

ENDOTERMOS *vs* ECTOTERMOS. EL MITO DE LA SUPERIORIDAD

Martha Pérez Álvarez¹, Dpto. Biología Animal y Humana. Facultad de Biología, Universidad de La Habana

...nuestra apreciación de lo importante y de lo accesorio, de lo grande y lo pequeño, asiéntase en un falso juicio, en un verdadero error antropomórfico. En la Naturaleza no hay superior ni inferior ni cosas accesorias y principales.

Santiago Ramón y Cajal⁽²⁾

He seleccionado este exergo para comenzar porque expresa con absoluta claridad el objetivo de este trabajo: combatir el antropocentrismo y tratar de llevar a la mente de los lectores, lo equivocado que resulta encasillar en categorías de “superior o inferior” a un animal, un sistema de órganos o una estructura animal cualquiera, sólo porque no se parece a nosotros.

Lamentablemente esta tendencia está ampliamente difundida. En los libros, es frecuente encontrar afirmaciones tales como:

- La gama de luz “visible” está comprendida entre 400 y 700 nm (del violeta al rojo), es decir, la gama de luz visible es la que el Hombre puede ver y se olvida que otros animales detectan la luz ultravioleta o la infrarroja, invisibles para nosotros.
- Se entiende por sonido aquellas oscilaciones mecánicas que varían entre 20 Hz y 20 kHz. Por debajo del límite inferior es infrasonido, por encima ultrasonido. Nuevamente lo que delimita esta clasificación es la capacidad de detección del oído humano, a pesar de que sabemos que los animales se pueden comunicar entre sí mediante ultrasonido o infrasonido.

Igualmente antropocéntricos somos, cuando al analizar la filogenia consideramos a un animal, más perfecto, complejo, evolucionado, en una palabra, **superior**, cuanto más cercano esté al *Homo sapiens*.

De cuánta injusticia evolutiva se encierra en esta idea que todos repetimos, nos percatamos, cuando al estudiar la vida animal nos asombran las complejas conductas sociales de los insectos, por ejemplo, o los sofisticados mecanismos de

adaptación al ambiente de muchos animales, o acaso no sofisticados, sino simplemente adecuados para la supervivencia de la especie.

A pesar de ello, lo que nos inculcaron profesores y textos, sigue pesando sobre nosotros y a veces yo misma me sorprendo diciendo “en los vertebrados inferiores...”, cuando quiero referirme a algún animal con columna vertebral, pero que no tiene ni pelos ni plumas. De manera que he resuelto usar los términos **endotermos** y **ectotermos**, que responden a la clasificación de los animales de acuerdo a la forma en que obtienen el calor (de su propio metabolismo o del medio externo), porque permiten también diferenciar aves y mamíferos del resto de los animales, sin colocarlos antropocéntricamente en escalones diferentes.

Vale la pena señalar que las especies se pueden considerar “inferiores” o “superiores” a otras, de acuerdo a diferentes criterios como complejidad, independencia relativa del ambiente, antigüedad evolutiva o competitividad. La “superioridad” de una especie respecto a otras, en un momento de la evolución debido, por ejemplo, a su competitividad, pudo haber sido la causa de la desaparición de algunas especies o de su desplazamiento de un hábitat determinado. Pero me voy a referir solamente a la tendencia a suponer que los animales más antiguos sobre la Tierra, son necesaria y absolutamente inferiores a los que surgieron después, lo cual nos lleva a ser antropocéntricos.

En primer lugar, llama la atención que el número de especies animales que no son ni aves ni mamíferos sobrepasa ampliamente el de estos últimos. ¿Cómo habrán logrado entonces adaptarse, sobrevivir, no extinguirse, siendo inferiores?

¹e-mail: marthap@fbio.uh.cu, marthap_uk@yahoo.com

²“Reglas y procedimientos sobre investigación científica”. En **Obras literarias completas**. Ed. Aguilar, Madrid, 1961 pp 497-498.

Antes de pasar a analizar algunos ejemplos, que espero nos ayuden a ser menos antropocéntricos, me siento en el deber de declarar cuáles han sido las principales fuentes de “inspiración” para escribir este artículo. Enseño Fisiología Animal Comparada desde hace muchos años y eso me ha obligado a buscar en la diversidad de la vida animal, su unidad. En esa búsqueda, dos obras han sido definitorias de mi posición: el texto “Fisiología Animal Comparada. Un enfoque ambiental” de R.W. Hill y un delicioso ensayo escrito en 1993 por Gustavo Barja de Quiroga, Profesor de la Universidad Complutense de Madrid, titulado “Fisiología Animal y Evolución. Hacia una Visión más objetiva de los seres vivos”. Tengo ante mí este pequeño libro con muestras de haber sido leído, manoseado, subrayado, con numerosas anotaciones, palomitas, abreviaturas de VI (“very important”) y signos de admiración que indican, por un lado, cuánto he disfrutado y, por otro, cuánto he aprendido y cuánto de su contenido he incorporado a mis clases de los últimos años. Dejo de esta forma constancia de mi profundo agradecimiento a su autor. Creo que este ejemplar es el único que existe en Cuba, y por tanto, no puedo recomendar su lectura. Me propongo en este artículo, trasladar algunas de sus ideas esenciales, sin pretender, por supuesto, agotar el tema. Ojalá lo logre.

A los que piensan que son los mamíferos los “más evolucionados” y acompañan esta frase de la idea de superioridad y perfección, les preguntaría ¿cómo es posible que habiendo alcanzado tal grado de perfección, se hayan extinguido tantas especies? Seguro contestarían que no pudieron adaptarse al medio. Y es cierto, pero esto sirve entonces a dos reflexiones: primero, no eran tan perfectos y, segundo: ¿qué hace cambiar a los animales? Tal vez sea más correcto pensar que, desde el punto de vista adaptativo, los animales actuales tienen características anatómicas y funcionales que son apropiadas para el medio en que viven y que las han logrado combinando los efectos de las mutaciones al azar y la selección natural. Es cierto que si analizamos características por separado, algunas especies pueden superar a otras. En el caso del Hombre resalta su inteligencia y su relativa independencia del medio, pero estas, por importantes que sean no son más que eso, dos características entre muchas.

Uno de los ejemplos más utilizados para ilustrar la supuesta “superioridad” de aves y mamíferos sobre el resto de los vertebrados es la completa separación del corazón en dos mitades derecha e izquierda, sin comunicación entre ellas, lo cual, como sabemos, da lugar a dos circulaciones separadas: la pulmonar y la sistémica. Tanto es así, que cuando se describe la anatomía comparada se suele decir que los peces tienen un corazón formado por dos aurículas separadas, pero “aún” conservan un ventrículo indiviso. O cuando se comparan entre

sí los reptiles, es común expresar que las tortugas “ya” han avanzado un poquito porque el ventrículo está parcialmente dividido y los cocodrilos aún más, porque poseen dos ventrículos completamente separados. Y se suele añadir: pero “todavía” hay mezcla de sangre oxigenada (la que debe circular por el circuito sistémico) con sangre menos oxigenada (la que debe enviarse al pulmón a oxigenarse) y esa expresión tiene visos de calamidad en muchos textos. Sin embargo, no se menciona la ventaja que representa para tortugas y cocodrilos poder mezclar su sangre cuando se sumergen en el agua. Mientras nadan debajo del agua no pueden renovar el aire de sus pulmones, de manera que no tiene mucho sentido enviar sangre al pulmón. ¿Qué ocurre entonces? El circuito pulmonar queda cortocircuitado, se cierran parcialmente “las llaves de paso” que permiten el flujo sanguíneo por este circuito a favor de su desvío hacia la circulación sistémica. De esta manera se mezclan la sangre oxigenada con la desoxigenada (que no lo es tanto, contiene una determinada cantidad de O₂) a través de la comunicación intraventricular en las tortugas y a través del agujero de Panizza (comunicación interarterial) en los cocodrilos. El resultado es que circula por el circuito sistémico un mayor volumen de sangre y una cantidad total de oxígeno mayor. Por tanto, lo que se consideraba un signo de evolución parcial, resulta ser una característica “adaptativa” importante para el buceo. Resulta curioso señalar, además, que en los fetos de los mamíferos persiste la comunicación entre los ventrículos a través del foramen oval y entre los circuitos sistémico y pulmonar mediante el *ductus arteriosus*. Se repite entonces el principio de cortocircuitar la respiración pulmonar cuando los pulmones no se utilizan, un mecanismo que parece resultar eficiente para la vida en el medio acuático (Hill 1980, pág. 649-652; Prosser 1991, pág. 529-531; Randall *et al.* 2002, pág. 491-493).

¿Pueden acaso hacer esto el resto de los mamíferos terrestres? No, y por eso son, por lo general, malos buceadores y, cuando son buenos, como en el caso de delfines y ballenas, lo hacen a costa de otras modificaciones, como por ejemplo, un incremento en el volumen sanguíneo, en el contenido de hemoglobina y en las reservas de oxígeno unido a mioglobina en los músculos.

Para continuar con el sistema circulatorio, cabría entonces el análisis del carácter **abierto** de este sistema en la mayoría de los invertebrados o **cerrado** en la de los vertebrados. Es usual considerar, como un carácter primitivo, el hecho de que en los sistemas abiertos la hemolinfa se vierte en senos y lagunas y baña directamente los tejidos, sin pensar que tal vez así el intercambio de oxígeno y sustancias de desecho con los tejidos cercanos a las lagunas puede ser más directo. También se les califica como **ineficientes** por ser sistemas

circulatorios de baja presión. Es cierto que desarrollan presiones 10-100 veces menores que los sistemas cerrados y, ante ese hecho, el individuo antropocéntrico afirma que los animales con sistema circulatorio abierto no pueden lograr una buena irrigación de sus órganos, ni desarrollar una actividad intensa. Sin embargo, lo primero que tenemos que tener en cuenta es que en muchos invertebrados, el volumen sanguíneo (o mejor deberíamos decir hemolínfico) representa un % del peso corporal mucho mayor que en vertebrados. En estos últimos, el volumen sanguíneo se corresponde, como máximo, al 10% del peso corporal; en insectos y crustáceos puede alcanzar alrededor del 50% y en los moluscos puede llegar al 80%. Un volumen sanguíneo relativo alto permite transportar una mayor cantidad de O₂. Pero resulta, además, que el flujo sanguíneo (volumen de sangre o de hemolinfa que circula por la sección transversal de un vaso en la unidad de tiempo = Q) es función directa, no de los valores de presión sanguínea absolutos que un sistema circulatorio pueda desarrollar, sino del gradiente de presión entre el extremo más cercano al corazón (presión arterial) y el más alejado (presión venosa) y función inversa de la resistencia (R) que los vasos opongan al flujo.

$$Q = \frac{(P_{art.} - P_{ven})}{R}$$

De manera que “ese pobre animalito”, con sistema abierto y baja presión, puede desarrollar flujos sanguíneos altos si logra una diferencia grande de presión (y no valores absolutos de presión) entre los extremos arteriales y venosos de sus vasos y/o si opone poca resistencia al flujo. Y efectivamente, así sucede. Existen en la literatura datos acerca de los

gradientes de presión, la resistencia y el flujo en diferentes animales. Barja de Quiroga, 1993, pág. 20-21, presenta estos datos para dos especies de peces, una langosta y un cangrejo. El gradiente de presión es de 20 mmHg en los peces, mientras que en la langosta este valor es de 14 mmHg y en el cangrejo de sólo 3 mmHg. Sin embargo, el flujo sanguíneo específico (por unidad de peso) es 18 mL/kg.min en una de las especies de peces estudiadas y 39 mL/kg.min, en otra, mientras asombrosamente, en los crustáceos alcanza los 130 mL/kg.min. Esto sólo puede explicarse sobre la base de marcadas diferencias en la resistencia. Los valores de resistencia calculados y expresados en términos de unidad de resistencia periférica (URP) alcanzan la unidad en los peces. En cambio, en la langosta y el cangrejo son de uno o dos órdenes de magnitud menor (0,1 y 0,03, respectivamente), gracias precisamente, a su sistema circulatorio abierto. Esto no significa que todos los invertebrados con sistema abierto tengan flujos elevados (de hecho muchos tienen flujos pequeños), sino que, no están necesariamente condenados a irrigar pobremente sus tejidos.

Lo contrario también suele ser cierto. La posesión de un sistema cerrado no asegura una alta presión ni gran actividad. El mejor ejemplo es el de los anélidos, uno de los invertebrados que, excepcionalmente, presenta sistema circulatorio cerrado, pero que no desarrolla altas presiones, ni se caracteriza por su movilidad. La siguiente tabla refleja en forma comparativa algunos parámetros cardiorespiratorios de una langosta y un pez de igual peso a la misma temperatura ambiente (Hill, 1980, pág. 667).

	Langosta (500g)	Pez (500g)	15-20°C
Volumen sanguíneo	85 mL	15 mL	
Gasto cardiaco	40 mL/min	12 mL/min	
Tiempo de circulación	128 s	75 s	
Presión arterial media	11 mmHg	37 mmHg	
Trabajo cardiaco/100mL sangre	0,035 cal	0,12 cal	
Trabajo cardiaco / mL de O ₂ consumido	0,07 cal	0,023 cal	
Captación de O ₂	0,5 mL/100mL de sangre	5 mL/100 mL de sangre	

Como se observa, el sistema abierto de la langosta efectivamente es de menor presión, por lo cual su corazón, para impulsar un volumen mayor de sangre por minuto (40mL vs 12mL), hace menos trabajo que el corazón del pez con sistema cerrado. Lo mismo ocurre con el trabajo cardiaco requerido por cada mL de O₂ consumido. Es decir, la relación costo/beneficio es menor en la langosta. ¿Se le puede entonces considerar “menos eficiente” por el simple hecho de ser un invertebrado? Yo diría todo lo contrario.

Podemos concluir que los sistemas circulatorios cerrados no son superiores a los abiertos, ni son

necesariamente las características del sistema circulatorio las que determinan el grado de actividad que un animal puede desarrollar. De hecho, las tasas metabólicas más altas de los animales no son las de aves y mamíferos, sino la de algunos insectos buenos voladores, que han logrado un ingenioso sistema de suministro de oxígeno: el sistema traqueal. Las más finas ramificaciones de este sistema de tubos se introducen en invaginaciones de la membrana plasmática de las células de los músculos de vuelo de los insectos y llevan este elemento a una distancia de 0.07 μm de las mitocondrias, de manera que el suministro de

energía no depende de su sistema circulatorio. Esta es una estrategia alternativa al aumento del flujo de hemolinfa en la langosta, que resuelve un problema similar: conseguir una eficiente distribución del oxígeno necesario para desarrollar una actividad intensa.

Pero vayamos más allá. Aun cuando admitamos que muchos animales de sistema circulatorio abierto son poco activos, esto no significa que estén peor adaptados a su medio, sino que han logrado mantenerse como especie usando otras estrategias. Tal vez no necesitan desplazarse rápidamente para comer porque se alimentan filtrando sus presas, ni para escapar de un depredador porque pueden refugiarse o camuflarse con relativa facilidad.

Por otra parte, el sistema respiratorio de los peces, esos "vertebrados inferiores" según la visión antropocéntrica, está diseñado de modo que resulta altamente eficiente para extraer oxígeno del agua, un medio donde este elemento es mucho menos abundante que en el aire. Sirvan de ejemplo los siguientes datos. Si comparamos el volumen de O_2 que extraen un hombre y un pez de cada litro de aire o agua que pasa por sus estructuras respiratorias, a temperaturas corporales normales para cada uno ($37^\circ C$ para el hombre, $20^\circ C$ para el pez), encontramos que el hombre, respirando aire con un contenido de O_2 de 125 mL/L, extrae 31,25 mL por cada litro de aire que inspira, lo cual representa el 25% del contenido de este gas en ese medio. El pez, nadando en un agua cuyo contenido de O_2 sea de 9 mL/L, extrae 7,7 mL O_2 por cada litro de agua que pasa por sus branquias, y esto representa extraer 80% del total de O_2 disponible (Gordon 1972, pág. 154). Esta alta eficiencia de la extracción de O_2 en los peces se debe a que su sistema respiratorio branquial resulta altamente especializado. Posee una gran superficie de intercambio gaseoso, la ventilación es unidireccional, el agua se mueve de la boca al opérculo y nunca en sentido inverso, de manera que no se mezcla agua fresca con agua a la que ya se le haya extraído oxígeno y adicionado CO_2 y, por último, entre el flujo de agua y el flujo de sangre se establece un mecanismo de contracorriente que permite que la sangre que sale de las branquias se oxigene hasta un valor muy cercano a la P_{O_2} del agua, sin gasto alguno de energía metabólica (Prosser 1991, pág. 362; Randall *et al* 2002, pág. 561-562).

Dejar el medio acuático para vivir sobre la tierra pudo haber representado una ventaja para los animales, en lo relativo a la disponibilidad de oxígeno, pero la vida terrestre trajo un tremendo peligro: la desecación. En un medio en el que hay tendencia a perder agua se corre el riesgo de que la osmolaridad del medio interno aumente y las células pierdan agua y mueran. Entre los animales bien adaptados al medio aéreo, están las aves y los

mamíferos. Ellos mantienen la osmolaridad de su medio interno (**osmorregulación**) mediante reabsorción de agua al nivel del riñón por la acción de la hormona arginina-vasopresina, con marcado efecto antiurético. La mayoría de las aves y los mamíferos terrestres logran por este medio eliminar una orina tres o cuatro veces más concentrada que su sangre. El mecanismo de reabsorción es posible gracias a la presencia de asas de Henle en sus nefronas, que permiten el establecimiento de un gradiente osmótico corteza-médula renal. Un mecanismo de adaptación a los ambientes secos es la presencia de asas de Henle largas, capaces de generar mayores gradientes y absorber más agua. Algunos animales adaptados al desierto poseen asas de Henle muy largas y logran concentrar su orina hasta 17 veces, como es el caso de la rata de la arena (Hill 1980, pág. 367). El grosor relativo de la corteza y la médula del riñón es un índice de la longitud de las asas de Henle. En tres poblaciones de jutías cubanas, adaptadas a ambientes de diferente grado de humedad relativa, Sánchez Rendón *et al.* (1992) encontraron una estrecha relación entre ese índice renal y las características del hábitat. Las jutías que viven en los manglares presentaron un grosor de la médula renal mayor que las adaptadas a ambientes más húmedos como los bosques secundario y montano. Ahora bien, el mecanismo de recuperar agua al nivel del riñón resulta costoso desde el punto de vista energético porque el establecimiento del gradiente osmótico implica transporte activo iónico.

Otros vertebrados terrestres como los reptiles, carecen de asas de Henle, por tanto, no pueden reabsorber agua en los túbulos renales. A pesar de ello, algunas especies se han adaptado al desierto, sobre la base de reducir su pérdida de agua. Por ejemplo, la iguana del desierto, a $26^\circ C$ en aire seco pierde 0.035% de su peso corporal por hora, mientras que la rata canguro, un mamífero de similar tamaño, pierde en las mismas condiciones 0.15% de su peso corporal por hora (Barja de Quiroga, 1993 pág. 60). ¿Cuáles pueden ser las razones de esta mejor adaptación de los reptiles? Pudiera pensarse en un tegumento menos permeable al agua, pero el factor fundamental parece ser que la mayor tasa metabólica del mamífero por su condición de endotermo implica mayor pérdida de agua por evaporación por el aparato respiratorio. De manera que se ve obligado a recuperar agua por el riñón, aunque tenga que gastar parte de la energía metabólica en mantener los gradientes iónicos que aseguran la reabsorción de agua.

Dentro de los invertebrados, el grupo mejor adaptado a la vida terrestre, sin duda, es el de los insectos. Generalmente son de pequeño tamaño y esto representa un factor negativo en cuanto a probabilidad de desecación, ya que en los animales pequeños la relación superficie/volumen es mayor que en los grandes y a mayor superficie relativa,

mayor pérdida por evaporación. Su éxito adaptativo a las condiciones terrestres probablemente se deba también, como en el caso de la iguana del desierto, a que logran una menor pérdida de agua por evaporación que las aves y mamíferos y en ello puede desempeñar un papel determinante su epicutícula hidrófoba impermeable al agua. Esto no excluye que puedan evitar la pérdida de agua eliminando heces secas y orina concentrada. De hecho las especies que viven en ambientes secos como los saltamontes del desierto y algunas plagas de granos almacenados poseen hormonas anti-diuréticas (Hoar, 1983 pág. 650).

Al respecto, dice textualmente Barja de Quiroga (1993) en la página 61: *“aunque no nos guste hablar de animales superiores, si es que existen animales excepcionales por su capacidad de adaptación en muchos aspectos tanto fisiológicos como evolutivos, éstos son precisamente los insectos”*.

Los animales marinos también están sujetos al peligro de la desecación debido a que el agua de mar resulta hipertónica respecto a los líquidos corporales y ellos tienden a ganar sales y a perder agua. Si bien es cierto que la mayor parte de la superficie de su cuerpo resulta impermeable, tienen un punto vulnerable: sus branquias, estructuras no sólo permeables al agua y las sales, sino además de una gran área de superficie y constantemente expuestas al medio externo. A diferencia de los mamíferos, los peces marinos no tienen capacidad de concentrar su orina, no poseen asas de Henle en sus nefronas y pueden verse obligados a ingerir agua de mar, de forma que el exceso de iones obtenidos por esta vía y por la ingestión de alimentos salados tiende a aumentar la osmolaridad de su medio interno. Esto los obliga a eliminar activamente iones (fundamentalmente Na⁺ y Cl⁻) por sus branquias, contra un gradiente alto, con el consiguiente gasto de energía metabólica (Schmidt-Nielsen 1971, pág. 329; Randall 2002, pág. 619). Se plantea que emplean aproximadamente el 50% de la energía que proporciona el metabolismo basal en este transporte. Es decir, que soportar la salinidad resulta altamente costoso desde el punto de vista energético.

Sin embargo, algunos animales marinos, generalmente considerados “inferiores” a los peces óseos como los peces cartilaginosos y los invertebrados, han desarrollado otra estrategia en su adaptación a la alta salinidad del medio: el **osmoconformismo**. La presión osmótica de su medio interno se acerca o llega a sobrepasar la del agua de mar, de forma que se evita la pérdida de agua o incluso se logra absorber agua desde el medio. El aumento de la osmolaridad interna se logra acumulando sustancias químicas como urea, óxido de trimetilamina, o aminoácidos. La evolución tuvo que seleccionar cuidadosamente cuáles metabolitos acumular o en

qué proporción, de manera que no afecten la fuerza iónica de los líquidos corporales, ni la actividad enzimática y lo logró combinando en determinada proporción sustancias con efectos opuestos sobre estos parámetros como son la urea y el óxido de trimetilamina (estrategia de la cancelación), en el caso de los peces cartilaginosos, o acumulando aminoácidos que no tengan efectos sobre la actividad enzimática (estrategia de la compatibilidad), como ocurre en muchos invertebrados. Sin dudas, es una solución “ingeniosa” que les permite adaptarse a este medio sin el costo energético al cual se ven sometidos los peces óseos. Al reducir la pérdida de agua, no se ven obligados a beber agua salada y a cargarse de sales, que después tendrían que eliminar activamente. Debemos notar que el osmoconformismo está mucho más ampliamente distribuido en el mundo marino que la osmorregulación, ya que las numerosas especies de invertebrados marinos son generalmente osmoconformadoras y, como dice Barja de Quiroga (1993) pág. 71, no parece lógico suponer que tantos grupos animales hayan llegado por convergencia evolutiva a esta solución si no fuera ventajosa.

Por otra parte, los teleósteos marinos tienen presiones osmóticas internas más altas que sus antepasados de agua dulce, lo cual indica que pueden haber aumentado este parámetro como adaptación a un medio hipertónico, de manera que parece que tienden al osmoconformismo, aunque no lo han logrado plenamente y, por tanto, tienen que osmorregular. Esta evidencia apoya la idea de que la estrategia de los invertebrados marinos y peces cartilaginosos pudiera ser una solución óptima a la que han podido llegar en un mayor tiempo de evolución en el medio marino que los teleósteos.

Y concluye este capítulo en la página 72 Barja de Quiroga (1993) con estas palabras: *“Convendría, por tanto, no despreciar a lo simple y a lo antiguo, tildándolo de poco evolucionado y primitivo, si pretendemos tener una visión amplia, coherente y objetiva del significado de lo viviente”*.

Otro aspecto que se acostumbra a esgrimir en favor de la superioridad de aves y mamíferos es su capacidad de mantener constante la temperatura de su cuerpo, independientemente de los cambios en la temperatura ambiental, a diferencia del resto de los animales, en los cuales la temperatura corporal cambia con la temperatura ambiental. Pero, tanto la constancia de la temperatura corporal, como el cambio respecto a la ambiental, tienen sus limitaciones. Es cierto, que en una amplia gama de temperaturas ambientales, las aves y los mamíferos generan más calor y lo retienen mejor cuando hace frío y, en cambio, sudan y jadean, con lo cual, pierden más calor, cuando la temperatura ambiental es elevada. Estos mecanismos termorreguladores les permiten mantener constante su temperatura

corporal, pero sólo en una gama de temperaturas ambientales. En los países fríos, durante el invierno, cuando la temperatura ambiental cae a valores muy bajos y el alimento escasea, muchas aves y mamíferos de pequeño tamaño caen en estado de hibernación. En esta etapa, la temperatura corporal puede llegar a ser inferior a 10°C (hipotermia), la tasa metabólica, el ritmo respiratorio y cardiovascular se hacen lentos y el animal cae en un estado de vida latente. En otras latitudes, los animales pueden caer en hipertermia cuando la temperatura ambiental aumenta, como ocurre con algunos mamíferos del desierto. Por tanto, no todas las aves y mamíferos son homeotermos en términos absolutos. De manera que una clasificación más adecuada parece ser la de **ectotermos y endotermos**, atendiendo a que los animales logren su balance térmico a partir de una fuente externa o interna de calor (Randall *et al.* 2002, pág. 709; Withers, 1992, pág. 123).

La hipótesis de la superioridad endotérmica se basa en que la temperatura corporal de los endotermos, no sólo es estable, sino generalmente más alta que la ambiental. Una temperatura alta y constante puede resultar ventajosa en tanto asegura la estabilidad de la actividad enzimática, hace independiente al animal de la hora del día, o le proporciona resistencia a la congelación. Sin embargo, estas características no son necesariamente significativas o ventajosas en todas las circunstancias ambientales en las cuales se desarrolla la endotermia. Un ave o un mamífero requiere de 5 a 10 veces más energía para su mantenimiento que un ectotermo de tamaño similar a igual temperatura. Por tanto, necesita comer más y esta es una desventaja en término de competitividad, tiene que ser más activo y exponerse más al peligro de desecación, al ataque de los depredadores, etc. La mayor producción de energía es consecuencia de su mayor tasa metabólica (TM). Estando activos en la naturaleza, el metabolismo de un ave o mamífero puede ser 20-30 veces mayor que en un lagarto que evita el enfriamiento por mecanismos conductuales. Este mayor gasto de energía del endotermo en mantener su alta TM ocurre a expensas del crecimiento y/o la reproducción, es decir, del incremento de la biomasa.

Aunque los requerimientos energéticos del reposo de los ectotermos son bajos y esto les permite dedicar una proporción mayor de su energía al incremento de la biomasa, estos animales también pagan el precio de su incapacidad para mantener altos niveles de potencia aeróbica. El costo de la locomoción en lagartos terrestres y mamíferos es muy similar. Sin embargo, por su mayor capacidad aeróbica los mamíferos pueden mantener altas velocidades de movimiento durante más tiempo y eso puede significar mayor probabilidad de encontrar alimento o de huir de los depredadores. Los

ectotermos, en cambio, para desarrollar una actividad sólo moderadamente intensa tienen que acudir al metabolismo anaeróbico, con lo cual se fatigan más rápido y se recuperan lentamente (Bennet y Ruben, 1979). Pueden desarrollar actividades de alta intensidad, siempre que sean de breve duración y eso lo aprovechan en desarrollar conductas de escape rápidas y así no suelen ser fáciles de capturar, lo cual también puede ser una ventaja, en el sentido de no ser presa fácil de sus depredadores. Por otra parte, ahorran alimento y agua.

Según la teoría de Arrhenius, la causa de una tasa metabólica alta podría ser la aceleración de las reacciones químicas por efecto de la temperatura, lo cual, a su vez, les permitiría al animal mayor actividad. Si esto fuera tan sencillo, los ectotermos de zonas tropicales tendrían temperaturas corporales altas, tasas metabólicas intensas y serían capaces de desplegar una gran actividad, mientras que los ectotermos polares tendrían temperaturas corporales muy bajas, bajas tasas metabólicas y una capacidad de movimiento muy limitada. Nada más lejos de la verdad.

Cuando se comparan especies de peces adaptadas a diferentes climas, se observa que cada una tiene una gama de temperaturas en la cual el consumo de oxígeno se incrementa en la medida que la temperatura es mayor y la proporción en que lo hacen es semejante en peces adaptados a zonas polares, templadas o tropicales, como se observa si comparamos las pendientes de la figura 1A. Sin embargo, a una misma temperatura corporal, que podría ser, por ejemplo, aproximadamente 5°C, el metabolismo del animal polar es más alto que el de zonas templadas. Lo mismo ocurre si comparamos al animal de zona templada con el tropical a 16°C. El metabolismo del primero supera al del segundo. En cambio, a las temperaturas corporales en su medio natural (alrededor de 3°C, 10°C y 24°C), respectivamente, las tres especies de peces tienen un consumo de oxígeno promedio similar, lo cual sugiere que el parámetro conservado no es la temperatura corporal, sino el metabolismo. Es decir, que ha ocurrido, lo que Barja de Quiroga llama una compensación evolutiva del efecto directo de la temperatura sobre las reacciones químicas. Algún mecanismo adaptativo deberá haber ocurrido en los peces árticos para que con tan baja temperatura corporal, su metabolismo no haya caído tanto. La lógica nos lleva necesariamente a pensar en la actividad enzimática.

Con respecto a la temperatura, los animales deben también adaptarse a cambios estacionales, es lo que se conoce como **aclimatización** y lo que sucede en esta situación puede ayudarnos a entender lo que ocurrió durante la evolución en la adaptación de las especies a diferentes climas. La curva que relaciona metabolismo y temperatura de un ectotermo

aclimatizado al calor suele desplazarse hacia arriba cuando llega el invierno, lo cual indica que ha habido un aumento de la intensidad metabólica (Figura 1B), que de alguna manera debe estar relacionado con la actividad enzimática.

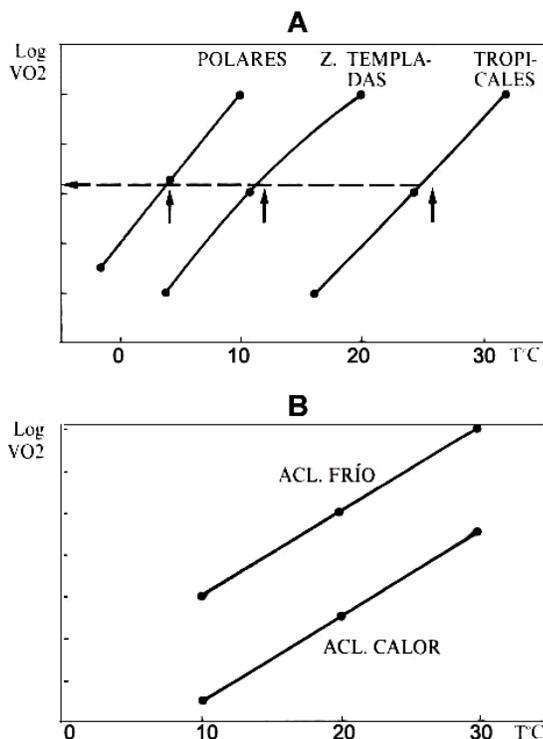


Figura 1(A) Efecto de la temperatura (T°C) sobre el metabolismo, expresado como el logaritmo del consumo de oxígeno (Log. VO₂), en especies de ectotermos adaptados a distintos ambientes térmicos.

(B) Idem para una misma especie aclimatada al frío o al calor. (Modificado de Barja de Quiroga, 1993, pág. 20)

Aunque la actividad enzimática depende de muchos factores, como son la temperatura, el pH del medio, la fuerza iónica, la afinidad de la enzima por el sustrato, las concentraciones relativas de éstos, y la energía libre de activación de las reacciones, a modo de ejemplificar un mecanismo adaptativo, nos vamos a limitar al análisis de este último factor.

La acción catalizadora de las enzimas consiste en disminuir la energía libre de activación de las reacciones (ΔG). Cuanto menor es el ΔG , más eficaz es la enzima porque es capaz de acelerar más la reacción. La velocidad de reacción es función exponencial negativa del ΔG , de manera que pequeñas reducciones de energía libre dan lugar a grandes incrementos de la velocidad de reacción.

¿Un mecanismo adaptativo podría ser que las enzimas de especies animales cercanas filogenéticamente, pero que viven en climas diferentes tengan distintos valores de ΔG ? Parece que sí. Enzimas homólogas de diferentes individuos o especies

pueden compensar los efectos de la temperatura sobre la capacidad catalítica variando su ΔG (Barja de Quiroga 1993, pág. 81-84; Withers 2002, pág. 181). El ΔG de la ATPasa muscular de especies de peces que viven a temperaturas cercanas a 0°C es considerablemente menor que el correspondiente a especies que viven a temperaturas por encima de este límite y aumenta en la medida que la temperatura es más alta, con la consiguiente disminución en la velocidad relativa de las reacciones. Esta mayor eficacia de las enzimas compensa la tendencia a disminuir la velocidad de las reacciones por efecto de las bajas temperaturas. Si se comparan las enzimas de los endotermos con las de los ectotermos se observa que los valores de ΔG coinciden con los de las enzimas de los ectotermos adaptados a 37°C, es decir las de valores de ΔG mayores y menor eficacia catalítica. Esto último también queda compensado, ya que, según la teoría de Arrhenius, estas altas temperaturas aceleran la velocidad de las reacciones y, por tanto, no se requiere un efecto catalítico fuerte.

La aclimatización afecta también los lípidos de membrana. La bicapa lipídica de las membranas biológicas existen en un estado de "cristal-líquido" que resulta intermedio entre el estado sólido (alta viscosidad) de los lípidos a baja temperatura y el estado altamente fluido de los lípidos a alta temperatura (baja viscosidad). El estado homeoviscoso normal de los lípidos depende de la composición en ácidos grasos de la membrana. Los ácidos grasos de cadena corta e insaturados (con dobles enlaces) son más fluidos que los de cadena larga saturados. El aumento de temperatura aumenta la fluidez de las membranas y esto influye en la actividad de las enzimas unidas a membranas, especialmente en aquellas que tienen que cambiar su conformación durante la catálisis como es el caso de las proteínas transportadoras (Withers 2002, pág. 184-185). De manera que la fluidez de la membrana repercute en su función de barrera selectiva a las sustancias. También en este caso ocurren procesos de compensación. Las membranas se hacen más fluidas en la medida en que el individuo se aclimatiza a una temperatura más fría, con lo cual se contrarresta la tendencia natural a hacerse más viscosa. Lo contrario ocurre en la aclimatización al calor. El efecto físico se cancela con el fisiológico y la tendencia es mantener la fluidez de las membranas en valores compatibles con las diferentes funciones celulares.

¿Cómo ocurre esta adaptación? Parece ser que por cambios en la cantidad de ácidos grasos insaturados que trae como resultado una mayor fluidez. En los ectotermos que se aclimatizan a bajas temperaturas se incrementa el porcentaje de ácidos grasos insaturados, lo cual evita el aumento de viscosidad (Randall, 2002, pág. 702). También es

interesante señalar que los ácidos grasos de las membranas de los ectotermos son más insaturados cuanto más frío sea el clima en el que normalmente viven. Por tanto, la adaptación homeoviscosa se da también entre especies y además el grado de saturación de las membranas de aves y mamíferos es coincidente con el que aparece en las membranas de los ectotermos que viven normalmente a 37°C.

Valoremos finalmente cuáles son las causas del más alto metabolismo de los endotermos. Parte del fenómeno puede ser que, al tener mayores temperaturas corporales, su metabolismo se acelera y por tanto se produce más calor, lo cual ayuda a conservar la alta temperatura. Esto sería lo mismo que pasaría en un ectotermo tropical o desértico. Pero, si se calienta un ectotermo hasta la temperatura corporal de un endotermo de igual tamaño (recordar que la tasa metabólica específica es mayor cuanto menor es el tamaño corporal) encontraremos que su tasa metabólica en estas condiciones seguirá siendo menor que la del endotermo. Como promedio la tasa metabólica de los endotermos es entre cuatro y cinco veces superior a la de los ectotermos de igual tamaño a igualdad de temperatura corporal. El metabolismo más intenso del endotermo implica mayor producción de ATP en sus mitocondrias, lo cual se corresponde con mayor densidad mitocondrial. ¿En qué se emplea esta mayor cantidad de ATP? Parece ser que más del 50% de la energía metabólica se gasta en el transporte activo de iones, fundamentalmente mediante la ATPasa Na⁺-K⁺, ya que en los endotermos la conductancia iónica de los canales es mayor que en los ectotermos. Como resultado, en la unidad de tiempo entra mayor cantidad de Na⁺ y se fuga más K⁺, en las células de un endotermo que en las de un ectotermo. Por tanto, debe bombear activamente estos iones, con el consiguiente gasto de energía metabólica, aún en reposo. Esto implica mayor

consumo de oxígeno y de alimentos y mayor pérdida de agua por evaporación en la respiración. Al respecto sentencia Barja de Quiroga (1993) en la pág. 60 “hablar de la superioridad de la endotermia, olvidando lo que se paga por ella es sólo antropocentrismo acientífico”.

Así, podemos concluir que los endotermos tienen menor eficacia catalítica de las enzimas, menor capacidad de las membranas para actuar como barreras y más requerimientos energéticos. Pero no debemos tomar esto a favor de la “superioridad” de los ectotermos, sino que siendo objetivos, debemos pensar que para el ectotermo es adecuado tener enzimas más eficaces y para el endotermo lo es tenerlas menos eficaces. Que el ectotermo no necesite la endotermia para ser competitivo y que sea más eficaz, energéticamente hablando, tampoco lo hace superior porque tiene que desarrollar otras estrategias, conductuales, migratorias, estados de vida latente y otros.

La conclusión según una vez más Barja de Quiroga (1993) pág. 97, a la cual me sumo, sería:

“Todos los animales están razonablemente adaptados a su medio ambiente utilizando estrategias distintas para resolver problemas análogos”, sin que por ello sean superiores ni inferiores, añadiría yo.

AGRADECIMIENTOS

A los profesores de la Facultad de Biología de la Universidad de La Habana, Rina Pedrol y Frank Coro, y a los dos árbitros de la revista Biología, mis más sentidos agradecimientos por la revisión crítica del texto y por impulsarme a publicarlo. A las estudiantes Isabel Ymas y Laura Rodríguez-Loeches por el tratamiento de la figura.

REFERENCIAS

- Barja de Quiroga G. (1993): **Fisiología Animal y Evolución. Hacia una visión más objetiva de los seres vivos**. Ed. Akal Universitaria, Madrid.
- Bennett, A.F. and J.A. Ruben (1979): Endothermy and Activity in Vertebrates. **Science**. Vol. 206, pp 649-654.
- Gordon, M.S. (1972): **Fisiología Animal. Principios y Adaptaciones**. Cia. Editorial Continental S. A., México.
- Hill, R.W. (1980): **Fisiología Animal Comparada. Un enfoque ambiental**. Ed. Reverté, Barcelona.
- Hoar, W.S. (1983): **General Comparative Physiology**. 3rd Edition. Prentice-Hall, Inc. New Jersey.
- Prosser, C.L. (1991): **Environmental and Metabolic Animal Physiology. Comparative Animal Physiology**. 4th Edition. Wiley-Liss Inc., New York.
- Randall, D., Burggren, W., and French, K. (2002): **Eckert Animal Physiology. Mechanisms and adaptation**. Freeman and Company. New York.
- Sánchez Rendón, J.A., A. Comas y V. Berovides (1992): “Índices morfofisiológicos en poblaciones de jutía (Rodentia, Capromyidae)”. **Biología** Vol. 6 No.3 pág. 174-187.
- Schmidt-Nielsen, K. (1971): **Adaptación y Medio Ambiente**. Ed. Omega, S.A., Barcelona.
- Withers, P. (1992): **Comparative Animal Physiology**. Saunders College Publishing, Philadelphia