



RASC

Real Academia
Sevillana de Ciencias

La estructura de la vegetación

discurso pronunciado por el

Ilmo. Sr. D.

Francisco García Novo

en el acto de recepción como académico numerario

el día 16 de octubre de 1989

y

contestación del académico numerario

Excmo. Sr. D.

Manuel Losada Villasante

LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

*Discurso pronunciado por el
ILMO. Sr. D. Francisco García Novo
en el acto de su recepción como Académico numerario
celebrado el 16 de Octubre de 1989.*

Magnífico y Excelentísimo Sr. Rector, Excelentísimo Sr. Presidente de la Academia de Ciencias de Sevilla, Ilustrísimos Académicos, Doctores y Alumnos de la Universidad de Sevilla, Señoras y Señores:

Constituye un honor para mi haber sido elegido Académico de la Academia de Ciencias de Sevilla y unir mi nombre y mi quehacer a los relevantes científicos que forman parte de la misma.

Una Academia es una herramienta al servicio de su comunidad que apuesta por el S. XXI creando cauces de diálogo y reflexión pausada a las nuevas ideas y descubrimientos cuando la Universidad, agitada por contradicciones y crisis estructurales, resulta con frecuencia lugar poco propicio a la reflexión profunda que el quehacer científico requiere.

Me acerco a la Academia aportando en mi Discurso de toma de posesión un tema de mi especialidad: *La Estructura de la vegetación*, ya clásico en Ecología Terrestre, al que vengo dedicando mi atención investigadora.

Pero antes de comenzar, quiero dar testimonio de quienes me han orientado o acompañado en mi camino.

En primer lugar, mi padre, Francisco GARCIA DIAZ, Doctor en Ciencias que me enseñó a sentir la Naturaleza como nuestra raíz profunda y a comprenderla con las herramientas del número y la medida.

Mis ideas biológicas y mis conocimientos de Ecología se han enriquecido con el trato continuado de cuatro grandes maestros: Fernando GONZALEZ BERNALDEZ, hoy en la Universidad Autónoma de Madrid; Pedro MONTSERRAT RECODER, del Instituto Pirenaico de Ecología; Robert M. CRAWFORD de la University of St. Andrews y José MALATO BELIZ de la U. de Evora.

Pero igualmente he recibido las ideas y experiencias descubriendo con mis colaboradores esos tramos de la ecología de la vegetación que juntos hemos iluminado en la investigación. Los componentes de los equipos pueden tener

diferente papel pero el resultado de la colaboración alcanza cotas que por separado les estarían vedadas. Me encuentro como un eslabón en una cadena de científicos que han cuestionado el significado de la vegetación en el contexto de la Naturaleza.

Y este es el resultado de mis reflexiones.

INTRODUCCION

Para un biólogo, la naturaleza es una prodigiosa trama de misterios que con unas bases aparentemente simples de energía y materiales crea, mantiene y rediseña millones de organismos. Salta sobre el espacio y sobrevive al tiempo. Recibe el cambio y empleándolo como motor gesta en si transformaciones que comenzando en elementales estructuras precelulares han llegado hasta nosotros.

Tan rico bagaje desconcierta a los científicos que juegan a explicarla encerrándola en leyes y modelos. Cada aportación que eleva nuestro punto de vista y aumenta la comprensión del mundo natural, sirve también para avizorar paisajes desconocidos de la Naturaleza. Nuestros vehículos en esta exploración, los instrumentos que permiten recorrerla, marcan hitos en la comprensión que el hombre tiene de si mismo y de la sociedad mostrándole otras tantas imágenes inéditas. El microscopio, el espectrofotómetro, el ordenador ha cambiado nuestro modo de vernos. Parafraseando a G.E. HUTCHINSON (1965), el Teatro del Mundo comienza un Acto de su Comedia Evolutiva cada vez que un nuevo vehículo instrumental irrumpe en el escenario y conduce a los científicos hasta un nuevo mundo interior.

Acostumbrados a esta era de los descubrimientos que enriquece nuestro siglo cuesta imaginar otra anterior, estática, donde el pensamiento inquisitivo estaba alejado de la Naturaleza y esta se encerraba en cosmogonías. Pero un contrapunto de incertidumbre lastra nuestra época porque la rica dinámica de la investigación abre perspectivas inquietantes a la sociedad y señala cercanos peligros de escala inédita que ponen sitio a la biosfera y al fenómeno de la vida en sí.

Luces y sombras del investigador, grandeza y responsabilidad del Aprendiz de brujo; umbrales de una era cuando una especie nacida de la Naturaleza aspira a contralarla y esta preparándose para llevarlo a cabo.

Retomando el hilo, la Naturaleza ¿cómo se organiza?. Abandonada la *Causa Finalis* aristotélica, ha de buscarse dentro la base de una organización tan adecuada como la natural. Un físico se hacía una pregunta semejante ante la estructura electrónica del átomo tratando de describir la trayectoria del electrón partiendo de la dinámica clásica de los cuerpos celestes. Y se contestaba " *debe ser muy simple porque el electrón sabe seguir su órbita sin vacilación* ". El modelo era inadecuado y la solución no se encontraba en aquella dirección, pero la reflexión era válida. Si el electrón "sabe"... es que la pregunta está mal formulada. Se ha dicho que la Naturaleza es un gran libro de respuestas y compete a los científicos aprender a plantearle las preguntas.

Y volviendo a la formulada antes. La Naturaleza ¿cómo se organiza?. No son

tan simples como los electrones pero los organismos están en número formidable: 15-20 millones de especies, y una supervivencia de unos 3.800 millones de años. Deben existir algunas claves de organización simples y eficaces capaces de hacer persistir con éxito tantos organismos.

Al formular las preguntas, sentando nuestras hipótesis de trabajo, nos cuesta despegarnos de una Naturaleza en cuyo seno nos hemos forjado y con ese alejamiento deslindar claramente los problemas. El mundo natural que rodea nuestro quehacer otorga a los naturalistas una cercanía envidiable pero no siempre la distancia necesaria. El análisis causal queda sesgado por la experiencia vital de un organismo peculiar, el hombre, sus demandas y limitaciones. Las ampliaciones a nuestros sentidos que los instrumentos proporcionan, la capacidad de relación, cálculo y análisis de nuestros auxiliares electrónicos se han constituido en vehículo y medio de nuestras investigaciones en la Naturaleza. Nos ayudan también a situarnos fuera, como espectadores atentos reflexionando sobre el proceso natural.

Los científicos nos planteamos rara vez las cuestiones más profundas de nuestra investigación aunque se proyecten cada día en nuestro abordaje de los problemas. Si me preguntara lo que me intriga más de la Naturaleza, (Diversidad, Transformación, Persistencia, Regulación, Organización) probablemente respondiera regulación. Quizá este interés haya guiado mi trayectoria investigadora llevándome hasta la Ecología.

Probablemente esta serie de conceptos cargados de antropocentrismo atisban apenas la pujante realidad del mundo natural en el que estoy inmerso y no tengan relación con mi actividad. Quizá ambas visiones no se excluyan mutuamente.

1.- CIENCIA, ECOLOGIA, VEGETACION.

Los cambios profundos que el desarrollo de la ciencia ha impreso en nuestra sociedad, han tenido en el S XX nombres propios en la Física Atómica, la Genética y Biología Molecular y la Ecología. En los tres casos la sociedad se ha visto permeada por los hallazgos de estas disciplinas que desbordando el marco del laboratorio han impregnado la cultura y fecundado otras disciplinas científicas. Estas al incorporar los conceptos de aquellas ciencias en expansión han revolucionado su bagaje y hoy no puede hablarse de una biología molecular, en oposición a otra biología porque toda ella es molecular, como es también evolutiva y ecológica.

El despegue de la Ecología tuvo lugar después de la Segunda Guerra Mundial espoleada por las demandas de una sociedad que se industrializaba y consumía recursos a pasos agigantados. Expresión del pensamiento de muchos ecólogos, y naturalistas se desarrolla simultáneamente la conservación que encuentra una gran acogida en la sociedad urbano-industrial y es tomada como bandera por grupos inconformistas que encuentran vacío de contenido el ideario de la sociedad de postguerra y su boom industrial.

Crisis de recursos, contaminación y degradación del entorno, conciencia de

las limitaciones del modelo industrial expansivo, plantean un conjunto de urgentes demandas sobre los científicos de Naturaleza. Las cuestiones se presentan en un ámbito que corta los límites tradicionales de las ciencias naturales: botánica, zoología, geología y exige respuestas integradas a problemas globales.

Los ecólogos marinos y terrestres estaban ya familiarizados con el trabajo integrado al estudiar los organismos (animales, vegetales) y su medio (sustratos, clima). Disponían de modelos conceptuales de sus interacciones y de amplio bagaje metodológico. Los problemas que iban surgiendo no eran sustancialmente distintos de los que se venían abordando en los medios académicos salvo por la escala y (quizá) por la repercusión humana y social.

MöBIUS al describir el banco de ostras en 1877 en una de las primeras publicaciones "ecológicas" integraba todos los organismos que convivían con independencia de su categoría taxonómica. Percibe que aquellos reunidos forman una entidad (que denomina biocenosis) y que comparten "fuerzas" que les imparten pautas comunes. FORBES en 1887 interpreta el papel predominante de la estructuración del medio físico sobre los organismos destacando que un lago se comporta como un ente autónomo regulado ("microcosmos" es la palabra que aplica).

Los oceanógrafos van a disponer hacia esas fechas del primer "vehículo laboratorio" en sentido actual del término. Los navíos de las expediciones geográficas desde los portugueses y españoles del S. XV hasta el S. XIX eran un transporte de apoyo o un museo móvil de piezas heterogéneas como amargamente lamenta el Capitán Robert FITZROY ante la acumulación de materiales aportados al *BEAGLE* por C. DARWIN. Por el contrario el *CHALLENGER* en su expedición de 1872-76 recorre los mares como un laboratorio flotante donde un grupo de científicos en estrecha colaboración sienta las bases del conocimiento moderno de los océanos. Corrientes, temperatura, salinidad, organismos pelágicos, demersales y de fondos marinos aparecen como elementos en interacción dentro de la trama estructurada. El carácter integrador de la ciencias ecológicas se impone con vigor a la tradición analítica que orientaba las Ciencias Naturales.

Los ecólogos terrestres tardaron en incorporar síntesis semejantes a los acuáticos porque la tradición de otras ciencias era muy vigorosa. Botánicos, forestales, agrónomos, zoólogos, geólogos, habían desarrollado frentes independientes. Por ello los progresos van a producirse desconectados para ir lentamente integrándose en un cuerpo conceptual propio que al cabo delimitará la nueva ciencia ecológica. Las Universidades y Centros de Investigación planificados en torno a las antiguas divisiones perpetuaban las diferencias y frenaban los desarrollos integrados manteniendo la provisión de cátedras o creación de facultades con la división artificial de la Naturaleza que ha llegado hasta nosotros.

Los avances en ecología de los animales, vegetación, limnología y oceanografía no fueron compartidos inicialmente reiterándose iguales hallazgos en diferentes clases de organismos. Esta heterogeneidad ha resultado muy creativa y la etapa de las grandes síntesis ecológicas a partir de los años 50 de este siglo dispuso de un gran caudal conceptual e informativo desarrollado separadamente

que ha permitido la expansión de las ciencias ecológicas a la que asistimos. Vale la pena citar algunos ejemplos.

Los zoólogos habían descubierto las reglas térmicas como leyes morfológicas: regla de BERGMANN (1847) para homeotermos según la cual los individuos de una especie son mayores cuanto menor es la temperatura de su medio; regla de ALLEN: el tamaño relativo de patas y apéndices de los homeotermos disminuye al bajar la temperatura; regla de JORDAN: disminución de el número de vértebras de los peces con el incremento de temperatura del agua.

Hoy se conoce que representan casos particulares de adaptación del metabolismo y que expresan un fondo único de respuestas.

El estudio de comunidades de animales confinadas, estresadas o simples permitió interpretar su estructura: ELTON, (1927) en el Spitzsberg; o las relaciones con factores ambientales (ANDREWARTHA y BIRCH, 1954; ANDREWARTHA, 1961). La controversia de estos autores que trabajaban en medios inestables con otros de medios estables (LACK, 1966) sobre la dinámica poblacional contribuyó notablemente a comprender los procesos de regulación demográfica que se han integrado paulatinamente en los de organización del ecosistema (por ejemplo HUTCHINSON, 1978).

La limnología parte de la ventaja inicial de un medio confinado y un tipo de estudios con pocos antecedentes donde las medidas físicas y químicas fueron sentidas necesarias desde una fase temprana. FOREL, que acuña el nombre de Limnología, publica un monumental tratado sobre el Lago Lemán (1892-1904) integrando todos los conocimientos disponibles sobre la masa de agua incluida la meteorología, etc. Desde entonces se ha desarrollado el interés especialmente en el N de Europa. En 1935 eran ya un centenar las estaciones limnológicas en funcionamiento (MARGALEF, 1983, pp 4). THIENEMAN o HUTCHINSON son probablemente las figuras más relevantes de este siglo. El influjo del segundo y su prolífica escuela, con su tratado (1957-67) ha remodelado la limnología actual con gran trasvase de ideas sobre la ecología y la biología evolutiva.

La exploración de medios peculiares, o confinados, (como las islas, cuevas, lagunas) permitió la detección de modelos y el trasvase de conceptos de un tipo de sistema a otro. Es ilustrativo de este intercambio que una de las primeras figuras entre los naturalistas españoles, Emilio Huguet del VILLAR haya desarrollado entre nosotros la Edafología, Limnología y Geobotánica (1929).

TANSLEY en 1935 acuña "*ecosistema*" como abreviatura de sistema ecológico (ecological system). Lo hace en el contexto de los sistemas termodinámicos de donde toma prestado el término. La trasposición a la Física de la unidad básica de los sistemas naturales ha tenido gran importancia en el desarrollo reciente de la ecología. Representa el último paso en el camino iniciado por MÖBIUS para superar las barreras taxonómicas. Situada la unidad funcional en aquella disciplina que cuantifica la materia y la energía, ha facilitado el marco conceptual para tratar los problemas globales que la sociedad demandaba. El concepto de TANSLEY ha levantado polémicas recurrentes en su aplicación desde

quienes lo acusan de palabra hueca a quienes lo emplean como paradigma de la biosfera articulándolo en la Teoría de los Sistemas Generales de Von de BERTALANFFY (1945) y sus seguidores¹. La controversia recogida años atrás en una serie del *American Naturalist* tras el provocador artículo de ENGELBERG y BOYARSKY (1979) negando la validez del ecosistema, incluía respuestas de McNAUGHTON y COUGHENOUR (1981); KNIGHT y SWANEY (1981); PATTEN y E. ODUM (1981); JORDAN (1981).

El empleo por LINDEMAN del análisis de flujos energéticos y tróficos a través de un ecosistema en 1942 iluminó una promisorio vía de análisis funcional de los ecosistemas. Tomando como hilo conductor la energía o la materia, sean elementos o moléculas, se puede interpretar el intercambio energético exterior y el trasvase y regulación internas entre subsistemas (ODUM, 1957). Los estudios a nivel de cuenca (tipo Hubbard Brooks de LIKENS y otros, 1985) han ofrecido el modelo de intercambios de ecosistema abriendo el camino a los modelos globales. La información recolectada durante el PBI (Programa Biológico Internacional) permitió empezar a barajar cifras a escala de la biosfera con precisión y disponer de estimas y cartografías de biomasa, productividad primaria, secundaria, etc. (RODIN y BAZILIEVICH, 1966; LIETH, 1973; LIETH y WHITTAKER, 1975). Frente a las tendencias sintéticas apuntadas, el énfasis en el individuo ha permitido obtener una visión complementaria de los procesos ecológicos. Aunque los modelos demográficos son antiguos y los de competencia (LOTKA, 1925; VOLTERRA 1926; GAUSE, 1934) ya estaban disponibles en el primer tercio de siglo, el desarrollo de la ecología demográfica fue lento hasta la integración con otras ramas (trófica, recursos) (HARPER, 1974; HUTCHINSON, 1978).

Los ecólogos animales estudiando la utilización de los recursos tróficos saltaron al concepto más genérico de recurso y su reparto reelaborando los modelos de competencia. Este énfasis neodarwinista pasó casi desapercibido a los ecólogos de la vegetación hasta la aparición del libro de HARPER *Population Biology of Plants* (1977) que ha supuesto una revolución en la ecología vegetal.

Las aportaciones de la ecología a la gestión de los recursos naturales se han desarrollado en varias direcciones. La restauración y gestión de los ecosistemas para su conservación junto al seguimiento de los procesos de cambio donde estamos inmersos. (WATT, 1968; DUFFEY y WATT, 1971; CHADWICK y GOODMAN, 1975; BRADSHAW y CHADWICK, 1980). Se fomenta la creación de Parques Nacionales, Reservas y áreas protegidas y el establecimiento de programas mundiales de protección (*Estrategia Mundial de la Conservación*, 1980). Heredero del PBI (Programa Biológico Internacional) UNESCO lanza en 1970 un plan específico destinado a promover el conocimiento de la biosfera bajo acción humana denominado *Man and Biosphere* (MAB). Se ha extendido por el mundo con gran éxito desde entonces significándose entre las iniciativas desarrolladas la creación de Reservas de la Biosfera (que hoy suman unos 400), Proyectos de Investigación (INFOMAB, 1983), publicaciones y reuniones de expertos. El libro de DI CASTRI y otros (1980) describe el

1. Que ya en sus primeras formulaciones había sido cuestionada por los ecólogos (EGLER, 1934).

desarrollo del MAB durante los primeros 10 años del programa.

Otros esfuerzos ambientales de ámbito internacional incluyen el SCOPE, Scientific (omittee on the Problems of the Environment) establecido en 1969 y especializado en proyectos de investigación, reuniones y comités de expertos y publicaciones de revisiones de temas integrados de índole ambiental. La sensibilidad de los gobiernos por la protección y conservación de sus recursos ha conducido a la creación de la Agencia PNUMA de la ONU, la firma de los Convenios de Barcelona (1973) sobre el Mediterraneo, Berna (1979) sobre espacios protegidos, Bonn (1976) sobre especies migratorias, Ramsar (1971) sobre zonas húmedas, Viena (1985) sobre la capa de Ozono, Washington (1973) sobre comercio de especies en peligro de extinción y la reciente Declaración de la Haya (1989) de 23 Jefes de Estado y de Gobierno sobre el futuro de nuestra biosfera amenazada.

El desarrollo progresivo de una legislación ambiental y la creación de espacios protegidos constituyen un fruto social de la Ecología y pone de relieve el profundo impacto de esta ciencia en la actualidad que, como escribe LOVE-LOCK (1979) en *Gaia*, ofrece " *una nueva visión sobre la vida terrestre*".

2.- EL ESTUDIO DE LA VEGETACION.

La vegetación es el aspecto más patente del ecosistema terrestre y elemento sustancial del paisaje en nuestras latitudes. Su dinamismo escaso frente a la biocenosis animal le confiere un papel estructurador y la dependencia topográfica la relaciona de cerca con suelo y clima. A nivel de especies sorprende su heterogeneidad con tipos casi monoespecíficos en algunos bosques de coníferas o vegetación estresada (piornales cacuminales, vegetación de desierto cálido, vegetación de arenas). En el extremo opuesto la selva tropical presenta centenares de especies arbóreas y en los pastizales de dehesa de la Península se pueden encontrar riquezas específicas de hasta 45 spp/m² (MARAÑÓN, 1987). Los fustes del bosque pueden elevarse 30 o 40 m sobre el suelo separando el vuelo que retiene la radiación y reduce el CO₂ atmosférico transfiriendo energía al resto del sistema (troncos, y raíces, suelo, animales, microorganismos). Las biomásas pueden elevarse a más de 10 Kg/m² con apenas 0,1 % de biomasa animal (GODRON, 1984; GARCIA NOVO, 1984). En el extremo opuesto los pastos ralos de litosuelos, el matorral enano de zonas áridas se eleva 162 dm y presenta biomásas muy modestas inferiores a 0,1 Kg/m² (WALTER, 1980). El control ambiental del bosque es intenso (radiación, viento, humedad, ROLLET 1980), frente al casi inexistente del segundo.

Esta multiplicidad formal ha favorecido interpretaciones diferentes que han desembocado en escuelas propias.

El desarrollo de la sistemática linneana permitió disponer de un sistema sencillo para identificar y denominar especies abriendo paso a estudios comparativos entre áreas. Se observaba en la Naturaleza que las especies se presentan asociadas entre sí y a combinaciones ambientales definidas y que los

caracteres de las plantas muestran correspondencia con aquellos, predominando la semejanza formal frente a la afinidad taxonómica o evolutiva.

Alexander von HUMBOLDT y su compañero el botánico BONPLAND realizan la primera síntesis mundial de éste fenómeno presentando evidencia de la concordancia entre vegetación y paisaje: altitud, geomorfología, clima. La reveladora evidencia acumulada y el propio éxito científico y personal de HUMBOLDT fomentaron esta escuela que se llamó fisiognómica y tuvo su auge en Centro Europa. BROCKMANN JEROSCH y RÜBEL (1912) son los representantes máximos de ésta línea científica que se agota en su aspecto morfológico pero dará paso a otros desarrollos como los biogeográficos o los climáticos. Aquellos adquirieron pronto un sello genético y evolutivo convergiendo hacia biología básica. Los segundos exploraron las relaciones entre organismo y ambiente.

Las conexiones entre clima y vegetación despertaron interés tempranamente. GRISEBACH (1872) describe la vegetación mundial en categorías relacionadas con el clima. Por su parte el método de clasificación de los climas de KÖPPEN (1931) trasluce aún su origen en tipos relacionados con la vegetación; simétricamente, la clasificación de EMBERGER (1954) es biogeográfica.

Otro aspecto de la relación con el clima relacionada con las escuela fisiognómica es el estudio de las formas (life forms) de crecimiento de las plantas. DU RIETZ DURIETZ, (1931) y RAUNKIAER (1934, 1937), establecen una clasificación basada en el grado de protección de las yemas de la planta. Los árboles (*fanerófitos*) las presentan sobre las ramas, elevadas sobre la superficie del suelo. Pueden tener las yemas sin protección, dotadas de escamas protectoras, y de follaje deciduo. Los *caméfitos*, presentan menor porte y las yemas más cercanas al suelo. *Hemicriptófitos*, con yemas a nivel del suelo y la parte aérea de la planta muriendo en la estación desfavorable. *Criptófitos*, con las yemas enterradas (geófitos) encharcadas o sumergidas. *Terófitos*, anuales que cierran el ciclo en una estación de crecimiento persistiendo como semillas. Esta clasificación de base estructural ofrecía la posibilidad de ensayar triplicaciones no sistemáticas estableciendo "espectros" de formas biológicas interpretables en relación con los factores ambientales. A medida que estos se vuelven desfavorables el porte de la planta se reduce y la protección de sus yemas aumenta. A nivel biogeográfico y de los grandes tipos de clima la correspondencia es clara. Revisiones de la clasificación se encuentran en ELLEMBERG y MULLER - DONMBOIS, (1967) y nuevas propuestas en BARKMAN (1988).

Otra línea de investigación de carácter ambiental se desarrolla en la vegetación y acaba por imponerse como la más "ecológica" en el sentido actual de la expresión. DRUDE (1913) y WARMING (1909); WARMING y DRUDE (1913) basan su clasificación e interpretación de la vegetación en las características ambientales. H. WALTER, ha desarrollado hasta la actualidad este tipo de síntesis ecofisiológica de la vegetación a escala global (1964-68; 1980). Relacionada con esta escuela ambiental se desarrolla en el Norte de Europa y en países de habla inglesa una aproximación experimental. La idea del seguimiento de experimentos estaba bien

establecida en Gran Bretaña donde se inició el Rothampsted Experiment en 1856 (THURSTON, 1969). KLAPP (1951); KNAPP (1954); ELLEMBERG (1953), inician estos estudios ecofisiológicos, defendidos con vigor por GRIME (1965). Se generalizan en Gran Bretaña: BRADSHAW, (1952) BRADSHAW et al., (1965), efectos de los metales pesados; GRIME (1977a, 1977) nutrición mineral y tipos de estrategia; PIGOTT y TAYLOR (1964); CHAPMAN (1938-39, 1960) sobre salinidad y plantas halófilas; extendiéndose hacia aspectos edáficos RORISON (1960, 1968, 1969) nutrición mineral o bioquímicos (EVANS, 1966; SLATYER, 1967; EPSTEIN, 1972, CRAWFORD, 1969, GARCIA NOVO y CRAWFORD, 1973, GARCIA NOVO, 1976. LUNDEGARDH (1966) y STAALFET (1972) resumen en sus textos muchas aportaciones de los países nórdicos dentro de la misma tendencia ecofisiológica.

En Estados Unidos la escuela forestal enfrentada a grandes extensiones arboladas poco influidas por el hombre, estudia otra escala de fenómenos en ecología de la vegetación. COWLES (1899); COOPER (1913) y CLEMENTS (1916, 1929); WEAVER y CLEMENTS (1938), describen los procesos de sucesión en los bosques que comenzando con una área desnuda culminan con el desarrollo forestal. En el modelo que proponen, el suelo es "colonizado" por las especies iniciales "pioneras", que son sustituidas por otras más "exigentes" que las desplazan en las etapas "maduras" hasta alcanzar un estado "final" que ya no varía. Se han entrecomillado los conceptos antropocéntricos en la formulación clementiana que traspone un fenómeno ecológico a la epopeya humana. La investigación ha demostrado que este modelo de sucesión primaria no es el único ni siquiera el predominante (WHITTAKER, 1951, 1953; CONNELL y SLATYER, 1977; HANES, 1971). Pero han confirmado el papel sustancial de la sucesión en los ecosistemas propiciando el desarrollo de principios generales de organización temporal en ecosistemas: MARGALEF (1968 y 1963; ODUM (1969). A veces la sucesión desde el punto de vista del individuo (DRURY y NISBET, 1973; HORN 1974; GRIME, 1977) se ha opuesto al sistémico, acusando a sus defensores de "neoclementsianos" (Mc. INTOSH, 1981).

La reorganización que implica la sucesión es un fenómeno muy rico donde se desarrollan estructuras nuevas, se sustituyen individuos, poblaciones y especies y se modifica el entorno físico. Pocos temas de la naturaleza permiten un tratamiento tan variado ni han provocado tantas interpretaciones. PHILIPS (1931, 1932); LEPART y ESCARRE (1983). Si se añade que el quehacer humano inicia, detiene o conduce estos procesos sucesionales, podría decirse que la biosfera es un mosaico de teselas de sucesión creado por nuestra sociedad sobre la superficie del planeta.

La orientación dinámica de la ecología o la experimental y ambientalista han estado contrapuestas en Europa Central a otra tendencia que interpreta la vegetación como compuesta de unidades reconocibles, discontinuas. Esta aproximación se opone al "*continuum*" desarrollado en Estados Unidos que interpreta la vegetación en cambios continuados sobre el tiempo y el espacio: (CURTIS, 1959; GLEASON, 1926). La controversia entre continuo y mosaico no se ha apagado. Entre los ecólogos predominan los defensores de la primera y los botánicos

se adscriben a la segunda. Históricamente la primera se gesta en paisajes pocos alterados por la intervención humana con masas forestales continuas y en equilibrio natural por decenas de Km. El paisaje europeo bajo presión humana secular que lo ha resuelto en facies reducidas constituye el medio donde se desarrolló la segunda.

La existencia de tipos estables de vegetación es antigua y aparece en el lenguaje común con expresiones de origen rural que las denominan: olivar, robledal, jaral, aliseda, monte blanco, garriga. Intentando precisar esta expresión a nivel científico surgen los problemas. A finales del S XIX cuando la Biología completa sus grandes reduccionismos morfológicos, interpreta los seres vivos como células o integraciones de células. A nivel superior se plantea el significado de los organismos coloniales como “*epiorganismos*”. La agrupación de especies que forma la vegetación es más laxa, pero las fronteras entre uno y otro nivel eran oscuras.

El concepto de “*asociación*” en vegetación se remonta al menos a HUMBOLDT que las denomina así (1807). La importancia del término se debe a su aplicación un siglo más tarde en el Congreso de Botánica de Bruselas (FLAHAUT y SHRÖTER, 1910), para definir “*una comunidad vegetal de composición florística determinada*”. En 1935 durante el Congreso de Amsterdam se refuerza el contenido florístico al decidirse que cada asociación se debe distinguir por la presencia de especies características y diferenciales. Con BRAUN-BLANQUET (1928) y su escuela la interpretación florística prima pese a los esfuerzos de ELLEMBERG, TÜXEN, MOLINIER y otros por retener una aproximación ambiental o ecológica. El Congreso de Estocolmo consagra en 1950 la construcción de un edificio nominal donde las asociaciones subordinadas en órdenes y alianzas tratan de estructurar la clasificación de la vegetación mundial.

La fitosociología se basa en categorías subjetivas elaboradas estudiando muestras (inventarios) realizados en lugares seleccionados. Tal metodología tiende más a corroborar ideas preconcebidas que a explorar la composición de la vegetación. Pese al esfuerzo desarrollado por sus seguidores, los resultados obtenidos son modestos en cuanto a interpretación de la vegetación y su interés ecológico limitado. Josías BRAUN-BLANQUET, uno de los fundadores de esta rama de la florística trataba de cuantificar las observaciones para objetivar la recogida de información, desarrollando su tabla de sociabilidad-abundancia. No obstante el papel de los datos es auxiliar y en su libro (1928, pp 22 de la edición de 1979) afirma: “*Cuéntese y médase todo lo contable y medible pero manténgase siempre conciencia de la relatividad de las cifras obtenidas*”. El libro citado, titulado “*Fitosociología*” prueba el divorcio entre aquella ciencia y la ecología. Lo mas interesante del texto en el plano ecológico es lo que no trata de fitosociología.

Para librarse del cerco de subjetividad que implica la elección personal de parcelas y la estima en ellas de la abundancia se desarrollaron varios métodos. RAUNKIER (1932) selecciona como unidad una muestra pequeña (cuadro) donde registra las coberturas de las especies con un escala lineal de porcentajes (0-20-40-60-80-100 %) Este procedimiento se ha conocido a veces como “*Análisis de valencia*”. El desarrollo de este tipo de métodos de muestreo fué rápido en aquellas

áreas donde la vegetación presentaba estructuras graduales (continuas) CURTIS en Wisconsin y sus colaboradores inician una larga serie de publicaciones sobre el tratamiento de la información para ordenación, interpretación y clasificación de las muestras de vegetación generalizándose los métodos a otros centros del mundo. COTTAM (1949); CURTIS y McINTOSH (1950, 1951); CURTIS (1955, 1959); BRAY y CURTIS (1957); WHITTAKER (1951, 1953, 1962), GOODALL (1952, 1953, 1954).

El desarrollo de una ecología numérica se vio favorecido por trabajos metodológicos de BROWN (1954); GOUNOT (1961); CLAPHAM (1932); BAUER (1943) y por libro de GREIGH SMITH (1957) *Quantitative Plant Ecology* que con su segunda edición (1964), se convierte en el vademecum del estudio de la vegetación. El análisis del pattern (GREIGH SMITH, 1961; KERSHAW, 1964); el muestreo sin parcela YARRANTON (1966), la incorporación del análisis factorial a partir del libro de HARMAN (1967) y los trabajos preliminares de DAGNELIE (1960) muestran sus posibilidades para abordar las grandes matrices de datos que producen los métodos objetivos de muestreo. Van GROENEWOUD, (1965); GARCIA NOVO (1968); GARCIA NOVO y otros, (1969); GITTINS (1969); PATIL (1971), inician la larga serie de contribuciones con ésta técnicas inicialmente en Componentes principales y posteriormente (BENZECRI, 1973) en Correspondencias. La utilización de los nuevos métodos, comparación de resultados y desarrollo de nuevas aplicaciones han sido importantes en España gracias a la actividad de la Universidad de Sevilla donde GONZALEZ BERNALDEZ y su grupo publican numerosas contribuciones entre 1969 y 1975, (SEMINARIO, 1970) difundándose finalmente a todo el país, que sigue manteniendo actualmente un nivel de vanguardia en sus contribuciones.

Los nuevos métodos numéricos de ordenación se complementaron con los de clasificación desarrollados especialmente en Australia: WILLIAMS y LAMBERT (1959, 1960, 1961); LAMBERT y WILLIAMS (1962); WILLIAMS et al., (1966, 1969). AUSTIN y ORLOCCI (1966); WEBB et al., (1970). WISHART (1970) desarrolla un "menú" de programas. Era aplicable a un conjunto de datos cualitativos o cuantitativos, en forma divisiva, asociativa o relocativa, análisis factorial, test estadísticos para la detección de agregados (clusters) que se aplica en numerosos casos (CRAWORD y WISHART, 1966; GARCIA NOVO y WISHART, 1972). El "menú", denominado Clustan, marca la mayoría de edad de los métodos numéricos. Varias contribuciones que sintetizan este desarrollo metodológico pueden encontrarse en NOY MEIR y van der MAAREL (1987).

Las matrices de datos que se manejan en el estudio de la vegetación pueden contener centenares de variables (especies) y parcelas (casos). Aun con algoritmos sencillos, las comparaciones entre unas y otras representan una ingente cantidad de cálculo. Por ello el desarrollo de esta rama ecológica ha estado desde su partida ligado al de los ordenadores. Los primeros ensayos de análisis factorial realizados en España (datos de Rodas-Viejas, GARCIA NOVO, 1968), sólo permitieron tratar datos de 16 parcelas en 1966 y 31 en 1967. Los datos de MARGALEF y GONZALEZ BERNALDEZ (1970) sobre plancton del Caribe tratados a continuación permitieron ya elevar la capacidad a 99. Hoy que abordamos modelos globales, estas cifras tan bajas o el

tiempo empleado en los cálculos resultan ridículas. Pero se traen a colación porque constituyeron el sustrato sobre el que la ecología terrestre ha podido desarrollarse. Hoy la técnica ha devuelto a los investigadores su papel y la lentitud o incapacidad de tratamiento de nuestros datos no son el factor limitante (¿o la coartada?) al estudio.

Este apartado sobre la génesis de la ecología de la vegetación no pretende ser un tratamiento formalizado sino una visión personal de algunos episodios que han contribuido a configurarla. Muchos temas, figuras, conceptos se han omitido y faltan la mayoría de los forjadores de esta disciplina, donde se integran contribuciones de botánicos con zoólogos, limnólogos, oceanógrafos, fisiólogos, edafólogos, matemáticos, químicos.... Se ha pretendido mostrar como la ecología ha emergido dentro de otras ciencias consolidadas con "préstamos" conceptuales, metodológicos, instrumentales y sobre todo personales. Con esta larga perspectiva, procede ahora reflexionar sobre el significado de la vegetación.

3.- LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACION.

Los ecosistemas son las estructuras temporales de la vida. No hay seres vivos completamente aislados en el espacio y todos dependen de una cadena que los enlaza con su progenie en el tiempo. Las relaciones entre organismos transmiten información, energía, materiales en el tiempo y el espacio. Junto a ellas, existen otras interacciones (intercambios) de energía y materiales con el entorno no vivo y la detección de pautas o secuencias del mismo que para los seres vivos adquieren valor informativo, predictor.

Contienen los ecosistemas seres vivos que interactúan entre si y con el entorno, y elementos no vivos que asimismo muestran intercambio de energía y materiales con aquellos y entre si. El resultado es un reajuste capaz de mantener suficiente permanencia del conjunto para permitir su persistencia en el tiempo. La persistencia no es absoluta e implica cambios de conformación o estructura (sucesión) y de pautas de respuestas en los organismos (evolución).

En los subsistemas y los organismos no vivos que comparten el ecosistema, hay estructuras es decir pautas o disposiciones especiales de sus elementos o unidades. Tales estructuras pueden ser cristalinas, disipativas, ondulatorias, PRIGOGINE (1972, 1980) y pueden haberse generado por procesos actuales o pasados. Hay sin embargo una diferencia esencial en la estructuras de los organismos; se han generado con información ajena al ecosistema. Esporas, semillas, huevos, aportan información inédita al sistema. Esta puede haberse generado millones de años atrás y compendiar larguísimos intervalos de acumulación de alternativas favorables.

Disponiendo de esas fuentes informativas remota y muy ricas desarrollan los organismos en el corto episodio de su vida unas estructuras mucho más avanzadas que las existentes fuera de ellos y en las que predomina la eficiencia, la heterogeneidad y la miniaturación, siendo capaces de una regulación muy elevada.

No todas las estructuras de los seres vivos de un ecosistema tiene este origen antiguo. Otras han sido desarrolladas en el intervalo de vida de cada individuo y son contemporáneas con el sistema. Los seres vivos se encuentran en una encrucijada permanente: son la expresión y el vehículo de información antigua, genética, que por su medio atraviesa el tiempo y alcanza el futuro. Son igualmente elementos interactivos de un sistema donde han de preservar su estructura, obtener energía y materiales y defender su espacio hasta la siguiente generación.

Esta intersección entre el tiempo y el espacio, entre futuro y presente, genética y ecología del organismo es un desafío permanente a la comprensión del mundo natural. *“El azar y la necesidad”* de MONOD; *“La biosfera entre la termodinámica y el juego”* de MARGALEF constituyen sendos ejemplos de ensayos reveladores sobre este dilema surgidos en uno y otro campo.

En esta contribución voy a reflexionar sobre la génesis de las estructuras detectables en los ecosistemas particularmente de aquellas que han ocupado la mayor parte de mi tarea investigadora: las estructuras de la vegetación.

4.- DESARROLLO DE LA ESTRUCTURA DEL ECOSISTEMA.

Los ecosistemas acuáticos están muy condicionados por las características de su medio físico (del agua). En un medio turbulento, las estructuras vivas persistentes requieren disponer de anclaje, bien en el sustrato, bien en la superficie. De no ser así los elementos derivan con las masas de agua que los condicionan en su desplazamiento. Tensión superficial, calor específico, calor de cambio de estado, potencial dieléctrico que explica su poder disolvente, etc. condicionan un medio físico muy diferente del aéreo en sentido térmico, oferta o concentración de solutos, capacidad de transporte, amortiguación de la radiación, etc.

La frontera acuático-terrestre señala diferencias fundamentales en la organización de los sistemas ecológicos. Los acuáticos atesoran las estructuras biológicas y los organismos más grandes conocidos: los arrecifes coralinos de gran desarrollo; los grandes cetáceos, el calamar gigante, el sargazo *Macrocystis PYRIFERA* son ejemplos de colosalismo acuático. Con todo, las estructuras más ricas y los organismos de masa están en los bosques. El desarrollo vertical del dosel arbóreo viene facilitado por la transparencia de la atmósfera a la radiación y su turbulencia persistente pero moderada que facilita la difusión pero no alcanza a destruir las estructuras vegetales.

Puede engendrarse la estructura del ecosistema mediante procesos locales que la han generado in situ, o por la incorporación de información codificada de índole genética. Los procesos locales abarcan la totalidad del sistema. Los segundos se extienden hasta los límites del individuo que posee la información genética.

Tanto el medio físico como los organismos sufren estos procesos locales que a lo largo del tiempo enriquecen la estructura, acumulándose información (en el

sentido de MARGALEF, 1968). Este autor denomina memoria a tal característica sistémica (MARGALEF, 1980) insistiendo en la acumulación de información con el tiempo. Esta memoria se refiere sólo a la acumulada localmente. En los ecosistemas la mayor parte de la información es genética y esta codificada variando muy lentamente con el tiempo. No depende de la estructuración del sistema, no se produce localmente ni en un intervalo conmensurable con el de la estructura local ya que el suyo abarca los tiempos geológicos (SMITH, 1984).

La ubicación de la información asociada a ambas estructuras es diferente. En las estructuras locales la única información existente es la que posee la propia estructura y no hay codificación en el sentido de una base legible y expresable como organización. Cada elemento, cada individuo u órgano en su interacción con los restantes adquiere una disposición o localización propias. La estructuración resulta global afectando a todos los elementos o subsistemas de acuerdo con la circulación de materia y energía y la creación de bucles de realimentación en el ecosistema.

La base es física. A través de los organismos circula poca energía, 1-5 % de la que llega al ecosistema. Más del 95 % circula por fuera y al degradarse genera estructuras disipativas que organizan las estructuras locales.

La energía radiante solar viene a ser sólo el 30 % de la radiante incidente a nivel de vegetación que en un 65 % es infrarroja procedente de la atmósfera (STRAHLER y STRAHLER, 1974) y no es captable por fotosíntesis.

Esta entrada de energía se reparte entre suelo y vegetación y origina aumento de temperatura, radiación, conducción y convección. El calor es primariamente transferido al aire como calor sensible y en pequeña parte irradiado en IR por vegetación y suelo (MILLER et al., 1981). El aumento de temperatura de la columna de aire en su base provoca inestabilidad y la aparición de corrientes convectivas que transportan calor e inducen turbulencia atmosférica local (MONTEITH, 1973).

La existencia de agua modifica esta pauta de intercambio transfiriéndose parte del calor edáfico a la atmósfera como calor latente en detrimento del calor sensible. La humedad del aire (el potencial hídrico en el aire) suele ser más negativo que el del suelo y se produce un flujo de agua edáfica a la atmósfera (evapotranspiración) asociado al flujo energético del cambio de estado. Cuando se da la situación contraria (condensaciones) el agua atmosférica y su calor de cambio de estado pasan al suelo o la vegetación (rocío, escarcha).

El movimiento del agua edáfica origina una diferenciación química vertical (perfiles) y lateral (lavaje) que alteran la composición química del sustrato. La fuerza de la gravedad coadyuda al proceso si las diferencias de cota en el ecosistema son suficientes. Las estructuras que se crean por los procesos descritos son diferentes. Muy disipativas, laxas y efímeras las atmosféricas que pueden ejercer papel desorganizativo y (raras veces) limitativo (FERNÁNDEZ ALES et al., 1984). Poco disipativas, densas, cristalinas, muy perdurantes las del sustrato que ejercen un papel limitativo y organizativo. Ambas presentan procesos de regulación

a escalas temporales y espaciales diferentes y ambas regulaciones interactúan sobre las estructuras desarrolladas con memoria genética por los organismos del ecosistema. Se crea así el marco ambiental autónomo, regulado, en cuyo seno se desarrollan los fenómenos biológicos incluida la estructuración.

Si disponen de energía y materiales, tienen los organismos información para desarrollar sus estructuras dentro de las interacciones limitativas arriba mencionadas. Pero su desarrollo estará subordinado a los efectos organizadores de otras estructuras concurrentes. La información genética se extiende sólo hasta el límite del individuo. Más allá no hay regulación. Hay creación de interfaces designadas para desarrollar interacciones específicas. El tejido fotosintético, las células estomáticas, los pelos radicales, son ejemplos evidentes. Las flores, inflorescencias, frutos, destinados a emitir (captar), polen, diseminar semillas, implican con frecuencia otros seres vivos que se acoplan con sus interfases específicas. Los simbioses (líquenes, leguminosas, coníferas, orquídeas) requieren para desarrollar sus estructura la información genética existente en otras fuentes.

Un análisis fino de la génesis estructural de la vegetación pone de manifiesto que se combinan siempre en una estructura fuentes de información de origen heterogéneo. El desarrollo de un vegetal presenta fases que con frecuencia se desecadenan (inducción) por una interacción con el medio físico. La inducción de meristemas florales, la rotura de dormancia de yemas y semillas, o su inicio, la morfogénesis foliar, el alargamiento internodal. Estos procesos de base genética muestran dependencia de algún proceso del medio físico local para iniciarse. Unas veces la temperatura, otras la luz, o una combinación de ambas. El agua como humedad o como lavado en la *Poa annua*. Una combinación sucesiva de factores como temperatura y fotoperiodo que controla la floración, la ecesis foliar y la dormancia del bulbo en especies geófitas (WENT, 1955). En las Podostemonales, fanerógamas de rápidos, la floración es inducida por el descenso de velocidad el agua, etc.

La estructuración en intervención se hace más elaborada si incluye factores organizativos: las plantas de dunas (el barrón, *Ammophila arenaria* o la camarina, *Corema album*) de nuestras costas se ven favorecidas en su crecimiento si son recubiertas periódicamente de arena. El entarquinado favorece igualmente las plantas de orillas de arroyos. El fuego actúa como inductor de germinación en las jaras (*Cistus*). Son muchas las semillas "duras" que requieren ser escarificadas o consumidas por un vertebrado para germinar (FENNER, 1985).

Esta colaboración de fuentes heterogéneas de información para la génesis de la estructura del ecosistema depende de la escala de observación. La forma y disposición (taxis) de los órganos es endógena. Su distribución en inflorescencias, ramas, etc. y de estas en ramas mayores se hace con información de origen exógeno, local. El patrón horizontal de una población, la distribución de especies y la zonación de los ecosistemas representan estructuras más y más ecológicas y locales con menor control genético. A escala de paisaje, la estructura de la vegetación sólo refleja los complejos ambientales del medio físico. Por igual motivo, las flores de la misma especie son muy semejantes entre si, las hojas admiten

mayor variación, etc. hasta la disposición de los individuos de esa especie en ecosistemas que manifiesta la mayor variabilidad.

En la vegetación y a su escala las estructuras son locales y por tanto interpretables en términos actualistas de estructuración local y desarrolladas por los procesos conocidos acumulando información en tiempo real. Los subsistemas de la vegetación pueden mostrar predominio de información local o genética. Siempre ambas presentes. Los elementos de la estructura, (órganos), presentan estructuras anatómicas reguladas exclusivamente por procesos genéticos.

5.- ESTRUCTURAS TEMPORALES.

La estructura es una disposición espacial. Conceptualmente no hace referencia al tiempo, pero cambia temporalmente. En climas contrastados como el nuestro, el ciclo anual en plantas leñosas contempla una fase dormante con yemas de resistencia, una foliación con alargamiento de ramas, una floración y fructificación y una eccesis de órganos volviendo al estado inicial invernal. En especies anuales o bulbosas los cambios son todavía más importantes y toda la planta se construye en cada ciclo desde la semilla (o bulbo) destruyéndose tras la fructificación.

¿Cual de estas estructuras estacionales es la importante? Así formulada la cuestión carece de respuesta. Todas las estructuras son expresión de los organismos en su entorno y ninguna es banal. En cada momento ofrecen la facies temporal consecuente con los procesos genéticos, la inducción local y la "historia" o "memoria" de la estructura donde han quedado fijadas las alternativas anteriores seguidas. La interpretación por medio de modelos que simulan la evolución de la estructura al estilo de NIKLAS (1986 a, b) esta igualmente abierta a incertidumbre.

El ciclo temporal es una característica de las estructuras en climas con un ritmo anual pero en otros sean uniformes o irregulares se presenta igualmente a nivel de las plantas y en escalas mayores a nivel del ecosistema en procesos de sucesión.

La existencia de cambio temporal apunta hacia la interpretación de la estructura en relación a los procesos de la vegetación. Más bien el "para qué" que el "por qué". La estructura del vegetal es un medio de supervivencia y de explotación de entorno, de superación de limitación, resistencia de desorganización y aumento de organización. Pero existiendo una subordinación al individuo a la supervivencia de la especie, la estructura y su génesis se han de subordinar al ciclo global de la reproducción.

Se ha puesto de manifiesto que las interacciones con el medio conducen los organismos hacia configuraciones que estan muy definidas a nivel de célula y progresivamente son más laxas a nivel superior. La arquitectura vegetal es de una parte el resultado de la interacción y de otro la interfaz que la hace posible. Una comparación con los vertebrados aclara el concepto. Esta clase animal posee una

pauta morfológica muy bien definida que desde su inicio cuenta ya con casi todos los órganos funcionales de la vida del organismo. Los vertebrados se desplazan allí donde pueden encontrar los recursos o individuos que necesitan para sobrevivir o reproducirse. Su estructura definida y completa se desplaza tras el recurso. Los vegetales desarrollan sobre tramos de su estructura los órganos requeridos en cada intervalo, órganos que pueden desaparecer por completo más tarde. Hojas, tallos, flores aparecen o desaparecen en un ciclo reorganizativo mucho más intenso que el de vertebrados.

La estructura vegetal presenta un marcado ciclo estacional de amplitud variable con la jerarquía de la estructura examinada.

Las formas de RAUNKIAER son un catálogo de la amplitud del ciclo anual de estructuración desde fanerófitos a terófitos. Siguiéndolo se plantea el significado profundo de la estructura. Un fanerófito (arbusto, árbol) defoliado posee una estructura. La ubicación de las futuras ramas y hojas queda limitada por las posiciones de la yemas invernantes.

Un pastizal de terófitos en verano carece de hojas. Posee una estructura (el banco de semillas) donde las cohortes de semillas de sus especies en diferentes grados de dormancia, profundidad, etc. han de germinar con la otoñada. La estructura epigea persistente sólo sobrevive en caméfitos y fanerófitos. Es individual y se ha generado por interacciones de pauta de crecimiento (taxis) y entorno. La hipogea del banco de semillas, es estrictamente local y carece de información adventicia (genética). Condiciona estrechamente la composición del pasto que ha de expresarse en ese año y en parte de los sucesivos.

La estructura arborea y arbustiva por si sola condiciona las interacciones de la planta y su entorno. La disposición favorable para germinar las yemas sobre las ramas le facilitarán la intercepción de radiación con clara ventaja sobre el aparato fotosintético rastrero de los terófitos. Siendo esta la ventaja de la persistencia, no es un beneficio absoluto. La estructura exige inversión inicial y de mantenimiento y puede sufrir procesos desorganizativos de los que están libres los terófitos.

Si las condiciones ambientales son muy favorables, (temperatura, agua, nutrientes, luz) el desarrollo estructural puede enriquecerse hasta el límite conocido en la biosfera de la selva alta perennifolia. La vegetación mantiene un gran control ambiental bajo su vuelo y soporta un suelo profundo cuyo papel es mineralizar la materia orgánica y retener los nutrientes y el agua para satisfacer la extracción radicular RICHARDS (1952). Desde este techo organizativo las estructuras van simplificándose a medida que los factores limitativos previenen la acumulación de biomasa o los desorganizativos se dejan sentir.

La interpretación completa de la estructura sólo cabe en un entorno más amplio de interacciones vegetales.

En ecosistemas terrestres de medios favorables, (limitativos, débiles) y desorganizativos poco importantes la estructura de la vegetación es muy expresiva del funcionamiento del sistema. Tales son los bosques, máximos exponentes del desarrollo de la biosfera.

En la vegetación arbustiva y particularmente en matorrales, los cambios anuales son de importancia pero la fracción de estructura persistente es alta y con un papel permanente. La vegetación dominada por anuales y bienales resulta efímera con estructura epigea de corta duración en facies marcadas. La tasa de renovación (o su inverso el tiempo de residencia) ilustran sobre el papel de la estructura. Para terófitos, los tiempos de residencia son inferiores al año y en los bosques pueden alcanzar decenas de años.

6.- MEDIDA Y SEGUIMIENTO DE LA ESTRUCTURA VERTICAL.

Las páginas anteriores sugerían que la cuantificación y seguimiento de la estructura vegetal debe dar luz sobre muchos aspectos del ecosistema. También dejaban traslucir que la medida de la estructura es un empeño dificultoso. Como escribe ABER (1979) *"ese muestreo... plantea dificultades formidables"*. No son menores las semánticas pues en la bibliografía la denominación de estructura *"ha terminado por ser un término bastante vago debido a los diferentes significados que ha ido adquiriendo"* (ROLLET, 1980, pp 143).

Para acotar el campo y siguiendo una división tradicional se contemplan los aspectos de estructuras dejando aparte los de textura. BARKMAN (1979) considera texturales las distinciones cualitativas como las faxonómicas, reservando estructura al estudio de la disposición vertical u horizontal de los elementos en el vegetal y este criterio se atiende aquí desarrollando los aspectos de la estructura vertical.

La estructura vertical interesó inicialmente como un carácter descriptivo que completaba otro tipo de información. HULT (1881) describía ya la biomasa de los sucesivos estratos de vegetación. Es antigua la clasificación del bosque en estratos (A hasta D) de acuerdo con el porte (RICHARDS et al., 1940; BEARD, 1946) o de modo más elaborado con subíndices para incluir alturas y coberturas individuales (CHRISTIAN PERRY, 1953); la representación simbólica de DANSEREAU (1957) y su sistema descriptivo son aportaciones muy adecuadas para vegetación de gran porte. ROLLET (1974, 1980) revisa los métodos aplicados a la descripción de selva perennifolia. En vegetación de menor porte se han empleado cuadrículas, proyecciones de las especies sobre un plano vertical en estratos y el análisis de la estratificación en la vegetación de pastizales y especies de pequeño porte.

La identificación de las especies dominantes sobre un perfil de bosque considerando sólo la altura de los árboles es un trabajo difícil. Sólo con la generalización de la fotografía aérea se pudo trabajar con datos de cobertura en el dosel superior. Los estudios de biomasa estaban relacionados con la silvicultura pero su carácter aplicado no se orienta hacia la interpretación estructural (ROLLET, 1980). EVANS (1972) ha dedicado un gran esfuerzo a desentrañar el significado del crecimiento vegetal; DALE (1983) el de sus

órganos y WALLER (1986); ORSHAM (1983) la forma generada.

Más fructíferas han resultado las investigaciones destinadas a interpretar el funcionamiento de las estructuras aéreas: su papel en el microclima JONES (1983) FLIERVOLET y WERGER (1984, 1985) y en particular la distribución de luz que alcanza el ecosistema (MONSI et al., 1973; NEWTON y BLACKMAN, 1970; NOBEL y LONG, 1985; BOTKIN et al., 1972 y los pigmentos fotosintéticos (ELIAS y MASAROVICOVA, 1985). También su importancia estructuradora del sistema y la relación de otros grupos de organismos con esa estructura (McARTHUR y McARTHUR, 1961; BLONDEL, 1984; HERRERA, 1981).

El estudio estructural exige decisiones previas sobre su alcance. ¿Que elementos deben considerarse?; ¿órganos, tejidos, agrupaciones?; ¿cómo recoger la mutua disposición que es característica de la estructura?; ¿qué escala tiene sentido? Casi con cualquier alternativa se obtienen resultados aparentemente interpretables lo que ha supuesto un freno a las síntesis metodológicas.

Tradicionalmente se ha seguido una aproximación geométrica, cortando la planta por niveles (SHINOKAZI et al., 1964; FUJIMORI, 1971; GILIBERTO et al., 1977; OJEA et al., 1988). Una variante es la separación de cubos en cada nivel incorporando un análisis tridimensional (ROBERTS y MILLER, 1977).

Las ventajas del método son la realización de análisis de los materiales y órganos existentes en cada nivel (biomasa, superficies, pigmentos, etc.) Los inconvenientes: 1) prescindir del análisis de estructuras inferiores al tamaño del nivel. 2) prescindir de las relaciones anatómicas de la planta. 3) asumir que la estructura de la planta se desarrolla primariamente en la vertical 4) renunciar al seguimiento temporal del ciclo estructural.

Para resolver los aspectos desfavorables (y por la gran cantidad de trabajo de campo implicado) se ensayaron alternativas no destructivas. Las más antiguas son probablemente los dibujos a escala o fotografías sobre una retícula ya indicados. Medidas muy simples, asimismo aplicadas son la altura (WHITTAKER, 1966) o la altura tomada regularmente o combinada con la cobertura (RAMIREZ DIAZ, 1973) o estimas apartir del número y tamaño de los troncos (FITZGERALD, 1983) o similares (GLEN HUGUES et al., 1987).

GOODALL (1956) y WARREN WILSON (1958, 1965, 1967) utilizan el método de las agujas aplicado a las coberturas en una variante adaptada a la escala vertical. Variantes del mismo son los contactos sobre una línea vertical empleados en especies de mayor porte (*Cytissus purgans* y *Genista scorpius*) por DEBUSCHE, ESCARRE y LEPART (1980) y en sus estudios de sucesión tras incendio de garriga de *Quercus coccifera* por TRABAUD (1984) y de alcornocal por PERY (1987).

Otra variante donde los puntos no se materializan (puntos ópticos con visores) la han desarrollado: EMLÉN (1967); McARTHUR y HORN (1969); y otros. HOUSSARD, ESCARRE y ROMANE (1980), MONTANA y EZHRA (1980);

BLONDEL y CUVILLIER (1977) denominan "estratiscoPIO" a su visor. CALDWELL (1983, a, b) emplea un haz de fibra óptica. ABER (1979 a, b) compara estos métodos con los tradicionales.

Los métodos fotográficos utilizaban objetivos de pequeña distancia focal tomando imágenes de gran campo o hemisféricas. EVANS y COOMBE (1959); ANDERSON (1964, 1966); MAGDWICK y RUMFIELD (1969); FORD y NEWBOULD (1971); HORN (1971); ONDOK (1984); KOIKE (1985). Van der MEULEN y WERGER (1984) y ROBERTSEN et al., (1988) analizan imágenes fotográficas o de video para cuantificar la vegetación. HOUSSARD y ESCARRE (1981), comparan éstos métodos con los de puntos ópticos y con uno radiológico.

Una variante de los métodos fotográficos son los de extinción de la luz a través de la estructura vegetal (GRACIA, 1981, 1983; ARNAUD y THAVAUD 1986). Otros aplican el equivalente al disco Secchi de los limnólogos registrando la distancia a la que el observador deja de ver una tarjeta, disco, jalón, dispuesto en la vegetación. (McARTHUR y McARTHUR, 1961; NUDDS, 1977; GUTHERY et al., 1981; JORDANO, 1984).

Los métodos basados en rejillas verticales registran las frecuencias de órganos en una cuadrícula. CURTIS (1980); CURTIS y BIGNAL (1980, 1985); BROWN et al (1988); BOBBINK (1989); van TOOREN et al (1987). DIAZ BARRADAS y GARCIA NOVO (1987 a y b, 1988) utilizan un prisma de dimensión variable de acuerdo con la estructura a investigar. BASANTA (1984); BASANTA et al (1988) emplean una cuadrícula vertical de varios metros de longitud atravesando la vegetación.

7.- ESTRUCTURAS VERTICALES DE LA VEGETACION.

HORN (1971) describe en árboles dos modelos contrastados de distribución de órganos en la copa. Monocapa (monolayer) muestra una gran concentración de tejido fotosintético en una disposición periférica. El interior del árbol es oscuro y el control ambiental elevado (humedad alta, viento escaso, baja radiación). Otras especies exhiben una disposición multicapa (multilayer), laxa, encontrándose las hojas distribuidas en toda la copa. Esta resulta de forma menos definida y no muestra un interior oscuro particularmente controlado. Los tipos de HORN, aunque enlazados por formas intermedias se encuentran con frecuencia en árboles y matorrales. Sucesivamente las especies tipo multicapa predominan en las fases pioneras y las monocapa en las maduras.

MONSI et al., (1973); MONSI y SAEKI (1953) describen en especies herbáceas dos modelos estructurales que guardan consonancia con los de HORN. El modelo malas hierbas, (forbs) es cerrado, más parecido al monocapa, frente al modelo gramíneas (grasses) que es abierto, más semejante al multicapa.

La arquitectura aérea del matorral suele carecer del fuste principal de los árboles existiendo solamente una acumulación de biomasa basal en forma de

tronco corto o una bola gruesa o tallo semienterrado a ras del suelo. Parten muchas ramas desde un nivel sin clara dominancia. El tejido fotosintético puede distribuirse en una capa densa o en forma laxa de acuerdo con los dos tipos de HORN. A diferencia de las plantas herbáceas, el matorral posee una fracción importante de biomasa no fotosintética con baja tasa de renovación que le confiere inercia estructural. Una parte de esta masa leñosa puede estar muerta y persistir en la planta por períodos largos de modo que el tiempo de residencia de la biomasa muerta no sea despreciable.

Como objeto de investigación, el matorral ofrece una posibilidad atractiva que no tienen árboles ni herbáceas. Posee estructuras persistentes pero con un ciclo anual identificable que permite estudiar su pauta de transformación en años sucesivos. Es notable que las investigaciones estructurales sobre matorral hayan explorado aspectos estáticos (DEBUSSCHE y ESCARRE, 1986; BASANTA, 1984) en lugar de los dinámicos donde puede ofrecer respuestas sugerentes.

Con Mari Cruz DIAZ BARRADAS he venido desarrollando en la Universidad de Sevilla una línea de investigación sobre ecología del matorral (DIAZ BARRADAS y GARCIA NOVO (1987 a, b, 1988 a, b, 1990) explorando el ciclo anual de la estructura en especies pioneras y de áreas estabilizadas en el Parque Nacional de Doñana. Los resultados y detalles del método pueden encontrarse en su magna Tesis Doctoral (1988) y las publicaciones citadas. Parece oportuno comentar aquí algunos resultados que descubren la heeterogeneidad de las estructuras vegetales.

El empleo de un método de frecuencias (no destructivo) sobre las mismas plantas a lo largo de 2-4 años (según ejemplares) le ha permitido describir por vez primera el ciclo morfológico de la estructura y detectar la localización y tipología de los procesos regulatorios observables en las especies escogidas. *Cistus salvifolius* (una pequeña jara de arenas algo estabilizadas) crece en una estructura semejante a la monocapa añadiendo niveles superpuestos y acumulando elementos estructurales con un desarrollo preferentemente vertical. *Scrophularia frutescens*, especie pionera de dunas, crece en forma radial desde el tronco con un intenso ciclo anual en el que sustituye la práctica totalidad de ramas fotosintéticas y hojas cada año. La renovación de órganos es muy intensa sin que cambie apreciablemente la forma de la planta en el tiempo. Retiene asimismo órganos muertos durante 1-2 años.

Artemisia crithmifolia, pionera de dunas, extiende a pocos centímetros bajo la superficie del suelo, tallos radiales de los que se elevan otros verticales que llevan las hojas. La estructura se desarrolla radialmente. Las hojas muertas persisten un año sobre el tallo.

Por último el jaguarzo, *Halimium halimifolium* convive con unas u otras especies estudiadas, y en cada estación modifica su estructura en un sentido que se parece al de las especies concurrentes. En arenas estabilizadas la estructura se acrecienta verticalmente y esta bien estratificada. En las dunas el crecimiento del jaguarzo, es más periférico y el aumento de altura, moderado.

En la tabla 1 se recopilan los datos experimentales de las 4 especies y los de absorción de la luz por las copas del matorral. Las plantas de dunas (incluido *H. halimifolium* de dunas) son poco eficientes en la absorción de luz comparadas con las de arenas estabilizadas (incluido el *H. halimifolium* de arenas estabilizadas).

Tabla 1. Comparación de las principales características estructurales de dos especies de fases pioneras: *Artemisia crithmifolia* y *Scrophularia frutescens*, con dos de fases maduras *C. salvifolius* y *H. halimifolium*; La última especie de 2 localidades: Corral Largo y Sta. Olalla.

	Artemisia	Scroph.	Cistus	Hal.C.L.	Hal. S.O.
Altura cm.	62,0	49,3	49,8	67,3	117,5
Hojas g/m ² proyección	105,6	90,4	193,2	270,6	632,2
T. Nuevos “	161,3	180,5	129,8	86,6	327,4
Estructural “	1220,6	528,7	752,7	1757,5	2909,5
Muerta “	321,3	266,1	185,1	93,9	105,3
Reproductor “	34,5	28,0	25,3	17,0	50,1
Fotosint./No Fotos.	0,23	0,90	0,44	0,47	0,34
Indice de Area Foliar	0,32	0,29	2,33	1,56	4,35
P. Esp. Foliar	27,7	30,8	9,7	17,7	15,3
Clorofila Foliar mg/g	1,6	1,1	2,9	1,78	1,77
Clo. Foliar mg/m ² hoja	419,5	304,1	220,8	292,6	252,2
Luz Visible % (base)	40,0	55,0	5,2	44,9	11,0
Hojas Marcescentes	+	+	-	-	-
Inflor. “	+	+	-	+	+
Copa	Laxa	Laxa	Densa	Laxa	Laxa
Extinción Luz	Débil	Débil	Fuerte	Débil	Fuerte
Tipo de Hojas	Unicas	Unicas	Sol/Sombra	Unicas	Sol/Sombra
Estrategias	Tolerante al estrés	Tolerante al estrés	Competidora	Reactiva	Reactiva

En la tabla 2 se sintetizan los aspectos reguladores de las estructuras y subsistemas de la parte aérea de las 4 especies estudiadas en Doñana. Como se indicaba en la introducción los órganos poseen menor variabilidad (morfología más definida) que los subsistemas (fotosintético, de sostén, reproductor) y éstos que el conjunto del individuo.

Tabla 2. Coeficientes de variación para distintas variables de la planta en las cuatro especies estudiadas: *Artemisia crithmifolia*, *Scrophularia frutescens*, *Cistus salvifolius* y *Halimium halimifolium*.

Variable	Artemisia	Scrophularia	Cistus	Halimium
Biomasa g/m ²				
Troncos	1,18*	0,95*	—	1,88*
Palitos	1,02*	0,32	—	1,10*
Tallos	0,45	—	—	0,72*
No Fotos,	0,90*	0,73*	0,20	1,50*
T. Muertos	0,79*	0,55*	0,26	1,63*
H. Muertas	0,64*	0,60*	—	1,26*
H. Verdes	0,93*	0,74*	(0,01)	0,48
T. Nuevos	1,11*	0,77*	0,29	0,50*
Infloresc.	0,49	0,92*	0,33	0,84*
I.A.F.	1,16*	0,66*	0,19	0,42
CHL mg/g	0,22	0,23	(0,14)	0,36
CHL mg/m ²	(0,21)	(0,10)	(0,05)	0,27
PEF mg/cm ²	(0,11)	0,28	(0,05)	0,20
Hojas M.G.	0,40	0,58*	0,27	0,56*
Hojas M.F.	0,36	0,24	0,17	0,32
Altura plt.	0,21	0,32	(0,07)	0,41
Fot./no Fot.	0,92*	0,59*	0,32	0,75*
% Luz suelo	(0,04)	0,21	(0,09)	0,28

Al comparar el comportamiento flexible de *H. halimifolium* con las otras especies cabe preguntarse de nuevo el significado de la estructura. A esta especie la describe DIAZ BARRADAS como multicapa reflectante (las hojas son particularmente glaucas y reflejan el 30 % de la radiación visible). Pero en la discusión de la tesis la califica de "estructura reactiva". En el fondo es una confesión de que no sigue una pauta definida como otras especies y puede presentarse bajo una u otra configuración. En este sentido sería el ejemplo mejor conocido de reacción estructural frente a variables ambientales. Las diferentes configuraciones de la copa muestran que se trata de una estructura no caracterizable por su forma sino por su capacidad de transformación integrando en cada caso los subsistemas ambientales predominantes. En suma: una estructura oportunista.

La caracterización negativa de la estructura de *H. halimifolium* como reactiva o indefinida frente a otras especies es concordante con otras características fisiológicas y ecológicas de la planta (MERINO et al., 1976) que le otorgan una gran polivalencia entre los tipos de vegetación del Parque Nacional de Doñana. También puede relacionarse con el comportamiento de las especies pioneras o de estados iniciales frente a las maduras descrito por BAZZAZ y CARLSON (1982). Las primeras presentan mayor plasticidad en relación con los pigmentos y absorción de la luz que las maduras. FIGUEROA y CASTELLANOS (1988) encuentra en *Spartina maritima* una tendencia de la vegetación hacia "monocapa" con la edad de la cohorte. HORN (1974) destaca que el modelo "monocapa" es más productivo en estados maduros, competitivos por la luz y que los "multicapa" resultan favorecidos en sitios abiertos o bien iluminados como el que nos ocupa. Este conjunto de caracteres son concordantes con el papel "oportunista" de la especie en Doñana.

En una perspectiva ecológica los resultados apuntan hacia el diferente peso que la estructuración posee en unos u otros matorrales y entre especies o estrategias. Otros análisis apuntan en ésta dirección, como la interpretación r-k de la estructura de GRACIA y et al (1984). La aproximación de caracteres (síndromes) es una alternativa sugerente al análisis morfológico porque pone mayor énfasis en los caracteres funcionales que en los de biomasa, longitud, concentración de pigmentos característicos del análisis estructural. La idea es antigua y la escuela fisiognómica o las formas biológicas, son formulaciones de la misma. NOBLE y SLATYER (1980), la aplican a la sucesión. Aplicando un método para objetivar los caracteres (atributos, formas) que configuran un síndrome, HERRERA (1984 b) ha descrito dos tipos principales en el matorral mediterráneo peninsular. El tipo I corresponde a las especies pioneras de grandes flores, frutos dehiscentes, pequeñas semillas dormantes frente a (tipo II) especies de etapas maduras, flores reducidas, no coloreadas, frutos carnosos comestibles de pocas semillas gruesas. Ambos tipos pueden encontrarse en el mismo entorno ambiental dependiendo del grado de madurez de la vegetación. Los tipos estructurales no puede esperarse que correspondan a uno u otro síndrome. Mas bien las estrategias globales de las especies definirán síndromes que incluirán aspectos estructurales. Trabajos recientes de ALES et al (1988) y de ORELLANA (1980) muestran que en un gradiente biogeográfico longitudinal sobre Andalucía de unos 800 Km, en los matorrales pioneros desarrollados sobre áreas perturbadas se pueden definir síndromes que se sustituyen de acuerdo con los complejos ambientales a lo largo del gradiente.

La luz como fuente energética principal de la vegetación condiciona la estructura vertical incluso la disposición de las hojas (posición fototrófica fija). Los datos del matorral sugieren que en los ambientes muy luminosos de las arenas de Doñana , (GARCIA NOVO et al., 1975) la luz puede ser desorganizadora por fotooxidación o por exceso de temperatura de las hojas. La baja eficacia de la copa en la absorción de luz (56-70%), y las epidermis reflectoras se han mencionado.

Pero es probable que la marcescencia tenga igual interpretación. El tejido muerto sombrea los tejidos vivos y disminuye la temperatura del suelo. Además se ha observado su papel en condensaciones ocultas (intercepción lateral de precipitación) y es probable que disminuya la palatabilidad y por ello el ramoneo.

La estructura en su rica diversidad sigue planteando más cuestiones que las resueltas con su estudio. Los desafíos inmediatos los constituyen la regulación de la estructura (o lo que es igual, su génesis) combinando las observaciones de campo de plantas fijas con los experimentos de laboratorio. La realización de modelos para encontrar vías nuevas de penetración a estos problemas y testar hipótesis.

Hasta el presente, la investigación estructural se ha ceñido en demasía a los límites historicamente explorados por la ecología terrestre. Y probablemente la respuesta aguarda tras otras formulaciones de los interrogantes.

El estudio de la *no estructura*, los huecos (gaps), es un ejemplo. Poseen como aquella distribución pauta y jerárquica y obedecen a patrones organizativos relacionados con crecimiento y regulación. Poseen papel funcional: hidrodinámica de la atmósfera, transparencia a la luz, condicionantes del desarrollo de algunos órganos de la copa de la planta o del ecosistema.

Se han explorado los huecos del tamaño grande (claros del bosque o matorral) pero no los paqueños. Los ensayos a escala de centímetros en pastos perennes fueguinos, DIAZ BARRADAS et al., (1990) sugieren que la estructura de huecos ofrece un descriptor interpretable del funcionamiento de aquellos ecosistemas. La *no estructura* sirve como herramienta para el estudio de la estructura.

La investigación estructural se limita, por ahora, a distribuciones de órganos en el espacio o tasas y flujos de variables físicas sobre el tiempo. Casi exclusivamente primera derivada y derivadas parciales. Es insuficiente.

Tiempo, espacio, masa, energía, información. Su matriz de relaciones mutuas configuran el ámbito donde la estructura debe comprenderse y del que, por ahora, conocemos apenas un vector. Porque tanto la estructura ocupa espacio cuanto sobrevive al tiempo, incorpora masa, almacena energía, posee información. Y sabemos que en cada caso se orienta por una de esas variables, acotada en un intervalo y optimizando su tasa frente a otras. Esta es la tarea que nos espera en el futuro inmediato.

Preguntas a la estructura. Preguntas al ecosistema.

Como en cualquier rama de la Ecología, la respuesta esta multiplicada por millones ante nosotros cada vez que examinamos la vegetación. Son incontables respuestas en espera de nuestras preguntas. Si acertamos a formularlas podremos acceder poco mas tarde a otro nivel aún más sugerente.

Siguiendo la estructura, hemos deambulado por la vegetación tocando algunos temas de la Ecología. Tengo la impresión que demasiados.

Nuestro caminar analítico de científicos es lento y farragoso.

Después de todo, ¿no tendrá sentido la pregunta sobre el fácil camino del electrón?.

BIBLIOGRAFIA

- ABER, J. D. (1979a) A method for estimating foliage-height profiles in broad leaved forests. *J.Ecol.* **67**:35-40
- ABER, J. D. (1979b) Foliage height profiles and succession in northern hardwood forests. *Ecology* **60**:18-23
- ABRAMS, FERRIS R. L. (1960) **Illustrated flora of the pacific states. Washington, Oregon and California.** Vol IV. Stanford University Press. Stanford California
- ALES GOMEZ, E. (1987) Cartografía de la vegetación arbórea de la Reserva Biológica de Doñana. Evolución del matorral de las arenas estabilizadas. **Tesis de Licenciatura.** Universidad de Sevilla.
- ALES GOMEZ, E., GRANADOS CORONA, M., MARTIN VICENTE, A. (1987) Origen del gradiente E-W en la composición del matorral secundario en zonas perturbadas de Andalucía. VII Bienal R.Soc.Española Hist.Natural. Pamplona:367-374
- ANDERSON, M. C. (1964) Studies of woodland light climate. I. The photographic computation of light conditions II. Seasonal variations in the light climate. *J. Ecol.* **52**:27-41;643-663
- ANDERSON, M. C. (1966a) Stand structure and light penetration II.A theoretical analysis. *J. Appl. Ecol.* **3**:41-54
- ANDERSON, M. C. (1966b) Same problems of simple characterization of the light climate in plant communities. En BAINBRIDGE, R., EVANS, G. C., RACKHAM, O. (Eds). **Light as an ecological factor.** Blackwell's, Oxford:77-90
- ANDREWARTHA, H. G. (1961) **Introduction to the study of animal populations.** Methuen, London
- ANDREWARTHA, H. G., BIRCH, L. C. (1954) **The distribution and abundance of animals.** The University of Chicago Press. Chicago.
- ARNAUD, M. T., THAVAUD, P. (1986) Proposition d'un methode d'evaluation des variations de la biomasse de la strate arbustive sur des parcelles paturees. *Foret Mediterranee* **8**:133-138
- AUSTIN, M. P., ORLOCCI, L. (1966) Geometric models in ecology: II An evaluation of some ordination techniques. *J. Ecol.* **54**:217-222
- BARKMAN, J. J. (1979) The investigation of vegetation texture and structure. **The study of Vegetation** WERGER, M.J.A. (En:) Junk Publishers. Den Hagen, Boston, London: 123-160
- BARKMAN, J. J. (1988) New systems of plant growth forms and phenological plant types. En: WERGER, M. J. A.; van den AART, P. J. M., DURING, H. G., VERHOEVEN, J. T. A. (En:) **Plant Form and Vegetation Structure.** SPB Academic Publishing. The Hague:9-14
- BASANTA, M. (1984) Estructura de los sistemas de matorral de la cuenca del Tambre (La Coruña). **Tesis Doctoral.** U. de Santiago de Compostela.
- BASANTA, M., DIAZ VIZCAINO, E., CASAL, M. (1988) Structure of shrubland

communities in Galicia (NW Spain). En: DURING, H. J. et al. (*En:*) **Diversity and pattern in plant communities**. SPB Academic Publishing. The Hague:25-36

BAUER H. L. (1936) The statistical analysis of chaparral and other plant communities by means of transect samples. **Ecology** 24:45-61

BAZZAZ, F. (1979) The physiological ecology of plant succession. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 10:351-371

BAZZAZ, F., PICKETT, S.T.A. (1980) Physiological ecology of tropical succession. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** 11:287-310

BAZZAZ, F., CARLSON R. W. (1982) Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants. **Oecologia** 54:313-316

BENZECRÍ, J. P. et al. (1973) **L'Analyse des Données**. Vol I, II. Dunod. Paris.

von de BERTALANFFY, L. (1945) Zu einer allgemeinen Systemlehre. **Blätter für Deutsche Philosophie** 18, (Extractado en **General Systems Theory. Foundations, Development Applications**. G. Brazillier. New York. 1968).

BLONDEL, J., CUVILLIER, R. (1977) Le stratiscope. **Oikos** 29: 326-331.

BLONDEL, J. (1984) Structure and dynamics of bird communities in mediterranean habitats. GOODALL, D. (*En:*) **Ecosystems of the World. Maquis and Chaparral**. Elsevier Amsterdam:

BOBBINK, R. (1989) *Brachypodium pinnatum* and the species diversity in chalk grassland. **Ph. D. Thesis**. U. Utrecht

BOTKIN, P. B., JANAK, J. F., WALLIS, J. R. (1972) Some ecological consequences of a computer model of forest growth. **J. Ecol.** 60:849-872

BRADSHAW, A.D. (1952) Populations of *Agrostis tenuis* resistant to lead and zinc poisoning. **Nature** 169: 1098

BRADSHAW, A.D., CHADWICK, M.J. (*Eds.*) (1980) **The restoration of land**. Studies in Ecology 6. Blackwell. Oxford

BRADSHAW, A. D., McNEILLY, J. S., GREGORY, R. P. G. (1965) Industrialization, evolution and the development of heavy metal tolerance in plants. *En:* GOODMAN, G. T., EDWARDS, R. W., LAMBERT, J. M. (*Eds.*) **Ecology and the Industrial Society**. Blackwell. Oxford.

BRAUN BLANQUET, J. (1928) **Pflanzensociologie. Grundzüge der Vegetationskunde**. Springer Verlag. Wien. (Las ediciones de 1951 y 64 están ampliadas. La traducción española es de 1979: **Fitosociología**. H. Blume. Madrid)

BRAY, J. R.; CURTIS, J. T. (1957) An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. **Ecol. Monog.** 27:325-349

BROCKMANN JEROSCH, H., RÜBEL, E. (1912) **Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten**. W. Engelmann. Leipzig

BROWN, D. (1954) Methods of surveying and measuring vegetation. **Com. Bur. Pastures and Field Crops Bull.** 42 Comm. Agric. Bureau

BROWN, V. K., GANGE, A. C., GIBSON, W. D. (1988) Insect herbivory and vegetational structure. *En:* WERGER M. J. A.; van den AART, P. J. M., DURING, H. G., VERHOEVEN, J. T. A. (*Eds.*) **Plant Form and Vegetation Structure**. SPB

Academic Publishing. The Hague: 263-280

CALDWELL, M. M., DEAN, T. J., NOWAK, R. S., DZUREC, R. S., RICHARDS, J. H. (1983). Bunchgrass architecture, light interception and water use efficiency: assesment by fiber optic quadrats and gas exchange. *Oecologia* 59:178-184

CALDWELL, M. M., HARRIS, G. W., DZUREC, R. S. (1983). A fiber optic point quadrat system for inproved accuracy in vegetation sampling. *Oecologia* 59:417-418

CAMPBELL G. S. (1977) **An introduction to environmental biophysics**. Springer Verlag. New-York, Heildelberg, Berlin.

di CASTRI, F., MOONEY, H. A. (Eds.) (1973) **Mediterranean type ecosystems: origin and structure**. Springer Verlag. New-York, Heildelberg, Berlin.

di CASTRI, F., GOODALL, D. W., SPECHT, R. L. (Eds.) (1981) **Mediterranean type Shrublands**. Elsevier Scientific Publishing Company.

di CASTRI, F. (1980) **Man and Biosphere**.

CATARINO, F., LANGE, O., TENHUNEN, J., OECHEL, W. (Eds.) (1987) **Plant response to stress**. Springer Verlag. New-York, Heildelberg, Berlin, Tokyo.

CERNUSCA, A., SEEBER, C. M. (1981) Canopy structure, microclimate and the energy budget in different alpine plant communities. *En: Plant and their atmospheric environment* GRACE, J., FORD, E. D.; JARVIS, P. G. (Eds.) Blackwells:75-81

CHADWICK, M. J., GOODMAN, G. T. (Eds.) (1975) **The ecology of resource degradation and renewal**. Blackwell. Oxford

CHAPMAN, V. J. (1938) Studies in salt marsh ecology I-II-III. *J. Ecol.* 26:144-179; IV-V. 27:160-201

CHAMPAN, V. J. (1960) **Salt Marshes and salt Deserts of the World**. London

CHRISTIAN Y PERRY 1953

CLAPHAM, A. R. (1932) The form of the observational unit in quantitative Ecology. *J. Ecol.* 20:192-197

CLEMENTS, F. E. (1916) Plant succession. **Carneigie Institute.Washington. Pub.242**. Washington. (1928) **Plant succession and indicators**. H.W.Wilson. New York

CLEMENTS, F. E., WEAVER, F., HANSON, H. C. (1929) Plant competition. Analysis of community functions. **Carneigie Institute Washington Publication 398**. Washington

CONNELL, J., SLATYER, R. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*111:1119-1144.

COOPER, W. S. (1913) The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. *Botan. Gaz.* 55:1-235

COTTAM, G. (1949) The phytosociology of an oakwood in South Western Wisconsin. *Ecology* 30:271-287

COWLES, H. C. (1899) The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botan. Gaz.* 27:95-117;167-202;281-308;361-391.

CRAWFORD, R. M. M. (1969) The physiological basis of flooding tolerance. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 82:111-114

CRAWFORD, R. M. M., WISHART, D. (1966) A multivariate analysis of the development of dune slack vegetation in relation to coastal accretion at Tentsmuir (Fife). **J. Ecol.** **54**:729-743

CURTIS, J. T. (1955) A prairie continuum in Wisconsin. **Ecology** **36**:558-566

CURTIS, J. T. (1959) **The vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities.** U. of Wisconsin Press. Madison

CURTIS, D. J. (1980) A simple method for obtaining quantitative information on vegetation physiognomy. **Scottish Field Studies** **1980**:5-11.

CURTIS, D. J., BIGNAL, E. M. (1980) Variation in peat bog spider communities related to environmental heterogeneity. **Proc. 8th Int. Congress Aracneology.** Viena:81-86

CURTIS, D. J., BIGNAL, E. M. (1985) Quantitative description of vegetation physiognomy using vertical quadrats. **Vegetatio** **63**:97-104

CURTIS, J. T., McINTOSH, R. P. (1950) The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. **Ecology** **31**:434-455

CURTIS, J. T., McINTOSH, R. P. (1951) An upland forest continuum in the prairies forest border region of Wisconsin. **Ecology** **32**:476-496

DAGNELIE, P. (1960) Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. **Bull. Ser. Carte phytogeogr. Ser. B** **5**:7-71;93-195

DALE, J. E. (1983) **El crecimiento de las hojas.** Cuadernos de Biología. Omega. Barcelona.

DANSERAU, P. (1957) **Biogeography: an ecological perspective.** Ronald Press. New York

DEBUSCHE, M., ESCARRE, J. (1986)

DEBUSSCHE, M., ESCARRE, J., LEPART, J. (1980) Changes in mediterranean shrub communities with *Cytissus purgans* and *Genista scorpius*. **Vegetatio** **43**:73-82

DIAZ BARRADAS, M. C. (1988) Fluctuaciones de la estructura vertical del matorral mediterráneo. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla. **Tesis Doctorales en microficha n 38.**

DIAZ BARRADAS, M. C., GARCIA NOVO, F. (1987a) Vertical structure of *Halimium halimifolium* shrub in Doñana National Park (SW Spain). **En: Plant response to stress. (Eds.) CATARINO, F., LANGE, O., OECHEL, W., TENHUNEN J.** Springer Verlag. Berlin:531-545

DIAZ BARRADAS, M. C., GARCIA NOVO, F. (1987b) The vertical structure of mediterranean scrub in Doñana National Park (SW Spain) **Fol.Geobot. Phytotax. (Praha).** **22(4)**:415 - 433.

DIAZ BARRADAS, M. C., GARCIA NOVO, F. (1988a) Canopy profiles of organ diversity in mediterranean scrub. In DURING, H. G., WERGER, M. J. A.; WILLEMS, J. H., (En:) **Diversity and pattern in plant communities.** SPB Academic Publishing. The Hague:15-23

DIAZ BARRADAS, M. C., GARCIA NOVO, F. (1988b) Modificación y extinción de la luz a través de la copa de cuatro especies de matorral en el Parque Nacional de Doñana. **Homenaje a Pedro Montserrat Monografías del Instituto Pirenaico de**

Ecología. CSIC. Jaca:503-516

DIAZ BARRADAS, M. C., GARCIA NOVO, F. (1990) Seasonal changes in canopy structure in two mediterranean dune shrubs. *J.Vegetation Science* 1:31-40

DRUDE, O. (1913) Die ökologie der Pflanzen. *Die Wissenschaft F. Vieweg*, Braunschweig 50.

DRURY, W. H., NISSBET, I. C. T. (1973) Succession. *J. Arnold Arboretum* 54:331-368

DUFFEY, E., WATT, D. S (Eds.) (1971) *The scientific management of animal and plant communities for conservation*. Blackwell. Oxford

DU RIETZ, G. E. (1931) Life forms of terrestrial flowering plants. *Acta Phytogeographica Svecica* 3:1-95. (Originalmente publicado en alemán en 1921).

EGLER, F.E. (1934) Bertalanfian organismicism. *Ecology* 34:443-446

ELIAS, P., MASAROVICOVA, E. (1985) Vertical distribution of leaf blade chlorophylls in a deciduous hardwood forest. *Photosynthetica* 19:43-48

ELTON, C. (1927) *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson London

ELLEMBERG, H. (1953) Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. *Ber.Deut.Botan.Ges.* 65:351-362

ELLEMBERG, H. (1956) *Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde*. E.Ulmer. Stuttgart.

ELLEMBERG, H., MUELLER DOMBOIS, D. (1967) A key to Raunkiaer plant life-forms with revised subdivision. *Ber. Geobot. Inst. ETH. Stiftg. Rubel Zurich* 37:56-73

ELLEMBERG, H., MUELLER DOMBOIS, D. (1969/1973) *A framework for a classification of World vegetation*. Report SC/WS/269. International mapping and classification of vegetation Conservation Series 63. UNESCO. Paris

EMBERGER, L. (1954) Une classification biogéographique des climats. *Rec.Trav.Lab.Bot.Geol.Zool.Univ.Montpellier Ser.Bot.* 7:3-43

EMLÉN, J.T. (1967) A rapid method for measure arboreal canopy cover. *Ecology* 48:158-160

ENGELBERG, J., BOYARSKY, L.L. (1979) The non cybernetic nature of ecosystems. *Am. Nat.* 114:317-324

EPSTEIN, E. (1965) Mineral metabolism. *En: BONNER, J., VARNER, J.E. (Eds.) Plant Biochemistry*. New York: 438-466

ESCARRE, J. (1979) Etude des successions végétales dans la séquence a *Quercus lanuginosa* Lamk. des garrigues montpelliérais. *Thesis Doctoral*. Univ. de Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier.

ESTRATEGIA MUNDIAL PARA LA CONSERVACION DE LA NATURALEZA. (1980) WWF. ICONA. Madrid.

EVANS, G.C. (1966) Model and measurement in the study of woodland light climates. *En or In: BAINBRIDGE, R., EVANS, G.C., RACKHAM, O. (Eds.) Light as an ecological factor*. Blackwell's. Oxford

EVANS, G.C. (1972) *The quantitative analysis of plant growth*. Blackwell's. Oxford.

EVANS, G.C., COOMBE, D.E. (1959) Hemispherical and woodland canopy photography and the light climate. *J.Ecol.***47**:103-113

FENNER, (1985) *Seed Ecology*. Chapman & Hall. London

FERNANDEZ ALES, R.; MARAÑÓN, T., FIGUEROA, M.E., GARCIA NOVO, F. (1984) Interacciones entre geomorfología e intervención humana sobre la composición del matorral en la cuenca del Río Guadalupejo. (Extremadura). *Studia Oecologica*.**5**:35-53

FIGUEROA, M.E., CASTELLANOS, E.M. (1988) Vertical structure of *S.maritima* and *S.densiflora* in mediterranean marshes *En*: WERGER M.J.A.; van den AART, P.J.M., DURING, H.G., VERHOEVEN, J.T.A. (Eds.) *Plant Form and Vegetation Structure*. SPB Academic Publishing. The Hague:105-108

FITTER A.H. (1986) Acquisition and utilization of resources. *En*: CRAWLEY, M.J. (Ed.) *Plant Ecology*. Blackwell's. Oxford:375-405

FITZGERALD R.D. (1983) An indirect method to estimate the aerial biomass of small single-stemmed woody plants. *J.Range Management* **36**(6):757-759

FLAHAULT, C., SCHRÖTER, C. (1910) Phytogeographische Nomenklatur. *Compte-Rendu. Cong. Int. Botanique*. Bruxelles.

FLIERVOET, L.M., WERGER, M.J.A. (1984) Canopy structure and microclimate of two wet grassland communities. *New phytol.***96**:115-130

FLIERVOET, L.M., WERGER, M.J.A. (1985) Vegetation structure and microclimate of three Dutch Calthion palustris communities under different climatic conditions. *Vegetatio*: 103-113.

FORBES, S.A. (1887) The lake as a microcosm. *Bull. Peoria Scient. Ass.* (1887):77-87

FORD, E.D., NEWBOULD, P.J. (1971) The leaf canopy of a deciduous woodland. *J.Ecol.***59**:843-862

FOREL, F.A. (1892-1904) *Le Leman*. F.Rouge. Lausanne

FUJIMORI, T. (1971) Analysis of a forest canopy on the basis of a *Tsuga heterophylla* forest. *Jap.J.Ecol.***21**:134-139

GARCIA NOVO, F. (1968) Estudio conjunto de la vegetación y los factores ambientales en un pasto natural de Rodas Viejas (Salamanca). *Tesis Doctoral*. U. Complutense. Madrid

GARCIA NOVO, F. (1976) Ecophysiological aspects of the distribution of *Elymus arenarius* and *Cakile maritima* on the dunes of Tents-Muir Point. (Scotland). *Oecol. Plant.***11**:13-24

GARCIA NOVO, F. (1979) The ecology of dune vegetation of Doñana National Park. *En*: JEFFRIES, R.L., DAVY, J.A. (Eds.) *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell's. Oxford:571-592

GARCIA NOVO, F. (1984) Los ecosistemas forestales. *La gestión forestal y el Medio Ambiente*. Ministerio de Agricultura. Madrid:14-55

GARCIA NOVO, F., COLLANTES, M., DIAZ BARRADAS, M.C., KORENBLOTT, G. (1990) Microestructura vertical de pastizales fueguinos. *Los sistemas naturales subantárticos Americanos y su ocupación humana*. CSIC-CONICET Madrid

GARCIA NOVO,F., CRAWFORD, R.M.M. (1973) Soil aeration, nitrate reduction and flooding tolerance in higher plants. *New Phytol.* **72**:1029-1037

GARCIA NOVO,F., GONZALEZ BERNALDEZ,F., GIL CRIADO,A. (1969) Essais d'analyse automatique de la vegetation et des facteurs du milieu. V *Symposium Flora Europaea*. Pub.U.de Sevilla:91-115

GARCIA NOVO,F., TORRES MARTINEZ,A. RAMIREZ DIAZ,L., (1975) El sistema de dunas de Doñana. *Naturalia Hispanica* 5. ICONA. Madrid

GARCIA NOVO,F., WISHART,D. (1972) Estudio conjunto de la vegetación y los factores edáficos en un pastizal de Rodas Viejas (Salamanca) empleando varios métodos de ordenación y clasificación. *Inv.Pesq.***36**:145-162

GAUSE,G.F. (1934) *The struggle for existence*. Williams, Wilkins. Baltimore

GILIBERTO,J., MOONEY H.A., KUMMEROW, J. (1977) Scrub structure analysis. *En*: THROWER,N.J.W.; BRADBURY,D.E. (Eds.) *Chile California mediterranean scrub atlas*. Dowden, Hutchinson y Ross. Stroudsburg. Pa.:144-147

GITTINS,R. (1969) The application of ordination techniques. *En*: RORISON,I.H. (Ed.) *Ecological aspects of the mineral nutrition of plants*. Blackwell. Oxford:37-66

GLEASON,H.A. (1926) The individualistic concept of the plant association. *Bull.Torrey Bot.Club* **53**:7-26

GLENN HUGUES, H., WARNER,L.W., BLANKENSHIP L.H (1987) Estimating shrub production from plant dimensions. *J.Range Management* **40**(4):367-369

GODRON, M. (1984) *Abregé d'Ecologie de la vegetation terrestre*. Masson. Paris

GONZALEZ BERNALDEZ,F (1970) Seminario sobre Ecología. *Inv.Pesq.***34**:88-112.

GONZALEZ BERNALDEZ,F., BORRIL,M., LINDER,R. (1969) Variability of hexaploid *Festuca arundinacea*. Principal component analysis of the correlation matrix. *Bol.R.Soc.Española Hist.Nat.(Biol.)* **67**:257-263

GONZALEZ BERNALDEZ,F., GARCIA NOVO,F., RAMIREZ DIAZ,L. (1972) Interpretación ambiental y física de componentes principales de análisis biocenóticos. *Inv.Pesq.***36**:141-144

GONZALEZ BERNALDEZ,F., GARCIA NOVO,F., RAMIREZ DIAZ,L. (1975) Analyse factorielle de la vegetation des dunes de la Reserve Biologique de Doñana. I-Analyse numerique des données floristiques. II-Analyse d'un gradient du milieu. Etude speciale du probleme de la non-linearité. *Israel J.Bot.***24**:106-107;173-182.

GONZALEZ BERNALDEZ,F., MONTSERRAT,P., GIL CRIADO,A. (1969) Elaboración automática de datos fitosociológicos. *Bol.R.Soc.Española Hist.Nat.***66**:151-167.

GONZALEZ BERNALDEZ,F., MOREY,M., VELASCO,F. (1969) Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Pardo forest (Madrid). A multivariate approach to community structure diversity and environmental factors. *Bol.R.Soc.Española Hist.Nat.(Biol.)* **67**:265-284

GONZALEZ BERNALDEZ,F., SANCHO ROYO,F., GARCIA NOVO,F. (1973) Analyse des réactions face au paysage naturel. **Options mediterranneennes** 17:67-81
GOODALL,D.W. (1952) Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. **Australian J.Sci.Res.Ser.B** 5:1-41

GOODALL,D.W. (1953) Objective methods for the classification of vegetation. I,II,III **Australian J.Bot.** 1:39-62;434-456; 2:302-324

GOODALL,W. (1954a) A new point-quadrat method. **Ecology** 37:627-628

GOODALL,W. (1954b) Vegetational classification and vegetational continua. **Angew. Pflsoziol.**1:168-182

GOUNOT,M. (1961) Les methodes d'inventaire de la végétation. **Bull.Serv.Carte phytogeogr.B.**6:7-73

GRACIA, C.A. (1981) El modelo de lago como técnica de interpretación forestal. **Actas I Congreso Español de Limnología.** Barcelona:125-129

GRACIA, C.A. (1983) La clorofila en los encinares del Montseny. **Tesis Doctoral.** Univ. de Barcelona. Barcelona

GRACIA, C.A., ABRIL,M., SABATE,S., SALA,A., SERRASOLAS,I. (1984) Relationships between r-k strategies and the vertical structure in a mediterranean shrub community near Barcelona (NE Spain). *En: DELL,B. (Ed.) Proc 40 Intern. Conf.of Mediterranean Ecosystems* :59-62

GREIGH-SMITH,P. (1961) Data on pattern within plant communities. **J.Ecol.**49:695-708

GREIGH-SMITH, P. (1957-1964) **Quantitative Plant Ecology.** 1ª y 2ª Eds. Butterworths. Londres

GRIER C.C., RUNNING,S.W. (1977) Leaf area of a mature northwestern forest: relations to side water balance. **Ecology** 58:893-899

GRIME, J.P. (1965) Comparative experiments as a key to the ecology of flowering plants. **Ecology** 45:513-515

GRIME, J.P. (1974) Vegetation classification by reference to strategies. **Nature** 250:26-31

GRIME,J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **Amer.Natur.**111:1169-1174

GRIME, J.P. (1979) **Plant strategies and vegetation processes.** Willey. Chichester.

GRISEBACH,A. (1872) **Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatishen Anordnung.** 2 vol. W.Engelmann Leipzig

van GROENEWOUD,H. (1965) Ordination and classification of Swiss and canadian coniferous forests by various biometric and other methods. **Ber. Geobot. Inst. Eth. Stifg.**36:28-102

GUTHERY,F.S., DOERR,T.B., TAYLOR, M.A. (1981) Use of a profile board in sand shinnery oak communities. **J.Range Management** 34:157-158

HANES,T.L. (1971) Succession after fire in the chaparral of Southern California. **Ecol.Monog.**41:27-52

- HARMAN,A.H. (1973) **Modern factor analysis**. Univ. Chicago Press. Chicago
- HARPER, J.L. (1967) A Darwinian approach to plant ecology. *J.Ecol.*55:247-271
- HARPER, J.L. (1974) A centenary in population biology. *Nature* 252:526-27
- HARPER, J.L. (1977) **Population biology of plants**. Academic Press New York
- HERRERA, C. (1982) Seasonal variation in the quality of fruits and diffuse coevolution between plants and avian dispersers. *Ecology* 63:773-785
- HERRERA, C. (1984a) Avian interference of insect frugivory: an exploration into the plant-bird fruit pest evolutionary triad. *Oikos* 42:203-210
- HERRERA, C. (1984b) Tipos morfológicos y funcionales en plantas del matorral mediterráneo en el Sur de España. *Studia Oecologica* 5:7-34
- HILL, M.O. (1973) Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J.Ecol.*61:237-249
- HORN, H. (1971) **The adaptive geometry of trees**. Princeton Univ. Press
- HORN, H. (1974) The ecology of secondary succession. *Ann.Rev.Ecol.Syst.*5:25-37
- HORN, H. (1981) Succession *En* MAYR,R. (Ed.) **Theoretical Ecology**:253-271
- HOUSSARD,C., ESCARRE,J., ROMANE,F. (1980) Development of species diversity in some mediterranean plant communities. *Vegetatio* 43:59-72
- HOUSSARD,C., ESCARRE,J. (1981) Measures de la quantité relative de feuillage par strates dans deux taillis de chêne pubescente. *Ann.Sci.Forest.*38:449-468
- HULT,R. (1881) Försök till analytisk behandling af växformationerna. **Meddel. Soc. Fauna Flora Fennica** 8:1-155. (citado por MUELLER DOMBOIS y ELLEMBERG, **Aims and methods of Vegetation Ecology**, Wiley, 1974)
- von HUMBOLDT,A. (1805-34) **Voyage aux regions equinoxiales du Nouveau Continent fait en 1799,1800,1801,1802,1803 et 1804 par A.von Humboldt et A.Bopland**. (Trad. española de Lisandro ALVARADO, 1941, 5 vol., con el título **Viaje a las regiones equinocciales del Nuevo Continente**)
- HUTCHINSON, G.E. (1957-67) **A treatise in Limnology**. J.Wiley New York
- HUTCHINSON, G.E. (1965) **The ecological theater and the evolutionary play**. Yale University Press. New Haven
- HUTCHINSON,G.E. (1978) **An introduction to Population Ecology**. Yale University Press. New Haven
- IDA,K. (1981) Ecophysiological studies on the response of Taxodiaceous conifers to shading with special reference to the behaviour of leaf pigments. II Chlorophyll and carotenoid content in green leaves grown under different grades of shading. *Bot.Mag.(Tokyo)* 94:181-196
- INFOMAB (1983) **Man and Biosphere**.UNESCO. Paris
- JONES,H.G. (1983) **Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology**. Cambridge University Press London
- JORDAN,C.F. (1981) Do ecosystems exist?. *Am.Nat.*118:284-287
- JORDANO,P. (1984) Relaciones entre plantas y aves frugívoras en el matorral mediterráneo del área de Doñana. **Tesis Doctoral**. Univ. de Sevilla. Sevilla
- KEELEY, J.E. (1977) Seed production, seed populations in soil and seedling

production after fire for two congeneric pairs of sprouting and non sprouting chaparral shrubs. **Ecology** 58:820-829

KEELEY, J.E., KEELEY, S.C. (1981) Post fire regeneration of southern California Chaparral. **Am.J.Bot.** 68:524-530

KERSHAW, K.A. (1964) **Quantitative and dynamic plant ecology**. E. Arnold. London

KNIGHT, R.L., SWANEY, D.P. (1981) In defense of ecosystems. **Am.Nat.** 117:991-992

KÖPPEN, W. (1931) **Grundriss der Klimakunde**. Berlin, Leipzig

KOIKE, F. (1985) Reconstruction of two dimensional tree and forest canopy profiles using photographs. **J.Ecol.** 22:921-929

LACK, D. (1966) **Population studies of birds**. Clarendon Press. London

LAMBERT, J.M.; WILLIAMS, W.T. (1962) Multivariate methods in plant ecology. IV Nodal analysis. **J.Ecol.** 50:775-802

LEPART, J., ESCARRE, J. (1983) La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. **Bull.Ecol.** 14:173-178.

LIETH, H. (1973) Primary production: Terrestrial Ecosystems. **J.Human Ecol.** 1:303-332

LIETH, H.; WHITTAKER, R.H. (Eds.) (1975) **Primary productivity of the Biosphere**. Ecological Studies 14. Springer Verlag. New York

LIKENS, G.E. (1985) Experimental approaches for the study of ecosystems. **J.Ecol.** 33:381-396

LINDEMAN, R.L. (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology** 23:340-417

LOTKA, A.J. (1925) **Elements of Physical Biology**. Williams and Wilkins. Baltimore. Reimpreso en 1956 como **Elements of Mathematical Biology**. Dover. New York

LOVELOCK, J.E. (1979) **Gaia: a new look at life on Earth**. Oxford University Press. New York

LUNDEGAARDH 1966

McARTHUR, R.H. (1965) Patterns of species diversity. **Biol.Rev.** 40:510-533

McARTHUR, R.H., HORN, H.S. (1969) Foliage profile by vertical measurements. **Ecology** 50:802-804

McARTHUR, R.H., McARTHUR, J.W. (1961) On bird species diversity. **Ecology** 42:594-598

McINTOSH, R.P. (1981) Succession and Ecological Theory *En*: WEST, D.C.; SHUGART, H.H.; BOTKIN, D.B. (Eds.) **Forest Succession, concepts and applications**. Springer Verlag. Nueva York

McNAUGHTON, S.J., COUGHENOUR, M.B. (1981) The cybernetic nature of ecosystems **Am.Nat.** 117:985-990

MADGWICK, H.A.I., BLUMFIELD, G.L. (1969) The use of hemispherical photographs to assess light climate in the forest **J.Ecol.** 57:537-542

MALANSON, G.P., O'LEARY, J.F. (1982) Post fire regeneration strategies of Californian coastal sage shrubs. **Oecología** 53:355-358

MARAÑÓN, T. (1985) Diversidad florística y heterogeneidad ambiental en una

dehesa de Sierra Morena. *An. Edaf. Agrobiol.* **44**:1183-1197

MARGALEF, R. (1968) *Perspectives in Ecological Theory*. University of Chicago Press. Chicago

MARGALEF, R. (1957) La teoría de la información en Ecología. *Mem. Real Acad. C. Art. Barcelona* **32**:373-449

MARGALEF, R. (1963) On certain unifying principles in Ecology. *Am. Natur.* **97**(897):357-373

MARGALEF, R. (1975) *Ecología*. Omega. Barcelona.

MARGALEF, R. (1981) *La Biosfera entre la Termodinámica y el Juego*. Omega. Barcelona.

MARGALEF, R. (1983) *Limnología*. Omega. Barcelona.

MARGALEF, R., GONZALEZ BERNALDEZ, F. (1970) Grupos de especies asociados en el fitoplancton del mar Caribe. *I. Pesq.*

MAY, R. M. (Ed.) (1976) *Theoretical Ecology*. Blackwell. London

MERINO, J., GARCIA NOVO, F., SANCHEZ DIAZ, M. (1976) Annual fluctuation of water potential in the xerophytic scrub of the Doñana Biological Reserve (Spain). *Oecol. Plant.* **11**:1-11

van der MEULEN, F., WERGER, M. J. A. (1984) Crown characteristics, leaf size and light throughfall of some savanna trees in Southern Africa. *S. Africa. J. Bot.* **3**:208-218

MILLER, P. C. (1973) A model of temperatures, transpiration rates and photosynthesis of sunlit and shaded leaves in vegetation canopies. En *Plant response to climatic factors*. Proceedings of Uppsala Symposium 1970. UNESCO. Paris:427-434

MILLER, P. C., (Ed.) (1981) *Resource use by chaparral and matorral*. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New-York.

MILLER, P. C., HAJEC, E., POOLE, D. K., ROBERTS, S. W. (1981) Microclimate and energy exchange. En: MILLER, P. C. (Ed.) *Resource use by chaparral and matorral*. Springer Verlag. Berlin:97-121

MILLER, P. C. (1982) Environmental constraints to vegetation form in mediterranean type ecosystems. *Ecologia Mediterranea* **8**:411-416

MILLER, P. C. (1983) Canopy structure of mediterranean-type shrubs in relation to heat and moisture. En KRUGER, F. J., MITCHELL, D. T., JARVIS, J. U. M. (Eds.) *Mediterranean Type Ecosystems: the role of nutrients*. Springer Verlag. Berlin, Heidelberg, New-York:133-166

MOEBIUS, K. (1877) *Die Auster und die Austerwirtschaft*. Berlin

MOLINIER, R., VIGNES, P. (1971) *Ecologie et biocenotique*. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel

MONOD, J. (1970) *Le Hassard et la Necessite*. Seuil. Paris

MONSI, M., SAEKI, T. (1953) Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.* **14**:22-52

MONSI, M., UCHIJIMA, Z., OIKAWA, T. (1973) Structure of foliage canopies and

photosynthesis. **Ann.Rev.Ecol.Syst.** 4:301-327

MONTANA,C., EZCURRA,E. (1980) Simple instruments for quick measurement of crown projections **J.For.**78:699

MONTEITH,J.L. (1973) **Principles of environmental Physics**. Arnold. London

NAHALI,I. (1981) The mediterranean climate from a biological viewpoint. *En*: DI CASTRI,F., GOODALL,D.W., SPECHT,R.L. (Eds.) **Mediterranean type shrublands**. Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam.

NEWTON,J.E., BLACKMAN, G.E. (1970) The penetration of solar radiation through leaf canopies of different structure. **Ann.Bot.**34:329-348

NIKLAS, K.J. (1986a) Computing simulation of branching patterns and their implication on the evolution of plants. **Some mathematical questions in Plant Biology**. The American Mathematical Society. Providence. Rhode Island:1-50

NIKLAS, K.J. (1986b) Evolución vegetal simulada por ordenador **I.Ciencia** 116:56-64

NOBEL, P.S.,LONG, S.P. (1985) Canopy structure and light interception. *En*: COOMBS,J., HALL,D.O., LONG,S.P., SURLOCK,J.M.O. (Eds.) **Techniques in bioproductivity and photosynthesis**. Pergamon Press.Oxford. New-York, Toronto, Sydney, Frankfurt:41-49

NOBLE,I.R., SLATYER,R.O. (1980) The use of vital attributes to predict successional change in plant communities subject to recurrent disturbances. *En*: van der MAAREL,E. (Ed.) **Succession**. W.Junk. The Hague.:5-21

NOY MEIR,I., van der MAAREL,E. (1987) Relations between community theory and community analysis in vegetation science : some historical perspectives. **Vegetatio** 69:5-15

NUDDS,T.D. (1977) Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. **Wildl.Soc.Bull.**5:113-117

ODUM,E.P. (1969) The strategy of ecosystem development. **Science** 164:262-270

ODUM, H.T. (1957) Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. **Ecol. Monogr.**27:55-112.

ODUM,H.T. (1971) **Environment, Power and Society**. Wiley Interscience. New York

OJEA,I., PEREIRAS,J., BASANTA,M. (1988) Vertical distribution of photosynthetic and non-photosynthetic phytomass in *Ulex europaeus* *En*: WERGER, M.J.A. *et al.* (Eds.) **Plant form and vegetation structure**. SPB Academic Publishing. The Hague :183-190

ONDOK,J.P. (1984) Simulation of stand geometry in photosynthetic models based on hemispherical photographs. **Photosynthetica** 18:231-239

ORELLANA,R. (1990) La sucesión secundaria del matorral mediterráneo tras su perturbación. **Tesis Doctoral**. Universidad de Sevilla

ORSHAM,G. (1983) Approaches to the definition of mediterranean growth forms. *En*: KRUGER,F.J., MITCHELL,D.T., JARVIS,J.U.M. (Eds.) **Mediterranean Type Ecosystems: the role of nutrients**. Springer Verlag. Berlin, Heildelberg, New-

York:86-102

PANKRATH (1973)

PARSONS,D.J. (1976) Vegetation structure in the mediterranean scrub communities of California and Chile. *J.Ecol.***64**:435-447

PATIL,G.P. (1971) Statistical Ecology. Penn.State Univ. Press. London

PATTEN,B.C., ODUM,E.P. (1981) The cybernetic nature of ecosystems *Am.Nat.***118**:886-895

PERY,M. (1987) Observaciones sobre la evolución del crecimiento vertical en alcornocales después de un incendio forestal en la Selva (Girona). *Jornadas sobre Bases ecológicas de la gestión ambiental*. Diputación de Barcelona:54-56

PHILIPS,J.(1931-32) Succession, development, the climax, and the complex organism: an analysis of concepts. Part I-III. *J.Ecol.***19**:554-571; **20**:210-246; 489-508

PIGOTT y TAYLOR (1964)

PRIGOGINE,I.,HERMAN,R.,ALLEN,P. (1977) The evolution of complexity and the laws of nature. *En*: LAZSLO,E., BIERMAN,J. (Eds.) *Goals in a Global Community: A report to the Club of Rome*.

PRIGOGINE,I. (1978) Time, structure and fluctuations. *Science* **201**:777-785

PRIGOGINE,I. (1980) *From being to becoming*. Freeman. San Francisco

RAMIREZ DIAZ,L. (1973) Estudio ecológico cuantitativo del matorral de la Reserva Biológica de Doñana. *Tesis Doctoral*. Univ. de Sevilla. Sevilla.

RAMIREZ DIAZ,L., GARCIA NOVO,F., MERINO,J. (1976) On the ecological interpretation of principal components in factor analysis. *Oecol. Plant.***11**:1-11

RAUNKIAER,C. (1934) *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press. Oxford

RICHARDS,P.W. (1937) *Plant life forms*. Clarendon Press. Oxford

RICHARDS,P.W. (1952) *The Tropical Rainforest. An Ecological Study*. Cambridge U.Press

RICHARDS,P.W., TANSLEY,A.G., WATT,A.S. (1940) The recording of structure, life form and flora of a tropical forest communities as a bases for their classification. *J.Ecol.* **28**:224-239

ROBERTS,S.W., MILLER,P.C. (1977) Interception of solar radiation affected by canopy organization of two mediterranean shrubs. *Oecol.Plant.***12**:273-290

ROBERTSEN,H., HEIL,G.W., BOBBINK,R. (1988) Digital picture processing. A new method to measure vegetation structure. *En*: WERGER,M.J.A. (Ed.) *Int.Symp. on Vegetational Structure*. SPB Academic Publishing. The Hague.

RODIN,L.E.; BAZILIEVICH,N.I., (1966) *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation*. Oliver and Boyd. Edinburgh

ROLLET,B. (1967) Etude quantitative de profils structuraux des forêts denses venezueliennes. Comparaison avec d'autres profils de forêts. *Adansonia* **8**:523-549

ROLLET,B. (1980) Organización. *Ecosistemas de los bosques tropicales UNESCO/CIFCA*. Madrid:126-152

RORISON,I.H (1960) Some experimental aspects of the calcicole-calcifuge

problem.I,II. J.Ecol.48:585-599;679-688

RORISON,I. H. (1968) The response to phosphorus of some ecologically distinct plant species. **New.Phytol.**67:913-923

RORISON,I.H. (Ed.)(1969) **Ecological aspects of the mineral nutrition of plants.** Blackwell.Oxford

ROSS,J. (1980) Radiation regime and architecture of plant stands. **Tasks for Vegetation Sciences 3.** Dr.W.Junk Publishers. La Haya.

SCHLESINGER,W.H., GRAY,J.T., GILL,D.S., MAHALL,B.E. (1982) *Ceanothus megacarpus* chaparral: a synthesis of ecosystem processes during development and annual growth. **Bot.Rev.**48:71-117

SCOPE (Scientific Committee on the Problems of the Environment) (1990) **Scientific Programme 1990-92.** (Existen 46 monografías de SCOPE sobre temas ambientales)

SEMINARIO DE ECOLOGIA MATEMATICA (1970) **Inv.Pesq.**

SHINOKAZI,K., YODA,K., HOZUMI,K., KIRA,T. (1964) A quantitative anlysis of plant form. The pipe model theory. **Jap.J.Ecol.**14:97-105;133-139.

SLATYER,R.O.(1967) **Plant water relationships.** New York

SMITH,B.H. (1984) The optimal design of a herbaceous body. **Am.Nat.**123:197-211

SPECHT,R.L. (1969) A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristic of mediterranean type climates in France, California and Southern Australia. I Structure, morphology and succession. **Aust.J.Bot.**17:277-292

STAALFELT,M.G. (1972) **Staalfelt's Plant Ecology. Plants the soil and Man.** Longman. London

STRAHLER,A.N.; STRAHLER,A.H. (1974) **Introduction to Environmental Science.** Hamilton. Sta. Barbara

TANSLEY,A.G. (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology** 16:284-307

THURSTON,J.M. (1969) The effect of liming and fertilizers on the botanical composition of permanent grassland and of the yield of hay. *En:* RORISON,I.H. (Ed.) **Ecological aspects of the mineral nutrition of plants.** Blackwell.Oxford:3-10

van TOOREN,B., DURING,H.J., OUDHOF,H. (1987) Dynamics of briophytes in a chalk grassland. **Folia Geobot.Phytotax. (Praha)** 22:377-383

TRABAUD,L.(1984) Changements structuraux apparaissant dans une garrigue de chene kermes soumise a differents regimes de feux controles. **Acta Oecologica (Oecol.Applic.)**.5(2): 127-143

TUBA,Z., NYILAS,J. (1980) Correlation between the vertical light and photosynthetic pigment structure of a multilayer community (turkey oak forest). **Acta Botanica Academia Scientiarum Hungaricae** 26(3-4):447-454

TUXEN,R. (1937) Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. **Mitt. Florist. Soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen**.3:1-170

TUXEN,R., ELLEMBERG,H. (1937) Der systematische und der ökologische Gruppenwert. Ein Beitrag zur Begriffsbildung und Metodik in der

- Pflanzensoziologie. *Mitt. Florist. Soziol. Arbeitsgem.* 3:171-184
 del VILLAR, Huguet (1929) *Geobotánica*. Labor. Barcelona
 VOLTERRA, V. (1926) Variazioni e fluttiazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Acad. Lincei* (s.6) 2:31-113. (Tuvo repercusión la traducción del artículo aparecida en el *Animal Ecology* de R. CHAPMAN (1931), McGraw-Hill. N.York)
 WALLER, D.M. (1986) The dynamics of growth and form. En CRAWLEY, M.J. (Ed.) *Plant Ecology*. Blackwell:291-320
 WALTER, E. (1964-68) *Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung*. 2 vol. VEB Fisher. Jena
 WALTER, E. (1980) *Zonas de vegetación y clima*. Omega. Barcelona
 WARMING, E. (1909) *Oecology of Plants*. Oxford Univ. Press. London. (Trad. inglesa de *Plantensanfund*, 1895)
 WARMING Y DRUDE 1913
 WARMING, E. (1909)/1896 *Oecological Plant Geography*. Berlin
 WARREN WILSON, J. (1958) Analysis of the spatial distribution of foliage by two dimensional quadrats. *New Phytol.* 59:92-101
 WARREN WILSON, J. (1965) Stand structure and light penetration. I Analysis by point quadrats. *J. Applied Ecol.* 2:238-290
 WARREN WILSON, J. (1967) Stand structure and light penetration. III Sunlit foliage area. *J. Applied Ecol.* 4:159-166
 WATT, K.E.F. (1968) *Ecology and resource management*. McGraw. New York
 WEAVER, J.E., CLEMENTS, F.E. (1938) *Plant Ecology*. McGraw-Hill. London
 WEBB, L.J., TRACEY, J.G., WILLIAMS, W.T., LANCE, G.N. (1970) Studies in the numerical analysis of complex rain forest communities. V. *J. Ecol.* 58:203-232
 WENT, F.W. (1957) *The experimental control of plant growth*. Chronica Botanica Co. Waltham
 WHITTAKER, R.H. (1951) A criticism of the plant association and climax concepts. *North West Sci.* 25:17-31
 WHITTAKER, R.H. (1953) A consideration of climax theory: the climax as population and pattern. *Ecol. Monog.* 23:41-78
 WHITTAKER, R.H. (1962) Classification of natural communities *Botan. Rev.* 28:1-239
 WHITTAKER, R.H. (1965) Dominance and diversity in land plant communities *Science* 147:250-260
 WHITTAKER, R.H. (1966) Forest dimensions and production in the Great Smoky mountains. *Ecology* 47:103-121
 WHITTAKER, R.H. (1970) *Communities and ecosystems*. McMillan. London
 WILLIAMS, W.T., LAMBERT, J.M. (1959, 1960, 1961) Multivariate methods in plant ecology I, II, III. *J. Ecol.* 47:83-101; 48:689-710; 49:717-730
 WILLIAMS, W.T., LAMBERT, J.M., LANCE, G.N. (1966) Multivariate methods in plant ecology V. Similarity analyses and information analysis. *J. Ecol.* 54:427-45
 WILLIAMS, W.T., LANCE, G.N., WEBB, L.J., TRACEY, J.C., DALE, M.B. (1969)

Studies in the numerical analysis of complex rain forest communities III
J.Ecol.57:515-535

WISHART,D. (1970) Some problems in the theory and applications of the methods of numerical taxonomy. **Ph.D.Thesis**. U.St.Andrews; St.Andrews

WERGER,M.A., DUSINK,E.M., FLIERVOET,L.M. (1986) Types of phytomass- and leaf area index profiles in grassland vegetation. **Vegetatio** 63:39-45

YARRANTON,G.A. (1966) A plotless method of sampling vegetation **J.Ecol.** 54:229-238

**DISCURSO PRONUNCIADO POR EL EXCMO.
SR. D. MANUEL LOSADA VILLASANTE**

*Académico Numerario de la Academia en
contestación al leído por el
ILMO. SR. D. FRANCISCO GARCIA NOVO
en el acto de su recepción como Académico
Numerario celebrado el 16 de Octubre de 1989.*

Excmo. Sr. Presidente, Ilmos. Sres. Académicos, Señoras y Señores:

Me cabe hoy el honor y la satisfacción -que de propósito no he querido delegar- de dar la más calurosa y cariñosa bienvenida al académico electo profesor Francisco García Novo y de contestar a su enjundioso y estimulante discurso sobre La Estructura de la Vegetación en el acto solemne de su recepción en la Academia Sevillana de Ciencias. Comparto así con él, del modo más directo, leal y amigable, este momento cumbre de su veloz, brillante y sólida carrera académica y científica, que tan de cerca y con tanta admiración he seguido desde su incorporación como profesor de Ecología y Fisiología Vegetal a nuestra naciente Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Sevilla, de la que ha sido y sigue siendo motor y gestor en infinidad de aspectos y circunstancias.

El color y el calor de esta ceremonia me brindan también una ocasión única para, sin inhibiciones, hacer público panegírico de los méritos y bien ganados logros que acreditan a nuestro ilustre compañero como destacado y prestigioso ecólogo, así como para reconocer el aprecio y la amistad que nos unen y que tanto han potenciado nuestras actividades comunes. Voy a procurar, no obstante, que el análisis de la sobresaliente labor científica y docente del profesor García Novo sea objetivo y medido y lo más exento posible de oropeles, pues cualquier exageración más bien empañaría que enaltecería la calidad de su curtida personalidad académica, ampliamente reconocida ya a nivel nacional e internacional.

Como entusiasta y capacitado maestro e investigador, el profesor García Novo ha sabido promover vocaciones y crear escuela entre el nutrido grupo de jóvenes que siempre ha acudido gustoso y motivado a escuchar sus magistrales lecciones y conferencias en las aulas y tribunas públicas y a formarse a su lado en los laboratorios de su Departamento de Ecología y en las salidas al campo.

A diferencia de un insigne científico antecesor suyo, del que más tarde hablaré ampliamente por haber intuido con vista de lince y establecido sobre una base ponderal simple y sólida la Estructura Atómica de la Materia y que, por tomarse con excesivo afán sus experimentos y teorías, ni siquiera tuvo tiempo para casarse, el joven García Novo lo hizo admirablemente, a punto y con gusto exquisito, escogiendo a una de las más dulces, inteligentes y bellas mujeres de su tierra, Marisa, a la que tanto ha dado y de la que tanto ha recibido, y dando vida entre ambos a cuatro espléndidos hijos, dos como el padre y dos como la madre, para emparejar en todo con perfecto avenimiento. Al fisicoquímico y cuáquero inglés DALTON (1766-1844) le bastó “comparar” a comienzos del siglo pasado las proporciones definidas o múltiples en que se combinan algunos elementos químicos entre sí para establecer las bases estructurales de la materia, no sólo de la inanimada, o “sin vida”, sino de la viva; esperemos que al ecólogo “rociero” García Novo le haya bastado “analizar” a fines de éste las características morfológicas, numéricas y fisiológicas que presentan unas típicas plantas seleccionadas de matorral del “Coto de Doñana” para poner los cimientos de la estructura de la vegetación.

Conocí a Francisco García Novo en Madrid, allá por el año 66, en la inolvidable fiesta de fin de carrera que, sin estridencias, ordinariieces ni pretensiones, hoy tan al uso, pero sí con natural sencillez, alegría y simpatía desbordantes, trato correcto y raudales de pícaro ingenio y de sano humor, organizaron en el “pisito de Biológicas” los alumnos de aquella promoción de la rama de Biología de la Universidad Complutense para despedirse y despedirnos a sus ya ex-maestros con sinceras demostraciones de reconocimiento y afecto. Era ya entonces “Fuco” un recién graduado tesinando que, con su flamante Premio Nacional Fin de Carrera, destacaba visiblemente entre sus compañeros no sólo por su talla, don de gentes y dotes de mando y organización, sino por lo que siempre han sido y siguen siendo sus cualidades y virtudes más atrayentes y atractivas: capacidad de gestión y de trabajo, inteligencia clara y profunda, intuición, entusiasmo, dedicación y entrega, cordialidad, apertura a todos los horizontes y fronteras, aficiones equilibradas y polifacéticas y, en fin, como corresponde a un oriundo de rancia y genuina estirpe gallega, carácter sosegado y versátil y habilidad de maniobra y adaptación. Fueron las promociones de estudiantes de aquellos años anunciadoras de fuertes mudanzas, y testigos ellas mismas de la profunda crisis y evolución que estaba ya experimentando la moderna Biología. De los 60 alumnos que integraban la promoción del 66, sólo 15 eran varones, y de ellos 10 serían eventualmente investigadores y profesores universitarios, la mayor parte catedráticos. Enrique Cerdá y Santiago Silvestre, que hoy nos honran como compañeros del claustro universitario, y Carlos Vicente Córdoba, hermano de nuestro también compañero de Academia, constituyen un expresivo índice del talante y empuje de aquel curso, al que tuve la suerte de enseñar y, en cierto modo, de encauzar a mi regreso de la Universidad de Berkeley.

La carrera de Biología dejaba de ser la clásica cenicienta que tenía como

única salida la oposición para desempeñar puestos de profesorado en la enseñanza de las Ciencias Naturales en colegios e institutos, y las Ciencias Biológicas pasaban, por derecho propio, a ocupar un puesto de privilegio entre sus nobles hermanas, las llamadas Ciencias Exactas (Matemáticas), Físicas y Químicas. Los planes de estudio de Biológicas abrían con exultación sus frentes incluyendo nuevas asignaturas que iban desde la Biofísica y la Biología Molecular, Subcelular y Celular a la Ecología. Cuando "Fuco" terminó su carrera, las asignaturas de Bioquímica y Ecología no figuraban aún, con nombre propio, en su expediente, y la Genética era más mendeliana que molecular. Uno de los artífices del impulso fulgurante que iba a tomar la enseñanza de la Biología en nuestro país fue el ministro de Educación y Ciencia don Manuel Lora Tamayo. Con visión y perspectiva de político científico de gran alcance dio vía libre a la implantación en todas las Facultades de Ciencias de las provincias universitarias españolas de Secciones de Biológicas, hasta entonces limitadas a las de Madrid y Barcelona. No todas, pero sí varias de ellas -y, como ejemplo, la sevillana- darían inmediatamente de sí, con enorme pujanza y alto nivel, mucho más de lo que ni los más optimistas hubieran podido razonablemente imaginar.

La ecología española iba a nacer también entonces, a la sombra del frondoso árbol de la ciencia del Consejo Superior de Investigaciones Científicas y con el patrocinio de su inolvidable secretario, el profesor don José María Albareda, en el Instituto de Investigaciones Pesqueras de Barcelona y en el Instituto de Edafología de Madrid. Ramón Margalef, el primer miembro de honor de nuestra Academia, como piedra monolítica genial e inimitable, por un lado, y el eminente núcleo de ecofisiólogos vegetales, integrado por Pedro Monsterrat, Fernando González Bernáldez, Francisco García Novo y Miguel Morey, en las "casitas del Consejo", junto a la madrileña Residencia de Estudiantes de la calle Pinar, por otro, iban a germinar en el momento propicio, con el vigor de las semillas bíblicas de mostaza, y a extender sus escuelas, de estilo propio, por toda la geografía española.

Tras conseguir su grado de doctor por la Universidad Complutense en 1968 con su tesis "Aplicación de tres diferentes métodos de análisis al estudio conjunto de la vegetación y los factores ambientales en un pasto de Rodas Viejas", galardonada con Premio Extraordinario, marcha el doctor García Novo, después de una breve estancia en la Estación de Mejora de Plantas de Elvas, Portugal, a la Universidad de St. Andrews en Escocia. Como becario del British Council completa su formación postdoctoral en el Departamento de Botánica de esta Universidad, al que vuelve esporádicamente en 1972 y 1975 y donde realiza estudios fisiológicos sobre el metabolismo del nitrógeno en plantas acuáticas y costeras y sobre la composición química de matorrales. En Octubre de 1970 se incorpora como profesor adjunto de Ecología a la Universidad de Sevilla, explicando la Fisiología Vegetal hasta el curso 1975-76. Gana la plaza de profesor Agregado de Ecología de esta Universidad en 1974 y es nombrado catedrático de esta disciplina de la Universidad de Santiago en 1976, para pasar finalmente por traslado a la de Sevilla ese mismo año.

Como director del Departamento de Ecología de la Universidad de Sevilla, el profesor García Novo se ha responsabilizado de las enseñanzas de Ecología, Limnología, Fisiología Vegetal, Ecología Aplicada y Geografía Física y ha impartido Cursos de Ecología de Sistemas en numerosas Universidades y Centros de Investigación españoles y de Europa y América. El profesor García Novo ha organizado también Seminarios y Simposios nacionales e internacionales sobre "Enseñanza de la Ecología", "Reservas de la Biosfera", "Impacto ambiental de las Centrales Térmicas y Nucleares", "Field Trip de la British Ecological Society", "Pastizales mediterráneos" y "Estructuras y estabilidad de los Ecosistemas".

Entre los proyectos integrados sobre temas de prospección ecológica y evaluación ambiental que ha dirigido destacan: "Regeneración de la vegetación en áreas perturbadas por obras públicas", "Impacto del incendio en las repoblaciones forestales de Galicia", "Descripción ecológica del sistema de dunas del Parque Nacional de Doñana", "Sucesión y cartografía de los complejos de vegetación en el Parque Nacional de Doñana", "Prospección ecológica y evaluación del impacto ambiental en el litoral atlántico de Andalucía, marismas de los ríos Tinto y Odiel, centrales nucleares de Valdecaballeros y Almaraz, Laguna del Ostión, México, y Pantano de Minititlán-Coatzacoalcos, México" y "Ecología de los pastizales de la Tierra de Fuego, Argentina".

En colaboración con los doctores P. Moore del King's College de la Universidad de Londres, R.M. Crawford, de la Universidad de St. Andrews, F. Catarino, de la Universidad de Lisboa, y M. Collantes, de la Universidad de Buenos Aires, desarrolla respectivamente programas sobre "Historia ecológica del Parque Nacional de Doñana durante los últimos siglos", "Evolución del suelo y vegetación del estuario del Tay en Tents-Muir", "Matorrales mediterráneos peninsulares" y "Síndromes adaptativos de la vegetación fueguina". Su interés por la ecología de aguas dulces le ha llevado también a estudiar la ecología piscícola en los peculiares climas mediterráneos. Añadamos finalmente que el Departamento de Ecología de la Universidad de Sevilla participa en las actividades de gestión ambiental de la ciudad, Parque Nacional de Doñana y Junta de Andalucía.

La relevante labor investigadora del profesor García Novo queda patente en las 32 tesis doctorales dirigidas, polarizadas fundamentalmente hacia el estudio de la vegetación de las áreas mediterráneas de España, y en sus numerosas publicaciones científicas: unos 70 artículos y 6 monografías.

Como experto en temas ambientales ha sido vocal, representante o consejero de Comités, Patronatos y Consejos de organismos e instituciones nacionales e internacionales (ICONA, CIFCA, UNESCO, SCOPE, etc.), formado también parte del Comité editorial de las revistas "Biological Conservation" y "Studia Oecológica".

No cabe sino decir que el profesor García Novo es un "biólogo de bota" todo terreno, que lo mismo patea dunas que matorrales o espesuras en el coto de Doñana que en la pampa argentina, las altas tierras de Escocia o las lagunas mejicanas.

Acabamos de escuchar la provocativa y novedosa disertación del profesor García Novo sobre "La Estructura de la Vegetación", que a todos nos ha deleitado por su elocuencia y riqueza de concepción y a muchos nos ha hecho y hará cavilar por cuanto significa de apertura de campos y superación de barreras y limitaciones en la moderna Ecología. Nadie como él podía habernos presentado tan persuasiva y convincentemente sus originales y bien trenzadas ideas sobre una teoría a la que está dedicando últimamente todo su quehacer. Desde ahora en adelante habrá que pensar con el profesor García Novo -trayendo a colación nuevos niveles integrados de dinamismo, complejidad, flexibilidad y reactividad- en algo aparentemente tan obvio y tan simple como la estructura de las plantas terrestres que se desarrollan silvestres, sobre el suelo y hacia el cielo, durante los ciclos diurnos, estacionales y anuales que tienen programados con mayor o menor capacidad de adaptación. Son las plantas organismos que se enraizan fijamente en la tierra en que nacen, se alimentan austeramente de lo que tienen a mano y de lo que almacenan, y subsisten como pueden, tanto en la abundancia como en la escasez. Su gran virtud es la de saber solazarse cuando el ambiente les es bonancible y protegerse con admirable eficacia de sus inclemencias cuando les es adverso y extremo: tórrido o gélido, en calma chicha o huracanado, seco o torrencial, radiante u oscuro, hipotónico o salino, ácido o alcalino, tóxico o parco en nutrientes, etc.

Así viven las plantas, alegre, espontánea, silenciosa y naturalmente, las de corta y larga vida, las chicas, las medianas y las gigantes, inmóviles como estatuas, desnudas de ropaje artificial, y a base de alimentos sobrios y simples: sol, aire, agua y tierra. Pero vivir y medrar en medios edáficos y condiciones ambientales que pueden ser feraces y feroces no es fácil; hay que saber organizarse, luchar y aguantar estoicamente y, por supuesto, no despilfarrar nada. Ellas, tan humildes y sufridas, son, sin embargo, las que han hecho y hacen posible que el mundo sea hermoso y habitable para el hombre y para todos los organismos vivos.

El profesor García Novo nos ha expuesto con conocimiento, maestría y penetración sus conceptos sobre "La Estructura de la Vegetación". Yo, por mi parte, que he de contestar gustosamente a su discurso, he dedicado y sigo dedicando mi vida al estudio de la composición, estructura y función de la célula y de sus orgánulos, macromoléculas y sillares moleculares, es decir, a lo que hoy se llama, con más acierto que snobismo, "Biología Celular y Molecular". El profesor García Novo es ecólogo, pero, al mismo tiempo, fisiólogo, o más concretamente, fisiólogo vegetal. Yo, en cambio, soy bioquímico, bioquímico vegetal, pero me acerco también a la fisiología e incluso a la ecología, por un lado, y a la biofísica, por otro. Nuestra aproximación y nuestros campos de trabajo nos hacen, pues, estar muy cercanos y muy distantes y ser también muy iguales y muy distintos.

Al comienzo de su charla el profesor García Novo se pregunta: "La Naturaleza ¿cómo se organiza?". Y él mismo se contesta: "Abandonada la Causa Finalis aristotélica, ha de buscarse dentro de la base de una organización tan adecuada como la natural. Un físico se hacía una pregunta semejante ante la estructura electrónica del átomo tratando de describir la trayectoria del electrón

partiendo de la dinámica clásica de los cuerpos celestes. Y se contestaba ...debe ser muy simple porque el electrón sabe seguir su órbita sin vacilación. El modelo era inadecuado y la solución no se encontraba en aquella dirección, pero la reflexión era válida. Si el electrón "sabe"... es que la pregunta está mal formulada. Se ha dicho que la Naturaleza es un gran libro de respuestas y compete a los científicos aprender a plantearle las preguntas".

Voy a aprovechar la oportunidad que se me ofrece al contestar al profesor García Novo para reflexionar sobre La Estructura de la Materia Viva, es decir, sobre Los Niveles de Organización en Biología, desde las partículas elementales hasta los ecosistemas y el cosmos, pasando por átomos, moléculas, células y organismos y apoyándome en descubrimientos científicos que marcan época, para tratar así de responder mejor a su pregunta -no exenta de perplejidad- con amplitud de miras, perspectiva histórica, actualidad y visión de futuro. Soy consciente de que esta ardua tarea desborda mi capacidad, pero, a pesar de todo, voy a intentarlo y de un modo muy exhaustivo. Creo que merece la pena y que será provechoso para quienes ahora nos escuchan y para quienes después nos lean. Porque estoy seguro de que para intentar comprender las estructuras de la vegetación hay que partir de la base de todo lo que se sabe hoy -a todos los niveles- sobre las estructuras sobre las que la vegetación descansa.

Como dice muy bien el profesor García Novo "deben existir algunas claves de organización simples y eficaces capaces de hacer persistir con éxito tantos organismos: (más de 10) millones de especies y una supervivencia de (casi 4.000) millones de años".... "Hoy no puede hablarse de una biología molecular en oposición a otra biología porque toda ella es molecular, como es también evolutiva y ecológica".

Quisiera comenzar estas reflexiones sobre las estructuras en que se asienta y manifiesta la vida recordando una hermosa frase del gran físico y matemático inglés NEWTON (1642-1727), que súbitamente supo en 1666, cuando aún no había cumplido los 24 años, relacionar y razonar matemáticamente la caída de la manzana con el movimiento de la Luna y de los planetas, y que por primera vez demostró, al pasar la luz blanca por un prisma, que ésta puede fácilmente separarse en distintos colores y después recombinarse. En su "Principia Mathematica" (1687) NEWTON presentó en términos matemáticos una nueva visión revolucionaria y comprensible del Universo, cuya estructuración material y capacidad de transformación concibió en toda su grandeza sobre la base de corpúsculos elementales, entre los que incluyó también a los de la luz, hoy llamados fotones. "It seems probable to me that God in the beginning formed matter in solid, massy, hard, impenetrable, movable particles, of such sizes and figures and in such proportion to space, as most conduced to the end for which He formed them.... The changes of corporeal things are to be placed only in the various separations and new associations and motions of these permanent particles". La gloria de NEWTON fue cantada de forma insuperable por el poeta Alexander POPE: "Nature and Nature's laws lay hid in night; God said, Let Newton be! and all was light".

Al hablar de Poesía, Estructura, Vegetación, Naturaleza y Luz no podemos dejar de mencionar en el contexto de los temas que hoy nos conciernen a una de las figuras más señeras de la literatura universal, el poeta y filósofo-naturalista alemán GOETHE (1749-1832), quizás la última personalidad que en el "Siglo de las Luces" encarnó todavía el espíritu del hombre del Renacimiento, tratando de comprender a la naturaleza en todas sus manifestaciones y de conseguir el concierto de todas las ciencias. Sus escritos científicos rebasan ampliamente los diez volúmenes sobre temas tan diversos como "La Metamorfosis de las Plantas" (1790) y "La Teoría del Color" (1805-10). GOETHE es considerado fundador de la Morfología, que para él consistía en el estudio sistemático de la formación y transformación, defendiendo como su tesis principal que todas las estructuras vegetales son hojas modificadas. La atención y el esfuerzo que GOETHE dedicó al estudio de la naturaleza de la luz y de los colores demuestran también hasta que punto fue éste tema de su predilección, aunque errara en su doctrina de que la luz es una e indivisible y no está constituida por corpúsculos. Con anterioridad a GOETHE, el astrónomo angloalemán HERSCHEL (1738-1822) había medido en 1800 el efecto calorífico de la radiación infrarroja del espectro solar, y el físico alemán RITTER (1776-1810) había descubierto en 1801 la acción fotoquímica de la luz ultravioleta sobre el cloruro de plata, ensanchando de este modo el espectro luminoso fuera de los márgenes visibles al ojo humano.

En la segunda mitad del siglo V. a. C. el más grande de los filósofo-naturalistas griegos, DEMOCRITO de Abdera (470-380 a.C.), discípulo de LEUCIPO, había ya anunciado con claridad, por primera vez, sus ideas sobre el Universo: "Las únicas cosas que existen son los átomos y el vacío". Los átomos de agua serían suaves y redondos; los de tierra, ásperos y dentados; los de fuego, espinosos. Los cambios aparentes en la naturaleza de las sustancias consistirían meramente en la separación y reunión de los átomos según distintos patrones, lo que explicaría las distintas propiedades de las mismas, y las leyes de la naturaleza serían inamovibles e inalterables. La "Teoría del Atomismo", notablemente recogida y expuesta por la escuela del filósofo griego EPICURO (¿342-270 a.C.), fue transmitida a la posteridad por el poeta y filósofo romano LUCRECIO (95-55 a.C.) a través de su famoso poema "De Rerum Natura", el mejor poema didáctico jamás escrito, y revivida y defendida en el siglo XVII por los abogados de la experimentación científica, el filósofo francés GASSENDI (1592-1655) y el fisicoquímico británico BOYLE (1627-1691). Gracias al descubrimiento de la imprenta hacia 1440 por el inventor alemán GUTENBERG (¿1400-1468), el poema de Lucrecio fue de los primeros en aparecer en letra impresa, difundiendo el concepto de atomismo a lo largo y ancho de toda Europa. La revolución científica hubiera sido imposible sin la imprenta.

Tampoco se puede olvidar la enorme labor de recopilación que en las épocas romana y visigoda llevaron a cabo algunos cerebros superdotados para transmitirnos los conocimientos de los antiguos griegos. Destacan entre ellos el escolar romano PLINIO "el Viejo" (23-79), gobernador en España y autor de una monumental "Historia Natural" de treinta y siete volúmenes, que murió víctima de

su propia curiosidad científica cuando el volcán Vesubio entró en erupción y arrasó las ciudades de Pompeya y Herculano, y nuestro erudito compatriota, el Arzobispo de Sevilla, San ISIDORO (560-636), que entre los años 622 y 633 publicó su famosa enciclopedia "Las Etimologías". También realizó un valioso trabajo de recopilación del saber de la antigüedad en este oscuro periodo de la Alta Edad Media el pensador inglés BEDA "el Venerable" (673-735).

Los siglos XII y XIII serían singulares en la historia de la ciencia por las traducciones. Los libros de los sabios árabes, que habían conservado durante siglos la obra de los filósofos griegos, muchas veces con largos y concienzudos comentarios, fueron traducidos al latín, destacando en este quehacer la famosa "Escuela de Traductores de Toledo", a la que dedicó gran parte de su vida el italiano Gerardo de CREMONA (¿1114-1187). Entre los sabios y filósofos que a nivel universal más sobresalieron en esta época medieval brillan con luz propia el árabe AVERROES (1126-1198) y, sobre todo, el judío MAIMONIDES "el Sefardi" (1135-1204), ambos cordobeses.

La "Guía de los Perplejos" de MAIMONIDES está considerada como una de las obras cumbres del espíritu humano y constituyó la base del pensamiento judaico en los siglos posteriores, ejerciendo también profunda influencia en la filosofía musulmana y en la escolástica cristiana. A MAIMONIDES se le ha llamado el "Aristóteles Judío de los Tiempos Medios" y el "Santo Tomás del Judaísmo". Una opinión, en cierto modo acertada aunque quizás algo exagerada, que recoge David GONZALO MAESO en el prólogo de su reciente y excelente edición de la "Guía" (1983), la primera completa que aparece en español, es que la obra del "Aguila de la Sinagoga" es "más que un libro filosófico, escrito por un filósofo para filósofos, un libro judaico, compuesto por un judío para judíos".

Se suele decir que es un mito el que COLON (1451-1506) pensase que la Tierra era redonda mientras que todos sus contemporáneos creían que era plana, ya que la esfericidad terrestre era un hecho demostrado por el más famoso de los filósofos griegos primitivos, PITAGORAS (¿580-500? a.C.), ya en el siglo VI a.C., y aceptado por los científicos europeos contemporáneos de COLON. Lo que no cabe duda es que el descubrimiento de lo que él creyó las Indias, el 12 de octubre de 1492, con tres pequeñas carabelas y 120 hombres, después de casi tres meses de viaje, impresionó la mentalidad de Europa más que ninguno de los descubrimientos científicos realizados hasta entonces y que la gloria de esta hazaña -que COLON agradeció, cayendo de rodillas, con el canto del "Te Deum"- corresponde no sólo a él sino a España y, en gran parte, a los andaluces y sevillanos.

La revolución científica era ya inminente, pero antes de ella, en 1519-22, otra proeza igualmente grandiosa y universal, y también obra de españoles, iba a tener lugar: la "Primera Vuelta a la Tierra" y el descubrimiento del "Océano Pacífico" y del "Estrecho de Todos los Santos", hoy llamado de MAGALLANES (¿1480-1521?) en honor del heroico marino portugués que ostentó el mando de la expedición. Hay una lápida en la calle SEBASTIAN ELCANO (¿1460-1526?) de Sevilla

conmemorando esta gesta admirable que todos los que tenemos la suerte de vivir en esta incomparable ciudad deberíamos haber leído e invitar a leer a nuestros hijos y amigos visitantes. Dice así: “El día 10 de Agosto de 1519 salieron de esta margen del Guadalquivir y sitio llamado Puerto de Mulas las naves Trinidad, San Antonio, Concepción, Santiago y Santa María de la Victoria regidas por Hernando de Magallanes con el intento de hallar el Estrecho que ponía en comunicación el Mar del Sur con el Mar del Norte. El día 8 de septiembre de 1522 logrado aquel grandioso empeño la Santa María de la Victoria gobernada por Juan Sebastián del Cano regresó sola y maltrecha a la misma margen en el mismo puerto después de haber dado por primera vez la vuelta al mundo. ¡Gloria perdurable a los valerosos nautas que coronan la más portentosa empresa de la raza española! La ciudad de Sevilla les erige este mármol promesa de otro más digno monumento. 12 de Octubre de MCMXIX”.

Este viaje de circunnavegación probó definitivamente que los cálculos del astrónomo y geógrafo griego ERATOSTENES (¿280-194? a.C.) sobre el tamaño de la Tierra (40.000 Km. de circunferencia) son correctos. El marino y científico sevillano Antonio de ULLOA (1716-1795) participaría en 1735-45, en unión de otro español, Jorge JUAN, en la expedición de la CONDAKINE (1701-1774) al Perú para medir más exactamente la longitud de un grado del meridiano terrestre en el ecuador.

El año de 1543 es fecha clave en la “Historia de la Ciencia”, hasta el punto que puede decirse que marca el comienzo de La Revolución Científica. En dicho año se publicaron dos libros de enorme difusión en toda Europa que ejercerían tremendo impacto en todos los pensadores y cambiarían esencialmente el “Método Científico” a seguir en el futuro así como el modo de mirar las cosas.

El astrónomo polaco COPERNICO (1473-1543), canónigo de la catedral de Frauenburgo, dedicaba aquel año en su lecho de muerte su obra magna “Sobre las Revoluciones de las Esferas Celestes” al papa Pablo III. COPERNICO, formado en Italia, era un genio universal, y su fuerte fue más el cálculo matemático que la observación astronómica. Hasta su época, las posiciones de los planetas se calculaban por las “Tablas Alfonsíes”, las mejores de la Edad Media, del glorioso rey ALFONSO X “el Sabio” (1221-1284), a quien España y nuestra ciudad deben, entre otras muchas cosas, nada menos que la joya monumental de la Iglesia trianera de Santa Ana. Pero COPERNICO consideró que el sistema geocéntrico de los astrónomos griegos HIPARCO (¿190-120? a.C.) y PTOLOMEO (s.II d.C.) en que se basaban era demasiado complicado e improbable. De hecho es famoso el comentario del propio ALFONSO X, aburrido de la complicadísima visión ptolemaica del Universo, de que “si Dios le hubiera pedido su opinión cuando creó el Universo, le hubiera recomendado crear uno mucho más simple”. Por ello COPERNICO consideró al Sol, en vez de a la Tierra, como centro del Universo, a cuyo alrededor girarían todos los planetas.

El sistema heliocéntrico no era idea nueva en la historia, pues ya había sido concebido por ARISTARCO de Samos (¿320-250? a.C.), el más genial y brillante de

los astrónomos griegos, y es sabido que COPERNICO conoció los trabajos de ARISTARCO a través del “Newton de la Edad Antigua”, el greco-siciliano ARQUIMEDES (¿287-212? a.C.), lamentablemente muerto durante las “Guerras Púnicas” por un expeditivo soldado romano, una tragedia que se repetiría veinte siglos más tarde, durante la “Revolución Francesa”, cuando LAVOISIER (1743-1794), después de ser arrestado por un insolente oficial, fuera guillotinado sin contemplaciones.

El otro libro histórico fue escrito por el anatomista flamenco VESALIO (1514-1564), médico de la corte del emperador Carlos V y del rey Felipe II; fruto de sus propias disecciones escribió otra obra magna, “La Anatomía del Cuerpo Humano”, que suponía la ruptura con muchas de las ideas establecidas desde los tiempos del médico griego GALENO (¿130-200?).

Al derrumbarse el sistema astronómico ptolemaico y derrocararse simultáneamente la biología prevaleciente desde tiempo de los griegos se tambaleó también el edificio intelectual del medioevo. Fue precisamente este estado de cosas lo que hizo posible a comienzos del siglo XVII que GALILEO (1564-1642), el padre de la Física moderna, con sus famosos experimentos y nuevos instrumentos, pusiera los cimientos para la fundación de la ciencia.

Si bien VESALIO aceptó el punto de vista de GALENO de que la sangre pasaba de un ventrículo a otro del corazón a través de poros invisibles en la pared muscular que los separa, su contemporáneo el médico español SERVET (1511-1553), y, más tarde, el médico inglés HARVEY (1578-1657) esclarecerían toda la verdad sobre la circulación de la sangre. SERVET describió en un libro anónimo que publicó en 1553 -y que despertaría la cólera de CALVINO (1509-1564), quién le condenó a su paso por Ginebra a ser quemado en la parrilla ese mismo año- la circulación de la sangre que salía del corazón por la arteria pulmonar y volvía a él, sin atravesar su pared muscular, por la vena pulmonar. HARVEY, como antes VESALIO, y como el sucesor de éste en la cátedra, su propio maestro en Padua FABRICIO (1537-1619), fue un experimentador (“not from books, but from dissections” era su lema) que mediante la disección descubrió las válvulas que separan las aurículas de los ventrículos; también descubrió que la sangre sale de los ventrículos del corazón por las arterias y vuelve a las aurículas por las venas, así como que unas y otras se ramifican hasta límites que no pueden verse a simple vista. El fisiólogo MALPIGHI (1628-1694) corroboraría esta sugerencia cuatro años después de la muerte de HARVEY al descubrir los capilares sanguíneos con ayuda del microscopio. El libro de HARVEY “Tratado Anatómico sobre los Movimientos del Corazón y de la Sangre” (1626) figura entre los grandes clásicos de la ciencia y hace acreedor indiscutible a su autor del título de fundador de la Fisiología moderna con que se reconoce su excelsa labor. Entre los legados de HARVEY al Real Colegio de Médicos figura uno para una “conferencia anual” en el que se exhorta a los miembros “to search and to study out the secrets of nature by way of experiment”.

La teoría de Copérnico habría de esperar siglos para ser demostrada, pero en 1609 el físico y astrónomo italiano GALILEO construye y aplica el telescopio como instrumento científico de incalculable valor y alcance y descubre un sistema planetario en miniatura, las “Lunas” de Júpiter, girando alrededor de éste. Usando el telescopio, GALILEO descubrió también que la “Vía Láctea” es de hecho una galaxia con miríadas de estrellas indistinguibles entre sí a simple vista. El telescopio iba a revolucionar la astronomía y a servir de utensilio para medir una de las constantes fundamentales del Universo, la velocidad de la luz, de cuyo valor GALILEO sólo pudo constatar, con su ingenioso experimento del encendido y apagado alternativo de dos linternas situadas en dos colinas alejadas, que es, si no instantánea, velocísima.

No deja de ser irónico que, habiendo descubierto GALILEO no sólo el telescopio para observar a larga distancia, sino el péndulo para medir el tiempo, la aplicación de estos instrumentos a la medida de la velocidad de la luz no fuera desarrollada hasta después de su muerte por el físico y astrónomo holandés HUYGENS (1629-1695) y por el astrónomo danés ROEMER (1644-1710). En 1656 HUYGENS aplicó el principio del péndulo a la medida del tiempo, y en 1676 ROEMER, observando precisamente el movimiento del satélite más interno de Júpiter, determinó la velocidad de la luz. Ningún científico puede hoy ignorar que la velocidad de la luz, o velocidad de propagación de las radiaciones electromagnéticas, no sólo relaciona longitud y tiempo ($c \approx 0,3 \times 10^9 \text{ m s}^{-1}$) sino que, como demostraron en la segunda mitad del siglo pasado tres de los más grandes genios de la Física, el escocés MAXWELL (1831-1879) y los alemanes PLANCK (1858-1947) y EINSTEIN (1879-1955), también relaciona las constantes de permitividad y permeabilidad del vacío ($\epsilon_0 \mu_0 = c^{-2}$), la energía y longitud de onda de una radiación ($E\lambda = hc$) y, simplemente, energía y masa como equivalentes ($E = mc^2$).

Los descubrimientos de GALILEO con su telescopio y los argumentos irrefutables que adujo significaron, en contra de la opinión de sus detractores, el triunfo definitivo de la doctrina heliocéntrica de Copérnico y la derrota, también definitiva, de la doctrina geocéntrica de Ptolomeo, y así lo hizo él mismo constar en 1632 en una obra maestra literaria “Diálogo de los Dos Mayores Sistemas del Mundo”. El juicio “injusto”, absurdo y humillante a que fué sometido GALILEO por exponer sincera, libre y brillantemente sus ideas significó, si cabe, por contra, magnificar perdurablemente su gloria y honra y proclamar a los ojos del mundo la victoria final e imparable de la verdad y de la revolución científica, presagiada por el franciscano inglés Roger BACON (1214-1294) en el siglo XIII y emprendida por COPERNICO y VESALIO en el siglo XVI. No es de extrañar que la “Royal Society” de Londres, reconocida oficialmente por cédula real del soberano Carlos II en 1663 como asociación de eruditos, adoptara como su lema “Nullius in Verba”.

Uno de los más ardientes defensores del Método Científico fue sin duda el eminente y taimado político, abogado, filósofo y escritor inglés Francis BACON (1561-1626), que vivió y promovió intensamente la Revolución Científica, a pesar de que, como dijo HARVEY, no sin cierta razón, no fue un científico práctico:

“BACON wrote experimental science like a lord Chancellor”. El gran servicio de F. BACON a la ciencia y a la humanidad fue criticar los métodos entonces existentes -indudablemente malos-, tratar de formular otros nuevos para sustituirlos, y pintar un cuadro reluciente del poder y la gloria que los hombres adquirirían sobre la naturaleza mediante tales métodos, diseñando y realizando experimentos. Francis BACON valoraba la ciencia en sí, como un fin, y por el inmenso poder que debería conferir al hombre sobre la naturaleza. Hasta los tiempos de F. BACON había existido un divorcio casi completo entre teoría, observación, experimentación y aplicación práctica. Los hombres estaban a merced de hambres, epidemias, catástrofes y miserias, sin saber cómo combatirlas. Había una evidente falta de poder sobre la naturaleza. Los únicos procedimientos para obtener energía mecánica eran los molinos de viento y de agua. El interés fundamental de F. BACON fue descubrir y propagar un nuevo método, el método científico, mediante el que los hombres pudieran conocer las leyes y estructura de la materia y beneficiarse de su control sobre la naturaleza. En su “Avance del Conocimiento” (1605), F. BACON clamó por un vasto programa de investigación científica cooperativa “for the relief of man’s estate”. Hoy, al mirar hacia atrás y ver cómo y cuánto ha avanzado la humanidad desde el siglo XVII gracias a la ciencia y la tecnología, podemos felizmente comprobar que su mensaje fue escuchado y su método puesto sabiamente en acción por políticos, empresarios, científicos y técnicos.

GALILEO supo unificar las matemáticas y la física y los fenómenos celestes y terrestres, tratando siempre de encontrar una relación matemática que describiera los procesos físicos con simplicidad y de una manera general. Para GALILEO el “libro de la Naturaleza está escrito en caracteres matemáticos”. Al aplicar el método científico, los investigadores pudieron comprobar que, efectivamente, el camino real para descubrir la “Verdad de la Naturaleza” es realizar experimentos con ayuda de instrumentos especialmente pensados y diseñados con este propósito.

Dice el profesor García Novo al comienzo de su discurso, parafraseando al biólogo anglo-americano HUTCHINSON (1903-): “El Teatro del Mundo comienza un Acto de su Comedia Evolutiva cada vez que un nuevo vehículo instrumental irrumpe en el escenario y conduce a los científicos hasta un nuevo mundo interior”. Precisamente uno de los discípulos de GALILEO, TORRICELLI (1608-1647) descubrió, por sugerencia suya, en 1643, sólo un año después de la muerte de su maestro, el vacío y el barómetro, y en 1657 BOYLE y su brillante ayudante HOOKE (1635-1703) la bomba de vacío, que mejoró la inventada en 1605 por el pintoresco alcalde de Magdeburgo, el físico GUERICKE (1602-1686).

La fabulosa capacidad extrapoladora de GALILEO le permitió descubrir en 1610 cómo convertir el telescopio en un instrumento para su utilización en el examen de objetos microscópicos, por lo que en cierto sentido se le puede considerar también el inventor del microscopio, tendiendo así la escala que habría de unir el mundo de lo infinitamente pequeño con el mundo de lo infinitamente

grande, de lo infinitamente cercano con lo infinitamente lejano, de lo infinitamente simple con lo infinitamente complejo.

Durante el siglo XVII se perfeccionó mucho la construcción de microscopios, y a mediados de este siglo nacen de su aplicación nuevas ciencias: la Anatomía microscópica y la Microbiología, cuyo fundadores son, respectivamente, el médico italiano MALPIGHI y el biólogo holandés LEEUWENHOEK (1632-1723). MALPIGHI no sólo descubrió la circulación de la sangre a través de los vasos capilares (1661) sino que describió también en detalle los órganos internos del gusano de seda, el embrión de pollo, las vías respiratorias de los insectos, etc, compartiendo su interés por la anatomía microscópica de animales y plantas con su contemporáneo, el médico y botánico inglés GREW (1641-1712), precursor de la Anatomía comparada. Entre los descubrimientos de MALPIGHI en el campo vegetal destacan (1662) el de los vasos espirales y el de los estomas del envés de las hojas. LEEUWENHOEK prefirió el uso de una sola lente, que el pulía con esmero y perfección insuperables, al microscopio compuesto, llegando a alcanzar aumentos superiores a 200 veces. Con sus famosas lentes (se dice que en su larga vida fabricó más de 400) corroboró y extendió en 1668 el descubrimiento de los capilares sanguíneos de MALPIGHI, y seis años más tarde describió con exactitud los glóbulos rojos de la sangre, que ya había observado en 1658 el naturalista holandés SWAMMERDAM (1637-1680). En 1677 describió y dibujó -sólo unos meses después que el estudioso holandés HAMM- los espermatozoos del perro y otros animales y todo un mundo de pequeños animalículos, y en 1680 las partículas globulares (células) de levadura. La primera representación de las bacterias -adelantándose un siglo en este descubrimiento- la realizó en 1683.

Tanto MALPIGHI como LEEUWENHOEK publicaron la mayor parte de sus resultados en las "Philosophical Transactions" de la Royal Society, de la que ambos fueron elegidos miembros. Precisamente uno de los más brillantes microscopistas de este fecundo período fue el secretario de esta famosa sociedad científica, HOOKE, ingenioso, hábil y pendenciero, que publicó su conocidísima "Micrografía" en 1665. En esta obra figura por primera vez la palabra célula (del latín "pequeña celda"), haciendo referencia a las "celdillas" microscópicas, similares a las de un panal de abejas, que constituyen el corcho. No era entonces previsible que este vocablo, ocurrente y apropiado como el de átomo (del griego "indivisible"), fuera a adquirir tan profundo y universal significado estructural y funcional en el futuro, a partir del reconocimiento de la célula, dos siglos más tarde, como la unidad morfológica y fisiológica de todos los seres vivos.

Es remarcable que los grandes genios universales se hayan adelantado siempre en siglos, incluso en circunstancias adversas, a lo que la evidencia experimental demostraría después ser cierto de manera irrefutable. El biólogo DARWIN (1809-1882), con NEWTON el otro gigante inglés, autor de "El Origen de las Especies por medio de la Selección Natural" (1859), se adelantaría casi un siglo a "La Teoría del Origen de la Vida" formulada en 1922 y 1929, respectivamente, por el bioquímico ruso OPARIN (1894-) y el genetista inglés HALDANE (1892-1964)

y a los experimentos de MILLER (1930-) en 1953 sobre la síntesis abiótica de biomoléculas, como los aminoácidos y los péptidos, a partir de simples moléculas primigenias, como el hidrógeno, el agua, el amoníaco y el metano. A los estudiantes y a sus profesores, al menos a mí, nos sorprende siempre que escribimos sus fórmulas o las vemos escritas que cinco moléculas del ácido del cianuro, el reactivo prebiótico del químico ORO y el veneno de las novelas de Agatha CHRISTIE, puedan dar tan simple y maravillosamente, por condensación, una molécula (del latín "pequeña masa") de la base púrica adenina, la primera de las cuatro letras del alfabeto genético y el soporte del fosfato rico en energía en las transacciones biológicas. Cabe preguntarse con admiración ¿es realmente tan sencillo construir estructuras químicas?

La audacia de DARWIN tuvo lugar en 1871, cuando PASTEUR (1822-1885), en la cumbre de su fama, había ya acabado de manera contundente y definitiva (1864) con la falacia de la generación espontánea, demostrando que la vida, en forma de seres organizados, no hace de novo en las condiciones actuales de nuestro mundo, y cuando el anatomopatólogo alemán VIRCHOW (1821-1902), tenaz opositor de DARWIN, había ya acuñado (1860) su famoso dictum: "omnis cellula e cellula".

Aunque con frecuencia se afirma que los experimentos de PASTEUR demostraron la imposibilidad de toda generación espontánea -omne vivum e vivo-, esta conclusión es mucho más exagerada y ambiciosa de lo que en rigor permiten sus experimentos, realizados en condiciones muy particulares y limitadas. Nadie puede hoy seriamente negar la posibilidad de biogénesis en las condiciones adecuadas de espacio, tiempo y ambiente que debieron darse al comienzo de la historia de nuestro planeta. Por otro lado hay que tener bien presente que los cambios químicos y biológicos que, como consecuencia de la aparición de la vida en la Tierra, han tenido lugar en la biosfera -concretamente el causado por el desprendimiento fotosintético de cantidades ingentes de oxígeno molecular- han modificado de tal manera sus condiciones que hoy puede ser imposible lo que al principio no lo fue.

DARWIN había deducido de sus observaciones que los organismos más complicados y mejor adaptados que hoy habitan la Tierra proceden por evolución de otros más sencillos que les precedieron. Por ello, el propio DARWIN se vió filosóficamente forzado a creer en la generación espontánea de la materia viva en sus orígenes, al extrapolar hacia atrás sus conceptos básicos sobre la evolución, haciéndolo así constar en el pasaje que él mismo escribió en 1871 y del que después, al no poder volver a encontrarlo, hizo mención en una carta escrita a George WALLICH en 1878: "It is often said that all the conditions for the first production of a living organism are now present. But if (and oh! what a big if!) we could conceive in some warm little pond, with all sorts of ammonia and phosphoric salts, light, heat, electricity, etc. present, that a protein compound was chemically formed ready to undergo still more complex changes, at the present day such matter would be instantly devoured or absorbed, which would not have been the

case before living creatures were formed”.

En la conclusión de su libro “El Origen de las Especies” DARWIN cerró con broche de oro sus ideas sobre la creación y la evolución: “There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed by the Creator into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been and are being evolved”.

El profesor García Novo nos ha hablado de La Estructura de la Vegetación a nivel de planta, y yo voy a engranar con él hablándoos de La Composición, Estructura y Función de la Vegetación tratando de relacionar entre sí la composición, estructura y función de la materia viva, especialmente de la vegetal, desde el nivel de partícula al de organismo. La vida -el milagro y misterio más grande y contradictorio de nuestro mundo, maravillosa y admirable, tanto por su fragilidad y potencia como por su simplicidad y complejidad, y en perpétua evolución ascendente que alcanza cimas de perfección insondables- es básicamente estructura, organización, dinamismo, equilibrio, eficiencia y adaptación a todos los niveles. No hay, no puede haber, función fisiológica sin estructura ni sin fuentes energéticas que mantengan e impulsen la maquinaria biológica para que funcione con eficacia. Resulta por ello paradójico que la Biología moderna naciera en cierto modo a fines del siglo XIX, al demostrar los químicos que un proceso fisiológico tan peculiar y bien definido como la fermentación alcohólica, conocida desde los tiempos bíblicos, puede ocurrir, después de rota la estructura e integridad celular, al margen de la célula viva. En este sentido hay un evidente paralelismo con el nacimiento de la Química moderna, al conseguir los físicos disociar los átomos por la acción de la descarga eléctrica a través de gases enrarecidos y descubrir el electrón y los iones positivos como sus constituyentes. Iba a comenzar una nueva era con el desguace de átomos y células y con el análisis a fondo de sus piezas.

La fecha de 1897 es clave en la historia de la Biología y de la Química: en dicho año, el químico alemán Eduard BÜCHNER (1860-1917) descubre, de manera casual, la fermentación del azúcar por extractos de levadura, y el físico inglés Joseph John THOMSON (1856-1940) descubre el electrón y determina la razón carga/masa (10^{11} C kg⁻¹) de esta partícula subatómica en un experimento que hizo época y que repetiría años más tarde con iones positivos de diversos elementos. La otra partícula estructural y funcional de la materia, el protón, previamente observada en 1886 en un tubo de descarga por el descubridor de los “rayos canales”, el físico alemán GOLDSTEIN (1850-1930) -que, dicho sea de paso, había dado en 1876 su nombre actual a los todavía desconocidos en su naturaleza “rayos catódicos”- fue también caracterizada con precisión en su razón carga/masa ($\approx 10^8$ C kg⁻¹) por J.J. THOMSON en 1906, el mismo año en que fue galardonado con el Premio Nobel de Física, después de unas medidas de tanteo realizadas por el físico alemán WIEN (1864-1928) en 1898. Los buenos maestros hacen a los buenos discípulos y consiguen ser superados en número y, a veces, incluso en calidad por éstos. Siete de los alumnos de J.J. THOMSON, incluido su hijo, alcanzaron el Premio Nobel.

Como tantas veces ha ocurrido en la historia de la ciencia, la casualidad favorece a los hombres bien dotados y capaces. Hans BÜCHNER, hermano mayor y tutor de Eduard, había preparado jugos acelulares de microorganismos con fines terapéuticos y para evitar su descomposición había recurrido al remedio casero de añadir azúcar a los extractos de levadura de cerveza. Durante un viaje a Munich en periodo de vacaciones para visitar a su hermano Hans, Eduard observó que se formaba gas en el líquido azucarado libre de células e inmediatamente atribuyó el fenómeno a la descomposición del azúcar en dióxido de carbono y alcohol por la acción del principio activo de la levadura, al que llamó “zimasa”, publicando su sensacional ensayo *La Fermentación Alcohólica sin Levadura*, que le valió el Premio Nobel de Química de 1907 y dió nacimiento a la Enzimología (del griego “enzima”, dentro de la levadura, nombre dado 20 años antes por el fisiólogo alemán KÜHNE (1837-1900) a los fermentos intracelulares). La terminación “asa”, sufijo característico para designar a todos los enzimas, fue acuñada por el químico francés PAYEN (1795-1871), que en 1833 aisló de extractos de malta el primer enzima, la “diastasa”, catalizador de la hidrólisis del almidón. Tres años más tarde, el fisiólogo alemán SCHWANN (1810-1882) aisló de extractos de mucosa gástrica el primer enzima de procedencia animal, al que denominó “pepsina” (del griego “digerir”).

El descubrimiento de Eduard BÜCHNER habría de ser de enorme transcendencia, pues derribaba uno de los dogmas más firmes de la Biología en aquel periodo, fundado nada menos que en la autoridad de PASTEUR, quien en 1857 había demostrado -corroborando los anteriores resultados de SCHWANN (1838)- que la fermentación se debe a la acción de diminutos organismos y había concluido que la actividad vital es inseparable de la integridad estructural de la célula viva.

De hecho, el descubrimiento de BÜCHNER supuso un golpe aún más duro para “La Teoría del Vitalismo” que el que le asestara WÖHLER (1800-1882) en 1828 al conseguir la síntesis de la urea, el principal producto de excreción nitrogenada de los mamíferos, por calentamiento de cianato amónico. Este inesperado éxito, debido al simple cambio estructural de una molécula por reorganización de la disposición espacial de sus átomos, hizo proclamar con júbilo al joven químico alemán en su carta al famoso profesor sueco BERZELIUS (1779-1848): “I must tell you that I can prepare urea without requiring a kidney or an animal, either man or dog”. A WÖHLER -que, a pesar de todo, fue siempre más químico inorgánico que orgánico- debemos los españoles el haber mostrado en 1831 que el vanadio (de la diosa nórdica Vanadis), redescubierto por el sueco SEFSTRÖM (1787-1845) en 1830, es el mismo metal descubierto por el madrileño DEL RIO (1764-1849) en 1801 con el nombre de eritronio (del griego “erythros”, rojo). DEL RIO fue profesor de mineralogía de la Escuela de Minas de la Ciudad de Méjico, fundada por el logroñés Fausto D’ELHUYAR (1755-1833), que en 1783 descubrió con su hermano Juan José el wolframio (del mineral wolframita).

Las dudas respecto a la necesidad de una “fuerza vital” para la síntesis de

compuestos orgánicos y a la imposibilidad de fabricarlos por vías puramente químicas habrían de quedar pronto disipadas con la síntesis en 1845 del ácido acético por el discípulo de WÖHLER, KOLBE (1818-1884) y sobre todo con las proezas del francés BERTHELOT (1827-1907) en la década de 1850 al conseguir la síntesis de metano, acetileno, alcohol metílico y etílico, benceno, grasas, etc.. Casi un siglo después de que WÖHLER descubriera la síntesis abiótica de la urea, el voluntarioso bioquímico americano SUMNER (1887-1955) asombraba de nuevo al mundo científico -siempre incrédulo respecto a la naturaleza y mecanismos de los procesos biológicos- con el aislamiento y la cristalización en 1926, a partir de semillas de soja, del primer enzima, la ureasa, una proteína hexamérica de casi 500 kDa que hidroliza precisamente también a la urea en amoníaco y dióxido de carbono. ¿Por qué una macromolécula tan grande para catalizar una reacción tan simple entre dos sustratos tan pequeños?. Probablemente para crear un "microambiente" local apropiado en el sitio activo del enzima y permitir el cambio conformacional de estructura de la molécula de urea mediante la formación de un intermediario "distorsionado" por enlaces de hidrógeno y otros enlaces débiles que al disminuir la barrera de energía de activación de la reacción aceleran su velocidad.

SUMNER compartió el Premio Nobel de Química de 1946 con sus colegas americanos NORTHROP (1891-), que cristalizó los enzimas de las secreciones gástricas -pepsina (1930)- y pancreática -tripsina (1932) y quimotripsina (1935)-, y con STANLEY (1904-1971), que cristalizó el virus del mosaico del tabaco (1935). Los cristales víricos de STANLEY, aparentemente de proteína, conservaban todo su poder de infección y capacidad reproductora. El descubrimiento de STANLEY electrizó al mundo científico, como nueve años antes lo había hecho el de SUMNER. La cristalización de virus animales se hizo más larga de esperar, pero en 1955 fue cristalizado el virus de la poliomielitis.

El acontecimiento más decisivo en el desarrollo fascinante y explosivo que después de la cristalización de los virus ha caracterizado a la Biología molecular tuvo lugar en 1944, con el aislamiento e identificación del factor de transformación de los neumococos por el microbiólogo y bioquímico norteamericano AVERY (1877-1955). La demostración de que las propiedades hereditarias de las bacterias de la neumonía, concretamente la síntesis de un polisacárido capsular, podían alterarse específicamente por el ácido desoxirribonucleico (DNA) aislado de estirpes patógenas e inyectado en estirpes inocuas probó inequívocamente que esta macromolécula constituye el material genético. Los factores hereditarios, hábilmente manipulados casi cien años antes (1865) por MENDEL (1822-1884) en plantas de guisante, habían sido sacados fuera de la célula viva e identificados químicamente.

Que el virus del mosaico del tabaco es una proteína que contiene RNA (hacia el 6%) fue demostrado en 1936 por el fitopatólogo inglés BAWDEN (1908-). Años más tarde (1955) el bioquímico germano-americano FRAENKEL-CONRAT (1910-), de la Universidad de Berkeley, demostraba que la nucleoproteína del virus del

mosaico del tabaco está, de hecho, constituida por un núcleo en forma de bastón de ácido ribonucleico (RNA) recubierto por 2200 moléculas proteicas de 18 kDa dispuestas helicoidalmente a lo largo del núcleo de RNA y que, si bien la nucleoproteína completa es necesaria para una efectiva infección, sólo el RNA es necesario para la multiplicación del virus en hojas de tabaco sanas. Previamente, en 1952, el bioquímico americano HERSHEY (1908-) había demostrado que sólo el DNA de los virus bacterianos -y no su cubierta proteica- penetra en las bacterias y hace falta para su reproducción en el interior de las mismas. Como el de las células, el material genético de los bacteriófagos está constituido por ácido desoxirribonucleico. HERSHEY compartió el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1969 con el biólogo alemán DELBRÜCK (1906-1982) y el italiano LURIA (1912-), ambos nacionalizados estadounidenses, por sus descubrimientos relativos al mecanismo reproductor y a la estructura genética de los virus. Recién venido yo como catedrático a la Universidad de Sevilla tuve el honor de ser visitado por los profesores STANLEY y OCHOA (1905-). La satisfacción y alegría de aquella visita de dos de los fundadores de la Biología Molecular sólo fue empañada por la muerte repentina del profesor STANLEY en Salamanca, a los pocos días de abandonar Sevilla.

La teoría atómica, enunciada entre 1803 y 1808 por DALTON, y la teoría celular, propuesta en 1838-39 por los científicos alemanes SCHLEIDEN (1804-1881) y SCHWANN, el primero botánico y el segundo zoólogo, son las más importantes teorías estructurales y funcionales de la Química y de la Biología. De hecho, hoy, más que teorías, en el sentido convencional de la palabra, son el reconocimiento científico de unas realidades admirables y perfectamente constatadas de la Naturaleza. Toda la materia está constituida por átomos de diferentes clases, correspondientes a los diferentes elementos, y todos los organismos vivos están constituidos por células, la unidad morfológica y fisiológica de la materia viva. Dentro de las células eucarióticas hay un "núcleo" central, descubierto en 1831 por el botánico escocés BROWN (1773-1858), que rige y controla los procesos hereditarios y la propia vida de la célula. La importancia de la estructura nuclear de las células no se revelaría, sin embargo, hasta medio siglo más tarde, en que, después del vacío del siglo XVIII, la microscopía alcanzaría una etapa de esplendor como la que tuvo en sus inicios y que todavía perdura en nuestros días.

Una generación antes de que SCHLEIDEN y SCHWANN propusieran la teoría celular, el médico francés BICHAT (1771-1802), a quién puede considerarse como fundador de la Histología, había hecho notar a morfológicos y fisiólogos que los órganos son un complejo de estructuras más simples, llegando a identificar 21 tipos de tejidos: cada órgano está constituido por distintos tipos de tejidos, y distintos órganos pueden tener tejidos en común. La teoría celular conquistó precisamente su último reducto a fines del siglo XIX con la demostración por el sabio histólogo español don Santiago RAMON y CAJAL (1852-1934) de que la "neurona" -nombre propuesto en 1891 para este tipo de célula por el anatomista alemán WALDEYER (1836-1921)- es la base estructural y funcional del tejido nervioso. El embriólogo e

histólogo suizo von KÖLLIKER (1817-1905), también defensor de la teoría de la neurona, fue uno de los primeros en interpretar la estructura de los tejidos en términos de elementos celulares.

La demostración de que átomos y células, las unidades estructurales e indivisibles, en cuanto a esencia e individualidad, de la materia y de los seres vivos, son a su vez susceptibles de disociación y fragmentación y estudio a niveles inferiores no hizo derrumbarse, ni mucho menos, la esencia de la química ni de la biología, sino que las enriqueció y vigorizó enormemente llenando huecos y acercándolas entre sí y a la Física.

El descubrimiento de la estructura nuclear de los átomos representa una de las conquistas más importantes de la Ciencia y tuvo lugar en Manchester, la ciudad en que un siglo antes DALTON propusiera su teoría atómica. En 1911 el físico británico-neozelandés Ernest RUTHERFORD (1871-1937), Premio Nobel de Química en 1908, demostró bombardeando un pan de oro con partículas alfa que casi toda la masa y toda la carga positiva de los átomos está concentrada en un núcleo muy pequeño, del orden de una diezmilésima respecto al tamaño del átomo, es decir, de 10 fm respecto a 100 pm. Sólo dos años más tarde, en 1913, el malogrado discípulo de RUTHERFORD, MOSELEY (1887-1915) determinó la longitud de onda de los rayos X emitidos por una serie de elementos utilizados como anticátodos y pudo concluir que el núcleo de un elemento está constituido por un número entero de cargas positivas que define el número atómico del elemento en cuestión y es igual al número de electrones de su corteza electrónica. Es interesante subrayar que la técnica de difracción de los rayos X, descubiertos por ROENTGEN en 1895, ha constituido uno de los métodos que más información ha suministrado en Química y Biología sobre la estructura molecular y supramolecular. Esta técnica, que sirvió simultáneamente para demostrar la naturaleza electromagnética de estas misteriosas radiaciones de corta longitud de onda, fue introducida en 1912 por el físico alemán von LAUE (1879-1960) y desarrollada tan sólo un año después, también en 1913, por lo físicos ingleses Willian H. BRAGG (1862-1942) y su hijo W. Lawrence BRAGG (1890-1971).

Aunque el protón, como núcleo del átomo de hidrógeno, el más pequeño de los rayos positivos, fue indentificado por J.J. THOMSON en 1906, el reconocimiento de que constituye una partícula fundamental de todos los núcleos atómicos se debe a lord RUTHERFORD, quién, después de sugerirlo en 1914, demostró en 1919, al bombardear átomos de gases ligeros con partículas α , que los núcleos de los átomos se desintegran por el impacto y liberan este tipo de partículas subatómicas. A este hecho alude precisamente el nombre de protón (del griego “primero, primordial”) sugerido también por el propio RUTHERFORD en 1920. El mismo año, este insigne físico y el químico americano HARKINS (1873-1951) predijeron la existencia de otra partícula nuclear de características másicas similares a las del protón, pero eléctricamente neutra. Dicha partícula fue finalmente descubierta en 1932 -después de unos tanteos previos llevados a cabo en 1930 por el físico alemán BOTHE (1891-1957) y por el matrimonio francés Frederick (1900-1958) e Irene

(1897-1956) JOLIOT-CURIE, irradiando berilio con partículas α - por el discípulo de lord RUTHERFORD, CHADWICK (1891-1974) y bautizada con el nombre de neutrón.

La caracterización de los átomos de los elementos por su número atómico (número de protones), más que por su número másico (número de protones y neutrones), quedaba perfectamente explicada por la constitución de sus núcleos. Por su significación y trascendencia no puede dejarse de mencionar el descubrimiento realizado por el radioquímico alemán HAHN (1879-1968) en 1938 de la fisión del átomo de uranio por bombardeo con neutrones ni la sugerencia hecha por HARKINS en 1915, al aplicar la "ecuación de Einstein", de que la masa que se pierde al empaquetarse cuatro núcleos de hidrógeno para dar uno de helio libera ingentes cantidades de energía ($1 \text{ kg} \approx 10^{17} \text{ J}$; $1 \text{ Da} \approx 1 \text{ GeV}$). HAHN fue galardonado con el Premio Nobel de Química en 1944.

Los mecanismos nucleares que proporcionan energía a las estrellas fueron propuestos en 1938 por el físico germano-estadounidense BETHE (1906-). La reacción de fusión termonuclear que ocurre en el centro del Sol a temperaturas de decenas de millones de grados conlleva una pérdida de masa próxima al 1 por 100 y consume del orden de 1 millón de toneladas por segundo, produciendo una cantidad de energía de hacia 10^{26} W . A la biosfera terrestre llega sólo la nanonésima parte ($10^{17} \text{ W} \approx 10^{36} \text{ fotones s}^{-1}$, hacia la mitad como luz infrarroja y hacia la otra mitad como luz visible) de la energía irradiada por el Sol, es decir, el equivalente energético a 1 kilogramo de masa por segundo.

El electrón, aunque descubierto como partícula elemental por J.J. THOMSON en 1897, había sido ya intuido en 1874 como carga elemental negativa asociada a los átomos por el físico irlandés STONEY (1826-1911). De hecho se cree que fue el gran sabio griego TALES de Mileto (¿640-546? a.C.) el primer hombre que estudió la electricidad y el magnetismo.

En 1800 el físico italiano VOLTA (1745-1827) había inventado su famosa "batería eléctrica", que convierte la energía de una reacción química entre dos metales, por ejemplo zinc y cobre, en energía eléctrica. A las pocas semanas de comunicar VOLTA su invento a la Royal Society, el químico inglés NICHOLSON (1753-1815) y el fisiólogo, también inglés, CARLISLE (1768-1840) utilizaron la "pila de Volta" para producir una reacción química de significación trascendental en Biología: la descomposición electrolítica del agua en sus dos elementos hidrógeno y oxígeno. Ese mismo año RITTER recogió los gases resultantes de la rotura del agua por la corriente eléctrica y comprobó que estaban en la relación 2:1. Después de demostrada la electrolisis del agua, el químico inglés DAVY (1778-1829) aplicó una batería muy potente a la electrolisis de sustancias fundidas de metales alcalinos y alcalinotérreos, descubriendo en el plazo de dos años nada menos que seis nuevos elementos: sodio y potasio (1807) y magnesio, calcio, estroncio y bario (1808).

Las "leyes de la electrolisis" fueron descubiertas experimentalmente en 1832-33 por quien sería tal vez "el mayor descubrimiento" de DAVY, el insigne

fisicoquímico inglés FARADAY (1791-1867). A él se deben también los nombres de electrodos (ánodo y cátodo) y de iones (aniones y cationes, del griego “los que van hacia arriba y hacia abajo”), si bien sería el químico sueco ARRHENIUS (1859-1927), Premio Nobel de Química en 1903, quien medio siglo más tarde expondría en su tesis doctoral (1884) y en una publicación más detallada y precisa (1887) su “Teoría sobre la Disociación Iónica de los Electrolitos”. La cantidad de electricidad requerida para producir un equivalente gramo de sustancia, o unidad molar de carga, se conoce hoy con el nombre de faraday ($1F=1 \text{ mol e} \approx 100 \text{ kC}$) y es aproximadamente 10^5 veces mayor que la unidad de carga eléctrica del SI, el “culombio”, así llamado en honor del físico francés COULOMB (1736-1806), descubridor en 1785 con su balanza de torsión (1777) de la ley que lleva su nombre y de la constante que determina la fuerza con que se atraen o repelen las cargas eléctricas ($\approx 10^{10} \text{ N m}^2 \text{ C}^{-2}$ en el vacío). Paradójicamente, COULOMB, que también descubrió la misma ley para las cargas magnéticas, no “vió” ninguna conexión entre electricidad y magnetismo. Unos trece años más tarde (1798) el excéntrico y potentado fisicoquímico inglés CAVENDISH (1731-1810), usando el mismo tipo de balanza de torsión, determinaría la constante de la gravitación universal ($\approx 10^{-10} \text{ N m}^2 \text{ kg}^{-2}$).

En 1891 STONEY sugirió el nombre de electrón para la unidad elemental de electricidad, que en consecuencia es igual, aproximadamente, a 10^{-24} F , o sea a 10^{-19} C . La carga del electrón fue medida con precisión en 1909 por el físico americano MILLIKAN (1868-1953) con su famoso “experimento de la gotita de aceite”, correspondiendo su masa en reposo (m_0) aproximadamente a 1 mDa , o sea, 10^{-30} kg . La carga del protón es exactamente igual a la del electrón, pero de signo positivo, y su masa en reposo aproximadamente igual a 1 Da , o sea, 10^{-27} kg . Curiosamente el electrón -como cualquier otro tipo de partícula u objeto material- no puede alcanzar la velocidad de la luz ($v < c$). En consecuencia, si se comunica al electrón suficiente energía para que su energía cinética ($E_c = 1/2 m_0 v^2$) supere el valor límite impuesto por la velocidad ($E_c = 1/2 mv^2$), su masa en movimiento (m) ha de aumentar necesariamente respecto a su masa en reposo ($m > m_0$); una manera simple de “ver” que masa y energía son equivalentes.

La emisión de electrones (termoelectrones) por un electrodo calentado, fenómeno que se conoce con el nombre de “efecto termoiónico”, fue descubierta accidentalmente en 1883 por el célebre inventor americano EDISON (1847-1931) al introducir en el interior de una bombilla, en la que había hecho el vacío, una placa o electrodo metálico, y marca, en cierto modo, el nacimiento de la Electrónica. Por otro lado, el “efecto fotoeléctrico” fue inicialmente puesto de manifiesto en 1887 por el físico alemán HERTZ (1857-1894) al observar que el alto voltaje requerido para hacer saltar la chispa entre dos electrodos de metal es menor cuando el electrodo negativo se ilumina con luz ultravioleta. En 1897 J.J. THOMSON y E. RUTHERFORD y en 1902 el físico germano-austriaco LENARD (1862-1947), ayudante de HERTZ, descubrieron que, al incidir la luz ultravioleta sobre una superficie metálica, ésta emite cargas negativas, quedando, en consecuencia,

cargada, positivamente. LENARD demostró que el efecto fotoeléctrico sólo tiene lugar a partir de una energía umbral de la radiación incidente y que si se aumenta la intensidad de esta radiación también aumenta proporcionalmente el número de electrones (fotoelectrones) emitidos. En 1905 EINSTEIN aplicaría magistralmente la “teoría cuántica de Planck” para explicar el efecto fotoeléctrico por la acción de los cuantos de luz, o fotones.

Tanto los termoelectrones como los fotoelectrones o los rayos β , emitidos por las sustancias radiactivas e identificados en 1900 por BECQUEREL (1852-1908) y por E. RUTHERFORD, resultaron ser electrones idénticos entre sí y a los que constituyen los rayos catódicos. Con el descubrimiento de la radiactividad y de los elementos radiactivos uranio, torio, polonio y radio por los físicos y químicos franceses BECQUEREL (1896) y el matrimonio Pierre (1859-1906) y Marie (1867-1934) CURIE (1898) iba a comenzar una nueva época de la ciencia y la tecnología. Marie CURIE no sólo compartió con su marido y BECQUEREL el Premio Nobel de Física de 1903, sino que fue galardonada con el de Química de 1911.

El primer modelo atómico coherente, si no definitivo, fue propuesto en 1913 por el joven danés Niels BOHR (1885-1962), discípulo de J.J. THOMSON en Cambridge y de E. RUTHERFORD en Manchester. BOHR aplicó con éxito y simplicidad la recién formulada teoría cuántica de Planck sobre la absorción y emisión de radiaciones por un cuerpo negro y la teoría de Einstein sobre el efecto fotoeléctrico para explicar la posición de las líneas de las series espectrales del átomo de hidrógeno. En el “modelo atómico de Bohr”, el electrón se mueve, con carácter estacionario, alrededor del núcleo en órbitas de tipo planetario, cuya energía viene definida por un número cuántico entero n , a partir de 1 (estado basal), como resultado de la cuantización de su momento angular en unidades h , pudiendo excitarse o desexcitarse al pasar de una órbita a otra por la absorción o emisión de un fotón de longitud de onda apropiada. El concepto de órbita de Bohr sería sustituido en 1926 por el de “orbital” del físico austriaco SCHRÖDINGER (1887-1961), quien aplicó al electrón orbital el carácter dual onda-partícula, propuesto en 1924 por el físico francés de BROGLIE (1892-1987), y estableció el concepto de ondas estacionarias de dicho electrón en su ir y venir, así como su cuantización en un número entero n de semilongitudes de onda, a partir también de 1. Al parecer SCHRÖDINGER concibió su famosa ecuación en 1925 en un momento de inspiración en una cervecería vienesa, al relacionar la amplitud de la onda estacionaria del electrón orbital con su energía cinética, potencial y total.

En 1925 el físico austriaco PAULI (1900-1959) añadió un cuarto número cuántico a los tres resultantes del “modelo atómico de Borh-Sommerfeld” y de la resolución de la “ecuación de onda de Schrödinger”. El mismo año, los físicos holandeses, nacionalizados estadounidenses, UHLENBECK (1900-) y GOUDSMIT (1902-1978) descubrieron que el electrón está dotado de un movimiento de rotación alrededor de su eje, siendo el número cuántico magnético del espín $+1/2$ y $-1/2$. Previamente, en 1921, el físico germano-estadounidense STERN (1888-1969) sugirió y llevó a cabo con un colaborador suyo el famoso “experimento de Stern-

Gerlach”, al hacer pasar por una cámara vacía, a través de un campo magnético, un haz de átomos de plata vaporizados. El haz se escindió en dos, demostrando que los átomos de plata poseen un momento magnético -debido precisamente al espín del electrón-, es decir, se comportan como pequeños imanes que sólo pueden orientarse de dos modos posibles (paralela o antiparalelamente) respecto a las líneas del campo magnético que atraviesan. El “principio de exclusión de Pauli” establece que en ningún átomo pueden coexistir dos electrones que tengan los cuatro números cuánticos iguales. Los conceptos de un electrón (radical libre) y de dos electrones con distinta orientación de espín (giro en sentido opuesto) ocupando un mismo orbital, lo que se llama un par de electrones solitario o no compartido de la capa de valencia, son de excepcional importancia en Química y Bioquímica. La estructura electrónica de los átomos quedó así definitivamente establecida, según la “mecánica cuántica ondulatoria”, por la ecuación de onda de Schrödinger y el principio de exclusión de Pauli.

Las experiencias vividas en acontecimientos cruciales de nuestra vida nos marcan con indeleble huella, y yo no podré nunca olvidar el día en que los resultados de mis investigaciones en el Laboratorio Carlsberg de Copenhague sobre Genética-Bioquímica de levaduras de cerveza, que constituirían más tarde la base de mi tesis doctoral, fueron comunicados por el profesor WINGE a la Real Academia de Ciencias danesa en sesión presidida por el sabio atómico Niels BOHR, padre del también físico atómico y Premio Nobel Aage BOHR (1922-).

En resumen, tuvo que pasar más de un siglo desde que DALTON enunciara su teoría atómica para que pudiera definirse la naturaleza y estructura de los elementos químicos en términos concretos: los átomos están constituidos, a modo de esferas eléctricamente neutras y de contornos imprecisos, por un pequeñísimo núcleo central -en el que se “empaquetan” protones y neutrones en número similar- y una nube electrónica a su alrededor, en la que se disponen, en niveles y subniveles de energía creciente, los electrones en orbitales ocupados por un máximo de dos apareados. Entre los aproximadamente cien tipos de átomos existentes, la Naturaleza ha escogido entre los más sencillos a seis de ellos, los de los bioelementos primordiales (H, C, N, O, P, S), como los más idóneos para construir los sillares moleculares (aminoácidos, nucleóticos, azúcares, ácidos grasos, glicerol, colina, etc.) de los cuatro tipos de macromoléculas (proteínas, ácidos nucleicos, polisacáridos, lípidos) que, a su vez, constituyen los agregados supramoleculares, orgánulos celulares y las células. Otros, como los cationes alcalinos y alcalinotérreos (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}), los aniones de halógenos (Cl^- , I^-) y algunos oligoelementos (Fe, Mn, Cu, Co, Zn, Mo, etc.), son también, o pueden ser, indispensables para la vida.

En sus albores, la Química y la Biología se desarrollaron como ciencias muy ligadas a la caracterización y medida de los gases, y fue precisamente la realización de que había distintos tipos de aire y el establecimiento de su comportamiento y propiedades y de la estequiometría de las reacciones entre ellos lo que permitió formular sus leyes fundamentales y aclarar ciertos procesos

biológicos y químicos básicos, como la fotosíntesis, la respiración y la fermentación, por un lado, y la combustión y la oxidación, por otro, sentando así las bases de la Química moderna y también de la Bioquímica, como una de sus ramas. Hasta entonces se consideraba que el aire era simplemente un medio inerte, que, aunque usualmente presente, sólo actuaba como agente físico.

El primer gas identificado como distinto del “aire común” fue el hoy conocido como dióxido de carbono, la fuente de todo el carbono de la biomasa, tanto vegetal como animal. Irónicamente, su descubridor, el médico y químico flamenco van HELMONT (1577-1644), contemporáneo de GALILEO y F. BACON e introductor de la palabra gas (del griego “chaos”), no se percató de que el dióxido de carbono, que él mismo caracterizó como producto de la combustión de la materia vegetal y de la fermentación del mosto, llamándolo “gas silvestre” y “gas de madera”, participa en el intercambio de gases que tiene lugar durante la nutrición de las plantas. El riguroso experimento cualitativo y cuantitativo que realizó van HELMONT -seguramente el primero en la historia de las Ciencias Biológicas- fue el siguiente: plantó una ramita de sauce (5 libras) en una gran maceta conteniendo suficiente cantidad de tierra, exactamente pesada después de su desecamiento previo (200 libras), y protegió el contenido del recipiente contra el polvo y otras perturbaciones externas mediante una cubierta. Durante cinco años regó con regularidad la plantita hasta que ésta se hubo convertido en un robusto árbol (169 libras), comprobando que, al cabo de este tiempo, el suelo sólo había sufrido una ligera pérdida de peso (2 onzas).

Van HELMONT, al interpretar lógicamente los resultados de su aparentemente correcto experimento, concluyó erróneamente que las plantas se alimentan y, en consecuencia, la vegetación se compone casi exclusivamente de agua. Creyó, pues, como TALES de Mileto, que “el agua es el elemento básico del Universo”. Paradójicamente, el tiempo ha dado la razón a estos filósofos y científicos, en el sentido de que el agua y sus elementos y partículas integrantes son componentes estructurales y funcionales primordiales de la materia viva. Hoy podemos fundadamente afirmar con los antiguos maestros griegos: “Hydor men ariston” (el agua es lo mejor) o con nuestro lírico escritor alicantino Gabriel MIRO (1879-1930): “que gran cosa que es el agua”. Es difícil explicarse cómo, habiendo sido van HELMONT el primero en advertir que hay distintas clases de aire y en identificar el dióxido de carbono como producto no sólo de la combustión y de la fermentación sino también de la acción de los ácidos sobre la caliza, no cayese en la cuenta de que el gas que libera la madera al arder es el mismo que fijan las plantas al crecer.

Hacia un siglo más tarde (1727) el clérigo y naturalista inglés HALES (1677-1761) fue el primero en recoger los gases en recipientes “ad hoc” y en reconocer que una fracción del aire contribuye a la nutrición de las plantas, por lo que figura con van HELMONT como fundador de la Fisiología Vegetal. Ambos científicos se apartaban así de la tesis de ARISTOTELES de que las plantas se alimentan del “humus” del suelo. ARISTOTELES (384-322 a.C.), el gran biólogo de la Grecia

clásica, discípulo de PLATÓN (427-347 a.C.) y tutor de ALEJANDRO MAGNO (356-323 a.C.), llegó a la conclusión, contemplando una viña en un caluroso día de verano, de que la función de las hojas verdes debía ser la de suministrar sombra a los delicados brotes de la planta. De sus observaciones dedujo que los vegetales, a diferencia de los animales, obtendrían todo su alimento del suelo, su estómago gigante, en una forma ya predigerida. ¡Cómo iba a pensar el genial filósofo griego que las hojas de las plantas, aparentemente tan indolentes, son factorías activísimas e ideales para la síntesis del material vegetal, a expensas de la luz solar, como fuente de energía, y del dióxido de carbono del aire, y del agua y algunos minerales del suelo, como fuente de los seis bioelementos primordiales y de los iones y oligoelementos biogénicos! ¡Y qué satisfacción hubiera supuesto para ARISTÓTELES, defensor y propagador de la doctrina de los cuatro elementos de EMPÉDOCLES (490-430 a.C.), y para el propio van HELMONT el haber llegado a saber que la vegetación es el producto natural de la conversión en biomasa del “agua” de TALES, el “aire” de ANAXIMENES (¿611-546? a.C.), la “tierra” del mismo EMPÉDOCLES, y el “fuego” solar de HERÁCLITO (¿540-475? a.C.).

Hoy sabemos que el reino vegetal fija aproximadamente 10^{14} W de la energía radiante que procedente del Sol llega a la biosfera (10^{15} m²) en cantidades ingentes (10^{17} W $\approx$ 100 W m⁻² $\approx$ 1 mmol fotones m⁻² s⁻¹), lo que equivale a decir que transfiere, contra una diferencia de potencial de hacia 1 V, del orden de 1 Gmol de electrones, o sea, 1 tonelada de electrones, del agua al dióxido de carbono (y otros bioelementos oxidados, principalmente nitrógeno) por segundo, sintetizando -ya que la masa de un electrón (1 mDa) es aproximadamente 10 000 veces menor que la de los átomos (10 Da) de los elementos biogénicos- hacia 10 000 toneladas de biomasa (algo así como la de una ciudad con una población similar a la de Sevilla) por segundo. Si se pudiera decir cual es el proceso químico más importante de la Biología habría que concluir que la Fotosíntesis, pues es el que en último término permite la vida sobre la Tierra.

El “gas de madera” de van HELMONT fue definitivamente redescubierto y mejor identificada su conducta química por medidas ponderales en 1754-56 por el escocés BLACK (1728-1799). BLACK encontró que los álcalis suaves (carbonatos) se hacen más cáusticos al perder su “aire fijado” por acción del calor y que el gas liberado se puede recombinar de nuevo con los álcalis cáusticos para regenerar el compuesto original. El “aire fijado” fue identificado también por BLACK como producto de la combustión, de la fermentación y de la respiración de los animales, y reconocido como uno de los constituyentes del aire atmosférico. BLACK confirmó las observaciones de van HELMONT de que el “aire fijado” no permite la combustión ni la respiración. De hecho, van HELMONT lo había encontrado anteriormente en la “Grotto del Cane”, Italia, donde los perros se asfixian por no poder respirar el “aire” que se escapa por las grietas del suelo y que por ser más pesado que el aire común se acumula en las partes más bajas.

Los españoles no podemos tampoco ignorar que, ya en el siglo XIII, un alquimista valenciano, ARNALDO DE VILANOVA (1235-1313), mezcla extraña,

como el propio van HELMONT, de misticismo y ciencia -que contribuyó significativamente a la penetración en la corriente del pensamiento europeo de la tradición alquimista árabe-, fue el primero en advertir que al quemarse la madera en condiciones de pobre aireación se producen unos humos tóxicos del gas que hoy conocemos como monóxido de carbono. Otro eminente científico español del siglo XIV -el más importante y renombrado de los alquimistas medievales- fue GEBER, que seguramente adoptó este nombre latinizado por la gran reputación que había alcanzado el alquimista árabe irakí del siglo VIII JABIR (¿721-815?). GEBER fue autor de los cuatro libros de más prestigio y que más influencia ejercieron en toda Europa hasta el siglo XV sobre la teoría de la alquimia, en los que describió con precisión y competencia magistrales métodos químicos y procedimientos de laboratorio. GEBER fue el primero en preparar ácidos minerales, lo que representó el descubrimiento químico más importante desde la obtención del hierro a partir de su mena treinta siglos antes. Baste decir que en la actualidad el ácido sulfúrico ocupa uno de los primeros puestos entre las sustancias utilizadas por la industria química, después del agua, aire, carbón y petróleo.

Uno de los principales componentes del aire atmosférico fue descubierto en 1772 por el discípulo de BLACK, Daniel RUTHERFORD (1749-1819), tío del novelista Walter SCOTT. RUTHERFORD encerró a un ratón en una atmósfera limitada de aire hasta que murió por asfixia y puso después a arder en el mismo recinto una vela y un trozo de fósforo hasta que una y otro se apagaron. A continuación eliminó el “aire fijado” formado haciéndolo pasar a través de un álcali fuerte. Al aire que quedó -inerte más que mefítico o nocivo- lo denominó “aire flogisticado”, por creer que había acaparado todo el “flogisto” capaz de captar. LAVOISIER, descubridor de su verdadera naturaleza, lo llamaría más tarde “azote” (del griego “azoe”, incapaz de sostener la vida), siendo el químico francés CHAPTAL (1756-1832) quien, en 1790, lo rebautizó como nitrógeno, o gas generador de “nitro”.

Que la vegetación purifica el aire viciado por la respiración de los animales o por la combustión fue un fenómeno descubierto de una manera casual en 1771 por PRIESTLEY (1733-1794), el pastor inglés no conformista y simpatizante de la Revolución Francesa que tres años más tarde descubriría por vía química, iluminando con rayos solares a través de una lente óxido de mercurio, el elemento que él llamó “aire deflogisticado”. LAVOISIER lo llamaría después oxígeno (del griego “generador de ácido”). Este mismo elemento había sido descubierto en 1771-72 (aunque por negligencia del editor fuera publicado con posterioridad) por el farmacéutico sueco SCHEELE (1742-1786), quizás el boticario más famoso y de peor suerte del mundo, denominándolo “aire de fuego” o “aire empíreo”. De hecho SCHEELE también reconoció que el aire común era una mezcla de “aire de fuego” y “aire inerte”, el último de los cuales obtuvo removiendo el primero con varios materiales combustibles u oxidables.

Con la sencillez con que los grandes sabios han relatado siempre descubrimientos de transcendencia universal, PRIESTLEY escribió en el primer

volúmen de su obra “Experimentos y Observaciones sobre Diversas Clases de Aire”: “I have been so happy as by accident to hit upon a method of restoring air which has been injured by the burning of candles and to have discovered at least one of the restoratives which Nature employs for this purpose. It is vegetation... Finding that candles would burn very well in air in which plants had grown a long time... I thought it was possible that plants might also restore the air which had been injured by the burning of candles. Accordingly, on the 17th of August, 1771, I put a sprig of mint into a quantity of air in which a wax candle had burned out and found that on the 27th of the same month another candle burnt perfectly well in it”. Los experimentos de PRIESTLEY fueron los primeros que de una manera racional explicaron por qué el aire de nuestro planeta permanece puro a pesar de que continuamente el hombre, los animales y la combustión tienden a hacerlo perjudicial e irrespirable.

El impacto del descubrimiento de la Fotosíntesis no fue, pues, en la Química o la Botánica, sino en lo que hoy llamaríamos Ciencias Ambientales o Salud Pública. Que esto fue así quedó recogido en la comunicación de Sir John PRINGLE, Presidente de la Royal Society, con motivo de serle concedida a PRIESTLEY la medalla Copley en 1773: “From these discoveries we are assured that no vegetable grows in vain, but that, from the oak of the forest to the grass in the field, every individual plant is serviceable to mankind; if not always distinguished by some private virtue, yet making a part of the whole, which cleanses and purifies our atmosphere”. PRIESTLEY observó que los ratones se vuelven muy juguetones al respirar el “nuevo gas”, y él mismo se sentía más ágil y ligero, llegando a imaginar que respirar su “aire deflogisticado” se convertiría algún día en un vicio menor entre los potentados.

El médico holandés INGENHOUSZ (1730-1799), a la sazón en la corte de la emperatriz de Austria María Teresa, se interesó tanto por el hallazgo de PRIESTLEY que a la primera ocasión que se le presentó, en el verano de 1779, alquiló una casita de campo cerca de Londres y después de verificar con constancia y cuidado admirables más de 500 experimentos rigurosos publicó inmediatamente un libro sobre sus resultados, concluyendo que las plantas, o mejor dicho, los tallos y hojas verdes de las mismas, poseen el gran poder de purificar el “aire malo”, pero sólo cuando están expuestas a la luz del Sol y según la claridad del día. Las plantas contaminan el ambiente con “aire nocivo” tanto en la luz como en la oscuridad, pero cuando están iluminadas el desprendimiento de “aire depurado” excede a su consumo.

Sólo tres años después del trabajo de INGENHOUSZ, el pastor de la ciudad de Ginebra SENEBIER (1742-1809) publicó (1782) sus memorias sobre la capacidad del reino vegetal para restaurar el aire por influencia de la luz solar, haciendo notar que el “aire fijado”, o dióxido de carbono, es el nutriente que las plantas utilizan y la fuente del “aire puro” que liberan. En su libro “Ensayo sobre la Nutrición de las Plantas y la Renovación de los Suelos”, publicado en 1796, INGENHOUSZ utilizó ya la nueva nomenclatura de LAVOISIER en relación con la

función de las partes verdes de la planta: " They absorb from carbonic acid, in the sunshine, the carbon, throwing out at that time the oxygen alone and keeping the carbon to itself as nourishment". Finalmente, otro experimentador cuidadoso de la culta ciudad de Ginebra, el químico de SAUSSURE (1767-1845) encontraría en 1804, al realizar rigurosas medidas cuantitativas, el cuarto y último ingrediente de la fotosíntesis, el agua. De SAUSSURE demostró que, mientras asimilan dióxido de carbono, las plantas aumentan su peso en una cantidad mayor que la que pueden obtener de este gas y concluyó que se apropian del oxígeno e hidrógeno del agua, que pierde así su estado líquido. El químico suizo corroboró así los experimentos originales de van HELMONT de dos siglos antes, pero sin sospechar siquiera que el agua es realmente, y no sólo por su papel ponderal, el compuesto clave del proceso.

El eminente fitofisiólogo alemán SACHS (1832-1897) demostró en los años de 1860 que la asimilación fotosintética del dióxido de carbono por las plantas conduce a la síntesis de almidón y ocurre en los "cuerpos clorofílicos", o cloroplastos, los orgánulos celulares en los que se localiza la clorofila, el "pigmento verde de las hojas" aislado en 1817 por el farmacéutico francés PELLETIER (1788-1842). Por otro lado, en 1881 el fisiólogo alemán ENGELMANN (1843-1909) consiguió por primera vez demostrar, con cloroplastos aislados de diversas plantas, el desprendimiento fotosintético de oxígeno molecular fuera de la célula viva. Debe subrayarse que esta reacción, exclusiva de los organismos que llevan a cabo la llamada fotosíntesis oxigénica, es, como hemos mencionado antes, la más transcendental, desde el punto de vista energético, de toda la biología y que este descubrimiento fue realizado 16 años antes que el resonante de BÜCHNER acerca de la fermentación sin células de levadura.

En cuanto a la función de la luz, sería aclarada por el físico y médico alemán MAYER (1814-1878) en 1845, tres años después de enunciar el principio de la conservación de la energía: "Las plantas son capaces de absorber y convertir la energía pero no de crearla. La Naturaleza se ha impuesto a sí misma la tarea de cómo cazar al vuelo la luz que fluye hacia la Tierra y de almacenar la más elusiva de todas las energías en forma rígida. Para conseguir este propósito ha cubierto la corteza de la Tierra de organismos que en sus procesos vitales absorben la luz del Sol y utilizan su energía para producir continuamente una acumulación de diferencia química. Estos organismos son las plantas; el reino vegetal constituye la despensa en que los fugaces rayos solares son fijados y almacenados para su uso posterior; una medida económica providencial a la que va inexorablemente unida la propia existencia física de la raza humana".

MAYER estaba familiarizado con las ideas de LAVOISIER de que el calor animal se produce como consecuencia de la combustión lenta de los alimentos en el cuerpo. Las ideas de LAVOISIER sobre el calor no fueron, sin embargo, tan claras como lo habían sido respecto al "flogisto", y él mismo acuñó en 1789 el término "calórico" para designar lo que consideró la "materia imponderable del calor". Para el propio DALTON (1808) "el calórico era un fluido elástico de gran sutileza, cuyas partículas constituyen la atmósfera que rodea a los átomos".

Irónicamente fue el díscolo, oportunista, desleal, innovador e inventor americano-británico THOMPSON (1753-1814) -a quién el Elector de Baviera concedió en 1790 el título de conde de Rumford como reconocimiento a sus servicios, y que en 1804 se casó con la viuda de LAVOISIER para separarse de ella cuatro años más tarde, al parecer comentando cínicamente que LAVOISIER había tenido suerte al ser guillotinado- el primer científico que vio con claridad que el trabajo mecánico es fuente de calor. Aparentemente RUMFORD quedó impresionado por las enormes cantidades de calor que se liberaban al torrear cañones en el Arsenal de Munich y llegó a la conclusión de que el trabajo realizado por los caballos se convertía en calor. Envío su trabajo "An Experimental Enquiry concerning the Source of Heat excited by Friction" a la Royal Society en 1798, pero causó poco impacto. "The Royal Institution" de Gran Bretaña -hoy un laboratorio de investigación de reconocido prestigio- fue fundada para servir de escaparate a los inventos e innovaciones del desconcertante y clarividente RUMFORD.

En 1840 MAYER, en su condición de médico de la tripulación de un buque con destino a Java, se sorprendió, al tener que sangrar a algunos pacientes, de que su sangre fuera llamativamente más roja de lo que él estaba acostumbrado a observar como normal y concluyó que en los trópicos no hace falta consumir tanto oxígeno como en los climas fríos para mantener la temperatura corporal. Este hecho insólito, unido a que el organismo animal puede realizar trabajo, le llevó a formular el principio de que calor y trabajo son equivalentes y que los alimentos suministran energía para ambos fines. A su vuelta a Alemania realizó experimentos que le permitieron medir, con bastantes dificultades pero con cierta precisión, el trabajo necesario para producir una cierta cantidad de calor y calcular así el equivalente mecánico del calor (próximo al real de 4,18 kJ por kcal). MAYER envió su trabajo a la revista "Annalen der Physik", pero no tuvo siquiera acuse de recibo. En 1842 el manuscrito fue aceptado para su publicación en "Annalen der Chemie und Pharmacie", cuyo editor era el gran químico LIEBIG (1803-1873), pero no tuvo eco ninguno, y donde MAYER esperaba polémica sólo encontró indiferencia. Esta falta de interés por su trabajo le llevó a intentar suicidarse en 1849 tirándose por una ventana; más tarde (1851) tuvo que ser internado en una institución para enfermos mentales aunque nunca se curó del todo. Antes de su muerte, sin embargo, empezó a ser reconocido el mérito de sus contribuciones científicas y recibió, entre otros honores, la medalla Rumford de la Royal Society.

A la par que MAYER en Alemania, JOULE (1818-1889), discípulo de DALTON, estaba ocupado en Inglaterra con los mismos problemas y realizando similares experimentos, pero también ante la indiferencia de la sociedad y de las instituciones. JOULE presentó sus resultados a la "British Association" en 1843, donde fueron recibidos con incredulidad y silencio, e intentó publicarlos en 1844, pero su trabajo fue rechazado por la Royal Society. En 1845 JOULE intentó de nuevo ser escuchado por la "British Association", pero otra vez sin éxito. A la tercera fue la vencida, logrando interesar al insigne físico escocés W. THOMSON (1824-1907), más tarde lord KELVIN, que estaba en la audiencia y promovió un

vivo debate sobre la nueva teoría de Joule. Finalmente, en 1849, el trabajo de JOULE "On the Mechanical Equivalent of Heat" fue presentado a la Royal Society por FARADAY y publicado el año siguiente en las "Philosophical Transactions". El físico-fisiólogo que consiguió convencer definitivamente al mundo científico de la equivalencia entre calor y trabajo (trabajo muscular y calor animal) fue el alemán HELMHOLTZ (1821-1894), a pesar de que el artículo "Über die Erhaltung der Kraft" que envió para su publicación a "Annalen der Physik" en 1847 fue también rechazado; después lo presentó en una reunión en Berlín y lo publicó privadamente. A HELMHOLTZ se debe la introducción del concepto de energía libre (o energía asequible para la realización de trabajo).

También el gran físico austriaco BOLTZMANN (1844-1906) -introdutor de la constante universal que lleva su nombre y muy ligado a la teoría cinética de los gases, a la emisión de radiación por los cuerpos calientes y al segundo principio de la termodinámica- expresó en 1886 la importancia cósmica del proceso de conversión de energía de la fotosíntesis en los siguientes términos: "La lucha universal por la existencia en el mundo vivo no es una lucha por materias primas -ya que todos los organismos las pueden encontrar en abundancia en el aire, agua o suelo- sino una lucha por la entropía asequible en las transiciones de energía del Sol caliente a la Tierra fría. Las plantas verdes extienden la enorme superficie de sus hojas para aprovechar al máximo este cambio y convierten, por medio de procesos todavía desconocidos, la energía del Sol, antes de que se enfríe a la temperatura de la Tierra, en energía química. Las síntesis químicas que tienen lugar son todavía un misterio para nosotros en nuestros laboratorios, y los productos de estas cocinas químicas constituyen el botín por el que pelea el mundo animal".

¿Y qué acerca del hidrógeno, el elemento presente en todos los compuestos propios de la materia viva, tanto vegetal como animal, el constituyente principal de nuestra biosfera y de la atmósfera solar? Este gas, el más ligero de los elementos naturales, fue reconocido como tal en 1766 por CAVENDISH, al ser liberado por la acción de los ácidos sobre los metales, y denominado "aire inflamable". Una de sus reacciones más importantes -quizás, junto con la de la fotólisis del agua, la más importante de la bionergética- fue advertida en 1776 por WARLTIRE y confirmada en 1781 por el propio CAVENDISH en su eudiómetro: el "aire inflamable" forma agua al arder, combinándose con el "oxígeno" en la proporción 2:1. Veinte años después del descubrimiento de este nuevo tipo de aire y seguramente impresionado por el significado de esta reacción de combustión, que demostraba que el agua no es un elemento, LAVOISIER bautizó al "aire inflamable" como hidrógeno (del griego "generador de agua"). De hecho, CAVENDISH se retrasó tres años en publicar su descubrimiento sobre la síntesis de agua por combustión del hidrógeno, por lo que se desató una polémica respecto a prioridad entre CAVENDISH, LAVOISIER y el ingeniero-físico escocés WATT (1736-1819). Hoy sabemos que esta reacción, en la que el hidrógeno transfiere sus electrones al oxígeno molecular, es la base de la respiración, proceso que con la fotosíntesis cierra el ciclo más

importante de la bioenergética.

Si GALILEO puede ser considerado padre de la Física, LAVOISIER lo puede ser de la Química. El interés de LAVOISIER por el alumbrado de las vías públicas le introdujo, sin duda, de lleno en el problema de la combustión. La teoría del químico alemán STAHL (1660-1734) sobre el “flogisto” tenía ya un siglo de existencia y había originado tal confusión entre los propios químicos que era difícil salir del atolladero; los nombres de “aire deflogisticado” (ávido de flogisto) y “flogisticado” (saturado de flogisto) para designar a los gases que después se denominarían oxígeno y nitrógeno, respectivamente, revelan hasta que punto se había enredado el asunto. El “flogisto” (del griego “prender fuego”) era un “principio inflamable”, algo misterioso que “se desprendía” de los cuerpos al arder (el principio de la combustión y de la levedad) y que “perdían” también los metales al oxidarse y “perder”, en consecuencia, su calidad. La función del aire, cuya presencia es necesaria para la combustión y la oxidación, sería simplemente la de llevarse el “flogisto” liberado en estos procesos.

LAVOISIER empezó en 1772 por calentar sustancias simples al aire; así, enfocando los rayos de Sol concentrados por una lupa sobre un diamante observó que éste desaparecía y se transformaba en dióxido de carbono. Además quemó fósforo y azufre y comprobó que los productos de su combustión pesaban más que los elementos originales. Calentó también metales, como estaño y plomo, y observó -como antes había demostrado BOYLE- que se cubrían de una capa de óxido y aumentaban de peso. El aire de la cámara de reacción, en cambio perdía peso, y el conjunto lo conservaba. LAVOISIER estudió también la respiración de los animales, asemejándola a una combustión lenta. Los animales quemaban durante la respiración los alimentos -compuestos fundamentalmente de carbono e hidrógeno- formando dióxido de carbono y agua, que aparecían en el aire espirado como productos de su combustión. Estos experimentos permitieron demostrar a LAVOISIER que la combustión y la oxidación, así como la propia respiración, no son sino la combinación de unos elementos con el aire y, por ende, formular en 1785 su famosa “ley de la conservación de la materia”, enunciada previamente en 1748 por el ruso LOMONOSOV (1711-1765). Se derrumbaba así la teoría del flogisto” y quedaban establecidos los fundamentos de la Química moderna.

LAVOISIER no descubrió, como fue su pretensión, ni el hidrógeno ni el oxígeno ni siquiera la ley de la conservación de la materia, pero estableció las bases racionales de la Química, publicando en 1789 su “Tratado Elemental de Química”, que representa el primer texto moderno de esta ciencia. LAVOISIER fue el primero que expuso claramente que el “aire común” se compone de dos gases: el “aire puro”, o “aire vital”, al que llamó “oxígeno”, y el “aire residual”, o “aire sin vida”, al que llamó “azote”. El nombre de “oxígeno” no es del todo apropiado, en el sentido de que no todos los ácidos contienen este elemento, como demostrarían más tarde Sir Humphry DAVY y el físico-químico francés GAY-LUSSAC (1778-1850) al establecer la composición de ciertos ácidos, como el HCl o el HCN, respectivamente. LAVOISIER -como antes BOYLE- distinguió claramente entre

elementos y compuestos y estableció las bases de la nomenclatura química. Sin embargo, LAVOISIER, que había desechado el flogisto, creyó que el “calor” era un “fluido imponderable”, clasificándolo entre los elementos como “calórico”, y también se equivocó al considerar a la “luz” como elemento. LAVOISIER, después de escuchar del oficial que lo arrestó la impertinente necedad de “la República no necesita sabios”, murió guillotinado en 1794. El astrónomo francés LAGRANGE (1736-1813), introductor del Sistema Métrico Decimal en el mundo de la ciencia, comentó compungido y avergonzado: “Ha bastado un instante para cercenar esta cabeza, pero quizás no baste un siglo para que surja otra igual”.

Desde los tiempos de LAVOISIER y durante cien años se creyó que el aire atmosférico estaba constituido -aparte de por pequeñas cantidades de dióxido de carbono- por oxígeno (aproximadamente 1/5 parte en volumen) y nitrógeno (las 4/5 restantes). En 1785, sin embargo, CAVENDISH había analizado la composición de la atmósfera mezclando aire con oxígeno y haciendo saltar una chispa eléctrica para que todo el nitrógeno se combinase con el oxígeno. Curiosamente, después de eliminar el óxido de nitrógeno que se formaba en la reacción y el oxígeno en exceso observó que siempre quedaba una pequeña burbuja de hacia el 1% del aire inicial. En 1892 el físico inglés RAYLEIGH (1842-1919), que había sustituido a MAXWELL como director precisamente del famoso Laboratorio Cavendish de la Universidad de Cambridge, hizo notar que había alguna diferencia entre la densidad del nitrógeno del aire y la del nitrógeno preparado por vía química, por ejemplo a partir de amoníaco. Estas pequeñas pistas y discrepancias condujeron nada menos que al descubrimiento de la familia de los gases nobles y nos demuestran hasta que punto los científicos tienen que estar alerta a los detalles, por insignificantes que éstos parezcan.

Para aclarar el problema lord RAYLEIGH escribió un artículo en la prestigiosa revista “Nature” pidiendo sugerencia a los químicos, y el escocés RAMSAY (1852-1916) se interesó inmediatamente por el asunto y predijo que el aire debía contener una pequeña proporción de un gas más pesado. En 1894 RAYLEIGH y RAMSAY anunciaron al mundo el descubrimiento del primer gas noble, el argón (del griego “argos”, inerte). El segundo gas noble, el helio, fue también descubierto por RAMSAY en 1895, al calentar una muestra de un mineral radiactivo; de hecho, el helio había sido ya identificado en 1868 por el astrónomo francés JANSSEN (1824-1907) y el inglés LOCKYER (1836-1920) en la cromosfera solar por su línea espectral, haciendo uso de la poderosísima técnica del análisis espectroquímico aplicado a la astrofísica que habían introducido hacia 1860 los quimicofísicos alemanes BUNSEN (1811-1899) y G.R. KIRCHHOFF (1824-1887). LOCKYER -fundador precisamente de “Nature” en 1869- bautizó a este nuevo elemento, que creyó era un metal, con el nombre de la estrella donde fue descubierto (del griego “helios”, Sol). Aunque en el sistema periódico no estaba prevista la existencia de un grupo de elementos inertes, el helio y el argón encajaron bien en él, y pronto RAMSAY completó el grupo en 1898 con el descubrimiento en el aire de los gases neon (del griego “neos”, nuevo), Kriptón (del

griego “kriptos”, oculto) y xenon (del griego “xenos”, extraño) y finalmente en 1910 del radon, así llamado por ser producto de la desintegración del radio. El descubrimiento de los argonoides sería de gran significación para comprender definitivamente la estructura electrónica de los elementos químicos y explicar sus propiedades físicas y químicas. Lord RAYLEIGH y Sir W. RAMSAY fueron galardonados en 1904 con los Premios Nobel de Física y Química, respectivamente.

Aunque el fundador de la Química moderna es LAVOISIER -y su precursor BOYLE- esta ciencia nace de hecho, desde un punto de vista estructural, un cuarto de siglo más tarde con DALTON. Cuando después de cada descubrimiento científico importante o de la formulación de una provocativa nueva hipótesis se sedimenta el polvo del torbellino levantado y las aguas se serenar y vuelven a su cauce es fácil olvidar el esfuerzo que ello supuso y las controversias y polémicas que por su causa se promovieron. Dijimos al inicio de este discurso -aunque sólo el tiempo dirá lo que haya que decir- que no sabemos si estamos hoy asistiendo al nacimiento de una ingeniosa y sutil teoría sobre la estructura de la vegetación, como, a otro nivel, ocurrió a comienzos del siglo XIX con la proposición de la teoría atómica sobre la estructura de la materia. No cabe duda que muchos científicos caracterizaron y analizaron sustancias elementales y compuestas e imaginaron y entrevieron la materia como constituida por átomos antes que DALTON, y que muchos otros contemplaron la vegetación, con su variada riqueza de colores, formas, tamaños, órganos y estructuras externas e internas, antes que García Novo, pero, como hizo constar con agudeza e ingenio el bioquímico húngaro-estadounidense SZENT-GYÖRGYI (1893-1986), Premio Noble de Fisiología y Medicina en 1937, no todos los científicos han sabido analizar ni interpretar intelectualmente con acierto lo que adivinaban sus sentidos o vislumbraban o veían sus ojos: “Research is to see what everybody has seen and to think what nobody has thought”.

En un principio, la teoría atómica y molecular se apoyó en gran parte en las propiedades físicas y químicas de los gases, que pudieron establecerse y explicarse en términos de leyes simples mediante medidas barométricas, volumétricas, termométricas y gravimétricas también simples. De hecho, uno de los mejores “tests” de la teoría atómica es su capacidad de explicar el comportamiento de los gases; el propio DALTON contribuyó en 1801 a la teoría de los gases con su “ley de las presiones parciales”. Por su parte, el grupo que dirige el profesor García Novo ha aplicado principalmente diferentes métodos de análisis al estudio de la estructura de la vegetación, eligiendo como objeto de investigación para explicar su ciclo morfológico anual unas plantas aparentemente insignificantes de matorral (entre ellas varias especies pioneras de dunas y de arenas estabilizadas en el Parque Nacional de Doñana) porque ofrecen posibilidades que no tienen árboles ni herbáceas. Las cuestiones que han resuelto les plantean incontables nuevas preguntas sobre la estructura de la vegetación en su rica diversidad y sobre la regulación de esta estructura.

Y cabe otra vez preguntarse; ¿Ha acertado el profesor García Novo a formularlas “tan fácilmente como sabe el electrón seguir su camino”?, palabras

con las que nuestro académico pone punto final a su discurso. Yo, para mí, pienso con esperanza: ¿Ha visto con claridad el grupo de ecólogos sevillanos que dirige el doctor García Novo al estudiar la estructura de la vegetación algo que los más profanos en esta ciencia sólo podemos entrever y no acertamos a captar plenamente? ¿Podré yo comentar con admiración algún día las ideas del profesor García Novo como lo hizo en 1830 el profesor Thomas THOMSON, de la Universidad de Glasgow, al relatar las circunstancias del nacimiento de la teoría atómica?

Así escribió el profesor T. THOMSON al narrar el descubrimiento de esta teoría: "In the year 1804, on the 26th of August, I spent a day or two at Manchester, and was much with Mr. Dalton. At that time he explained to me his notions respecting the composition of bodies ... Mr. Dalton informed me that the atomic theory first occurred to him during his investigation of olefiant gas (acetylene) and carburetted hydrogen gas (ethylene), at that time imperfectly understood, and the constitution of which was first fully developed by Mr. Dalton himself. It was obvious from the experiments which he made upon them that constituents of both were carbon and hydrogen, and nothing else. He found further that if we reckon the carbon in each the same, then carburetted hydrogen gas contains exactly twice as much hydrogen gas as olefiant gas does. This determined him to state the ratios of these constituents in numbers, and to consider the olefiant gas a compound of one atom of carbon and one atom of hydrogen; and carburetted hydrogen of one atom of carbon and two atoms of hydrogen. The idea thus conceived was applied to carbonic oxide, water, ammonia, etc.; and numbers representing the atomic weights of oxygen, azote, etc., deduced from the best analytical experiments which chemistry then possessed. Let not the reader suppose that this was an easy task. Chemistry at that time did not possess a single analysis which could be considered as even approaching to accuracy".

Así de sencillamente nació la teoría atómica, que poco a poco fue atrayendo la atención de los químicos e imponiendo implacable su razón. Sin embargo, desde su nacimiento hasta casi finales del siglo XIX, muchos químicos eminentes fueron cautos, tardos e incluso hostiles en aceptar la teoría atómica, a pesar de tratarse de una teoría científica, fundada en la experimentación, más que de una teoría filosófica. Ejemplos sorprendentes -ya que sí aceptaron la existencia de iones- fueron los fisicoquímicos ingleses DAVY y FARADAY y, más tarde, el químico estructural alemán KEKULE (1829-1896) y el también alemán, Premio Nobel de Química en 1909, OSTWALD (1853-1932).

DALTON se sirvió también para formular su teoría de la evidencia de que los compuestos químicos tienen una composición fija, y al mismo tiempo su teoría le sirvió para explicar este hecho plenamente confirmado a comienzos del siglo XIX. En efecto, PROUST (1754-1826), el químico-farmacéutico francés que, bajo el reinado de Carlos IV, trabajó durante veinte años en un laboratorio muy bien instalado en Madrid, mantuvo una controversia épica acerca de este punto con otro célebre químico francés, colaborador de LAVOISIER, BERTHOLLET (1748-1822),

acerca de si la composición final de un compuesto depende o no de las condiciones de la reacción y de las concentraciones de los reactivos. Finalmente, en 1799, PROUST demostró de manera incontrovertible que un determinado compuesto, concretamente el carbonato de cobre, primero, y después otros varios, contiene sus elementos en la misma proporción, sea cual sea su origen o método de preparación. La “ley de las proporciones definidas” de PROUST fue tan decisiva para DALTON como su propia “ley de las proporciones múltiples sencillas “ (1803).

Aunque DALTON no disponía lógicamente de ningún método para calcular el peso de los átomos ni su número en un compuesto, partió de la base correcta de que cada átomo tiene un peso característico y asumió algunos postulados rígidos - como el de la máxima simplicidad- no tan correctos pero si muy útiles. Esta última suposición le llevó, por ejemplo, a errar al considerar que el agua tiene el mismo número de átomos de hidrógeno que de oxígeno. Por otro lado, el “daltónico” DALTON, que fue el primero en descubrir (1794) la ceguera para los colores, no distinguió claramente entre átomos y moléculas, por lo que no pudo tampoco distinguir bien entre pesos atómicos y moleculares.

Desde los tiempos de HERON de Alejandría (s. I d.C.) y de BOYLE las propiedades de los gases se han ido relacionando unas con otras por una simple teoría cada vez más ideal y perfecta que asume que están constituidos por pequeñas partículas que se mueven y chocan entre sí. Esta interpretación fue ya aplicada en sus comienzos por BOYLE, descubridor en 1662 de la primera ley de los gases, estableciendo la relación inversa entre presión y volumen. La ley de BOYLE fue redescubierta y matizada en 1676 por el físico francés MARIOTTE (1620-1684), al especificar que sólo se cumple si se mantiene constante la temperatura, pues comprobó -como algo más tarde (1689) ratificaría con más exactitud otro físico francés, AMONTONS (1663-1705)- que ésta dilata a los gases.

Aunque BOYLE es más famoso como físico (por su bomba de vacío y por su ley sobre los gases) que como químico, la química fue de hecho su favorita, siendo considerado por muchos como uno de sus fundadores. En su libro “El Químico Escéptico” (1661) avanzó la idea de que la materia se compone últimamente de corpúsculos de diversos tipos y tamaños que se reorganizan entre sí en grupos para constituir distintas clases de sustancias y definió claramente elementos y compuestos, estableciendo las diferencias entre ellos. BOYLE aisló en 1680 el fósforo de la orina, uno de los más importantes bioelementos en bioenergética y en la composición de los ácidos nucleicos, pero el químico alemán BRAND se le adelantó unos años en este descubrimiento (1669), que tiene por los demás interés histórico por haber sido el primer elemento -según la propia definición de BOYLE - no conocido en forma alguna hasta entonces. El expresivo nombre con que la denominó BRAND (del griego “portador de luz”), el mismo con que designó el filósofo griego PITAGORAS al “lucero de la aurora”, alude a una de sus propiedades más llamativas.

La relación cuantitativa directa entre volumen y temperatura no fue

establecida hasta unos cien años más tarde, en 1787, 1801 y 1802, por el físico francés CHARLES (1746-1823) y por DALTON y GAY-LUSSAC, respectivamente, siendo este último quién determinó, e hizo antes públicos sus resultados, el grado de expansión de un gas por cada grado centígrado de aumento de la temperatura, a saber, $1/273$ de su volumen a 0°C . Esto significa que a -273°C el volumen debe ser nulo. El cero absoluto de temperatura, valor mínimo intraspasable, sería definido dos generaciones más tarde (1848) por KELVIN como la temperatura a la que la energía de movimiento de las partículas se hace cero.

Desde el punto de vista químico tiene enorme interés para la teoría atómica y molecular otra ley de GAY-LUSSAC, descubierta en 1809, según la cual los volúmenes de los gases que participan en una reacción están en proporciones simples de números enteros. Una ley tan sencilla debe tener una explicación también muy sencilla, y así lo entendió el físico italiano AVOGADRO (1776-1856) al formular en 1811 su famosa hipótesis de que volúmenes iguales de cualquier gas contienen el mismo número de moléculas en condiciones iguales. Curiosamente, esta hipótesis, hoy "ley", valga la redundancia, "con todas las de la ley", no fue aceptada por los químicos hasta 1858, aparentemente por la inexplicable reserva a considerar a las "moléculas" como dignas de atención seria. El número de moléculas en un mol, o número de Avogadro, número con el que sueñan los quinielistas y se asustan los estudiantes, ha resultado ser de hacia un cuatrillón. Por ello 1 g del elemento más sencillo, el hidrógeno, contiene hacia 10^{24} átomos, y cada átomo de hidrógeno tiene una masa de hacia 10^{24} g, o sea, aproximadamente 1 Da.

BERZELIUS había trabajado asiduamente en la determinación de pesos atómicos apoyándose en las generalidades de la ley de los químicos franceses DULONG (1785-1838) y PETIT (1791-1820), quienes demostraron en 1818 que el calor específico de un elemento es inversamente proporcional a su peso atómico, y de la "ley del isoformismo", descubierta en 1819 por el químico alemán MITSCHERLICH (1794-1863), según la cual distintas sustancias que forman cristales iguales tienen también fórmulas químicas similares; de hecho, la difracción de rayos X verificó más tarde que los cristales isomorfos tienen la misma estructura. Ello le permitió preparar en 1828 la que puede considerarse históricamente como la primera tabla de pesos atómicos de relativa exactitud, pero tuvo errores respecto a los conceptos de átomos y moléculas, pues no supo apreciar el valor de la hipótesis de Avogadro. BERZELIUS figura también en la historia de la Química por haber simplificado los símbolos utilizados por DALTON para los elementos, sugiriendo el uso, prontamente aceptado, de la letra inicial del nombre latino seguida, en caso necesario, de otra segunda letra.

Como acabamos de decir, la ley de Avogadro no fue reivindicada, sorprendentemente, hasta 1858, y lo fue por el también italiano CANNIZARO (1826-1910), al insistir precisamente en la distinción -todavía imperfecta y ambigua- entre átomos y moléculas. De hecho, antes de esta fecha, los químicos utilizaban para el agua la fórmula HO, siguiendo a DALTON -que asignaba a los

compuestos las fórmulas más sencillas posibles- y admitían en consecuencia 8 como peso atómico del oxígeno. No tiene pues nada de extraño que llegaran a asignarse hasta 19 fórmula distintas a un compuesto relativamente sencillo como el ácido acético. Para discutir estos asuntos KEKULE convocó en 1860 el Primer Congreso Internacional de Química en Karlsruhe, al que asistieron los más famosos químicos de Europa (WÖHLER, LIEBIG, DUMAS, BUNSEN, KOLBE, FRANKLAND, MENDELEYEV) y donde CANNIZARO comunicó a la comunidad científica la significación de la ley de Avogadro, que por cierto había ya fallecido cuatro años antes. CANNIZARO es también muy conocido por haber descubierto la reacción de dismutación de un aldehído en ácido y alcohol, proceso redox de enorme transcendencia y significación en bioenergética a nuestro juicio, pues acopla una reacción redox con una reacción ácido-base, de manera análoga a como ocurre en la glicolisis y en la fotosíntesis, hecho no percibido aún por los bioquímicos interesados en el mecanismo de la fosforilación. A este respecto, el descubrimiento en las células eucarióticas fotosintéticas de una triosa-fosfato dishidrogenasa fosforilante (cloroplástica) y otra no-fosforilante (citósólica) puede arrojar una luz preciosa para aclarar el mecanismo químico de la fosforilación.

Aunque la propuesta del químico belga STAS (1813-1891) - probablemente el químico analista más hábil del siglo XIX, que llevó a cabo la determinación rigurosa de muchos pesos atómicos- de usar el oxígeno natural como base de referencia se aceptó durante muchos años, hay que mencionar que desde 1961 se usa como unidad atómica de masa con el nombre de dalton (Da) , en honor del fundador de la teoría atómica, la doceava parte de la masa del átomo ^{12}C .

Cuando el atomismo estaba ya arraigado se desarrolló también en los años siguientes a 1858, principalmente por el físico alemán CLAUSIUS (1822-1888) y por MAXWELL y BOLTZMANN, la Teoría Cinética de los Gases, según la cual los átomos y las moléculas están en continuo movimiento, siendo la temperatura una medida de la intensidad de dicho movimiento. A la misma temperatura, la energía cinética media es igual para todos los gases, y cuanto más elevada es la temperatura mayor es la energía cinética. Las leyes de los gases son también aplicables a las soluciones, como demostró en 1886 el químico francés RAOULT (1830-1901). Una de las constantes universales, relativa tanto a gases como a soluciones, es la llamada constante de Boltzmann ($R \simeq 0,1 \text{ meV K}^{-1} \text{ partícula}^{-1}$), que define el aumento de la energía media de una partícula por grado de temperatura absoluta. Esta constante, como la constante de Planck ($h \simeq 10^{-15} \text{ eV s}$), es de enorme importancia en bioenergética, ya que los organismos vivos utilizan fundamentalmente energía luminosa, energía redox y energía ácido-base -que implican respectivamente fotones, electrones y protones- en los procesos metabólicos (fotosíntesis, respiración) de transducción de energía.

A la pregunta que con toda seriedad se hacen todavía los hombres inteligentes de si la estructura de la materia es, de hecho, atómica, podemos hoy contestar afirmativamente con toda confianza. Y como "ver es creer" podemos decir que los átomos -cuyas dimensiones son del orden de 100 pm, es decir, un

millón de veces más pequeños que el límite de resolución del ojo humano, que es de unos 100 μm - pueden incluso verse con un tipo especial de microscopio de mil veces más poder de resolución que el microscopio óptico, cuyo límite es sólo de 100 nm. A simple vista podemos distinguir un objeto tan diminuto como la punta de un alfiler (0,1 mm = 100 μm), sobre todo si es filiforme (todos tenemos la “repugnante” experiencia de haber “visto” un pelo negro sobre el fondo blanco de un plato de porcelana). En el laboratorio se pueden conseguir agujas finísimas de un metal, como el wolframio, cuyas puntas son mil veces más delgadas que las de un alfiler (0,1 μm = 100 nm). Pues bien, los átomos (0,1 nm = 100 pm) de una de estas puntas de aguja pueden “visualizarse” aumentando un millón de veces su tamaño, como demostró el físico germano-americano MÜELLER (1911-1977) en 1956 con su microscopio de emisión de iones, basado en un principio similar al del microscopio de emisión de electrones.

El límite del poder de resolución del microscopio óptico y ultravioleta viene determinado por la propia naturaleza de la luz visible y ultravioleta, cuya longitud de onda por su margen inferior es de hacia 100 nm. La fecha de 1912 marcó un hito en la historia del estudio de la estructura de la materia porque, como mencionamos antes, a partir de entonces pudieron aplicarse a este fin las técnicas de difracción de rayos X, de longitud de onda entre 10 pm y 10 nm. Pero más hermoso e inesperado si cabe fue el campo que se abrió tanto en Física como en Química, Citología y Anatomía microscópica al aplicar a las investigaciones estructurales los haces de electrones, de resultados de la formulación por de BROGLIE de su hipótesis sobre el carácter dual onda-corpúsculo de éste y otros tipos de partículas. La hipótesis de de BROGLIE fue confirmada experimentalmente en 1927 por el físico americano DAVISSON (1881-1958) y el inglés G.P. THOMSON (1892-1975) al demostrar que los electrones se difractan igual que la luz visible e invisible y que los propios rayos X. La sencilla fórmula de de BROGLIE ($\lambda = h/mv$) permite utilizar electrones de la longitud de onda adecuada acelerándolos convenientemente. De hecho, la técnica de difracción de electrones ha demostrado ser de enorme utilidad para el estudio de la estructura de moléculas gaseosas. También la difracción de neutrones es de enorme importancia en biología molecular.

Por otro lado, la microscopia electrónica ha revolucionado la biología celular y molecular suministrando imágenes de insospechada belleza sobre la estructura de los seres vivos y tendiendo un puente de incalculable valor entre la microscopia óptica y la difracción de rayos X. El primer microscopio electrónico, bastante tosco y de relativo poco aumento, fue construido, usando campos magnéticos como “lentes” para los electrones, por el ingeniero electricista alemán RUSKA (1906-1988) en 1932. En 1937 fue perfeccionado por el físico canadiense-estadounidense HILLIER (1915-), y sólo una generación más tarde los laboratorios de vanguardia del mundo entero pudieron disponer de modelos con aumentos cercanos al límite (del orden de 100.000, es decir, 1 nm); en los tiempos actuales es ya un instrumento universal indispensable de investigación y servicio. La primera micrografía

electrónica de una célula se publicó en 1945.

Antes de conseguir “ver” átomos y moléculas mediante rayos X, electrones y otras partículas, los físicos consiguieron pruebas tan “evidentes” de su existencia que es instructivo conocer las técnicas y principios que utilizaron. Quizás la primera se debe a lord RAYLEIGH, al calcular la altura de una película de moléculas de grasa sobre una superficie líquida acuosa; para ello basta medir el área por la que se extiende un cierto volumen de la sustancia lipídica formando una capa monomolecular. El ingeniero químico de la General Electric LANGMUIR (1881-1957), Premio Nobel de Química en 1932, prestó especial y prolongada atención a este interesante fenómeno de la formación de películas sobre superficies. Otra evidencia se debe al físico francés PERRIN (1870-1942), que en 1908 investigó bajo el microscopio óptico el movimiento a que se ven sometidas pequeñas partículas en suspensión (como granos de polen, glóbulos de grasa, gránulos de colorantes) por las moléculas del líquido en que están inmersas. PERRIN aplicó las ecuaciones que gobiernan este tipo de movimiento y que EINSTEIN había deducido en 1905. El movimiento browniano, así llamado por haber sido descubierto en 1827 por BROWN, es análogo al efecto Tyndall, descubierto en 1869 por el físico irlandés TYNDALL (1820-1893), que se observa al paso de un rayo de luz cuando las partículas en suspensión en un gas (como las de humo en aire) se ven sometidas a un movimiento errático por el choque de las moléculas del gas. El químico germano-austriaco ZSIGMONDY (1865-1929) se valió del efecto Tyndall para estudiar las soluciones coloidales mediante el ultramicroscopio -instrumento basado en iluminar las partículas con un cono de luz perpendicular al microscopio- que él mismo diseñó con este fin en 1903. Por su trabajo sobre la química de los coloides -ciencia fundada en 1860 por el químicofísico escocés GRAHAM (1805-1869), que los distinguió de los cristaloides- ZSIGMONDY fue galardonado en 1925 con el Premio Nobel de Química.

El estudio de la estructura de las moléculas fue originariamente llevado a cabo por los químicos utilizando métodos de investigación de naturaleza esencialmente química, a base de relacionar la composición de las sustancias, la existencia de isómeros, el tipo de reacción, etc. Esta clase de consideraciones permitió a un grupo distinguido de químicos formular la “Teoría de la Valencia” y desarrollar las primeras formulaciones estructurales.

En 1852 el inglés FRANKLAND (1825-1899) formuló el concepto de valencia, estableciendo que cada tipo de átomo tiene una capacidad definida de combinación con otros átomos. Este concepto condujo no sólo a las estructuras orgánicas de KEKULE sino al desarrollo en 1869 de la tabla periódica del químico ruso MENDELEYEV (1834-1907), basada principalmente en el cambio recurrente de valencia de los elementos con su peso atómico. KEKULE aplicó en 1857 la idea de valencia de FRANKLAND al átomo de carbono e hizo notar que en general se comporta como tetravalente, sugiriendo al año siguiente que los átomos de carbono pueden unirse entre sí - no sólo por enlaces simples, sino también dobles y triples- en número indefinido y formar largas cadenas. Ese mismo año, pero

independientemente, el químico escocés COUPER (1831-1892) propuso la tetravalencia del carbono y su capacidad de formar cadenas y por primera vez utilizó en sus fórmulas una raya, o trazo, entre los símbolos de los elementos para representar el enlace de valencia que une a los átomos que integran la molécula.

Es curioso el hecho histórico de que el “isomerismo” se deba en parte al mismo científico que acabó con la “teoría del vitalismo” al conseguir “isomerizar” el cianato amónico a urea. En los años 1820 los dos grandes químicos alemanes WÖHLER y LIEBIG estudiaban, respectivamente, los isocianatos y fulminatos. Al publicar sus trabajos en la revista de la que GAY-LUSSAC era editor, éste advirtió que ambos compuestos respondían a la misma fórmula empírica. Al comunicar la información a BERZELIUS, el profesor sueco recibió la noticia con escepticismo y no se convenció hasta que en 1830 descubrió por sí mismo ejemplos similares. El encuentro de WÖHLER y LIEBIG con este motivo determinó que se hiciesen íntimos amigos e incluso que colaborasen juntos en importantes temas de investigación. Las fórmulas estructurales permitieron a KEKULE explicar la existencia de isómeros -así denominados por BERZELIUS (del griego “partes iguales”)-, o compuestos en los que los átomos se disponen en la molécula de modo diferente.

El término estructura química fue utilizado, también por primera vez, en 1861 por el ruso BUTLEROV (1828-1886), quién después de visitar a KEKULE y COUPER se convirtió en un entusiasta de la nueva teoría estructural y desarrolló sus consecuencias, particularmente en conexión con el “tautomerismo”, que explica las dos estructuras de un compuesto químico por cambio de la posición de un átomo de hidrógeno. BUTLEROV proclamó que es esencial expresar la estructura de un compuesto por una fórmula única, que debe mostrar cómo se unen entre sí cada uno de los átomos en la molécula, y estableció asimismo claramente que todas las propiedades de una sustancia vienen determinadas por su estructura molecular.

Después de una brillante intuición que, según su propia versión, tuvo en 1865 mientras dormitaba sobre las páginas de un texto que estaba elaborando -la primera había sido en 1858 mientras viajaba medio amodorrado en un autobús londinense -KEKULE abrió el campo de la química aromática al sugerir que la estructura del benceno -el compuesto descubierto en 1825 por FARADAY- es anular, ocupando los átomos de carbono los vértices de un hexágono regular. Aunque KEKULE entró en la Universidad de Giessen para ser arquitecto, decidió bajo la influencia del gran maestro LIEBIG hacerse químico. Es probable que su entrenamiento como arquitecto le ayudara a concebir las teorías estructurales que le harían famoso. Con frecuencia se dice que cambió su carrera de arquitectura de edificios por la de arquitectura de moléculas.

Ninguno de los químicos antes citados pensó en la necesidad de que las fórmulas químicas debieran también indicar cómo se unen sí los átomos en el espacio. El siguiente paso lo darían a comienzos del último cuarto de siglo los químicos van't HOFF (1852-1911) y le BEL (1847-1930) al asignar una estructura

tridimensional a las moléculas orgánicas. En 1874, a los 22 años y sin ser todavía doctor, el holandés van't HOFF, primer Premio Nobel de Química en 1901, sugirió, para explicar la existencia de compuestos orgánicos ópticamente activos, que las moléculas de tales compuestos, en las que el átomo de carbono se une a cuatro átomos o grupos atómicos distintos, son asimétricas porque las cuatro valencias del carbono se dirigen hacia los vértices de un tetraedro. Este concepto, piedra angular de la estereoquímica (término introducido por el químico alemán MEYER (1848-1897), fue idénticamente sugerido sólo dos meses más tarde por el francés le BEL y ridiculizado, al igual que las fórmulas estructurales de KEKULE, hasta extremos de burla sangrienta por KOLBE.

El establecimiento, de la estructura tridimensional de los compuestos químicos está tan íntimamente ligado al estudio de la luz polarizada que es imposible analizar su génesis al margen de ésta. La historia empieza en 1679 con la observación por el médico danés BARTHOLIN (1625-1698) de que los objetos se ven dobles cuando se examinan a través de un cristal transparente de espato de Islandia. BARTHOLIN advirtió también que una de las imágenes -a la que llamó rayo ordinario- permanece fija al girar el cristal, en tanto que la otra -a la que llamó rayo extraordinario- gira con él.

La teoría ondulatoria de la luz, propugnada en 1678 por HUYGENS, había quedado eclipsada durante más de un siglo por la teoría corpuscular de su contemporáneo NEWTON. Según HUYGENS, la luz, como el sonido, se propaga en forma de ondas que vibrarían longitudinalmente en su misma dirección. Ante la autoridad de NEWTON, los experimentos sobre difracción de la luz realizados por el jesuita italiano GRIMALDI (1618-1663) al hacerla pasar por rendijas estrechas quedaron, paradójicamente, sumidos en la oscuridad hasta comienzos del siglo XIX. Entonces, en 1803, el niño y adulto prodigio inglés YOUNG (1773-1829) demostró de manera incontrovertible la naturaleza ondulatoria de la luz al realizar sus famosos experimentos de interferencia; sus estudios de difracción le permitieron además medir la longitud de onda de la luz visible (del orden del μm). Aunque YOUNG corroboró las ideas de HUYGENS sobre la naturaleza ondulatoria de la luz tuvo que admitir en su contra en 1817 - como también lo haría el francés FRESNEL (1788-1827) completando las propias ideas de YOUNG - que las ondas luminosas no son longitudinales sino transversales. FARADAY puso de manifiesto la conexión entre luz y magnetismo al conseguir girar el plano de polarización de la luz polarizada por la acción de un potente campo magnético, pero la formulación por MAXWELL de que el movimiento ondulatorio de una carga eléctrica puede producir ondas electromagnéticas con las propiedades de la luz no tendría lugar hasta 1873, siendo esta genial idea corroborada experimentalmente en 1888 por HERTZ, cuyo nombre permanece para siempre unido al descubrimiento de las ondas hertzianas, o de la radio.

FRESNEL concluyó por lo demás que la luz ordinaria está constituida por ondas que oscilan transversalmente en todos los planos, en tanto que la luz polarizada -término no muy feliz derivado de la palabra polo, que había

introducido en 1808 el físico francés MALUS (1775-1812) para designar a los dos rayos polarizados perpendicularmente que atraviesan el espato de Islandia- lo hace en un solo plano. El físico francés ARAGO (1786-1853) descubrió en 1811 que si un haz de luz polarizada atraviesa un cristal de cuarzo, éste hace girar el plano de polarización. Existen dos tipos de cristales de cuarzo, que se diferencian en el desarrollo de sus caras y son imágenes especulares entre sí; en tanto unos hacen girar el plano de la luz polarizada hacia la derecha y se llaman dextrógiros, otros lo hacen hacia la izquierda y se llaman levógiros. Por otro lado, BIOT (1774-1862), también físico francés y gran amigo de ARAGO, con el que visitó nuestro país durante el período de la Guerra de la Independencia, encontró en 1815 que algunas sustancias orgánicas líquidas o en solución son también ópticamente activas y sugirió que ello podría deberse a la asimetría de las moléculas.

El hecho sorprendente de que en las heces del vino se depositan dos clases de ácido tartárico, uno dextrógiro y otro inactivo, fue puesto de manifiesto en 1844 por MITSCHERLICH, pero no tuvo explicación hasta que PASTEUR resolvió el enigma al darse cuenta de que los cristales que se formaban al evaporar una solución de tartrato sódico amónico de la forma inactiva son imágenes especulares unos de los otros: la mitad idénticos a los de la forma dextro, y la otra mitad de la forma especular levo. PASTEUR separó pacientemente los cristales de uno y otro tipo y constató que sus soluciones respectivas poseen actividad óptica de signo opuesto.

En la fecha en que PASTEUR realizó su descubrimiento (1848) era imposible imaginar la disposición en que se encuentran los átomos en la molécula de los ácidos tartáricos, y ni PASTEUR ni ningún otro químico de su tiempo abordaron el problema. Había que esperar a que se establecieran inequívocamente las masas atómicas, se asignaran las fórmulas correctas, se desarrollara el concepto de enlace y se formulara la tetravalencia del carbono. No obstante, PASTEUR sí supo ver que el efecto de los ácidos tartáricos sobre la luz polarizada es consecuencia de la disposición espacial de los átomos (1860): “ No hay duda de que los átomos del ácido levo tienen exactamente una estructura asimétrica inversa a la del ácido dextro”. En 1863 el químico alemán WISLICENUS (1835-1902) descubrió asimismo dos formas enantiómeras (del griego “formas opuestas”) de ácido láctico, que difieren sólo en su actividad óptica, pero la gloria final correspondería once años más tarde (1874) a van't HOFF y le BEL al intuir el C tetraédrico, y harían falta muchos más años para que el gran químico y bioquímico americano PAULING (1901-) desarrollara, en 1931, la teoría de los orbitales híbridos de enlace del átomo de C tetraédrico, según la cual el orbital 2s y los tres orbitales 2p del átomo de C se hibridan y originan cuatro orbitales 2sp³. PAULING recibió el Premio Nobel de Química en 1954 por sus trabajos sobre la estructura molecular, y el de la Paz por su “lucha” a favor del desarme nuclear en 1963.

En 1899 el químico inglés POPE (1870-1939) probó que la teoría de van't HOFF y le BEL podía aplicarse a otros átomos que no fuesen el carbono, al conseguir un compuesto ópticamente activo que contenía un átomo de nitrógeno

asimétrico, logrando unos años más tarde (1902) preparar compuestos ópticamente activos con átomos asimétricos de azufre, selenio y estaño. POPE también demostró que cierto tipo de compuestos que no contienen átomos asimétricos pueden presentar actividad óptica si la molécula en conjunto es asimétrica, como consecuencia de impedimento estérico. El químico germano-suizo WERNER (1866-1919) consiguió también producir compuestos ópticamente activos de cobalto, cromo y rodio y desarrolló en 1893 la Teoría de la Coordinación de la Estructura Molecular, siendo galardonado con el Premio Nobel de Química en 1913. Esta importante teoría -que abrió el camino a la "Teoría Electrónica de la Valencia"- establece que las relaciones estructurales entre los átomos no se restringen a los enlaces comunes de valencia, tanto covalentes como iónicos, sino que los átomos o grupos de átomos (ligandos) pueden también unirse por valencias secundarias, o de coordinación, y distribuirse alrededor del átomo central en estructuras de distinto o más alto nivel que el tetraedro, como la plano-cuadrada, la bipirámide trigonal, el octaedro, etc. Igual que le ocurrió a KEKULE con su famoso anillo hexagonal, a WERNER le vino la inspiración de madrugada, bastándole unas horas para fraguar su teoría. ¡Parece que el sesteo y el sueño le van bien a los químicos con mente geométrica!.

La teoría de la coordinación contribuyó enormemente a la comprensión de la estructura química e introdujo el término de enlaces de coordinación, explicando casos insospechados de isomerismo. PAULING aplicaría en los años 1930 la teoría cuántica y unificaría las teorías de la valencia común y de la secundaria en su Teoría del Enlace Químico.

El primer intento de explicar los enlaces de valencia en términos de electrones fue realizado por el físico químico polaco-alemán ABEGG (1869-1910), que en 1896 publicó un importante trabajo sobre la valencia "Die Elektronaffinität", pero sus ideas se podían aplicar sólo a los compuestos iónicos, como el cloruro sódico, en los que un átomo de sodio transfiere un electrón a un átomo de cloro, quedando ambos cargados como iones sodio (positivo) y cloro (negativo) con configuración electrónica estable de gases nobles. Los iones permanecen unidos entre sí por el enlace químico resultante de la atracción electrostática entre ellos mismos.

La estructura de átomos y moléculas fue analizada por primera vez desde el punto de vista electrónico en 1916 por el fisicoquímico de la Universidad de Berkeley LEWIS (1875-1946), que introdujo el concepto de enlace covalente. Este enlace, que mantiene unido a los átomos de las moléculas por un par de electrones compartidos -uno por cada átomo que participa en el enlace- es tan importante y de tal universalidad que el propio LEWIS lo llamó el enlace químico.

LANGMUIR desarrolló en 1932 el concepto de la estructura electrónica del enlace covalente -que LEWIS sólo había considerado en relación con los elementos de los dos primeros períodos- extendiéndolo a todos los elementos del sistema periódico. LANGMUIR también construyó (1927) una antorcha de hidrógeno para la

soldadura de metales a alta temperatura (cerca de 6000° C) haciendo pasar gas hidrógeno por hilos de tungsteno para disociar las moléculas en átomos y recombinar después éstos en una reacción que es muy exergónica (casi 5 eV enlace⁻¹).

LEWIS formuló en 1923 una teoría general de ácidos y bases, según la cual una base es la sustancia que puede donar un par de electrones para compartir, y un ácido la que puede aceptar un par de electrones para compartir. En nuestra opinión, este concepto de ácidos y bases puede ser fundamental para explicar el mecanismo de acoplamiento de las reacciones de transducción en bioenergética, por ejemplo, las del par catión acilio-anión carboxilato y del par "zwiterion" metafosfato-anión ortofosfato. La teoría de Lewis es más general que la propuesta simultánea e independientemente en la misma fecha por el químico danés BRÖNSTED (1879-1947) y el inglés LOWRY (1874-1936), que define como ácido a la molécula o ion capaz de fijar protones. La teoría de Lowry-Brönsted es también fundamental en bioenergética, por ejemplo, en el caso de los citocromos b transductores.

El abordaje de la estructura molecular por aplicación de métodos físicos ha sido siempre muy fecundo. Una gran parte del trabajo del fisicoquímico holandés-estadounidense DEBYE (1884-1966), Premio Nobel de Química en 1936, estuvo dedicada a partir de 1912 al momento dipolar, cuyo valor permite calcular el carácter iónico de un enlace covalente. Por ejemplo, la molécula de agua es altamente polar, con una carga parcial negativa sobre el átomo de oxígeno y una carga parcial positiva sobre cada uno de los átomos de hidrógeno. La unidad de momento dipolar, o debye (D), corresponde a la de un dipolo en el que dos cargas de 0,21 e están separadas 100 pm, o sea, 1 D $\approx$ 20 epm. El momento dipolar de la molécula de agua es 1,85 D, por lo que, teniendo en cuenta el ángulo de enlace, 105°, y la longitud de enlace, 96 pm, se puede concluir que el enlace O-H es 33% iónico. La polarización de un enlace covalente determina su estabilización energética y está relacionada con la diferencia de electronegatividad de los átomos que constituyen el enlace, concepto que desarrolló PAULING y cuya significación es de enorme transcendencia química y biológica. Si no hubiera la diferencia de electronegatividad que hay entre el oxígeno y el hidrógeno, ni el agua ni la vida sería lo que son, es decir, no serían.

PAULING aplicó la mecánica cuántica al enlace químico y contribuyó decisivamente al esclarecimiento de la estructura química de las moléculas, en particular con sus innovadoras ideas sobre los orbitales atómicos híbridos y los híbridos de resonancia, que explicaron, entre otros ejemplos, la estabilización de la molécula del benceno. El concepto de resonancia fue introducido en la mecánica cuántica en 1926 por el físico alemán HEISENBERG (1901-1976) - famoso por la enunciación del principio de la incertidumbre-, en relación con los estados cuánticos del átomo de helio. Nosotros creemos que la energetización por localización electrónica del anión carboxilato, así como de los citocromos b transductores, flavinas, etc., puede ser el proceso clave del mecanismo todavía irresuelto de transducción de energía por los sistemas bioquímicos fotosintéticos y

respiratorios. A este respecto es muy importante subrayar que un principio fundamental de la mecánica cuántica establece que la estructura del estado normal de una molécula o sistema químico es la de máxima estabilidad. El libro de PAULING "The Nature of the Chemical Bond" (1939) es uno de los grandes clásicos de la literatura química; su tratamiento de la estructura molecular, con especial énfasis en los distintos tipos de enlace, es ciertamente soberbio. El físicoquímico americano MULLIKEN (1896-), Premio Nobel de Química en 1966, también aplicó con éxito la mecánica cuántica al enlace químico, desarrollando la Teoría de los Orbitales Moleculares, según la cual los orbitales atómicos se combinan linealmente para formar orbitales moleculares, pudiéndose calcular la energía de los enlaces por el grado de solapamiento de los orbitales atómicos.

En 1932 PAULING introdujo el concepto de electronegatividad de los distintos elementos para definir el poder de atracción que ejercen los átomos sobre los electrones que forman un enlace covalente, lo que determina el carácter iónico parcial del enlace. PAULING obtuvo los valores de electronegatividad de los elementos relacionando la "energía extra del enlace" entre los átomos con la diferencia de electronegatividad entre ellos. Por ejemplo, en el caso de la molécula de agua, la energía del enlace H-O es de 4,8 eV, en tanto que la media para el enlace covalente puro debería ser de 3,5 eV, ya que la energía del enlace H-H es 4,5 eV y la del enlace O-O es 2,5 eV. La energía extra del enlace (1,3 eV) es la energía de estabilización entre la estructura covalente normal y la estructura iónica. Desde el punto de vista estructural y funcional de las moléculas biológicas es muy importante conocer los valores de electronegatividad de los bioelementos primordiales, que según la escala de PAULING son: O(3,5); N(3,0); C, S(2,5); H, P(2,1). La diferencia de electronegatividad se relaciona con el carácter iónico estimado en función del momento dipolar; cuando la diferencia de electronegatividad es de 1,7, el enlace tiene hacia un 50% de carácter iónico, siendo apropiado considerar una estructura iónica por encima de este valor, y una estructura covalente por debajo del mismo. MULLIKEN (1934) calculó la electronegatividad de los elementos como el valor medio entre la energía de ionización y la afinidad electrónica de sus átomos.

La gran diferencia de electronegatividad entre el oxígeno y el hidrógeno (1,4) determina el fuerte carácter polar del agua, en cuya molécula el oxígeno (estado de oxidación -2) está prácticamente reducido como anión oxido (O^{2-}), en tanto que el hidrógeno (estado de oxidación +1) está prácticamente oxidado como protón (H^+). Por lo demás -teniendo en cuenta la diferencia de electronegatividad entre el oxígeno y los restantes bioelementos- el agua no puede actuar como donadora de electrones, en contra de la opinión de muy relevantes bioenergetistas, en ninguna reacción bioquímica oscura. El agua sí actúa, en cambio, como anfielectrónica en la luz, durante la fotosíntesis, oxidándose a alto potencial a oxígeno molecular (E'_0 , pH 7, + 0,82 V) y reduciéndose a bajo potencial a hidrogeno molecular (E'_0 , pH 7, - 0,42 V), o mejor dicho, a ión hidruro (E'_0 , pH 7, -0,32 V). La fotoautoelectrolisis del agua, así como su autoprotolisis a ion hidronio (H_3O^+) y ion hidróxido (HO^-)

actuando en este caso como anfiprótica en la oscuridad, a expensas de energía redox- son dos de las reacciones más importantes de la bioenergética. Según nuestros cálculos, 8 fotones de luz visible fotosintéticamente activa (14 eV) promueven el flujo contra gradiente de 4 electrones (5 eV) y 8 protones (2 eV). Es decir, hacia 1/3 y 1/6 de la energía luminosa captada, se convierte, respectivamente, en energía redox y energía ácido-base para su utilización en la reducción y asimilación de los bioelementos primordiales.

Desde comienzos del siglo XIX los químicos pudieron distinguir dos clases de sustancias que parecían diferir no sólo en su origen sino en algunas de sus propiedades fundamentales: las más estables, como el agua o las sales, de origen mineral, compuestas por una gran variedad de elementos, y las más lábiles, como los hidratos de carbono, las grasas y las albúminas, de origen vegetal o animal, compuestas principalmente por los bioelementos primordiales. BERZELIUS, el gran químico sistemático, las clasificó en 1807 como sustancias inorgánicas y orgánicas, respectivamente. Otro rasgo característico de las sustancias orgánicas respecto a las inorgánicas que los químicos de la primera mitad del siglo XIX pudieron también apreciar es su mayor complejidad, su mayor dificultad de manipulación y su mayor resistencia a los métodos de análisis.

En principio, la determinación de la composición elemental y molecular de las sustancias orgánicas parecía una tarea formidable. Una agradable sorpresa, que había de simplificar mucho las cosas y dar gran luz en el futuro, fue encontrar que las sustancias naturales, como el almidón, la celulosa y las proteínas, son en cierto modo moléculas gigantes, formadas por un gran número de unidades relativamente sencillas (hoy llamadas "sillares moleculares") de uno o varios tipos. BERZELIUS, de nuevo, acuñó dos palabras muy adecuadas para clasificarlas: polímeros (del griego "muchas partes") y monómeros (del griego "una parte").

Hoy sabemos que el reino vegetal convierte, a expensas de la energía de la luz, del orden de 10.000 toneladas por segundo (200.000 millones ton año⁻¹) de simples compuestos inorgánicos oxidados, desprovistos de energía química potencial (agua, dióxido de carbono, nitrato o nitrógeno molecular, sulfato y fosfato), en compuestos orgánicos reducidos de tipo polimérico (proteínas, ácidos nucleicos, carbohidratos y grasas) y oxígeno molecular. El ciclo lo cierran los procesos exergónicos de la respiración, que llevan a cabo los demás organismos vivos, y la combustión.

En la primera decena del siglo XIX, los químicos franceses GAY-LUSSAC y su colaborador THENARD (1777-1857) introdujeron un método analítico rápido y exacto para determinar el contenido en hidrógeno y carbono de las sustancias orgánicas tras su oxidación a agua y dióxido de carbono, respectivamente, y en 1831 LIEBIG perfeccionó el método de su maestro GAY-LUSSAC y obtuvo fórmulas empíricas plenamente fiables. Poco después (1833) el químico francés DUMAS (1800-1884) modificó también el método y pudo determinar el contenido en nitrógeno de las muestras tras su oxidación a nitrógeno gaseoso. Los métodos de

LIEBIG y DUMAS permanecieron casi inalterados hasta que el químico austriaco PREGL (1869-1913) descubrió micrométodos de análisis a principios del siglo XX que le permitieron reducir la cantidad de muestra hasta un orden de magnitud de aproximadamente 10 mg (1911) y 1 mg (1913), siendo galardonado por ello con el Premio Nobel de Química en 1923. Por mi adscripción al laboratorio Carlsberg, y por haber usado miles de veces su renombrado método para la determinación de nitrógeno en la materia orgánica, debo también dejar constancia aquí del que introdujera en 1883 con fines científicos y aplicados el químico danés KJELDAHL (1849-1900).

PROUST investigó la naturaleza de diversos azúcares y fue el primero que estudió el de uva, hoy llamado glucosa. Años más tarde (1812) el químico ruso G.S. KIRCHHOFF (1764-1833) logró convertir un polisacárido (almidón) en un azúcar simple (glucosa), al calentarlo en medio ácido diluido. La hidrólisis ácida de otros productos vegetales (serrín, lino, etc.), realizada en 1819 por el químico francés BRACONNOT (1781 - 1855), condujo sorprendentemente al mismo azúcar. La celulosa, así llamada por su asociación a las paredes celulares de las plantas, fue finalmente preparada en 1834 a partir de la madera por el también químico francés PAYEN (1795-1871). Estos dos carbohidratos, tan iguales y tan distintos, son los principales productos de la asimilación fotosintética del carbono y se caracterizan por su función de reserva y estructural, respectivamente. El otro polisacárido de reserva propio del reino animal (glucógeno) fue descubierto en el hígado en 1856 por el eminente fisiólogo francés BERNARD (1813-1878).

Es establecimiento definitivo de la fórmula estructural de la glucosa tuvo que esperar hasta casi fines de siglo y se debió principalmente al genial químico alemán Emil FISCHER (1852-1919) quién, utilizando la fenilhidrazina -reactivo que descubrió en 1874-, aisló y determinó la estructura estereoquímica de los 16 estereoisómeros de las hexosas. Siguiendo a PASTEUR, van't HOFF y le BEL, E. FISCHER estableció la química estructural sobre bases firmes y , partiendo del gliceraldehído, clasificó a los azúcares, de acuerdo con su configuración espacial, en dos series, D y L. Hoy sabemos que virtualmente todos los azúcares naturales pertenecen a la serie D. Una vez conocida la estructura de los monosacáridos fue relativamente fácil determinar como se unen entre sí para dar lugar a disacáridos (sacarosa, maltosa, lactosa), trisacáridos (rafinosa) y, en fin, polisacáridos.

El papel vital del átomo de fósforo en el metabolismo fue advertido en el año 1905 por el bioquímico británico HARDEN (1865-1940), al demostrar que la fermentación alcohólica requiere fosfato inorgánico, que ejerce su acción a través de la formación de ésteres fosforilados de azúcares (fructosa-bisfosfato, o éster de Harden-Young). HARDEN compartió con el bioquímico germano-sueco EULER (1873-1964), que demostró la estructura de la molécula del coenzima redox NAD, el Premio Nobel de Química de 1929. La significación metabólica de los intermediarios fosforilados no fue aclarada hasta los años 30, en que los bioquímicos alemanes de origen judío, más tarde nacionalizados americanos, MEYERHOF (1884-1951) y LIPMANN (1899-1986) descubrieron que los ésteres

fosfóricos permiten a las células captar la energía química que contienen los alimentos. Ambos fueron galardonados con el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1922 y 1953, respectivamente. LIPMANN compartió el Premio Nobel con otro insigne bioquímico, el judío-alemán, nacionalizado británico, KREBS (1900-1981), que en 1937 descubrió el ciclo de los ácidos tricarboxílicos, por el que el “acetato activo” es demolido anaeróbicamente a dióxido de carbono y poder reductor.

El isótopo radiactivo del fósforo, descubierto por el matrimonio JOLIOT-CURIE en 1934 al bombardear aluminio con partículas α , fue el primer radioisótopo artificial utilizado como “trazador” para el estudio de procesos fisiológicos y bioquímicos por el químico húngaro-sueco HEVESY (1885-1966). HEVESY había utilizado por primera vez el radioplomo como trazador en 1923, pero la aplicación de un elemento tóxico a un sistema biológico no tuvo entonces impacto. Después del descubrimiento de la radiactividad artificial, sin embargo, se prepararon cientos de isótopos radiactivos que resultaron de enorme aplicación en ciencia básica y aplicada. El matrimonio JOLIOT-CURIE y HEVESY recibieron en 1935 y 1943, respectivamente, los premios Nobel de Química. HEVESY es también famoso por haber descubierto el hafnio, a instancias de Niels BOHR, que predijo su existencia como elemento número 72 al relacionar estructura atómica y sistema periódico. Dos descubrimientos fundamentales en fotosíntesis, el de la ruta del carbono y el de la fotofosforilación, se realizaron en la Universidad de Berkeley, en la década de 1950, gracias a los radioisótopos ^{14}C y ^{32}P , por los grupos de CALVIN (1911-), premio Nobel de Química en 1961, y ARNON (1910-). Desgraciadamente, no todos los elementos naturales tienen isótopos radiactivos, aunque sí estables. De hecho, el deuterio, aislado en 1931 por el químico americano UREY (1893-1981), premio Nobel de Química en 1934, fue el primer trazador fisiológico utilizado. De muy importantes aplicaciones han sido también los isótopos estables del oxígeno y nitrógeno, ^{18}O y ^{15}N , respectivamente. El primero de ellos sirvió para demostrar que el oxígeno desprendido por las plantas durante la fotosíntesis procede, en principio, del agua y no del dióxido de carbono, como se había creído durante siglo y medio, desde el descubrimiento de este proceso por PRIESTLEY. La proposición en la década de 1930 de la fotólisis del agua como reacción básica de la fotosíntesis por el microbiólogo holandés, nacionalizado americano, van NIEL (1898-1986) y su confirmación experimental por el bioquímico inglés HILL (1889-) constituyen uno de los grandes hitos de la bioenergética.

Los bioquímicos checo-americanos Carl (1896-1986) y Gerty CORY (1896-1957) descubrieron en la década de 1930 que el glucógeno se sintetiza y fosforiliza por la acción del enzima glucógeno-fosforilasa, poniendo de manifiesto la relevancia del fosfato en el metabolismo energético de los carbohidratos. En su honor se conoce a la glucosa-1-fosfato como “éster de Cori”. Por su trabajo, los CORI fueron galardonados con el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1947, que compartieron con el endocrinólogo argentino HOUSSAY (1887-1971). Curiosamente, otro argentino, el bioquímico LELOIR (1906-1987), también Premio

Nobel de Química en 1970, demostró que la fosforilasa de los Cori era realmente un enzima fosforolítico degradativo, en tanto que la síntesis de glucógeno utiliza como sustrato la glucosa-1-fosfato activada enzimáticamente por uridín-trifosfato, es decir, glucosa-uridíndifosfato, y requiere un nuevo enzima, la glucógeno-sintetasa. Discípulo sobresaliente de los CORI fue también el enzimólogo español SOLS.

E. FISHER fue galardonado con el segundo Premio Nobel de Química (1902) y tiene cierto derecho a ser llamado padre de la bioquímica por sus trabajos no sólo sobre azúcares sino sobre purinas, péptidos y enzimas; a él se debe la famosa hipótesis de la llave y la cerradura para explicar la especificidad de acción de los enzimas. En una conferencia que pronunció en 1890 en Berlín ante la Sociedad Química Alemana proclamó la bioquímica como tarea del futuro.

El esclarecimiento de la naturaleza química de las grasas se debe al longevo y fecundo químico francés CHEVREUL (1786-1889), que al tratar en 1809 las grasas con ácido clorhídrico vió que sobre la solución acuosa se separan los ácidos grasos esteárico, palmítico y oleico. Más tarde (1813) mostró que en la saponificación de las grasas se separa el glicerol (producto identificado ya por SCHEELE en 1779). La síntesis de la grasa triestearina a partir de glicerina y ácido esteárico la consiguió BERTHELOT en 1854. De gran trascendencia para la futura bioquímica que entonces se iniciaba fue también el descubrimiento del lípido polar lecitina por el químico-fisiológico alemán HOPPE-SEYLER (1825-1895). Este lípido contiene, además de C, H y O, propios también de las grasas neutras de reserva, los elementos N y P y desempeña un papel fundamental en la estructura y función de las membranas biológicas.

Un gran número de investigadores de primera línea -entre los que destacan WIELAND (1877-1957), WINDAUS (1876-1959), KARRER (1889-1971), KUHN (1900-1967), KENDALL (1886-1972), HENCH (1896-1965), REICHSTEIN (1897-), RUZICKA (1887-1976), BUTENANDT (1903-)- dedicaron desde principios de siglo su esfuerzo al estudio de la estructura química y función fisiológica de lípidos de muy diversa naturaleza (ácidos biliares, colesterol, vitaminas A, D, E y K, hormonas sexuales y de las glándulas suprarrenales, ubiquinonas y plastoquinonas, prostaglandinas, etc). Entre los más recientes podemos mencionar a los bioquímicos alemanes LYNEN (1911-1979) y BLOCH (1912-), éste último nacionalizado estadounidense, Premios Nobel de Fisiología y Medicina en 1965 por sus brillantes trabajos sobre el metabolismo de los ácidos grasos y el colesterol. Uno de los expertos más cotizados en nuestro país como bioquímico especialista en nutrición, particularmente en lo relativo a grasas y aceites, es GRANDE COVIAN.

Los aminoácidos (nombre dado, cómo no, por BERZELIUS a los sillares de las proteínas) fueron descubiertos primero como piezas sueltas y finalmente como eslabones de las cadenas polipeptídicas. Así la asparraguina, cistina y leucina fueron los primeros aminoácidos identificados por el químico francés VAUQUELIN (1806), inglés WOLLASTON (1810) y PROUST (1819), de los espárragos, de un cálculo de vejiga urinaria y de entre los productos de fermentación del queso, y a

ello hacen referencia sus nombres respectivos. La cistina como componente de las proteínas no sería descubierto hasta 1899 por el químico alemán MÖRNER.

La glicocola o glicina fue obtenida por BRACONNOT en 1820 como producto de hidrólisis de la gelatina, y el resto de los aminoácidos, hasta veinte, de las distintas proteínas, a lo largo de más de un siglo. Dos de ellos, el triptófano, descubierto en 1900 por el bioquímico inglés HOPKINS (1861-1947), Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1929, y la treonina, que cierra la serie, descubierto por el americano ROSE en 1935, tienen además el interés nutricional de haber sido reconocidos como factores de crecimiento en la dieta humana y de las ratas (aminoácidos esenciales).

Las proteínas -llamadas primero albúminas (del latín "albumen", clara de huevo) por su propiedad general de coagularse por el calor o la acción de los ácidos- son constituyentes principales de los extractos vegetales y animales y fueron así denominadas en 1838 por el químico holandés MULDER, de nuevo por sugerencia de BERZELIUS, aludiendo a su papel vital "primordial". En palabras del propio MULDER: "This substance, which has been named protein, is without doubt the most important of the known components of living matter and it would appear that without it life would not be possible".

E. FISCHER descubrió en los años 1900 -cuando todavía sólo se habían identificado 16 de los 20 aminoácidos que integran las proteínas- cómo se unen éstos entre sí mediante el enlace peptídico (del griego "digestión"), que se establece, con eliminación de agua, entre el grupo α -carboxilo de un aminoácido y el grupo α -amino del siguiente. En 1907, E. FISHER había ya conseguido la síntesis de péptidos de casi una veintena de aminoácidos. Sin embargo, la determinación del orden, o secuencia, en que se disponen los aminoácidos en la cadenas plipeptídicas naturales había de esperar medio siglo y el descubrimiento de la técnica de cromatografía (del griego "escritura en color"), introducida en 1906 por el botánico ruso TSWETT (1872-1919) para la separación de pigmentos vegetales y perfeccionada en 1944 por los químicos ingleses MARTIN (1910-) y SYNGE (1914-), que utilizaron como absorbente papel de filtro en lugar de polvo de óxido de aluminio y fueron galardonados con el Premio Nobel de Química en 1952.

La estructura primaria de las proteínas, o secuencia de los aminoácidos a lo largo de la cadena polipeptídica, fue determinada por primera vez entre 1945 y 1953 por el bioquímico inglés SANGER (1918-) para la hormona insulina. La molécula de insulina esta constituida por dos cadenas polipeptídicas, de 21 y 30 aminoácidos, unidas entre sí por dos puentes disulfuro (S-S). Las insulinas animales, como las de cerdo, perro, buey, elefante, son similares a la humana pero difieren en uno o varios residuos de alguna de las cadenas. La secuencia de otra hormona más simple, la oxitocina, fue determinada, no sólo por análisis sino también por síntesis, en 1953-54 por el americano du VIGNEAUD. Ambos bioquímicos fueron galardonados con el Premio Nobel de Química (du VIGNEAUD en 1955, y SANGER en 1958). Pronto se establecieron las secuencias de otras

proteínas mayores; así, la de la ribonucleasa (124 aa) en 1959, la del virus del mosaico del tabaco (158 aa) en 1960, la de la tripsina (223 aa) en 1964. La molécula de insulina fue sintetizada en 1965, y la de ribonucleasa en 1969.

El Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1972 fue otorgado conjuntamente a ANFINSSEN (1916-), MOORE (1913-1982) y STEIN (1911-1980) por sus trabajos sobre la ribonucleasa, que permitieron revelar algunos de los más importantes principios que relacionan la estructura química de un enzima con su actividad catalítica. Estos tres bioquímicos americanos establecieron la relación que existe entre la secuencia de aminoácidos de la ribonucleasa -determinada por MOORE y STEIN mediante un analizador automático de aminoácidos- y la configuración espacial propia del enzima con actividad biológica -investigada por ANFINSSEN. La proteína nativa es globular, presentando su cadena polipeptídica única cuatro puentes disulfuro. Por reducción con mercaptoetanol en presencia de urea, los puentes S-S se abren, dando lugar a ocho grupos tioles (SH), y el enzima se desnaturaliza. Si se remueve la urea, los grupos SH se reoxidan al aire y se regeneran los mismos cuatro enlaces S-S propios de la configuración activa original. Es decir, toda la información necesaria para que la proteína adquiriera su configuración tridimensional característica está implícita en su secuencia de aminoácidos, es decir, en su estructura primaria. Los puentes S-S no se forman, pues, al azar y sirven para resguardar y fortalecer la configuración termodinámica más estable de la proteína activa.

La naturaleza de la fuerzas electrostáticas que determinan los enlaces químicos fue un misterio hasta la década de 1920, en que se aplicó la mecánica cuántica. El carácter más importante de los enlaces químicos es obviamente su energía, sin ignorar otras particularidades, como la longitud, el ángulo, el grado de libertad de giro, etc. En tanto que los enlaces fuertes (covalentes, del orden de 1 eV enlace⁻¹) nunca se rompen espontáneamente a temperaturas fisiológicas, los enlaces débiles (enlaces de hidrógeno e iónicos, del orden de 0,1 eV enlace⁻¹, y enlaces de van der Waals, del orden de 0,01 eV enlace⁻¹) se rompen fácilmente y son fugaces cuando existen aislados. De hecho, la energía cinética de las moléculas a temperatura ambiente es ligeramente inferior a la energía del enlace de van der Waals. A diferencia de los enlaces de hidrógeno, que son unidireccionales y altamente específicos, los enlaces de van der Waals son efectivos sólo cuando varios átomos de una molécula o grupo de moléculas interaccionan con los de otra a la que se adaptan (como en la complementación antígeno-anticuerpo). Por otro lado, los enlaces covalentes precisan del concurso de enzimas en su formación y rotura bioquímica, en tanto que estos catalizadores biológicos nunca participan en las reacciones que implican enlaces débiles. La estructura flexible de las macromoléculas biológicas y sus interacciones son explicables sobre la base no sólo de los enlaces fuertes sino de los débiles. El principio del "autoensamblaje", según el cual la estructura que resulta al formarse "espontáneamente" una serie de enlaces débiles es la más estable termodinámicamente, rige no sólo para las macromoléculas sino para otras estructuras celulares más complicadas, como las

membranas, los orgánulos, etc.

La estructura secundaria de las proteínas se refiere a la manera en que la “espinas dorsal” de una cadena polipeptídica se enrolla alrededor de un eje en la llamada hélice alfa o a la manera en que “los espinazos” de un conjunto de ellas se disponen paralela o antiparalelamente en zigzag en las llamadas hojas plegadas beta. Estas estructuras, que fueron propuestas en 1951 por PAULING, no fueron deducidas de observaciones directas sino de consideraciones teóricas basadas en el carácter planar del enlace peptídico entre el carbono alfa de un aminoácido y el carbono alfa del siguiente aminoácido en la cadena. Al girar sucesivamente un cierto ángulo las unidades planares peptídicas se forma una hélice de 3,6 aa por vuelta; la estabilidad de la cadena se mantiene gracias a los sucesivos enlaces de hidrógeno ($\sim 0,2$ eV enlace⁻¹) que se establecen paralelamente al eje de la hélice entre los grupos carbonilo e imino (O---H-N) de los restos aminoácidos que se superponen a lo largo de la hélice, en tanto que las cadenas laterales de los mismos se proyectan hacia fuera de la hélice. La estructura en hélice alfa ha sido encontrada en muchas proteínas fibrosas y globulares. En las estructuras en hoja plegada beta los puentes de hidrógeno se establecen lateralmente entre los grupos carbonilo e imino de cadenas polipeptídicas vecinas que discurren paralelas o antiparalelas con sus grupos planares peptídicos plegados en zigzag formando surcos y crestas alternativamente. Estas estructuras se encuentran en la seda y también en las proteínas globulares.

En 1931 el biólogo molecular británico ASTBURY (1898-1961) había ya puesto de manifiesto que las keratinas, o proteínas fibrosas del pelo, uña, cuerno, etc., producen un patrón característico de difracción de rayos X, al que denominó alfa-keratina, mientras que el pelo estirado produce otro tipo de patrón, al que llamó beta-keratina. PAULING conservó estos prefijos griegos para sus estructuras.

La estructura terciaria de las proteínas, o estructura tridimensional de la cadena polipeptídica, está determinada, como hemos dicho antes, por la propia secuencia de aminoácidos y fue establecida por primera vez por difracción de rayos X para las proteínas globulares mioglobina (de los músculos) y hemoglobina (de los glóbulos rojos) por los biólogos moleculares KENDREW y PERUTZ en 1959 y 1960, respectivamente; ambos compartieron con este motivo el Premio Nobel de Química en 1962. El austro-británico PERUTZ inició sus estudios en 1937 con la hemoglobina, no sólo por la importancia fisiológica de esta hemoproteína portadora de oxígeno, sino por su capacidad de cristalizar fácilmente; de hecho, la hemoglobina había sido ya cristalizada un siglo antes (1862) por HOPPE-SEYLER. El inglés KENDREW empezó sus trabajos en 1947 con la mioglobina (~ 17 kDa), cuatro veces menor que la hemoglobina. Esta segunda hemoproteína (constituida por dos subunidades alfa y dos beta, de tamaño similar) presenta por tanto un nivel superior de organización, que resulta de la agregación de cuatro subunidades polipeptídicas, y se conoce como estructura cuaternaria. Ambas moléculas revelan una estructura enormemente complicada, con la cadena polipeptídica enrollada en alfa-hélice en unas regiones e irregularmente en otras. La cadena alfa (141

residuos) de la hemoglobina humana ofrece ciertas analogías con la cadena beta (146 residuos), presentando casi la mitad de los aminoácidos en los mismos lugares. Por otro lado, en tanto las cadenas alfa y beta de la hemoglobina del gorila difieren de la humana en sólo la sustitución de dos y un aminoácidos, respectivamente, la de caballo difiere en unos dieciocho por cadena.

Todos los aminoácidos, excepto la glicocola, existen en dos formas enantiómeras, L y D. Sin embargo, en las proteínas de los organismos vivos (virus, bacterias, plantas y animales) sólo se encuentran las formas L. Este hecho enigmático no tiene todavía explicación, aunque se ha sugerido que, por azar, las primeras formas vivas pudieron utilizar aminoácidos de configuración L y que todas las que evolucionaron a partir de ellas han seguido utilizando moléculas de la misma configuración. También es notable que la hélice alfa sea siempre dextro, aunque en este caso la probable explicación es que la hélice dextro suministra más espacio a las cadenas laterales de los restos aminoacídicos que la levo.

En 1949 PAULING descubrió la primera enfermedad molecular, así llamada por ser una enfermedad de origen genético que padecen las personas que tienen en sus glóbulos rojos hemoglobina S anormal en vez de hemoglobina A normal. Esta alteración molecular se traduce en que los hematíes adquieren forma de hoz (anemia falciforme). PAULING pudo separar entre sí la hemoglobina S de la hemoglobina A por medio de la técnica de la electroforesis, desarrollada en 1937 por el químico sueco TISELIUS (1902-1972), Premio Nobel de Química en 1948. La única diferencia entre ambas hemoglobinas radica en el cambio de un aminoácido en cada una de las cadenas beta (el resto de glutamato de la posición seis es sustituido por uno de valina). Previamente, en 1908, el médico inglés GARROD (1857-1936) había encontrado en personas cuya orina se torna negra en contacto con el aire que este cambio de color se debe a la presencia en la orina del ácido homogentísico. GARROD describió esta condición (alcaptonuria) como "an in born error of metabolism", y más tarde se reconoció que esta enfermedad tiene su origen en una mutación genética que afecta al enzima que cataliza la transformación metabólica del ácido homogentísico, o alcaptona. Actualmente se han reconocido miles de enfermedades moleculares (fenilcetonuria, pentosuria, porfiria, etc.).

Aunque los ácidos nucleicos fueron descubiertos a mediados del siglo XIX por un joven estudiante suizo trabajando en uno de los primeros laboratorios de bioquímica de Alemania, el interés por su estudio -hasta entonces más bien académico- explotó como una bomba en 1944, cuando AVERY demostró inequívocamente que el DNA es el material genético, y sobre todo diez años más tarde, en 1953, cuando el bioquímico americano WATSON (1928-) y el biofísico inglés CRICK (1916), a la sazón en el laboratorio de PERUTZ y KENDREW en Cambridge, Inglaterra, resolvieron su estructura en doble hélice.

En 1869 MIESCHER (1844-1895) aisló del pús una sustancia que contenía N y P, a la que, por su localización nuclear, llamó nucleína. Su profesor en Tubinga,

HOPPE-SEYLER, que había descubierto antes la lecitina -único compuesto natural conocido hasta entonces que contenía igualmente estos dos bioelementos- se mostró, sin embargo, renuente ante el hallazgo de su discípulo hasta que él mismo, en 1871, encontró ese nuevo tipo de sustancia en la levadura. La nucleína fue investigada y caracterizada en detalle por el bioquímico alemán KOSSEL (1853-1927), ayudante también de HOPPE-SEYLER y Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1910. KOSSEL inició sus estudios sobre la nucleína en 1879 y demostró que era, de hecho, una nucleoproteína, es decir, una sustancia constituida por ácido nucleico y proteína. Entre los productos de desdoblamiento del ácido nucleico del timo encontró (1893) las bases púricas adenina y guanina y las bases pirimídicas timina y citosina; el ácido nucleico de la levadura difería por contener uracilo en lugar de timina. Por lo demás, en 1891, reconoció también la presencia de azúcares. El químico ruso-americano LEVENE (1869-1940), discípulo de E. FISCHER y KOSSEL, demostró que unos ácidos nucleicos (RNA) contienen la pentosa ribosa (1909) y que otros (DNA) contienen la pentosa desoxirribosa (1929). LEVENE estudió también cómo se combinan entre sí las bases, el pertinente azúcar y el fosfato para formar nucleótidos, y cómo estos nucleótidos se pueden unir entre sí para formar polinucleótidos. Pero LEVENE creyó que se trataba de una estructura absurdamente simple y repetitiva. Los trabajos de LEVENE fueron continuados por el bioquímico escocés TODD (1907-) que logró la síntesis de todos los nucleótidos naturales que componen los ácidos nucleicos -entre ellos el adenosíntrifosfato, o ATP, la moneda bioenergética universal- así como la de varios coenzimas nucleotídicos, revelando, además, en 1952, la manera exacta de cómo se enlazan los nucleótidos en la cadena polinucleotídica. TODD fue galardonado con el Premio Nobel de Química en 1957.

GRAHAM publicó en 1833 los resultados de sus investigaciones sobre fosfatos y demostró que el compuesto que entonces se llamaba ácido fosfórico podía existir en tres estados de hidratación, poniendo los cimientos para que LIEBIG formulara más tarde la teoría de los ácidos polibásicos. La importancia del fosfato como constituyente de los nucleótidos, que, a su vez, sirven como sillares de los ácidos nucleicos, es hoy un hecho firmemente establecido. También lo es que el fosfato actúa como “transductor” de energía redox -directamente (ácido-base de Lewis) o indirectamente, a través de energía ácido-base compartimental (gradiente electroquímico de protones)- en la llamada energía de enlace fosfato, es decir, en la formación de distintos tipos de compuestos de fosfato ricos en energía que utiliza la célula para infinidad de propósitos, entre ellos para la formación de polímeros (proteínas, polisacáridos y los propios ácidos nucleicos). Sin embargo, el mecanismo de la fosforilación, y más concretamente de la fosforilación a nivel de membrana (respiratoria o fotosintética), sigue siendo uno de los más importantes retos que tienen aún por dirimir los bioenergétistas desde que el bioquímico inglés MITCHELL (1920-) postulara en 1961 con singular olfato y tremendo poder de penetración su teoría quimiosmótica. MITCHELL fue galardonado con el Premio Nobel de Química de 1978. Para mí la clave del acoplamiento energético es

electrónica y radica en que el ortofosfato (H_2PO_4^-) es un compuesto anfotérico, que puede actuar sucesivamente como base, cediendo un anión óxido (O^{2-}), y, a resultas de ello, como ácido, al disminuir los pKa de sus grupos ácidos y ceder dos protones (2H^+). Esta transformación por “deshidratación” a metafosfato ($\sim\text{PO}_3^-$) es endergónica, así como la inversa, por captación de un anión óxido y dos protones, es decir, por “hidratación” a ortofosfato, es exergónica ($1/3 \text{ eV molécula}^{-1}$). El metafosfato es, de hecho, un fosfocación, es decir, un ácido de Lewis, que al aceptar un anión óxido -por ejemplo, de un anión carboxilato- cambia su configuración electrónica inestable de bipirámide trigonal a la configuración electrónica estable tetraédrica propia del ortofosfato, que es una base, con un pKa alto y otro medio, ávida de protonación. De aquí la importancia en bioenergética del par transductor metafosfato-ortofosfato, que se desenergetiza o energetiza electrónicamente al mismo tiempo que el otro par transductor, con él acoplado, por ejemplo, el par catión acilio-anión carboxilato, lo hace en sentido inverso. Aún hoy, a pesar del conocimiento profundo que poseemos sobre la estructura del músculo, tanto a nivel celular como subcelular y molecular, el mecanismo último de la contracción muscular, es decir, de la conversión de la energía química del ATP en energía mecánica es un misterio. Hace falta del orden de 0,1 mol de ATP (10^{23} moléculas) para que su hidrólisis libere los aproximadamente 3 kJ que requiere el levantamiento de un peso de 300 kg por un gimnasta. Tal vez, puesto que la cabeza de la molécula de miosina de los filamentos gruesos gira, a modo de bisagra, unos 45° , haciendo avanzar a los filamentos lisos dos subunidades de actina (10 nm), el secreto de la contracción estriba en el cambio de dirección de una de las valencias del metafosfato al hidratarse y desenergetizarse a ortofosfato.

La síntesis enzimática del RNA y DNA a partir de nucleósidos-difosfatos y trifosfatos fue conseguida, respectivamente, por Severo OCHOA en 1955 y por su antiguo colaborador Arthur KORNBERG (1918-) en 1956, compartiendo ambos el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1959. Antes de que WATSON y CRICK elaboraran su modelo estructural, otros dos descubrimientos importantes sobre el DNA habían tenido lugar: uno en Nueva York, por el bioquímico austriaco-americano CHARGAFF (1905-), quién en 1950 demostró en una serie de investigaciones que inició en 1947 que la proporción de los distintos nucleótidos en el DNA varía según las especies y que, en cualquier muestra de DNA, la cantidad de Adenina es igual a la de Timina ($\text{A}=\text{T}$), y la de Guanina igual a la de Citosina ($\text{G}=\text{C}$). El otro descubrimiento fue realizado en el King's College de Londres (1950-52) por el biofísico británico-neozelandés WILKINS (1916-) y su colaboradora inglesa FRANKLIN (1920-1958), que perfeccionaron la calidad de los diagramas de difracción de rayos X del DNA obtenidos anteriormente (1938) por ATSBURY. WILKINS compartió el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1962 (FRANKLIN había muerto de cáncer en 1958) con WATSON y CRICK por su contribución al esclarecimiento de la estructura del material genético.

DALTON ocupa un puesto privilegiado en la Historia de la Ciencia por haber intuido a comienzos del siglo XIX la existencia de las átomos como constituyentes

elementales de la materia. Medio siglo más tarde, el monje agustino de humilde origen rural MENDEL pasaría también a la historia por haber intuido la existencia de los factores determinantes de los caracteres hereditarios al plantear e interpretar, con un criterio admirable de simplicidad, rigor y visión, una serie de experimentos magistrales sobre la herencia de caracteres, tales como el color o rugosidad de las semillas de plantas de guisantes, realizado durante el periodo 1856-1868 en el jardín de su monasterio en Brünn (antes Austria y ahora Checoslovaquia). Estos factores de la herencia, o macromoléculas de DNA, se llaman hoy genes (del griego “generar, engendrar, dar origen a”), según la terminología introducida con oportunismo y acierto en 1909 por el botánico danés JOHANNSEN (1857-1927), conociéndose con el nombre de “Genética” -palabra propuesta por el biólogo inglés BATESON (1861-1926)- a la ciencia que se ocupa de su estudio en todos sus aspectos. MENDEL presentó en 1865 sus trabajos sobre las leyes de la herencia en la Sociedad de Ciencias Naturales de Brünn -fundada tan sólo unos años antes (1862)- y los publicó en detalle en las memorias de la Sociedad en 1866 y 1869. Es una anécdota sorprendente y lamentable que la teoría de Mendel (mendelismo), una de las más importantes de la Biología y de la Ciencia, quedara marginada hasta fines de siglo, siendo el principal responsable de este retraso el prestigioso botánico suizo NÄGELI (1817-1891), a quién MENDEL tuvo la gentileza de enviar su manuscrito a comienzos de la década de 1860. Aparentemente NÄGELI no comprendió el trabajo de MENDEL ni apreció adecuadamente las implicaciones de sus revolucionarios descubrimientos, devolviéndoselo con unos comentarios breves y fríos que desanimaron al monje naturalista.

En 1900 el botánico holandés de VRIES (1848-1935), el alemán CORRENS (1864-1933) y el austriaco TSCHERMAK redescubrieron simultánea e independientemente las leyes de Mendel, pero al publicar sus resultados tuvieron la honradez de verdaderos hombres de ciencia de no recabar para sí la gloria del descubrimiento sino sólo su confirmación. De VRIES, discípulo de SACHS, abrió un nuevo campo en la Genética al llenar el hueco que había quedado vacío desde la formulación por DARWIN de la teoría de la evolución de las especies. De VRIES observó en 1901 los cambios repentinos de caracteres, o mutaciones, en algunas especies, como la primula americana, que se perpetúan en generaciones futuras de acuerdo con las leyes de la herencia. También BATESON, defensor acérrimo de la doctrina mendeliana, corroboró las ideas de de VRIES sobre las variaciones discontinuas de caracteres de naturaleza hereditaria, advirtiendo que no siempre se transmiten independientemente, como había encontrado MENDEL, sino también acopladas, o ligadas. El biólogo americano H.J. MÜLLER (1890-1967), colaborador de MORGAN (1866-1945) en el estudio genético de la mosca de la fruta, la familiar *Drosophyla melanogaster*, encontró que la temperatura (1919) y especialmente los rayos X (1926) aumentan enormemente la frecuencia de mutación. MÜLLER, que fue galardonado con el Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1946, advirtió de la necesidad de protegerse contra las radiaciones de alta energía (rayos UV, X, γ),

ya que la mayoría de las mutaciones que provocan son perniciosas. En 1937, el botánico americano BLAKESLEE (1874-1954) descubrió que un agente químico, la colchicina, produce también mutaciones, si bien de diferente carácter (poliploidía). Otro tipo de agente mutagénico, que actúa a nivel de base pirimídica como análogo estructural, el 2-bromouracilo, fue encontrado por el bioquímico americano PARDEE (1921-) en 1955.

Los estudios genéticos se vieron enormemente potenciados con las observaciones citológicas (del griego “kytos”, cavidad) que gracias al perfeccionamiento del microscopio compuesto y de nuevos métodos de fijación y tinción se iniciaron, después de un largo letargo, en la segunda mitad del siglo XIX. Alrededor de 1830 aparecieron los microscopios acromáticos, y en 1840 el polifacético científico italiano AMICI (1784-1860) introdujo el objetivo de inmersión. Por otro lado, hacia mediados de siglo comenzó la síntesis química de colorantes, y los citólogos de vanguardia, entre ellos los alemanes FLEMMING (1843-1905) y STRASBURGER (1844-1912) y el belga van BENEDEN (1846-1910), hicieron de las translúcidas células animales y vegetales un mundo microscópico de fantasía en color y establecieron la base estructural celular de la herencia (citogenética). Hay que tener, sin embargo, presente que al desconocer estos investigadores los trabajos de MENDEL no pudieron darse cuenta de la significación genética de sus observaciones.

Aunque la Embriología se inició durante el siglo XVII, adolecía, como es lógico, de graves errores y estaba oscurecida por especulaciones, algunas incluso de índole metafísica. El más famoso tratado de embriología de la época, elaborado por HARVEY ya en su vejez (1651) y titulado “De Generatione Animalium”, presenta en la portada alegórica a Júpiter, sentado en su trono con el águila al lado, abriendo un huevo del que salen numerosos seres y embriones; sobre el huevo está escrita una afirmación profética: “ex ovo ommia”, que el protozoólogo alemán SIEBOLD (1804-1885) parafraseó “ommi vivum ex ovo”, asociándola con el famoso aforismo de VIRCHOW. HARVEY conocía los voluminosos huevos de aves, reptiles y anfibios, así como los de peces, que, como los de insectos, son perfectamente visibles a simple vista, pero no había visto nunca los de mamíferos. De hecho, el descubrimiento del óvulo de los mamíferos no fue realizado hasta 1827 por el célebre embriólogo ruso-alemán von BAER (1792-1876).

El primero en reconocer (1875) la fusión de los núcleos del óvulo y del espermatozoide como factor esencial en la fertilización fue el renombrado biólogo alemán O. HERTWIG (1849-1922). El discípulo de O. HERTWIG, BOVERY (1862-1915) demostró la importancia del núcleo en el control de los caracteres de la especie fecundando óvulos anucleados de una especie de erizo de mar del género *Sphaerechinus* con espermatozoides de otra especie de erizo de mar del género *Echinus*. Los huevos resultantes desarrollaron larvas con las características de la especie *Echinus*. Previamente, en 1868, el naturalista alemán HAECKEL (1834-1919) -famoso por su frase “la ontogenia resume la filogenia”- había postulado que el núcleo debe ser el responsable de la herencia, ya que los espermatozoides, a

diferencia del óvulo, están constituidos casi exclusivamente por material nuclear. El biólogo teórico alemán WEISMANN (1834-1914), célebre por la teoría del “plasma germinal” como responsable de la herencia -concepto que BUTLER (1835-1902) resumió con gracia imaginativa en la frase “la gallina es sólo un instrumento para que un huevo produzca otro huevo”-, predijo en 1887 que los cromosomas tienen la maquinaria hereditaria que la cuidadosa división celular debe mantener intacta, reduciéndose a la mitad en la formación del óvulo y del espermatozoide y reconstruyéndose en el proceso de la fertilización.

Los complejos procesos de la división celular en vegetales y animales fueron expuestos con preciosa claridad y detalle por STRASBURGER (1875) en su libro “Formación y División de la Célula” y por FLEMMING (1882) en su famosa obra clásica “Sustancia Celular, Núcleo y División Celular”. A FLEMMING se debe el nombre de mitosis (del griego “hilo”) para la división celular, y de cromatina (1879) para la sustancia del núcleo en reposo que se tiñe fuertemente con las anilinas básicas. A los filamentos de cromatina que aparecen durante la mitosis los designó más tarde (1888) WALDEYER como cromosomas (del griego “cuerpos de color”). La duplicación, o replicación, de los cromosomas durante la mitosis, proceso que determina que cada célula hija reciba la misma dotación cromosómica que la célula madre, es clave en la perpetuación del material nuclear.

En 1887 van BENEDEN demostró dos hechos importantes en relación con los cromosomas. Primero, que su número es constante en las células del cuerpo, y característico para cada especie; segundo, que en la formación de las células sexuales, o gametos, el número de cromosomas normal ($2n$) se reduce a la mitad (n), por lo que las células germinales son haploides (del griego “sencillo”), en tanto que las células vegetativas son diploides (del griego “doble”). La división celular que determina la disminución de la dotación cromosómica diploide ($2n$) a la haploide (n) se conoce con el nombre de división reductiva, o meiosis (del griego “reducción”). Cuando los núcleos del óvulo y el espermatozoide se fusionan durante la fertilización, el núcleo del cigoto (del griego “unido”) resultante tiene de nuevo un número de cromosomas normal ($2n$), la mitad (n) procedente de cada uno de los gametos, constituyendo en conjunto n pares de cromosomas homólogos. Van BENEDEN utilizó para sus estudios la lombriz intestinal del caballo, *Ascaris megalocephala*, que presenta la ventaja de poseer pocos y grandes cromosomas: $2n=4$ y $n=2$.

No resultó fácil agrupar correctamente a los distintos cromosomas de las distintas especies en pares dispuestos en orden de tamaño para caracterizar inequívocamente sus cariotipos. Así, durante muchos años se creyó erróneamente que cada célula humana tiene 24 pares de cromosomas; de hecho fueron TJIO -a quién los profesores Albareda y Sánchez Monge trajeron a trabajar a la “Estación de Aula Dei” de Zaragoza, y al que tuve la satisfacción de tratar durante mi estancia predoctoral en dicho centro del CSIC- y LEVAN los que en 1956 demostraron que la dotación cromosómica verdadera de la especie humana es de 23 pares ($2n=2 \times 23=46$). Hay una excepción importantes a la regla de que todos los

cromosomas de los organismos diploides están presentes en pares homólogos, la de los cromosomas determinantes del sexo. En 1905, el citozoólogo americano WILSON (1856-1933) aclaró la significación biológica de la observación -realizada hacia quince años antes- de que un cromosoma (ahora llamado cromosoma X) no siempre posee pareja o forma pareja con un cromosoma distinto (cromosoma Y). Así, en la especie humana, las células femeninas contienen el par XX, pero las masculinas contienen el par XY. Esta situación suministra un simple procedimiento para la determinación del sexo y representó la primera relación evidente entre un cromosoma determinado y una propiedad hereditaria.

El cariotipo ofrece un método sutil en el diagnóstico médico; así, por ejemplo, cuando un cromosoma no se separa bien durante la meiosis, una de las células hijas presenta una dotación cromosómica con un cromosoma en exceso, y la otra, una dotación cromosómica con uno en defecto. En el año 1959 tres genetistas franceses -LEJEUNE, GAUTIER y TURPIN- descubrieron la causa del "síndrome de Down" -enfermedad descrita en 1886 por este médico inglés y comúnmente conocida con el nombre equívoco de "mongolismo" porque los individuos que la padecen presentan rasgos faciales que recuerdan a los de esta raza- al encontrar en las células de los enfermos 47 cromosomas en lugar de 46, estando triplicado el cromosoma número veintiuno (trisómico). Esta condición, que se caracteriza por retraso mental y en cierto grado físico, tiene una alarmante incidencia del uno por mil y se da entre hijos de padres normales, siendo relativamente baja entre hijos de madres jóvenes y aumentando bruscamente con la edad de la madre. Curiosamente en 1967 se descubrió que una niña de tres años retrasada mental tenía en sus células un total de 45 cromosomas y sólo un cromosoma veintiuno.

Pocos años después del redescubrimiento de las leyes de Mendel, el médico-biólogo americano SUTTON (1876-1916) publicó en 1903 un trabajo clásico "The Chromosomes in Heredity", en el que subrayaba la significación de que la dotación cromosómica de las células diploides sea de n pares de cromosomas homólogos mientras que los gametos sólo reciban, después de la meiosis, un cromosoma de cada par homólogo. Puesto que los experimentos de cruzamientos de MENDEL habían demostrado que cada padre contribuye con una unidad hereditaria para cada carácter, SUTTON concluyó que los cromosomas son los portadores de dichas unidades, o sea, de los genes y que el número de grupos de genes ligados se debe corresponder con el número haploide de cromosomas. El ligamiento no es, sin embargo, perfecto, como consecuencia de la recombinación entre genes ligados (crossing-over) durante la meiosis. El artículo de SUTTON fue básico para el establecimiento de la Teoría Cromosómica de la Herencia.

El zoólogo americano MORGAN, uno de los fundadores de la Genética moderna, Premio Nobel de Medicina y Fisiología en 1933 y autor en 1926 del libro "La Teoría del Gen", presentó, utilizando la mosca del vinagre ($n=4$), evidencia experimental indiscutible de que los genes se disponen alineados en los cromosomas. En 1911 se habían ya elaborado los primeros mapas de cromosomas, y hacia 1920 la teoría cromosómica de la herencia estaba firmemente establecida.

Pudo determinarse que el guisante de MENDEL tiene 7 grupos de genes ligados, o cromosomas, y el maíz 10. Quizás la prueba más convincente y elegante de la teoría cromosómica de la herencia se debe a la genetista americana McCLINTOCK (1902-), Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1983 por sus trabajos sobre el maíz. En 1931 McCLINTOCK mostró por primera vez evidencia microscópica de la rotura y unión cromosómicas durante la recombinación genética.

A finales de la década de 1920, cuando la mecánica cuántica hizo su triunfal y tempestuosa entrada en el mundo de la ciencia, algunos físicos intrigados con la naturaleza y el mecanismo de acción de los genes especularon con la posibilidad de que para comprender el gen sería necesario dominar las sutilezas de las más avanzadas teorías de la Física. Pero el camino no era ese. Como ya hemos mencionado, lo más importante era elucidar la estructura del gen, una estructura que debía replicarse exactamente cada vez que el gen se autoduplicara. Igualmente importante era explicar su mecanismo de acción, es decir, cómo controlan los genes el metabolismo y las funciones celulares. Los trabajos de GARROD habían permitido ya en 1909 relacionar una enfermedad hereditaria con la ausencia de un enzima para metabolizar el aminoácido fenilalanina. La “hipótesis de Garrod “ de que un gen controla un enzima recibió en los años 1930 nuevo apoyo al investigar los genetista-bioquímicos las relaciones entre genes y pigmentos de las flores y de los ojos de los insectos. Pero hacia 1935 los genetistas se convencieron de que había que buscar materiales biológicos más idóneos y de que había que profundizar en el conocimiento de la estructura de los ácidos nucleicos y las proteínas y de las relaciones entre ambos tipos de macromoléculas.

En 1940 los genetistas americanos BEADLE (1903-) y TATUM (1909-1975) demostraron utilizando mutantes nutricionales del mohó del pan *Neurospora crassa* -es decir, estirpes mutantes que requieren para crecer la adición al medio de cultivo de una sustancia nutritiva simple, como un aminoácido o vitamina- que cada gen es responsable de la síntesis de un enzima y postularon su famosa hipótesis de un gen-un enzima, según la cual la función de un gen es la de dirigir la síntesis de un enzima.

Una vez que BEADLE y TATUM revelaron el poder de los sistemas microbianos para los estudios genéticos, las bacterias entraron inmediatamente en juego. Hacia mediados de la década de 1940, e inmediatamente después del experimento de AVERY, otro genetista americano, LEDERBERG (1925-), discípulo de TATUM, descubrió que la acción de los genes de las bacterias puede seguirse no sólo mediante estudios nutricionales sino por el intercambio de material genético que tiene lugar durante el “apareamiento” de dos células bacterianas (conjugación). Cuando LEDERBERG realizó sus experimentos (1946) se creía que las bacterias no tenían núcleos ni genes ni siquiera “sexo”. LEDERBERG descubrió también (1952) el fenómeno de la transducción (o producción de bacterias recombinantes por medio de bacteriofagos), que fue la primera indicación de que los genes son susceptibles de ingeniería. BEADLE, TATUM y LEDERBERG recibieron el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1958.

La característica estructural más importante del DNA es que está constituido por dos cadenas polinucleotídicas complementarias y antiparalelas enrolladas una alrededor de la otra formando una doble hélice. Los nucleótidos se unen entre sí por enlaces de tipo éster, en unión pentosa-3'-fosfato, constituyendo largas cadenas de subunidades nucleotídicas. Cada nucleótido - como cada aminoácido- contiene una parte común, constituida por la pentosa-5'-fosfato, y una parte específica, definida por la base púrica o pirimídica unida a la pentosa en unión β -N-glicosídica. En consecuencia, cada cadena polinucleotídica está constituida por una larga cadena de eslabones de fosfato de pentosa -en la que cada molécula de fosfato, excepto la primera, se une en unión fosfodiéster-3'-5' a cada una de las dos pentosas adyacentes- formando una especie de columna vertebral de la que emergen secuencialmente las base púricas y pirimídicas en ordenación específica. Tanto las bases púricas como las pirimídicas son, a pesar de la presencia de grupos polares C=O y NH₂, completamente hidrofóbicas, a causa de sus caras anulares planas. Las dos cadenas se mantienen unidas por puentes de hidrógeno entre los grupos ceto y amino, y N y NH, enfrentados, de las bases, a saber, dos entre adenina y timina, y tres entre guanina y citosina. Los peldaños planos que constituyen cada par de bases a lo largo de la doble hélice equidistan 0,34 nm, y el paso de rosca de cada cadena es de 3,4 nm, es decir, 10 nucleótidos por cada vuelta completa de la hélice. El diámetro de la doble hélice es de hacia 2 nm. Cuando se calientan moléculas de DNA de doble cadena, o dúplex, por encima de las temperaturas fisiológicas se rompen los enlaces de hidrógeno entre las dos cadenas, y éstas se separan, desnaturalizándose el DNA. El proceso de la desnaturalización no es irreversible y, al descender suavemente la temperatura, la doble hélice se reconstituye. Por este procedimiento se pueden obtener moléculas híbridas artificiales de DNA de dos especies diferentes.

¿Cómo se traduce la estructura de un gen en la estructura de una proteína, es decir, cómo la "información" específica contenida en la secuencia de cuatro bases de una cadena de DNA determina la información también específica de la secuencia de veinte aminoácidos de una cadena polipeptídica?. No deja de ser curioso y alentador que fuera un físico atómico y nuclear, el ruso-americano GAMOW (1904-1968) -interesado en problemas cosmológicos, como el del origen del Universo, y quizás el defensor más conspicuo (1948) de la teoría de la "gran explosión" (1927) del astrónomo belga LEMAITRE (1894-1966), como MENDEL también sacerdote- quien sugiriera en 1954 que el código genético podría estar constituido a base de tripletes de nucleótidos (o codones, según la terminología introducida por CRICK). Cuatro bases nucleotídicas darían lugar a $4^3 = 64$ tripletes. Teniendo en cuenta que sólo hay veinte aminoácidos, el código estaría degenerado, según denominación de los criptógrafos.

Las investigaciones del biólogo celular rumano-estadounidense PALADE (1912-) pusieron de manifiesto en 1956 la presencia en las células de unos pequeñísimos orgánulos ricos en RNA de aproximadamente 10 nm de diámetro (denominados primeramente microsomas y después ribosomas) donde se lleva a

cabo la síntesis de proteína por traducción del mensaje del DNA nuclear transcrito en el RNA mensajero (mRNA). El mismo año el bioquímico americano HOAGLAND (1921-) descubrió que los aminoácidos que han de servir de “sillares de construcción” de la cadena polipeptídica son enzimáticamente activados y se unen específicamente a unos RNA solubles que los transfieren a los ribosomas. El descubrimiento de los RNA de transferencia (tRNA), específicos para cada aminoácido, fue realizado independientemente por HOAGLAND y por los biólogos moleculares, también americanos, BERG (1926-) y HOLLEY (1922-). En 1965 HOLLEY consiguió determinar la secuencia de los 77 nucleótidos que constituyen el ácido ribonucleico de transferencia (tRNA) de la alanina. Este fue el primer ácido nucleico natural cuya secuencia de bases fue analizada; su estructura -como, en general, la de los ácidos nucleicos de transferencia- semeja una hoja de trébol. La existencia de estos “adaptadores” para que los aminoácidos anclen exactamente sobre su correspondiente triplete del mRNA fue propuesta por CRICK en 1955. En 1961 MONOD y JACOB postularon la existencia de un RNA mensajero (mRNA), que lleva a los ribosomas la información genética del DNA para que ésta se traduzca y exprese en la síntesis de proteína. CRICK formuló también lo que se considera el “Dogma Central” de la biología molecular: Replicación (DNA $\rightarrow$ DNA); Transcripción (DNA $\rightarrow$ mRNA); Traducción (mRNA $\rightarrow$ proteína).

En 1958 el bioquímico MONOD (1910-1976) y el microbiólogo JACOB (1920) iniciaron una serie de investigaciones sobre el control (inducción y represión) de la síntesis de enzimas en la bacteria *Escherichia coli* que culminaron en 1960 con la proposición del operón, o estructura genética constituida por un gen regulador que controla, a través de un gen operador, la expresión de un conjunto de genes estructurales que codifican una serie de enzimas de una ruta biosintética. El gen regulador produce una proteína represora que -en ausencia del sustrato inductor, pero no cuando éste está presente y la inactiva- se une al operador y bloquea la acción de los genes estructurales. La existencia del represor de la síntesis del enzima que hidroliza la lactosa (el llamado “represor lac”), una macromolécula proteica producida por *E. coli* con gran afinidad por los β -galactósidos, fue definitivamente demostrada en 1966 por el biólogo molecular americano GILBERT (1932-). MONOD y JACOB recibieron el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1965, que compartieron con el biólogo LWOFF (1902-), igualmente francés y miembro del Instituto Pasteur de París. La principal contribución de LWOFF fue explicar el fenómeno de la lisogenia (o reversión de un fago no virulento -incorporado al DNA de una bacteria- a su forma virulenta, lo que provoca la lisis de la bacteria). MONOD es también famoso en la historia de la ciencia por su libro “El Azar y la Necesidad” (1971), en el que arguye que la vida surgió por casualidad y evolucionó a su presente nivel como consecuencia de las presiones ejercidas por la selección natural.

El desciframiento del código genético fue iniciado en 1961 por el americano NIRENBERG (1927-) al conseguir con la polinucleótido fosforilasa de OCHOA -que también habría de contribuir esencialmente al esclarecimiento del alfabeto

genético- una molécula de RNA poliuridílico (conteniendo UUU como único triplete, o codon), que da lugar a una molécula proteica de polifenilalanina (conteniendo fenilalanina como único aminoácido). En 1967 el diccionario de codones había sido completado, apareciendo tripletes de iniciación, de lectura y de puntuación. La síntesis de los 64 tripletes del código genético fue conseguida por el bioquímico hindú-americano KHORANA (1922-), discípulo de TODD, que también logró en 1970 y , más tarde, en 1976 la síntesis química de genes artificiales, que funcionan, incluso dentro de la célula viva, promoviendo la síntesis normal de proteína. Los bioquímicos NIRENBERG y KHORANA recibieron junto con HOLLEY el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1968 por el desciframiento del código genético y su función en la síntesis de proteínas, es decir por describir la clave biológica que utilizan los organismos vivos para traducir el mensaje de los ácidos nucleicos (4 letras agrupadas en tripletes) en el de las proteínas (20 letras).

Uno de los más importantes avances en biología molecular ha sido el de la ingeniería genética, a base de “romper” las cadenas de DNA en fragmentos y de “recomponer” estos a voluntad haciendo uso como arma biológica poderosísima de los llamados enzimas de restricción y DNA-ligasa. El microbiólogo suizo ARBER (1929-) descubrió en 1962 que las bacterias poseen nucleasas altamente específicas que actúan como “bisturís de precisión” sobre el DNA de los fagos que las invaden. La hipótesis de ARBER fue confirmada en 1970 por el biólogo molecular americano SMITH (1931-) al aislar el primer “enzima de restricción” de la serie, rápidamente incrementada a partir de esa fecha. Utilizando los enzimas de restricción como medio para trazar un mapa de genes, el también biólogo molecular americano NATHANS (1928-) logró en 1971 cortar en 11 fragmentos definidos el virus SV40 causante de tumores y en 1972 determinar su ordenación. ARBER, NATHANS y SMITH compartieron por este trabajo el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1978. BERG fue el primer investigador que, utilizando enzimas de restricción y DNA-ligasa, logró construir una molécula de DNA recombinante.

BERG compartió la mitad del Premio Nobel de Química de 1989 con GILBERT y SANGER, que desarrollaron técnicas para la determinación de la secuencia de bases de los ácidos nucleicos. El nombre de BERG es también muy conocido para un amplio sector de científicos por haber advertido de los peligros del uso incontrolado e irresponsable de la técnica del DNA recombinante en su famosa carta publicada en “Science” en 1974 y suscrita por un gran número de biólogos moleculares. Las posibilidades de la manipulación de genes han abierto ya enormes horizontes, y la biotecnología es hoy una prometedora rama de la ciencia. En nuestra década se ha conseguido ya modificar las células bacterianas para que produzcan insulina humana (humulina), interferón, hormona de crecimiento, etc. GRISOLIA, director del Instituto de Investigaciones Citológicas de Valencia, se ha convertido en el pasado año en uno de los paladines que más empeño han puesto en impulsar, a nivel internacional, el conocimiento a fondo del “genoma humano”.

Las barreras que siempre separaron a citólogos y bioquímicos se derribaron hacia la mitad de la década de 1940 cuando un grupo de investigadores aplicaron

simultáneamente las técnicas de la microscopia electrónica y del fraccionamiento celular (rotura de las células y separación de sus orgánulos por centrifugación diferencial) al estudio de la célula. La ultracentrífuga fué desarrollada en 1924 por el fisicoquímico sueco SVEDBERG (1884-1971), Premio Nobel de Química en 1926, para investigar el peso molecular de las macromoléculas, entre ellas las de las proteínas en general (5-50-500 kDa) y de la hemoglobina en particular. Cuando dos grupos de ingenieros de países vecinos que horadan un túnel en direcciones opuestas se acercan al mismo punto y finalmente horadan el delgado tabique que los separa, desaparecen las fronteras que determinaban el aislamiento y un hermoso haz de luz lo invade todo. La primera revista dedicada exclusivamente a la Biología Celular apareció en 1884 con el nombre de "La Cellule" y fue editada por un grupo de profesores de la Universidad Católica de Lovaina (Bélgica). Fue también el belga nacionalizado americano CLAUDE (1898-1983), padre de la Biología Celular moderna, con su grupo del Instituto Rockefeller de Nueva York, quien logró unir los dominios de la morfología microscópica y de la química de las macromoléculas y de los orgánulos celulares. CLAUDE compartió el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1974 con PALADE y el citólogo británico, nacionalizado belga, de DUVE (1917-), por sus descubrimientos sobre la estructura y organización funcional de las células. De DUVE descubrió en 1955 los orgánulos denominados lisosomas, que contienen enzimas líticas.

Aunque las mitocondrias fueron descubiertas en 1857 en el músculo por KÖLLIKER, que las denominó sarcosomas, no fueron identificadas como tales orgánulos celulares hasta 1898 por el citólogo alemán BENDA, que las llamó así por considerarlas "hilos de colágeno"; su función no pudo, sin embargo, ser restablecida hasta 1947, en que el bioquímico americano LEHNINGER (1917-1986), trabajando con mitocondrias aisladas, demostró que son la sede de la fosforilación oxidativa acoplada a la cadena respiratoria de transporte de electrones. En 1954, ARNON, trabajando con cloroplastos aislados, demostró que estos orgánulos llevan a cabo la fotofosforilación acoplada a la cadena fotosintética de transporte de electrones.

En 1879 HOPPE-SEYLER encontró que los dos pigmentos biológicos más llamativos y universales de nuestro entorno, el verde de la vegetación y el rojo de la sangre, poseen estructuras similares. Por su trabajo (1913) sobre la estructura de la clorofila, una magnesio-porfirina, el alemán WILLSTÄTER (1872-1942) recibió el Premio Nobel de Química en 1915. Quince años más tarde, otro químico alemán, Hans FISCHER (1881-1945), fue galardonado también con el Premio Nobel de Química, por determinar (1910-1940) la estructura y conseguir la síntesis de la ferro-porfirina denominada hemo, el grupo prostético de las proteínas transportadoras de oxígeno de la sangre (hemoglobina) y el músculo (mioglobina). La función de la clorofila como sistema transductor de energía luminosa en energía química redox hacen de este pigmento la sustancia más importante del mundo vivo, cuya síntesis completa fué conseguida en 1960 por el americano WOODWARD (1917-1979), Premio Nobel de Química en 1965. En solución, la molécula de clorofila

excitada por la absorción de un fotón pierde su energía como fluorescencia, pero en el aparato fotosintético forma parte de un centro de reacción que cataliza la transferencia casi instantánea (picosegundos) del electrón excitado a un aceptor primario, quedando la propia molécula de clorofila oxidada y en condiciones de aceptar un nuevo electrón a un potencial redox más positivo de un donador primario. Este es el secreto de la reacción fotoquímica que, a nivel terrestre, mueve el astronómico ciclo de electrones que se inicia por oxidación del agua durante la fotosíntesis y se cierra por reducción del oxígeno resultante durante la respiración. Los biólogos moleculares alemanes DEISENHOFER, HUBER y MICHEL han sido galardonados el pasado año con el Premio Nobel de Química por haber aislado de las membranas celulares el centro de reacción del aparato fotosintético y determinado su estructura por difracción de rayos X, una macroestructura que tal vez los científicos logren emular en un futuro no muy lejano.

Otros pigmentos hemínicos de enorme importancia como transportadores de electrones y tal vez translocadores de protones son los citocromos, o pigmentos celulares universales de las cadenas respiratoria y fotosintética. Descubiertos en 1886 por MacMUNN y denominados histohematinas, fueron redescubiertos en 1923 por el entomólogo polaco-británico KEILIN (1887-1963), quien demostró su presencia en los músculos torácicos de los insectos, en la levadura y en plantas superiores, así como su óxido-reducción durante la respiración: "One day, while I was examining a suspension of yeast freshly prepared from a few bits of compressed yeast shaken vigorously with a little water in a test-tube, I failed to find the characteristic four-banded absorption spectrum, but before I had time to remove the suspension from the field of vision of the microspectroscope the four absorption bands suddenly reappeared. This experiment was repeated time after time and always with the same result: the absorption bands disappeared on shaking the suspension with air and reappeared within a few seconds on standing. I must admit that this first visual perception of an intracellular respiratory process was one of the most impressive spectacles I have witnessed in the course of my work. Now I had no doubt that cytochrome is not only widely distributed in nature and completely independent of haemoglobin, but that it is an intracellular respiratory pigment which is much more important than haemoglobin". La existencia de un enzima respiratorio (1912), denominado más tarde citocromo-oxidasa por su naturaleza ferro-porfírica (1928), se debe al genial bioquímico alemán WARBURG (1883-1970), Premio Nobel de Fisiología y Medicina en 1931.

El perfeccionamiento del microscopio electrónico y de las modernas técnicas físicas, químicas y biológicas ha permitido analizar a fondo los finos detalles de composición, estructura y función de las células. Una consecuencia de los avances de nuestros conocimientos en biología celular y molecular ha sido la demostración de que, entre los organismos vivos, sólo existen dos tipos diferentes de células. El tipo más evolucionado y complejo corresponde a la célula eucariótica, la unidad estructural y funcional de plantas y animales, así como de varios grandes grupos de protistas (hongos, protozoos y casi todas las algas), todos ellos de organización

relativamente sencilla. El tipo más simple y primitivo es el de célula procariótica, la unidad estructural y funcional de todas las bacterias, incluidas las algas verde-azuladas, hoy denominadas con buen criterio, pero quizás sin mucho acierto- cianobacterias. Las diferencias fundamentales entre las células procarióticas y eucarióticas atañen más a su estructura y morfología que a su composición y fisiología. Las diferencias básicas en estructura celular que separan a las bacterias y cianofitas de todos los demás organismos representan probablemente la mayor discontinuidad evolutiva que se encuentra hoy en el mundo vivo. Parece, pues, bastante lógico pensar que, una vez alcanzada la estructura eucariótica en los antecesores de las actuales protistas, la célula no experimentó cambios esenciales a lo largo de la subsiguiente evolución biológica.

La célula procariótica, o bacteriana, se caracteriza, como su nombre indica, por presentar localizado su material genético-constituído por una sólo molécula de DNA de doble cadena- en una región nuclear estructuralmente no diferenciada, es decir, sin membrana circundante que lo aisle del citoplasma, si bien la mayoría de las bacterias contienen además pequeños segmentos circulares de DNA distribuidos por el citoplasma, que se conocen con el nombre de plásmidos. En contraste, las células eucarióticas presentan su material genético localizado en un núcleo verdadero, aislado del citoplasma por una doble membrana, provista de poros y conteniendo en su interior un cuerpo central, o nucleolo, donde se sintetizan los principales componentes de los ribosomas. El resto del material nuclear está constituído por cromatina, que aparece dispersa durante la interfase, pero que se condensa y organiza en cromosomas, visibles y bien contrastados al microscopio compuesto durante la mitosis. Las fibras de cromatina presentan estructura arrosariada y contienen hacia 1/3 de DNA, 1/3 de proteínas básicas de bajo peso molecular, o histonas, y 1/3 de proteínas ácidas. Esta peculiar estructura se debe a que el DNA duplex se enrolla de trecho en trecho dando dos vueltas alrededor de una serie de agrupamientos de ocho moléculas de histona, que se denominan nucleosomas.

Carácteres comunes a las células procarióticas y eucarióticas son la existencia de una membrana plasmática envolvente, constituída, a modo de "sandwich", por una bicapa lipídica -en la que se insertan o incluyen macromoléculas proteicas especializadas- que ejerce funciones protectoras, receptoras, de reconocimiento y de permeabilidad selectiva. También es carácter común a ambos tipos de células la presencia en su interior de un gran número de partículas esféricas, o ribosomas, constituídas por nucleoproteínas, con alto contenido en ácido ribonucleico ribosomal (rRNA). Con frecuencia, los ribosomas -constituídos cada uno de ellos por una subunidad grande y otra pequeña- se asocian en polirribosomas o polisomas. Los ribosomas de las células eucarióticas son más grandes que los de las células procarióticas y, de acuerdo con su coeficiente de sedimentación, se denominan, respectivamente, ribosomas 80 S y 70 S. Todos los organismos fotoergónicos (algas procarióticas y eucarióticas, y plantas superiores) poseen una serie de sacos o vesículas membranosas

(tilacoides) para captar y convertir la energía solar en energía química. Por otro lado, las membranas plasmáticas de las células procarióticas poseen sistemas enzimáticos respiratorios para convertir la energía química de los alimentos en energía química fisiológica.

Por lo demás, las células eucarióticas han diferenciado, aparte del núcleo y de las centrales energéticas respiratorias (mitocondrias) y fotosintéticas (cloroplastos), una serie de orgánulos para la realización específica de funciones secretoras (retículo endoplásmico y aparato de Golgi), digestivas (lisosomas), oxidantes (peroxisomas), etc. El citólogo e histólogo italiano GOLGI (1843-1926), famoso por su método de teñir las células con sales de plata, compartió con RAMON Y CAJAL el Premio Nobel de Fisiología y Medicina de 1906. Muchas células eucarióticas presentan también un citoesqueleto -constituído por microfilamentos, microtúbulos y el retículo microtrabecular de composición fundamentalmente proteica y de carácter no sólo estructural sino funcional (movimientos de contracción y flujo intracelular de materiales, etc.).

Es interesante, finalmente, mencionar que los cloroplastos y mitocondrias contienen DNA y ribosomas 70 S, lo que ha dado origen a la teoría de que estos orgánulos pueden proceder de cianobacterias y bacterias respiratorias, respectivamente, que, en el curso de la evolución biológica, invadieron a células grandes y forman con ellas, con indudable éxito, una asociación simbiótica.

La unidad bioquímica -que integra a todos los organismos- fue vislumbrada en la primera mitad de nuestro siglo por los microbiólogos holandeses KLUYVER, DONKER y van NIEL y constituye otro de los más importantes conceptos en Biología. Tanto la composición elemental y molecular de las células como sus actividades básicas y las de sus estructuras y orgánulos son admirablemente similares en todos los seres vivos, por diversos que estos puedan ser.

Las principales macromoléculas biológicas (ácidos nucleicos, proteínas, carbohidratos y lípidos) están compuestas por un número reducido de tipos de pequeñas moléculas (nucleótidos, aminoácidos, monosacáridos y fosfo- y glicolípidos), ya que la naturaleza ha hecho uso de los mismos sillares básicos para construir la inmensa variedad de sus sistemas bioquímicos y celulares. El problema de la herencia y de la diversificación de las especies, así como el de la diversidad y complejidad de las macromoléculas proteicas y sus funciones, ha sido elegante y eficazmente resuelto por el simple procedimiento de utilizar un pequeño número de piezas distintas en la edificación de complejas estructuras dotadas de funciones específicas, es decir, hechas para lo que hacen.

Las rutas metabólicas de los diferentes tipos de organismos son esencialmente idénticas y están de hecho catalizadas por los mismos tipos de enzimas, en colaboración con coenzimas, o derivados vitamínicos, también universales. Un ejemplo que puede enseñarnos cuanto hay de común, desde el punto de vista bioquímico y citológico, entre criaturas muy alejadas en la escala evolutiva es el de la glicolisis y la respiración, que realizan idénticamente la

levadura y el hígado humano, utilizando también la misma moneda energética, el ATP. El mismo punto podría ilustrarse escogiendo otras especies, procesos, enzimas o metabolitos, siendo importante reconocer que muchas de las funciones específicas que realizan las células especializadas -como las hepáticas, las musculares, las renales o las nerviosas- han tenido su origen en las estructuras y actividades que de modo más general son propias de todas las células. Esto llevó a afirmar a SZENT-GYORGYI que “no hay diferencias esenciales entre coliflores y reyes; todos somos hojas recientes del viejo árbol de la vida”.

Al ser introducidos en el estudio de las Ciencias Biológicas nos quedamos atónitos al conocer el sorprendente número de tipos diferentes de organismos (microbios, plantas y animales) que existen en nuestro mundo; por ejemplo, más de medio millón de especies de insectos, hacia cincuenta mil de hongos, cinco mil de bacterias, etc. Nos asombra más el que existan tantos tipos de organismos -del orden de diez millones en total- que las cifras globales de cada uno de ellos; por ejemplo, cinco mil millones de hombres. Esta prodigalidad de la naturaleza en cuanto a formas de organización y número de individuos no tiene en absoluto paralelo con la economía de recursos en estructuras celulares y subcelulares y en la maquinaria fisicoquímica que emplea. Lo que, en definitiva, hace a la Biología comprensible y la salva de una confusión agobiante y sin remedio es que, aunque la vida sea complicada y difícil, no lo es tanto, a nivel particular, elemental, molecular y celular, como pudiera serlo, presentando la materia viva una unidad de composición, estructura y función y una capacidad, flexibilidad y eficacia realmente admirable y prodigiosa en todos los órdenes.

Es pues “evidente” que, a pesar de sus “aparentes” diferencias externas, los microorganismos, las plantas y los animales son química, estructural y funcionalmente muy semejantes cuando se analizan a nivel molecular y celular y de sus actividades básicas vitales (nutrición, crecimiento, reproducción, recepción, reacción, adaptación, etc). Este es un hecho reconocido hoy por todos los biólogos, muchos de los cuales, aunque interesados principalmente en la morfología, fisiología y genética de los organismos superiores, interpretan mejor sus resultados desde la cúspide descendiendo gradualmente a los niveles de órganos, tejidos, células, orgánulos, macromoléculas, moléculas pequeñas, grupos atómicos, átomos y partículas subatómicas.

El cuerpo de una planta superior se compone de células que se organizan en diversos tejidos y, a su vez, en órganos complejos: la raíz, el tallo, la hoja, la flor y, en la planta madura, el fruto, donde se forma la semilla. El agua y las sales nutritivas (principalmente nitratos, fosfatos y sulfatos) penetran en los tejidos vasculares a través de los pelos radicales y son después transportadas por el tallo a las hojas. El dióxido de carbono penetra a través de los estomas en las hojas, en cuyas células clorofílicas se reducen y asimilan los bioelementos primordiales. La savia distribuye a todas las células parte de los metabolitos sintetizados, pudiendo su exceso almacenarse en los distintos órganos. El sistema vascular y las fibras leñosas que lo envuelven sirven como esqueleto para soportar el conjunto de la

planta. Las plantas crecen y se desarrollan a expensas de los alimentos que sintetizan, y en parte consumen, y después se reproducen. Las plantas en crecimiento responden a la luz, la gravedad y a los factores químicos y otros estímulos ambientales ¿Cómo se organiza la planta, cómo responde a su entorno, estructurándose a sí misma? Estas son las incógnitas que el profesor García Novo, tras caer en la cuenta de que pueden ser muy importantes, trata de analizar y responder. En principio, la estructura de las plantas debe estar determinada por lo que ellas son y sus circunstancias, que diría nuestro gran ORTEGA (1883-1955).

Después de un análisis tan exhaustivo de la estructura del mundo microscópico y macroscópico, sin la cual es imposible imaginar siquiera cualquier tipo de función -no digamos la vida tal como hoy la conocemos en la Tierra o el deambular armónico de los cuerpos celestes por el Universo- hay que volver a preguntarse con el profesor García Novo: Y “La Naturaleza ¿como se organiza?”. Yo creo que es evidente que el mundo está gobernado, en principio, de manera directa e inmediata, por unas cuantas constantes universales, que a propósito hemos dejado vagamente entrever a lo largo de este discurso en cuanto a lo que físicamente significan: la velocidad de la luz, la constante de Planck, la constante de Boltzmann, la carga del electrón, la carga del protón, la masa del electrón, la masa del protón, la constante de Coulomb, la constante de la gravitación, etc. Mucho más autorizada que la mía es desde luego la opinión de uno de los más grandes científicos y de más categoría moral que haya producido jamás la humanidad, Michael FARADAY, quien, a pesar de haber “iluminado” al mundo, vivió con toda humildad y pidió ser enterrado con la máxima sencillez y “sin ningún brillo”: “These physical laws are the glimmerings we have of the second causes by which the Great Cause works His wonders and governs the earth”.

A quién se pregunte -que deberíamos ser todos- por qué estas constantes son lo que son y valen lo que valen, por qué las masas -igual que las cargas de distinto signo- se atraen entre sí, por qué una carga eléctrica en movimiento -que no puede en ningún caso alcanzar la velocidad de la luz- se comporta como una carga magnética, por qué el carácter cíclico de los procesos naturales, por qué la naturaleza dual onda-partícula de los corpúsculos, etc., etc., hay que responderle, al menos de momento, que no hay explicación científica, que nuestro Universo está hecho así y tiene de hecho su historia y su futuro, una historia inefable detrás y un porvenir por determinar delante, que no sabemos por qué nació, vive y tal vez morirá, igual que las plantas, los animales y nosotros mismos nacemos, vivimos y morimos, sin saber a ciencia cierta por qué ni para qué.

Todos estamos obligados a pensar, a preguntarnos cosas, a aclarar dudas, a afrontar responsablemente la realidad, nos guste o no nos guste, a buscar con entusiasmo la Verdad, sea cual sea, sin miedo, sin angustia. Decía NEWTON, con la candidez propia de su prodigiosa y proverbial inteligencia, que él no sabía lo que le parecería al mundo, pero que para él mismo había sido como un niño jugando en la orilla del mar, que se divierte cuando encuentra de vez en cuando una china más lisa o una concha más bonita que las demás, mientras que el gran océano de la

verdad se extiende a sus ojos sin descubrir.

Hay hoy cinco mil millones de seres humanos viviendo sobre la Tierra y -por suerte o por desgracia y como consecuencia, en gran parte, de nuestras incertidumbres, fobias y filias- muchas, muchísimas, quizás demasiadas ideologías. Los científicos tenemos la obligación de aprender, de saber, de enseñar, de predicar la Verdad de la Ciencia, de decir al mundo con sinceridad lo que sabemos y lo que no sabemos, lo que sabe la ciencia y lo que la ciencia ignora. Con insobornable rectitud de conciencia, que todos deberíamos imitar, proclamaba con valentía y sin tapujos San GREGORIO MAGNO (¿540-604?): "Si la verdad escandaliza, dejemos que se produzca el escándalo antes que renunciar a la verdad". Los conocimientos y medios que atesoran la ciencia y la técnica son ya pilares muy firmes, muy saludables, poderosos y productivos para vivir con confianza y bienestar, para no desorientarnos y vagar como naufragos por estos derroteros, para no degradarnos hasta niveles miserables ni caer en supersticiones y fanatismos primitivos y antihumanos. Es también importante, muy importante, ser conscientes de nuestras limitaciones y de nuestra vulnerabilidad para no ensoberbecernos ni vivir egoístamente, y, desde luego, creer; creer ante todo en la bondad humana, en el bien, en la belleza, en la honradez. La naturaleza del hombre no está hecha para la ignorancia, la mentira, el mal, la fealdad, ni el derrotismo, aunque la historia y nuestra experiencia nos enseñen que desgraciadamente, por nuestra culpa y otras culpas, vamos caminando dando tumbos y con las alforjas muy llenas de errores y fracasos, de lamentables equivocaciones y barbaries. No sé si es optimismo exagerado, pero creo que, afortunada y esperanzadamente, la resultante del devenir humano es hacia arriba, camino de perfección. Cada vez más el hombre va siendo más dueño de sí mismo, del mundo que le rodea y de su propio destino, y cada vez más su papel como actor va siendo más importante, trascendente y decisivo, aunque los temores y las incógnitas por resolver sean todavía muy difíciles y fundamentales y tal vez no lleguemos nunca a saber toda la Verdad ni a vivir en Paz.

De acuerdo con MAIMONIDES, los filósofos han declarado que se dan en el hombre cuatro clases de perfecciones: riqueza, salud, hombría de bien y sabiduría. Al terminar este discurso, yo quisiera desear a Francisco García Novo en el día feliz y radiante de su ingreso en nuestra Academia Sevillana de Ciencias que la vida le vaya colmando con estos dones, adelantándole que, aunque en la profesión académica le va a ser casi imposible hacerse rico, los sacrificios que le sobrevengan y que él mismo se imponga le van a compensar con creces y a permitir subir olímpicamente hasta la cima por la difícil y empinada escala de MAIMONIDES para llegar a hacerse definitivamente bueno y sabio. Y así, libre de trabas, podrá desde las alturas corresponder a la Academia y a la sociedad sevillana y universal con los generosos y maduros frutos de quién se ha visto, gracias a su propio esfuerzo, recompensado por tan excelsas y excepcionales dádivas.