde las clásicas exposiciones orales hasta métodos más inusuales, como el *role-play*, el *problem-based learning* (PBL, aprendizaje basado en la resolución de problemas o casos) o la clase invertida (*flipped classroom*). Siempre recordando que la motivación es un factor clave en este proceso, tanto por parte del estudiante como por lo del profesorado.

En los párrafos anteriores, ha quedado justificada la importancia que tiene la filosofía y la historia de la biología en la formación laboral y personal de un biólogo. Sin embargo, ¿está reflejada su relevancia en las universidades españolas? Existe un claro déficit de su estudio en los grados de Biología en España, donde sólo un 15 % de los grados existentes contienen alguna asignatura relacionada con las mismas. Este porcentaje puede verse elevado en carreras derivadas de la Biología como Biotecnología (34 %). Estos datos sorprenden aún más sabiendo que en el 90 % de los grados de Filosofía cuentan con entre 1 y 4 asignaturas relacionadas con la Biología y ciencias en general (Megías Pérez, 2023). Si nos enfocamos en nuestra propia facultad, llevamos años sin contar con ninguna asignatura relacionada con estas áreas.

Como estudiante que está a punto de finalizar el grado, he sentido la falta de formación en esta área a lo largo de mi paso por la carrera, por lo que he aprovechado mi trabajo de fin de grado para proponer una asignatura, “Historia y Filosofía de la Biología” como optativa de 4º grado, en la que se englobarían contenidos básicos de estas ramas y se contemplan las metodologías de enseñanza comentadas con anterioridad, ofreciendo un índice de contenidos y una guía docente completa. Siendo plenamente consciente de la burocracia, esfuerzo y tiempo que lleva la construcción de un grado y sus asignaturas, he querido

aprovechar esta oportunidad de ser guiada en desarrollar mis propias ideas y convicciones en un trabajo que refleja qué conocimientos he adquirido durante mi formación y estancia en el grado de biología de la Universidad de Málaga. Mi meta final en este trabajo ha sido recordar lo que es la Biología: un tremendo mar de preguntas, preguntas que sigo sin poder resolver, preguntas por las que merece la pena investigar, preguntas que a veces te dejan sin dormir, preguntas rodeadas de misterio y duda, preguntas que causan miedo y tristeza, preguntas que debatir con tus compañeros, amigos y familiares, preguntas que hacen que cada momento que vivo este lleno de ansias de aprender. Porque, sin importar qué rama de la ciencia estudies, todas ellas convergen en un mismo punto: avanzar.

Según han pasado los cursos, y con ellos el tiempo, perdí el amor por lo desconocido e inexplorado y lo sustituí por memorizar una teoría y enterrar la cabeza en las respuestas que se me habían dado. La monotonía, el estrés y la presión a los que estamos sometidos aquellos que abrazamos las ciencias no conocen límites y no parecen disminuir a lo largo del camino. Sin embargo, la ciencia es pura vocación y esfuerzo, y qué suerte es que te apasione lo más especial e increíble que nos rodea: la vida. He querido utilizar mi trabajo para devolver la chispa a mi visión de la biología, esa chispa viene cargada de dudas y problemas, pero justo eso es lo que hace a la ciencia preciosa: tener ganas de aprender. Ojalá que con este testimonio haya podido trasmitir la pasión que se siente al estudiar la ciencia de la vida y, sobre todo, espero que ayude a despertar las ansias de saber, de hacer preguntas, aunque no tengan respuesta, porque es gracias a esa curiosidad que hemos llegado hasta donde nos encontramos y seguimos avanzando.

Bibliografía

Dagher, Z. R. (2014). The Relevance of History of Biology to Teaching and Learning in the Life Sciences: The Case of Mendel's Laws. *Interchange*, 45(3-4), 205–216. <https://doi.org/10.1007/s10780-015-9241-y>

Megías Pérez, L. (2023). *Aulas en evolución: una propuesta docente sobre la historia y la filosofía de la biología* [TFG].

Reydon, T. A. C. (2021). Misconceptions, conceptual pluralism, and conceptual toolkits: bringing the philosophy of science to the teaching of evolution. *European Journal for Philosophy of Science*, 11(2). <https://doi.org/10.1007/s13194-021-00363-8>

AUTOFAGIA EN PLANTAS: EL MECANISMO SECRETO QUE ASEGURA SU SUPERVIVENCIA

por CARLOS CARDEÑAS ECHEVARRÍA

GRADUADO EN BIOQUÍMICA Y ALUMNO DEL MÁSTER EN BIOTECNOLOGÍA AVANZADA EN LA UNIVERSIDAD DE MÁLAGA.

CARCARLOS540@GMAIL.COM

Palabras clave: *autofagia, plantas, estrés, desarrollo, condiciones ambientales*

Keywords: *autophagy, plants, stress, development, environmental conditions*

Resumen: Las plantas son organismos sésiles, por lo que deben afrontar distintos retos para asegurar su supervivencia, como por ejemplo la depredación o las condiciones ambientales. Para ello, éstas han desarrollado distintos mecanismos a lo largo de la evolución, entre los que destaca la autofagia. La autofagia es un proceso metabólico que permite eliminar el contenido celular no deseado y el reciclaje de nutrientes. En este artículo se explican los tipos de autofagia en plantas y sus etapas, así como las distintas funciones que desempeña en el desarrollo, el metabolismo y las respuestas frente al estrés de las plantas.

Abstract: *Plants are sessile organisms, meaning they must face various challenges to ensure their survival, such as predation and environmental conditions. To cope with these challenges, they have developed different mechanisms throughout evolution, with autophagy being a notable one. Autophagy is a metabolic process that allows the removal of unwanted cellular content and the recycling of nutrients. This article explains the types of autophagy in plants and its stages, as well as the various roles it plays in plant development, metabolism, and stress responses.*

1. Introducción

Los seres vivos se encuentran en distintos ecosistemas rodeados por otros organismos y afectados por las distintas condiciones ambientales. En particular, las plantas terrestres se han adaptado a estos ecosistemas a pesar de ser sésiles. Al no poder moverse, las plantas deben encontrar otras formas de defenderse de los depredadores y de los cambios en su entorno. Además, éstas presentan un desarrollo y un crecimiento bastante complejos, ya que se deben dar unas condiciones apropiadas para que las semillas germinen y para que las plantas crezcan. Para adaptarse a estas dificultades, las plantas han desarrollado diversos mecanismos a lo largo de la evolución. Uno de los más importantes es la autofagia y su estudio e implicaciones podrían ser determinantes para afrontar problemas actuales como el cambio climático (Hong-Yun et al., 2022; Iglesias-Fernández & Vicente-Carbajosa, 2022).

2. ¿Qué es la autofagia y cuántos tipos existen?

La autofagia, que en griego significa “comerse a sí mismo” (Iglesias-Fernández & Vicente-Carbajosa, 2022), es un proceso metabólico que media la degradación de los orgánulos dañados y del contenido celular no deseado (Luo M. et al., 2023). Se han descrito

tres tipos de autofagia en plantas: microautofagia, macroautofagia y mega-autofagia (Su T. et al., 2020).

Durante la microautofagia, las proteínas citosólicas o los orgánulos se acumulan cerca de la vacuola y son encapsulados por la membrana de ésta. Esto forma una estructura denominada cuerpo autófago, que se libera al interior de la vacuola y se degrada (Su T. et al., 2020). Este proceso se podría entender como un “reciclaje a pequeña escala” del contenido celular. De esta manera, los objetos que queremos desechar (proteínas u orgánulos) los tiramos directamente al camión de la basura (vacuola), donde serán degradados (ver Figura 1A.).

Por otro lado, la macroautofagia a diferencia de estos procesos más específicos, es un proceso más general y mejor estudiado. De manera general, durante este tipo de autofagia se forma una estructura compuesta por una doble membrana con forma de copa, que se denomina fagóforo. Éste deriva de los puntos de contacto (Su T. et al., 2020) (se definen como regiones en las que dos orgánulos se encuentran muy próximos entre sí, pero sin llegar a fusionarse (Prinz, W.A, Toulamay, A & Balla, T., 2020)) formados entre la mitocondria, el retículo endoplasmático y la membrana plasmática, o entre el retículo endoplasmático y la mitocondria. En este caso, es como si introdujésemos los objetos que queremos desechar (proteínas u orgánulos) en bolsas de basura (autofagosomas) y, posteriormente, tiramos las bolsas de basura al camión de la basura (vacuola), donde serán

degradadas (ver Figura 1A.).

La mega-autofagia es exclusiva de plantas y consiste en la liberación masiva de una serie de enzimas desde la vacuola hacia el citoplasma. Esto conlleva a la degradación a gran escala de los distintos componentes celulares, incluyendo el citoplasma, todos

los orgánulos, la membrana plasmática y la pared celular. Finalmente, esto conduce a la muerte de la célula (Su T. et al., 2020). Este proceso se puede comparar con una “limpieza a fondo de la célula bajo situaciones extremas” (ver Figura 1B.).

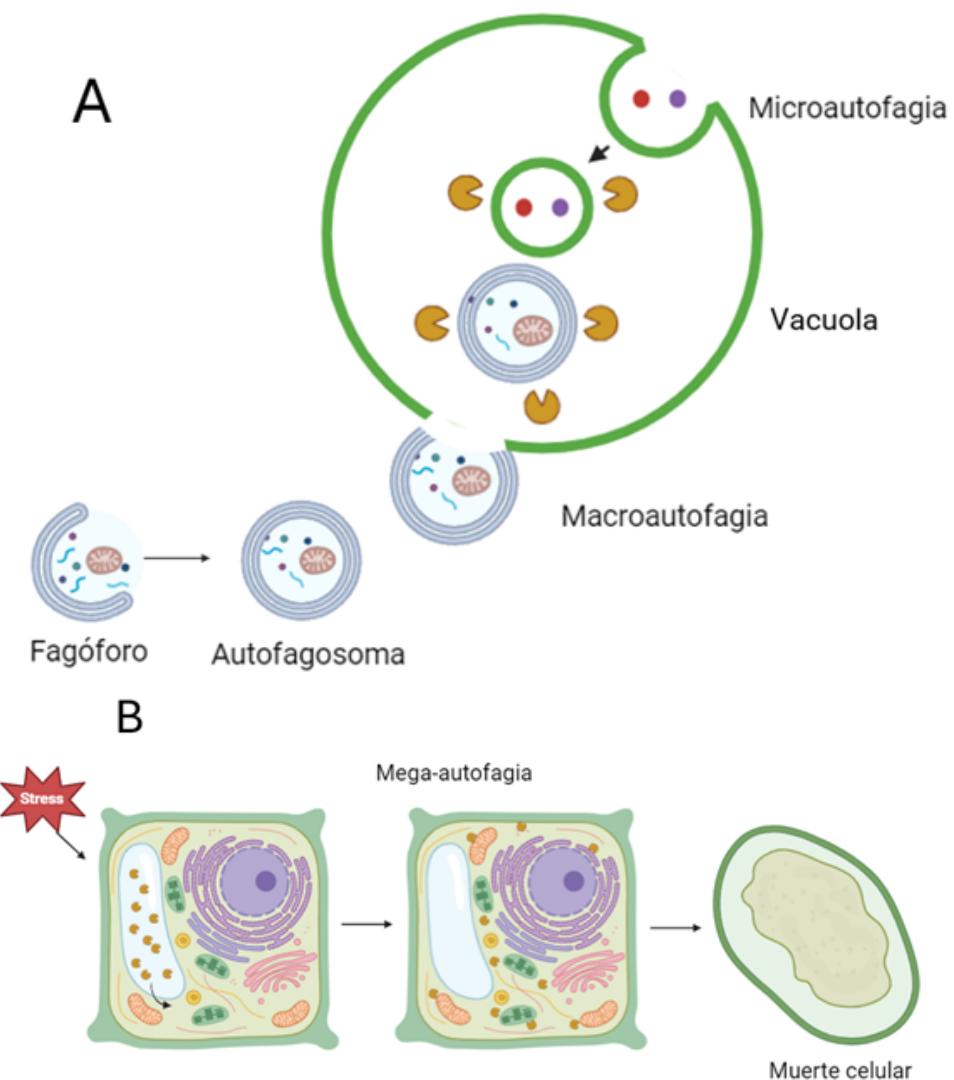


Figura 1. Esquema de los tipos de autofagia en plantas terrestres. A. Se muestran las diferencias entre la macroautofagia y la microautofagia. En la macroautofagia se envuelven los componentes que se van a degradar en una estructura denominada fagóforo. Posteriormente, el fagóforo se extiende para formar el autofagosoma y éste se fusiona con la membrana de la vacuola, donde el contenido será degradado por una serie de enzimas. En la microautofagia se envuelven los componentes a degradar en la membrana de la vacuola, donde serán degradados por estas enzimas. B. En la mega-autofagia, tras una situación extrema en la planta se liberan una serie de enzimas desde el interior hacia el exterior de la vacuola, provocando así la muerte celular. Figura elaborada con (biorender.com) sin fines comerciales.

3. Proteínas *AuTophagy-related* (ATG) y las etapas de la autofagia

La autofagia (en sentido estricto, la autofagia hace referencia a la macroautofagia) se divide generalmente en cinco etapas: iniciación, nucleación, elongación y terminación, fusión y degradación. En la fase inicial se forma el fagóforo, que contiene el contenido celular no deseado. Posteriormente, la membrana se

extiende para formar una estructura que forma una doble membrana completa denominada autofagosoma. A continuación, el autofagosoma se transporta hacia la vacuola y la membrana del autofagosoma se fusiona con la membrana de la vacuola. Finalmente, el cuerpo autófago se degrada en el interior de la vacuola (Hong-Yun et al., 2022; Mishra, D., 2023).

La autofagia está regulada por las proteínas *AuTophagy-related* (ATG). En *Arabidopsis thaliana*,

las proteínas ATG forman parte de cuatro complejos que están implicados en la formación del autofagosoma: el complejo de la quinasa ATG1 (las quinasas son enzimas encargadas de transferir grupos fosfato) se activa en respuesta a la deficiencia de nutrientes. El complejo de la fosfatidil inositol 3 quinasa (PI3K) participa en la síntesis del fagóforo. El complejo ATG12 asiste el reclutamiento del contenido a degradar². El complejo ATG9, compuesto por las proteínas ATG2, ATG9 y ATG18, desempeña una función vital en la expansión y el cierre del fagóforo mediante el reclutamiento de porciones del retículo endoplasmático (Luo M. et al., 2023; Mishra, D., 2023).

Además, la proteína ATG8 se localiza en los autofagosomas y está involucrada en la formación del mismo y en el reclutamiento del contenido que se va a degradar. Esta proteína es esencial para estudiar la autofagia, ya que se emplea como un marcador de ésta y nos permite seguir las distintas etapas (Tang, J. & Bassham, D.C., 2022). En relación a la metáfora planteada para explicar la autofagia, las proteínas ATG serían los basureros encargados de introducir el contenido de desecho (orgánulos y proteínas dañadas) en bolsas de basura (autofagosomas) y de transportarlos hasta el camión de la basura (vacuola).

4. Funciones de la autofagia

La autofagia es un proceso altamente conservado que juega un papel importante en controlar el desarrollo de la planta, el metabolismo y las respuestas frente al estrés. En condiciones normales, la autofagia se produce a un nivel basal, sin embargo, este proceso se induce en respuesta al estrés, como por ejemplo la sequía, estrés por sal o el calor (Tang, J. & Bassham, D.C., 2022).

4.1. El desarrollo y la reproducción

Durante la maduración y el crecimiento de las semillas, éstas acumulan almidón, proteínas y ácidos grasos. Cuando la semilla se encuentra en situaciones de estrés, se produce una agregación de las proteínas en el retículo endoplasmático. Para evitar la sobreproducción de proteínas, la autofagia se activa y alivia la carga de proteínas en este orgánulo. Además, la autofagia afecta a la calidad de la semilla. Esto se debe a que, durante el desarrollo del embrión, la autofagia participa en la movilización de nutrientes desde las hojas hacia el embrión en crecimiento, y representa un paso crítico para la removilización de nitrógeno, azufre y metales. Para demostrar la importancia de la autofagia durante estos procesos, se

realizaron estudios genéticos en semillas de *Arabidopsis thaliana*. En estos estudios se vio que los genes ATG se activan durante el desarrollo del embrión y durante la maduración de la semilla (ver Figura 2.) (Iglesias-Fernández & Vicente-Carbajosa, 2022).

Por otro lado, las plantas terrestres, en su lucha por adaptarse al medioambiente, necesitaban células y/o estructuras capaces de transportar sustancias a grandes distancias; esto supone una organización mucho más compleja. El desarrollo de estas células vasculares está asociado con la reducción del contenido del citoplasma. Estas células pueden dar lugar a dos tipos de tejidos vasculares, que son el xilema y el floema. En el xilema encontramos células que han sufrido un proceso de muerte celular, pero que conservan su pared celular para permitir el paso de sustancias a través de ellas, mientras que en el floema hay células vivas que han sufrido una reducción del contenido celular. La proteína ATG8, que juega un papel importante en la autofagia, se activa durante el desarrollo del xilema y el floema en varias plantas vasculares. Esto sugiere que la autofagia es un proceso universal y expandido en la diferenciación de ambos tejidos vasculares (ver Figura 2.) (Michalak, K. et al., 2024).

Los genes relacionados con la autofagia también desempeñan una función fundamental en la reproducción de las plantas terrestres. Por ejemplo, en el arroz los mutantes deficientes en genes relacionados con la autofagia (*Osatg7-1* y *Osatg9*, Os: *Oryza sativa*, que es el nombre científico del arroz) muestran esterilidad masculina. Además, el polen de los mutantes *Osatg7-1* es prematuro debido a una serie de defectos relevantes en la antera durante la maduración del polen (Kurusu T. et al., 2017). Además, en tomate también se ha observado que los mutantes *Slatg7* (Sl: *Solanum lycopersicum*, que es el nombre científico del tomate) muestran una morfología anormal y una viabilidad reducida del polen. Esto sugiere que la autofagia es un proceso relacionado de forma directa o indirecta con la reproducción de algunas especies de plantas (ver Figura 2.) (Wu M. et al., 2023).

En relación con la reproducción, la autofagia también está implicada en la maduración de algunas frutas frescas. Esto se ha demostrado mediante estudios genéticos. En éstos, se vio que una serie de genes ATG muestran unos niveles mayores de expresión durante la maduración del fruto en pimientos y uvas. Además, en fresa se ha demostrado que se forman estructuras relacionadas con la autofagia, como por ejemplo los autofagosomas, y que la expresión de ciertos genes ATG varía durante la maduración del fruto (ver Figura 2.) (Sánchez-Sevilla, J. et al., 2021).

4.2. Defensa frente a estrés abiótico

Como se mencionó al inicio de este artículo, las plantas son inmóviles, por lo que necesitan afrontar distintos cambios ambientales, como la sequía y el estrés térmico. La autofagia se encarga de eliminar las proteínas dañadas y los componentes celulares en respuesta al estrés producido por el medioambiente, lo que se denomina estrés abiótico. Durante el estrés térmico, se induce la expresión de los genes ATG y la acumulación de autofagosomas. Además, la proteína ATG8 podría interaccionar con algunas proteínas HSP, que están implicadas en la respuesta frente al estrés térmico (ver Figura 2.) (Su T. et al., 2020).

Por otro lado, durante el estrés por sequía, la autofagia puede degradar selectivamente las acuaporinas (son unos canales que permiten el paso de agua) para ajustar la permeabilidad al agua. Además, también degrada las proteínas dañadas para eliminar su toxicidad y componentes de las rutas de señalización

de las hormonas vegetales para inducir la respuesta frente al estrés (ver Figura 2.) (Tang, J. & Bassham, D.C., 2022).

5. Conclusiones

La autofagia es un mecanismo indispensable, que permite asegurar la supervivencia de las plantas terrestres ante diversos problemas. Las conclusiones principales que se extraen de este trabajo son las siguientes:

- Las proteínas ATG son las principales protagonistas en la regulación de la autofagia
- La autofagia permite el desarrollo y la reproducción de las plantas, al igual que el desarrollo de los frutos
- La autofagia tiene un papel esencial en la defensa frente al estrés



Figura 2. Funciones de la autofagia en plantas. Figura elaborada con (biorender.com) sin fines comerciales.

Bibliografía

Hong-Yun Zeng, Ping Zheng, Ling-Yan Wang, He-Nan Bao, Sunil Kumar Sahu & Nan Yao. Autophagy Regulation of Innate Immunity. *Advances in Experimental Medicine and Biology* 1209, 23-43 (2022).

Iglesias-Fernández, R. & Vicente-Carbajosa, J. A View into Seed Autophagy: From Development to Environmental Responses. *Plants* 11, 3247 (2022).

Kurusu T, Koyano T, Kitahata N, Kojima M, Hanamata S, Sakakibara H, Kuchitsu K. et al. Autophagy-mediated regulation of phytohormone metabolism during rice anther development. *Plant Signal Behav* 12, 9 (2017).

Luo M, Law K, He Y, Chung K, Po M, Feng L, Chung K, Gao C, Zhuang X & Jiang L. Arabidopsis

AUTOPHAGY-RELATED2 is essential for ATG18a and ATG9 trafficking during autophagosome closure. *Plant Physiol* 193, 304–321 (2023).

Michalak, K. M., Wojciechowska, N., Marzec-Schmidt, K. & Bagniewska-Zadworna, A. Conserved autophagy and diverse cell wall composition: unifying features of vascular tissues in evolutionarily distinct plants. *Ann Bot* 133, 559–571 (2024).

Mishra, D. Closing the loop: Three musketeers of autophagy-ATG2, ATG18a, and ATG9. *Plant Physiology* 193, 177–178 Preprint at <https://doi.org/10.1093/plphys/kiad369> (2023).

Prinz, W. A., Toulmay, A. & Balla, T. The functional universe of membrane contact sites. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 21, 7–24 Preprint at <https://doi.org/10.1038/s41580-019-0180-9> (2020).

Sánchez-Sevilla, J. F., Botella, M. A., Valpuesta, V. & Sanchez-Vera, V. Autophagy Is Required for Strawberry Fruit Ripening. *Front Plant Sci* 12, 688481 (2021).

Su T, Li X, Yang M, Shao Q, Zhao Y, Ma C, Wang P. Autophagy: An Intracellular Degradation Pathway Regulating Plant Survival and Stress Response. *Frontiers in Plant Science* 11, 164. Preprint at <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00164> (2020).

Tang, J. & Bassham, D. C. Autophagy during drought: function, regulation, and potential application. *Plant Journal* 109, 390–401 (2022).

Wu M, Zhang Q, Wu G, Zhang L, Xu X, Hu X, Gong Z, Chen Y, Li Z, Li H, Deng W. SlMYB72 affects pollen development by regulating autophagy in tomato. *Hortic Res* 10, 286 (2023).

UNA ESTUDIANTE DE BIOLOGÍA LEE Y COMENTA ¿QUÉ ES LA VIDA? DE SCHRÖDINGER

por INÉS SÁNCHEZ TÚNEZ

ESTUDIANTE DEL GRADO EN BIOLOGÍA, UNIVERSIDAD DE MÁLAGA. FACULTAD DE CIENCIAS

SANCHEZTUNEZINES@GMAIL.COM

Palabras clave: ADN, biología, entropía, física cuántica, mutaciones, orden

Keywords: Biology, DNA, entropy, mutations, order, quantum physics

Resumen: El artículo es una reflexión personal y analítica de Inés Sánchez Túnez, estudiante de Biología, sobre el libro ¿Qué es la vida? de Erwin Schrödinger. Tras una lectura interdisciplinar que combina física cuántica y biología, plasma la relevancia y actualidad del texto, a pesar de haber sido escrito en 1944. Se exploran conceptos como la entropía negativa, el orden en los sistemas vivos, la transmisión de la información genética, y la anticipación teórica de la estructura del ADN mediante la idea del “cristal aperiódico”. Además, se examina el papel de las mutaciones y el impacto de las leyes físicas en la evolución y la estabilidad molecular. El artículo subraya la visión de Schrödinger sobre la vida como un fenómeno ordenado en un universo entrópico, y valora su propuesta de que la vida podría implicar principios físicos aún no descubiertos. Con un enfoque tanto científico como filosófico, se concluye que el verdadero valor del libro no reside en ofrecer respuestas cerradas, sino en su capacidad de formular las preguntas esenciales que nos acercan, poco a poco, a una mejor comprensión del fenómeno de la vida.

Abstract: *The article is a personal and analytical reflection by Inés Sánchez Túnez, a Biology student, about the book What is Life? by Erwin Schrödinger. Through an interdisciplinary reading that combines quantum physics and biology, she highlights the relevance and modernity of the text, despite having been written in 1944. The article explores concepts such as negative entropy, order in living systems, the transmission of genetic information, and the theoretical anticipation of the structure of DNA through the idea of the “aperiodic crystal.” It also examines the role of mutations and the impact of physical laws on evolution and molecular stability. The article emphasizes Schrödinger’s view of life as an ordered phenomenon within an entropic universe and values his proposal that life might involve physical principles yet to be discovered. With both a scientific and philosophical approach, it concludes that the true value of the book lies not in providing definitive answers, but in its ability to pose fundamental questions that gradually bring us closer to a better understanding of the phenomenon of life.*



Figura 1: Portada del libro ¿Qué es la vida? de Erwin Shrodinguer. 7^a edición.

Nota introductoria de Miguel Ángel Medina (del Comité Editorial de Encuentros en la Biología): Hace unos meses propuse a Inés Sánchez Túnez, estudiante de Biología, que leyera el libro *¿Qué es la vida?* de Erwin Schrödinger y que elaborara un comentario crítico de esta lectura. Cuando leí el comentario que tiempo después me entregó, tuve claro que -con unos pequeños cambios- lo que ella había escrito merecía ser compartido con los lectores de nuestra revista.

Cuando abrí *¿Qué es la vida?* de Erwin Schrödinger, lo hice con una mezcla de curiosidad y escepticismo. No sabía si un libro escrito por un físico en 1944 iba a tener todavía algo que decirme en pleno siglo XXI. Sin embargo, me sorprendió la capacidad del autor de anticiparse a descubrimientos de gran relevancia en la ciencia y su facilidad para correlacionar las leyes de la física con la vida, permitiendo ver con otra perspectiva hechos que hoy en día damos por sentado, sin saber todo el trabajo que hubo detrás hasta darlos como válidos. Su lectura fue un viaje que aborda un cruce interdisciplinar desde las bases de la física cuántica hasta los primeros esbozos de las bases de la biología. El autor admite que no es biólogo y que está saliendo de su campo, lo que queda de manifiesto en el tono humilde con el que escribe. No pretende imponer conocimiento, sino más bien compartir una búsqueda, preguntándose a sí mismo si será posible entender los procesos vitales a partir de las mismas leyes que rigen la materia inerte. A lo largo de los capítulos, el autor construye una respuesta parcial, incompleta, pero profundamente sugerente y

adelantada a su tiempo. No da una definición cerrada, sino que propone una manera de mirar la vida desde la física: como un fenómeno de conservación de orden en un mundo donde prima el desorden.

En el primer capítulo se plantea una reflexión sobre las limitaciones de la física para explicar la vida. Esta sostiene que los sistemas tienden hacia el desorden, es decir, un aumento de entropía. Sin embargo, los seres vivos parecen desafiar esta tendencia, ya que conservan un alto grado de organización interna. Este nivel de orden no puede explicarse únicamente por las leyes estadísticas aplicables a sistemas de grandes cantidades de partículas, pues a diferencia de los sistemas físicos, en los que el comportamiento general se deduce del promedio de millones de átomos, en los sistemas biológicos el comportamiento parece depender del funcionamiento de estructuras moleculares individuales. Esta reflexión da pie a pensar cómo es posible que los organismos conserven y transmitan sus características de una generación a otra con tal precisión. Hasta el momento se sabía que había algo en los cromosomas que llevaba la información hereditaria, pero su naturaleza era aún desconocida. Schrödinger postula que debe existir una estructura molecular sólida y compleja, capaz de almacenar las instrucciones necesarias para la vida, lo que este llama un “cristal aperiódico”, con una estructura regular pero no repetitiva. Lo extraordinario de esta propuesta es que anticipa la estructura del ADN, cuya secuencia de bases nitrogenadas constituye precisamente una cadena aperiódica de unidades estructurales que codifican la información genética.

En este contexto, las mutaciones genéticas adquieren gran relevancia. Schrödinger plantea que, si bien el mecanismo genético debe ser extremadamente estable, también debe permitir ciertas alteraciones que se transmitan a la descendencia. Esto no solo anticipa el rol de las mutaciones en la evolución, sino que introduce la idea, revolucionaria para la época, de que lo aleatorio y lo estadísticamente improbable puede tener un papel fundamental en el desarrollo de la vida. A pesar de que la estructura genética es sumamente estable, pequeñas alteraciones pueden ocurrir por causas físicas, como la radiación, y producir cambios en la información contenida. Lo notable, es que una alteración microscópica puede tener efectos macroscópicos visibles en el organismo. Aquí el autor alude a una concepción darwiniana del cambio evolutivo desde una perspectiva física: la mutación introduce variabilidad y la selección actúa como filtro.

El orden que implica no sólo el mantenimiento de la estructura interna, sino además la transmisión de información genética, dice el autor, no puede surgir

del azar, sino que debe estar basado en leyes físicas. Schrödinger explica que los principios cuánticos permiten entender cómo ciertas estructuras moleculares pueden mantener una forma estable a lo largo del tiempo. A diferencia de los sistemas clásicos, los átomos en un sistema cuántico ocupan niveles de energía definidos, y las transiciones entre estados son discretas, no continuas. Gracias a esto, ciertas configuraciones moleculares pueden existir en estados estables y resistentes. Esta idea cobra fuerza cuando Schrödinger examina las evidencias aportadas por Max Delbrück, quien trabajaba con bacteriófagos y había demostrado que ciertos agentes físicos como la radiación podían inducir mutaciones de manera reproducible y estadísticamente measurable. Para el autor, los trabajos de Delbrück ofrecían la mejor confirmación experimental de su hipótesis de que los genes son entidades físicas reales susceptibles de ser transformadas mediante procesos energéticos.

El autor dedicó un capítulo a contestar a la pregunta “¿Cómo es posible que los organismos vivos mantengan orden en un universo regido por la tendencia al desorden?”. La clave está en comprender que los organismos no son sistemas cerrados, sino abiertos, que intercambian materia y energía con su entorno. Los seres vivos evitan su degradación hacia el equilibrio termodinámico comiendo, bebiendo, fotosintetizando..., es decir, realizando acciones que quedan englobadas por el metabolismo. Al metabolizar extraen la energía que necesitan para mantener su propia organización, devolviendo al ambiente una mayor cantidad de desorden. Schrödinger introduce así el término “entropía negativa”, que sirve como una forma intuitiva de describir cómo los seres vivos se alimentan de estructuras organizadas (entropía negativa) para contrarrestar el desorden al que tienden naturalmente, por el simplemente hecho de estar vivos (entropía positiva). Un punto para destacar es que esta capacidad de mantener el orden no contradice la segunda ley de la termodinámica, ya que lo que el organismo reduce en su interior lo compensa generando mayor entropía en el entorno. En su conjunto, la vida no limita el aumento de la entropía universal, sino que contribuye a él, aunque de forma indirecta.

Al final del libro el autor introduce la idea de que es posible que, en el fenómeno de la vida, esté operando un principio físico aún desconocido, cuya descripción escapa todavía al marco teórico de la física, al menos tal como se entendía en los años cuarenta. Esta sugerencia no implica que la vida sea algo sobrenatural ni que las leyes actuales sean inválidas, sino que pueden ser incompletas para describir sistemas de alta complejidad, como son los seres vivos. Este orden es tan improbable estadísticamente

hablando, que su persistencia exige una explicación más allá de la simple probabilidad: debe haber una estructura física precisa, cuya estabilidad cuántica y capacidad de replicarse definen lo que entendemos por vida. Por eso, plantea que el enfoque físico debe cambiar: no basta con aplicar estadística a grandes conjuntos de partículas, sino que hay que mirar con detalle la estructura individual de las moléculas que gobiernan la vida. Lejos de contestar a la pregunta que da título al último capítulo (“¿Está basada la vida en las leyes de la física?”), propone que estudiar la vida es una manera de ensanchar los horizontes de la física misma.

En el epílogo, Schrödinger se adentra en una reflexión filosófica sobre las consecuencias que el pensamiento científico tiene sobre el determinismo y el libre albedrío y habla del “milagro” de que leyes físicas puedan dar lugar a algo tan extraordinario como la conciencia. Partiendo del éxito de la física en describir la naturaleza como un sistema regido por leyes precisas, plantea un dilema inquietante: si todo en el universo, incluidos nuestros cuerpos y cerebros, está sujeto a leyes físicas, entonces ¿en qué lugar queda nuestra libertad de decisión? Este capítulo, aunque más especulativo, me pareció importante porque muestra que la ciencia también tiene una dimensión de asombro. Schrödinger no teme decir que hay cosas que no entiende, que quizás nunca se entiendan del todo, y que eso también forma parte del conocimiento.

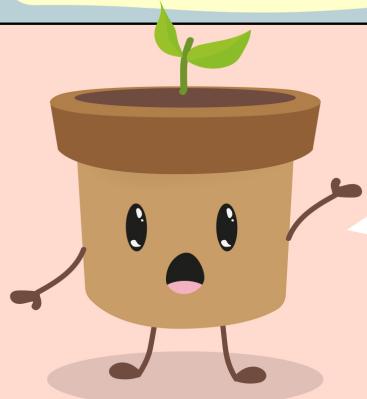
Al terminar el libro, me quedó una impresión muy clara: este no es un escrito que pretenda tener la última palabra sobre la vida, sino uno que quiere hacer la pregunta de forma correcta. De Schrödinger destaca su capacidad de tender puentes entre disciplinas

y la manera de adelantarse a descubrimientos posteriores, como la estructura del ADN. Su intuición sobre el “cristal aperiódico” como portador de la herencia es una prueba de que no tenía los datos experimentales, pero sí una capacidad asombrosa de proyectar lo que debía existir a partir de la lógica de las leyes físicas. Otro rasgo característico de este es que no se limita a dar respuestas, sino que deja abiertas muchas preguntas. No intenta reducir la vida a una fórmula; busca comprenderla sin traicionar su complejidad, y eso es quizás lo más admirable, su enfoque científico a la par que filosófico. ¿Qué es la vida? es un recordatorio de que las ideas más fértiles nacen a menudo del cruce entre mundos, pues fue un físico quien formuló una de las preguntas más profundas de la biología. Su libro, aunque antiguo, no envejece, pues no depende tanto de datos como de ideas, y las ideas, cuando están bien planteadas, sobreviven al paso del tiempo. Es una invitación a mirar la vida y a nosotros mismos desde un ángulo que combina rigor físico con profundidad existencial. Me dejó con más preguntas que respuestas, pero también con una admiración renovada por la capacidad del pensamiento humano de indagar en lo más profundo desde lo más pequeño. Esta lectura no está pensada para encontrar respuestas definitivas, sino para recordar por qué hacemos preguntas, porque en el fondo, la ciencia empieza siempre por eso: por un gesto de asombro.

Referencia

Schrödinger, E. (2023). *¿Qué es la vida?* (R. Guerrero, Trad.). Tusquets Editores. (Obra original publicada en 1944)

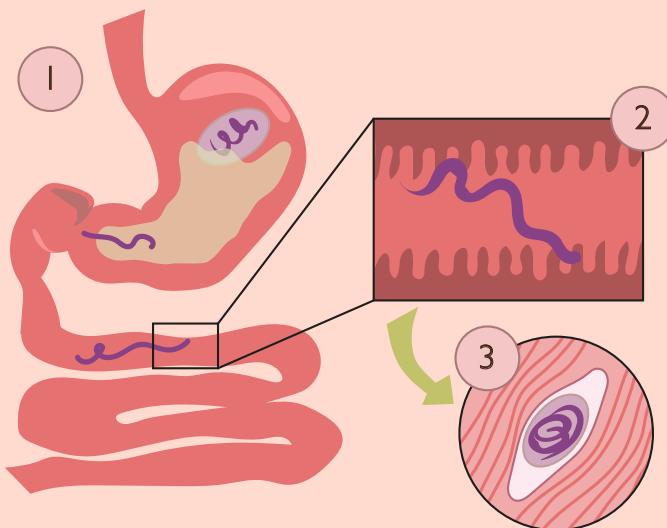
BIO COMIC



La triquinosis o triquinelosis, es una de las enfermedades alimentarias más importantes ocasionada por nemátodos del género *Trichinella*. Se catáloga como zoonótica porque se transmite de animales a humanos; mediante el consumo de carne infectada con larvas.

@POTTYQUIERESAVER

Al consumir carne infectada con larvas enquistadas de estos nemátodos (ya sea cruda o insuficientemente cocida), los jugos gástricos permiten la liberación de las larvas (1), de donde viajan hacia el intestino delgado para luego distribuirse (2) y enquistar en los tejidos musculares (3).



En los humanos, la fuente de infección más común es la carne de cerdo, ya que es la carne más consumida a nivel mundial. Sin embargo, esta enfermedad puede afectar tanto a animales domésticos (gatos, perros, caballos, cerdos), como a animales silvestres (jabalíes, armadillos, osos).

PARA SABER MÁS! ↗

Fuentes:

- Abril Moya MM, Carrera Aldaz GA, Poveda Paredes FX. Characterization of *Trichinella spiralis* and its incidence in Ecuador. Dataand Metadata. 2023; 2:346. <https://doi.org/10.56294/dm2023346>
- Informe epidemiológico sobre la situación del Triquinosis en España. Año 2023. Centro Nacional de Epidemiología. Instituto de Salud Carlos III.
- Organización Mundial de la Salud. (2021). *Parasitosis de transmisión alimentaria. Triquinosis*. [Folleto]. OMS, FAO, ONU. <https://www.who.int/es/publications/i/item/WHO-UCN-NTD-VVE-2021.7>



Potty Quiere Saber es un proyecto de divulgación científica creado en la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México por las estudiantes de Biología Bersa Jiménez Calderón y Paola Yesenia García Castillo. Junto a Potty (una maceta que quiere entender el mundo a su alrededor) elaboran mini-cómics para explicar y dar a conocer temas relacionados con la Biología.

@pottyquiere.saber

MALAGUEÑO Y EXQUISITO: HABLAMOS DE *ABIES PINSAPO* BOISS

por IRENE VICTORIA BLANCA REYES, FRANCISCO CÁNOVAS RAMOS, VANESSA CASTRO-RODRÍGUEZ

INVESTIGADORES DEL DEPARTAMENTO DE BIOQUÍMICA Y BIOLOGÍA MOLECULAR. FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE MÁLAGA

IRENEBLANCA@UMA.ES, CANOVAS@UMA.ES, VAVICARO@UMA.ES

Abies pinsapo, cambio climático, respuestas moleculares

Keywords: Abies pinsapo, climatic change, molecular responses

Resumen: El pinsapo (*Abies pinsapo* Boiss), es una conífera endémica de las sierras andaluzas que se encuentra en peligro de extinción. En este artículo se describe su importancia ecológica y se pone de manifiesto su capacidad de resiliencia frente a los efectos del cambio climático.

Abstract: *The Spanish fir (Abies pinsapo Boiss) is a conifer endemic to the Andalusian mountains that is in danger of extinction. This article describes its ecological importance and highlights its resilience to the effects of climate change.*

Abies pinsapo, también conocido como pinsapo, es una especie que forma parte de la familia Pinaceae y que se encuentra restringida a las sierras andaluzas, cadenas montañosas ubicadas en la parte sur de la península ibérica. Sin embargo, también pueden encontrarse poblaciones estrechamente emparentadas con éste al norte de Marruecos, como *Abies maroccana* y *Abies tazaotana*. Descrito por el botánico Edmond Boissier en 1838, la localización del pinsapo deriva de los bosques europeos de coníferas del Terciario gracias a los periodos de clima seco y húmedo que se sucedieron tras la aridificación del clima en el Mediterráneo y al refugio que le han proporcionado las cordilleras de estas costas (Linares y Carreira 2006).

Las poblaciones naturales de pinsapo se distribuyen fundamentalmente en áreas de la Sierra de las Nieves (Figura 1), que cuenta con la población de mayor número, en la Sierra de Grazalema (Figura 2) y en el Paraje Natural de Los Reales de Sierra Bermeja. Este árbol endémico se puede encontrar situado normalmente en torno a los 1000 y 1800 metros de altitud, ocupando umbrías húmedas de orientación norte, donde recibe abundantes precipitaciones y evita el clima cálido y seco característico de estas montañas (Linares y Carreira 2006) (López-Quintanilla et al. 2013). El pinsapo crece sobre diferentes tipos de suelos según su localización, entre las que encontramos calizas en las Sierras de las Nieves y de Grazalema y sobre peridotitas en Sierra Bermeja.

Algunos de los ejemplares de esta especie son especialmente populares, ya que cuentan con cientos de años, como el llamado pinsapo de la Escalereta en Parauta (Figura 3), un individuo protegido y considerado Monumento Natural del que se cree que tendrá

entre 350 y 550 años; y que cada día atrae a los visitantes a admirar su increíble altura y diámetro de su tronco.

Los pinsapares hoy en día, sin embargo, se encuentran en peligro de extinción. Estos árboles son especialmente susceptibles a diversas especies de patógenos, como los insectos *Dioryctria aulanoi* y *Cryphalus numidicus*, que se encuentran entre los mayores causantes de degradación o muerte de la madera y, por consiguiente, de los ejemplares (Linares y Carreira 2006) (López-Quintanilla et al. 2013). En la Sierra de las Nieves, el hongo específico del pinsapo: *Heterobasidion abietinum*, aprovecha la vulnerabilidad causada por la competencia entre árboles debida a la sequía para invadir las raíces de éstos y, posteriormente, el clareo en los pinsapares fomenta el crecimiento de matorral, lo que aumenta el riesgo de incendios forestales (Linares et al. 2010).

El estudio de los pinsapos es de vital importancia por diversas razones. En primer lugar, su atractivo no solo radica en su valor estético y ornamental, ya que su madera es blanda y de escaso aprovechamiento. Además, la investigación de la resiliencia de esta especie es esencial, dado que ha sobrevivido al impacto de los cambios climáticos de los últimos años. Esto es especialmente relevante, ya que las especies relictas de las montañas mediterráneas suelen ser altamente sensibles a condiciones climáticas adversas y tienen dificultades para adaptarse a cambios en el entorno local. De hecho, el pinsapo se considera una de las especies de abetos más vulnerables entre los abetos circum-mediterráneos (Gardner et al. 2010).

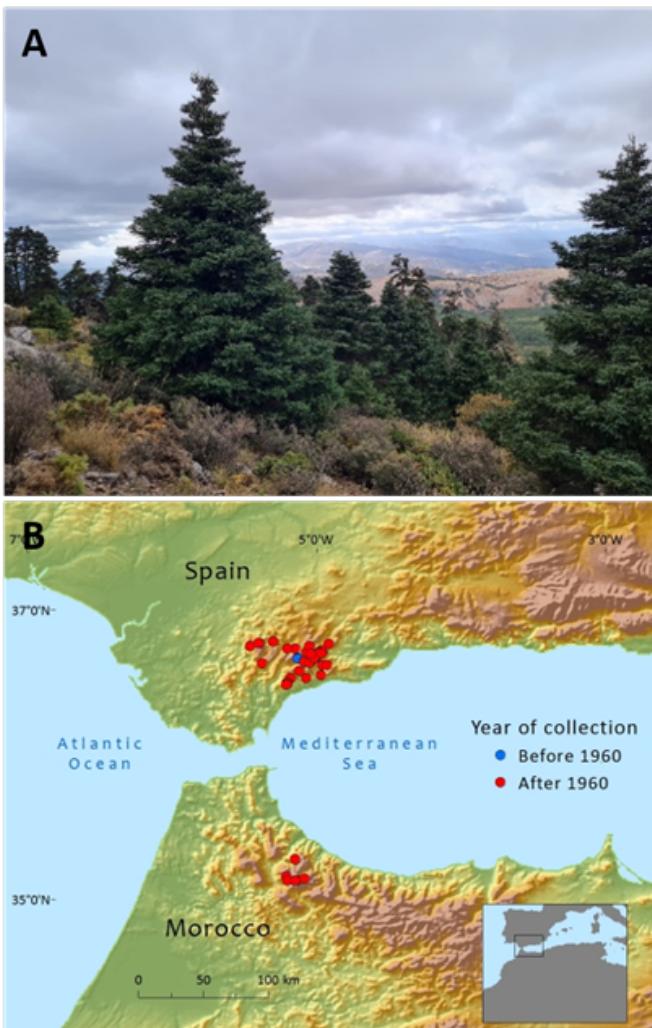


Figura 1: A. Ejemplares de *Abies pinsapo* procedentes de la Sierra de las Nieves (Málaga). B. Distribución geográfica de *Abies pinsapo* en el Mediterráneo occidental. En España: Sierra del Pinar (Cádiz), Sierra de las Nieves y Sierra Bermeja (Málaga). En Marruecos, representada por *A. pinsapo* var. marocana en las Montañas del Rif. Fuente: M. Arista, M.L. et. Al., 2019, *Abies pinsapo*, “Threatened Conifers of The World” <https://threatenedconifers.rbge.org.uk/conifers/abies-pinsapo>.

Desde mitad de los noventa se ha detectado un declive en las poblaciones de pinsapo procedentes de la Sierra de las Nieves, sobre todo en las zonas de baja altitud en su distribución geográfica, donde existe una baja disponibilidad de agua. Y es que el número de estos abetos aumenta en altitud debido a la mayor cantidad de precipitaciones que recibe en estas zonas elevadas, donde el aumento de la temperatura junto con las condiciones de elevada humedad ambiental podría favorecer un crecimiento aún mayor de estos ejemplares (Linares et al. 2012). Sin embargo, se ha encontrado que, a pesar del aumento de la mortalidad de *A. pinsapo* en las últimas décadas relacionados con los eventos extremos de sequía, el área de la extensión de sus bosques se ha mantenido similar a lo largo del tiempo, lo que hace sospechar

que este abeto cuenta con una resiliencia y capacidad de adaptación a las condiciones adversas mayor de la esperada. Por lo tanto, los pinsapos pueden ser utilizados como modelo para el estudio de la respuesta a estas situaciones de estrés (Cortés-Molino et al. 2022) en las poblaciones naturales de las Sierras, donde el cambio climático es una realidad. En este contexto, conocer la respuesta molecular de esta especie a los estreses causados por el cambio climático, como son las elevadas temperaturas y el estrés hídrico, resulta primordial.



Figura 2: Ejemplares de *Abies pinsapo* procedentes de la Sierra de Grazalema (Cádiz).

Las plantas cuentan con sistemas que se activan frente a un estrés ambiental con la finalidad de mantener la integridad y función de los diferentes componentes celulares. Se conoce que existen diferentes procesos biológicos que responden directamente a estos estímulos ambientales y coordinan respuestas moleculares que son llevadas a cabo por familias génicas en diferentes especies de plantas. Entre las familias génicas recientemente estudiadas en plantas, que codifican las proteínas directamente implicadas en la respuesta al estrés hídrico, se encuentran las proteínas LEA (Late Embryogenesis Abundant), las HSP (Heat Shock Protein) y las deshidrinas (DHN) (Ahuja et al. 2010). Las proteínas LEA reciben su nombre porque se acumulan en las semillas durante el estadio tardío de maduración, pero se conoce que intervienen en numerosas respuestas a diferentes estreses abiotícos como la desecación no solo en plantas, sino en una gran variedad de organismos (Hernández-Sánchez et al. 2022). Por su parte las HSP actúan como chaperonas moleculares ya que corrigen el plegamiento proteico incorrecto, eliminando agregados y minimizando el impacto sobre el proteoma (Jacob, Hirt y Bendahmane 2017). Las deshidrinas, o LEAs de tipo II, intervienen en la respuesta al estrés protegiendo las membranas y macromoléculas de la desnaturización, (Abdul Aziz et al. 2021) (Sun et

al. 2021). Estas últimas cuentan con una estructura altamente hidrofílica, lo que les confiere unas propiedades fisicoquímicas ideales para actuar durante períodos de deshidratación (Perdiguero et al. 2012). De hecho, el aumento en la expresión de los genes que codifican para DHN, así como su acumulación, están relacionadas con la tolerancia al estrés (Hanin et al. 2011).

Para el estudio de estas últimas, y gracias a recientes estudios de nuestro grupo de investigación que han permitido el ensamblaje del primer borrador del transcriptoma del pinsapo (Ortigosa et al. 2022), se ha iniciado la búsqueda de los miembros de la familia génica que codifican las deshidrinas, implicadas en la respuesta a altas temperaturas y déficit hídrico en múltiples especies.

Se han identificado un total de 33 miembros clasificados como pertenecientes a la familia de las deshidrinas en *Abies pinsapo* Boiss, los cuales mantienen los motivos conservados en su estructura proteica (Figura 4). La clasificación más reciente de esta familia fue propuesta por Hundertmark y Hincha en 2008 (Hundertmark y Hincha 2008) según los dominios conservados incluidos en la base de datos Pfam (Instituto Wellcome Trust Sanger). Las deshidrinas (nombre mantenido en esta última clasificación), se caracterizan por la combinación de tres motivos conservados diferentes descritos por Close en 1997 (Close 1996), que tradicionalmente se utilizan para clasificarlas: los segmentos Y, S y K, separados por los segmentos ϕ menos conservados, ricos en aminoácidos polares, principalmente glicina. En el caso de esta familia, los motivos conservados se encuentran bien descritos sobre todo en angiospermas, sin embargo, actualmente se conoce que las deshidrinas de gimnospermas carecen del segmento Y, mientras que presentan dos segmentos altamente conservados y repetidos entre las secuencias procedentes de pináceas y que no se encuentran en angiospermas, llamados segmento A y segmento E (Perdiguero et al. 2012).



Figura 3: Pinsapo de La Escalereta, Monumento Natural de la Sierra de las Nieves.

Actualmente, nuestro objetivo es analizar la expresión diferencial de los genes candidatos relacionados con la respuesta al estrés pertenecientes a esta y otras familias génicas en diferentes tejidos de individuos de *A. pinsapo* en sus poblaciones naturales. Así, esperamos que nuestros resultados aporten información que contribuya a una mejor comprensión de los mecanismos moleculares que intervienen en la capacidad de resiliencia de *A. pinsapo*, de gran importancia para el mantenimiento de la sostenibilidad del ecosistema forestal que constituyen los pinsapares andaluces. Todo ello para seguir disfrutando de la presencia del pinsapo en nuestras sierras, contemplándolos desde las alturas.

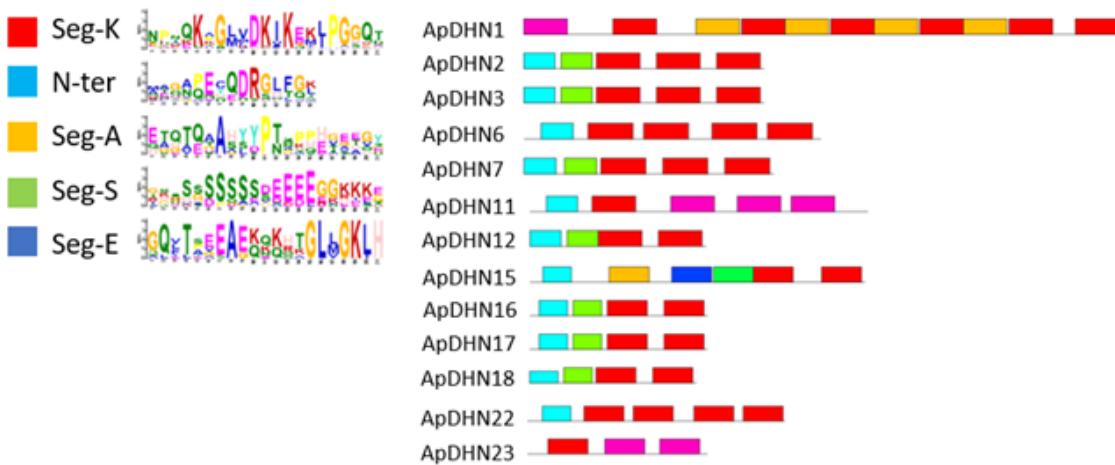


Figura 4. Identificación de los diferentes motivos conservados detectados por MEME (<https://meme-suite.org/meme/>) en la estructura de las deshidrinas. Se muestra la representación de aminoácidos de cada motivo y su localización en la secuencia proteica.

Referencias

- ABDUL AZIZ, M., SABEEM, M., MULLATH, S.K., BRINI, F. y MASMOUDI, K., 2021. Plant Group II LEA Proteins: Intrinsically Disordered Structure for Multiple Functions in Response to Environmental Stresses. *Biomolecules*, vol. 11, no. 11, ISSN 2218-273X. DOI 10.3390/biom11111662.
- AHUJA, I., DE VOS, R.C.H., BONES, A.M. y HALL, R.D., 2010. Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science*, vol. 15, no. 12, ISSN 13601385. DOI 10.1016/j.tplants.2010.08.002.
- CLOSE, T.J., 1996. Dehydrins: Emergence of a biochemical role of a family of plant dehydration proteins. *Physiologia Plantarum*, vol. 97, no. 4, ISSN 1399-3054. DOI 10.1111/j.1399-3054.1996.tb00546.x.
- CORTÉS-MOLINO, Á., LINARES, J.C., VIÑEGLA, B., LECHUGA, V., SALVO-TIERRA, A.E., FLORES-MOYA, A., FERNÁNDEZ-LUQUE, I. y CARREIRA, J.A., 2022. Unexpected resilience in relict *Abies pinsapo* Boiss forests to dieback and mortality induced by climate change. *Frontiers in Plant Science*, vol. 13, ISSN 1664-462X. DOI www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2022.991720.
- GARDNER, M., KNEES, S., ARISTA, M. y ALAOUI, M., 2010. IUCN Red List of Threatened Species: *Abies pinsapo* var. *pinsapo*. *IUCN Red List of Threatened Species*. DOI <https://www.iucnredlist.org/en>.
- HANIN, M., BRINI, F., EBEL, C., TODA, Y., TAKEDA, S. y MASMOUDI, K., 2011. Plant dehydrins and stress tolerance: versatile proteins for complex mechanisms. *Plant Signaling & Behavior*, vol. 6, no. 10, ISSN 1559-2324. DOI 10.4161/psb.6.10.17088.
- HERNÁNDEZ-SÁNCHEZ, I.E., MARURI-LÓPEZ, I., MARTINEZ-MARTINEZ, C., JANIS, B., JIMÉNEZ-BREMONT, J.F., COVARRUBIAS, A.A., MENZE, M.A., GRAETHER, S.P. y THALHAMMER, A., 2022. LEAfing through literature: late embryogenesis abundant proteins coming of age—achievements and perspectives. *Journal of Experimental Botany*, vol. 73, no. 19, ISSN 0022-0957. DOI 10.1093/jxb/erac293.
- HUNDERTMARK, M. y HINCHA, D.K., 2008. LEA (late embryogenesis abundant) proteins and their encoding genes in *Arabidopsis thaliana*. *BMC genomics*, vol. 9, ISSN 1471-2164. DOI 10.1186/1471-2164-9-118.
- JACOB, P., HIRT, H. y BENDAHMANE, A., 2017. The heat-shock protein/chaperone network and multiple stress resistance. *Plant Biotechnology Journal*, vol. 15, no. 4, ISSN 1467-7652. DOI 10.1111/pbi.12659.
- LINARES, J.C., CAMARERO, J.J., BOWKER, M.A., OCHOA, V. y CARREIRA, J.A., 2010. Stand-structural effects on *Heterobasidion abietinum*-related mortality following drought events in *Abies pinsapo*. *Oecologia*, vol. 164, no. 4, ISSN 1432-1939. DOI 10.1007/s00442-010-1770-6.
- LINARES, J.C. y CARREIRA, J.A., 2006. El pinsapo, abeto endémico andaluz. O, ¿Qué hace un tipo como tú en un sitio como éste? *Ecosistemas*, vol. 15, no. 3, DOI <https://www.revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/501>.
- LINARES, J.C., COVELO, F., CARREIRA, J.A. y MERINO, J.Á., 2012. Phenological and water-use patterns underlying maximum growing season length at the highest elevations: implications under climate change. *Tree Physiology*, vol. 32, no. 2, ISSN 0829-318X. DOI 10.1093/treephys/tps003.
- LÓPEZ-QUINTANILLA, J., NAVARRRO-CERRILLO, R., CARREIRA, J.A., COCA, M. y RODRÍGUEZ HIRALDO, C., 2013. Los pinsapares en Andalucía: Conservación y sostenibilidad. . Sevilla: s.n., pp. 65-69. vol. 576. ISBN 978-84-9927-137-8.
- ORTIGOSA, F., ÁVILA, C., RUBIO, L., ÁLVAREZ-GARRIDO, L., CARREIRA, J.A., CAÑAS, R.A. y CÁNOVAS, F.M., 2022. Transcriptome Analysis and Intraspecific Variation in Spanish Fir (*Abies pinsapo* Boiss.). *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 23, no. 16, ISSN 1422-0067. DOI 10.3390/ijms23169351.
- PERDIGUERO, P., BARBERO, M.C., CERVERA, M.T., SOTO, A. y COLLADA, C., 2012. Novel conserved segments are associated with differential expression pat-

- terns for Pinaceae dehydrins. *Planta*, vol. 236, no. 6, ISSN 1432-2048. DOI 10.1007/s00425-012-1737-4.
- SUN, Z., LI, S., CHEN, W., ZHANG, J., ZHANG, L., SUN, W. y WANG, Z., 2021. Plant Dehydrins: Expression, Regulatory Networks, and Protective Roles in Plants Challenged by Abiotic Stress. *International Journal of Molecular Sciences*, vol. 22, no. 23, ISSN 1422-0067. DOI 10.3390/ijms222312619.
- Para saber más: Detalle buscador mapa - Ventana del Visitante (juntadeandalucia.es)
-

HISTORIA DE LA BIOLOGÍA CELULAR A TRAVÉS DE LOS SELLOS POSTALES (II)

por ANTONIO J. JIMÉNEZ LARA Y JUAN J. BORREGO

DEPARTAMENTOS DE BIOLOGÍA CELULAR, GENÉTICA Y FISIOLOGÍA Y DE MICROBIOLOGÍA.

UNIVERSIDAD DE MÁLAGA.

AJJIMENEZ@UMA.ES; JJBORREGO@UMA.ES

Palabras clave: Biología Celular, Historia, sellos postales.

Keywords: Cellular Biology, History, postage stamps.

Resumen: Se realiza una revisión de la historia de la Biología Celular a través de los sellos postales. En el primer artículo se realiza un desarrollo histórico de esta disciplina dentro de la Biología.

Abstract: A review of the history of Cell Biology is made through postage stamps. In the first article a historical development of this discipline within Biology is made.

La teoría celular

El científico inglés Robert Hooke (1635–1703) (Fig. 1), director de experimentación de la prestigiosa *Royal Society* de Londres, fue quien por primera vez describió la presencia de células. Mirando finas laminillas de corcho bajo un microscopio compuesto, basado en el de Janssen con capacidad de aumentar hasta 30 veces, comprobó que estaba constituido por estructuras que formaban un panal, a las que denominó con la palabra latina *cella* (celda; *cellula*, pequeña celda). Hooke publicó esta observación en la *Royal Society* en 1665, dentro de su libro *Micrographia: or Some Physiological Descriptions of Minute Bodies Made by Magnifying Glasses. With Observations and Inquiries Thereupon* (*Micrografía: algunas descripciones fisiológicas de cuerpos diminutos mediante lentes magnificadoras*). En esta obra, además, describió diferentes estados del desarrollo de las hormigas, algunas estructuras anatómicas de las pulgas y los esporangios del hongo del género *Mucor*. Más tarde, Hooke pudo comprobar que las células también existían en otros tejidos vegetales.

A pesar de que la existencia de las células quedó suficientemente registrada a finales del siglo XVII, tardó en entenderse su importancia como unidad funcional y estructural. Para ello fue necesario el desarrollo, en el siglo XIX, de la teoría celular. Al respecto fue esencial el estudio de los tejidos vegetales llevado a cabo por botánicos, zoólogos y anatomistas. El desarrollo de la teoría celular, por otro lado, va a estar ligado a la aparición de la histología, disciplina que puede considerarse propuesta en 1819 por Karl Mayer (1787–1865) en su obra *Ueber Histologie und eine neue Eintheilung der Gewebe des menschlichen Körpers* (Acerca de la histología y nueva clasificación de los tejidos del cuerpo humano).



Figura 1. Robert Hooke. Yibuti (2006), catálogo Yvert et Tellier n.º 868.

El anatomista francés Xavier Bichat (1771–1802) (Fig. 2a), célebre por definir la existencia de 21 tejidos o “membranas”, acuñó por primera vez el término histología en el lenguaje científico escrito. El anatomista italiano Marcello Malpighi (1628–1694) (Fig. 2b), que destacó por sus descripciones microscópicas de la red pulmonar y capilar, es considerado por algunos historiadores como el fundador de la histología y anatomía microscópica. También se le considera padre de la fisiología y embriología. Mediante sus observaciones microscópicas, Malpighi confirmó la existencia de células vegetales, que llamó “utrículos”, describiéndolas en su obra titulada *Anatomia Plantarum* (Anatomía de las plantas), publicada entre 1675 y 1679 en la *Royal Society*. Sus observaciones

ayudaron a diferenciar lo que en realidad eran las células de la simple cavidad formada por las paredes de células muertas, como describió Hook. En su obra

De viscerum structura exercitatio anatomica (1666, Ejercicio anatómico sobre la estructura de las vísceras) Malpighi empleará el término “micología”.



Figura 2. (a) Xavier Bichat. Francia (1959), catálogo Yvert et Tellier n.º 1211. (b) Marcello Malpighi. Transkei (Sudáfrica) (1985), catálogo Michel n.º 177.

El botánico francés François Vicent Raspail (1794–1878) fue uno de los precursores del estudio microscópico de los tejidos vegetales. Anticipó la idea de una membrana celular selectiva y elaboró el concepto de célula como unidad metabólica. También intentó elaborar una teoría sobre la fisiología celular. Raspail formuló el aforismo latino *Omnis cellula e cellula* en relación con el origen de las células, aunque no llegó a profundizar sobre ello. En este panorama histórico, van a destacar otras dos figuras, el botánico alemán Mathias Schleiden (1804–1881) y el fisiólogo alemán Theodor Schwann (1810–1882), por promulgar los primeros principios de la teoría celular. Schleiden, en primer lugar, en su obra publicada en 1838 *Contributions to our Knowledge of Phytogenesis* (Contribuciones a nuestro conocimiento sobre la fitogénesis), establece que los organismos vegetales están formados por células que además contienen un núcleo. La apreciación de Schleiden es relevante por cuanto considera que las células tienen una vida independiente como tales y otra como consecuencia de formar parte de la planta. Schwann apreció que las células de un animal en desarrollo, como el renacuajo, tienen un núcleo y también la existencia de uniformidad en la estructura microscópica de los tejidos. En 1839, un año después de la publicación de Schleiden, Schwann publica su obra *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Thiere und Pflanzen* (Investigaciones microscópicas sobre la coincidencia de los animales y las plantas en la estructura y el crecimiento), donde establece que tanto los organismos animales como vegetales son un agregado de seres individualizados e independientes. Es decir, que la célula es la partícula elemental del

organismo. En esta monografía describe la estructura de músculos y nervios, incluyendo la fibra mielínica donde interviene la célula que quedó denominada con su epónimo, célula de Schwann.

También el trabajo de Schwann destaca porque acuña el término “metabolismo” asignado a la totalidad de procesos químicos que tienen lugar en la célula. El mérito de Schleiden y Schwann fue conjuntar sus observaciones y exponer los dos principios generalizables que son la base de la teoría celular: todos los organismos vivos están compuestos por una o más células; y la célula es la unidad básica de estructura y organización de los organismos. El desarrollo de la teoría celular fue lento, debido a la precariedad de las técnicas disponibles y a las dificultades que tuvo que afrontar la aceptación del nuevo paradigma. Otro obstáculo relevante para el desarrollo de la teoría celular residió en que los descubrimientos en torno a la célula no eran considerados beneficiosos por todos, puesto que chocaban con los paradigmas religiosos y filosóficos de la época. El nacimiento de la biología celular coincidía con dos debates presentes en la ciencia europea durante los siglos XVII y XVIII. Uno de ellos provenía de los vitalistas, que opinaban que los seres vivos no podían crearse a partir de las mismas sustancias químicas que existían en el mundo natural. En el siglo XIX, Bichat y el químico alemán Justus von Liebig (1803–1873) eran de los defensores más influyentes de esa teoría (Figs. 2a y 3). Algunos vitalistas creían que las células se creaban dentro de las células. Otros opinaban que cristalizaban de forma espontánea.



Figura 3. Justus von Liebig. Alemania (1953), catálogo Michel n.º 166.

El segundo debate venía de los preformistas que postulaban que los organismos se originaban a partir de versiones en miniatura de ellos mismos. Un ejemplo de la visión preformista se aprecia en los dibujos que en 1694 publica el microscopista neerlandés Nicolaas Hartsoeker (1656–1725), donde se representan pequeños seres humanos, que llamó “homúnculos”, dentro de un espermatozoide. Fuera de estas corrientes de pensamiento solo un pequeño grupo de científicos defendía que los seres vivos nacían de los seres vivos. En este sentido, destaca la aportación del científico alemán Robert Remak (1815–1885), a finales de la década de 1830, que estudiando la sangre de pollo distinguió cómo una célula se dividía, es decir, cómo una célula se origina a partir de otra. El médico y botánico alemán Hugo von Mohl (1805–1872) también observó el nacimiento de células vegetales en meristemos.

En consonancia con las corrientes de pensamiento de su época, tanto Schleiden como Schwann, a pesar de sus aportaciones a la teoría celular, todavía consideraban veraz la teoría de la generación espontánea. Por ello, la consolidación de la teoría celular no solo requería identificar las células, sino además entender su origen y el papel que tienen en la vida, es decir, su jerarquía orgánica. El alemán Rudolf Virchow (1821–1902) (Fig. 4) fue quien resolvió este aspecto tan relevante. A través de sus estudios, Virchow llegó a la conclusión de que el fenómeno por el que las células se originan a partir de la división de otras es una propiedad universal de los seres vivos, retomando el aforismo *Omnis cellula e cellula* pronunciado por Raspail. Por ello, Virchow postula que

todas las células de un organismo proceden de una, existiendo la continuidad entre organismos a través de las células germinales. Virchow, en 1858, publica una obra relevante, *Die Cellularpathologie* (Patología celular), constituida por una serie de conferencias que pronunció en el Instituto de Patología de Berlín.



Figura 4. Rudolf Virchow. Alemania, Berlín (1953), catálogo Michel n.º 96.

Virchow con su obra también establece una base celular en los procesos patológicos e indica la necesidad del microscopio para el diagnóstico médico. Por tanto, Virchow acaba aportando tres nuevos principios a los iniciales dados por Schleiden y Schwann en la teoría celular: toda célula proviene de otra; la fisiología normal es la función de la fisiología celular; y la enfermedad es la alteración de la fisiología de la célula.

En el desarrollo de la histología en la segunda mitad del siglo XIX, destacan las contribuciones de cuatro investigadores alemanes: Johannes Müller (1801–1858), Jacob Henle (1809–1885), Albert Kölliker (1817–1905) y Johannes Evangelista Purkinje (1787–1869). Müller promulgaba la existencia de similitudes entre células animales y vegetales. A Henle, discípulo predilecto de Müller, se le debe el conocimiento moderno de los tejidos epiteliales. La obra de Henle *Allgemeine Anatomie* (Anatomía general), publicada en 1841, constituye el primer tratado de histología microscópica. En ella inicia la histología moderna integrando la teoría celular con la de los tejidos de Bichat, clasificando los tejidos de acuerdo con sus relaciones, desarrollo y función. Kölliker destaca por sus investigaciones en invertebrados, embriones

de anfibios y mamíferos, pero sobre todo en la estructura de diversos tejidos, incluyendo el nervioso. La teoría celular fue llevada al campo de la embriología gracias a Kölliker, que en 1845 propuso la naturaleza celular de los gametos y más tarde evidenció la existencia de mitosis en el desarrollo. Purkinje (Fig. 5) fue el primer investigador que observó el movimiento ciliar y describió la estructura de la neurona.



Figura 5. Jan Evangelista Purkinje. Checoslovaquia (1987), catálogo Michel n.º 2927.

Uno de los escollos que aún encontraba la teoría celular para su total aceptación consistía en demostrar que la entidad celular independiente está presente en todos los tejidos. En algunos tejidos animales se sugería la existencia de una continuidad del protoplasma entre las células. Uno de los retractores de la teoría celular en este sentido fue Ernst Haeckel (1834–1919), que defendía, con su teoría reticularista, la existencia de un sistema sincitial en los tejidos animales. Esta teoría se concentraba sobre todo en el tejido nervioso, donde pocos investigadores consideraban que existía una libre terminación de las células nerviosas. Con la teoría celular aún recientemente promulgada, en 1873, el médico italiano Camillo Golgi (1843–1923) (Fig. 6) descubre que el uso de una solución de nitrato de plata aplicada al tejido nervioso produce una reacción negra en el interior de solo algunas neuronas. Golgi observó que las neuronas formaban una red continua de conexiones a modo

de una reticulación. Gracias a este método hizo descripciones relevantes sobre la anatomía de las células nerviosas, aunque encuadrada en la teoría reticularista.

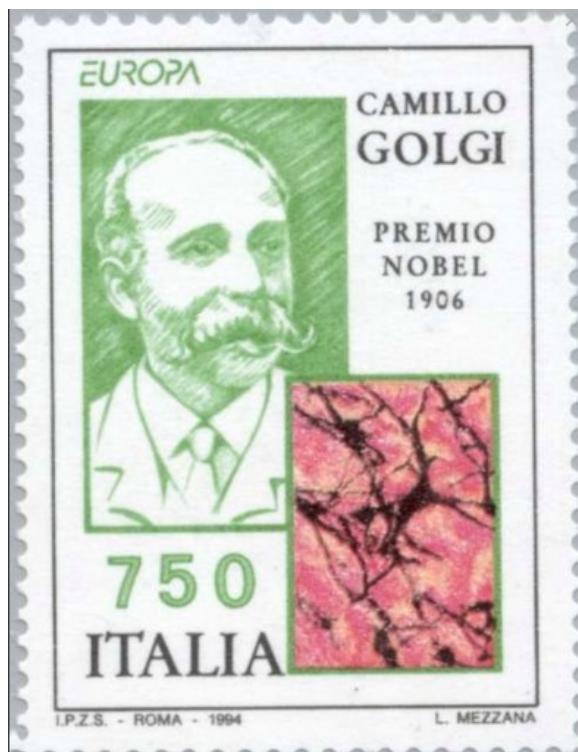


Figura 6. Camillo Golgi. Italia (1994), catálogo Unification n.º 2139.

Por entonces, el médico español Santiago Ramón y Cajal (1852–1934) (Fig. 7a) empieza a estudiar sistemáticamente el tejido nervioso. En el sistema nervioso central, el aislamiento de las células individualizadas era muy complicado, a diferencia del sistema nervioso periférico y otros tejidos. Ramón y Cajal lo intentó, pero solo ocasionalmente conseguía aislar alguna célula de la neuroglia.

Su estudio del tejido nervioso dio un giro radical cuando su amigo, el neurólogo español Luis Simarro (1851–1921) (Fig. 7b), le dio a conocer el método desarrollado por Golgi. Ramón y Cajal, en 1888, perfecciona el método de Golgi y lo aplica al estudio del sistema nervioso en diversos animales y en su desarrollo embrionario.



Figura 7. (a) Santiago Ramón y Cajal. España (2003), catálogo Edifil n.º 3964. (b) Luis Simarro. España (2022), catálogo Edifil n.º 5549.

Ramón y Cajal concebía que la visión del entramado reticular aportada por Golgi, donde se suponía un “todo contacta con todo” mediante un panteísmo protoplásmico, era incompatible con las evidencias fisiológicas, que en cambio requieren una articulación interneuronal. Por ello, Ramón y Cajal se dedicó a buscar las ramificaciones finales de los axones y sus contactos con otras neuronas, detallando la anatomía microscópica y la organización de los elementos nerviosos en la retina, cerebelo, médula espinal, etc.

Ramón y Cajal logró demostrar que las neuronas son unidades anatómicas independientes, que actúan unas sobre otras por contacto o articulación de sus prolongaciones, siendo por tanto contiguas y nunca continuas. Con sus observaciones propuso su teoría neuronal, que postulaba que la información viajaba en un sentido en la neurona, atravesando las sinapsis y transmiéndose a la siguiente neurona. Esta concepción encontró la oposición de Golgi y su escuela, que incluso seguían considerando a las dendritas con una función exclusivamente nutritiva.

A pesar de ello, la concepción neuronal de Ramón y Cajal contó con la aprobación de algunos prestigiosos investigadores extranjeros que admiraban su trabajo, destacando Köllicker y también Wilhelm His (1863–1934), Gustaf Retzius (1842–1919) y Wilhelm Waldeyer (1836–1921). Waldeyer fue quien, en 1891, introduce el término de “neurona”, donde implica a todas sus prolongaciones, aceptándose que la fibra nerviosa es su axón (Fig. 8). Con su descubrimiento de organización celular en el tejido nervioso, Ramón y Cajal salva el último escollo que le quedaba a la teoría celular. Para lograr la aceptación, su concepción del sistema nervioso tuvo que traducir su obra, con el objeto de que sus conocimientos fuesen accesibles al resto de la comunidad científica.

Ramón y Cajal plasmó sus observaciones sobre la organización del sistema nervioso en una obra esencial *Textura del sistema nervioso del hombre y de los vertebrados* (1899–1904). Por dilucidar la estructura del sistema nervioso, Ramón y Cajal, conjuntamente con Golgi, recibieron el Premio Nobel de Medicina y Fisiología en 1906 (Fig. 9).



Figura 8. Neurona. Sello de la serie *Life Magnified*. Estados Unidos (2023), catálogo Colnect n.º 2023.08.10.



Figura 9. Golgi y Ramón y Cajal. Bután (2000), catálogo Yvert et Tellier n.º 1558.

El estudio de la organización subcelular

El núcleo celular fue el primer orgánulo objeto de un interés especial en las investigaciones sobre la célula. A finales del siglo XVIII, el italiano Felice Fontana (1730–1805) reveló la existencia del núcleo y el nucléolo empleando colorantes de origen vegetal. Más tarde, en 1831, antes de la promulgación de la teoría celular, el médico escocés Robert Brown (1773–1858) confirmó que el núcleo está presente en todas las células, llamándolo *Kernel*. En cuanto a la descripción del papel del núcleo en la división celular, destaca la aportación del botánico alemán

Eduard Adolf Strasburger (1844–1912), que en 1875 describe la metafase y anafase en células vegetales. Poco después, en 1878, el biólogo alemán Walther Flemming (1843–1905), fundador de la citogenética, acuña los términos *cromatina* (del griego *khroma*, color; *ina*, sustancia) y *mitosis* (del griego *mitos*, hilo; *osis*, formación), investigando la relación entre ellos y el núcleo. El nombre *cromosoma* (cuerpo coloreado) lo propuso en 1885 Waldeyer. Flemming estudió minuciosamente la mitosis y las relaciones entre núcleo, cromatina y cromosomas mitóticos. Llegó a discriminar los cambios en los números de cromosomas y apreciar que la división en este sentido era conservadora (Fig. 10a).



Figura 10. (a) Cromosoma. República de Corea (2007), catálogo Michel n.º 2577. (b) Cromosoma. Australia (2003), catálogo Stanley Gibbons n.º 2309.

Por otro lado, el embriólogo alemán Theodor Boveri (1862–1915) y el zoólogo alemán Richard Hertwig (1850–1937), a mediados de la década de 1870, observando la fecundación del oocito del erizo de mar, pudieron comprobar que existen divisiones con una reducción en el número de cromosomas que era re establecida en la fecundación. Hertwig será reconocido por descubrir no solo el papel del núcleo en la herencia, sino también por considerar que un organismo no está prefijado en el cigoto, sino que resulta de un proceso de diferenciación en su desarrollo. Los citogenetistas Joe Hin Tjio (1919–2001) y Albert Levan (1905–1988), en 1956, lograron determinar el número de cromosomas en las células humanas, al desarrollar una técnica basada en un breve tratamiento hipotónico de las células y la detención de sus mitosis en metafase mediante colchicina (Fig. 10b).

En relación con el papel del núcleo, es destacable la contribución del zoólogo, embriólogo y genetista Edmund Wilson (1856–1939), que participó en el desarrollo de la teoría cromosómica de la herencia, postulando que existe una continuidad genética de las células establecida por la división. En la misma línea, el biólogo alemán August Weissman (1834–1914) propuso la teoría del plasma germinal, en 1892, en

su libro *Das Keimplasma: eine Theorie der Vererbung* (El plasma germinal: una teoría de la herencia). En esta obra establece que la transmisión de los caracteres hereditarios de una generación a otra tiene lugar por medio del plasma germinativo localizado en los óvulos y espermatozoides y no mediante células somáticas. Por tanto, desde el momento en el que Gregor Mendel (1822–1884) (Fig. 11) propuso las leyes fundamentales de la herencia (1865) hasta que fueron redescubiertas a inicio del siglo XX, la citología había avanzado lo suficiente para comprender y explicar el mecanismo de distribución de las unidades hereditarias postuladas por Mendel.

En 1835, el protozoólogo francés Felix Dujardin (1801–1860) distinguió en pequeños organismos ameboides una sustancia gelatinosa que llamó *sarcodas*, que posiblemente sería la matriz citoplasmática. Su aportación es relevante porque propuso que se implicaba no solo en la estructura de la célula, sino también en su movilidad, considerándola una propiedad inherente de la vida basada en contractibilidad y extensibilidad. Se debe considerar que, en el estudio de las células en la segunda mitad del siglo XIX, las técnicas aún imperfectas producían artefactos. Tales artefactos impedían distinguir entre la estructura

del protoplasma vivo y la presencia de coagulaciones artificiales que se plasmaban en estructuras fibrosas dentro de las células, posiblemente implicando elementos del citoesqueleto. Estas observaciones condujeron a proponer en el organismo de la existencia de una unidad protoplasmática fibrosa continua, donde el tejido nervioso y muscular constituirían modificaciones locales de la red general. Por tanto, impedían una asimilación de una teoría celular que designaba a las células como unidades independientes.



Figura 11. Gregor Mendel. Ciudad del Vaticano (1984), catálogo Unification n.º 749.

Curiosamente, el nombre del citoesqueleto se establece cuando se estudia el papel del núcleo en comparación con el citoplasma en la transmisión de los caracteres hereditarios. Edwin G. Conklin (1863–1952), basándose en sus experimentos en oocitos y el desarrollo embrionario, asignó un papel importante al citoplasma en la transmisión hereditaria. En la misma línea, el embriólogo francés Paul Wintrebert (1867–1966) especificó la existencia de una red elástica y resistente que mantiene la organización del material interno en el oocito, introduciendo el término de *citoesqueleto* (*cytosquelette*) para denominar lo que Conklin había llamado “espongioplasma”.

Durante bastante tiempo, el movimiento celular estuvo considerado originado por la tensión de la superficie celular, hasta que a comienzos del siglo XX se reconsidera la teoría de la contractibilidad sugerida por Dujardin. La comprensión del movimiento celular avanzaría gracias a estudios en química de coloides, que permitían indagaciones que no eran posibles con los microscopios. También contribuyeron estudios en organismos unicelulares móviles, donde se establece la existencia de viscoelasticidad en el citoplasma y sus transformaciones drásticas en el movimiento celular. Joseph Needham (1900–1995) hizo en este sentido una aportación relevante, en 1936 y 1942, describiendo que en el citoplasma existen dos sustancias, una fluida y otra formada por un entramado relativamente rígido o filamentos libres, que constituirían

el citoesqueleto. Otros altos en el conocimiento del citoesqueleto lo determinan avances en la microscopía óptica entre finales de la década de 1930 y comienzos de la de 1940. Así, aparece la microscopía de contraste de fases, que permite observar las células vivas y distinguir mejor los orgánulos en el citoplasma.

De esta forma, el suizo Albert Frey-Wyssling (1900–1988), que también fue un pionero de la biología molecular, describe unas cuerdas citoplasmáticas como constituyentes del citoesqueleto, que con su entrecruzamiento dinámico explicarían el comportamiento del citoplasma. El japonés Shinya Inoue (1921–2019) es considerado como el pionero del estudio moderno del citoesqueleto. Inoue, gracias a la microscopía de luz polarizada en las décadas de 1940 y 1950, pudo visualizar en células vivas el comportamiento del citoesqueleto en la división celular, preconizando la necesidad de una dinámica de polimerización para originar las fuerzas necesarias en el movimiento cromosómico en la mitosis. Demostró por primera vez que el huso mitótico está formado por fibras proteicas, que serían identificadas como microtúbulos gracias a la microscopía electrónica a comienzos de la década de 1950.

Por otro lado, los estudios bioquímicos harían aportaciones relevantes en el estudio del citoesqueleto, logrando el aislamiento de sus componentes moleculares. Cuando se purifica la actina y la miosina se pudo realizar la decoración de microfilamentos de actina con meromiosina pesada, permitiendo su observación al microscopio electrónico e identificar su estructura polarizada. Huxley, gracias a sus hallazgos con la microscopía electrónica de transmisión en 1953, pudo elaborar en 1954 la teoría del deslizamiento que explica la forma en la que los filamentos de actina y miosina participan en la contracción muscular. Una conclusión relevante en el estudio del citoesqueleto consistió en encontrar que la actina está presente en todos los tipos celulares y no solo en las musculares. Los avances metodológicos posteriores, como son la microscopía láser confocal, videomicoscopía y la obtención de proteínas del citoesqueleto fusionadas con fluorocromos, han permitido estudiar el comportamiento del citoesqueleto en células vivas.

En 1898, Golgi describe en algunas neuronas, como las células de Purkinje, lo que denominó el aparato reticular interno, hoy conocido como el aparato o complejo de Golgi. Tardó bastante tiempo en asumirse la existencia real del aparato de Golgi y conocer su función. Numerosos investigadores contemporáneos intentaron identificar la estructura que describió Golgi, sin lograr obtener resultados consolidables con las técnicas de tinción disponibles. Ramón y Cajal lo identificó años antes de Golgi, pero al no poder

reproducir de nuevo su hallazgo consideró inoportuno divulgarlo. Otro gran obstáculo para su aceptación fue la incapacidad de observarlo en células vivas. Por ello, hasta 1910 no empezó a referirse a esta estructura definitivamente como el aparato de Golgi. Sería en 1945, mediante su demostración con microscopía electrónica, cuando se confirmó definitivamente su existencia.

En relación con el descubrimiento de la mitocondria, numerosos investigadores en el siglo XIX fueron capaces de percibir pequeñas partículas en el citoplasma que podrían ser estos orgánulos. El histólogo alemán Richard Altmann (1852–1900) distinguió este orgánulo entorno a 1890, llamándolo “bioblasto”, quizás porque imaginaba que eran microorganismos dentro de las células. El zoólogo alemán Carl Benda (1857–1931) acuñó en 1898 el nombre *mitochondrion* (del griego *mitos*, hilo; *khondros*, gránulo), quedando posteriormente nombrado solo su forma plural,

mitochondria (mitocondria en español) (Fig. 12a). Kölliker llevó a cabo en 1857 un estudio sistemático en mitocondrias de células musculares. Las aisló y colocó en agua, comprobando cómo se hincharon, lo que le llevó a concluir que estaban rodeadas de una membrana semipermeable. En 1900, Leonor Michaelis (1875–1949) tiñó mitocondrias con el colorante vital verde de Jano, comprobando cómo el color verde desaparecía gradualmente por oxidación del colorante. En 1913, el fisiólogo alemán Otto Warburg (1883–1970) (Fig. 12b), que obtuvo el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1931 por sus estudios en la enzima respiratoria, pudo observar que las mitocondrias aisladas consumían oxígeno. A pesar de estas observaciones, el papel de la mitocondria en reacciones de oxidación-reducción no se apreció de forma general por los investigadores, que la implicaban en la transmisión de caracteres hereditarios.



Figura 12. (a) Mitocondria. Japón (1967), catálogo Sakura n.º C478. (b) Otto Warburg. Uganda (1995), catálogo Michel n.º 1604.

La función de este orgánulo no se asumió hasta que se logró aislar y purificar manteniendo su funcionalidad. Albert Claude (1899–1983) (Fig. 13a), en la década de 1940, llevó a cabo un aislamiento de mitocondrias con los primeros experimentos de fraccionamiento subcelular, pero el contenido en sales empleado para ello afectaba a la función mitocondrial, a pesar de que contenían los componentes molecula-

res de la cadena respiratoria y del ciclo de Krebs. En 1948, George Palade (1912–2008) (Fig. 13b) y sus colaboradores lograron aislar mitocondrias funcionales, en este caso usando un procedimiento de fraccionamiento en un medio con sacarosa en lugar de sal. A partir de entonces, los bioquímicos Eugene Kennedy (1928–2015) y Albert Lenninger (1917–1986) pudieron demostrar en ellas sus funciones.

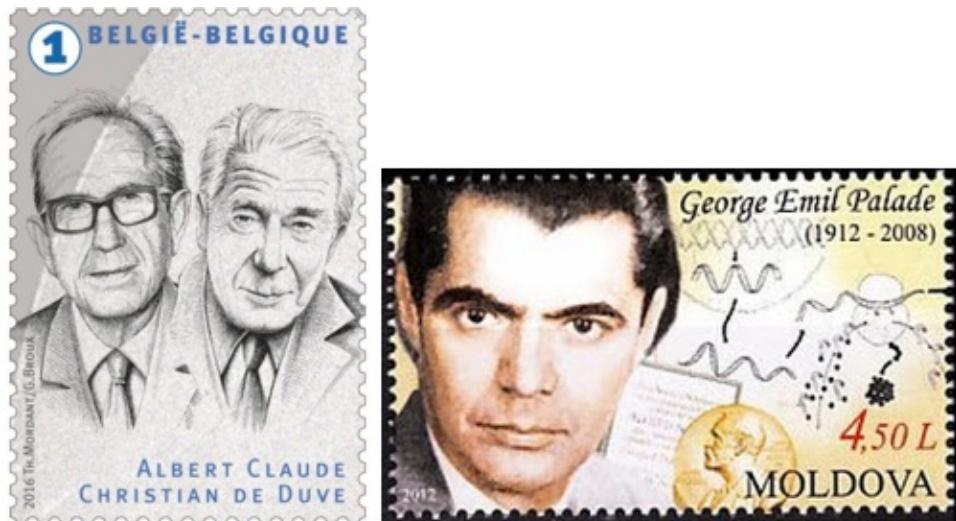


Figura 13. (a) Albert Claude y Christian de Duve. Bélgica (2016), catálogo Yvert et Tellier n.º 4609. (b) George E. Palade. Moldavia (2012), catálogo Michel n.º 811.

Respecto a los cloroplastos, su tamaño relativamente grande y color propio hizo que fuesen uno de los primeros orgánulos observados. Antonie van Leeuwenhoek (1632–1723) los observó en algas y en la primera mitad del siglo XIX se identificaron en las hojas de una amplia variedad de plantas. Al igual que para las mitocondrias, su aislamiento y colocación en una solución hipotónica posibilitó sugerir que estaban rodeados de una membrana semipermeable. Su función biológica relacionada con la fotosíntesis, con absorción de luz asociada a la producción de oxígeno, fue propuesta por Thomas Engelmann (1843–1909) mediante un elegante experimento empleando el alga *Spirogyra* y una bacteria conocida por ser atraída por el oxígeno. Esta demostración constituye un hito en la biología celular, porque fue la primera vía metabólica asignada a un orgánulo celular.

El origen de las mitocondrias y cloroplastos ha sido objeto del desarrollo de una teoría fascinante relacionada con la evolución celular. La capacidad de dividirse y autonomía de estos orgánulos fue percibida y llamó la atención a finales del siglo XIX. Así, en 1883, el botánico Andreas Schimper (1856–1901) observó la división de plastos. Altman se refirió a las mitocondrias como organismos primitivos semejantes a bacterias, sugiriendo que podrían vivir fuera de las células. En la década de 1960 se realiza un hallazgo clave cuando se demuestra que las mitocondrias y cloroplastos tienen ADN y pueden sintetizar proteínas. A partir de todos los conocimientos en los ámbitos de la biología celular, la bioquímica y la microbiología que se habían adquirido sobre las células eucariotas y procariotas, mitocondrias y cloroplastos, la bióloga Lynn Margulis (1938–2011) formula en 1967 la teoría de la endosimbiosis en su artículo *On the origin of*

mitosing cells (Sobre el origen de las células que se dividen). Según esta teoría, una especie de asociación cooperativa como una endosimbiosis subyace en el origen de las mitocondrias y cloroplastos. Una célula protoeucariota, con núcleo, adquiriría dos características, un aumento de tamaño y la capacidad fagocítica para incorporar células procariotas que serían el origen de las mitocondrias y cloroplastos. Esta teoría surgió como demasiado radical y avanzada en su época, siendo recibida con escepticismo por la comunidad científica. Décadas más tarde, la consolidación de pruebas estructurales, moleculares y genéticas ayudó a que fuese ampliamente aceptada para el origen de mitocondrias y cloroplastos.

El descubrimiento de la organización estructural y funcional de la célula puede considerarse que determina el origen de la biología celular moderna. Tuvo lugar gracias a las aportaciones del rumano-americano Palade, el belga-americano Claude y el belga Christian de Duve (1917–2013) (Fig. 13a), llevándolos a obtener por ello el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1974.

Possiblemente Charles Garnier fue quien observó por primera vez el retículo endoplasmico, en 1897, al microscopio óptico y sin asignarle una función específica. Su estructura y función fue dilucidada por Porter, Claude y Palade a finales de la década de 1940, combinando la microscopía electrónica con una técnica bioquímica novedosa, al fraccionamiento celular. Este último procedimiento implicaba una homogenización de las células, es decir, su fragmentación, seguida de una centrifugación que permitía aislar, en función de la velocidad de sedimentación, los diferentes componentes celulares. En cada fracción se podrían estudiar las reacciones bioquímicas

e identificar los orgánulos relacionados mediante la microscopía electrónica. Gracias a estas metodologías, el periodo entre 1940 y 1960 puede considerarse como el más fértil en descubrimientos sobre la anatómía funcional de la célula. Claude, Porter y Ernst Fullam fueron los primeros en describir, usando el microscopio electrónico, en células intactas sin homogenizar, la presencia de un retículo extenso con forma de encaje. Por otro lado, Claude logró obtener las fracciones celulares que contenían pequeñas partículas membranosas que llamó microsomas, sin asociar aún al retículo endoplásmico. Palade hizo un avance sustancial cuando pudo obtener las fracciones celulares usando un nuevo medio con sacarosa, donde los orgánulos aislados seguían siendo funcionales. De forma paralela, la microscopía electrónica iba aportando conocimientos que van a ser esenciales. En la década de 1950, varios microscopistas, entre los que se incluyen Palade y Porter, hacen avances en el procesamiento de muestras para microscopía electrónica y aportan una gran cantidad de descripciones sobre la ultraestructura celular. Entre ellas, en 1954, destaca la descripción del retículo endoplásmico en varios tipos celulares. Poco después, Palade descubre con el microscopio electrónico los ribosomas en sus formas libres en el citosol y asociados al retículo endoplásmico. Más tarde, Palade y sus colaboradores determinaron que los microsomas provenían del fraccionamiento del retículo endoplásmico. También purificaron ribosomas libres, para llegar a demostrar que sintetizan proteínas que a su vez pueden acumularse en el retículo endoplásmico antes de pasar a las vesículas de secreción. En 1960, Palade, junto con su colaborador James Jamieson, logra descifrar cómo es todo el proceso de secreción proteica mediante otra técnica novedosa, la autoradiografía, desarrollando experimentos de pulso-caza en secciones de tejido pancreático. De esta forma lograron trazar la trayectoria de las proteínas sintetizadas, desde los ribosomas al retículo, pasando después por el aparato de Golgi y llegando a las vesículas de secreción. David D. Sabatini, usando microsomas en el laboratorio de Palade, pudo demostrar que las cadenas polipeptídicas que nacen de los ribosomas, en el curso de su elongación, se insertan en la membrana del retículo endoplásmico y se descargan en su interior. Este hallazgo evidencia que en las cadenas polipeptídicas existen péptidos que funcionan como señal para el destino subcelular de las proteínas (Fig. 14a). Los estudios en este sentido del biólogo celular y molecular alemán Günter Blobel (1936–2018) (Fig. 14b) le llevan a proponer, en 1971, la hipótesis de la señal. Por sus estudios en relación con el destino de proteínas, Blobel obtendría el Premio Nobel en Fisiología y Medicina en 1999. Estos descubrimientos abrirían un nuevo campo de investigación sobre el tráfico intracelular de vesículas, donde destacan las aportaciones de los biólogos celulares James Rothman (nacido en 1950), Randy Schekman (nacido en 1948) y Thomas Südhof (nacido en 1955), que les hicieron merecedores en 2013 del Premio Nobel en Fisiología y Medicina.

larse en el retículo endoplásmico antes de pasar a las vesículas de secreción. En 1960, Palade, junto con su colaborador James Jamieson, logra descifrar cómo es todo el proceso de secreción proteica mediante otra técnica novedosa, la autoradiografía, desarrollando experimentos de pulso-caza en secciones de tejido pancreático. De esta forma lograron trazar la trayectoria de las proteínas sintetizadas, desde los ribosomas al retículo, pasando después por el aparato de Golgi y llegando a las vesículas de secreción. David D. Sabatini, usando microsomas en el laboratorio de Palade, pudo demostrar que las cadenas polipeptídicas que nacen de los ribosomas, en el curso de su elongación, se insertan en la membrana del retículo endoplásmico y se descargan en su interior. Este hallazgo evidencia que en las cadenas polipeptídicas existen péptidos que funcionan como señal para el destino subcelular de las proteínas (Fig. 14a). Los estudios en este sentido del biólogo celular y molecular alemán Günter Blobel (1936–2018) (Fig. 14b) le llevan a proponer, en 1971, la hipótesis de la señal. Por sus estudios en relación con el destino de proteínas, Blobel obtendría el Premio Nobel en Fisiología y Medicina en 1999. Estos descubrimientos abrirían un nuevo campo de investigación sobre el tráfico intracelular de vesículas, donde destacan las aportaciones de los biólogos celulares James Rothman (nacido en 1950), Randy Schekman (nacido en 1948) y Thomas Südhof (nacido en 1955), que les hicieron merecedores en 2013 del Premio Nobel en Fisiología y Medicina.

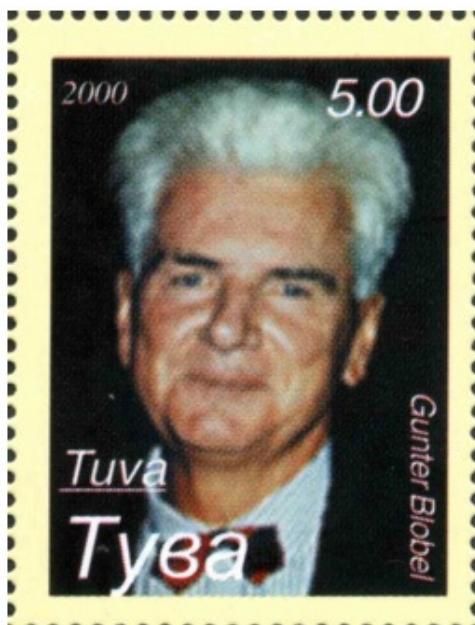


Figura 14. (a) Ribosomas. Israel (2011), catálogo Michel n.º 2183. (b) Günter Blobel. Tuva (2000), sello sin catalogación oficial.

El descubrimiento de los lisosomas por de Duve destaca por sus condiciones particulares y casuales. De Duve (Fig. 13a) y sus colaboradores, a principios de la década de 1950, pudieron identificar las propiedades bioquímicas de los lisosomas antes de que ellos mismos pudiesen reconocerlos con microscopía electrónica. Estudiando la urato oxidasa, permitió a de Duve identificar una nueva fracción subcelular diferente a la lisosomal. En esa fracción también se encontraban otras enzimas oxidativas como la catalasa que rompe el peróxido de hidrógeno, por lo que denominó *peroxisoma* al nuevo orgánulo que las contiene. Los peroxisomas fueron identificados mediante microscopía electrónica como pequeñas vesículas esféricas y por ello también se llamaron microcuerpos. Como para el caso de los lisosomas, su identificación definitiva se hizo mediante histoenzimología para detectar la catalasa con microscopía electrónica.

El uso de la microscopía electrónica de transmisión ha sido esencial para entender la estructura y organización de las membranas internas de la célula. La existencia de membranas celulares fue postulada a finales del siglo XIX por Karl von Nageli (1817–1891), Ludwig Pfeiffer (1805–1877) y Ernst Overton (1865–1933) en células vegetales, que las consideraron con capacidad de regular el paso de materiales entre el interior y exterior celular. A este respecto, en la década de 1890, Overton dedujo su naturaleza lipídica al observar que sustancias solubles en lípidos entranban en las células. Irving Langmuir (1881–1957) (Fig. 15), que recibió el Premio Nobel de Química en 1932

por sus investigaciones en la química de superficies, dedujo que la membrana plasmática del eritrocito contenía una cantidad de fosfolípidos que ocupaba el doble de su superficie. Por esta razón, Evert Gorter (1881–1954) y François Grendel, en 1920, proponen que los fosfolípidos debían constituir una bicapa que separase dos ambientes acuosos dentro y fuera de la célula.

En 1925, Hugh Davson (1909–1996) y James Danielli (1911–1984) sugieren que la membrana plasmática no solo debe contener lípidos sino también proteínas y que las proteínas estarían por fuera de la bicapa lipídica. Con la microscopía electrónica se reveló que también existían otras membranas celulares, como la del retículo endoplásmico, en la envoltura nuclear y en mitocondrias y cloroplastos. La observación al microscopio electrónico de las membranas celulares por J. David Robertson sirvió para postular la existencia de una estructura trilaminar común. Sin embargo, cuando Robertson estudió la membrana en la mielina le indujo a proponer que el modelo de Davson y Danielli era correcto en cuanto a la disposición periférica de las proteínas. La aplicación de la crio fractura y la microscopía electrónica pondría en evidencia la existencia de proteínas que atravesarían la bicapa, refutando la concepción de Davson y Danielli. Definitivamente, el biólogo celular Seymour Singer (1924–2017) y el bioquímico Garth Nicolson (nacido en 1943) expondrían en 1972 el modelo mo saico fluido para explicar la organización molecular de las membranas celulares.

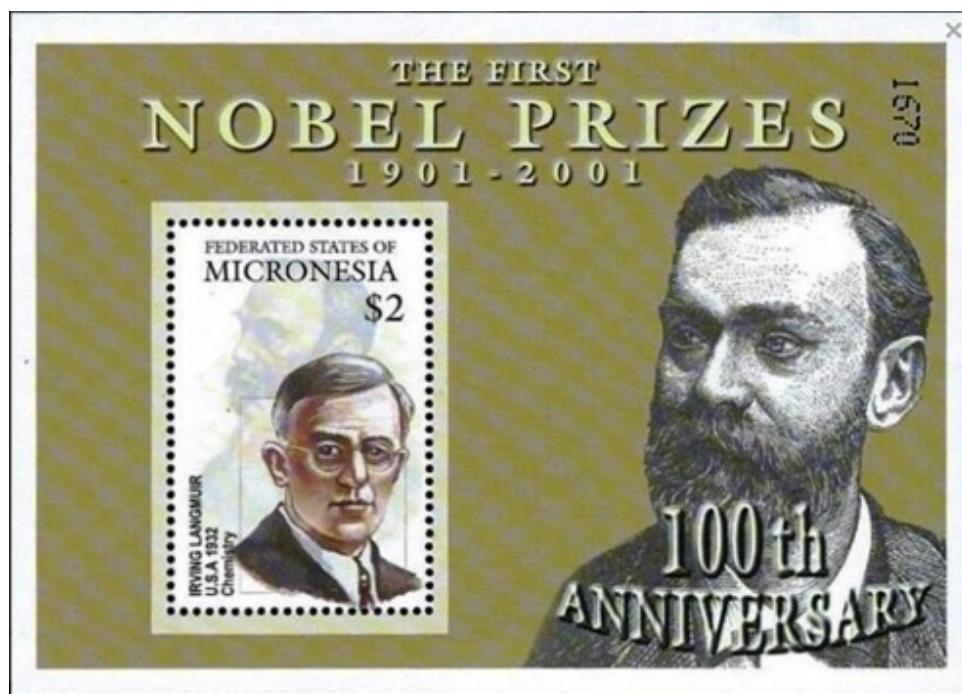


Figura 15. Irving Langmuir. Estados Federados de Micronesia (2001), catálogo Michel n.º HB 98.

Ámbito y política editorial

La revista *Encuentros en la Biología* (ISSN 1134-8496) es una revista de divulgación científica con carácter interdisciplinar, está editada por la Universidad de Málaga y publica periódicamente (primavera, verano, otoño, invierno) aquellas contribuciones originales que se enmarcan en un ámbito de encuentro entre las ciencias biológicas y las demás fuentes de conocimiento científico; esto es, conocimiento testado experimentalmente y avalado al menos por una fuente primaria de documentación. Aceptará también la edición de biografías de autores relevantes, de reseñas de libros y trabajos especializados, de imágenes para la portada, la sección «La imagen comentada» y otras secciones especializadas, así como noticias, comunicaciones y eventos relacionados con la biología. La editorial valorará positivamente la contribución de los trabajos en un formato ameno y accesible para estudiantes y profesores de todas las áreas de la biología, al igual que la presentación de las últimas novedades científicas en este área.

Encuentros en la Biología es un foro de difusión abierto para todas aquellas personas que estén interesadas en enviar sus aportaciones. Las contribuciones así presentadas deberán ajustarse a la política editorial y a las normas que a continuación aparecen como «Instrucciones para los Autores». La revista se reserva el derecho a realizar cuantas modificaciones en forma y diseño estime oportunas.

Instrucciones para los autores

1. Todas las contribuciones serán inéditas o contarán con la autorización expresa del organismo que posea los derechos para su reproducción, en cuyo caso la edición incluirá la referencia de su autoría. Los manuscritos recibidos podrían revisarse con medios técnicos para detección de plagios.
2. Cada contribución constará de un título, el nombre completo del autor o autores, su afiliación (institucional, académica o profesional) y correo electrónico. Para distinguir la afiliación de diferentes autores utilice símbolos (*, †, ‡, §, ¶, etc.) después del nombre de cada uno.
3. El documento se puede enviar en formato txt, rtf, sxw/odt (OpenOffice/LibreOffice), doc/docx (MS-Word) o tex (L^AT_EX). Manuscritos largos pueden dividirse en varias partes que aparecerán en números distintos.
4. Los nombres de las proteínas se escribirán en mayúsculas y redondilla (ABC o Abc). Los de genes y especies aparecerán en cursiva (ABC, *Homo sapiens*). También se pondrán en cursiva los términos que se citen en un idioma distinto al castellano.
5. Los autores que no sean castellanohablantes pueden remitir sus manuscritos en inglés. Una vez aceptado, el equipo editorial elaborará un resumen en castellano.
6. Las tablas, figuras, dibujos y demás elementos gráficos deberán adjuntarse en ficheros independientes. Cuando sea posible, utilice el formato vectorial no propietario pdf, svg, eps o ps. En caso de fotografías o figuras tipo *bitmap* se pueden enviar en formato jpg, tif o png con una resolución mínima de 300 ppp. Existe la posibilidad de incorporar breves animaciones en formato gif a baja resolución.
7. Las referencias bibliográficas se citarán dentro del propio texto, numeradas por orden de aparición, entre corchetes en superíndice^[1]. Al final del mismo, se incluirá la sección de *Bibliografía* o *Referencias* de acuerdo con la norma APA.
Si hay más de dos autores, se citará el primero seguido de «y otros».
Si el texto principal no incluye referencias bibliográficas, se ruega a los autores que aporten 3-4 referencias generales «para saber más» o «para más información».
8. Se anima a contribuir a la sección *la imagen comentada* con imágenes originales o de libre distribución (300 ppp de resolución como mínimo) acompañadas en documento aparte con un breve comentario de unas 300 palabras relacionado con la misma (descripción, información, técnica, etc.).
9. Se considerará cualquier contribución para las distintas secciones de la revista.
10. Envío de contribuciones: el original se enviará por correo a los coeditores o a cualquier otro miembro del comité editorial que consideren más afín al tema de la contribución. Como último recurso, se pueden enviar por correo postal acompañados de un CD. No se devolverá ningún original a los autores.
11. La aceptación de todas las contribuciones se hará a petición de los miembros del equipo editorial, manteniendo en todo caso los coeditores la decisión final sobre la misma. También se podrá sugerir al autor mejoras formales o de contenido para adaptar el artículo al perfil de la revista. La notificación se enviará por correo electrónico al autor que figure como corresponsal.